

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE**



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Vliv disturbancí a struktury porostu na avifaunu
lesních ekosystémů ve střední Evropě**

Influence of disturbances and forest stand structure on
avifauna of forest ecosystems in Central Europe

Disertační práce

Autor práce: Ing. Dominik Kebrle

Vedoucí práce: prof. RNDr. Karel Šťastný, CSc.

Odborný konzultant: Ing. Petr Zasadil Ph.D.

Praha 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma: „Vliv disturbancí a struktury porostu na avifaunu lesních ekosystémů ve střední Evropě“ vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědom, že na moji disertační práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědom, že odevzdáním disertační práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 7. 1. 2024

Dominik Kebrle

Poděkování

Velké díky patří mému konzultantovi Ing. Petru Zasadilovi, Ph.D., který mě provází studiem již od roku 2015 a v podstatě mě k myšlence studovat doktorské studium na ČZU přivedl. Studiu ptáků jsem se začal věnovat právě v roce 2015, kdy jsem pod vedením Petra Zasadila vypracoval svou bakalářskou práci věnující se synantropním druhům ptáků ve vesnické zástavbě. Na magisterském studiu mi pak Petr Zasadil nabídl možnost spolupráce na společném projektu národních parků Šumava a Bavorský les „Silva Gabreta Monitoring – Realizace přeshraničního monitoringu biodiverzity a vodního režimu“, který probíhal v lesních porostech v NP Šumava. V rámci tohoto projektu jsem se naučil determinovat většinu ptačích druhů obývajících naše jehličnaté lesy a podílel na sběru ornitologických dat. Při této příležitosti jsem rovněž poprvé spolupracoval se Správou NPŠ, která mi tehdy poskytla z tohoto projektu kromě ptačích dat rovněž zpracovaná data o lesním prostředí, a to v šibeničním termínu, za což bych rád poděkoval. Z těchto dat jsem napsal svou diplomovou práci, ze které po jejím dokončení vznikl nápad na možnost rozšíření poznání o vlivu přirozených disturbancí na ptačí společenstva, kterému bych se mohl věnovat v rámci doktorského studia. Své výsledky z diplomové práce jsem prezentoval na mezinárodní konferenci v Srní, což byla má první vědecká konference.

Již před dokončením magisterského studia jsem začal pracovat ve firmě Ekologické služby s.r.o., která se věnuje především výzkumné činnosti v oblasti lesního prostředí. Zde jsem se postupně z pozice brigádníka stal pevným členem týmu a podílel se na přípravách řady žádostí o granty TAČR a následné práce na podpořených projektech včetně jejich závěrečného vyhodnocení. Právě první projekt, na kterém jsem začal spolupracovat, věnující se habitatovým objektům v hospodářských lesích, mě inspiroval v rozšíření své oblasti výzkumu. Velké díky patří RNDr. Janu Hoškovi, který mi poskytl veškerá získaná data z projektu a poskytl potřebný prostor pro mé studium.

Mým školitelem se stal prof. Karel Šťastný, kterému bych rovněž rád poděkoval za cenné rady a čas při pročítání žádostí IGA a textů článků. Rád bych poděkoval rovněž prof. Miroslavu Šálkovi, který mi poskytl rady v počátcích plánování mých jednotlivých pokusů, Vojtěchu Bartákovi za pomoc se statistickým zpracováním dat a Jeňýkovi Hofmeisterovi za pomoc s finalizováním textů a náměty na možnosti vyhodnocení.

Rád bych rovněž poděkoval Alešovi Tenčíkovi, Kateřině Zajícové a Jaroslavu Vojtovi, za jejich ochotu brzkého vstávání a umožnění mi sběru ornitologických dat. Mé díky patří také Michalu Řeřichovi a Petru Chajmovi za jejich ochotu a rady během mého doktorského studia. Rovněž bych rád poděkoval Vendulce Bronové a Evě Soulkové za pomoc s administrativou nejen při řešení projektu IGA.

Rád bych poděkoval rovněž své družce, která přetrpěla mé dlouhé sezení u psaní článků a dělala mi společnost na dlouhých cestách. Během sběru dat v terénu jsem zažil spoustu hezkých scénérií při východech slunce, setkání s divou zvěří, i řadu karambolů, ale nakonec pokaždé s úspěšným koncem.

Jednotlivé studie disertační práce byly finančně podpořeny následujícími granty:

Interní grantová agentura FŽP – ČZU, projekt č. 2021B0035 s názvem „Effect of natural large-scale disturbances on bird diversity in mountain spruce forests“ – hlavní řešitel Dominik Kebrle, období řešení 2021 až 2022.

TAČR, projekt č. TH02030913 s názvem „Návrh principů a metod identifikace, dokumentace a ochrany klíčových habitatových objektů v hospodářských lesích jako prostředku k posílení jejich mimoprodukčních funkcí“ – řešitel Ekologické služby, s.r.o., období řešení 2017 až 2020.

Abstrakt

Velká část původních lesních porostů byla v Evropě přeměněna na stejnověké kultury hospodářsky atraktivních dřevin, především s dominancí smrku ztepilého. Tyto porosty jsou v současné době poškozovány přirozenými disturbancemi, jejichž frekvence a intenzita se stále zvyšuje vlivem změny klimatu. Struktura a druhové složení dřevin těchto lesů je nevyhovující pro řadu organismů. Přesto nebylo věnováno příliš pozornosti významným strukturním faktorům, které mohou podpořit biodiverzitu v těchto porostech a rovněž jsou mezery v poznání přínosu disturbancí o různých velikostech a intenzitách. Cílem této disertační práce je doplnit tyto současné mezery v poznání pomocí čtyř studií. Pro účely této disertační práce bylo prozkoumáno celkem 120 km² hospodářských porostů v různých oblastech České republiky. Efekt přirozených disturbancí horských smrkových porostů o různé velikosti a intenzitě byl sledován v bezzásahových oblastech NP Šumava. Jako modelové skupiny bylo užito ptáků, s ohledem na jejich dobré poznání, rychlou reakci na změny prostředí a široké rozšíření.

V první studii byl zjištěn význam velkých starých listnatých stromů nad 70 cm výčetní tloušťky v hospodářských lesích s převažujícím podílem smrku ztepilého. Tyto stromy se ukázaly být významné pro ptačí společenstvo a rovněž pro biotopově specializované druhy ptáků. Naše výsledky naznačují, že 5 stromů nad 70 cm výčetní tloušťky na hektar dokáže výrazně podpořit diverzitu ptáků v těchto porostech. Nicméně ani tento počet stále nedokáže nahradit ekologickou funkci lesních rezervací, ve kterých se výlučně nacházely některé druhy uvedené v červených seznamech.

V navazující druhé studii byly identifikovány jako klíčové faktory v převážně jehličnatých hospodářských lesích podíl výčetní plochy jehličnanů a věk porostu. Oba faktory silně ovlivňují složení ptačích společenstev, zvláště pak obrát druhů (species turnover), kdy jsou původní druhy nahrazeny druhy novými. Druhová bohatost ptáků klesá s nárůstem podílu jehličnanů, především druhy vázané na staré lesní porosty, druhy vzácné a druhy listnatých porostů. Pro zamezení limitace diverzity ptáků v těchto porostech je zapotřebí podíl výčetní plochy smrku méně než cca 60 %. Vzácné druhy a druhy starých porostů jsou naopak pozitivně spjaty s porosty staršími než 125 let.

Ve třetí studii se ukázaly jako nejdůležitější strukturní charakteristiky disturbovaných porostů strukturní komplexita (tedy složitost struktury porostu,

podrobněji vysvětleno dále v textu), hustota živých stromů a pokryvnost podrostu. Maloplošné disturbance zvyšují strukturní komplexitu lesů a mají na ptačí společenstva převážně pozitivní vliv. Jak maloplošné, tak i velkoplošné disturbance podporují druhy ptáků hnízdící na zemi nebo v keřovém patře a biotopové generalisty. Velkoplošné disturbance naopak negativně ovlivňují druhy hnízdící v korunovém patře a biotopově specializované druhy. Disturbance o vysoké intenzitě přeměňují porosty na strukturně uniformní rozvolněné biotopy, které jsou nevhodné pro druhy porostů s uzavřeným korunovým zápojem. Nicméně velkoplošné disturbance o nižší intenzitě, kde zůstávají přítomny zbytky živých porostů, mohou poskytnout útočiště i pro běžné druhy ptáků obývajících interiéry lesních porostů.

V navazující čtvrté studii byla zjištěna o odlišném efektu různě velkých a intenzivních disturbance rozšířena na úroveň jednotlivých druhů. Výsledky ukázaly významnost velkoplošných disturbance i pro některé ohrožené druhy, z nichž některé zde měly výlučný výskyt. Tyto druhy profitovaly především z přítomnosti rozsáhlé otevřené krajiny s přítomností četných okrajů lesů s absencí rušivých vlivů člověka.

Studie obsažené v této disertační práci přinesly řadu zjištění, ze kterých vyplývají doporučení pro lesní hospodaření, které mohou pomoci podpořit biodiverzitu v intenzivně obhospodařovaných jehličnatých lesích střední Evropy. Rovněž přinesly rozšiřující informace o významu různě velkých a intenzivních disturbance, ze kterých vyplývá důležitost obou typů disturbance.

Klíčová slova: lesnický management, smrk ztepilý, stromová mikrostanoviště, biotopová specializace, lesní rezervace, hnízdní guildy, bezzásahové oblasti

Abstract

Many of native forests in Europe have been converted to even-aged cultures of economically attractive tree species, mainly dominated by Norway spruce. These stands are currently being damaged by natural disturbances, which are increasing in frequency and intensity due to climate change. The structure and tree species composition of these forests is unsuitable for a number of organisms. However, little attention has been paid to the important structural factors that can support biodiversity in these stands, and there are also gaps in the understanding of the benefits of disturbances of different sizes and severities. This dissertation aims to fill these current knowledge gaps with four studies. For the purpose of this dissertation, a total of 120 km² of production forests in different regions of the Czech Republic were surveyed. The effect of natural disturbances of mountain spruce stands of different size and severity was monitored in the non-intervention areas of Šumava NP. Birds were used as a model taxa due to their good knowledge about them, rapid response to environmental changes and wide distribution.

In the first study, the importance of large old deciduous trees over 70 cm DBH in production forests with a predominance of Norway spruce was determined. These trees proved to be important for the bird community and also for habitat-specialist bird species. Our results suggest that 5 trees above 70 cm DBH per hectare can significantly enhance bird diversity in these stands. However, even this number is still not able to substitute the ecological function of forest reserves that exclusively host some red-listed species.

In a follow-up second study, the proportion of conifer basal area and stand age were identified as key factors in predominantly coniferous production forests. Both factors strongly influence the composition of bird communities, particularly species turnover. The species richness of birds decreases as the proportion of coniferous trees increases, especially species associated with old-growth stands, rare species and broadleaved species. In order to avoid limiting bird diversity in these stands, the proportion of spruce basal area above about 60% should not be exceeded. In contrast, rare and old-growth species are positively associated with stands older than 125 years.

In the third study, structural complexity, live tree density and understorey cover appeared as the most important structural characteristics of disturbed stands. Small-scale disturbance increases the structural complexity of forests and has a predominantly positive effect on bird communities. Both small-scale and large-scale disturbance support ground-nesting or shrub-nesting bird species and habitat generalists. Large-scale disturbances, on the other hand, negatively affect canopy-nesting and habitat-specialist species. High-severity disturbance transforms stands into structurally uniform, open habitats that are unsuitable for closed-canopy species. However, large-scale, lower-severity disturbances, where remnants of living stands are present, can also provide refuge for common bird species inhabiting forest interiors.

In a follow-up fourth study, the findings on the differential effect of differently sized and severe disturbances were extended to the level of individual species. The results showed the importance of large-scale disturbance also for some threatened species, some of which had exclusive occurrence here. These species mainly

benefited from the presence of large open landscapes with the presence of numerous forest edges with the absence of human interference.

The studies presented in this thesis have produced a number of findings that provide recommendations for forest management that can help to promote biodiversity in intensively managed coniferous forests in central Europe. They have also provided expanding information on the importance of different sizes and severities of disturbances, suggesting the importance of both types of disturbance.

Keywords: forest management, Norway spruce, Tree-related microhabitats, habitat specialization, forest reserves, nesting guilds, non-interventional areas

Obsah

1	Úvod.....	10
2	Cíle práce.....	13
3	Literární rešerše	14
3.1	Transformace střeoevropských hospodářských lesů vlivem lesnického hospodaření	14
3.2	Vliv lesnického hospodaření na avifaunu	16
3.3	Významné strukturní faktory lesních porostů a jejich význam pro ptactvo	19
3.3.1	Vliv druhového složení porostu.....	19
3.3.2	Vliv věku porostu.....	20
3.3.3	Vliv mrtvého dřeva	20
3.3.4	Vliv struktury porostu	22
3.3.5	Vliv velikosti lesního celku a okrajový efekt	25
3.4	Přirozené procesy ovlivňující současné střeoevropské lesy pod vlivem klimatické změny	26
3.4.1	Efekt původce, frekvence, intenzity (severity) a velikosti (size) přirozených disturbancí na avifaunu.....	28
3.4.2	Sukcese porostů po disturbancích	30
3.4.3	Vliv vytěžení mrtvého dřeva z disturbovaných porostů	33
3.5	Vliv nadmořské výšky.....	33
3.6	Habitatové objekty v lesních porostech.....	35
3.7	Možnosti dělení druhů dle jejich vazby na biotop a dalších ekologických vlastností	38
3.8	Přímý vliv globální změny klimatu na avifaunu.....	40
4	Výsledky disertační práce.....	43
4.1	Studie I	44
4.2	Studie II	59
4.3	Studie III	80
4.4	Studie IV	98
5	Diskuze	117
6	Závěr.....	139
7	Seznam použité literatury.....	142
8	Odborný životopis a seznam publikací autora	163

1 Úvod

Lesy pokrývají 31 % světové rozlohy a jsou suchozemskými ekosystémy s největší biologickou rozmanitostí (FAO, 2020; Lomolino et al., 2010). Nicméně 30 % světových lesů se využívá k produkci dřeva a pouze 18 % je chráněno (FAO, 2020). V Evropské unii je více než polovina lesní plochy využívána především k produkci (European Commission, 2011). Mnoho původních lesů v Evropě bylo přeměněno na stejnověké produkční lesy komerčně atraktivních jehličnanů, jako je smrk ztepilý (*Picea abies*), který je na velké části těchto porostů stanovištně nepůvodní (FOREST EUROPE, 2020; Klimo et al., 2000). Přeměna původních (obvykle listnatých) lesů na produkční lesy s převahou jehličnanů často vede ke změnám druhového složení (spočívající v úbytku druhů vázaných na listnaté dřeviny, keřové patro nebo vyšší intenzitu světla) a celkovému úbytku biodiverzity (Felton et al., 2010; Heinrichs et al., 2019; Sweeney et al., 2010).

Výsledkem lesního hospodaření je převaha smrkových monokultur citlivých na extrémní povětrnostní jevy a napadení nejčastěji lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) (Hlásny et al., 2021; Senf & Seidl, 2018). Extrémní povětrnostní jevy, jako jsou silné větrné bouře a sucho, budou v důsledku změny klimatu pravděpodobně celosvětově častější (Rahmstorf & Coumou, 2011). V důsledku toho budeme zaznamenávat větší četnost a velikost lesních disturbancí (Senf & Seidl, 2018). Nejvýznamnějšími původci přírodních disturbancí v globálním měřítku jsou větrné bouře, kalamity hmyzu a lesní požáry (FAO, 2010). Tyto přírodní disturbance vytvářejí biologické dědictví (Burris & Haney, 2005), které je důležité pro mnoho taxonů, jako jsou brouci (Kozák et al., 2020), ptáci (Kortmann et al., 2018; Repel et al., 2020), houby (Veselá et al., 2019) nebo lišejníky (Langbehn et al., 2021). V produkčních lesích se obvykle provádí po disturbanci (větrné či kůrovcové) asanační těžba, aby se zastavilo šíření kůrovce. Asanační těžba snižuje druhové bohatství, narušuje klíčové ekologické procesy spojené s raně sukcesními stádii a ovlivňuje složení ptačího společenstva silněji než samotná disturbance (Versluijs et al. 2017; Thorn et al. 2016b; Swanson et al. 2011; Źmihorski, 2010). Nejen v České republice za sebou zanechala velkoplošná těžba dřeva po kůrovcové kalamitě rozsáhlé plochy holin a lesy se díky jejich vytěžení staly zdrojem uhlíku, zatímco v předchozích obdobích uhlík ukládaly (CENIA, 2021). Současným cílem lesního hospodářství v České republice je proto přiblížit druhovou skladbu dřevin přirozenému stavu (CENIA, 2021). Postupy lesního hospodaření s převahou holosečných těžeb však rovněž zjednodušují věkovou strukturu lesních porostů. Věk

porostu je však významným faktorem pro řadu taxonomických skupin (Moning & Müller, 2008, 2009). Například kritická hranice věku lesa pro uspokojivou diverzitu lišejníků, měkkýšů a ptáků v evropských lesích s převahou buku (*Fagus sylvatica* L.) se pohybuje v rozmezí 100 až 170 let v submontánních lesích a 160 až 220 let v montánních lesích (Moning & Müller, 2009). Různé struktury starých lesů, jako jsou velké staré stromy (veteran či habitat trees), jsou však klíčovými strukturami pro biodiverzitu v celosvětovém měřítku (Lindenmayer, 2017; Prevedello et al., 2018). Tyto stromy se běžně vyskytují v bezzásahových porostech (Nilsson et al., 2003), v produkčních lesích se však vyskytují jen zřídka. Neobhospodařované lesní rezervace jsou zbytkovým ostrovem původních (většinou listnatých) lesů s vysokým ekologickým potenciálem ve srovnání s produkčními lesy (Felton et al., 2016; Horák et al., 2019; Lešo et al., 2020).

Studie byla provedena v hospodářských lesích roztroušeně na celém území České republiky. Smrk ztepilý (*Picea abies*) zde zaujímá přibližně polovinu celkové rozlohy lesů (Ministerstvo zemědělství ČR, 2020). Přestože původní rozsah smrkových lesů byl omezen na horské oblasti ČR, lesnickou činností byl smrk rozšířen rovněž na místo původních listnatých porostů v nižších polohách (Neuhäuslová et al., 1997, 1998, 2001). Ačkoli je patrný mírný nárůst podílu lesů přirozené skladby a zvyšuje se podíl porostů nad 120 let věku, jde o relativně malé změny a přeměna druhové skladby ke skladbě blízké přirozenému stavu bude trvat dlouhou dobu. Navíc klasické holosečné hospodaření v současnosti stále převažuje a nepříznivý stav lesů mohou posílit také důkladné těžby kůrovcem napadených porostů. Význam přírodních hodnot ve formě habitatových stromů, či znalost prahových hodnot klíčových strukturních faktorů, je zvláště v těchto široce rozšířených porostech relativně málo prozkoumána.

Předkládaná práce se skládá ze čtyř dílčích studií, kdy tři byly publikovány ve vědeckých časopisech s IF. Práce přispívá k poznatkům o způsobu zvýšení biodiverzity v přeměněných převážně jehličnatých stejnověkových hospodářských porostech střední Evropy, které čelí zvýšenému náporu klimatické změny ve formě přirozených disturbancí. Jako modelová biologická skupina byli zvoleni ptáci, jelikož jde o druhově pestrou skupinu s rychlou odezvou na změny prostředí. Zároveň jsou dobře známy vlastnosti jednotlivých druhů, včetně jejich rozšíření, což umožňuje detailnější sledování vazeb mezi druhy a jejich prostředím. Poznatky práce přispívají k odhalení významných strukturních faktorů v zájmových porostech a jejich kritických hranic pro podporu biodiverzity. Tyto faktory zahrnují výskyt starých stromů přirozené druhové skladby (habitatové stromy), věk porostu či podíl dřevin

přirozené druhové skladby. Zároveň je řešena otázka efektu přirozených disturbancí dle jejich velikosti a závažnosti, což může být podkladem pro vytvoření lesnického managementu umožňujícího ponechání biologického dědictví disturbancí také v hospodářských porostech, při zachování jejich produkční funkce. Z jednotlivých dílčích studií vyplývají závěry a doporučení pro lesnický management, jejichž účelem je zvýšit biodiverzitu převážně jehličnatých lesních porostů.

2 Cíle práce

Cílem této disertační práce je rozšíření poznání o významných strukturních faktorech a jejich kritických hodnotách ve středoevropských hospodářských lesích s převahou smrku ztepilého a rovněž rozšíření poznání o rozdílném významu přirozených disturbancí různých velikostí na ptačí společenstva. V každé z dílčích studií jsou zastoupeni jako modelový organismus ptáci a jejich různé skupiny klasifikované na základě habitatových preferencí či vzácnosti. V jednotlivých studiích byly stanoveny následující hlavní cíle:

- 1) Ověřit význam jednotlivě se vyskytujících starých stromů pro ptačí diverzitu v hospodářských lesích s dominancí smrku **[Studie 1]**
- 2) Zjistit efektivní počet starých stromů v hospodářských lesích s dominancí smrku zaručující zvýšení diverzity ptáků **[Studie 1]**
- 3) Identifikovat klíčové strukturní faktory ovlivňující diverzitu ptáků v hospodářských lesích s dominancí smrku **[Studie 2]**
- 4) Nalézt kritické prahové hodnoty klíčových strukturních faktorů pro podporu rozmanitosti ptáků v hospodářských lesích s dominancí smrku **[Studie 2]**
- 5) Provést přímé srovnání velkoplošných (krajinné měřítko) a maloplošných přirozených disturbancí horských jehličnatých lesů (v bezzásahových oblastech) pro účel objasnění jejich rozdílného efektu na diverzitu ptáků **[Studie 3]**
- 6) Identifikovat význam velikosti a závažnosti disturbancí pro jednotlivé druhy ptáků horských jehličnatých lesů (v bezzásahových oblastech) **[Studie 4]**

Dílčí cíle a hypotézy k jednotlivým studiím zahrnutých v této práci jsou uvedeny v příložených článcích v kapitole 4.

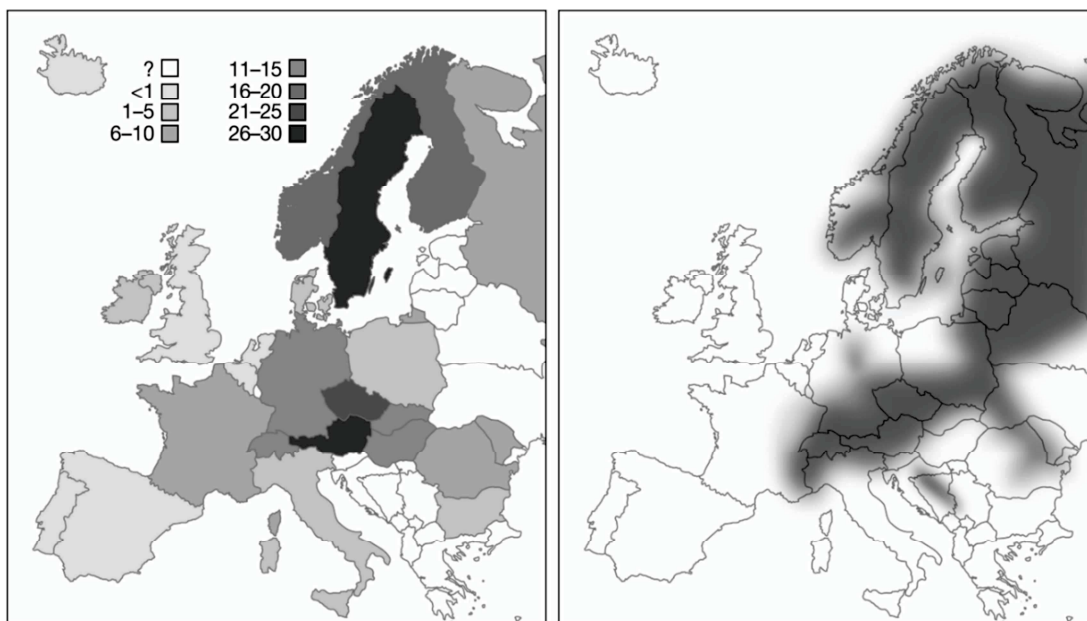
3 Literární rešerše

3.1 Transformace střeoevropských hospodářských lesů vlivem lesnického hospodaření

Více než polovinu plochy lesů v EU pokrývají lesy, jejichž hlavní funkcí je produkce dřevní hmoty (European Commission, 2011). Mnoho původních lesů v Evropě bylo přeměněno na stejnověké produkční lesy takových komerčně atraktivních jehličnanů, jako je smrk ztepilý (*Picea abies*), který je zde často mimo svůj původní areál (FOREST EUROPE, 2011; Klimo et al., 2000). Přirozený areál smrku ztepilého před významnými vlivy člověka pokrýval v Evropě širokou oblast od hranice lesa v boreální oblasti až po Řecko a od Francie po východní okraj Evropy až po Ural (Schmidt-Vogt, 1977), viz obrázek 1. Mezi hlavní faktory omezující přirozený výskyt patří konkurence jiných druhů dřevin, jako např. buku lesního (*Fagus sylvatica*) a dubů (*Quercus* sp.), historie migrace pozměněná horskými bariéry, edafickými faktory a hmyzem, což vedlo k neúplné migraci a klimatické podmínky, jako jsou období sucha v létě, mrazové sucho a pozdní mrazy, které mohou rovněž způsobovat problémy s klíčením (Schmidt-Vogt, 1977). O nárocích na zásobování vodou, která je v létě důležitým limitujícím faktorem, svědčí to, že v hraničních oblastech svého přirozeného výskytu roste smrk ztepilý především na vlhkých severních svazích, kde jsou letní srážky relativně vysoké. V těchto zónách se podíl smrku ztepilého zvyšuje s nadmořskou výškou, nebo v říčních údolích a také směrem k méně osluněným svahům.

Smrk ztepilý je dnes jednou z nejrozšířenějších a hospodářsky nejvýznamnějších dřevin v Evropě. Jeho areál se rozšířil daleko za hranice jeho přirozeného rozšíření. Nejvyšší pokryvnost smrku ztepilého, více než 25 % celkové plochy, je ve Švédsku a Rakousku, kde pokrývá více než 40 % plochy lesů. Obě země se nacházejí hluboko uvnitř přirozeného areálu výskytu smrku ztepilého. Poměrně vysokou pokryvnost smrku ztepilého, která činí 15 až 25 % celkové rozlohy a více než 25 % lesní půdy, lze nalézt ve Finsku, Norsku, České republice a na Slovensku. Ve Švýcarsku a Německu pokrývá smrk ztepilý 10 až 15 % celkové plochy a více než 30 % lesní půdy. Smrk zde byl často vysazován v rámci svého přirozeného areálu výskytu v horách, ale také mimo něj v pahorkatinách a nížinách. Západní hranice areálu smrku ztepilého se výrazně posunula směrem na západ. Značné plochy smrku ztepilého mimo jeho přirozený areál se nacházejí v Belgii, Lucembursku, Nizozemsku, v Dánsku, kde smrk ztepilý pokrývá asi polovinu z 10 %

lesní půdy, ve Velké Británii, Irsku, na většině území Francie a v nejzápadnější části Norska (Klimo et al., 2000) – viz obrázek 1.



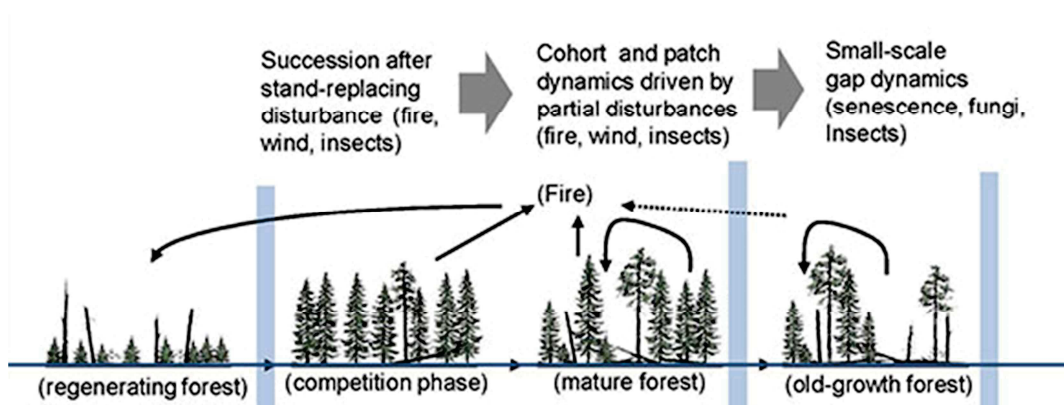
Obrázek 1: Aktuální rozšíření smrku (vlevo) a jeho přirozený areál (vpravo) v Evropě (Klimo et al., 2000).

Přirozená smrková lesní společenstva lze jen zřídka považovat za jednodruhové lesy. Mnoho přirozeně obnovených porostů se vyvíjí jako smíšené porosty. Přirozené čisté porosty se vyskytují pouze na určitých extrémních stanovištích (Mitscherlich, 1978; Mielikäinen, 1980). Druhové složení se může během vývoje porostu měnit v důsledku dynamiky růstu a rozdílů v reakci růstu na faktory prostředí.

Evropské lesy byly pravděpodobně po staletí intenzivně využívány, přičemž plocha lesních porostů dosáhla svého minima kolem roku 1850, po němž následoval obrat (Mather, 1992; Meyfroidt & Lambin, 2011). Mezi lety 1600 a 2010 došlo k nárůstu rozlohy jehličnanů o 593 000 km² (tj. cca 37 % ze současné plochy lesů v EU) na úkor listnáčů, které poklesly o 538 000 km² (tj. cca 33 %). Rovněž došlo k poklesu neobhospodařovaných lesů o 612 000 km² (tj. cca 38 %) a nárůstu vysokokmenného hospodářství o 818 000 km² (tj. 50 % ze současné plochy lesů EU) (McGrath et al., 2015).

Nejčastější formou managementu je holosečné hospodaření, kdy je porost vykácen v mýtním věku. Lesní management se snaží o zkrácení délky obmýti pro zaručení maximálního přírůstu, například v bukových porostech na méně než 120 let s ohledem na tvorbu nepravého jádra u buku za touto věkovou hranicí (Bütler et

al., 2013). Přibližně tři čtvrtiny lesů v Evropě jsou stejnověké, jsou za fázi obnovy, ale ještě nedosáhly fáze zralosti (FOREST EUROPE, 2020). Tyto lesy jsou obvykle staré 20 až 80 let (FOREST EUROPE, 2011). Na území ČR je v současnosti podíl lesů starších 120 let menší než 9 % (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2020). V těchto porostech tak chybí rané sukcesní fáze po disturbancích (tzv. biologické dědictví disturbancí, viz kapitola 3.4.1) a rovněž chybí fáze rozpadu porostu, pro kterou je typický výskyt stromů s výskytem mikrostanovišť (viz kapitola 3.6). Obě tyto fáze porostu jsou významné pro řadu specializovaných druhů organismů a jejich absence v hospodářských lesích výrazně snižuje jejich biodiverzitu. Přehled sukcesních fází vyskytujících se v přirozených lesních porostech po velkoplošné disturbanci je zobrazen na obrázku 2.



Obrázek 2: Základní růstové fáze lesního porostu simulující vývoj lesa po velkoplošné disturbanci (viz kapitola 3.4.1). V případě současných hospodářských lesů často chybí fáze obnovy (regenerating forest) a fáze rozpadu (old-growth forests) (Kuuluvainen et al., 2021), upraveno.

Zbývající lesy s původní druhovou skladbou a vysokým věkem jsou obvykle chráněny z důvodu zachování biologické rozmanitosti. Tyto většinou listnaté neobhospodařované lesy mají vyšší potenciál pro zachování biodiverzity ve srovnání s produkčními lesy (Felton et al., 2016; Hofmeister et al., 2016, 2015; Horák et al., 2019; Lešo et al., 2020). Podíl přirozených lesů neovlivněných lidskou činností na celkové rozloze lesů v ČR však činí pouze 2,2 % (CENIA, 2021).

3.2 Vliv lesnického hospodaření na avifaunu

Existuje řada lesnických způsobů hospodaření. Mezi nejběžnější patří holosečný způsob hospodaření, jehož podstatou je úplné odstranění stromového patra a následná opětovná výsadba. Produktem takového hospodaření jsou velké porostní

skupiny o stejném věku dřevin. Jak uvádějí LaManna & Martin (2017), po provedení holosečné těžby dojde k ochuzení diverzity druhů ptáků, a to až o 16 %. Pokles počtu druhů vlivem holosečné těžby je navíc výraznější ve vyšších zeměpisných šířkách, kdy kolem 50° s.š. je ztráta druhů po provedení holoseče v průměru 27 %. Pasečné hospodaření způsobuje ztrátu především dutinových druhů, druhů s větší velikostí těla a také u druhů hnízdicích nebo lovicích v korunovém patře.

Fedrowitz et al. (2014) zmiňují také tzv. retenční těžbu. Tento hospodářský způsob má za účel přiblížit ekologickými vlastnostmi hospodářský les k lesu přírodnímu. Toto přiblížení spočívá v ponechání důležitých struktur, jako jsou staré či mrtvé stromy a udržení kontinuity lesa. Tyto lesnické zásahy do porostu více připomínají přirozené maloplošné disturbance.

Dalším způsobem hospodaření je výběrová těžba. V případě výběrové těžby dochází k nárůstu druhové bohatosti u některých skupin ptáků, pokud je vytěženo do 60 % výčetní základny stromů, která odráží hustotu hlavního stromového patra. Konkrétně dochází k nárůstu u druhů lovicích na zemi či ve vzduchu, druhů granivorních a u druhů s tělesnou hmotností mezi 22,7 až 57,9 g (Fedrowitz et al., 2014).

Odlíšné hospodářské způsoby těžby tedy mají různý dopad na druhové složení ptáků s evidentním negativním vlivem těžby holosečné v porovnání s ostatními jmenovanými typy těžby. Upuštění od holosečného způsobu hospodaření tak může zlepšit diverzitu v hospodářských porostech, avšak jde o dlouhodobý proces. Změna složení ptačího společenstva vzniklá vlivem holosečné těžby, se začne podobat společenstvu, které se změnilo vlivem výběrové těžby, po zhruba 30 letech. Druhové složení je však stále odlišné od společenstva netěženého porostu i po 80 až 90 letech, a např. v tropickém lese se druhová bohatost nikdy nepřiblíží stavu před provedenou těžbou (LaManna & Martin, 2017).

Kontrastem k aktivnímu lesnickému hospodaření mohou sloužit zvláště chráněná území bez lesnických zásahů (např. maloplošně zvláště chráněná území). V těchto porostech je pak větší diverzita ptačích druhů, a to jak dutinových druhů, tak druhů listnatých porostů (Reise et al., 2019). Může však nastat situace, kdy jsou zjištěny vyšší početnosti druhů v obhospodařovaných porostech v porovnání s bezzásahovými. Sitzia et al. (2017) zjistili druhovou bohatost ptáků vyšší v lesích s extenzivním managementem než v bezzásahových lesích, a to i přesto, že v porostech bez lesnických zásahů byla vyšší míra mrtvého dřeva (ležícího i stojícího). Další taxony, jako např. lišejníky vázané na mrtvé dřevo, kůrovci a

tesařici, byli početnější naopak právě v bezzásahových porostech. Vyšší bohatost ptáků v porostech s lesnickým managementem může být způsobena převahou druhů vázaných na zapojené korunové patro, pro které není absence přítomnosti mrtvého dřeva tolik významná (podobný efekt byl zjištěn také při rozpadu stromového patra v porostech zasažených přirozenou disturbancí (Versluijs et al., 2017), podrobněji viz kapitola 3.4.2. Existují druhy, které jsou na hospodářské porosty přímo vázané, jako např. linduška lesní (*Anthus trivialis*), slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*), ale také druhy vázané naopak na bezzásahové porosty, např. holub doupňák (*Columba oenas*) (Bouvet et al., 2016).

Z různých typů lesnických zásahů, včetně bezzásahového managementu, mají odlišný efekt na různé druhy ptáků dle jejich nároků na prostředí. Lesnické zásahy nejenže nemusejí mít negativní vliv na všechny ptačí druhy, ale v některých případech může dokonce dojít k nárůstu početnosti některých druhů ptáků (LaManna & Martin, 2017). Např. Fedrowitz et al. (2014) zjistili nejnižší druhovou bohatost v bezzásahových porostech u druhů otevřených habitatů. Tyto druhy byly naopak početnější v porostech s šetrným lesnickým managementem. V případě abundance druhů otevřených biotopů (raně sukcesní biotopy nebo biotopy s nízkým zápojem stromového patra), byly nejnižší hodnoty opět v bezzásahových porostech, naopak nejvyšší dokonce na holosečích. Šetrné hospodaření poskytovalo pro tyto druhy vhodnější biotop než bezzásahový management, avšak méně vhodný než holosečné hospodaření. Při porovnání celkových početností ptáků, nehledě na jejich ekologické vlastnosti, byly jejich početnosti vyšší v porostech s aplikací šetrných lesnických zásahů než v porostech s holosečným hospodařením. Z výše uvedených zjištění vyplývá, že reakce ptačích společenstev na různé typy hospodářských způsobů odráží především změny v zápoji stromového patra.

Kromě běžných lesnických zásahů se pro účely podpory diverzity hospodářských porostů provádějí pokusy s různými typy hospodářských způsobů, včetně managementů simulující přirozené disturbance lesních porostů. Např. Versluijs et al. (2017) uvádějí výskyt datlovitých druhů hledajících potravu na kůře kmenů a druhů raně sukcesních stádií jako častější na plochách s aplikací managementu imitujícího požár než na plochách, kde byly uměle vytvořeny kotlíky (tj. malé plošky vytěženého porostu). Početnosti těchto guild (tj. skupin druhů využívajících stejné zdroje nebo mající stejné chování) se navíc nelišily mezi plochami, kde byl napodoben požár a přírodními rezervacemi. Z toho je patrné, že u těchto skupin druhů byl lepší management ten, který se více přibližoval přirozené disturbanci. Nicméně je řada druhů, pro které je nejvhodnější neaplikování žádného

managementu a nechat lesní porost přirozenému vývoji. Jde např. o druhy sbírající potravu na zemi a stálé druhy, které jsou druhově nejbohatší v přírodních rezervacích (Versluijs et al., 2017). Ptačí společenstva tak dobře odrážejí, jak je šetrný způsob lesnického hospodaření v konkrétních porostech aplikován.

3.3 Významné strukturní faktory lesních porostů a jejich význam pro ptactvo

3.3.1 Vliv druhového složení porostu

Obecně různé druhy stromů poskytují různý typ potravy, ať už hmyz, semena, plody či listy. Dle druhu dřeviny se bude lišit také zápoj a nabídka hnízdních příležitostí. S rostoucím počtem druhů dřevin tak roste abundance a diverzita ptáků (Fuller, 2000; Poulsen, 2002). Abundance ptáků narůstá rovněž s přítomností pouze listnatých dřevin (Fuller, 2000). Například příměs pouze jednoho druhu listnaté dřeviny zvýšilo diverzitu ptáků ve smrkových monokulturách (Felton et al., 2010). Efekt příměsi listnáčů ve smrkových porostech je však významnější, pokud jsou listnaté dřeviny vtroušeně, než když jsou vysázeny v několika velkých blocích porostů (Bibby et al., 1989). Při úplné změně složení dospělého porostu ze smíšeného na listnatý může na krajinném měřítku dojít k výrazné změně složení ptačího společenstva (Drapeau et al., 2000). Předpoklad, že s rostoucím počtem druhů stromů roste i početnost ptáků však platí jen u některých druhů (Moning & Müller, 2008), jelikož jsou druhy, které jsou závislé na jednom druhu dřeviny a jsou početné pouze v jeho větší přítomnosti. Takovým příkladem je např. křivka obecná (*Loxia curvirostra*) a její vazba na jehličnaté porosty (Fuller, 2003). Dalším příkladem je např. datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*), který je specialista jehličnatých porostů, nebo datel černý (*Dryocopus martius*) preferující porosty s listnatými dřevinami (Scherzinger, 2006).

Lze shrnout, že listnaté porosty obvykle hostí vyšší počet druhů ptáků než jehličnaté porosty. Např. Horák et al. (2019) uvádějí vyšší druhovou diverzitu ptáků v původních dubových porostech v porovnání s nepůvodními smrkovými lesy. Zde jak ptáci, tak ale také brouci byli negativně ovlivněni rostoucím zastoupením smrku v porostu. Také Reise et al. (2019) zjistili v lesních porostech v Německu ubývající bohatost dutinových druhů a druhů listnatých lesů s rostoucím množstvím druhů jedlí (*Abies* spp.). Trochu mírnější, avšak stále negativní vliv měla také rostoucí příměs borovic (*Pinus* spp) a smrků (*Picea* spp.). Diverzita obou skupin druhů byla naopak

vyšší v porostech buku lesního (*Fagus sylvatica*). Rovněž ve studii z Národního parku Bavorský les v oblastech velkých disturbancí byla u ptačích společenstev zjištěna preference lokalit s porosty buku (Scherzinger, 2006).

3.3.2 Vliv věku porostu

Jako důležitý faktor se ukazuje také věk lesního porostu. Moning & Müller (2008) uvádějí v případě horského lesa věk jako druhý nejdůležitější faktor hned po pokryvnosti stromového patra. S rostoucím věkem lesních porostů roste druhová bohatost ptáků (Winkler, 2005; Jokimäki & Solonen, 2011; Reise et al., 2019). Poulsen (2002) uvádí pozitivní trend s věkem porostu konkrétně u dutinových druhů. Dutinové druhy navyšují svou početnost v porostech o věku 106 let a více, přičemž v porostech o tomto věku dosahují nejvyšších hodnot. Ptáci listnatých porostů (bez druhů dutinových) rovněž zvyšují svou bohatost již v porostu od věku 80 let a nejvyšších hodnot dosahovaly v porostech o věku 210 let (Reise et al., 2019). Pro zajímavost Rivero et al. (2016) zjistili z výzkumu v tropickém lese pozitivní vztah mezi staršími porosty a vyšší druhovou bohatostí insektivorních druhů ptáků hledajících potravu na kmenech stromů a také u druhů vázaných na lesní porost. Věk porostu je bezpochyby důležitým faktorem mající vliv na ptačí společenstva. S věkem porostu se dá předpokládat vyšší přítomnost starých stromů, jejichž výskyt má pozitivní efekt (Poulsen, 2002), ale také mrtvých stromů a mrtvého dřeva. To ilustruje zjištění vyššího výskytu druhů vázaných na mrtvé dřevo (podrobněji viz kapitola 3.3.3) ve smrkových porostech o věku mezi 90 až 215 lety (Cadieux & Drapeau, 2017). Moning & Müller (2008) uvádějí, že pro udržení diverzity dutinových druhů ve smíšených horských lesích je potřeba porost o věku alespoň 200 až 220 let. Pro uspokojující diverzitu ptactva by se bukový porost v sub-montánním výškovém stupni měl pohybovat mezi 100 až 170 lety a v montánním výškovém stupni mezi 160 až 220 lety. V hospodářském lese však konkrétně u buku doba obnovy porostu nepřesahuje 120 let z důvodu vytváření nepravého jádra v kmeni a znehodnocení dřevní hmoty. Lesní porosty tak často nedosahují doporučovaných věků (Bütler et al., 2013).

3.3.3 Vliv mrtvého dřeva

Diverzitu a abundanci ptáků v lesních porostech zvyšuje přítomnost mrtvých či odumírajících stromů a také další formy mrtvého dřeva (Fuller, 2003; Rota et al., 2014; Bouvet et al., 2016). Mrtvé dřevo je klíčové především pro ptáky hnízdící

v dutinách (Drapeau et al., 2009; Saab et al., 2014). Pozitivní odpověď na výskyt mrtvého dřeva uvádějí Balestrieri et al. (2015) u insektivorních dutinových druhů (např. šoupálek (*Certhia* sp.) nebo brhlík lesní (*Sitta europaea*)). Czeszczewik et al. (2013) zjistili ve studii provedené v Bělověžském národním parku největší početnost datlovitých v původních bezzásahových lesích, což bylo dáno jejich závislostí na množství stojících mrtvých stromů, které se v těchto porostech nacházelo. Existuje řada studií ukazujících důležitost mrtvého dřeva na konkrétních druzích. Charman et al. (2010) uvádějí častější výskyt strakapouda malého (*Dryobates minor*) v přírodních lesích s velkým množstvím stojících mrtvých stromů nebo v porostech, kde se na zdravých stromech nachází vyšší množství suchých větví nad 20 cm průměru. Büttler et al. (2004) pozorovali častější výskyt datlíka tříprstého na plochách s vysokým množstvím mrtvého dřeva (až 5x). Jak uvádějí Zielewska-Büttner et al. (2018) datlík tříprstý vykazuje unimodální odpověď na množství přítomných mrtvých stromů. Jeho nejčastější výskyt byl zjištěn kolem hodnot 44 až 55 stromů na 1 ha, avšak při vyšších či nižších počtech mrtvých stromů byly porosty pro tento druh méně atraktivní. Rovněž se ukázalo, že datlík upřednostňuje mrtvé stromy s velkými korunami v raných stádiích rozkladu, pravděpodobně s ohledem na jeho potravní specializaci (kůrovec napadající především čerstvé mrtvé dřevo). Negativní vazba na velmi vysoké množství mrtvého dřeva může být způsobena potřebou také živých stromů v biotopu datlíka. Negativní vazbu na přítomnost mrtvého dřeva zjistili Balestrieri et al. (2015) u generalistů hnízdících v dutinách (např. druhy sýkor). Ukazuje se tedy, že ne vždy nastává zvyšující se trend v početnosti s rostoucím počtem stojících mrtvých stromů. Kosiński et al. (2018) uvádějí jako příčinu nenarůstající početnosti strakapouda prostředního (*Dendrocoptes medius*) po kalamitě již dostatečné množství příhodných míst k hnízdění na živých stromech před kalamitou. Nenarůstající početnosti mohou být vysvětleny také tím, že ne každý strom je vhodný k hnízdění. Rota et al. (2014) uvádějí rovněž jako významný faktor tloušťku stromu. Například strakapoud malý (*Dryobates minor*) upřednostňuje při hnízdění v lužních lesích stromy o průměrné výčetní tloušťce 38 cm (Charman et al., 2012). Nebo také strakapoud prostřední se vyhýbá stromům o výčetní tloušťce menší než 36 cm (Pasinelli & Hegelbach, 1997). Při studii datlíka černohřbetého (*Picoides arcticus*) bylo zjištěno, že s rostoucím průměrem stromu roste pravděpodobnost jeho využití k hnízdění. Rovněž byl využit spíše mrtvý strom, než živý a pravděpodobnost ještě narostla, pokud byl strom zároveň napaden kůrovcem (Rota et al., 2014).

Jak již bylo zmíněno např. u datlíka tříprstého, důležitý je také stupeň rozkladu mrtvého dřeva (Drapeau et al., 2009). Mrtvé dřevo hostí saproxylický hmyz a řadu dalších bezobratlých druhů, které jsou podstatným zdrojem potravy pro některé druhy ptáků (Fuller, 2003; Drapeau et al., 2009). Různý hmyz využívá dřevo v různém stupni rozkladu a rovněž se liší druhy ptáků vázané na konkrétní hmyz (Drapeau et al., 2009). De Zan et al. (2014) klasifikovali nalezené mrtvé dřevo dle míry jeho rozložení na 4 třídy (1. třída nejméně rozložené - 4. třída nejvíce rozložené). Přítomnost dutinových druhů byla pozitivně korelována s přítomností stojících mrtvých stromů o větším rozkladu stupně 4 (struktura dřeva změněna o víc než 26 %, nůž proniká do hloubky nad 1 cm a měkké dřevo se vyskytuje ve větší hloubce, kůra již chybí). Stejně tak byla zjištěna pozitivní vazba také na ležící mrtvé stromy o rozkladu stupně 2 (pevné dřevo se změnou struktury vlivem dekompozice pod 10 %, kde nůž proniká do hloubky méně než 1 cm, kůra je neporušena). Rovněž se ukázala pozitivní korelace mezi dutinovými druhy a saproxylickými druhy brouků. Nároky na vlastnosti mrtvého dřeva se však mezi těmito skupinami liší. V případě brouků byla zjištěna pozitivní korelace s velkými ležícími větvemi nad 10 cm tloušťky o 1. třídě rozkladu (čerstvě mrtvé dřevo bez známek rozkladu a s neporušenou kůrou), stojícími mrtvými stromy rovněž o 1. třídě rozkladu a také mrtvými pařezy o rozkladu stupně 3 (rozložené dřevo se změnou strukturou mezi 10 až 25 %, nůž proniká až do 1 cm, měkké dřevo se nachází na povrchu s místy odpadlou kůrou). Dutinové druhy tak upřednostňují v porovnání se saproxylickými brouky dřevo o vyšším stupni rozkladu. Saproxylický hmyz naopak dokáže využít mrtvé dřevo o menších rozměrech. Pro výskyt obou skupin je proto nutné zachovat v lesních porostech mrtvé dřevo o různorodých stupních rozkladu. Bače & Svoboda (2014) uvádějí konkrétně nutnost ponechání 20 až 50 m³/ha mrtvého dřeva pro zachování biodiverzity v hospodářských lesích. Přičemž toto množství by mělo zahrnovat také osluněné dřevo silnějších dimenzí. Jako vhodné množství kolem 50 m³/ha potvrzují také Reise et al. (2019). Konkrétně pro druhy listnatých porostů a dutinové druhy, které v porostech s tímto množstvím mrtvého dřeva dosahují nejvyššího počtu druhů.

3.3.4 Vliv struktury porostu

Struktura porostu je významný faktor silně ovlivňující ptačí společenstva. Diverzita ptáků roste s rostoucím množstvím pater uvnitř porostu. Je to dáno zvýšením množství podmínek, které vyhovují ať hnízdním, či potravním nárokům větší škále

druhů. Strukturně bohatý porost zároveň poskytuje větší množství úkrytů před predátory (Fuller, 2003).

Druhy vázané na interiér lesních porostů vykazují většinou pozitivní vztah k vysokým stromům o velkých výčetních tloušťkách (Jokimäki & Solonen, 2011; Roshan et al., 2017). Balestrieri et al. (2015) zjistili rovněž pozitivní vztah k výšce a pokryvu korunového patra u generalistů korunového patra (většinou pěvci (*Passeriformes*)). Ze zjištění řad studií však vyplývají často výsledky, které jsou navzájem v rozporu. Je to dáno různými ekologickými nároky různých ptačích druhů a díky tomu lišícími se odpověďmi na některé strukturní faktory. Například Rechsteiner et al. (2017) uvádějí, že na průměrnou výšku vegetace mají ptačí druhy unimodální odpověď s optimem mezi 5 až 10 metry. Významným faktorem se zdá být také variace ve výšce korunového patra, kdy se jako optimální jeví hodnota kolem 4 metrů (Rechsteiner et al., 2017).

Jak vyplývá z kapitoly 3.2., důležitá je rovněž role hustoty porostu, která často odráží způsob hospodaření. Taillie et al. (2019) zjistili rostoucí bohatost ptačího společenstva se zvyšující se hustotou zápoje hlavního patra (zde konkrétně části porostu ve výšce 20 až 30 m). Tento pozitivní efekt hustoty zápoje vrostlého korunového patra je patrný u druhů, které jsou specialisty starých lesních porostů. Např. Pasinelli et al. (2016) zjistili vyšší výskyt s rostoucím počtem stromů u budníčka lesního (*Phylloscopus sibilatrix*). Naopak negativní efekt hustoty porostu je u druhů keřového patra (Kellner et al., 2018), dále generalistů hnízdících v dutinách (jako jsou sýkory) (Balestrieri et al., 2015), insektivorních druhů a druhů hnízdících na zemi (poslední dvě studie byly provedeny v bukových porostech). Tyto druhy mají naopak pozitivní odpověď na rostoucí plochu základny kmenů živých stromů, což může odrážet stáří porostu. Podobný trend byl v této práci zjištěn také pro insektivorní dutinové druhy (např. šoupálek nebo brhlík), nebo také generalisty korunového patra (pěvci). Posledně uvedení mají dále pozitivní vztah s množstvím kmenů/ha (Balestrieri et al., 2015), z čehož je patrná jejich vazba na husté zapojené porosty. Z pohledu celkové bohatosti společenstva se však s ohledem na různé preference druhů nachází nejvyšší počet druhů ve středních hodnotách hustoty zápoje (tj. kolem hodnoty 30 %). Naopak na velmi nízkých, nebo velmi vysokých hodnotách hustot korunového patra jsou nejnižší počty druhů (Bae et al., 2018).

V hospodářských lesích s holosečným způsobem managementu často zcela chybí keřové patro. Absence keřového patra (v tomto případě do 2 m výšky) může výrazně ovlivnit druhy hnízdně vázané na toto patro. Význam přítomnosti keřového

patra se může lišit v závislosti na podobě hlavního stromového patra. Scherzinger (2006) uvádí větší význam keřových porostů v porostech usmrčených kůrovcem (*Ips typographus*) než v živých porostech. V některých případech však může být diverzita ptačího společenstva ovlivňována více faktory najednou.

Struktura porostu je klíčová pro diverzitu a distribuci fauny (Bakx et al., 2019). Obvykle je biotopová heterogenita charakterizována jako počet různých druhů biotopů (Tews et al., 2004). Carrasco et al. (2019) uvádějí strukturní heterogenitu jako klíčový faktor pro vysvětlení diverzity živočichů na lokálním měřítku. Heterogenita biotopu má obecně pozitivní efekt pro širokou škálu druhů, a to nejen v lesním prostředí. Avšak přemíra heterogenity může vést k fragmentaci biotopu, která působí naopak negativně (Tews et al., 2004). Negativně mohou být ovlivněny především druhy lesního interiéru, či biotopově specializované druhy, druhy s velkými teritorii či druhy velmi plaché.

Moderní metody dálkového průzkumu země (jako např. LiDAR – Light Detection And Ranging) umožňují studovat kromě vertikální heterogenity i horizontální heterogenitu porostu. Vertikální i horizontální heterogenita porostu je hlavním faktorem ovlivňujícím biodiverzitu v lesním prostředí (Carrasco et al., 2019; Heidrich et al., 2020; MacArthur & MacArthur, 1961; Tews et al., 2004). Z některých provedených studií však vyplývá, že bohatost ptačího společenstva zvyšuje horizontální heterogenita, zatímco vysoká vertikální heterogenita má negativní efekt (Bae et al., 2018). Horizontální heterogenita je silně závislá na měřítku. Pokud je celá plocha zájmového území poškozená disturbancí, horizontální heterogenita je nízká. Rovněž pokud je celá plocha zastíněná keři a stromy, bude horizontální heterogenita stále nízká. Naopak kombinace porostních mezer (gapů) a zastíněných ploch ukazuje vysokou horizontální heterogenitu. Právě tento typ stínové heterogenity je nejdůležitější pro diverzitu mnoha skupin druhů (Bae et al., 2018). Biotopová pestrost rovněž vede k vyšším počtům druhů v porovnání s jednotvárnými lokalitami, jako je např. les či zemědělská půda (Morelli et al., 2018). Pro vysokou regionální diverzitu ptáků se tak ukazuje jako vhodná různorodá hustota zápoje a vysoká vertikální variabilita porostu (Bae et al., 2018). Vertikální heterogenita je spojena s rozvrstvením druhů v lese. Čím více rozdílných vrstev je pro ptáky dostupných, tím více existuje odlišných nik ať už na zemi, v keřích či v korunovém patře pro možnost hnízdění nebo hledání potravy (MacArthur & MacArthur, 1961).

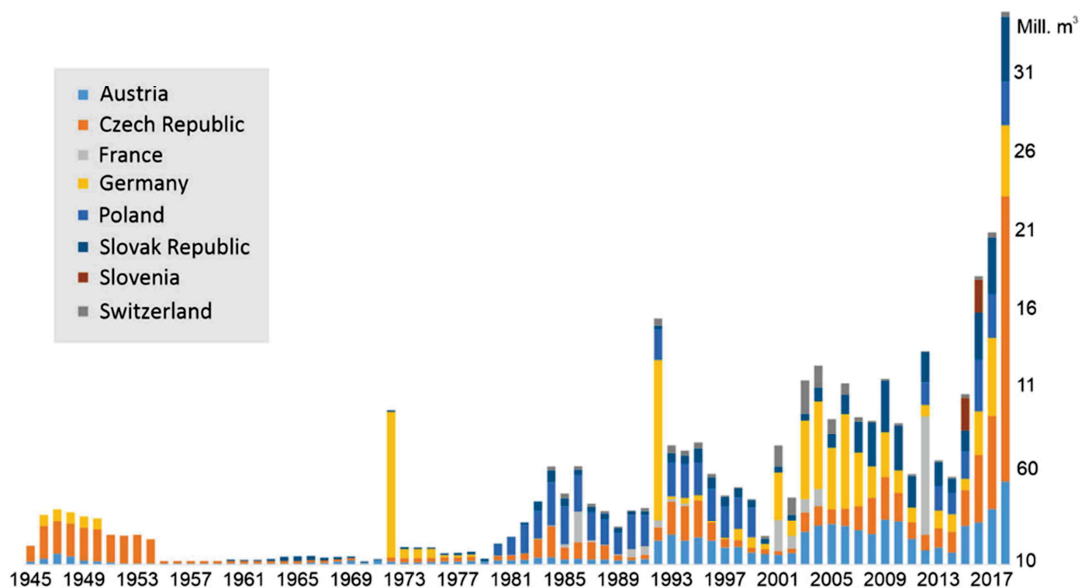
3.3.5 Vliv velikosti lesního celku a okrajový efekt

Složení společenstev a abundance druhů může být ovlivněna velikostí zkoumaného biotopu. Volba dostatečně velkého území je tak při plánování pokusů důležitým faktorem. V rámci oblastí je však důležitá i kontinuita biotopu, která se snižuje jeho fragmentací, ať už daná výskytem silnic, prvků vzniklými lesnickým hospodařením (paseky, průseky, svážnice, odvodňovací kanály), rozvolněním porostu vlivem přirozených disturbancí (viz kapitola 3.4.1), nebo přirozeně se vyskytujících prvků (např. vodní toky, mokřady, skály apod.). Velikost lesního celku má vliv na abundanci a diverzitu ptáků, jelikož větší lesní celky obecně hostí více druhů organismů, což v případě ptáků potvrzují např. Reif et al. (2013). Pokud jde o druhy s většími teritorii, je jasná jejich větší frekvence ve větších lesních celcích. To platí rovněž u druhů, které se vyhýbají okrajovým biotopům, takovým druhem je např. tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*). Větší plochy mohou obsahovat také větší množství různých stanovišť, které mohou hostit více druhů s rozlišnými nároky (Fuller, 2003).

Také okrajový efekt, může způsobit vyšší početnost. Toto rozhraní s vyšším počtem jedinců může vzniknout mezi lesním porostem a cestou, pasekou, loukou nebo částí s jinou věkovou strukturou stromů. V těchto stanovištích je větší množství podmínek, hlavně světelných, podporující větší množství rostlin, hmyzu atd. To může být pro některé druhy ptáků atraktivní. Především se zde mohou objevovat druhy z obou typů prostředí, mezi kterými tato přechodová plocha leží (Fuller, 2003). Může se jednat o biotopové generalisty, kteří dokáží využít podmínky z obou typů prostředí (Lacko et al., 2018). Melin et al. (2018) zjistili nejvíce druhů a nejvyšší početnost druhů právě na lesních okrajích, kde byla zároveň nejhustší keřová vegetace (definovaná jako porost do 4 m výšky). Okrajový efekt se projevuje jak na diverzitě, tak také na abundanci ptáků, kdy dochází k poklesu jejich počtů s rostoucí vzdáleností od lesního okraje. To bylo v případě této studie patrně způsobeno právě úbytkem druhů vázaných na lesní okraje a keřové patro. Druhy, které navyšují svou početnost s rostoucí vzdáleností od okraje porostu jsou naopak lesní specialisté, kteří jsou vázáni na lesní interiér (Bouvet et al., 2016).

3.4 Přírodní procesy ovlivňující současné střeoevropské lesy pod vlivem klimatické změny

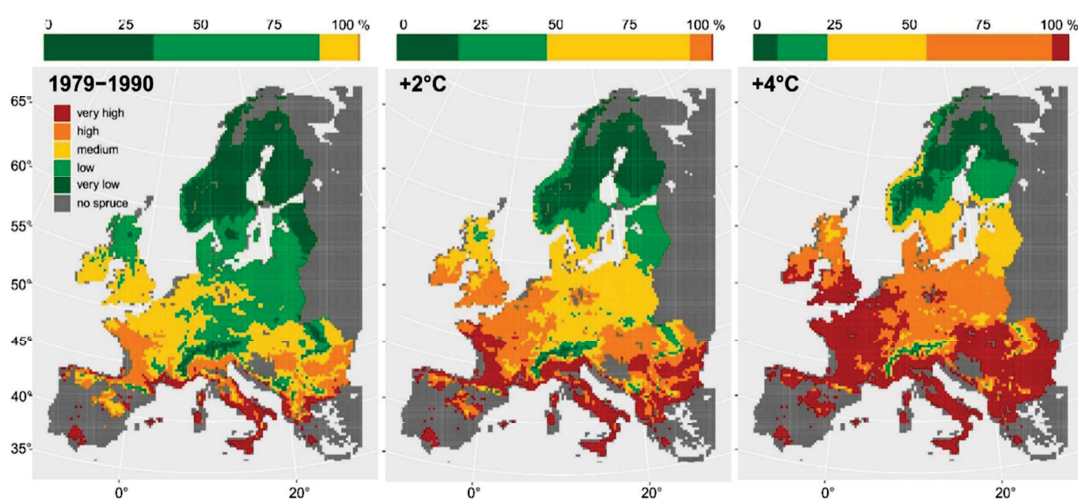
Předpokládá se, že extrémní povětrnostní jevy, jako jsou silné větrné bouře a sucho, budou v důsledku změny klimatu celosvětově častější (Rahmstorf a Coumou, 2011). Rychlost změn a rozsah současného oteplování jsou ve srovnání se změnami za posledních 24 000 let mnohem výraznější (Osman et al., 2021) a lze tedy očekávat další nárůst četnosti a rozsahu extrémních povětrnostních jevů. Sucho je významným faktorem způsobujícím úhyn stromů v kontinentálním měřítku (Senf et al., 2020). V důsledku oteplování zemského klimatu a extrémního sucha v posledním století, jsou častější zejména výskyty kůrovce (*Ips typographus*) (IPCC, 2019). V Evropě se od roku 1985 do roku 2018 zvýšila mortalita stromového patra ve 35 evropských zemích (Senf et al., 2021) a disturbance způsobované větrem a hmyzem jsou jedněmi z hlavních faktorů poškozujících lesy ve střední Evropě (FOREST EUROPE, 2020). Nárůst objemu vytěžené hmoty smrku ztepilého usmrceného kůrovci v posledních dekáдах ve vybraných zemích střední Evropy zobrazuje obrázek 3. Z obrázku je patrné, že Česká republika patří k jedněm z nejzasáženějších zemí, zvláště ke konci zobrazeného období.



Obrázek 3: Množství smrku ztepilého usmrceného kůrovci ve vybraných zemích od roku 1945 (Hlásny et al. 2021).

Pro eliminaci šíření kůrovce a dalšího poškozování smrkových hospodářských porostů, a tím i ekonomické škody, se aplikuje asanační těžba, spočívající v odstraňování kůrovcem napadených stromů a případné aplikace

insekticidů na takto pokácené dříví. Efekt asanační těžby na šíření kůrovce se však může vlivem globálního oteplování klimatu snížit (Dobor et al., 2020). Vliv asanačních těžeb na redukci populací kůrovce je navíc omezený (Havašová et al., 2017; Vanická et al., 2020) a v některých případech může otevřením porostu zvýšit náchylnost k větrným polomům a způsobit vyšší teplotní výkyvy (Leverkus et al., 2021). S ohledem na tyto skutečnosti může být napadení kůrovcem rychlejší a může poškodit rozsáhlejší plochy. Vzhledem k těmto skutečnostem, časté a rozsáhlé gradace kůrovce (*Ips typographus*), typicky vyvolané větrnými smrštěmi a podporované suchem oslabenými stromy, pravděpodobně povedou ve střední Evropě k velkoplošným disturbancím jehličnatých lesních porostů (FOREST EUROPE, 2020; Senf & Seidl, 2018), což dokládá rovněž modelová predikce na obrázku 4.



Obrázek 4: Predikce usmrcení porostů smrku kůrovci při historických teplotách (1979 až 1990) a při zvýšení teploty o +2 °C a +4 °C. Barevná škála znázorňuje relativní podíl zásob smrku ztepilého v různých třídách rizika poškození (Hlásny et al., 2021).

Větší poškození lesních porostů větrem je obvykle v horských oblastech ve vyšších polohách na hřebenech a vrcholech kopců (Čada et al., 2016; Klopčič et al., 2009). V horských oblastech navíc dochází k rychlejší změně klimatu (Auer et al., 2007), a proto se v těchto oblastech mohou projevy klimatické změny a s ní spojené disturbance lesních porostů projevovat rychleji a dosahovat ještě větších rozsahů. Náchylnější k závažným škodám jsou rovněž lesní porosty s velkým objemem biomasy, vyššími stromy a vyšší věkovou třídou (Forzieri et al., 2021; Pawlik & Harrison, 2021). Nicméně jak větrné bouře, tak i gradace kůrovce jsou součástí přirozeného cyklu horských jehličnatých lesů a historicky ovlivňovaly jejich vývoj (Čada et al., 2016, 2013; Svoboda et al., 2012). Disturbance způsobují otevření a prosvětlení lesního porostu. V porovnání s nenarušeným lesem je průnik světla po

disturbancích až čtyřikrát vyšší (Vogel et al., 2020). Toto zvýšení světla v blízkosti lesní půdy souvisí s teplejším a sušším mikroklimatem v lese (Thom et al., 2020). Oslunění mrtvého dřeva však může být prospěšné pro množství saproxylického hmyzu nebo hub (Vogel et al., 2020).

3.4.1 Efekt původce, frekvence, intenzity (severity) a velikosti (size) přirozených disturbancí na avifaunu

Větrné bouře, kalamity hmyzu a lesní požáry jsou nejvýznamnějšími původci přirozených disturbancí nejen v Evropě, ale rovněž v celosvětovém měřítku (FOREST EUROPE, 2020; Senf & Seidl, 2020, 2018; FAO, 2010). Tyto přírodní disturbance vytvářejí tzv. biologické dědictví (Burris & Haney, 2005), což mohou být pahýly, mrtvé dřevo, vývrátové jámy, ale i otevření porostu a oslunění stromů. Biologické dědictví je důležité pro mnoho taxonů, např. brouků (Kozák et al., 2020), ptáků (Kortmann et al., 2018; Repel et al., 2020), hub (Veselá et al., 2019) a lišejníků (Langbehn et al., 2021). Různé typy disturbancí ovlivňují strukturu lesa odlišně (Swanson et al., 2011).

Větrné bouře obvykle způsobují zlomení nebo vyvrácení kmenů stromů, a tím silně snižují korunový zápoj (Lain et al., 2008) a zároveň vytvářejí velké množství ležícího mrtvého dřeva při zachování neporušeného podrostu (Swanson et al., 2011; Scherzinger, 2006). Rovněž dochází ke snížení průměrné výčetní tloušťky porostu díky nejčastějšímu poškození největších stromů, a to jak živých, tak i mrtvých (Pasinelli & Hegelbach, 1997). Díky vzniku velkého množství čerstvého mrtvého dřeva může dojít rychlému množení lýkožrouta smrkového, které přeroste až do kůrovcové kalamity. Také hmyzí gradace zanechává podrost neporušený (De Grandpré & Bergeron, 1997), ale na rozdíl od větrných bouří produkuje velké množství stojících mrtvých stromů. Na druhé straně požáry v přírodě obvykle poškodí všechny živé stromy i podrost (Swanson et al., 2011). Velké množství stojících mrtvých stromů vznikajících vlivem lesních požárů nebo hmyzích gradací, je významné především pro druhy ptáků hnízdící v dutinách (Matseur et al., 2019; Versluijs et al., 2017; White et al., 2016), a to zejména v první dekádě po disturbanci (Janousek et al., 2019; Hobson a Schieck, 1999). Mrtvé stojící stromy po hmyzích kalamitách mohou být navíc stále využitelné pro ptáky hnízdící v korunovém patře (Matsuoka & Handel, 2007) a pro řadu druhů uvedených v červeném seznamu (Beudert et al., 2015). Na druhou stranu v lesních porostech poškozených větrem je množství stojících souší často nízké (Lain et al., 2008). Na druhou stranu větrné

disturbance a také požáry podporují výskyt druhů vázaných na otevřené biotopy nebo keřové patro, a naopak omezují druhy lesního interiéru (Versluijs et al. 2017; Žmihorski, 2010; Scherzinger, 2006). Nárůst druhů keřového patra v prvních letech po disturbanci souvisí s rychlým nárůstem zmlazení v důsledku otevření porostu (Fontaine et al., 2009; Scherzinger, 2006). V případě porostů poškozených kůrovcem by takový nárůst byl pomalejší s ohledem na méně otevřené korunové patro (Swanson et al., 2011).

Kalamity kůrovce jsou obvykle vyvolány větrnými smrštěmi a v posledních letech navíc usnadněny suchem (Senf & Seidl, 2018). Hlavními deskriptory disturbančních režimů jsou frekvence, intenzita a velikost disturbancí (Viljur et al., 2022; Turner, 2010). Frekvence je definována jako počet událostí vyskytujících se za časové období. Intenzita disturbance je definována jako účinek disturbance na ekosystém, často kvantifikovaný jako podíl stromů s úplně usmrcenými korunami. Velikost disturbance je definována jako podíl narušené plochy v rámci krajiny tvořené disturbovanými a nenarušenými lesy (Viljur et al., 2022; Turner, 2010). Zvyšující se intenzita disturbancí v posledních desetiletích zvětšila množství mrtvého dřeva v neobhospodařovaných lesních ekosystémech (Kortmann et al., 2021) a ovlivnila strukturní komplexitu, přičemž disturbance s nízkou intenzitou způsobují větší komplexitu a disturbance s vysokou intenzitou komplexitu snižují (Meigs et al., 2017).

Disturbance v lesích se obvykle klasifikují na základě jejich prostorového rozsahu, intenzity a četnosti do tří širokých kategorií: disturbance s nízkou intenzitou (gap-scale), střední intenzitou a katastrofické (Hart & Kleinman, 2018; Reyes et al., 2010). Přirozené disturbance s nízkou intenzitou v uzavřených lesích zvyšují početnost a bohatství druhů ptáků, které se například živí nebo hnízdí na zemi (Fuller, 2000), jsou hmyzožravé a/nebo hnízdí v dutinách (Przepióra et al., 2020). Tyto disturbance v podobě malých porostních mezer, kdy je několik stromů usmrceno kůrovcem nebo pokáceno větrem v jinak zdravém lese, mohou v mnoha typech porostů zvýšit strukturní heterogenitu a významně zvýšit početnost ptáků (Gharehaghaji et al., 2012; Lewandowski et al., 2021; Przepióra et al., 2020). Naopak disturbance s vysokou intenzitou způsobují velké změny v druhovém složení ptáků (Kamp et al., 2020; Moning & Müller, 2008; Thorn et al., 2016b), kdy dochází ke změně kompozice ptačího společenstva z typicky lesního na společenstvo druhů otevřených ploch a keřové vegetace (Scherzinger, 2006). Navíc v rozsáhlých disturbancích bývá řada druhů ptáků hojnější na místech méně

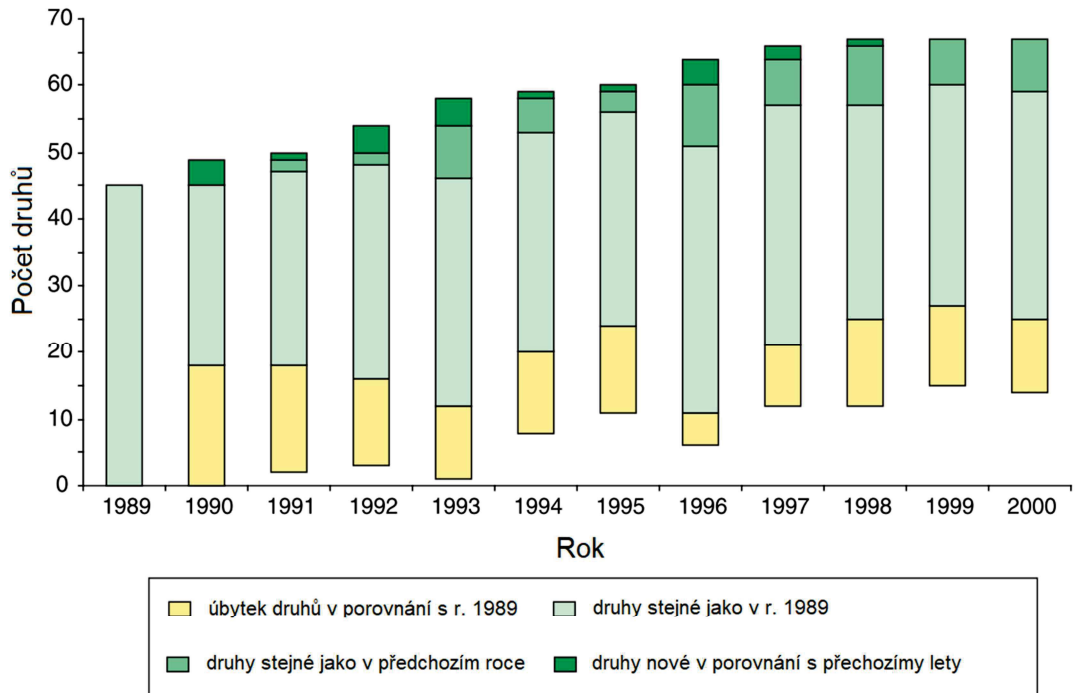
poškozených disturbancemi, kde zůstává více živých stromů (Kameniar et al., 2021), které poskytují útočiště běžným druhům ptáků vázaných na korunové patro.

Velikost poškozené oblasti tedy významně ovlivňuje způsob přeměny ptačího společenstva. Následuje-li po větrné disturbanci šíření kůrovce, druhy živící se kůrovcem vykazují krátkodobé rychlé nárůsty početnosti při těchto kalamitách (Saab et al. 2014). Například Bütler et al. (2004) zjistili při srovnání početnosti datlíka tříprstého v polomových oblastech vyšší početnost v těch, které měly až 3x větší rozlohu. Závislost velikosti poškozené plochy potvrzují též Rota et al. (2014) na datlíkovi černohřbetém (*Picoides arcticus*) nebo Czeszczewik et al. (2013) také u dalších druhů datlovitých (Picidae). V poškozených lesích však pozitivní reakci na kalamitu mají i druhy kůrovcem se neživící (druhotně dutinové druhy), ačkoli ne tak výraznou (Saab et al. 2014).

3.4.2 Sukcese porostů po disturbancích

Nejvýrazněji je vliv sukcese patrný v případě velkoplošných disturbancí, kde došlo k poškození porostu jednou událostí ve stejný čas. Jak již bylo zmíněno, při velkoplošném poškození porostu dochází k výrazné změně složení ptačího společenstva. Ptačí druhy se však obměňují neustále dle rozpadu stromového patra a s postupující sukcesí porostu. V případě kůrovcových kalamit, či větrných disturbancí s následnou gradací kůrovce, často dochází v raných fázích po disturbanci k rychlému zvýšení početnosti některých druhů. Např. datlík tříprstý profituje pouze z kůrovcem čerstvě napadených stromů a s postupným vysycháním stromů jeho početnost opět klesá (Zielewska-Büttner et al., 2018).

Detailně je vliv rozsáhlých disturbancí popsán ve studii Scherzingera (2006) z NP Bavorský les, kde v období let 1989 až 2000 byla provedena studie avifauny po disturbancích způsobených silnými větry, vysokými teplotami v létě a následnou kalamitou kůrovce. Došlo zde ke změně druhového spektra, kdy během 12 let přibylo 22 druhů na úkor druhů původních. Nastal zde úbytek druhů stálých, naopak druhy migrující či částečně migrující své početnosti navyšovaly. Každý rok se měnilo druhové složení o 11 až 36 %. Z tohoto poškození lesa profitovali především datlovití, kdy z původně dvou druhů vzrostla diverzita na 6 druhů. Tento obrat druhů ustal po 10 letech od kalamity kůrovce, respektive 8 letech od kolapsu porostu, avšak 12 let po napadení kůrovcem již nebyl porost v NP Bavorský les atraktivní pro žádného z datlovitých, jak znázorňuje obrázek 5.



Obrázek 5: Změna druhového složení avifauny po větrné disturbanci a následné kalamitě kůrovce v NP Bavorský les v rozmezí let 1989 až 2000. Během tohoto období se zde vyskytovalo celkem 67 druhů. Po 10 letech od napadení kůrovcem došlo k zastavení obratu druhů (Scherzinger, 2006).

Změny ptačího společenstva, ke kterým dochází podobným principem jako v případě přirozených disturbancí kůrovcem, lze pozorovat také u porostů poškozených imisemi. Zde dochází v postupujícím vývoji usmrčených stojících porostů k opadu jehličí, prosvětlení a díky rozpadu silných větví, a nakonec i kmenů, k likvidaci celého korunového patra (Flousek & Hudec 1991). Tento rozpad stromového patra s rostoucím rozkladem stojících stromů pak může zapříčinit vymizení také datlovitých druhů, kteří zde nemusí nacházet vyhovující podmínky k hnízdění. Např. Charman et al. (2012) zaznamenali u strakapouda malého (*Dryobates minor*) minimální výšku hnízda v 5,5 m nad zemí (průměrně 14,9 m). Primární dutinové druhy tedy mohou být limitováni právě výškou stojících kmenů, kdy zlomené nízké pahýly nebudou těmito druhy k hnízdění využívány. Úplný rozpad stromového patra má za následek razantní úbytek především druhů korunového patra, které tvoří významný podíl v celém společenstvu lesních ptáků (Fuller, 2003).

V případě živých pralesovitých porostů však sukcese funguje odlišně. Zde dochází k velmi malým disturbancím na úrovni stromů, které přinášejí strukturní heterogenitu. Roshan et al. (2017) uvádějí, že druhy vázané na pozdější fáze

sukcese jsou vázány zároveň na stromy vyšší než 15 m s výčetní tloušťkou nad 50 cm. Rovněž tyto druhy se vážou na mrtvé stromy v porostu (ať už ležící či stojící) a mají pozitivní vztah k rostoucí pokryvnosti korunového patra. Tyto parametry odpovídají právě spíše starým lesům.

Pokud bychom srovnali bohatost a složení ptačího společenstva na gradientu sukcese od obnažených ploch přes křovinnou vegetaci až po vzrostlý les, biotopy v pozdější fázi sukcese (husté křoviny a les) hostí nejvíce druhů (Reif et al. 2013). Nárůst druhů v pozdějších fázích sukcese nastává díky rostoucí heterogenitě biotopů (Šálek et al. 2012). Rivero et al. (2016) uvádějí ve starších lesních porostech konkrétně vyšší zastoupení inaktivních druhů hledajících potravu na kmenech stromů a také druhů silně vázaných na lesní porost. V případě živých pralesovitých porostů dochází k velmi malým disturbancím na úrovni stromů, které přinášejí strukturní heterogenitu.

Naopak raně sukcesní plochy (jako jsou obnažené plochy a travnaté porosty) hostí druhy s největší habitatovou specializací a mírou ohrožení (Reif et al., 2013). Vyšší přítomnost raně sukcesních stanovišť způsobuje vyšší abundanci ptačích druhů vázaných na tato stanoviště počínající sukcese (tzv. ptačí specialisty), ale také generalistů (Drapeau et al., 2000). Ptačí druhy vázané na počáteční fázi sukcese jsou vázány na podrost do 2 m výšky, stromy s výčetní tloušťkou mezi 10 a 20 cm a výšce 7 až 15 m. Tato struktura odpovídá spíše mladším a hustším porostům (Roshan et al. 2017).

Rovněž paseky vzniklé při holosečném typu hospodaření či při těžbách kůrovcem napadených hospodářských porostů jsou typem disturbancí. Na holosečích v počáteční sukcesní fázi je nejnižší počet druhů v porovnání s pozdějšími fázemi (Winkler, 2005). Druhová bohatost však rychle stoupá během prvních sukcesních stádií (tj. během prvních cca 7 let), přičemž mezi 4. až 7. rokem dochází k maximálnímu nárůstu. Tento průběh lze sledovat jak v jehličnatém, tak listnatém porostu. V každé sukcesní fázi se navíc vytváří unikátní složení ptačího společenstva (Winkler 2005).

Rychlý a významný nárůst početností semenožravých druhů v poškozeném lese během hnízdní sezony může způsobit rovněž semenný rok, ve kterém je extrémní produkce semen (Scherzinger, 2006). Ten může nastat reakcí stromů na stresující podmínky vzniklé disturbancemi či jim předcházející (např. sucho) (Ascoli

et al., 2020). Avšak po tomto období se početnosti těchto druhů zase vracejí do původních hodnot (Scherzinger, 2006).

3.4.3 Vliv vytěžení mrtvého dřeva z disturbovaných porostů

Odstraňování kůrovcového mrtvého dřeva z porostů se odráží v nižším počtu druhů ptáků v porovnání s porosty bez aplikované záchranné těžby (Lindenmayer et al., 2017). Vytěžení mrtvého dřeva po disturbancích dokáže do určité míry pozměnit složení ptačího společenstva a abundanci. Žmihorski (2010) uvádí, že vytěžení všech popadaných stromů má na složení ptačího společenstva větší vliv než samotná disturbance. Při srovnání vytěžených polomů, nevytěžených polomů ponechaných přirozené regeneraci a nepoškozených lesů zjistil výraznou podobnost společenstva nepoškozených a nevytěžených porostů, a naopak odlišnost společenstva vytěžených ploch. Například ve studii v Bavorském lese bylo zjištěno snížení počtu druhů po provedení těžby. Avšak jak na nevytěžených, tak i na vytěžených plochách se vyskytují ohrožené druhy nebo druhy snižující svou početnost (např. rehek zahradní, *Phoenicurus phoenicurus*) (Thorn et al. 2016). Odtěžení mrtvých stojících stromů negativně postihuje především dutinové druhy (Versluijs et al. 2017). To je dáno jejich závislostí na přítomnosti stojících mrtvých stromů (Czeszczewik et al. 2013). Aplikace lesnických zásahů spočívající v odstranění stojícího mrtvého dřeva pak logicky vysvětluje vyšší početnost dutinových druhů v bezzásahových porostech (Bouvet et al., 2016). Vytěžení mrtvého dřeva má však dlouhodobé následky. To lze doložit příkladem z Bělověžského pralesa, kde se datlík tříprstý vyskytoval až 2x méně v oblastech, kde probíhala v minulosti těžba (po dobu 80 let, v době studie 60 let staré porosty), v porovnání s historicky neovlivněnými porosty. Opět je to zapříčiněno nižším množstvím mrtvého dřeva, které místy i zcela chybělo (Wesołowski et al. 2005).

3.5 Vliv nadmořské výšky

Ve vyšších nadmořských výškách jsou drsnější klimatické podmínky, nacházejí se zde méně produktivní půdy, je zde méně druhů stromů a keřů a méně bohatá vegetace. S tím souvisí rovněž menší množství hmyzu v těchto vyšších polohách (Fuller, 2003). Tyto faktory způsobují, že lesy ve vyšších polohách jsou chudší na ptačí druhy a rovněž je nižší abundance druhů, než v nižších nadmořských výškách (Lacko et al., 2018; Stone et al., 2008). To potvrzují Reif et al. (2013), kteří uvádějí negativní efekt nadmořské výšky na ptačí bohatost především na plochách bez

vzrostlé vegetace, konkrétně na obnažených půdách, travnatých porostech a řídkých křovinách, nebo Kellner et al. (2018), kteří uvádějí jako hlavní příčinu trendů na gradientu nadmořské výšky především nižší hustotu vegetace ve vyšších výškách. Hustota vegetace však může vedle vlivu nadmořské výšky vysvětlovat trend druhů dle sklonu nebo orientace ke světovým stranám (Kellner et al., 2018, Melin et al., 2018). Snižující se počet druhů s rostoucí nadmořskou výškou je typický pro horské lesy, přičemž nejvýraznější je redukce diverzity v nadmořských výškách nad 1100 m (Scherzinger, 2006). Také Kloubec & Bufka (1997) uvádějí ve své studii z oblasti Šumavy jako lokality s nejnižšími hodnotami oblasti ve vyšších polohách nad 1000 m, ačkoli v těchto lokalitách jsou většinou acidofilní horské bučiny.

Na gradientu nadmořské výšky tedy klesá početnost druhů, a naopak vzrůstá podíl dominantních druhů, a to nejen v čistě lesním prostředí (Scherzinger, 2006). Na gradientu nadmořské výšky dochází k obratu druhů (species turnover) (García-Navas et al., 2020; Jankowski et al., 2013). Ten může být vysvětlen tím, že některé druhy ptáků s optimem v nižších polohách jsou nahrazovány ve vyšších výškách velmi podobnými druhy (Flousek et al., 2015). To může být spojeno se zastoupením smrku v druhovém složení porostů, jehož přirozený výskyt je v porostech nad 1000 m n. m. Například strakapoud prostřední (*Dendrocoptes medius*) obývá listnaté lesy v nižších polohách, zatímco ve smíšených horských lesích jej nahrazuje strakapoud bělohřbetý (*Dendrocopos leucotos*) nebo datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*) v horských smíšených a jehličnatých lesích (Kloubec et al., 2015). Podobně šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*) obývá smíšené a listnaté lesy se vzrostlými stromy s hrubou kůrou v nižších polohách, zatímco šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) je vázán na horské bučiny a jehličnaté lesy (Keller et al., 2020).

Existují však i druhy, které s nadmořskou výškou abundance zvyšují. Může se jednat o druhy specializované na biotop, který se nacházejí pouze ve vyšších polohách (Rivas-Salvador et al., 2019), nebo rovněž druhy specializované na určitý typ potravy nebo substrát, na kterém potravu vyhledávají (Benedetti et al., 2022). Chamberlain et al. (2016) rozdělili ptačí druhy na ptáky nižších nadmořských výšek, u kterých abundance s nadmořskou výškou klesá, druhy přechodové zóny, které vykazují nelineární trend s vrcholem výskytu kolem hranice lesa a dále druhy otevřených stanovišť, které buď mají vrchol výskytu v otevřených plochách, nebo vykazují rostoucí trend se zvyšující se nadmořskou výškou. Rostoucí trend s nadmořskou výškou u posledně jmenované skupiny je podmíněn studiem ve vysokohorských územích, kde nejvyšší partie již nejsou porostlé lesem. Rovněž Zielewska-Büttner et al. (2018) uvádějí pozitivní efekt nadmořské výšky, kdy byl

potvrzen častější výskyt datlíka tříprstého ve vyšších polohách. Vyšší výskyt ve vyšších polohách byl zaznamenán také u červenky obecné (*Erithacus rubecula*) a králíčka ohnivého (*Regulus ignicapilla*) (Bouvet et al., 2016). Bouvet et al. (2016) zjistili negativní efekt nadmořské výšky také u dutinových druhů. Druhy upřednostňujícími nižší polohy byly šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), sýkora koňadra (*Parus major*), sýkora babka (*Poecile palustris*) a strakapoud velký (*Dendrocopos major*).

3.6 Habitatové objekty v lesních porostech

Staré velké stromy (někdy také habitatové stromy) jsou klíčovými strukturami pro biodiverzitu v různých typech prostředí po celém světě (Lindenmayer, 2017; Prevedello et al., 2018). Většinou se jedná o velké, velmi staré živé či již mrtvé stromy (Bütler et al., 2013; Paillet et al., 2018). Tyto prvky starých lesů se běžně vyskytují v bezzásahových porostech (Nilsson et al., 2003), avšak v hospodářských lesích se vyskytují jen zřídka. Konkrétně mohou být v bezzásahových porostech až 10x početnější (až 20 stromů/ha), než v porostech hospodářských. V bezzásahových porostech se rovněž často nachází větší množství mrtvého dřeva, či je zde často větší heterogenita stromového patra (ať už vertikální či horizontální). Habitatové objekty tak mohou hrát významnou roli především v hospodářských porostech, kde je přítomnost mrtvého dřeva podstatně nižší. Bütler et al. (2013) udávají 5 až 10 habitatových stromů na hektar jako nezbytný počet pro zmírnění negativního efektu lesnického hospodaření na biodiverzitu. V současnosti se však v hospodářských porostech nachází 0,5 až 2 stromy na jeden hektar. I takto nízký počet starých stromů však může mít pro některé druhy velký význam. Například strakapoud velký (*Dendrocopos major*) a datel černý (*Dryocopus martius*) potřebují v rámci svého teritoria jen několik vhodných stromů pro hnízdění (Vandekerckhove et al., 2013). Při současných moderních lesnických praktikách jsou však habitatové stromy v hospodářských lesích eliminovány jako stromy s poškozením, které mají nízkou ekonomickou hodnotu (Bütler et al., 2013). Habitatové stromy a jejich mikrostanoviště však mohou být útočištěm mnoha ohrožených specializovaných druhů flory a fauny. Jejich odstraňování tedy může mít negativní vliv na mnoho skupin organismů, včetně ptáků (Horák, 2017; Koch Widerberg et al., 2018; Lindenmayer et al., 2014).

Na těchto starých stromech se často nacházejí specifická mikrostanoviště (Tree-related microhabitats - TreMs). Tato mikrostanoviště jsou místa na stromě,

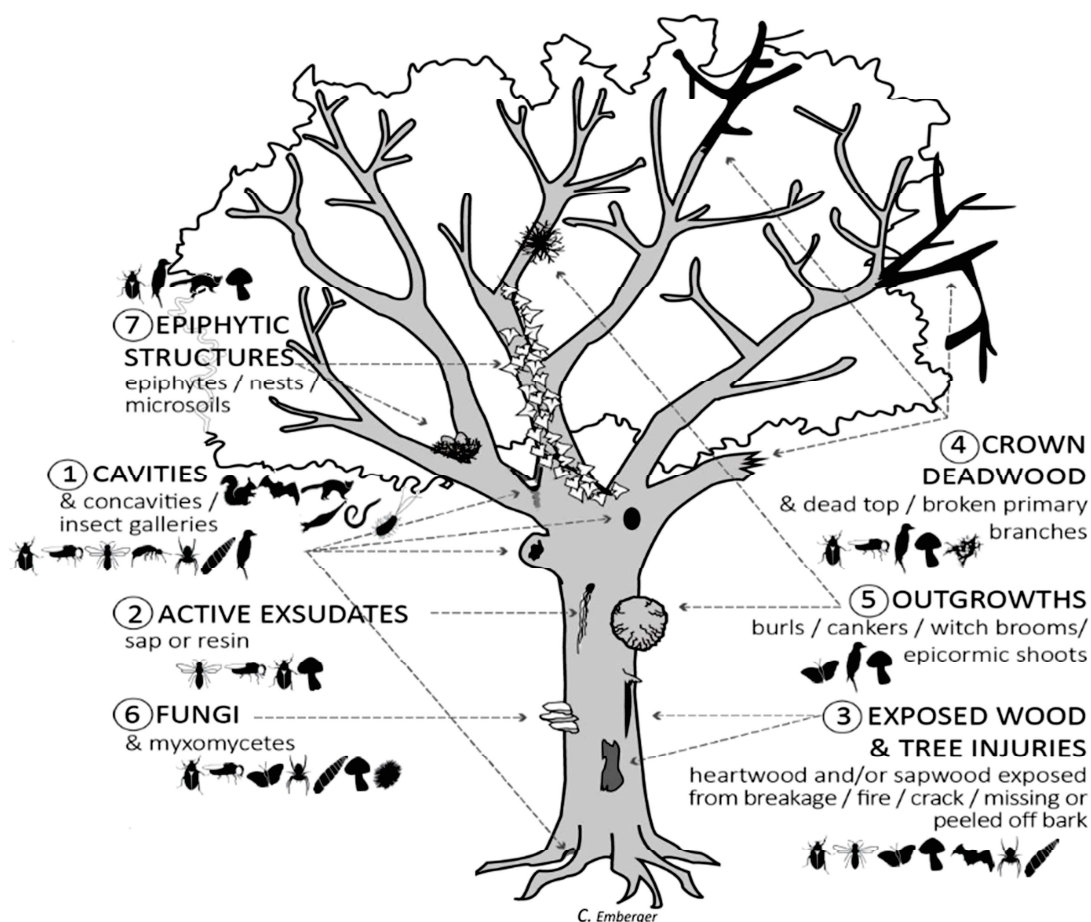
kteřá vykazují významně zvýšenou atraktivitu pro organismy (Kolařík et al., 2013). Mezi mikrostanoviště se řadí např. mrtvé dřevo v korunách, zlomené vršky stromů, plodnice hub, dutiny datlovitých druhů ptáků, praskliny, různé charakteristiky kůry, obrosty či epifytické rostliny (Paillet et al., 2018), dutiny vytvořené tesařikovými brouky (rod *Cerambyx*), ztráty kůry či přítomnost břechťanu (Regnery et al., 2013).

Řada druhů může být vázána na tato mikrostanoviště během jejich životního cyklu (hledání potravy, ukrytí, místo pro hnízdění). Např. dutiny vzniklé činností šplhavců pro účely hnízdění mohou po jejich opuštění sloužit pro sekundární obyvatele. Těmi mohou být druhy ptáků sekundárně hnízdících v již vytvořených dutinách, ale také netopýři, malí obratlovci, brouci apod. Dále se může jednat o dutiny vzniklé během postupného rozkladu mrtvého dřeva. Jejich vzniku většinou předcházelo poranění stromu. Dutiny se však mohou vytvořit také v kořenových náběžích stromů jejich růstem. Tyto dutiny mohou být opět využívány řadou druhů, včetně ptáků. Různé praskliny a ztráty kůry jsou častější spíše na mrtvých stromech. Tato mikrostanoviště jsou důležitá nejen pro ptáky, ale především pro netopýry, kteří hnízdí pod odstávající kůrou (Bütler et al., 2013). Přítomnost mikrostanovišť roste s rostoucím průměrem v prsní výšce (DBH) (Larrieu et al., 2014) a výskyt mikrostanovišť se dramaticky zvyšuje na stromech s výčetní tloušťkou nad 70 cm (Larrieu et al., 2012). Např. dutiny se vyskytují častěji s rostoucím průměrem jak u živých, tak mrtvých stromů. Větší tloušťka dřeva okolo dutiny navíc přináší lepší mikroklimatické podmínky pro hnízdění ptáků či odpočívání netopýrů. Počet dutin se zvyšuje také s rostoucím množstvím srážek. To napovídá, že distribuce dutin odráží přítomnost hub způsobujících rozklad jádra kmene (Bütler et al., 2013).

Mikrostanoviště se rovněž ukazují jako dobrý ukazatel kvality lesních porostů a mohou být užity pro hodnocení biodiverzity (Regnery et al., 2013), kdy se diverzita mikrostanovišť ukazuje jako dobrá vysvětlující proměnná (Regnery et al., 2013, Paillet et al., 2018). Diverzita mikrostanovišť ovlivňuje pozitivně druhovou bohatost všech ptáků, včetně dutinových druhů (u nich také abundanci) a lesních specialistů. Diverzita sledovaných mikrostanovišť nalezená na torzech mrtvých stromů pak měla prokazatelný vliv také na druhy uvedené v červeném seznamu Francie (Paillet et al., 2018). Rovněž Regnery et al. (2013) zjistili pozitivní korelace abundancí všech sledovaných dutinových druhů s výskytem mikrostanovišť. Dále Charman et al. (2010) uvádějí častější výskyt strakapouda malého (*Dryobates minor*) v lesích s velkým množstvím suchých větví v korunách stromů o tloušťce nad 20 cm. Bylo zjištěno že, datlové pro hloubení hnízdních dutin preferují stromy s větším průměrem (Hebda et al., 2017) a silní exkavátoři, jako je datel černý (*Dryocopus*

martius), hloubí dutiny přednostně ve stromech, na kterých se vyskytuje dřevo se známkami rozkladu (Puverel et al., 2019).

Zjištěná diverzita mikrostanovišť byla lepším ukazatelem bohatosti ptactva než velké strukturní elementy lesní struktury, jako např. plocha výčetní základny živých stromů, počet silných torz mrtvých stromů a množství velkých ležících kmenů (vše nad průměr 47,5 cm) (Regnery et al., 2013, Paillet et al., 2018). Abundanci jednotlivých dutinových druhů lépe vysvětlovala diverzita mikrostanovišť také v porovnání s hustotou živých stromů, nebo i přítomností dutin šplhavců (Regnery et al., 2013). Ukázka různých typů mikrostanovišť se zobrazením skupin mikroorganismů vázaných na jednotlivá mikrostanoviště zobrazuje obrázek 6.



Obrázek 6: Habitatový strom a stromová mikrostanoviště (Larrieu et al., 2018) se zobrazením příkladů druhů s vazbou na jednotlivé typy mikrostanovišť dle (Bütler et al., 2020).

3.7 Možnosti dělení druhů dle jejich vazby na biotop a dalších ekologických vlastností

Ptačí společenstvo je obvykle složeno z druhů s rozmanitými ekologickými nároky a s tím souvisejícími odlišnými nároky na podmínky prostředí. Pro hodnocení odpovědí avifauny na reakci disturbancí lesních porostů, přítomnosti mrtvého dřeva a dalších strukturních faktorů, jako jsou např. hustota keřového patra či výška korunového patra, je často zapotřebí rozřadit jednotlivé druhy do skupin (guild) s podobnými ekologickými nároky. Druhy však mnohdy nemají vyhraněné vlastnosti a může docházet k jejich kombinování do více guild.

Dle nároků na stanoviště lze dělit druhy na generalisty a specialisty určitých typů biotopů. Biotopoví generalisté obývají širokou niku a jsou schopni využívat rozmanité zdroje stanovišť. Naopak biotopově specializované druhy obývají úzké rozsahy nik a využívají omezené zdroje stanovišť. Příkladem mohou být druhy ptáků specializované na struktury starých lesů (Birčák & Reif, 2015). Vzhledem k tomu, že generalisté dokáží využít různorodější podmínky, lze u nich předpokládat vyšší toleranci ke změnám prostředí než u specialistů. U specializovaných druhů je zase pravděpodobnější, že budou náchylnější k vymizení (Devictor et al., 2008a; Richmond et al., 2005). To potvrzují důkazy o rozdílných populačních trendech ptáků mezi stanovištně specializovanými druhy a stanovištními generalisty (Gregory et al., 2007; Kameniar et al., 2021). Zatímco generalisté vykazují stabilní populační trendy, v případě lesních specialistů se populační trendy v Evropě snižují (Gregory et al., 2007). Konkrétně v České republice je patrný rostoucí trend lesních specialistů, který souvisí s nárůstem plochy lesních porostů (Reif et al., 2007), což bylo potvrzeno také v dalších oblastech (Ram et al., 2017; Reif et al., 2007; Santamaría-Rivero et al., 2016). Stejně tak některé specializované druhy lesních ptáků zvyšují své hustoty směrem z lesních okrajů do lesního interiéru (Terraube et al., 2016). V souladu s tím mohou být silně biotopově specializované druhy ptáků negativně ovlivněny fragmentací krajiny a disturbancemi (Devictor et al., 2008a). Na druhou stranu u některých druhů ptáků, včetně generalistů, mohou strukturní faktory jako lesní mýtiny, porostní mezery, komplexita porostu, velikost lesního fragmentu, topografie nebo dokonce málo využívané lesní cesty, pozitivně ovlivňovat diverzitu ptáků v jinak strukturně jednoduchých lesních porostech (Hofmeister et al., 2017; Lešo et al., 2019; Šálek et al., 2010; Žmihorski, 2016). Generalisté tedy mohou vykazovat pozitivní odpověď na okrajový efekt (Batáry et al., 2014; Hofmeister et al., 2017), zatímco ptáci se silnou vazbou na lesní interiéru (lesní specialisté) preferují

homogenní rozlehlé porosty a přítomnost lesních mezer či jiných okrajů na ně může mít negativní vliv (Hofmeister et al., 2017).

Kromě obecného dělení na biotopové generalisty či specialisty se druhy ptáků často dělí dle jejich vazby na určitý typ biotopu. Někteří autoři dělí druhy např. na: lesní druhy zapojených porostů (Azeria et al., 2011), společenstvo otevřených biotopů (Scherzinger, 2006, Chamberlain et al., 2016), druhy listnatých porostů (Reise et al., 2019), specialisty porostních okrajů (Roshan et al., 2017), specialisty starých lesních porostů (Taillie et al., 2019) nebo specialisty jehličnatých porostů (Scherzinger, 2006).

Druhy se v různých studiích dělí například také dle jejich migračních strategií na: stálé druhy (Schulze et al., 2019), částečné migranty (Scherzinger, 2006), migranty na krátké vzdálenosti či dálkové migranty (Fuller, 2000).

Často se ve studiích lze setkat rovněž s dělením druhů dle místa hnízdění, místa sběru potravy či druhu potravy. Tato dělení mohou rovněž poskytnou informaci, jakým způsobem je pro ptáky daný biotop významný. Je však nutné počítat s velmi rozdílnými počty druhů, které do jednotlivých kategorií spadají. Fuller (2003) analýzou vlastností jednotlivých druhů zjistil procentuální zastoupení ptačích guild v lesních ekosystémech. Dle místa hnízdění: největší podíl ptáků si buduje hnízdo v dutině či škvírách (35 %), významná část v keřovém patře (28 %) a v korunách stromů (21 %), na zemi pak nejméně (16 %). Dle místa sběru potravy: nejvíce druhů sbírá potravu v keřovém patře (34 %), vysoký podíl sbírá potravu v korunách stromů (28,5 %) a na zemi (26,5 %), menší podíl druhů pak sbírá potravu v mrtvém dřevě či na kůře (9 %). Nejmenší podíl zaujímají druhy lovcí ve vzduchu (2 %). Dle druhu potravy: většina druhů se živí bezobratlými (70 %), výrazně menší část pak rostlinnou stravou (16 %), kombinací rostlinné stravy a bezobratlých (9 %) a nejmenší část obratlovci (5 %). Distribuce a abundance druhů může být ovlivněna také dalšími faktory. Hustota populace je spjata s velikostí těla a stravou. Větší druhy okupují větší teritoria a mají menší hustotu. Vzácnější jsou rovněž druhy živící se mršinami či obratlovci (karnivorní) v porovnání s insektivory či granivory (Fuller, 2003).

3.8 Přímý vliv globální změny klimatu na avifaunu

Klima je důležitým faktorem ovlivňující abundance druhů. Ovlivnění ptačích společenstev změnou klimatu prostřednictvím extrémních klimatických událostí způsobujících disturbance lesních porostů (větrné bouře, sucho a s tím spojené kalamity kůrovců) popisuje kapitola 3.4. Vedle disturbancí jsou však ptáci ovlivňováni přímo změnami teploty a s tím spojených faktorů. Vliv teploty se ukazuje být významnějším hybatelem než krajinný pokryv nebo dostupná vlhkost (Howard et al., 2015). Schulze et al. (2019) se věnovali výzkumu vlivu současných environmentálních změn (především změny koncentrace atmosférického CO₂ a depozice dusíku) a změn v lesnickém hospodaření na avifaunu střední Evropy. Došli ke zjištění, že právě tyto dva faktory vysvětlují až 92 % variability v populacích lesních druhů ptáků.

V některých zemích již dochází k adaptaci lesnického managementu na změny klimatických podmínek. Tyto změny v lesnických postupech způsobují nárůst abundancí lesních specialistů (Schulze et al., 2019). Díky tomu se např. severské lesy staly pro ptáky vhodnější. Došlo zde k místním nárůstům mrtvého dřeva, množství ponechaných stromů na těžných plochách, nárůstu heterogenity porostu, zestárnutí porostu a nárůstu podílu listnatých porostů. Rovněž byl pozorován nárůst letních teplot, který byl patrný již od roku 2002. Celková odpověď ptačích druhů na tyto nastalé podmínky byla v období let 1998 až 2015 pozitivní, a to bez rozdílu mezi lesními specialisty či generalisty (Ram et al., 2016). Virkkala (2016) však přisuzuje naopak populační poklesy ptáků severských boreálních lesů řízené změně biotopů vlivem lesnictví nebo efektu klimatické změny v případě druhů, které měly klesající trendy také v chráněných bezzásahových územích.

Ram et al. (2016) uvádějí nárůst teplot v oblastech severských lesů jako faktor ovlivňující lesní druhy ptáků pozitivně (což bude silně dáno také zlepšením kvality a množstvím tamních lesů, jak je uvedeno výše). Naopak nelesní druhy ptáků zde mají negativní trend početnosti. Také Roberts et al. (2019) zjistili v kalifornských jehličnatých lesích středních poloh rostoucí abundanci ptáků v průběhu suchého období a jejich modely předpovídaly podobně vysoké abundance se zvyšující se teplotou v budoucnu. Tyto druhy však byly rovněž citlivé na přítomnost vody a jejich pozitivní nárůst může být narušen suchem a změnou biotopů. Weyland et al. (2019) zjistili během suchého roku nárůst karnivorních druhů. Kontrastem je pokles druhové bohatosti i abundance granivorních a insektivorních druhů mezi extrémně suchým rokem a rokem s běžnými podmínkami.

Jak již bylo zmíněno v kapitole 3.7, mezi ptáky existuje řada migračních strategií a klimatické změny působí na jednotlivé druhy v závislosti na jejich migračních vlastnostech odlišně. Např. z populačních trendů za posledních 45 let je patrný nárůst stálých lesních či částečně migrujících druhů boreálních lesů. Tento nárůst může být vysvětlen delším vegetačním obdobím a mírnější zimou vlivem změny klimatu. Dalším vysvětlením, a to nejen v Evropě, ale také v Severní Americe, může být zvýšený výskyt disturbancí na krajinném měřítku (podrobněji v kapitole 3.4), které se stávají častější, a také rostoucí strukturní diverzita porostů (Virkkala, 2016). Naopak negativní trend environmentálních změn byl zjištěn u regionálně či kontinentálně migrujících lesních druhů (Laaksonen & Lehikoinen, 2013, Virkkala, 2016, Schulze et al., 2019). V případě druhů migrujících pouze na krátké vzdálenosti (regionálně), je negativní trend méně výrazný. Jejich populace jsou relativně stabilní, avšak s velkými odchylkami. Naopak, druhy migrující na dlouhé vzdálenosti přes kontinenty vykazují výrazný pokles (Schulze et al. 2019). Mezi tyto ptáky patří druhy zimující na západě nebo východě Afriky či Asie (Laaksonen & Lehikoinen, 2013). Nárůst teploty může výrazně ovlivnit nejen početnost, ale také načasování přiletu migrujících druhů ptáků. Příkladem může být sýkora koňadra (*Parus major*) a lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*), u kterých bylo při dlouhodobém monitoringu (od r. 1961 až do r. 2007) pozorováno dřívější zahnízdění. Trendy dřívějšího hnízdění obou druhů byly zároveň v souladu s dřívějším olistěním stromů a aktivitou housenek, důležitých jako zdroj potravy (Bauer et al., 2010). Tyto faktory patrně souvisí s postupným oteplováním na daných lokalitách. Kromě dřívějšího přiletu ze zimovišť a dřívějšího hnízdění bylo v případě lejska bělokrkého pozorováno rovněž zvětšování snůšky, která opět může souviset s časnější aktivitou hmyzu umožňující zvýšení reprodukce (Král et al., 2011).

Rovněž samotná velikost areálu druhů má význam v působení změn klimatu na ptáky. V případě druhů s omezenými areály jsou patrné nejvýraznější změny populačních trendů (Koleček et al., 2018). U těchto druhů s malými nehnízdními areály je vyšší riziko výraznějšího populačního poklesu při výskytu nepříznivých faktorů, jako jsou ztráty biotopu nebo klimatické extrémny. Jejich populace však zároveň lépe přirůstají, pokud se naskytne příhodné podmínky. Naopak druhy s rozsáhlejšími nehnízdními areály mají trendy mírnější.

Důležitost některých faktorů, které mají vliv na trendy ptáků a mění se změnou klimatu, se rovněž liší na různých zeměpisných šířkách. Např. v severních polohách je významným činitelem teplota, v jižních polohách je významnější vlhkost (dostupnost vody). Nejchoulostivějšími druhy na klima, zejména ve vztahu k teplotě,

jsou v rámci Evropy druhy vyskytující se právě na severních oblastech a rovněž druhy horské (Laaksonen & Lehikoinen, 2013, Howard et al., 2015). Také Koschová & Reif (2014) zjistili v případě evropských běžných hnízdících druhů nejvýraznější poklesy u druhů, které mají centrum svého rozšíření v severní Evropě. Naopak trendy druhů s centrem svého rozšíření na jihu Evropy dosahují nejvýraznějších nárůstů. Kromě již zmíněných vlastností druhů mohou být na změny klima více náchylné druhy s menší velikostí těla (Schulze et al., 2019).

4 Výsledky disertační práce

Předkládaná práce se skládá ze čtyř dílčích studií, z nichž tři byly publikovány v časopisu *Forest Ecology and Management* (Q1 dle AIS) a jedna studie byla publikována v recenzovaném časopisu *Silva Gabreta* (SCOPUS).

Studie I: **Kebrle, D.**, Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>.

Studie II: **Kebrle, D.**, Hofmeister, J., Kodet, V., Hošek, J., 2023. Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe. *For. Ecol. Manage.* 550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>.

Studie III: **Kebrle, D.**, Zasadil, P., Barták, V., Hofmeister, J., 2022. Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe. *For. Ecol. Manage.* 524. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>.

Studie IV: **Kebrle, D.**, Zasadil, P., 2022. Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava [Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park]. *Silva Gabreta* 28, 65–82.

4.1 Studie I

Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management

Dominik Kebrle, Petr Zasadil, Jan Hošek, Vojtěch Barták, Karel Šťastný

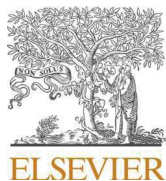
Podíl autora disertace 70 %:

Podílel jsem se na přípravě experimentu ve formě přípravy podkladů pro výběr studijních lokalit a připravoval jsem podklady pro sběr dat (zpracování dat lesnické evidence, příprava mapových podkladů), spolupodílel jsem se na sběru dat (lokalizace a měření stromů nad 70 cm výčetní výšky atd.). Byl jsem zodpovědný za bezpečnost zpracování a čištění dat z terénu a přípravu podkladů pro výběr vzorkovacích ploch na základě získaných dat (hustotní mapy nalezených velkých stromů, mapy věku porostu a druhového složení dle dat lesnické evidence).

Provedl jsem sběr ornitologických dat a zpracoval data o struktuře porostu. Provedl jsem exploratorní analýzu dat a navrhl postup statistického vyhodnocení, které bylo finalizováno s pomocí Vojtěcha Bartáka. Pod vedením Petra Zasadila a Karla Šťastného jsem sepsal všechny části manuskriptu. Byl jsem zodpovědný za komunikaci s redakcí časopisů a recenzenty i úpravy manuskriptu během recenzního řízení.

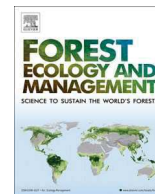
Publikováno jako:

Kebrle, D., Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>.



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management

Dominik Kebrle^{a,b,*}, Petr Zasadil^a, Jan Hošek^b, Vojtěch Barták^c, Karel Štastný^a

^a Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Department of Ecology, Kamýcká 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic

^b Ecological Services, Tichá 784/4, 268 01 Hořovice, Czech Republic

^c Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Department of Spatial Sciences, Kamýcká 129, CZ-165 21 Prague, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Beech
Integrative forest management
Old trees
Retention forestry
Veteran trees

ABSTRACT

Large trees (also termed veteran trees or habitat trees) are keystone structures for biodiversity worldwide. Retention forestry aims to keep large trees in production stands to support biodiversity. Nevertheless, there is insufficient information about the effect of large trees on biodiversity and how many large trees should be left in different types of stands, including spruce-dominated production forest. We aimed to investigate the influence of large trees on birds (included generalist and specialist species) in spruce-dominated production forest throughout the Czech Republic while taking into consideration effects of stand age, tree species composition, and distance to a clearing. At 20 study sites (each 600 ha), all trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 70 cm were exhaustively searched. We then localized sampling plots representing a gradient of large tree numbers from zero to maximum on each plot. Birds were sampled using point count method in breeding seasons 2018 and 2019. Bird assemblages were analysed using generalized linear mixed models with Poisson error distribution. The total number of birds, number of generalist species, and number of specialist species increased significantly with the number of broadleaved trees ≥ 70 cm DBH. Furthermore, tree species diversity positively affected generalist species and negatively influenced specialist species. Our results suggest that 5 broadleaved trees ≥ 70 cm DBH/ha greatly improve bird diversity in spruce-dominated production forests and forest management should be adapted to reach ≥ 5 native, large, broadleaved trees to improve structural diversity of spruce-dominated production forests.

1. Introduction

More than half of the forest area in the European Union is covered by forest having production as its primary function (European Commission, 2011). Many native forests in Europe have been transformed into even-aged production forests of such commercially attractive conifers as Norway spruce (*Picea abies*), which in a large proportion of these places is outside of its original range (FOREST EUROPE, 2020; Klimo et al., 2000). The transformation of native (usually broadleaved) forests to spruce-dominated production forests has often caused the biodiversity of these forests to be very low (Felton et al., 2010; Sweeney et al., 2010). Conversely, unmanaged forest reserves are always the remaining island of the native (mostly broadleaved) forests with high ecological potential in comparison to production forests (Felton et al., 2016; Horák et al., 2019; Lešo et al., 2020). Additionally, about three-quarters of forests in

Europe are even-aged, are beyond the regeneration phase, but have not yet reached the mature phase. (FOREST EUROPE, 2020) These are usually forests 20–80 years old (FOREST EUROPE, 2011). Nevertheless, advancing forest age generally increases biodiversity (Moning and Müller, 2008, 2009). In particular, greater forest age increases the abundance of canopy and cavity-nesting bird species (Hobson and Bayne, 2000). For example, the critical forest age threshold for a satisfactory diversity of lichens, molluscs, and birds in European beech (*Fagus sylvatica* L.)-dominated forests ranges from 100 to 170 years in sub-montane forests and from 160 to 220 years in montane forests (Moning and Müller, 2009). On the other hand, production forestry aims to shorten the rotation length – in beech stands, for example, to less than 120 years (Bütler et al., 2013). Individual old forest structures, such as large, old trees, which are commonly found in non-intervention stands (Nilsson et al., 2003), rarely occur in production forests. These old-

* Corresponding author at: Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Department of Ecology, Kamýcká 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic.

E-mail address: kebrle@fzp.czu.cz (D. Kebrle).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>

Received 20 April 2021; Received in revised form 10 June 2021; Accepted 12 June 2021

Available online 23 June 2021

0378-1127/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

growth trees are keystone structures for biodiversity in landscapes worldwide (Lindenmayer, 2017; Prevedello et al., 2018).

Large, old trees (also known as veteran trees or habitat trees) may bear diverse defects (termed tree-related microhabitats, or TreMs), such as canopy deadwood, trunk cavities, cracks, or bark pockets (Bütler et al., 2013; Paillet et al., 2018). The numbers of these TreMs rise with increasing diameter at breast height (DBH) (Larrieu et al., 2014) and the incidence of TreMs increases dramatically on trees with DBH > 70 cm (Larrieu et al., 2012). Many bird species are dependent on TreMs during their life cycles as sources of food, shelter, or breeding habitat (Regnery et al., 2013). For example, Lesser Spotted Woodpecker (*Dryobates minor*) prefers stands with high occurrence of dead branches (Charman et al., 2012). Furthermore, there is evidence, that woodpeckers prefer trees with larger diameters for excavating breeding cavities (Hebda et al., 2017), and strong excavators, such as Black Woodpecker (*Dryocopus martius*), excavate cavities preferably in trees with signs of wood decay (Puverel et al., 2019). Abandoned woodpecker cavities can then provide nesting opportunity for secondary cavity nesters (Pakkala et al., 2018). Therefore, large trees play an important role for forest bird diversity, and especially in production forests, where quantities of deadwood are low. The density of large trees with DBH \geq 70 cm in managed forest is typically less than 2 trees/ha (Bütler et al., 2011; Bütler and Lachat, 2009). Even such a low number of old trees can be of great importance for some species, however. For example, the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) and Black Woodpecker (*D. martius*) need only a few suitable nesting trees within their territory in order to survive (Vandekerckhove et al., 2013). In modern managed forests, however, logging still systematically eliminates these 'defective' trees with low economic value (Bütler et al., 2013). This can negatively affect many forest species, including birds (Horák, 2017; Koch Widerberg et al., 2018; Lindenmayer et al., 2014). An even more vulnerable species group, however, could be habitat specialists linked to these old-growth structures (Birčák and Reif, 2015). Supporting this observation is evidence of different population trends within Europe between habitat-specialized birds species and habitat generalists (Gregory et al., 2007). Generalist species inhabit a wide niche range and are able to use diverse habitat resources. Conversely, specialist species inhabit narrow niche ranges and utilize limited habitat resources. Given that, generalist species are more likely to be tolerant of variable environment conditions than are specialist species. Specialist species, meanwhile, are more likely to be susceptible to extinction (Devictor et al., 2008; Richmond et al., 2005). Accordingly, the population trends among forest specialists are declining in Europe (Gregory et al., 2007).

There nevertheless is evidence of a contrasting increasing trend at national level, specifically in the Czech Republic (CR). Additionally, forest specialists in the CR are positively correlated with an increase in forest coverage (Reif et al., 2007), which has been confirmed also elsewhere (Ram et al., 2017; Reif et al., 2007; Santamaría-Rivero et al., 2016). Similarly, some forest specialist birds increase their densities from forest edges to interior habitats (Terraube et al., 2016) and substantially habitat-specialized bird species can be negatively affected by landscape fragmentation and disturbances (Devictor et al., 2008). For certain bird species, however, including generalists, such diverse factors as forest clearings, canopy openness, forest complexity, size of forest fragment, topography, or even low-traffic forest roads may positively affect bird diversity in these structurally poor forests (Hofmeister et al., 2017; Lešo et al., 2019; Šálek et al., 2010; Žmihorski, 2016). In other words, generalist bird species can be positively influenced by the edge effect (Batáry et al., 2014; Hofmeister et al., 2017). Conversely, birds associated with the forest interior (forest specialists) prefer homogenous forest interiors and can be negatively affected by forest gaps and edges (Hofmeister et al., 2017). Another important positive factor is increasing proportion of native broadleaved tree species, which, in particular, increases bird diversity in spruce-dominated monocultures (Fuller, 2000; Sweeney et al., 2010; Vélková et al., 2021). For example, an admixture of just one broadleaved tree species into spruce monocultures can lead to

increased bird diversity (Felton et al., 2010). Moreover, broadleaved trees in coniferous plantations have a great effect on bird numbers if dispersed, rather than if situated in a few large blocks (Bibby et al., 1989).

Spruce-dominated production forests constitute a large part of forests in central Europe and this, together with ongoing forest management, depletes bird diversity. Although several studies have explored the influence of large trees on diversity of birds or saproxylic beetles in broadleaved or mixed production forests (e.g., Augustynczyk et al., 2019; Remm et al., 2006; Winter and Möller, 2008), research is lacking on the influence of individual large trees on bird assemblages in spruce-dominated production forests. Our aim is to investigate the influence of large trees on total bird species richness, number of generalist bird species, and number of specialist bird species in spruce-dominated production forest throughout the Czech Republic. Furthermore, we aim to determine a threshold value for the number of large trees in spruce-dominated production forest that are needed to have a significant effect on bird diversity. Additionally, we want to ascertain the importance of large trees for individual species of birds. The lack of large, old trees in production forest stands could be one of the factors explaining the declining population of habitat-specialized species in Europe. Large, old trees are important elements for forest diversity, and their protection should therefore be a priority. The results of our study can contribute to careful forest management by describing when to leave large, old trees in production forests to support biodiversity. At the same time, the results can bring new insights regarding the different trends of forest bird generalist and specialist species within Europe (Gregory et al., 2007). The protection of large, old trees in production forests is also beginning to be applied thanks to retention forestry, which is an element of integrated forest management (Mölder et al., 2020). In many areas, unfortunately, large, old trees are still threatened by forest management, and therefore it remains necessary to draw attention to their importance for supporting biodiversity.

2. Materials and methods

2.1. Study area and design

The study was conducted in spruce-dominated production forests in the CR. Forests cover approximately 34% of the CR, with Norway spruce (*Picea abies*) encompassing about half the total forest area (MZe, 2020). Although the original range of spruce forest was limited to montane areas of the CR, forest management practice often involved replacing original broadleaved stands in lower areas with spruce-dominated forests (Neuhäuslová et al., 1997, 1998, 2001). Furthermore, due to forest management, the proportion of forests older than 120 years is less than 9% in the CR (MZe, 2020). We examined 20 study sites across the country. Each study site is a 600-ha circle (ca 1.4 km radius) of non-fragmented forest area. The selection of study sites was limited by the minimum size of forest (600 ha). Distances between study sites ranged from 6.5 to 432 km (mean 130.5 km). The study sites occupy elevations ranging from 357 to 947 m a.s.l. In addition, we selected the nearest unmanaged forest reserve (distance from study site ranging from 0.6 to 19.1 km, mean 6.7 km) as a control for each study site. On each study site, all live trees with DBH > 70 cm were exhaustively searched and their locations were recorded. This DBH threshold was chosen due to dramatic increase in the number of TreMs occurring above 70 cm DBH (Larrieu et al., 2012). Additionally, 70 cm DBH corresponds to an age of about 160 years for beech (Dobrovolný and Tesar, 2010). Similarly, all live trees \geq 70 cm DBH were exhaustively searched within a 1 ha circle of each study area ($r = 56.4$ m) in selected control forest reserves. Based on the occurrence of trees \geq 70 cm DBH, localized sampling plots (circle $r = 100$ m) were created at each study site within production forests; these represented a gradient of large trees \geq 70 cm DBH, with numbers from zero to maximum on each study site (beech or, less often, other broadleaved trees were preferred as microhabitat-rich and native tree

species [Larrieu et al., 2012; Larrieu and Cabanettes, 2012]). Additionally, we avoided clearings, forest roads, and forest edge. The minimum distance of sampling plot centres from forest edge, busy roads, or clearings larger than 0.25 ha was 100 m. Due to areas with very low occurrence of trees ≥ 70 cm DBH, however, the avoidance condition for small forest roads and small clearings below 0.25 ha was limited to the middle ha of the sampling plot (i.e., 50 m around the sampling plot midpoint). The minimum distance between sampling plot midpoints was 200 m. We studied birds in spruce-dominated production forest. Therefore, we used information about tree species composition from forest management plans (to ensure the proportion of spruce). Furthermore, we analysed the canopy cover of broadleaved trees by digitizing aerial photographs to obtain accurate estimates as to proportions of broadleaved trees within sampling plots ($r = 100$ m). Based on these analyses, we excluded sampling plots where the canopy cover of broadleaved trees exceeds 50% of the sampling plot area ($r = 100$ m). In total, we selected 180 sampling plots in spruce-dominated production forests and 20 sampling plots ($r = 56.4$ m) in unmanaged forest reserves. The location of study sites (600 ha), examples of sampling plots ($r = 100$ m) in production forest, and example of sampling plot in forest reserve ($r = 56.4$ m) are shown in Fig. 1.

Data from forest management plans show the dominant type of forest vegetation within the selected sampling plots ($r = 100$ m) located in production forests to be coniferous forests (80%). Norway spruce (*P. abies*) was the most dominant tree species (total 76%), followed by Scots pine (*Pinus sylvestris*) and European larch (*Larix decidua*). Silver fir, (*Abies alba*) as well as some exotic tree species such as Douglas fir

(*Pseudotsuga menziesii*), grand fir (*Abies grandis*), and eastern white pine (*Pinus strobus*) are also represented in very small proportions. Broadleaved forest vegetation occupies 12.9%. The dominant broadleaved tree species is European beech (*Fagus sylvatica*) (total 7%). Other broadleaved trees present are oaks (*Quercus petraea*, *Quercus robur*), alders (*Alnus glutinosa*, *Alnus incana*), silver birch (*Betula pendula*), small-leaved lime (*Tilia cordata*), sycamore (*Acer pseudoplatanus*), European ash (*Fraxinus excelsior*), European hornbeam (*Carpinus betulus*), rowan (*Sorbus aucuparia*), aspen (*Populus tremula*), and field elm (*Ulmus minor*), with exotic tree species such as horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*) and red oak (*Quercus rubra*) also represented in very small proportions. Cleared area, forest < 20 years of age (both broadleaved and coniferous), and non-forest vegetation (forest roads and other paved areas) occupy in total 6.9% of the study sampling plots. The weighted mean age (weighted by area of forest stand group) of production forest stand groups (excluding forest groups < 20 years) within sampling plots is 78.6 (SD 21.1) years. In unmanaged forest reserves, the mean proportion of broadleaved forest cover within 100 m around sampling plots centre is 84%, with beech the dominant tree species in most reserves. The weighted mean age (weighted by area of forest stand group) of forest reserves stand groups is 157 (SD 63.6) years.

2.2. Bird survey

Bird surveys at all study sites and forest reserves were carried out during 2019 and 2020 by a point count method (Bibby et al., 2000) from the midpoint of each sampling plot in spruce-dominated production

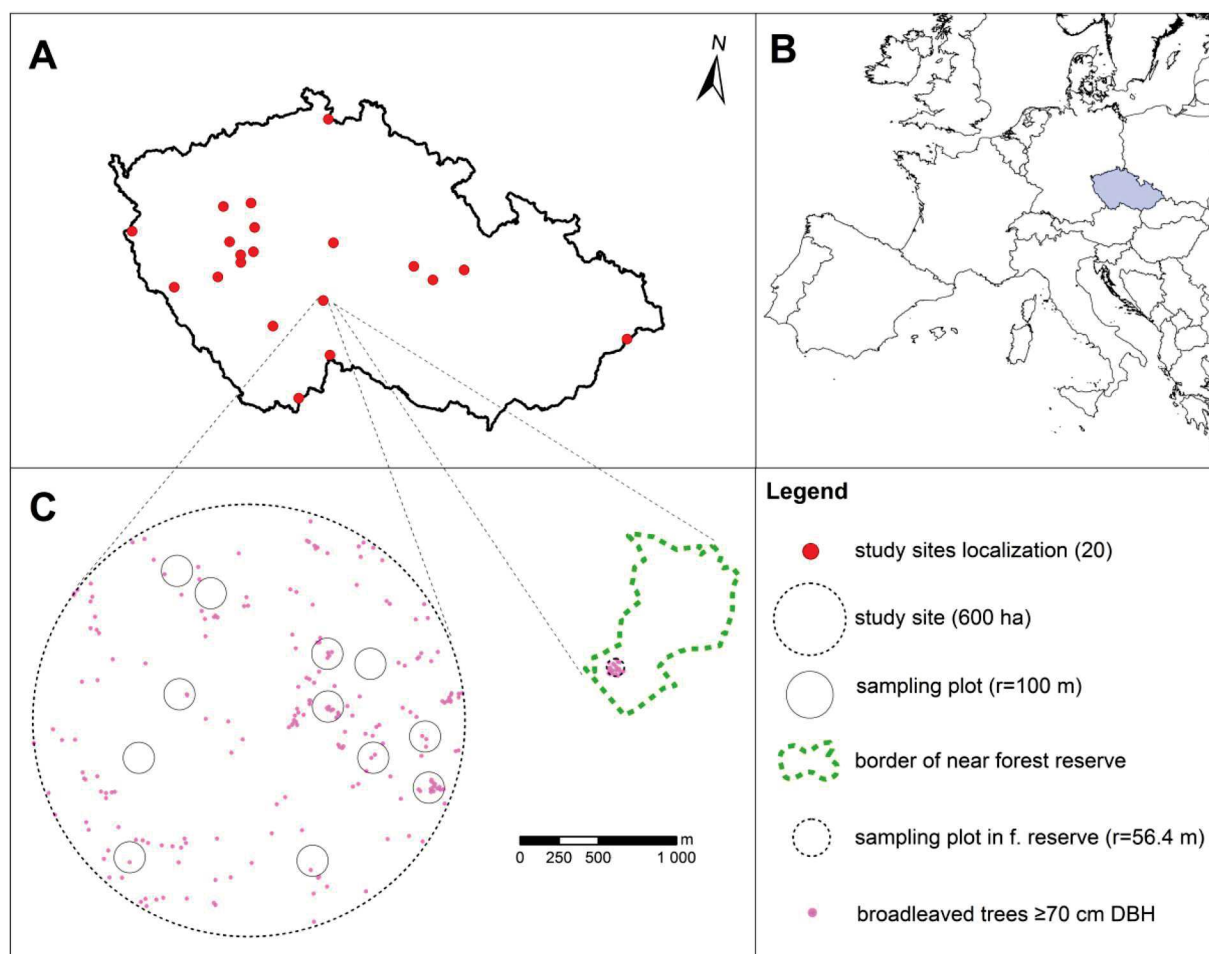


Fig. 1. A) location of all (20) study sites in the Czech Republic; B) location of the Czech Republic in Europe; C) example of study site (600 ha) with localization of sampling plots ($r = 100$ m), and example of unmanaged forest reserve with 1 ha sampling plot.

forests and midpoint of each plot in control forest reserves. Each midpoint was surveyed twice in the same year, during April–May for early nesters and May–June for late nesters (Bouvet et al., 2016). Intervals between consecutive visits exceeded two weeks. Surveys were conducted within 4 h of sunrise and were restricted to good weather conditions (Batáry et al., 2014; Bibby et al., 2000). All bird counts were performed by the same person. All individuals heard or seen within 50 m of the midpoint were recorded. Owls and other raptors (<0.3% of the birds recorded) were excluded from our analyses as the point count method is inappropriate for them (Bouvet et al., 2016). Additionally, we excluded *Fringilla montifringilla*, which is not a nesting species in the CR. In total, 200 midpoints (180 in production forest and 20 in forest reserves) were surveyed, 106 of which were surveyed in 2019 and 94 in 2020.

Bird species were classified into generalist and specialist species (Supplement 1), for which we expected different responses based on habitat specialization. We adopted the attributes regarding bird habitat specialization relevant in the CR as reported by Reif et al. (2010).

2.3. Spatial and environmental variables

We used the number of all live trees ≥ 70 cm DBH [NumLT70DBH] (58% beech, 30% spruce, plus Douglas fir, oaks, larch, or silver fir < 2.8% in total) and number of only broadleaved trees ≥ 70 cm DBH [NumBroadLT70DBH] (91% beech, 6% oaks, plus ash, limes, sycamore, or alder < 1.6% in total) occurring within sampling plots area ($r = 100$ m) in production forests as environmental variables explaining the effect of large trees in spruce-dominated production forests. Spatial attributes of forest stands were obtained from aerial photographs (scale 1:5000) using a geographic information system (ArcGIS 10.4). For each sampling plot midpoint, we determined the nearest distance to the forest edge or clearing (whichever was closer) [ClearCutDist]. We analysed the type of forest vegetation as follows: (i) broadleaved forest [Broadl_cover], (ii) coniferous forest [Conifer_cover], (iii) young forest < 20 years (both broadleaved and coniferous) [Young_cover], all within sampling plot areas ($r = 100$ m). Furthermore, we calculated Shannon's index for tree species diversity [H_Trees], defined as follows: $H\hat{A} = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, where p_i is the proportion of covered area in each stand group within sampling plots in the i th tree species and S is the number of tree species. The maximum value for Shannon's index occurs when the proportions are equal across all species (Staudhammer and Lemay, 2001). To include forest age as a factor, weighted average age of forest stand groups [AgeWMean] (weighted by area of each group) and standard deviation (SD) of forest group age were calculated [Age_SD]. SD of age represented the heterogeneity of forest stand group age. Age and representation of individual tree species in individual forest stand groups were obtained from forest management plans.

2.4. Data analysis and modelling

The maximum number of bird species from both controls recorded at each counting midpoint was used as a response variable. We used generalized linear mixed models (GLMMs, package lme4 in R [Bates et al., 2015]) with Poisson error distribution to evaluate the effect of environmental variables on total bird species richness and species richness of generalist and specialist bird species in spruce-dominated production forests (1 ha plots in forest reserves were not included in this analysis). Study site identification [ID_study_site] was used as a random intercept term to take into account that local communities sampled at individual sampling plots inside a given study site form an inter-connected metacommunity, and thus the corresponding observations are not independent. To check for possible multicollinearity, we computed variance inflation factors (function vif in the R package car, [Fox & Weisberg, 2019]) for all predictors and found large values for coniferous and broadleaved forest cover (8.2 resp. 6.3). This was

confirmed by high (and expectable) negative correlation between these two variables ($r = -0.85$). Therefore, we excluded coniferous forest cover from the list of model predictors. After fitting a full model with all predictors, we performed a backward stepwise model selection, excluding in each step the insignificant predictor with the largest p value in the Wald χ^2 test comparing the model with and without the predictor. In the final model, we kept only predictors with $p < 0.1$. We checked possible overdispersion by Pearson's χ^2 test (R package performance, [Lüdecke et al., 2021]), and we evaluated the model performance by variance-function-based coefficient of determination (Zhang, 2020a) using function rsq from the R package rsq (Zhang, 2020b).

To determine the threshold values of large broadleaved tree density (important for bird diversity), we divided densities of live broadleaved trees ≥ 70 cm DBH in spruce-dominated production forest into four categories: 0, 0<>1 (mean: 0.58), 1<>3 (mean: 1.89), and 3<>9 (mean: 4.93) trees per ha (number and intervals of tree density were chosen with respect to the number of plots in each category). We then compared the bird species richness of generalist and specialist, as well as total species richness, between these density groups with species richness in forest reserves (R, mean: 22.8; SD: 10.4 broadleaved trees ≥ 70 cm DBH/ha) using generalized linear mixed models with Poisson error distribution (using IDs of study site and closest forest reserve as random intercept terms) and simultaneous comparison of density categories and adjustment of p -values for multiple testing by means of the function glht, R package multcomp (Hothorn et al., 2008).

Additionally, we used redundancy analysis (RDA) with 5 density categories of broadleaved trees ≥ 70 cm DBH (0, 0<>1, 1<>3, 3<>9, and R) to indicate specific preferences of species regarding large broadleaved tree densities. Calculations of RDA were performed using the vegan package for R (Oksanen et al., 2019). All analyses were done in R 4.0.3 (R Core Team, 2020). The complete commented code is in Appendix 1.

3. Results

In total, we recorded 41 bird species (35 species at 180 points in spruce-dominated production forest and 33 species at 20 points in forest reserves; 23 generalist and 18 specialist species). *Fringilla coelebs* was observed most frequently, with 179 occurrences in production forest, followed by *Periparus ater* (165), *Erithacus rubecula* (159), and *Regulus ignicapilla* (149). Regarding the occurrence of woodpeckers, *Dendrocopos major* was observed at 91 points and *Dryocopus martius* at 3 midpoints. In forest reserves, the species most frequently observed were *Fringilla coelebs* and *Turdus merula* (20), followed by *Dendrocopos major*, *Troglodytes troglodytes*, and *Erithacus rubecula* (17). Regarding the occurrence of other woodpeckers, *Dendrocopos leucotos* was observed once. A few species were recorded only in forest reserves: *Ficedula parva*, *Ficedula albicollis*, *Muscicapa striata*, and *Dendrocopos leucotos*. Conversely, a few species were recorded only in production forests: *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia borin*, *Poecile palustris*, *Lophophanes cristatus*, and *Nucifraga caryocatactes*.

3.1. Effect of large, old trees and other forest factors

All three final GLMMs (i.e., for total, generalist species and specialist species bird richness) resulting from the backward selection only included the number of broadleaved trees ≥ 70 cm DBH (NumBroadLT70DBH) and Shannon's diversity index of tree species (H_Trees) as predictors (see Table 1 for model coefficients and Appendix 1 for all model outputs). The former predictor had significant positive effect on bird species richness in all three models; the increase in number of broadleaved veteran trees from 0 to 20 led to an increase of the mean number of species – averaged across all random effect levels – from 9.8 to 13.4, from 7.9 to 10.9, and from 4.6 to 6.6 for all, generalist, and specialist species, respectively (Fig. 2). The Shannon's index was

Table 1
Effect of selected stand features in spruce-dominated production forest on total number of bird species, number of generalist bird species, and number of specialist bird species (link scaled).

Bird assemblage	Variable	Est. (SE)	z value	P	Response
Total species richness	NumBroadLT70DBH	0.079 (0.021)	3.721	<0.001	+
	H_Trees	0.041 (0.023)	1.793	0.073	+
Generalist	NumBroadLT70DBH	0.080 (0.025)	3.236	0.001	+
	H_Trees	0.103 (0.030)	3.480	<0.001	+
Specialist	NumLT70DBH	0.089 (0.033)	2.677	0.007	+
	H_Trees	-0.130 (0.044)	-2.975	0.003	-

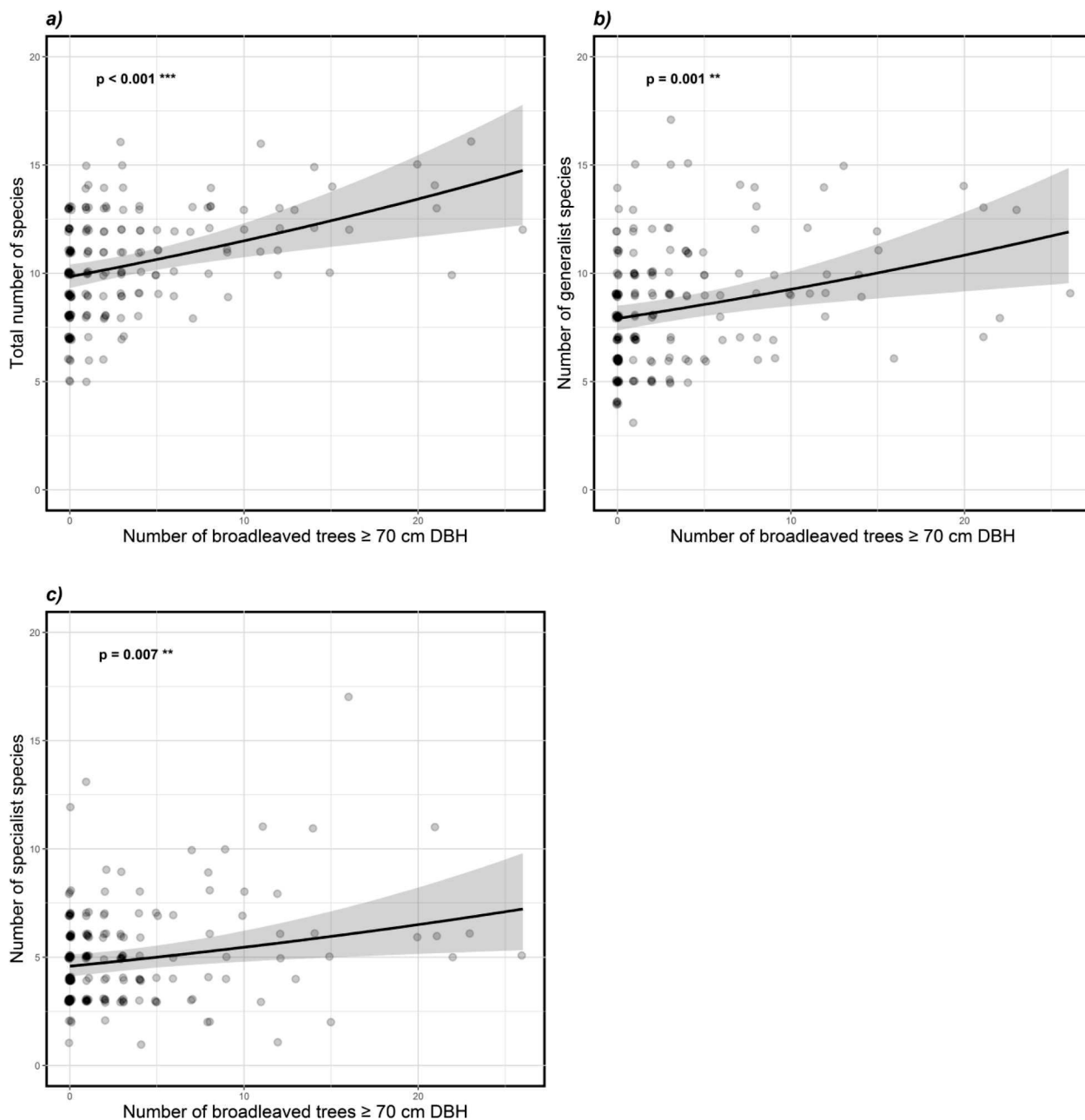


Fig. 2. Relationship between number of live broadleaved trees ≥ 70 cm DBH within sampling plots ($r = 100$ m) and total number of bird species (a), generalist bird species (b), or specialist bird species (c) in spruce-dominated production forests (p-value from GLMMs top left). Black line is mean value predicted by GLMM (with the other predictor – Shannon’s tree diversity index – set on its average value) and grey area indicates Wald 95% confident bands conditional on estimates of random effect variance.

significant for generalist and specialist bird species richness, but insignificant ($p = 0.073$) for the total bird species richness (Appendix 1). Whereas mean total resp. generalist species richness increased with Shannon's index (from 9.8 to 10.8 resp. from 7.2 to 9.1 with the Shannon's index increasing from 0 to 1), its effect on the specialist bird species was opposite (the mean number of specialist species decreased from 5.9 to 4.4 with the Shannon's index increasing from 0 to 1; see Table 1 and Fig. 3).

3.2. Comparison of production forests and forest reserves

The density of broadleaved trees ≥ 70 cm DBH within sampling plots ($r = 100$ m) in production forests ranged from 0 to 8.3 trees/ha. In contrast, the density of broadleaved trees ≥ 70 cm DBH in forest reserves ranged from 9 to 45 (mean: 22.8; SD: 10.4) per ha. According to the GLMMs and post-hoc test, the total species richness and richness of generalist species is significantly higher in categories 3<>9 (mean: 4.9 trees/ha) and R (mean: 22.8 trees/ha) than in plots in production forests where the large broadleaved trees are absent. The mean total number of species is 3.3 (for category 3<>9) and 2.9 (for category R) higher compared to plots with absence of large trees (Fig. 3a). The mean number of generalist species is 3.1 (for category 3<>9) and 4.0 (for category R) higher compared to plots with absence of large trees (Fig. 4b). Additionally, the difference in total species richness and number of generalist species between category 3<>9 and forest reserves is non-significant (Fig. 4a and 4b). For forest specialists, only non-significant results were detected (Fig. 4c). In comparison to results of total species richness and generalist species, however, the mean number of specialist species in the reserves (R) is lower (about 0.3 species) than the mean number in the category representing absence of large broadleaved trees (O) (Fig. 4c).

Considering all bird species, the RDA plot showed some cavity-nesting species (e.g., *Sturnus vulgaris*, *Dryocopus martius*, *Columba oenas*) and several shrub-nesting species (e.g., *Turdus merula*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus viscivorus*) to be associated with forest reserves (R). Some bark creepers (e.g., *Certhia familiaris*, *Dendrocopos major*, *Sitta europaea*) and some secondary cavity-nesting birds (e.g., *Cyanistes caeruleus*, *Parus major*) are associated with sampling plots in category

3<>9 large broadleaved trees per ha. Furthermore, in plots with less than 1 tree per ha ($0; 0 <> 1$), there are often associated species nesting in the tree or shrub layer or foraging in the canopy (e.g., *Pyrrhula pyrrhula*, *Periparus ater*, *Regulus regulus*, *Regulus ignicapilla*, *Spinus spinus*, *Phylloscopus collybita*). Results of the RDA analysis are shown in Fig. 5.

4. Discussion

The main aim of the study was to determine the importance of large, old trees for common forest birds in spruce-dominated production forests. We found a positive effect from the number of large broadleaved living trees (≥ 70 cm DBH) on the number of generalist and specialist bird species, as well as on total bird species richness. Additionally, the total number of bird species and number of generalist species were even similar between plots in unmanaged forest reserves and production forests having mean 4.9 large broadleaved trees ≥ 70 cm DBH per ha. Surprisingly, we found very low numbers of specialist species in forest reserves. In particular, creepers were associated with large tree-rich sampling plots (4.9 broadleaved trees ≥ 70 cm DBH). Of the other characteristics tested, we found a contrasting effect of tree species diversity on specialist (negative) and generalist (positive) species.

4.1. Importance of large, old trees for diversity

Large old trees are known to be important habitats, especially for insect species (Grove, 2002; Horák, 2017; Koch Widerberg et al., 2018; Pilskog et al., 2020; Sverdrup-Thygeson et al., 2017). The large, old trees seem to provide important habitat mainly for less-mobile organisms, such as lichens, lignicolous fungi, and bryophytes (Hofmeister et al., 2015, 2016). Similarly, there is evidence, that birds also are positively associated with large-diameter trees (Basile et al., 2020; Gutzat and Dormann, 2018; Klein et al., 2020). For example, cavity-nesting birds of temperate and boreal forests have been shown to select for nesting trees on average 13.3 cm thicker than all trees occurring in an area and having mean diameter of 35.6 cm. Additionally, the probability of nest selection was seen to increase as tree diameter increased and trees with diameter ≥ 43 cm had a probability $> 50\%$ to be selected as a nest tree (Gutzat and Dormann, 2018). The preference

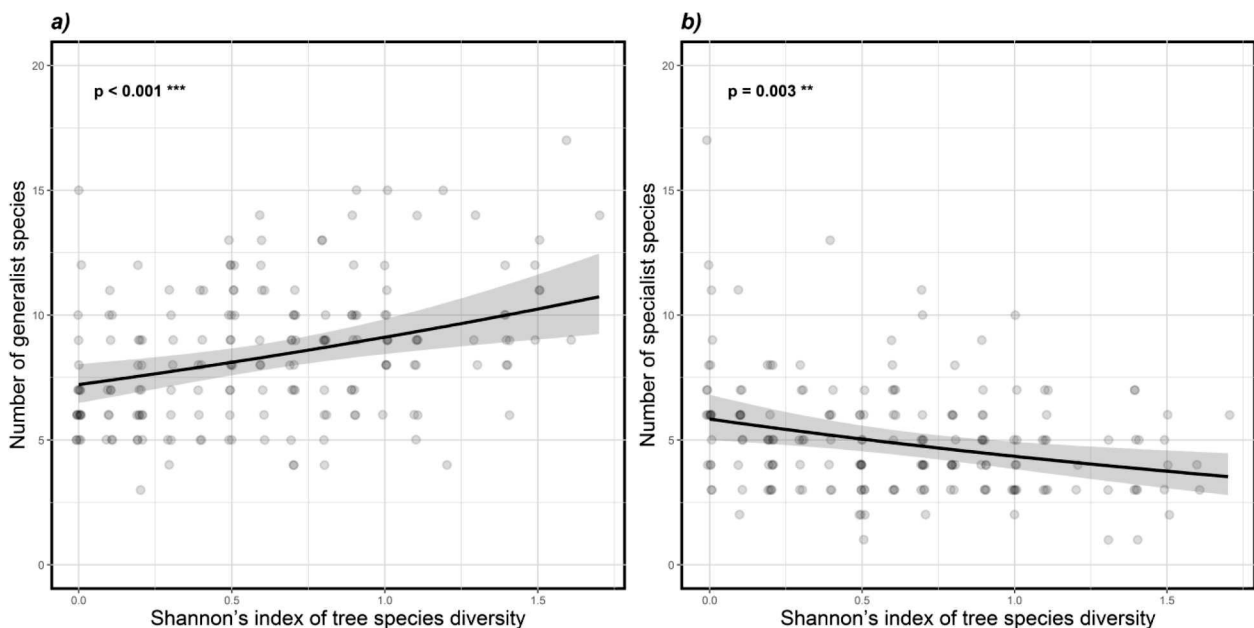


Fig. 3. Relationship between Shannon's diversity index for tree species and number of generalist bird species (a) and specialist bird species (b) in spruce-dominated production forests (p -value from GLMMs top left). Black line is mean value predicted by GLMM (with the other predictor – number of live broadleaved trees ≥ 70 cm DBH – set on its average value) and grey area indicates Wald 95% confident bands conditional on estimates of random effect variance.

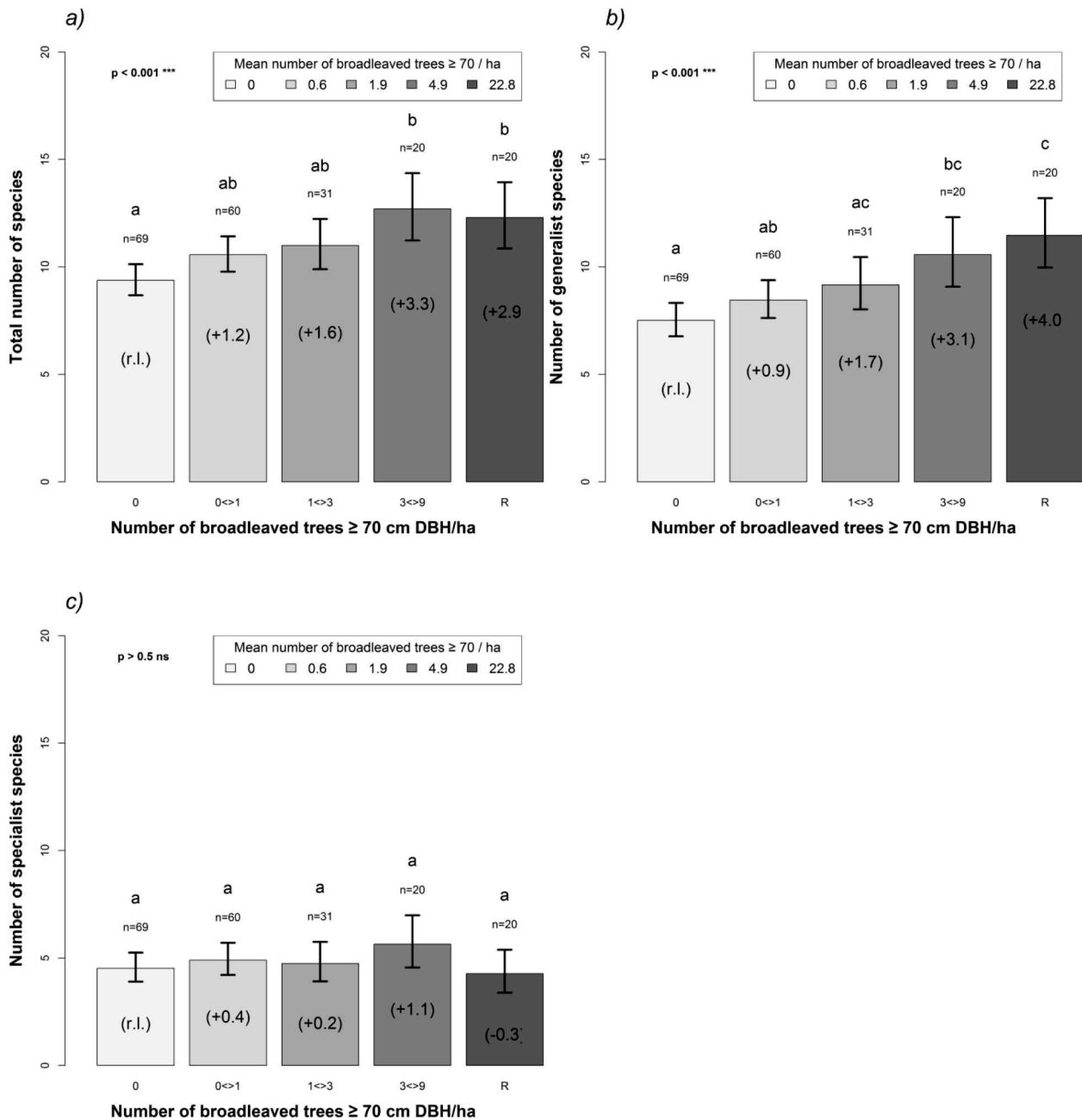


Fig. 4. Total number of bird species (a), generalist bird species (b), or specialist bird species (c) between broadleaved trees ≥ 70 cm DBH density categories (0, 0<math><1</math>, 1<math><3</math>, or 3<math><9</math> trees per ha) in spruce-dominated production forests and forest reserves (R). The colour scale expresses the mean density of trees in each category (0, 0.6, 1.9, 4.9, and 22.8 broadleaved trees ≥ 70 cm DBH per ha). Letters indicate differences between each category from post-hoc Tukey's test on generalized mixed effect models (p -value from GLMMs top left). Values in parentheses show differences in numbers of species between the category and the reference level (r.l.), which is the category without large broadleaved trees. Whiskers indicate Wald 95% confident bands conditional on estimates of random effect variance.

for thicker trees by cavity nesters may be due to the fact that the larger trees with harder sills provide more thermally stable cavity environments (Vierling et al., 2018). Considering these findings, it is evident that these large-diameter trees can provide important nesting opportunity for cavity-nesting birds especially in young production stands with trees of small diameter. Trunk diameter in most cases reflects tree age. Stand age is an important factor for the diversity of birds, but also for molluscs or lichens (Moning and Müller, 2009). The weighted mean age of production forest stand groups in our survey point was only 78.6 (SD 21.1) years, however, and therefore probably has no effect on the number of bird species. A further explanation for this lack of effect can be a similar range of ages for forest stands in the monitored study areas and also for stands in their surroundings. On the other hand, the positive

effect of old-growth forest structures such as large trees was significant for all bird assemblages. The age of large trees ≥ 70 cm DBH is about 160 years for beech (Dobrovlný and Tesař, 2010). The recorded age of forest stands reflects the year of planting of the forest stand group and does not consider the age of individual large, old trees. Thus, the recorded age of forest stand groups did not always reflect these old-growth structures in production forests. According to the literature, in order to sustain cavity breeding species, the age of Central European mixed montane forests needs to surpass 200–220 years (Moning and Müller, 2008) and critical age limits for bird diversity in beech stands have been set at between 80 and 100 years for the submontane stage and around 150 to 220 years for the montane stage (Moning and Müller, 2009). Forest management, however, maintains stands mostly up to ca

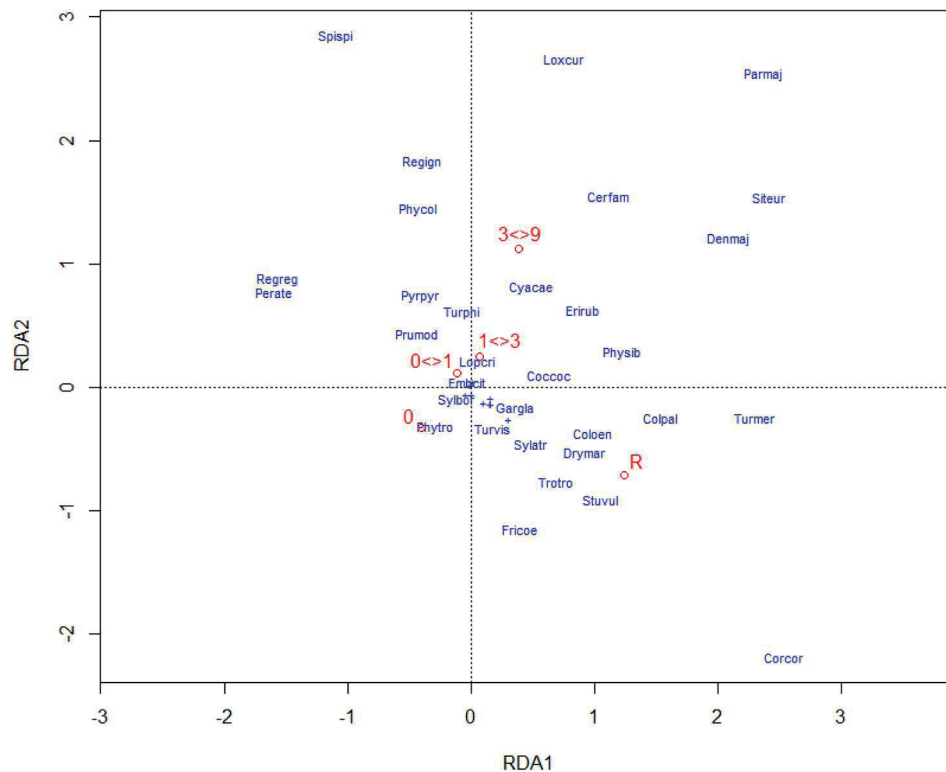


Fig. 5. Plot from redundancy analysis (RDA) showing variability of bird community between broadleaved trees ≥ 70 cm DBH density categories (0, $0 < 1$, $1 < 3$, or $3 < 9$ trees per ha) in spruce-dominated production forests and forest reserves (R). Abbreviations of species names include first three letters of genus and species scientific names.

130 years of age, when wood growth is greatest. In the case of beeches in particular, the maximum for production is 120–140 years due to the formation of red heartwood in still older trees (Knoke, 2003; Moning and Müller, 2009). These facts are reflected in the age of the stands of interest. Stand age therefore plays an important role in forest stands, and forest management should be modified to age the stands. In order to promote biodiversity, a certain part of the stand should also be left completely free of intervention so that the trees can go through their entire life cycle.

The influence of large trees has so far been studied in more detail only in insects. The link between large trees and bird species is less explored. Furthermore, there have been no such studies from spruce-dominated forest. We have now found a positive effect of large trees (broadleaved large trees specifically) on birds in spruce-dominated production forests. Individually occurring large trees in a production forest are thus old-growth attributes from forest reserves that function like lifeboats for a number of taxa and are also important for birds. One explanation for the importance of old trees is the presence of tree-related microhabitats (TreMs) caused by climate, activity of organisms, mechanical injuries, or decay (e.g., canopy deadwood, cavities, cracks, bark pockets) (Bütler et al., 2013; Paillet et al., 2018). Numbers of TreMs rise with increasing DBH (Larrieu et al., 2014), and the incidence of TreMs increases dramatically on trees with DBH > 70 cm (Larrieu et al., 2012). Many species, including birds, are dependent upon TreMs during their life cycles to provide sources of food, shelter, and breeding habitat (Regnery et al., 2013). Consistent with this this understanding, we found that creepers (*Certhia familiaris*, *Dendrocopos major*, *Sitta europaea*) in particular were associated with these large tree-rich plots. For these species, large trees with TreMs can be sources of food and nesting opportunity. Although in the CR hollow-bearing trees (or den trees) in production forest are sometimes searched out and marked to prevent them from being harvested, not solely hollow-bearing trees can be important and should be maintained in otherwise diversity-poor

production stands. The importance of large trees can be important over the long term, and especially for nesting. Due to the decomposition of dead trees (Hardenbol et al., 2019), for example, the lifespans of cavities excavated in live trees are longer than are lifespans of cavities in dead trees. Nevertheless, large trees cannot fully replace dead trees, which are irreplaceable for some species groups. Generally speaking, snags (i.e., standing, dead, or dying trees) are particularly important for primary cavity-nesting birds (Remm et al., 2006) and live trees can be especially valuable in stands where the incidence of dead trees is very low (such as spruce-dominated production forest). Moreover, live mature trees are suitable for more bird species than are dead trees (Hannan et al., 2019).

4.2. Broadleaved large trees

A number of studies have focused on broadleaved tree species (Koch Widerberg et al., 2018; Pilskog et al., 2020; Sverdrup-Thygeson et al., 2017). Similarly, the number of broadleaved trees with DBH ≥ 70 cm was chosen as a better predictor in our analysis compared to the total number of coniferous and broadleaved trees. It is known that broadleaved trees bear many more TreMs than do conifers (Larrieu et al., 2012; Paillet et al., 2019; Vuidot et al., 2011). As an example, 70% of beech but only 18% of firs bear one or more TreMs (Larrieu and Cabannes, 2012). Similarly, broadleaves such as ash, beech, chestnut, hornbeam, maple, oak, and poplar have shown higher microhabitat accumulation rates than do conifers like fir, larch, and spruce (Paillet et al., 2019). On the other hand, the number of TreMs increased dramatically above 71.6 cm DBH for beech and similarly above 68.4 cm DBH for fir (*Abies alba*) (Larrieu et al., 2012). Choosing the same DBH threshold for tree registration should therefore not play a role, as large broadleaved trees may probably be more important for birds than are coniferous large trees, and especially in coniferous-dominated forests. The importance of large broadleaved trees may derive from the very fact that they are broadleaved trees. The positive effect of broadleaved trees

on birds in non-native coniferous monocultures has been mentioned by several authors (Felton et al., 2010; Fuller, 2000; Sweeney et al., 2010). In our plots, the proportion of broadleaved trees was limited to 50% in order to maintain a high proportion of conifers. Indeed, there is evidence of greater bird species diversity in spruce–birch polyculture (*Betula* spp.) than in spruce monocultures (Felton et al., 2010). Furthermore, broadleaved trees in coniferous production forests have stronger effect on the number of birds and species if dispersed rather than if they are in a few large blocks (Bibby et al., 1989). Individual occurrences of large deciduous trees in a spruce monoculture may thus have a better effect on birds than does a continuous stand of deciduous trees. The mixing of broadleaved trees in spruce-dominated forests is in fact a diversification of a niche, which can then be used by a wider range of species. This effect should be further supported, however, by the occurrence of TreMs. The tree species factor and TreMs occurrence can have a synergistic effect on bird species numbers. Perhaps this is why we found a significant effect of large broadleaved trees, whereas our analysis did not find total broadleaved tree cover alone (including younger trees) to be significant. Moreover, broadleaved tree species (especially beech) constituted the dominant component in the original natural stands replaced by spruce-dominated forest in the CR (Neuhäuslová et al., 1997, 1998, 2001). Large broadleaved trees can thus be important for bird diversity, regardless of whether they bear any TreMs. In support of this, we found a positive effect of large broadleaved trees without information about TreMs occurrence. Vuidot et al. (2011) report that the tree characteristics such as DBH that strongly reflect microhabitat occurrence and forest management generally had no effect on microhabitat indices. Hence, information about tree species is very important and, together with DBH, may be used for easily identifying trees with high ecological value for retention in production forests. Admixture of broadleaved tree species in coniferous-dominated monocultures increases bird diversity and can be an important tool in protecting birds while maintaining the productive function of the forest. On the other hand, the negative effect of Shannon's diversity index for tree species on specialist species suggests that these bird species prefer rather homogeneous stands with a few tree species. The link between specialists and homogeneous coniferous stands can also support an increase in their number with a growing share of forest cover, which was found in the CR between 1982 and 2003 (Reif et al., 2007). Meanwhile, generalist species were positively associated with the Shannon's diversity index for tree species. For the sake of conserving all bird assemblages, there is probably a need to increase the tree species diversity in forest stands while at the same time, maintaining a certain share of existing spruce-dominated forests.

4.3. Critical thresholds for large trees and comparison with forest reserves

Several studies from Switzerland have found density of large trees (trees with DBH > 70 cm) in production forests there to remain less than 0.5 to 2 trees per ha (Bütler et al., 2011; Bütler and Lachat, 2009), whereas in virgin forests of Central Europe and southern Scandinavia this is between 10 and 20 (Nilsson et al. 2003). This corresponds to our findings. The high ecological potential of forest reserves in comparison to non-native forests is known (Horák et al., 2019). In forest reserves the numbers of threatened or near-threatened bird species or cavity-nesting species, such as woodpeckers, are higher, or may occur there even exclusively (Felton et al., 2016; Lešo et al., 2020). Similarly, we found some higher-risk Czech Red-Listed bird species (Chobot and Némec, 2017) exclusively in forest reserves, such as *Ficedula parva* (Vulnerable), *Ficedula albicollis* (Near Threatened), and *Dendrocopos leucotos* (Endangered). Additionally, *Columba oenas* (Vulnerable) was more numerous in forest reserves than in production forests. On the other hand, *D. leucotos* was recorded only once and it cannot be said that forest reserves appeared to be more favourable to them. To reduce the negative impacts of forest management, 5 to 10 habitat trees per ha are recommended (Bütler et al., 2013). These recommended numbers (in particular the

lower threshold) approximately correspond to our plots with mean 4.9 large broadleaved trees per ha (range 3 to 9 trees per ha), which was the maximum amount found in spruce-dominated production forests within 100 m sampling plots. It is not very clear, however, which of the habitat trees are really important (e.g., with regard to tree species). Additionally, these recommended numbers were not specified for various types of forest stands. Our study shows that for spruce-dominated production forest, about 5 broadleaved trees \geq 70 cm DBH per ha can increase the number of bird species to numbers similar to those found in small forest reserves and increase the total species richness by 3.3 species in comparison to forest without occurrence of large broadleaved trees. We would consider this value as the lower threshold of the recommended amount. Therefore, we also confirm the recommended numbers of large trees for spruce-dominated production forests. These trees should mainly be native broadleaved trees. On the other hand, in forest reserves there occurred Red-Listed species that were not recorded in production forests (regardless of whether or not there was a large broadleaved tree). From this viewpoint, spruce-dominated production forests with high occurrence of large broadleaved trees cannot be as valuable as these small forest reserves.

4.4. Specialist and generalist species

Surprisingly, specialist species were observed in very low numbers in forest reserves. Moreover, their numbers were a bit lower (by about 0.3 species) than in production forest with an absence of large trees. Fifty-four per cent of recorded individuals were specialist species nesting in cavities (18% of recorded generalists) and 44% in the canopy layer (33% for generalists). More than 86% of recorded specialist species were foraging in the canopy layer (40% of generalist were foraging in canopy and 41% foraging on the ground). We hypothesize that specialist species are usually species of the forest interior and are negatively associated with forest edge and fragmentation (Devictor et al., 2008; Terraube et al., 2016). Forest reserves are usually small forest fragments (ranging from 5 to 658 ha, mean 72 ha) of primeval broadleaved forest stands and usually occur within a matrix of non-native spruce-dominated production forests. Due to the small area of these reserves, and therefore also of broadleaved forest stands, these forests are not always sufficient for specialized broadleaved forest birds. This may be reflected in the decreasing population trends of specialist forest bird species in Europe (Gregory et al., 2007). Conversely, due to a high proportion of broadleaved forests within 100 m of the survey midpoint in forest reserves (often 100% of the area), the number of conifer forest specialists was lower than in production forests. In fact, we found a negative effect of tree species diversity on specialist species. This may reflect dominant conifer-specialized bird species in the assemblage. Moreover, forest reserves in this study are in most cases formerly managed stands and so increase in the amount of dead wood is still relatively low. This could also have contributed to the non-significant difference in the number of specialist species between sampling plots in spruce-dominated production forest and forest reserves. Similar non-significant differences between production forest and forest reserves have been found also for birds and beetles in beech and beech–oak forests (Leidinger et al., 2020). Additionally, specialist species are often endangered and rare bird species (e.g., *Ficedula parva*, *Ficedula albicollis*) or common species that are rare due to strong territorial behaviour (e.g., *Dryocopus martius*, *Picus canus*) and the counting method used (10 min per survey midpoint) may not reveal these rare species. An interesting fact is the finding of a positive effect of deciduous large trees > 70 cm DBH, which by their presence increase the species diversity of stands, and a negative effect of the diversity of tree species. These trends are in a way contradictory. The importance of large trees to specialists is more likely to be determined by other characteristics (e.g., the TreMs already mentioned).

Conversely, the number of generalist species was higher in forest reserves than in production forest with <1 broadleaved large tree per ha. Similarly, in category 3 (>9 trees/ha there was a significantly higher

number of generalists than in the category without large broadleaved trees. Compared to specialist species, the number of generalists increased with diversity of tree species, and that corresponds to reasonable expectations. The opposing trends of generalists and specialists on the gradient of Shannon's tree species diversity index caused the result for total species richness in fact to be insignificant ($p = 0.07$). Our study showed an interesting difference between these groups of species. For these species groups, a heterogeneous population trend is also recorded in Europe, with specialist species showing a long-term declining trend whereas generalists are stable or slightly increasing (Gregory et al., 2007). Specialists may be more susceptible to habitat fragmentation and disturbance (Devictor et al., 2008). Due to ongoing climate change, extreme events such as extreme drought, windstorms, and bark beetle outbreaks are increasing, and this can lead to forest fragmentation due to salvage logging of dead trees. Forest specialists may also be species tied to early successional stages (Reif et al., 2013). Due to forest management, some (early) successional stages are absent in forest stands. Uniform stands that are beyond the regeneration phase and have not yet reached the mature phase (FOREST EUROPE, 2020), most commonly between 20 and 80 years of age (FOREST EUROPE, 2011), may thus not be ideal habitats for these specialist species, and it is unclear how trends for these species might change in the years ahead.

4.5. Large trees as a tool for forest conservation management

Large, old trees are important forest structures for many taxa, such as birds (Gutzat and Dormann, 2018; Klein et al., 2020; Zawadzki et al., 2020), insects (Cuff et al., 2020; Horák, 2017; Koch Widerberg et al., 2018; Pilskog et al., 2020; Sverdrup-Thygeson et al., 2017), macrofungi, bryophytes (Hofmeister et al., 2015), and lichens (Hofmeister et al., 2015, 2016). Large trees constitute an important habitat feature also for biodiversity of forest ecosystems, and large trees also are valuable in terms of carbon storage (Mildrexler et al., 2020). Large trees retained in spruce-dominated production forest should mainly be broadleaved species whose original range is within the given area and that are adapted to the local microclimate. Addition of these native species should help to make spruce-dominated stands more resistant to extreme climate events, such as drought, windstorms, and insect outbreaks. Furthermore, the age structure of even-aged production stands will improve. Large trees retained in production stands should be allowed to grow through their entire life cycle (until death of the tree and decomposition of the dead wood), which will increase the presence of dead wood in production forests. Compared to dead wood (standing or lying), the lifespan of live large trees (or those bearing microhabitats, e.g., cavities) is much longer (Hardenbol et al., 2019; Remm et al., 2006). The lifespan of temperate broadleaved trees (*Quercus* sp., *Fagus* sp.) is between 300 and 400 years (Di Filippo et al., 2015), but the age of production forest stands is limited for maximum wood production to about 120 years (Bütler et al., 2013). At present, a limited number of large trees are available and it is necessary to take into account their further loss (due to drying, uprooting, breaking, etc.). Therefore, the number of large trees in production forests should be added to constantly. For the future development of habitat-bearing large trees, it is necessary to adjust forest management for existing young spruce-dominated production forest stands, which should be supplemented with native broadleaved tree species, and to allow these stands to reach the required age (or tree diameter, respectively) and associated ecological potential of large trees.

5. Conclusions

Individually occurring native broadleaved trees ≥ 70 cm DBH increased bird diversity of all the tested bird assemblages in spruce-dominated production forests. Additionally, knowledge of large broadleaved tree occurrence seems to be a better predictor than are the age-based predictors. In addition to trees, tree species diversity (Shannon's

index) was also statistically significant for generalist and specialist species guilds. Specifically, generalists showed a positive trend with tree diversity and specialists showed a negative trend. The total number of birds and number of generalist species was comparable between unmanaged forest reserves and production forests where the density of large broadleaved trees was 4.9 tree per ha on average. On the other hand, specialist species were more balanced between sampling plots with various large broadleaved trees densities, and we found only non-significant differences. Surprisingly, the number of specialist species was similarly low in forest reserves as in production forest sampling plots with an absence of large trees. Creepers in particular were associated with large tree-rich sampling plots in spruce-dominated production forests. Red List species were recorded mainly in forest reserves, however. Considering this, we can say that production forests with a high number of large broadleaved trees do not have equal biological potential as do forest reserves. Leaving native, large, broadleaved trees in non-native spruce-dominated production forests can lead to an increase in bird numbers. On average, 4.9 trees per ha can significantly increase the number of bird species in spruce-dominated forests. Even a few large broadleaved trees can have a positive effect. Considering this, individual large broadleaved trees have good ecological potential and should be maintained in production forests and protected from harvesting. The ecological potential for birds of large trees can be explained by the increased incidence of various injuries (rot, broken branches or trunk, cracks, cavities) that can be exploited by different species. High species richness of forest reserves is attributed to their large numbers of old and large trees, but even individually occurring large trees in managed forests can provide important habitat for various, often low-movement, taxa such as fungi, lichens, or saproxylic insects that could disappear from these stands without those trees' presence. We also were able to detect a positive effect on birds of large broadleaved trees in spruce-dominated forests. In this case, these were trees of natural composition and which diversified these often homogeneously aged coniferous stands. Thus, the importance of these trees lies not only in broadening the age structure of the forest but also there is a general value in the admixture of natural tree species within a coniferous forest. Even 4.9 large broadleaved trees per ha in production forests are still not sufficient for some Red List Species and cannot fully replace the ecological functions of native stands in nature reserves. Moreover, this number of broadleaved large trees is the maximum amount found in spruce-dominated production stands and therefore their harvesting should be limited to retain these actual numbers. In addition, it is desirable to adapt forest management to support large trees in spruce-dominated production forests and to increase their numbers.

CRediT authorship contribution statement

Dominik Kebrle: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Visualization, Writing - original draft, Investigation, Writing - review & editing, Methodology. **Petr Zasadil:** Conceptualization, Validation, Writing - review & editing. **Jan Hošek:** Methodology, Project administration, Funding acquisition, Resources, Writing - review & editing. **Vojtěch Barták:** Formal analysis, Visualization, Data curation. **Karel Štátný:** Supervision, Validation, Writing - review & editing.

Declaration of Competing Interest

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

Acknowledgments

This work was supported by the Technology Agency of the Czech Republic, project no. TH02030913, and by the Czech University of Life Science, Faculty of Environmental Sciences internal grant no.

2020B0035.

We thank Aleš Tenčík, Jaroslav Vojta, Katerina Zajícová, Viktor Iarema, and Kateryna Baltaziuk for collection of large trees occurrence data and Ecological Services, Tichá 784/4, 268 01 Hořovice, Czech Republic for a motor vehicle permit for forest roads and permission to deviate from marked routes for the duration of the bird census in production forest and nature forest reserves.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>.

References

- Augustynczyk, A.L.D., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Storch, I., Mikusiński, G., Yousefipour, R., Hanewinkel, M., 2019. Diversification of forest management regimes secures tree microhabitats and bird abundance under climate change. *Sci. Total Environ.* 650, 2717–2730. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.366>.
- Basile, M., Asbeck, T., Pacioni, C., Mikusiński, G., Storch, I., 2020. Woodpecker cavity establishment in managed forests: Relative rather than absolute tree size matters. *Wildlife Biol.* 2020 <https://doi.org/10.2981/wlb.00564>.
- Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., Scherber, C., Tschardt, T., 2014. How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forests? *For. Ecol. Manage.* 319, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.004>.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 18637. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bibby, C.J., Aston, N., Bellamy, P.E., 1989. Effects of Broadleaved Trees on Birds of Upland Conifer Plantations in North Wales. *Biol. Conserv.* 49, 17–29.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., Mustoe, S.H., Census, Bird, 2000. *Techniques 2*, ed. Bircák, T., Reif, J., 2015. The effects of tree age and tree species composition on bird species richness in a Central European montane forest. *Biol.* 70, 1528–1536. <https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0171>.
- Bouvet, A., Paillet, Y., Archaux, F., Tillon, L., Denis, P., Gilg, O., Gosselin, F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environ. Conserv.* 43, 148–160. <https://doi.org/10.1017/S0376892915000363>.
- Bütler, R., Bolliger, M., Senn-Irlet, B., Wermelinger, B., 2011. Naturwälder als Lebensraum, in: Brang, P.; Heiri, C.; Bugmann, H. (Eds.), *Waldreservate. 50 Jahre Natürliche Waldentwicklung in Der Schweiz*. Haupt, Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt WSL; Zürich, ETH Zürich. Bern, Stuttgart, Wien, pp. 38–55. <https://doi.org/10.1051/forest>.
- Bütler, R., Lachat, T., 2009. Wälder ohne Bewirtschaftung: eine Chance für die saproxylic Biodiversität | Forests without harvesting: an opportunity for the saproxylic biodiversity. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwes.* 160, 324–333. <https://doi.org/10.3188/szf.2009.0324>.
- Bütler, R., Lachat, T., Larrieu, L., Paillet, Y., 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. *Integr. approaches as an Oppor. Conserv. For. Biodivers.* 84–91.
- Charman, E.C., Smith, K.W., Dodd, S., Gruar, D.J., Dillon, I.A., 2012. Pre-breeding foraging and nest site habitat selection by Lesser Spotted Woodpeckers *Dendrocopos minor* in mature woodland blocks in England. *Ornis Fenn.* 89, 182–196.
- Chobot, K., Némec, M. (Eds.), 2017. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Vertebrates, 34th ed. Příroda, PRAHA*.
- Cuff, J.P., Müller, C.T., Gilmartin, E.C., Boddy, L., Jones, T.H., 2020. Home is where the heart rot is: violet click beetle, *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821), habitat attributes and volatiles. *Insect Conserv. Divers.* <https://doi.org/10.1111/i cad.12441>.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 0, 080211051304426-0. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x>.
- Di Filippo, A., Pederson, N., Baliva, M., Brunetti, M., Dinella, A., Kitamura, K., Knapp, H. D., Schirone, B., Piovesan, G., 2015. The longevity of broadleaf deciduous trees in Northern Hemisphere temperate forests: Insights from tree-ring series. *Front. Ecol. Evol.* 3, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00046>.
- Dobrovolský, L., Tesář, V., 2010. Growth and characteristics of old beech (*Fagus sylvatica* L.) trees individually dispersed in spruce monocultures 2010, 406–416.
- European Commission, 2011. *Forestry in the EU and the world — A statistical portrait*, Eurostat statistical books. <https://doi.org/10.2785/13022>.
- Felton, A., Hedwall, P.O., Lindbladh, M., Nyberg, T., Felton, A.M., Holmström, E., Wallin, I., Löf, M., Brunet, J., 2016. The biodiversity contribution of wood plantations: Contrasting the bird communities of Sweden's protected and production oak forests. *For. Ecol. Manage.* 365, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.030>.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 260, 939–947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011>.
- FOREST EUROPE, 2020. *State of Europe's Forests 2020*. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe FOREST, Liaison Unit Bratislava.
- FOREST EUROPE, 2011. *State of Europe's Forests 2011*. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Oslo.
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. *An R Companion to Applied Regression*, third ed. Sage, Thousand Oaks CA.
- Fuller, R.J., 2000. Influence of Treefall Gaps on Distributions of Breeding Birds within Interior Old-Growth Stands in Białowieża Forest, Poland. *Condor* 102, 267–274. <https://doi.org/10.2307/1369637>.
- Gregory, R.D., Vorisek, P., Van Strien, A., Gmelig Meyling, A.W., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis (Lond.)* 149, 78–97. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x>.
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507>.
- Gutzat, F., Dormann, C.F., 2018. Decaying trees improve nesting opportunities for cavity-nesting birds in temperate and boreal forests: A meta-analysis and implications for retention forestry. *Int. J. Bus. Innov. Res.* 17, 8616–8626. <https://doi.org/10.1002/ece3.4245>.
- Hannan, L., Le Roux, D.S., Milner, R.N.C., Gibbons, P., 2019. Erecting dead trees and utility poles to offset the loss of mature trees. *Biol. Conserv.* 236, 340–346. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.001>.
- Hardenbol, A.A., Pakkala, T., Kouki, J., 2019. Persistence of a keystone microhabitat in boreal forests: Cavities of Eurasian Three-toed Woodpeckers (*Picoides tridactylus*). *For. Ecol. Manage.* 450, 117530 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117530>.
- Hebda, G., Wesolowski, T., Rowiński, P., 2017. Nest Sites of a Strong Excavator, the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*, in a Primeval Forest. *Ardea* 105, 61–71. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a8>.
- Hobson, K.A., Bayne, E.M., 2000. The effects of stand age on avian communities in aspen-dominated forests of central Saskatchewan, Canada. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00287-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00287-X).
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Dvořák, D., Beran, M., Deckerová, H., Burel, J., Kríž, M., Borovička, J., Běák, J., Vašutová, M., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., Černajová, I., Holá, E., Novozámská, E., Čížek, L., Iarema, V., Baltaziuk, K., Svoboda, T., 2015. Value of old forest attribute related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantitative assessment. *Ecol. Indic.* 57, 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.015>.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Kocvara, R., 2017. Spatial distribution of bird communities in small forest fragments in central Europe in relation to distance to the forest edge, fragment size and type of forest. *For. Ecol. Manage.* 401, 255–263. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.005>.
- 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. *Biodivers. Conserv.* 25, 1073–1090. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>.
- Horák, J., 2017. Insect ecology and veteran trees. *J. Insect Conserv.* 21 <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9953-7>.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenovi, S., Bogusch, P., Halda, J.P., Zasadil, P., 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manage.* 433, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019>.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. *Simultaneous Inference in General Parametric Models*. *Biometrical J.* 50, 346–363.
- Klein, J., Thor, G., Low, M., Sjögren, J., Lindberg, E., Eggers, S., 2020. What is good for birds is not always good for lichens: Interactions between forest structure and species richness in managed boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 473, 118327 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118327>.
- Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J., 2000. Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Spruce, in: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J. (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects*. EFI Proceedings, pp. 208.
- Knoke, T., 2003. Predicting red heartwood formation in beech trees (*Fagus sylvatica* L.) 169, 295–312. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00276-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00276-X).
- Koch-Wunderberg, M., Ranius, T., Drobyshev, I., Lindbladh, M., 2018. Oaks retained in production spruce forests help maintain saproxylic beetle diversity in southern Scandinavian landscapes. *For. Ecol. Manage.* 417, 257–264. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.048>.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can. J. For. Res.* 42, 1433–1445. <https://doi.org/10.1139/X2012-077>.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C., Deconchat, M., 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: Practical information for taxa conservation in forestry. *Eur. J. For. Res.* 133, 355–367. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0767-1>.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 773–786. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0551-z>.
- Leidinger, J., Weisser, W.W., Kienlein, S., Blaschke, M., Jung, K., Kozak, J., Fischer, A., Mosandl, R., Michler, B., Ehrhardt, M., Zech, A., Saler, D., Graner, M., Seibold, S., 2020. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biol. Conserv.* 242, 108437 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108437>.
- Lešo, P., Kropil, R., Kajtoch, L., 2020. Forest Ecology and Management Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species. *For. Ecol. Manage.* 453, 117620 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620>.

- Lešo, P., Kropil, R., Kajtoch, L., 2019. Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species. *For. Ecol. Manage.* 453 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620>.
- Lindenmayer, D.B., 2017. Conserving large old trees as small natural features. *Biol. Conserv.* 211, 51–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.012>.
- Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., Franklin, J.F., Likens, G.E., Banks, S.C., Blanchard, W., Gibbons, P., Ikin, K., Blair, D., Mcburney, L., Manning, A.D., Stein, J. A.R., 2014. New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conserv. Lett.* 7, 61–69. <https://doi.org/10.1111/conl.12013>.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., Makowski, D., 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *J. Open Source Softw.* 6, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>.
- Mildrexler, D.J., Berner, L.T., Law, B.E., Birdsey, R.A., Moomaw, W.R., 2020. Large Trees Dominate Carbon Storage in Forests East of the Cascade Crest in the United States Pacific Northwest. *Front. For. Glob. Chang.* 3 <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.594274>.
- Mölder, A., Schmidt, M., Plieninger, T., Meyer, P., 2020. Habitat-tree protection concepts over 200 years. *Conserv. Biol.* 34, 1444–1451. <https://doi.org/10.1111/cobi.13511>.
- Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol. Indic.* 9, 922–932. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.11.002>.
- Moning, C., Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For. Ecol. Manage.* 256, 1198–1208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.018>.
- MZe, 2020. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství v České republice v roce 2019. Ministerstvo zemědělství, Prague.
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Sádlo, J., 1998. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Ložek, V., Rybníček, K., Rybníčková, E., Husová, M., Grulich, V., Jeník, J., Sádlo, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Wild, J., 2001. Potential natural vegetation of the Czech Republic. *Braun-Blanquetia* 30, 1–80.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Sádlo, J., Rybníček, K., Kolbek, J., Jirásek, J., 1997. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic 1 (500), 000.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusiński, G., Ranius, T., 2003. Erratum to “Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests”. *For. Ecol. Manage.* 178, 355–370. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(03\)00084-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00084-7).
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., Hara, R. B.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. 2019.
- Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxa approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *J. Appl. Ecol.* 55, 2147–2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>.
- Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O., Guilbert, E., 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. *PLoS One* 14, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216500>.
- Pakkala, T., Tiainen, J., Piha, M., Kouki, J., 2018. Three-toed Woodpecker cavities in trees: A keystone structural feature in forests shows decadal persistence but only short-term benefit for secondary cavity-breeders. *For. Ecol. Manage.* 413, 70–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.043>.
- Pilskog, H.E., Birkemoe, T., Evju, M., Sverdrup-Thygeson, A., 2020. Species composition of beetles grouped by host association in hollow oaks reveals management-relevant patterns. *J. Insect Conserv.* 24, 65–86. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00210-5>.
- Prevedello, J.A., Almeida-Gomes, M., Lindenmayer, D.B., 2018. The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 205–214. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12943>.
- Puverel, C., Abourachid, A., Böhmer, C., Leban, J.M., Svoboda, M., Paillet, Y., 2019. This is my spot: What are the characteristics of the trees excavated by the Black Woodpecker? A case study in two managed French forests. *For. Ecol. Manage.* 453, 117621 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117621>.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Ram, D., Axelsson, A.L., Green, M., Smith, H.G., Lindström, Å., 2017. What drives current population trends in forest birds – forest quantity, quality or climate? A large-scale analysis from northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 385, 177–188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.013>.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol. Indic.* 34, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003>.
- Reif, J., Jiguet, F., Štastný, K., 2010. Habitat specialization of birds in the Czech Republic: Comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study* 57, 197–212. <https://doi.org/10.1080/00063650903477046>.
- Reif, J., Marhou, P., Koptík, J., 2013. Bird communities in habitats along a successional gradient: Divergent patterns of species richness, specialization and threat. *Basic Appl. Ecol.* 14, 423–431. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.05.007>.
- Reif, J., Voříšek, P., Štastný, K., Bejček, V., Petr, J., 2007. Population increase of forest birds in the Czech Republic between 1982 and 2003. *Bird Study* 54, 248–255. <https://doi.org/10.1080/00063650709461481>.
- Remm, J., Lohmus, A., Remm, K., 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *For. Ecol. Manage.* 221, 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.015>.
- Richmond, C.E., Breitburg, D.L., Rose, K.A., 2005. The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecol. Modell.* 188, 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>.
- Šálek, M., Svobodová, J., Zasadil, P., 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. *Landsc. Ecol.* 25, 1113–1124. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9487-9>.
- Santamaría-Rivero, W., Leyequien, E., Hernandez-stefanoni, J.L., Wood, P., 2016. Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and Trop. *Ecol.* 57, 313–332.
- Staudhammer, C.L., Lemay, V.M., 2001. Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-7-1105>.
- Sverdrup-Thygeson, A., Skarpaas, O., Blumentrath, S., Birkemoe, T., Evju, M., 2017. Habitat connectivity affects specialist species richness more than generalists in veteran trees. *For. Ecol. Manage.* 403, 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.003>.
- Sweeney, O.F.M.D., Wilson, M.W., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., 2010. Are bird density, species richness and community structure similar between native woodlands and non-native plantations in an area with a generalist bird fauna? *Biodivers. Conserv.* 19, 2329–2342. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9844-7>.
- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., Barbaro, L., 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecol. Evol.* 6, 5178–5189. <https://doi.org/10.1002/ece3.2273>.
- Vandekerkhove, K., Thomaes, A., Jonsson, B.-G., 2013. Connectivity and fragmentation: island biogeography and metapopulation applied to old-growth elements. In: Kraus, D., Krumm, F. (Eds.), *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. European Forest Institute, p. 284.
- Vélová, L., Věle, A., Horák, J., 2021. Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 480 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657>.
- Vierling, K.T., Lorenz, T.J., Cunningham, P., Potterf, K., 2018. Thermal conditions within tree cavities in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) forests: potential implications for cavity users. *Int. J. Biometeorol.* 62, 553–564. <https://doi.org/10.1007/s00484-017-1464-4>.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol. Conserv.* 144, 441–450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.030>.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manage.* 255, 1251–1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>.
- Zawadzki, G., Zawadzka, D., Sołtys, A., Drozdowski, S., 2020. Nest-site selection by the white-tailed eagle and black stork – implications for conservation practice. *For. Ecosyst.* 7 <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00271-y>.
- Zhang, D., 2020. Coefficients of Determination for Mixed-Effects Models 1–20.
- Zhang, D., 2020. rsq: R-Squared and Related Measures.
- Žmihorski, M., 2016. Can clearcuts increase bird species richness in managed forests? <https://doi.org/10.17221/787-JFS>.

1 Supplementary material:

Supplement 1. All birds recorded in production forest and forest reserves used in the analysis (owls and raptors are excluded). Guild field identifies generalist (G) and specialist (S) species.

	Species	Abbr.	Guild	Abundance (individuals)	Density (1 ha)	Dominance	Frequency (% from 180 points)
1	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Fricoe</i>	G	402	2.0	14.5	99.5
2	<i>Periparus ater</i>	<i>Perate</i>	S	256	1.3	9.2	89.0
3	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Erirub</i>	G	249	1.2	9.0	88.0
4	<i>Regulus ignicapilla</i>	<i>Regign</i>	S	187	0.9	6.8	81.0
5	<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Trotro</i>	G	153	0.8	5.5	67.0
6	<i>Certhia familiaris</i>	<i>Cerfam</i>	S	148	0.7	5.3	69.5
7	<i>Turdus merula</i>	<i>Turmer</i>	G	143	0.7	5.2	60.5
8	<i>Regulus regulus</i>	<i>Regreg</i>	S	134	0.7	4.8	62.5
9	<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylatr</i>	G	130	0.7	4.7	56.5
10	<i>Dendrocopos major</i>	<i>Denmaj</i>	G	118	0.6	4.3	54.0
11	<i>Parus major</i>	<i>Parmaj</i>	G	116	0.6	4.2	45.5
12	<i>Phylloscopus collybita</i>	<i>Phycol</i>	G	108	0.5	3.9	49.5
13	<i>Spinus spinus</i>	<i>Spispi</i>	S	91	0.5	3.3	23.5
14	<i>Columba palumbus</i>	<i>Colpal</i>	G	78	0.4	2.8	33.5
15	<i>Loxia curvirostra</i>	<i>Loxcur</i>	S	72	0.4	2.6	18.5
16	<i>Sitta europaea</i>	<i>Siteur</i>	G	71	0.4	2.6	32.5
17	<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turphi</i>	G	47	0.2	1.7	21.5
18	<i>Prunella modularis</i>	<i>Prumod</i>	G	37	0.2	1.3	17.0
19	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Pyrpyr</i>	S	30	0.2	1.1	13.0
20	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	<i>Physib</i>	S	29	0.1	1.0	13.0
21	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Gargla</i>	G	22	0.1	0.8	10.5
22	<i>Cyanistes caeruleus</i>	<i>Cyacae</i>	G	22	0.1	0.8	10.0
23	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	<i>Coccoc</i>	G	21	0.1	0.8	8.0
24	<i>Corvus corax</i>	<i>Corcor</i>	G	18	0.1	0.7	1.0
25	<i>Turdus viscivorus</i>	<i>Turvis</i>	S	17	0.1	0.6	8.5
26	<i>Dryocopus martius</i>	<i>Drymar</i>	S	9	0.0	0.3	4.5
27	<i>Anthus trivialis</i>	<i>Anttri</i>	G	9	0.0	0.3	4.0
28	<i>Columba oenas</i>	<i>Coloen</i>	S	8	0.0	0.3	2.5
29	<i>Phylloscopus trochilus</i>	<i>Phytro</i>	G	7	0.0	0.3	3.5
30	<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Stuvul</i>	G	7	0.0	0.3	1.0
31	<i>Certhia brachydactyla</i>	<i>Cerbra</i>	S	4	0.0	0.1	2.0
32	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sylbor</i>	G	3	0.0	0.1	1.5
33	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Phopho</i>	G	2	0.0	0.1	1.0
34	<i>Emberiza citrinella</i>	<i>Embcit</i>	G	2	0.0	0.1	0.5
35	<i>Ficedula albicollis</i>	<i>Ficalb</i>	S	2	0.0	0.1	0.5

Species	Abbr.	Guild	Abundance (individuals)	Density (1 ha)	Dominance	Frequency (% from 180 points)
36 <i>Ficedula parva</i>	<i>Ficpar</i>	S	1	0.0	0.0	0.5
37 <i>Poecile palustris</i>	<i>Poepal</i>	S	1	0.0	0.0	0.5
38 <i>Lophophanes cristatus</i>	<i>Lopcri</i>	S	1	0.0	0.0	0.5
39 <i>Muscicapa striata</i>	<i>Musstr</i>	G	1	0.0	0.0	0.5
40 <i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Nuccar</i>	S	1	0.0	0.0	0.5
41 <i>Dendrocopos leucotos</i>	<i>Denleu</i>	S	1	0.0	0.0	0.5

4.2 Studie II

Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe

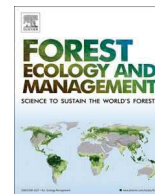
Dominik Kebrle, Jeňýk Hofmeister, Vojtěch Kodet, Jan Hošek

Podíl autora disertace 60 %:

Podílel jsem se na přípravě experimentu ve formě přípravy podkladů pro výběr studijních lokalit a připravoval jsem podklady pro sběr dat (zpracování dat lesnické evidence, příprava mapových podkladů), spolupodílel jsem se na sběru dat (lokalizace a měření stromů nad 70 cm výčetní výšky, podrobné měření struktury porostu). Byl jsem zodpovědný za bezpečnost zpracování a čištění dat z terénu a přípravu podkladů pro výběr vzorkovacích ploch na základě získaných dat (hustotní mapy nalezených velkých stromů, mapy věku porostu a druhového složení dle dat lesnické evidence). Provedl jsem zpracování ornitologických dat a dat o struktuře porostu. Pod vedením Jeňýka Hofmeistera jsem provedl statistickou analýzu dat a sepsal všechny části manuskriptu. Byl jsem zodpovědný za komunikaci s redakcí časopisů a recenzenty i úpravy manuskriptu během recenzního řízení.

Publikováno jako:

Kebrle, D., Hofmeister, J., Kodet, V., Hošek, J., 2023. Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe. *For. Ecol. Manage.* 550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>.



Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe

Dominik Kebrle^{a,d,*}, Jeňýk Hofmeister^{b,c}, Vojtěch Kodet^d, Jan Hošek^e

^a Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha – Suchdol 165 000, Czech Republic

^b Department of Forest Ecology, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha – Suchdol 165 000, Czech Republic

^c Global Change Research Institute of the Czech Academy of Sciences, Bělidla 986/4a, 603 00 Brno, Czech Republic

^d Czech Society for Ornithology, Na Bělidle 34, 150 00 Praha 5, Czech Republic

^e Ecological Services, Tichá 784/4, 268 01 Hořovice, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Beta-diversity
Species turnover
Nestledness
Old-growth species
Forest management

ABSTRACT

Many of native forests in Europe have been transformed into even-aged production forests of commercially attractive conifers. In recent decades, a moderate shift back to a more native tree species composition accompanied by the maturation of some close natural stands has been evident in the Czech Republic. We aimed to investigate the effects of increasing age and contribution of native tree species on bird species and to identify the potential critical thresholds of these factors in central European forests. For this purpose, bird monitoring and forest structure measurements were carried out at 120 plots in production forests and 20 forest reserves located on 20 study sites throughout the Czech Republic. These plots covered gradients of native tree species contribution and stand age. Birds were counted during the 2018, 2019 and 2020 breeding seasons using passive acoustic monitoring, followed by subsequent computer analysis of the recordings. We assessed relationships between differences in bird species composition and structural and environmental factors. We also used generalised additive models (GAMs) to investigate the effects of individual structural and environmental factors on birds, taking into account their occurrence frequencies and habitat preferences. Our results convincingly documented, that dissimilarities in bird species composition, especially species turnover, strongly coincided with differences in the share of conifer basal area and stand age. The effect of tree species composition on the bird species turnover reflected the habitat preferences of individual species. In addition, we found that some cavity-nesting species were strictly associated with stands with a low contribution of conifers and high stand age. The presence of forest older than at least 125, but sometimes up to 280 years is a critical factor for rare and old-growth bird species. Conversely, the high contribution of conifers (more than app. 60 % of basal area) inhibited the occurrence of the species-rich communities, especially the birds associated with close natural stands. Therefore, increasing the area of mature close-natural stands would be beneficial for bird diversity, especially for rare species. In central Europe, however, the rotation length of forest stands is usually less than 120 years in order to maximise timber production. Forest management practices should therefore support the maturation of forest stands and the transformation of tree species composition towards more native broadleaved forest stands. These measures are essential for the protection of species-rich bird communities, especially old-growth-associated birds, in central Europe.

1. Introduction

Forests cover 31 % of the world's land area and are the most biodiversity-rich terrestrial ecosystems (FAO, 2020; Lomolino et al.,

2010). However, 30 % of the world's forests are used for timber production and only 18 % are protected (FAO, 2020). In the European Union, more than half of the forest area is used primarily for production (European Commission, 2011). Many native forests in Europe have been

* Corresponding author at: Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha – Suchdol 165 000, Czech Republic.

E-mail address: kebrle@fzp.czu.cz (D. Kebrle).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>

Received 31 July 2023; Received in revised form 21 October 2023; Accepted 23 October 2023

Available online 25 October 2023

0378-1127/© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

transformed into even-aged production forests of such commercially attractive conifers such as Norway spruce (*Picea abies*), which in a large proportion of these places is outside of its original range (FOREST EUROPE, 2020; Klimo et al., 2000). However, tree species composition is one of the most important factors determining the composition of bird communities in forests (Felton et al., 2021). The transformation of native (usually broadleaved) forests to conifer-dominated production forests has often led to changes in species composition and overall biodiversity loss (Felton et al., 2010; Heinrichs et al., 2019; Sweeney et al., 2010). On the other hand, higher contribution of native broadleaved tree species in conifer-dominated monocultures increases bird diversity (Fuller, 2000; Sweeney et al., 2010; Vélková et al., 2021), and occurrence of even one broadleaved tree species may have a positive effect (Felton et al., 2010).

The result of recent forest management is prevalence of spruce monocultures sensitive to extreme weather events and bark beetle infestations (Hlásny et al., 2021; Senf and Seidl, 2018). Large-scale logging following the bark beetle outbreak in recent years has left behind large areas of cleared land, and forests have become a source of greenhouse gas emissions (Ministry of the Environment of the CR, 2021). Therefore, the current goal of forest management in the Czech Republic (CR) is to bring the tree species composition closer to the natural state (Ministry of the Environment of the CR, 2021).

In addition, forest management practices with the prevalence of clear-cutting simplify the age structure of the forest stands. Approximately three quarters of forests in Europe are even-aged, beyond the regeneration stage but have not yet reached the maturity stage (FOREST EUROPE, 2020). These forests are usually 20–80 years old (FOREST EUROPE, 2011). However, increasing forest age generally supports biodiversity (Moning and Müller, 2008, 2009). For example, the critical forest age threshold for a satisfactory diversity of lichens, molluscs, and birds in European beech (*Fagus sylvatica* L.)-dominated forests ranges from 100 to 170 years in submontane forests and from 160 to 220 years in montane forests (Moning and Müller, 2009). On the other hand, production forestry aims at shortening the rotation length – for example, in beech stands to less than 120 years (Bütler et al., 2013). The remaining forests with native tree species composition and high age are usually protected for biodiversity conservation. These mostly broadleaved unmanaged forests have a higher potential for biodiversity conservation compared to production forests (Felton et al., 2016; Hofmeister et al., 2016, 2015; Horák et al., 2019; Lešo et al., 2020). In terms of production forests, the exceptional age of these stands creates the potential for old-growth forest structures in the form of large old live or dead trees, which are keystone structures for biodiversity in landscapes worldwide (Lindenmayer, 2017; Prevedello et al., 2018), but are generally rare in production forests (Hofmeister et al., 2015; Nilsson et al., 2003). However, the proportion of natural forests unaffected by human activity in the total forest area of the Czech Republic is only 2.2 % (Ministry of the Environment of the CR, 2021).

Long-term bird monitoring shows a slow expansion of species associated with broad-leaved trees, which can be explained by the conversion of conifer plantations to close-natural tree species forests (Reif et al., 2022). These large-scale changes in forest stand structure may shape species distribution and assemblage composition at the landscape scale. Thanks to shifts in tree species composition towards more natural conditions in the CR (Reif et al., 2008), it is possible to investigate bird species-specific responses to the recovery of Central European production forests from widely expanded coniferous plantations (McGrath et al., 2015). Additionally, production forests in the CR have matured and become dominated by tall stands. In particular, the cover of forest stands older than 120 years increased, probably due to management practices in protected areas or by postponing the restoration of economically unattractive less accessible or lower quality stands in production forests (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022).

As was mentioned, tree species composition is one of the most

important factors determining the composition of bird communities in forests (Felton et al., 2021). The changes in forest structure can cause variations in species composition on a national scale. Understanding the impact of these changes on species distribution is an important factor in ecology and management planning (Anderson et al., 2011). Here, we investigated compositional dissimilarities among species assemblages (beta-diversity) of production forests in relation to tree composition and forest age. Beta-diversity may reflect spatial species turnover, which captures compositional changes due to species replacement, and community nestedness, which represents the extent to which poorer assemblages form subsets of richer assemblages (species loss) (Baselga, 2010). Both components may have opposite patterns, and partitioning of beta-diversity may provide additional insights into the causes of spatial variability (Sojininen et al., 2017).

Although key structural features of forest stands are known for different taxa, we do not have enough information to set up critical thresholds of these environmental factors in these particular stands. Finding these thresholds in production stands will allow us specific to target forest management to prevent further biodiversity loss while maintaining the timber production.

We aim to 1) identify key structural factors affecting bird diversity, 2) assess differences in the turnover and nestedness components of beta-diversity in relation to differences in forest structural factors, 3) assess the importance of key structural factors on bird species groups based on their frequencies at national and study scales and habitat preferences, 4) find critical thresholds of key structural factors for promoting bird diversity, 5) identify indicator species for key structural factors, and 6) derive forest management recommendations relevant to various aspects of bird diversity in spruce-dominated production forests.

We used birds as model taxa because of their rapid response to environmental change and easy detection by vocalisation. We used passive acoustic monitoring (PAM) as a cost-effective and reliable method to collect occurrence. This method allows to count simultaneously at different points with long survey duration (up to hours) than with the conventional method (point count). The use of PAM does not allow visual detection of silent species. However, the visual detection of birds is more difficult than in the forest than in open habitats, and the number of species detected by the PAM and by an observer is similar in these environments (Kuřaga et al., 2019). In addition, the lower PAM efficiency for silent species may be partially offset by the length of the recording and when birds are detected up to 50 m from the observer (Kuřaga et al., 2019; Sedláček et al., 2015).

2. Material and methods

2.1. Study area and design

The study was carried out in production forests throughout the Czech Republic. Forests cover about 34 % of the country, with Norway spruce (*Picea abies*) accounting for about half of the total forest area (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2020). Although the original range of spruce forests was limited to the montane areas of the CR, forest management practices with prevalence of clear-cutting (Hlásny et al., 2021) often involved replacing original broadleaved stands in lower areas with spruce-dominated forests (Neuhäuslová et al., 1997, Neuhäuslová et al., 1998, Neuhäuslová et al., 2001). Furthermore, due to forest management, the proportion of forests older than 120 years is currently less than 9 % in the CR (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2020). We selected 20 forest sites across the CR consisting of sufficient size of non-fragmented production forest to eliminate the influence of the edge effect and with representative tree species contribution and forest stand age similar to most of production forests in country. On each site, we selected 600-ha circle area with sufficient proportion of spruce dominated and broadleaved (mainly beech (*Fagus sylvatica* L.)) stands to allow sampling of different stand types. The size of 600 ha was chosen with regard to the minimum spacing of sampling plots and the time

needed to search for large trees (see below). The lowest distance between neighbouring study sites was 6.5 km (mean distance of neighbouring study sites was 130.5 km). In order to ensure the representativeness of the selected stands and the wide applicability of the study results, the study sites were selected within a range of 380 to 947 m a.s.l. in order to cover a sufficient altitudinal distribution of production forests in the Czech Republic.

On each study site, all live trees with a diameter at breast height (hereafter DBH) > 70 cm were exhaustively searched and their locations were recorded. For each tree, DBH, species and a description of the immediate surroundings (e.g. clear-cut, dense spruce monoculture, broadleaved forest, etc.) were recorded. Based on the tree species derived from the forest management plans, we looked for the most common forest type (covering more than half of the 600 ha) on each study site. In all study sites, we found that the most common forest type was spruce-dominated forest with a small mix of other species (usually Scots pine and European larch). The data from the forest management plans were also used to search for pure beech stands in order to find forests with a native tree species composition. Subsequently, based on the presence of trees over 70 cm DBH and the dominant tree species derived from forest management plans, 6 sampling circle plots of 1-ha were selected on each study site for a detailed description of the stand structure. This number of plots seemed optimal given the time required for mapping. At the same time, the selected sampling plots covered the widest possible range of stand age gradient (excluding stands less than 20 years old) and gradient of conifer to broadleaf contribution to canopy layer at each study site. In order to have a representative presence of the different production forest stands, sampling plots were located in: 1) the most common type of forest on the study site - the most typically spruce monoculture with no trees over 70 cm DBH [production forest - matrix], selected one sampling plot per study site, 2) broadleaved (beech) forest with no trees over 70 cm DBH [production forest - young broadl.], selected one sampling plot per study site, and 3) production forest with varying numbers of broadleaved trees over 70 cm DBH [production forest - large trees], selected four sampling plots per study site. The number of broadleaved trees over 70 cm DBH in these four sampling plots ranged from single tree to the maximum number of trees concentrated in area of 1 ha circle sampling plot found on each study site. The maximum occurrence of trees over 70 cm DBH represents various size remnants of old native broadleaved stands on each study site. In addition, we selected the nearest unmanaged forest reserve [Reserve] of old-growth native broadleaf forest (distance from study site ranging from 0.6 to 19.1 km, mean 6.7 km) to extend the native broadleaf tree and age gradients. An overview of the structural gradients that are included is given in Table 1 and the distribution of sampling plots per elevation is shown in Fig. A7.

We also avoided clearings, forest roads, and forest edges. The minimum distance of sampling plot centres from the forest edge, busy roads, or clearings larger than 0.25 ha was 100 m. The minimum distance

between sampling plot centres was 200 m. In total, we selected 140 sampling plots in production forests and unmanaged forest reserves. The location of the study sites (600 ha) and examples of sampling plots in production forests and forest reserve are shown in Fig. 1.

2.2. Bird survey

Bird surveys at all study sites (20) with a total of 140 sampling plots in production forests and forest reserves were conducted using acoustic bird monitoring in 2018 (5 sites and 5 reserves), 2019 (7 sites and 7 reserves) and 2020 (8 sites and 8 reserves). Records were taken from the midpoint of each sampling plot. Each midpoint was surveyed twice in the same year according to recommended minimum survey effort (Gregory et al., 2004; Voříšek et al., 2008), in April for early nesters and in May-June for late nesters (Bouvet et al., 2016). The interval between consecutive visits to the same plot was between 4 and 6 weeks. Sound recordings were made using Olympus DM-650 digital recorders. The recorded sounds were processed by subsequent computer analysis using the methodology of Savický, (2008) in the AM Services program (spectrogram analysis with sound recording control). For each point recording, we used time intervals from 3:00 to 9:00 and from 17:00 to 22:00 (in total 22 h of recordings per point from both controls). Based on the loudness of the echoes of each species, expert judgement was used to exclude very distant individuals (over app. 80 m) of species audible at long distances. This process was carried out for all plots by a same person with extensive experience in processing this type of data (Vojtěch Kodet). We also excluded diurnal raptors and owls (except *Strix aluco* and *Aegolius funereus*), which have large territories and may be more difficult to detect by voice. Additionally, we excluded migratory species (e.g. waterbirds not associated with the forest habitat) and *Fringilla montifringilla*, which is not a nesting species in the CR.

In order to assess the importance of the monitored structural factors for rare species, we classified birds based on large-scale quadrat mapping (628 quadrats in total) of birds across the CR during 2014–2017 (Štastný et al., 2021). We classified bird species occurring on less than 60 % of quadrats as rare [Rare national (<60)], on 60 %–95 % of quadrats as common, and on more than 95 % of quadrats as highly frequented [Highly freq. national (>95)]. Furthermore, to identify rare species in the bird community of the forest types included in this study, we classified species occurring on less than 30 % of our sampling plots as rare at the study level [Rare study (<30)].

To identify the response of birds to structural factors based on their habitat preferences, we divided species into those occupying broadleaved forests in the breeding area [Broadleaved-associated sp.] and those occupying coniferous forests in the breeding area [Conifer-associated sp.]. Species habitat preferences were adopted from Storchová and Hořák (2018) and missing species were supplemented from Reif et al. (2022). In addition, species occurrence was plotted on a gradient of the factors of interest to identify the relationship between

Table 1

Summary of the range of structural characteristics of the stands examined and number of sampling plots placed in each stand type. In two cases, no suitable young broadleaved stand in production forest was found and the sampling plot was replaced with a stand of large broadleaved trees. LTBA_{tot} [m²/ha] - total basal area of live trees in sampling plot, ConifShare [%] - share of conifer basal area, Age_{MAX} - age of the oldest forest stand group, LT₇₀ - number of live trees over 70 cm DBH in sampling plot, Elev [m a.s.l.] - elevation of sampling plot, DeadWood [m³/ha] - amount of lying deadwood. Detailed distribution of sampling plots by elevation is shown in Fig. A7.

Sampling plot	Production - large trees		Production - matrix		Production - young broadl.		Reserve	
	median	range	median	range	median	range	median	range
LTBA _{tot}	43	16.2–73.1	46.8	31.5–76	41.2	31.4–52.5	40.8	22.1–56.4
ConifShare	82,2	0–100	99.8	91.9–100	51.5	0–94.3	4.9	0–79.6
Age _{MAX}	103,5	65–218	89	59–125	94	50–164	191.5	148–280
LT ₇₀	4	0–23	0	0–0	0	0–2	22.5	9–45
Elev	603.7	393–888	570.9	427–947	583.8	433–880	596.7	380–770
DeadWood	3.1	0.1–34.7	2.7	0–10.8	1.1	0–27.7	20.8	8.5–188.5
Number of sampling plots	82		20		18		20	
Standard number per study site	4		1		1		1	

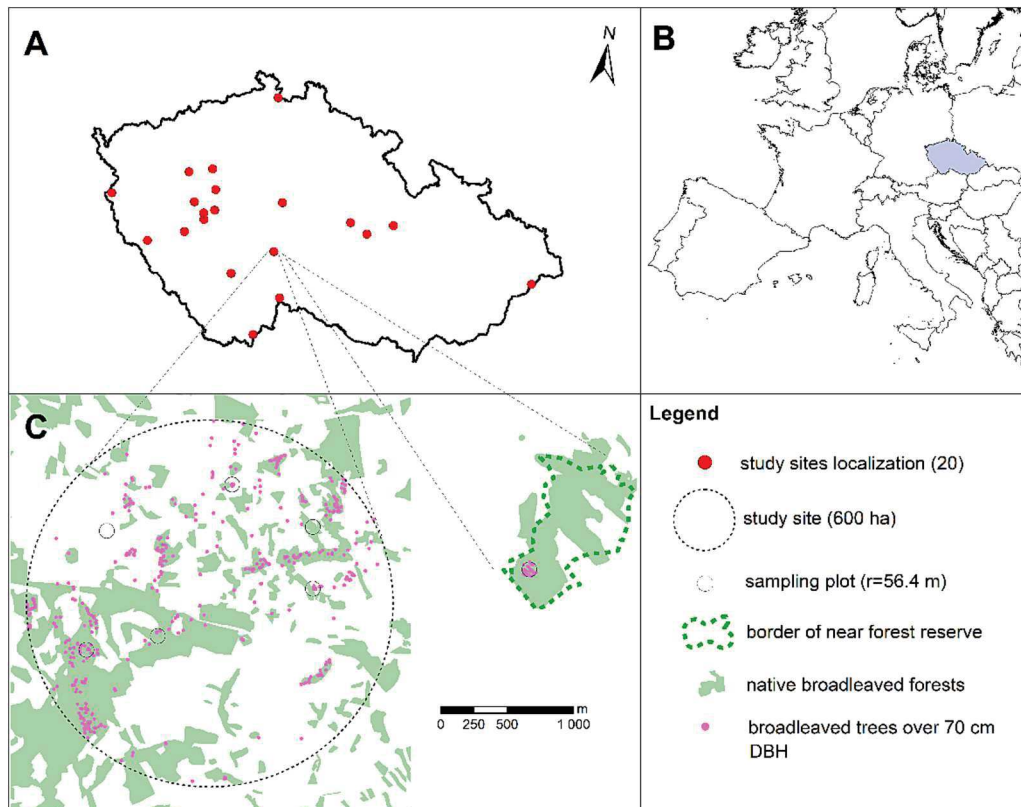


Fig. 1. A) location of all (20) study sites in the Czech Republic (CR); B) location of the CR in Europe; C) example of study site (600 ha) with localization of sampling plots in production forest and nearest unmanaged forest reserve.

each species and tree composition, forest age and elevation.

2.3. Spatial and environmental variables

In each 1 ha sampling circle plot, spatial stratification of forest to structurally similar forest segments were made. Then in each segment, structural measurements were made on sample circle plots placed at representative locations within segment. The size of the mapped segments ranged from 500 m² to 1 ha. Based on the segment size, the number of sample circle plots from one to four was selected for a representative description of the stand structure. For measuring the sufficient number of trees for representative measuring of forest structure we used sample circle plots of 150 m², 300 m², 500 m² or 1000 m² based on density of trees (larger circle plots for stands with lower tree density), which dependent on the age of the stand (older stands have lower tree density). In cases where the segment was small and tree density was low, the entire segment was mapped.

The measurements were then related to the sample circle plot area of 1-ha. We measured all trees over 5 cm DBH and lying deadwood over 10 cm in diameter. In addition, for each measured live tree, 51 different tree-related microhabitats [TreMs] were recorded. The list of TreMs was compiled by extending the lists of other authors (e.g. Bütler et al., (2013); Kraus et al., (2016); Paillet et al., (2018)) and then grouping the individual TreMs found into 13 basic classes according to Larrieu et al., (2018) for analysis. We then calculated the total basal area (BA) of all living trees [LTBA_{tot}] and divided it into the BA of conifers [ConifBA] and broadleaves [BroadlBA]. From these values, we calculated the share of conifer basal area in the sampling plot [ConifShare]. We also calculated the number of tree-related microhabitat groups per sampling plot [TreMs], the amount of lying deadwood [DeadWood], the Shannon-Wiener diversity index of living tree species [H_Trees] using formula $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$, where S is overall number of species and p_i is

proportion of the entire community made up of species I , the lowest measured DBH of live trees on the plot [DBH_{min}] and the number of live trees of native species over 70 cm DBH [LT₇₀]. To include forest age as a factor, we used the age of the oldest forest stand group [Age_{MAX}] within a 1 ha sampling plot extracted from forest management plans, which is a good reflection of actual age of the stands, as all the stands surveyed had been managed in the past (including currently unmanaged reserves). Additionally, the geographical distances of respective sampling plots and the elevation [Elev] of the centre of each sampling plot were used. All analyses and data extraction were performed in a geographic information system (ArcGIS 10.4).

2.4. Statistical analysis

We used presence-absence bird data extracted from bird recordings to compute the Sørensen dissimilarity index as a measure of total beta-diversity. In addition, we computed two components of beta-diversity: i) Simpson dissimilarity, which represents species composition turnover and ii) the remaining part of dissimilarity, which accounts for nestedness, using the package 'betapart' (Baselga, 2010). As a large number of structural variables were correlated with each other (Table A2), we chose share of conifer basal area [ConifShare], age of the oldest stand [Age_{MAX}] and elevation [Elev], as explanatory variables of bird diversity, as they reflect most of the other forest factors. We then tested the associations between differences in total beta-diversity, turnover and nestedness and differences in selected structural factors in the sampling plots by partial Mantel tests with 9999 permutations using the package 'vegan' (Oksanen et al., 2019), taking into account the geographical distances of the respective plots.

To separate the effects of individual structural factors, we used generalised additive models (GAMs) with spline components (Wood, 2017). We used the total number of bird species identified from the used 22 h of recording per sampling plot (from both time intervals and both

controls) as a response variable. We used the Poisson semi-parametric GAM framework with a log link, using the ‘mgcv’ package (Wood, 2017). Model parameters were estimated using restricted maximum likelihood (REML). We construct models for all defined bird groups, using the factors [Elev], [ConifShare], [Age_MAX], and factor representing four defined forest types ([production forest - matrix], [production forest - young broadl.], [production forest - large trees] and [Reserve]) as explanatory variables. Additionally, we included a spatial smoothing term based on the geographic coordinates of the sampling plots to account for spatial autocorrelation. We used this approach rather than a hierarchical design because the model evaluates exact distances among sites. The factor representing forest type was excluded from the final models due to its non-significance and the lower Akaike Information Criterion (AIC) of the models after excluding this factor.

To identify thresholds of conifer presence and the effect of forest age on bird communities, we sorted the study plots in ascending order by [ConifShare] and then calculated a cumulative number of species (in the same way for [Age_MAX]) using the function ‘specaccum’ of the vegan package (Oksanen et al., 2020) using presence-absence bird data.

In addition, we used principal component analysis (PCA) to identify associations between the variables listed in paragraph 2.3 and four forest types ([production forests - matrix], [production forest - young broadl.], [production forest - large trees] and [Reserve]). We used all the habitat characteristics (rescaled to a common scale) and plotted the observations from different forest classes in the principal component space [‘factorextra’ package in R; (Kassambara and Mundt, 2020)]. All analyses were performed in R (R Core Team, 2021).

3. Results

In total, we recorded 53 bird species (51 species in 120 plots in production forest and 44 species in 20 plots in forest reserves). Based on national quadrat mapping, we identified 10 species that occurred on less than 60 % of the large-scale mapping quadrats [Rare national (<60)], 18 species that occurred between 60 % and 95 % of the quadrats and 25 species occurred on more than 95 % of quadrats [Highly frequented (>95)]. We also identified 25 species that occurred on less than 30 % of our study sampling plots [Rare study (<30)]. Based on the occurrence of individual species on gradients of conifer basal area share and stand age, we selected species strongly associated with both non-coniferous and also high-age forests: *Picus canus* (occurrence on 17 plots), *Dendrocoptes medius* (occurrence on 13 plots), *Sturnus vulgaris* (occurrence on 7 plots), *Ficedula albicollis* (occurrence on 4 plots), *Ficedula parva* and *Dendrocopos minor* (occurrence on 3 plots) [Old-growth specialists]. All species recorded in this study, including their classification, are listed in Table A1.

3.1. Dissimilarities between bird species community and gradients of tree species composition, forest structure and environment

The total (Sørensen) dissimilarity increased with the differences of

Table 2

Results of Mantel tests investigating relationships between total beta-diversity (Sørensen) dissimilarity in species composition, partitioned into components of species turnover (Simpson dissimilarity) and nestedness, and differences in share of conifer basal area [ConifShare], age of oldest stand [Age_MAX], elevation [Elev] and geographical distances of sampling plots. The symbol *** indicates significance at the level $p < 0.001$, ** $p < 0.0$, * $p < 0.05$ and *ns* non-significant result.

Dissimilarity measure	ConifShare	Age_MAX	Elev	Geographical distances
Sørensen dissimilarity	0.560 ***	0.336 ***	0.123 ***	0.073 <i>ns</i>
Turnover	0.533 ***	0.311 ***	0.086 **	0.048 <i>ns</i>
Nestedness	-0.027 <i>ns</i>	0.003 <i>ns</i>	0.054 *	0.040 <i>ns</i>

all factors studied (Table 2 and Fig. A6). The most important factor was the share of conifer basal area [ConifShare], followed by the age of the oldest forest stand [Age_MAX]. Species turnover showed similar patterns to total beta-diversity, reflecting that the dissimilarity of bird assemblages is almost exclusively consisted of species turnover, while nestedness is only a minor component.

3.2. Effect of structural factors on species diversity

Generalised additive models showed a significant effect of the tested factors on selected species groups (Table 3, Fig. 2 and Appendix B). We found a positive effect of stand age [Age_MAX] on species rare at national [Rare national (<60)] and study plot level [Rare study (<30)], as well as on highly frequent species [Highly freq. national (>95)] and selected old-growth specialist bird species [Old-growth specialist]. According to the GAM results, the critical threshold for the positive effect of stand age was between 135 and 280 years for species rare at national level, 140 and 190 years for species rare at study plot level, 125 and 200 years for species highly frequent at national level, and 125 and 160 years for old-growth specialist bird species.

The increase in the share of conifer basal area [ConifShare] significantly affected species rare at study level [Rare study (<30)], Old-growth specialists, Broadleaved-associated species (all negative) and Conifer-associated species (positive). The critical threshold of ConifShare was between 50 % and 78 % for species rare at study level, between 48 % and 78 % for Old-growth specialists, between 60 % and 80 % for Broadleaved-associated species, and between 50 % and 70 % for Conifer-associated species. Among the environmental predictors, elevation had a significant effect on all species groups studied, with the exception of species rare and highly frequented at the national level [Rare national (<60); Highly freq. national (>95)] and Conifer-associated species with a negative effect.

The increase in new bird species in relation to the increase in ConifShare and Age_MAX on the sampling plots showed different trends (Fig. 3). In the case of the ConifShare, the increase in species was fastest on plots with lower proportion on conifer basal area and stopped after reaching the value of 62 % for all species and Rare national (<60), and 4 % for Old-growth specialist group. On the other hand, the trends on the Age_MAX gradient were more similar to linear trend and the species increase slowed down after reaching the value between 171 and 177 years for all species groups. Moreover, the occurrence of Old-growth

Table 3

Results of generalised additive models showing relationships between bird species rare at the national level [Rare national (<60)], species highly frequent at the national level [Highly freq. national (>95)], species rare at study level [Rare study (<30)], species selected for association with old non-coniferous stands [Old-growth specialists], species occupying coniferous forests [Conifer-associated sp.] and species occupying broadleaved forests [Broadleaved-associated sp.] as well as elevation [Elev], share of conifer basal area [ConifShare], age of the oldest forest stand [Age_MAX] and geographical distances of sampling plots. The model fit is indicated by the proportion of explained deviance. The symbol *** indicates significance at the level $p < 0.001$, ** $p < 0.0$, * $p < 0.05$ and *ns* non-significant result. For full model results see Appendix B.

Dependent variable	Elev	ConifShare	Age_MAX	Geo. dist.	Expl. dev. (%)
Rare national (<60)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	***	15.3
Highly freq. national (>95)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>	39.4
Rare study (<30)	**	**	**	<i>ns</i>	45.9
Old-growth specialists	**	**	*	<i>ns</i>	63.0
Conifer-associated sp.	<i>ns</i>	***	<i>ns</i>	*	51.9
Broadleaved-ass. sp.	***	***	<i>ns</i>	<i>ns</i>	60.7

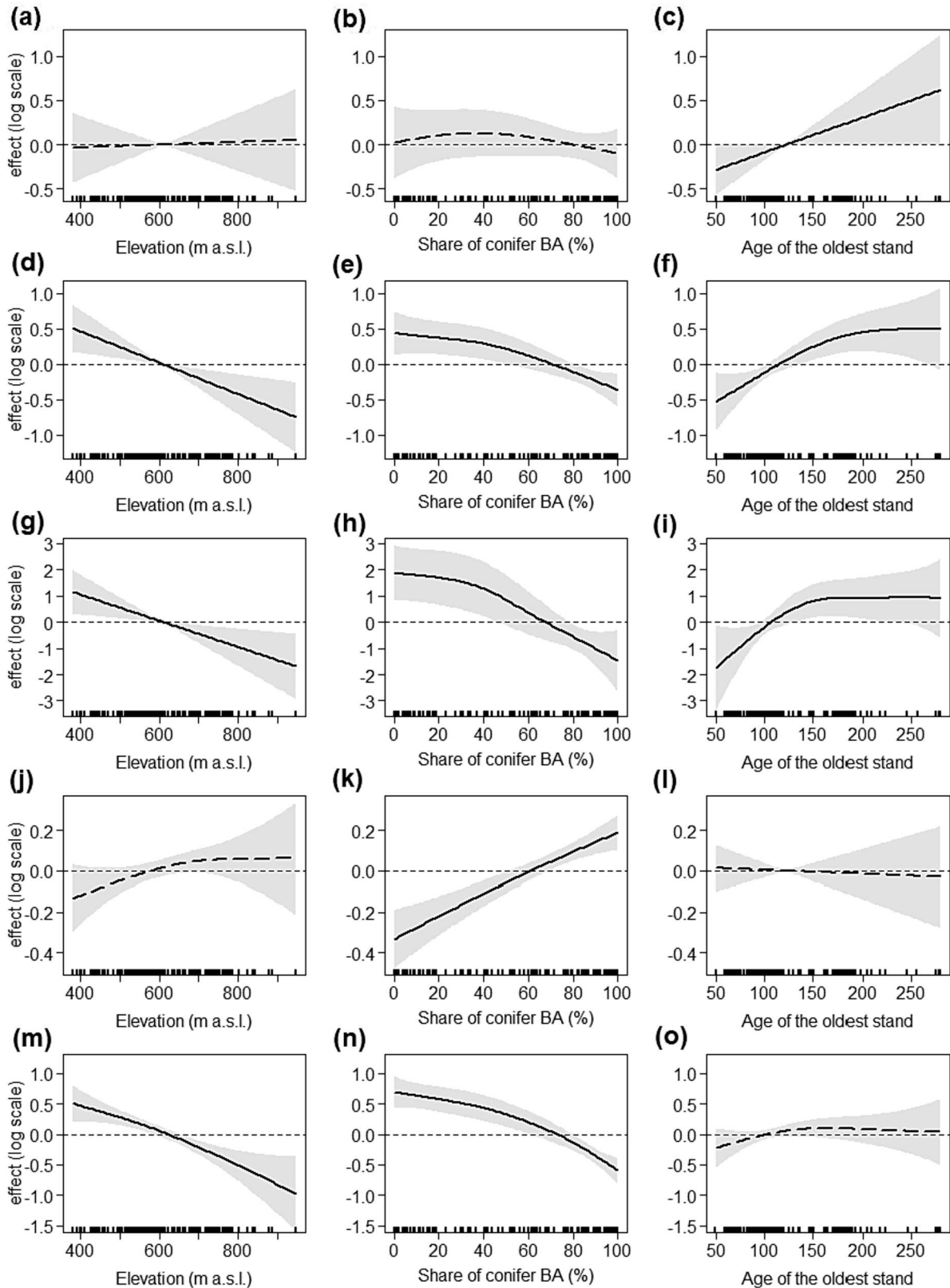


Fig. 2. Results of generalised additive models for defined groups of birds: species richness of the bird species rare at national level [Rare national (<60)] (a-c), species rare at study plot level [Rare study (<30)] (d-f), species selected by their association with old non-coniferous stands [Old-growth specialists] (g-i), species occupying coniferous forests [Conifer-associated sp.] (j-l) and species occupying broadleaved forests [Broadleaved-associated sp.] (m-o). The y-axis shows the isolated effects of each predictor on the presence of each species group: elevation [Elev] (left), share of conifer basal area [ConifShare] (middle), and age of the oldest forest stand [Age_MAX] (right). Dashed lines indicate non-significant relationships. Model results are presented in [Table 3](#) and Appendix B.

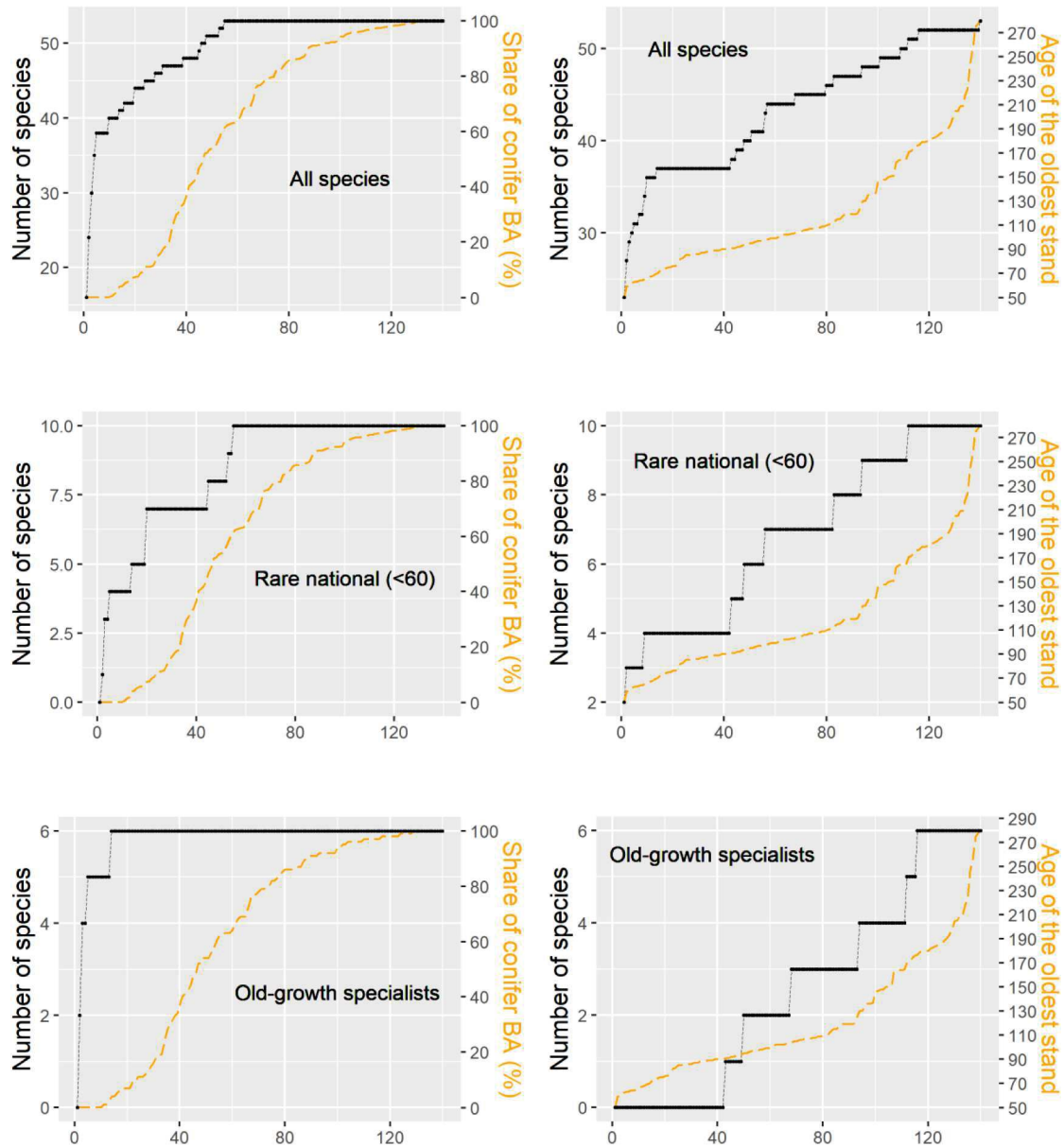


Fig. 3. Visualisation of the increase in new bird species in relation to the increase in share of conifer basal area (left) and the increase in the oldest stand age (right) on sampling plots. The cumulative number of all species, rare species at the national level [Rare national (<60)] and species associated with old non-coniferous forests [Old-growth specialists] are shown as black lines. The increase in share of conifer basal area and the oldest stand age are shown as dashed orange lines. The x-axis represents the number of plots sorted by each factor on ascending order.

specialists has only begun on plots with the occurrence of forest stands older than 90 years.

4. Discussion

We found a significant increase in dissimilarity in beta-diversity with increasing differences in the proportion of coniferous trees and the age of the forest stand. In addition, we found similar effects for species turnover. The age of the oldest stand strongly supported (promoted) rare species. Similarly, the occurrence of old-growth specialists increased with forest age and decreased with the contribution of coniferous tree species. Conifer- and broadleaved-associated bird species responded well to share of conifer basal area, whereas forest age was less important. Furthermore, the high proportion of conifers in the tree species composition appeared to prevent species enrichment in bird communities.

5. Overlap in bird species composition between coniferous- and broadleaved-dominant stands

The prevalence of species turnover component on total beta-diversity has already been obtained for bird communities (e.g. Si et al., 2015), and this pattern is common for studies of local assemblages (Soininen et al., 2017). On the other hand, a significant effect on nestedness is more typical for large-scale studies focusing on large assemblages (Baselga, 2010). Species turnover may reflect species replacement from one site to another, whereas nestedness is often associated with extinction-colonisation dynamics (Si et al., 2016). Thus, our results indicated that changes in share of conifer basal area and also elevation mainly caused species turnover. Species turnover can be partly explained by the habitat specialisation of some species in pure coniferous or broadleaved forests. These species are likely to be replaced depending on the changes in the proportion of broadleaved/coniferous trees. However, the pure spruce monocultures with high tree densities are suitable for fewer species

(Sweeney et al., 2010). In support of this, we found some species strictly associated with stands with limited conifer contributions (up to 40 %) (Fig. A2). These species were represented by Old-growth specialists: *Picus canus*, *Dendrocoptes medius*, *Sturnus vulgaris*, *Ficedula albicollis*, *Ficedula parva* and *Dendrocopos minor*. With the exception of *Sturnus vulgaris*, all of these birds are species with threatened status in the Czech Republic (Chobot and Némec, 2017) and were among the rare species in this study (Table A1). These species are primary or secondary cavity and semi-cavity nesting species. On the other hand, Old-growth specialists were not restricted to the old forests but also inhabited some younger stands.

6. Relation between tree species composition, elevation and bird species composition

Among environmental factors, we found a positive relationship between differences in elevation and dissimilarities in total beta-diversity and its two components. The relationship between species turnover and the elevation gradient is well known (García-Navas et al., 2020; Jankowski et al., 2013). Bird species turnover across the elevational gradient can be explained by the fact, that some species with an optimum at lower elevations may be replaced by very similar species at higher elevations (Flousek et al., 2015). This may be related to the increased contribution of spruce along the elevation gradient. For example, *Dendrocopos medius* inhabited broadleaved forests at lower elevations, whereas it is replaced by *Dendrocopos leucotos* in mixed mountain forests or *Picoides tridactylus* in mixed mountain and coniferous forests (Kloubec et al., 2015). Similarly, *Certhia brachydactyla* inhabited mixed and broadleaved forests with mature rough-barked trees at lower elevations while *Certhia familiaris* was associated with mountain beech and coniferous forests (Keller et al., 2020). According to the PCA, tree species diversity decreased with elevation in our study, while the share of conifer basal area shows only a very slight positive relationship (Fig. A1). On the other hand, the loss of bird species can also be explained by harsher climatic conditions or lower insect abundances at higher elevations (Fuller, 2003). However, compared to share of conifer basal area and stand age, the relationship between differences in beta-diversity (and its components) and elevation dissimilarities is of less ecological importance.

7. Effect of stand age and key structural factors on birds

Share of conifer basal area and the maximum stand age are critical factors for some bird species, including Old-growth specialists (Fig. A5). We also found other species relatively associated with low value of conifer basal area share, such as *Poecile palustris*, *Cyanistes caeruleus* or *Picus viridis* (Fig. A2). However, compared to Old-growth specialists, these species covered the relatively high range of the forest age gradient (Fig. A3) and were therefore not included in this group. Conversely, some bird species were restricted to the stands with high share of conifer basal area and low age (around 90 years), such as *Nucifraga caryocatactes* or *Lophophanes cristatus*, and we confirmed the conifer affinity of these species (Storchová and Hořák, 2018). The age of about 90 years is typical for conifer plantations, which make up the majority of the forest stands in our study, and the occurrence of these species in such old stands probably rather reflects their association with pure spruce forests. Tree species composition is one of the most important factors determining forest bird communities (Felton et al., 2021). Old-growth specialist species are also associated with old forests, which in our study are represented by unmanaged forest stands in forest reserves. Forest reserves are rich in large trees with tree-related microhabitats (e. g. canopy deadwood) and standing deadwood (Nilsson et al., 2003). Both are important structures for nesting (use of old cavities by secondary cavity nesters and excavation of new cavities by primary cavity nesters) and foraging of these species. Many of these species occur exclusively in forest reserves, while avoiding managed forest (Felton

et al., 2016; Lešo et al., 2020). In support of this, none of the Old-growth specialist species was found in pure spruce stands with no old trees present (Fig. A5). The reserves in our study were also characterised by the absence of the trees with the lowest DBH (between 5 and 21 cm). This suggests that the forests in the reserves were mainly composed of a high proportion of large old broadleaved trees, but lacked thinner and younger trees. This probably indicates that the (life) stage of the forest stands that mostly represented the successional stage of late optimum, which is less favourable for species-rich bird communities than the subsequent terminal stage (Hilmers et al., 2018). Therefore, we can expect that the species richness of bird communities in forest reserves may even increase in the next few decades. The fulfilment of this assumption is likely to be co-determined by the condition of the forest stands surrounding forest reserves: the area of broadleaved close natural and mature forest stands.

Forest age is known to be an important factor for many taxa, including birds (Moning and Müller, 2009). There is an obvious maturation of production forests in the CR, when the proportion of forest stands older than 120 years slowly but continuously increased, probably due to postponement of restoration of economically unattractive and less accessible or lower quality stands (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022). The highest age of the forest stand in the vicinity of the plots reliably indicates the presence/absence of large old trees and deadwood objects (biological legacies), see Fig. A1, which can be beneficial for bird diversity, especially in even-aged conifer-dominated production forests (Kebrle et al., 2021). According to our results, the threshold of the positive effect of forest age for rare species and Old-growth specialists starts at 125 years and can thus benefit from the increased proportion of production forest over 120 years, especially the CR (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022). Moreover, significant results in the case of Highly-frequented species [occurring over 95 % of the national mapping (Štátný et al., 2021)] suggest a high importance of forest age also for common bird species.

However, we did not find a support for a negative significant effect of conifer presence on rare species at national level, which can be explained by the different habitat preferences of individual species. To illustrate this, the classification of birds into Conifer- and Broadleaved-associated species showed the clear significant and inverse effect of conifer basal area share on both groups. Furthermore, the higher proportion of conifers is often associated with higher tree density, resulting in a higher basal area (Augustynczyk et al., 2019). These stands with higher tree density in a single layer provide unsuitable conditions for many bird species. On the other hand, in our study conifers occur across the entire elevation gradient, which may provide suitable habitat for Conifer-associated species also in lower elevations, and this is probably why the effect of elevation was not detected for Conifer-associated species in our study.

The appearance of new bird species along the forest age gradient shows a trend similar to linear. However, the occurrence of Old-growth specialists has only begun on plots with the occurrence of forest stands older than 90 years. This age threshold corresponds to critical thresholds for forest bird diversity in the zone between 420 and 520 m a.s.l. (Moning and Müller, 2009), which is the lower half of the elevation range of our study area. In contrast, three-quarters of forests in Europe have not yet reached the maturity stage (FOREST EUROPE, 2020) and are typically less than 90 years old (FOREST EUROPE, 2011). Maturation of these forests may therefore be beneficial for rare and old-growth associated species. On the other hand, the appearance of new bird species along the conifer basal area share gradient is skewed towards the beginning of this gradient (broadleaved stands) and stops after reaching the critical value of 62 %. In addition, the critical threshold is same for rare species and considerably lower for Old-growth specialist species, where the effect of the stand maturity appears to be dominant. The critical threshold corresponds to a basal area of conifers above 26 m²/ha for all species, rare species and 1 m²/ha for Old-growth specialist species. The higher species richness in the broadleaved or mixed forests

than in clear coniferous stands is confirmed by many studies (Fuller, 2000; Sweeney et al., 2010; Vélková et al., 2021). For example, the admixture of just one broadleaf tree species to spruce monocultures can lead to increase bird diversity (Felton et al., 2010). On the other hand, the effect of basal area on bird species composition has varied in previous works. Basal area increase can be a positive in broadleaved forests (Piechnik et al., 2022), while negative in coniferous forests (Czeszczewik et al., 2015). These results are consistent with results documented in our study.

Very old forests with native tree species composition are key stands for many old-growth specialists and red-listed species (Felton et al., 2016; Lešo et al., 2020). However, the proportion of natural forests unaffected by humans in the total forest area of the CR is only 2.2 % (Ministry of the Environment of the CR, 2021). Moreover, the creation of old-growth structures is a long process and can take tens or even hundreds of years. For example, the creation of tree-related microhabitats increases dramatically above 70 cm DBH (Larrieu et al., 2012), which corresponds to an age of about 160 years for beech (Dobrovolský and Tesar, 2010). The age of the oldest stand in our selected reserves ranged from 148 to 280 years (mean 204 years). However, in these reserves the effect of historical management is still visible, represented by the absence of younger trees and spatially simplified structural variability. Increasing the area of old-growth forest is therefore a crucial but long-term objective, and the presence of the old-growth forest structures and stands should therefore be promoted throughout the entire area of production forests. At present, the most effective measure to support bird species diversity is to maintain all old-growth and mature forest stands with close-nature tree species composition, not only in protected forests but also in production forests.

8. Conclusion

Our results showed that the proportion of coniferous trees and forest stand age strongly influenced the species composition of bird communities, especially the species turnover. As expected, species turnover mainly reflected bird habitat preferences for broadleaved/coniferous forests, while the effect of forest maturity was less distinct. Species richness of bird communities decreased moderately with increasing conifer presence and elevation. The high contribution of conifers inhibited species-rich bird communities, especially the occurrence of rare old-growth specialists and broadleaf-associated species. On the other hand, rare and old-growth bird species were positively associated with forests older than 125 years, but were less dependent on tree species composition. Moreover, old-growth species were almost exclusively found in forests older than 90 years. Therefore, maturing of production forests would be beneficial for bird species diversity, especially for rare species. Forest management practices should support a higher area contribution of the forest stands older than 125 years and a decrease of non-native conifer tree species share below app. 60 % of basal area in mature stands. In addition, the current old native forests are mainly limited to the forest reserves with hollow and microhabitat-bearing trees, standing and lying deadwood, which provide rich nesting and feeding opportunities for birds. These stands are the result of non-interventional management, which is crucial for specialised old-growth birds, and their area is insufficient in the forests of central Europe.

Funding

This work was supported by the Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha – Suchbát, 165 00, Czech Republic, internal grant no. 2021B0035, and by the Technology Agency of the Czech Republic, project no. TH02030913.

CRedit authorship contribution statement

Dominik Kebrle: Conceptualization, Data curation, Writing – original draft, Investigation, Writing – review & editing, Visualization. **Jeník Hofmeister:** Methodology, Formal analysis, Writing – review & editing. **Vojtěch Kodet:** Investigation. **Jan Hošek:** Methodology, Project administration, Funding acquisition, Resources.

Declaration of Competing Interest

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

Data availability

Data will be made available on request.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>.

References

- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G., 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecol. Lett.* 14, 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>.
- Augustynczyk, A.L.D., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Storch, I., Mikusiński, G., Yousefpour, R., Hanewinkel, M., 2019. Diversification of forest management regimes secures tree microhabitats and bird abundance under climate change. *Sci. Total Environ.* 650, 2717–2730. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.366>.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.
- Bütler, R., Lachat, T., Larrieu, L., Paillet, Y., 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. *Integr. approaches as an Oppor. Conserv. For. Biodivers.* 84–91.
- Chobot, K., Némec, M. (Eds.), 2017. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Vertebrates, 34th ed. Příroda, PRAHA.*
- Czeszczewik, D., Zub, K., Stanski, T., Sahel, M., Kapusta, A., Walankiewicz, W., 2015. Effects of forest management on bird assemblages in the Białowieża Forest, Poland. *Iforest* 8, 377–385. <https://doi.org/10.3832/ifor1212-007>.
- Dobrovolský, L., Tesar, V., 2010. Growth and characteristics of old beech (*Fagus sylvatica* L.) trees individually dispersed in spruce monocultures. *J. For. Sci.* 56 (9), 406–416.
- European Commission, 2011. *Forestry in the EU and the World — A statistical portrait. Eurostat Statistical Books, 10.2785/13022.*
- FAO, 2020. *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report. Rome.* <https://doi.org/https://doi.org/10.4060/ca9825en>.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 260, 939–947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011>.
- Felton, A., Hedwall, P.O., Lindbladh, M., Nyberg, T., Felton, A.M., Holmström, E., Wallin, I., Löf, M., Brunet, J., 2016. The biodiversity contribution of wood plantations: contrasting the bird communities of Sweden's protected and production oak forests. *For. Ecol. Manage.* 365, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.030>.
- Felton, A., Hedwall, P.O., Trubins, R., Lagerstedt, J., Felton, A., Lindbladh, M., 2021. From mixtures to monocultures: Bird assemblage responses along a production forest conifer-broadleaf gradient. *For. Ecol. Manage.* 494, 119299. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119299>.
- Flousek, J., Gramsz, B., Telenský, T., 2015. *Ptáci Krkonoš – atlas hnízdního rozšíření 2012–2014 / Ptáci Karkonoszy – atlas ptaków lęgowych 2012–2014. Správa KRNP Vrchlabí, Dyrekcia KPN Jelenia Góra.*
- FOREST EUROPE, 2020. *State of Europe's Forests 2020. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe FOREST. Liaison Unit Bratislava.*
- FOREST EUROPE, 2011. *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Oslo.*
- Fuller, R.J., 2000. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża Forest, Poland. *Condor* 102, 267–274. <https://doi.org/10.2307/1369637>.
- Fuller, R.J., 2003. *Bird Life of Woodland and Forest. Cambridge University Press.*
- García-Navas, V., Sattler, T., Schmid, H., Ozgul, A., Franzén, M., 2020. Temporal homogenization of functional and beta diversity in bird communities of the Swiss Alps. *Divers. Distrib.* 26 (8), 900–911.

- Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Donald, P.F., 2004. Bird census and survey techniques. In: Sutherland, W.J., Newton, I., Green, R.E. (Eds.), *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques, Techniques in Ecology & Conservation*. Oxford University Press, pp. 17–56. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198520863.003.0002>.
- Heinrichs, S., Ammer, C., Mund, M., Boch, S., Budde, S., Fischer, M., Müller, J., Schöning, I., Schulze, E.-D., Schmidt, W., Weckesser, M., Schall, P., 2019. Landscape-scale mixtures of tree species are more effective than stand-scale mixtures for biodiversity of vascular plants, bryophytes and lichens. *Forests* 10 (1), 73.
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., Butt, N., 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* 55 (6), 2756–2766.
- Hlánský, T., Zimová, S., Merganičová, K., Štěpánek, P., Modlinger, R., Turčáni, M., 2021. Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. *For. Ecol. Manage.* 490, 119075.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Dvořák, D., Beran, M., Deckerová, H., Burel, J., Kríž, M., Borovická, J., Beak, J., Vašutová, M., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., Černajová, I., Holá, E., Novozámská, E., Čížek, L., Iarema, V., Baltaziuk, K., Svoboda, T., 2015. Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantitative assessment. *Ecol. Ind.* 57, 497–504.
- 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. *Biodivers. Conserv.* 25, 1073–1090. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenovi, S., Bogusch, P., Halda, J.P., Zasadil, P., 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manage.* 433, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019>.
- Jankowski, J.E., Merckord, C.L., Rios, W.F., Cabrera, K.G., Revilla, N.S., Silman, M.R., Gillman, L.N., 2013. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *J. Biogeogr.* 40 (5), 950–962.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses.
- Kębrle, D., Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496, 119460.
- Keller, V., Herrando, S., Voríšek, P., Franch, M., Kipson, M., Milanese, P., Martí, D., Anton, M., Klvaňová, A., Kalyakin, M.V., Bauer, H.-G., Foppen, R.P.B., 2020. European breeding bird atlas 2: Distribution. Abundance and Change. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelona.
- Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J., 2000. Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Spruce, in: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J. (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects*. EFI Proceedings, p. 208.
- Kloubec, B., Hora, J., Šťastný, K. (Eds.), 2015. Ptáci Jižních Čech. Jihočeský kraj, České Budějovice.
- Kraus, D., Büttler, R., Krumm, F., Lachat, T., Larrieu, L., Mergner, U., Paillet, Y., Rydkvist, T., Schuck, A., Winter, S., 2016. Catalogue of tree microhabitats – Reference field list. Integrate+ Technical Paper. 16p.
- Kulaga, K., Budka, M., Pérez-García, J.M., 2019. Bird species detection by an observer and an autonomous sound recorder in two different environments: Forest and farmland. *PLoS One* 14 (2), e0211970.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 773–786. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0551-z>.
- 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. *Ecol. Ind.* 84, 194–207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>.
- Lešo, P., Kropil, R., Kajtoch, L., 2020. Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species. *For. Ecol. Manage.* 453, 117620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620>.
- Lindenmayer, D.B., 2017. Conserving large old trees as small natural features. *Biol. Conserv.* 211, 51–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.012>.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J., Brown, J.H., 2010. *Biogeography*, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland (Massachusetts).
- McGrath, M.J., Luysaert, S., Meyfroidt, P., Kaplan, J.O., Bürgi, M., Chen, Y., Erb, K., Gimmi, U., McInerney, D., Naudts, K., Otto, J., Pasztor, F., Ryder, J., Schelhaas, M.J., Valade, A., 2015. Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences* 12, 4291–4316. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4291-2015>.
- Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2020. Information on Forests and Forestry in the Czech Republic by 2019. Ministerstvo zemědělství, Prague.
- Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022. Information on Forests and Forestry in the Czech Republic by 2021. Prague.
- Ministry of the Environment of the CR, 2021. Report on the environment of the Czech Republic 2020. Prague.
- Moning, C., Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For. Ecol. Manage.* 256, 1198–1208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.018>.
- Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol. Ind.* 9, 922–932. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.11.002>.
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Šádlo, J., 1998. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Šádlo, J., Rybníček, K., Kolbek, J., Jirásek, J., 1997. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic 1 (500), 000.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Ložek, V., Rybníček, K., Rybníčková, E., Husová, M., Grulich, V., Jeník, J., Šádlo, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Wild, J., 2001. Potential natural vegetation of the Czech Republic. *Braun-Blanquetia* 30, 1–80.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusiński, G., Ranius, T., 2003. Erratum to "Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests". *For. Ecol. Manage.* 178, 355–370. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(03\)00084-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00084-7).
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., Hara, R. B.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., 2019. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. 2019.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7.
- Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., Firn, J., 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *J. Appl. Ecol.* 55 (5), 2147–2159.
- Piechnik, Ł., Holeksa, J., Ledwoń, M., Kurek, P., Szarek-Lukaszewska, G., Żywiec, M., 2022. Stand composition, tree-related microhabitats and birds—a network of relationships in a managed forest. *Forests* 13 (1), 103.
- Prevedello, J.A., Almeida-Gomes, M., Lindenmayer, D.B., Magrath, A., 2018. The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55 (1), 205–214.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing.
- Reif, J., Storch, D., Voríšek, P., Šťastný, K., Bejček, V., 2008. Bird-habitat associations predict population trends in central European forest and farmland birds. *Biodivers. Conserv.* 17, 3307–3319. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9430-4>.
- Reif, J., Skálavá, A.J., Vermouzek, Z., Voríšek, P., 2022. Long-term trends in forest bird populations reflect management changes in Central European forests. *Ecol. Ind.* 141, 109137.
- Savický, J., 2008. Techniky akustického monitoringu ptáků [Techniques of acoustic monitoring of birds], Závěrečná zpráva projektu – Využití informačních technologií v ornitologickém výzkumu na Vysocíně [Final report of the project – Use of information technologies in ornithological research in Vysocina]. Jihlava.
- Sedláček, O., Vokurková, J., Ferenc, M., Djomo, E.N., Albrecht, T., Horák, D., 2015. A comparison of point counts with a new acoustic sampling method: a case study of a bird community from the montane forests of Mount Cameroon. *Ostrich* 86, 213–220. <https://doi.org/10.2989/00306525.2015.1049669>.
- Senf, C., Seidl, R., 2018. Natural disturbances are spatially diverse but temporally synchronized across temperate forest landscapes in Europe. *Glob. Chang. Biol.* 24, 1201–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.13897>.
- Si, X., Baselga, A., Ding, P., Machado, R.B., 2015. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One* 10 (5), e0127692.
- Si, X., Baselga, A., Leprieux, F., Song, X., Ding, P., Meiri, S., 2016. Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *J. Anim. Ecol.* 85 (2), 409–418.
- Soininen, J., Heino, J., Wang, J., 2017. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 96–109. <https://doi.org/10.1111/gcb.12660>.
- Šťastný, K., Bejček, V., Mikuláš, I., Telecký, T., 2021. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2014 - 2017. I. ed. Aventinum.
- Storchová, L., Horák, D., 2018. Data from: Life-history characteristics of European birds. Dataset. <https://doi.org/10.5061/dryad.n6k3n>.
- Sweeney, O.F.M.D., Wilson, M.W., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., 2010. Are bird density, species richness and community structure similar between native woodlands and non-native plantations in an area with a generalist bird fauna? *Biodivers. Conserv.* 19, 2329–2342. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9844-7>.
- Vélová, L., Vele, A., Horák, J., 2021. Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 480, 118657.
- Voríšek, P., Klvaňová, A., Wotton, S., Gregory, R.D., 2008. A Best Practice Guide for Wild Bird Monitoring Schemes, first ed. JAVA Trebon, Czech Republic, Europe.
- Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd ed. Chapman and Hall/CRC.

Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe

Dominik Kebřle, Jeňýk Hofmeister, Vojtěch Kodet, Jan Hošek

Appendix A: Supplementary material

The total basal area of live trees is positively associated with elevation and, conversely, Shannon's index of tree species diversity is strongly negatively associated with elevation. Forest reserves are associated with broadleaf trees, deadwood, tree-related microhabitats, maximum age of the forest stand, number of trees over 70 cm DBH and the lowest DBH measured on the plot. The last three variables are very strongly correlated.

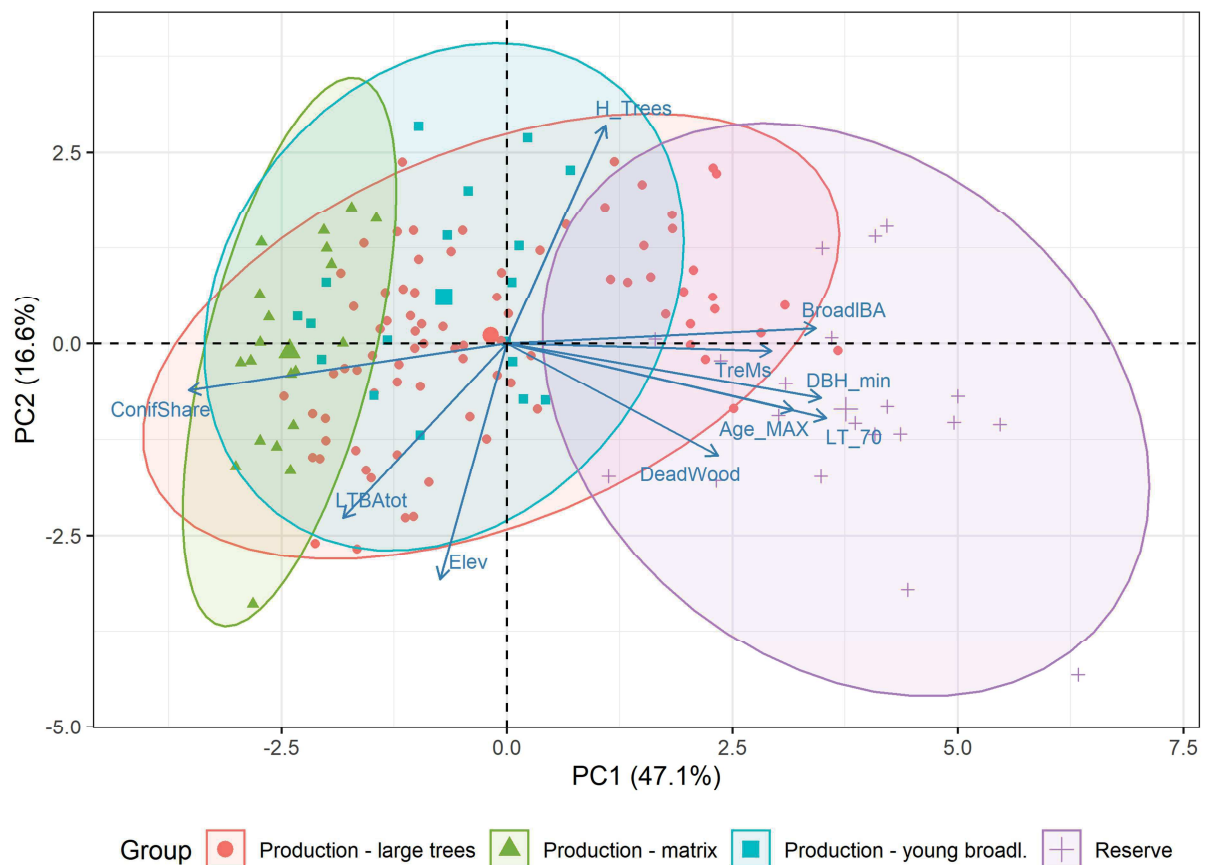


Fig. A1. Biplot of first and second principal components, with corresponding percentages of variance explained in brackets. The structural variables in the PCA describe defined forest types: 1) [production forest - matrix] = the most common type of forest on the study site - most typically a clear spruce monoculture with no trees over 70 cm in diameter at breast height (hereafter DBH), 2) [production forest - young broadl.] = young broadleaved forest with no trees over 70 cm DBH, 3) [production forest - large trees] = production forest with various numbers of broadleaved trees over 70 cm DBH from individual to maximum clustered number of trees on the study site, and 4) [Reserve] = unmanaged forest reserve in old native broadleaved forests. Observations belonging to different forest classes are represented by different symbol shapes and colours, and original variables describing the forest

characteristics are represented by arrows. ConifShare = share of conifer basal area, LTBA_{tot} = basal area of all living trees, [Elev] = elevation of sampling plot, H_Trees = Shannon diversity index of tree species, BroadIBA = basal area of living broadleaved trees, TreMs = number of tree-related microhabitats on the plot, Age_MAX = age of the oldest stand group, DBH_min = the lowest measured DBH of live trees on the plot, LT_710 = number of live trees of native species over 70 cm DBH, DeadWood = amount of lying deadwood over 10 cm in diameter.

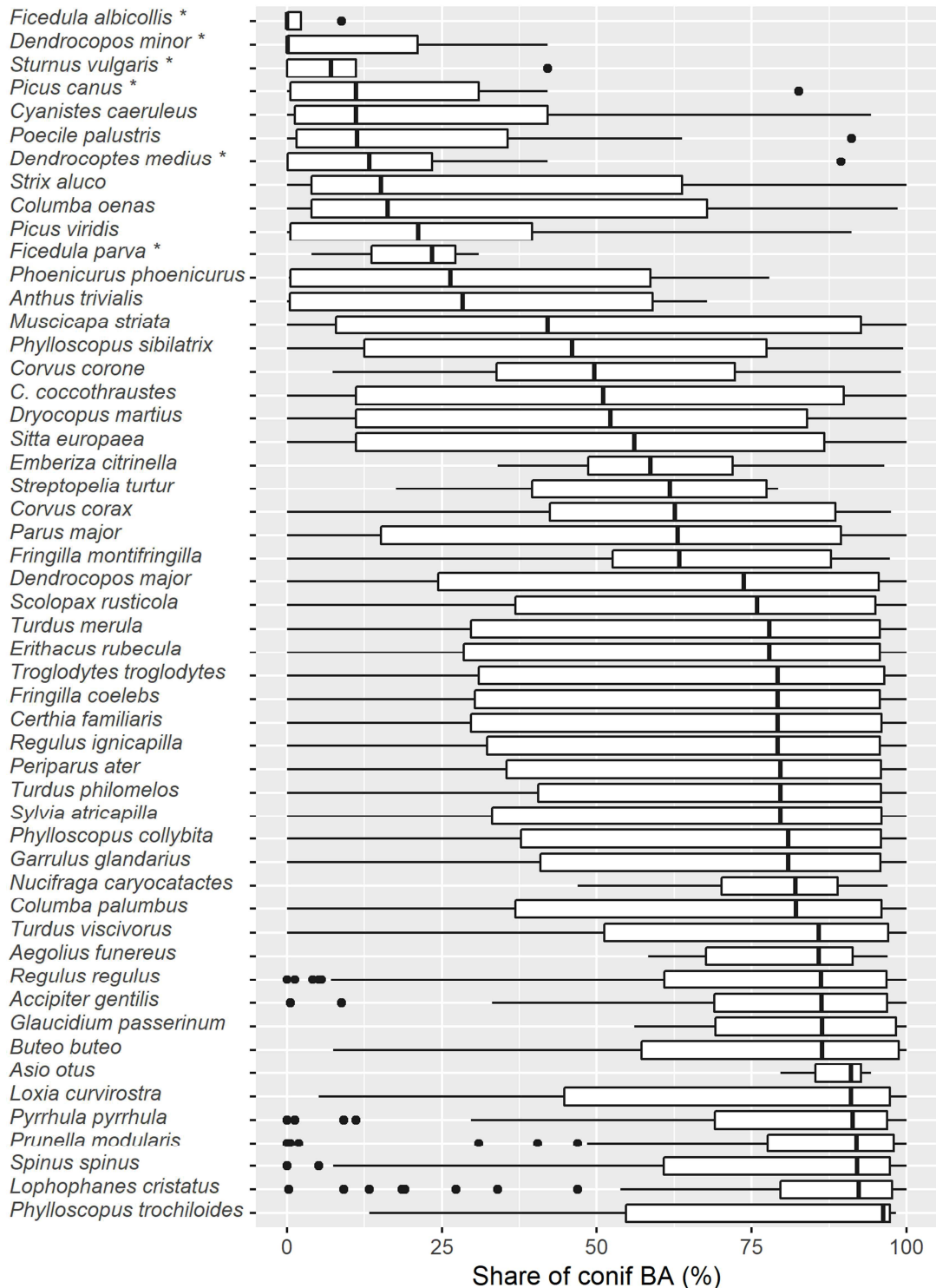


Fig. A2. Share of conifer basal area in plots where individual bird species are occurred (only species occurring in at least three plots are shown). Median (lines within boxes), lower and upper quartiles (white boxes), lower and upper deciles (whiskers) and outliers (black dots) are shown. The symbol * after species name indicates species that were selected as being associated with forests with low conifer basal area share and the presence of old stands.

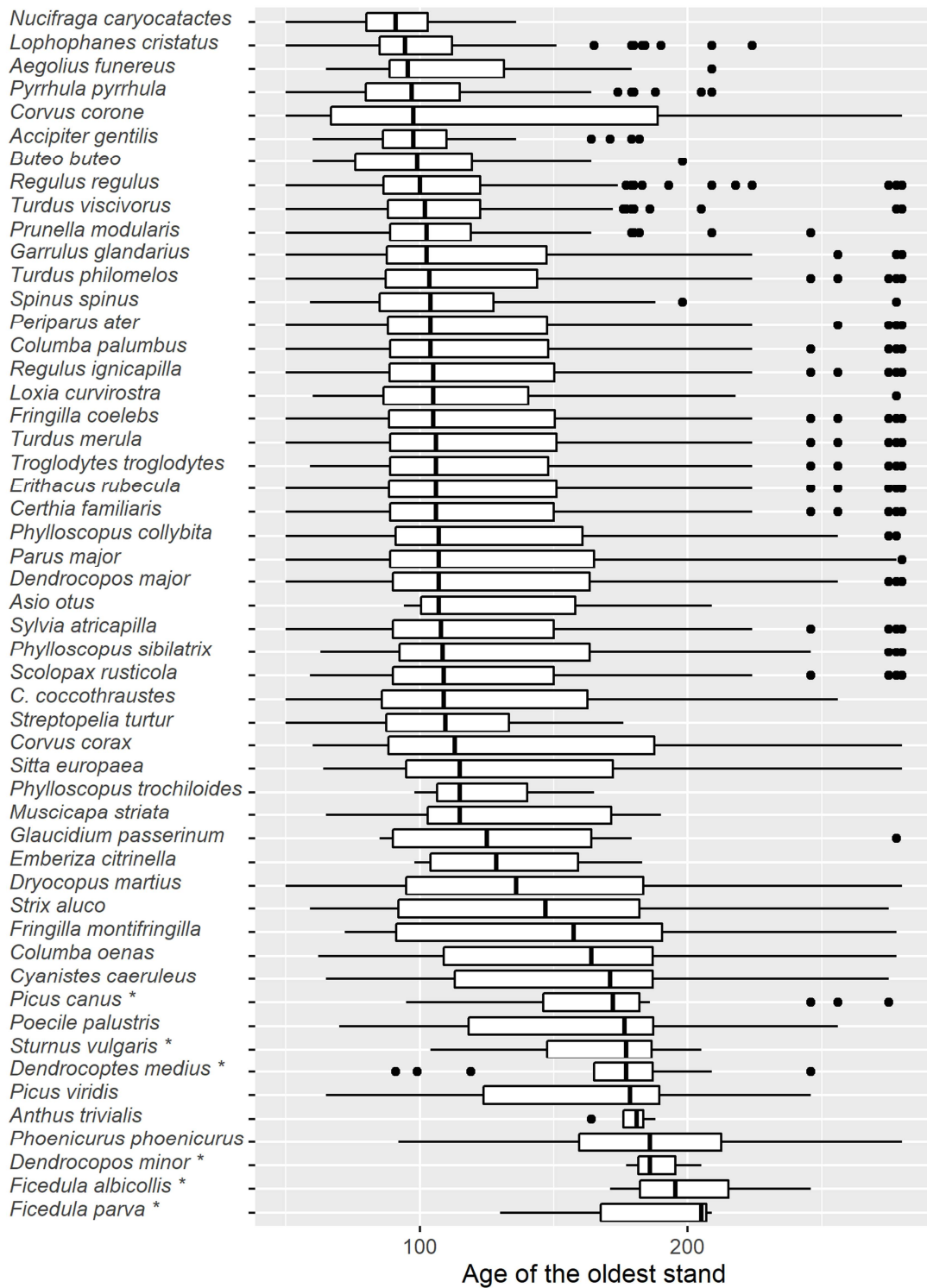


Fig. A3. Age of the oldest stand in plots where individual bird species are occurred (only species occurring in at least three plots are shown). Median (lines within boxes), lower and upper quartiles (white boxes), lower and upper deciles (whiskers) and outliers (black dots) are shown. The symbol * after species name indicates species that were selected as being associated with forests with low conifer basal area share and the presence of old stands.

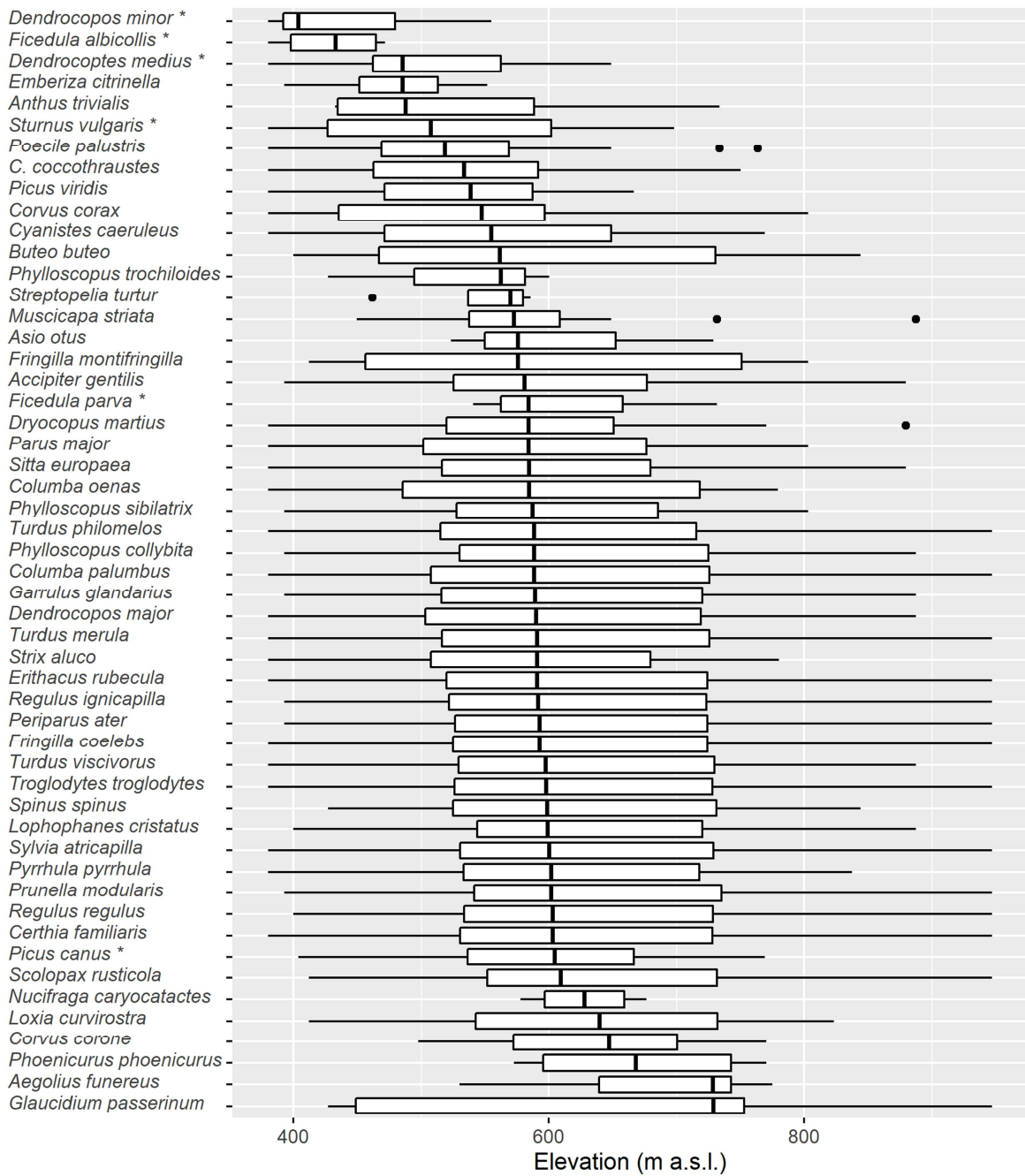


Fig. A4. Elevation in plots where individual bird species are occurred (only species occurring in at least three plots are shown). Median (lines within boxes), lower and upper quartiles (white boxes), lower and upper deciles (whiskers) and outliers (black dots) are shown. The symbol * after species name indicates species that were selected as being associated with forests with low conifer basal area share and the presence of old stands.

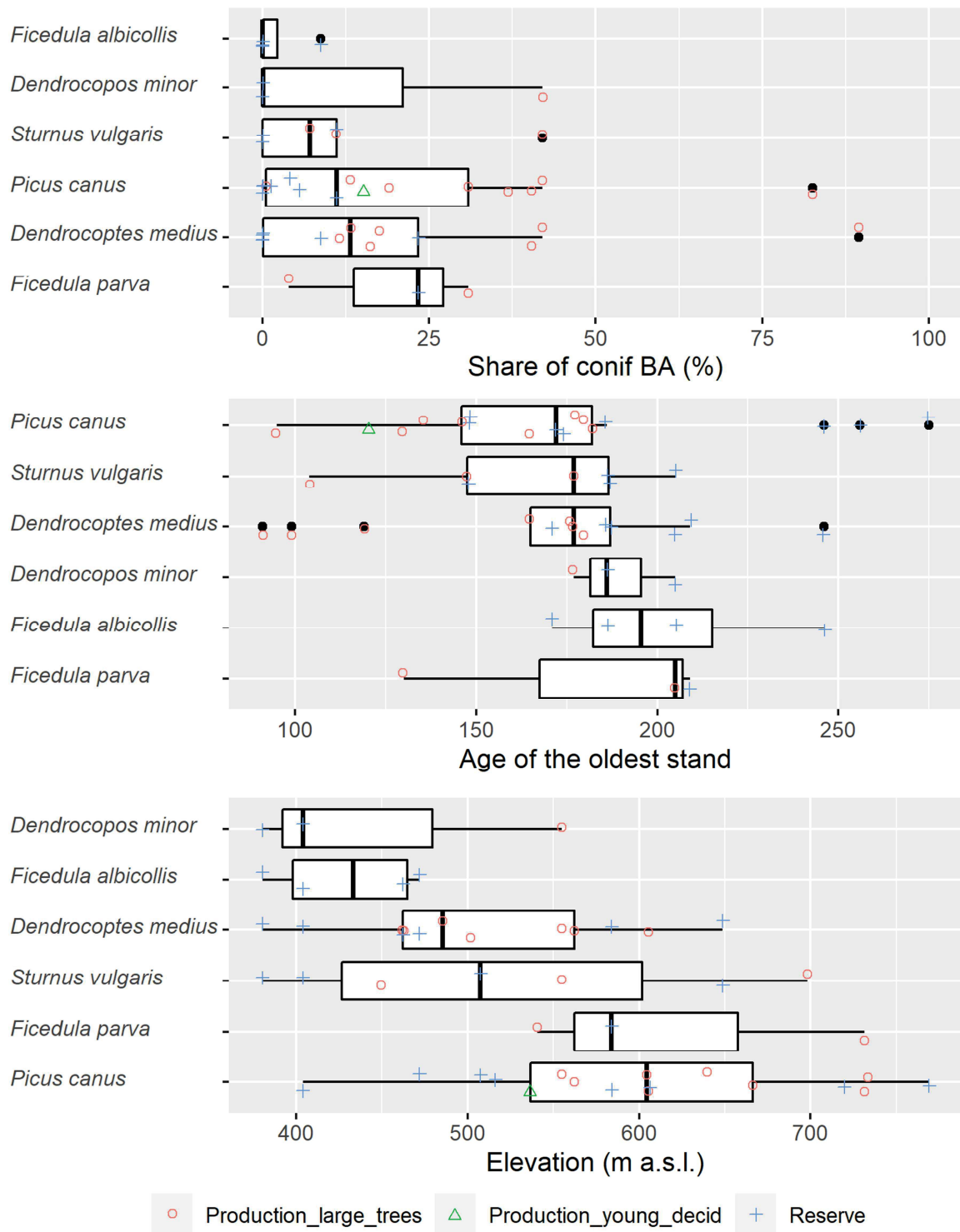


Fig. A5. Selected species associated with forests with low share of conifer basal area and the presence of old stands. Median (lines within boxes), lower and upper quartiles (white boxes), lower and upper deciles (whiskers) and outliers (black dots) are shown. Open circles represent plots in production forests with the presence of broadleaved trees over 70 cm DBH, triangles represent plots in young broadleaved forests and crosses represent plots in forest reserves.

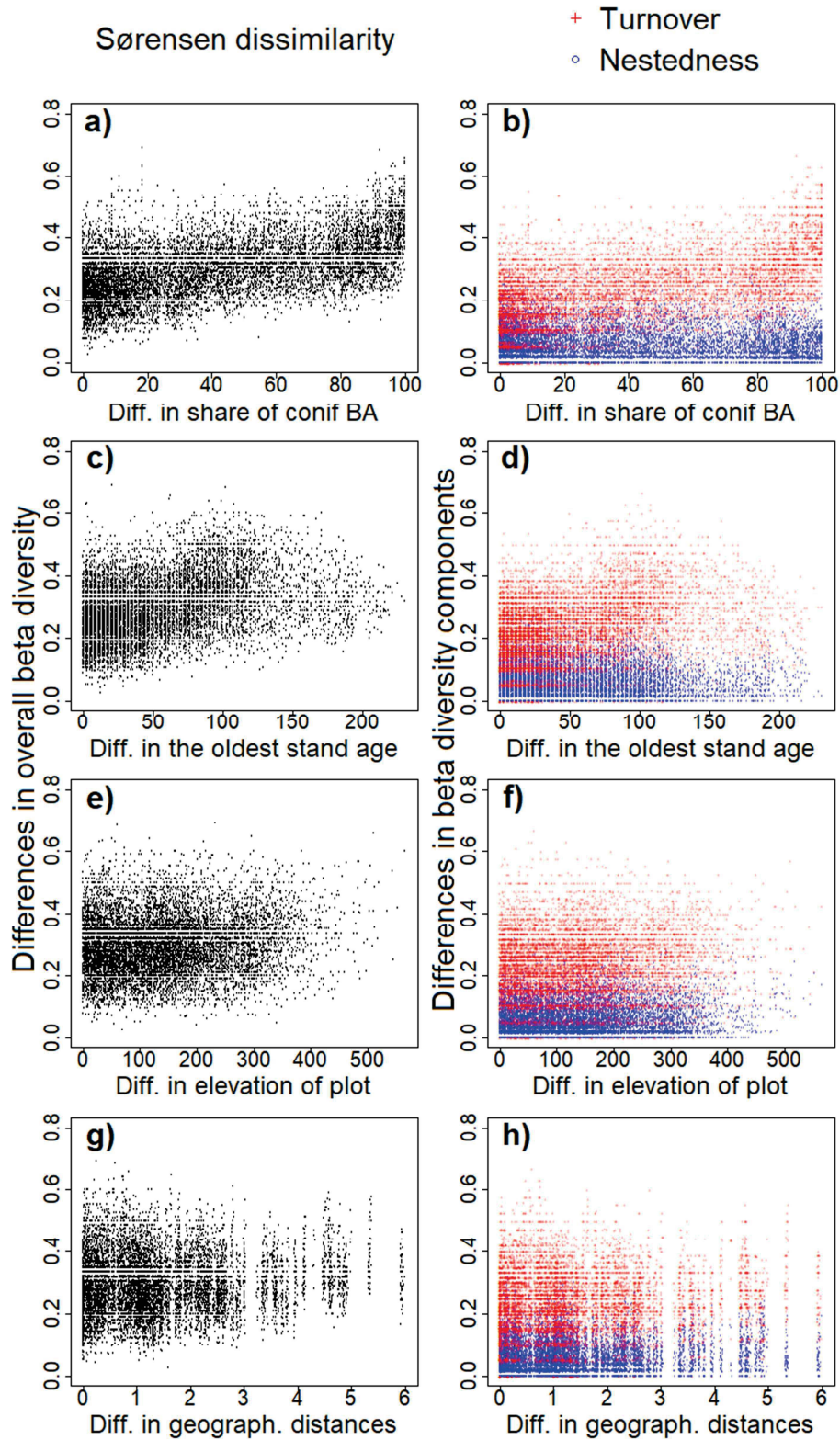


Fig. A6. Differences in total bird beta-diversity (Sørensen) dissimilarity (left) partitioned into components of species turnover (Simpson dissimilarity) and nestedness (right), and differences in conifer basal area share, age of oldest stand, elevation and geographical distance of sampling plots. Relationships between beta-diversity and structural and environmental factors investigated using Mantel tests are shown in Table 2.

Table A1

All birds recorded in production forests and forest reserves. The table shows the proportion of occupied plots in reserves and production forests (%), indicating the association of each species with these forests. The column "Red List CR" indicates the threat category of each species according to the Red List of Threatened Species of CR. The column "Atlas classification" indicates the category of the species based on its frequency according to the large-scale quadrat mapping in the Czech Republic. The column "Forest occupancy class" indicates species clearly occupying broadleaved forests in the breeding area and the species clearly occupying coniferous forests in the breeding area. The symbol * after species name indicates species selected as being associated with forests with low conifer basal area and the presence of old stands [Old-growth specialists]. Species rare at study level (less than 30 % of plots occupied) are shown in bold. The symbol ^(excl.) after the species name indicates a secondary exclusion from the analysis.

Species	Frequency (%)			Red List CR	Atlas classification	Forest occupancy class
	Production forest	Reserves	Total			
1 <i>Erithacus rubecula</i>	99	100	99	LC	over 95%	
2 <i>Fringilla coelebs</i>	99	100	99	LC	over 95%	
3 <i>Turdus merula</i>	98	100	98	LC	over 95%	
4 <i>Regulus ignicapilla</i>	98	90	97	LC	60% - 95%	Conif
5 <i>Periparus ater</i>	100	75	96	LC	60% - 95%	Conif
6 <i>Columba palumbus</i>	93	90	92	LC	over 95%	Conif
7 <i>Certhia familiaris</i>	91	100	92	LC	over 95%	Conif
8 <i>Turdus philomelos</i>	91	85	90	LC	over 95%	
9 <i>Dendrocopos major</i>	88	100	90	LC	over 95%	
10 <i>Garrulus glandarius</i>	91	75	89	LC	over 95%	
11 <i>Regulus regulus</i>	88	50	82	LC	60% - 95%	Conif
12 <i>Troglodytes troglodytes</i>	78	100	81	LC	over 95%	
13 <i>Parus major</i>	78	100	81	LC	over 95%	
14 <i>Sylvia atricapilla</i>	78	80	78	LC	over 95%	
15 <i>Sitta europaea</i>	65	95	69	LC	over 95%	Broadl
16 <i>Turdus viscivorus</i>	73	45	69	LC	over 95%	
17 <i>Phylloscopus collybita</i>	67	50	64	LC	over 95%	
18 <i>Lophophanes cristatus</i>	64	15	57	LC	60% - 95%	Conif
19 <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	51	25	47	LC	60% - 95%	Conif
20 <i>Dryocopus martius</i>	38	85	45	LC	over 95%	
21 <i>Spinus spinus</i>	51	5	44	LC	60% - 95%	Conif
22 <i>Scolopax rusticola</i>	42	35	41	VU	less than 60%	
23 <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	41	35	40	LC	over 95%	Broadl
24 <i>Prunella modularis</i>	45	10	40	LC	over 95%	
25 <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	33	55	36	LC	over 95%	Broadl
26 <i>Columba oenas</i>	27	85	35	VU	60% - 95%	Broadl
27 <i>Strix aluco</i>	25	75	32	LC	60% - 95%	
28 <i>Cyanistes caeruleus</i>	24	80	32	LC	over 95%	
29 <i>Loxia curvirostra</i>	31	10	28	LC	60% - 95%	Conif
30 <i>Accipiter gentilis</i> ^(excl.)	21	5	19	VU	60% - 95%	Conif
31 <i>Poecile palustris</i>	15	30	17	LC	60% - 95%	Broadl
32 <i>Corvus corax</i>	14	25	16	LC	over 95%	

Species	Frequency (%)			Red List CR	Atlas classification	Forest occupancy class
	Production forest	Reserves	Total			
33 <i>Picus viridis</i>	13	35	16	LC	over 95%	Conif
34 <i>Buteo buteo</i> (excl.)	16	0	14	LC	over 95%	
35 <i>Muscicapa striata</i>	13	20	14	LC	60% - 95%	Broadl
36 <i>Picus canus</i> *	8	40	12	VU	60% - 95%	
37 <i>Dendrocoptes medius</i> *	6	30	9	VU	less than 60%	
38 <i>Fringilla montifringilla</i>	9	5	9	LC	not classified	
39 <i>Aegolius funereus</i>	9	5	9	VU	less than 60%	Conif
40 <i>Glaucidium passerinum</i> (excl.)	7	5	6	VU	less than 60%	Conif
41 <i>Corvus corone</i>	5	10	6	NT	less than 60%	
42 <i>Sturnus vulgaris</i> *	3	20	5	LC	over 95%	Broadl
43 <i>Streptopelia turtur</i>	3	0	3	LC	60% - 95%	
44 <i>Ficedula albicollis</i> *	0	20	3	NT	less than 60%	Broadl
45 <i>Anthus trivialis</i>	3	0	3	LC	60% - 95%	
46 <i>Nucifraga caryocatactes</i>	3	0	3	VU	less than 60%	Conif
47 <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	2	10	3	LC	over 95%	Conif
48 <i>Emberiza citrinella</i>	3	0	3	LC	over 95%	
49 <i>Phylloscopus trochiloides</i>	3	0	2	LC	over 95%	
50 <i>Asio otus</i> (excl.)	2	5	2	LC	60% - 95%	Conif
51 <i>Ficedula parva</i> *	2	5	2	VU	less than 60%	
52 <i>Dendrocopos minor</i> *	1	10	2	VU	60% - 95%	Broadl
53 <i>Haliaeetus albicilla</i> (excl.)	0	10	1	EN	less than 60%	
54 <i>Certhia brachydactyla</i>	1	5	1	LC	less than 60%	Broadl
55 <i>Jynx torquilla</i>	1	0	1	VU	60% - 95%	Broadl
56 <i>Ficedula hypoleuca</i>	1	0	1	NT	less than 60%	
57 <i>Strix uralensis</i> (excl.)	0	5	1	CR	less than 60%	
58 <i>Lullula arborea</i>	1	0	1	EN	less than 60%	
59 <i>Poecile montanus</i> (excl.)	0	5	1	LC	60% - 95%	
60 <i>Bubo bubo</i> (excl.)	0	5	1	EN	60% - 95%	Conif
61 <i>Oriolus oriolus</i>	1	0	1	LC	60% - 95%	Broadl

Table A2

Matrix showing the relationships between the individual environmental factors (factors used in the final GAMs are shown in bold). The upper part of the table shows the Spearman correlation coefficient values (bold values greater than ± 0.6), the lower part of the table shows the statistical significance of the relationships (bold p-values less than 0.05). LTBAtot [m²/ha] - total basal area of live trees in sampling plot, [ConifBA] - basal area of conifers, [BroadIBA] basal area of broadleaves, ConifShare [%] - share of conifer basal area, Age_MAX - age of the oldest forest stand group, LT_70 - number of live trees of native species over 70 cm DBH in sampling plot, Elev [m a.s.l.] - elevation of sampling plot, DeadWood [m³/ha] - amount of lying deadwood, [H_Trees] - Shannon-Wiener diversity index of living tree species, [DBH_min] - the lowest measured DBH of live trees on the plot, [TreMs] - number of tree-related microhabitats per sampling plot.

	LTBAtot	BroadIBA	ConifBA	ConifShare	TreMs	LT_70	Age_MAX	Elev	DeadWood	H_Trees	DBH_min
LTBAtot		-0,36	0,76	0,48	-0,15	-0,24	-0,30	0,29	-0,11	-0,29	-0,22
BroadIBA	0,00		-0,83	-0,98	0,59	0,62	0,52	-0,10	0,34	0,34	0,60
ConifBA	0,00	0,00		0,88	-0,44	-0,51	-0,53	0,20	-0,32	-0,31	-0,49
ConifShare	0,00	0,00	0,00		-0,61	-0,63	-0,55	0,14	-0,33	-0,35	-0,61
TreMs	0,07	0,00	0,00	0,00		0,73	0,49	-0,13	0,37	0,26	0,69
LT_70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		0,61	-0,06	0,50	0,19	0,90
Age_MAX	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		0,07	0,37	0,07	0,65
Elev	0,00	0,23	0,02	0,10	0,12	0,45	0,41		0,18	-0,40	-0,06
DeadWood	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04		0,02	0,49
H_Trees	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,39	0,00	0,81		0,28
DBH_min	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	

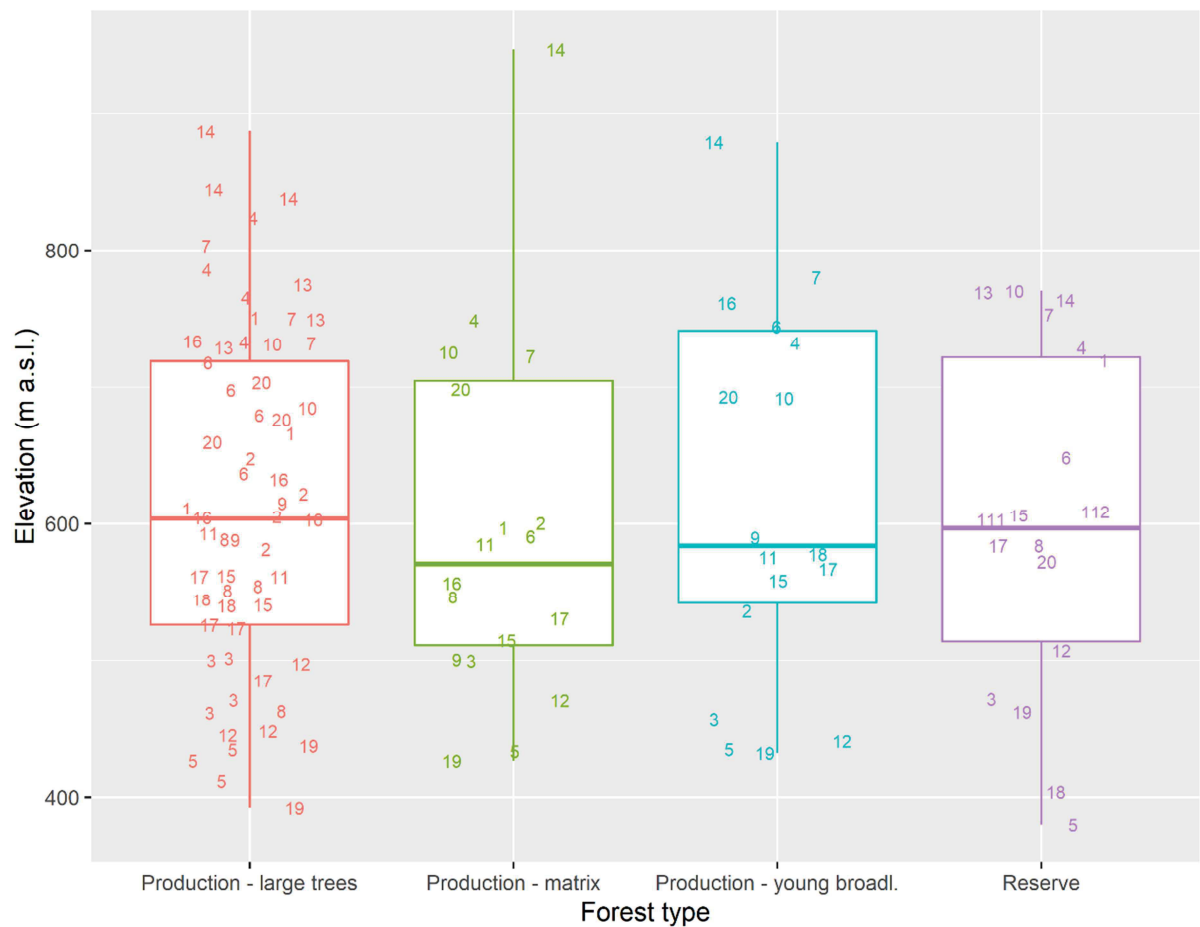


Fig. A7. Boxplot showing cover of elevation range with differentiation of defined forest types: 1) [production forest - matrix] = the most common type of forest on the study site - most typically a clear spruce monoculture with no trees over 70 cm in diameter at breast height (hereafter DBH), 2) [production forest - young broadl.] = young broadleaved forest with no trees over 70 cm DBH, 3) [production forest - large trees] = production forest with various numbers of broadleaved trees over 70 cm DBH from individual to maximum clustered number of trees on the study site, and 4) [Reserve] = unmanaged forest reserve in old native broadleaved forests. Observations belonging to different forest classes are represented by different colours. Labels in the plot identify the locality ID (1 - 20).

4.3 Studie III

Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe

Dominik Kebrle, Petr Zasadil, Vojtěch Barták, Jeňýk Hofmeister

Podíl autora disertace 80 %:

Pod vedením Karla Šťastného a Petra Zasadila jsem navrhl design experimentu. Byl jsem zodpovědný za financování ve formě čerpání grantu IGA získaného na základě úspěšné žádosti, kterou jsem sepsal pod vedením Karla Šťastného a Petra Zasadila.

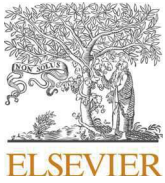
Měl jsem na starost komunikaci se správou NP Šumava ohledně získání potřebných povolení pro výzkum a získání dat o struktuře porostu. Provedl jsem výběr studijních lokalit a připravil jsem podklady pro sběr dat (příprava mapových podkladů pro ornitologický průzkum), spolupodílel jsem se na sběru dat (monitoring ptáků z 70 % a sběr doplňujících dat o struktuře porostu – snímky porostu 100 %). Byl jsem zodpovědný za bezpečnost zpracování a čištění dat z terénu a přípravu podkladů.

Provedl zpracování ornitologických dat a dat o struktuře porostu. Podílel jsem se na exploratorní datové analýze a návrhu statistického vyhodnocení, které provedl Vojtěch Barták. Pod vedením Petra Zasadila jsem sepsal všechny části manuskriptu.

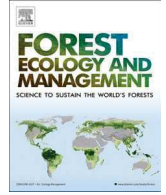
Byl jsem zodpovědný za komunikaci s redakcí časopisů a recenzenty a spolupodílel jsem se na úpravách manuskriptu během recenzního řízení.

Publikováno jako:

Kebrle, D., Zasadil, P., Barták, V., Hofmeister, J., 2022. Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe. *For. Ecol. Manage.* 524. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>.

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe

Dominik Kebrle^{a,*}, Petr Zasadil^a, Vojtěch Barták^b, Jeňýk Hofmeister^c

^a Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha-Suchdol 165 000, Czech Republic

^b Department of Spatial Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha-Suchdol 165 000, Czech Republic

^c Department of Forest Ecology, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha-Suchdol 165 000, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Habitat specialization
Bark beetle outbreak
Structural complexity
Biological legacy

ABSTRACT

Although natural disturbances are likely to occur more frequently and be more severe in future as a result of climate change, we have little evidence concerning the effect of disturbance size and severity on species diversity. We aimed to compare effects of varying size and severity of natural disturbances on bird species composition in the non-intervention area of Šumava National Park, Czech Republic. For this purpose, we surveyed bird communities in 1) small- and 2) large-scale disturbance, 3) enclaves of live trees in large-scale disturbance areas, and 4) non-disturbed forests. Furthermore, we used habitat characteristics to identify structural factors affecting species composition of bird communities. Birds were sampled by the point count method during the 2021 breeding season and analysed using linear models. Additionally, we use principal component analysis (PCA) to characterize four defined disturbance classes using habitat characteristics. The most important habitat characteristics for bird communities are structural complexity, live tree density, and understorey cover. Small-scale disturbances increased structural complexity of a forest and had a generally positive effect on birds. Both small- and large-scale disturbances supported species nesting on the ground and shrub layer. In contrast, large-scale disturbances negatively affected canopy nesting and specialist species. This likely was due to a reduction of small-scale habitat heterogeneity with increasing disturbance severity. High-severity disturbance changes structurally rich forests to rather uniform, open-canopy habitats that are temporally unsuitable for closed-canopy birds. On the other hand, low-severity disturbance enhances large-scale habitat heterogeneity and maintains suitable habitat for species of closed-canopy forest, including some specialist species.

1. Introduction

Extreme weather events such as severe windstorms and drought are likely to increase in frequency globally as a result of climate change (Rahmstorf and Coumou, 2011). Consequently, we will record greater frequency and size of forest disturbances (Senf and Seidl, 2018). The most important agents of natural disturbance on a global scale are windstorms, insect outbreaks, and wildfires (FAO, 2010). These natural disturbances create biological legacies (Burris and Haney, 2005) that are important for many taxa, including, for example, beetles (Kozák et al., 2020), birds (Kortmann et al., 2018; Repel et al., 2020), fungi (Veselá et al., 2019), and lichens (Langbehn et al., 2021). The various disturbance types affect forest structure differently (Swanson et al., 2011). Windstorms typically cause tree stems to break or topple and thus strongly reduce canopy cover (Lain et al., 2008) while producing large

amounts of lying deadwood within intact understorey (Swanson et al., 2011; Scherzinger, 2006). Insect infestations, too, leave understorey intact (De Grandpré and Bergeron, 1997) but produce large amounts of standing dead trees. On the other hand, wildfires usually kill all live trees as well as understorey while also leaving large numbers of standing dead trees (Swanson et al., 2011). Deadwood is important for many taxa, including cavity-nesting birds, bats, saproxylic insects, and cryptogams (Bouvet et al., 2016; Hofmeister et al., 2015; Saab et al., 2014; Scherzinger, 2006). Dead stems are a particularly valuable habitat element for birds when they are standing upright (Augustynczyk et al., 2019). Lying deadwood may still offer food for woodpeckers but does not serve as a resource for birds nesting in cavities (Mollet et al., 2013). Wildfires and insect outbreaks leaving large numbers of standing dead trees are thus supportive of cavity-nesting species (Matseur et al., 2019; Versluijs et al., 2017; White et al., 2016), and especially in the first decade after

* Corresponding author.

E-mail address: kebrle@fzp.czu.cz (D. Kebrle).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>

Received 5 June 2022; Received in revised form 4 September 2022; Accepted 6 September 2022

Available online 15 September 2022

0378-1127/© 2022 Elsevier B.V. All rights reserved.

disturbance (Janousek et al., 2019; Hobson and Schieck, 1999). Moreover, dead standing trees after insect disturbances can still be suitable for canopy-nesting birds (Matsuoka and Handel, 2007), the presence of which diminishes strongly in forest stand felled by wind (Lain et al., 2008), and for many Red-listed birds (Beudert et al., 2015). On the other hand, wind and also fire disturbances promote the occurrence of species associated with open-canopy conditions or high levels of shrub cover while conversely limiting species of closed-canopy forests (Versluijs et al., 2017; Źmihorski, 2010; Scherzinger, 2006). The increase of shrub-layer species in the first years after disturbance relates to rapid increase of shrub layer due to canopy opening (Fontaine et al., 2009; Scherzinger, 2006). Such increase would be slower in less open-canopy forest disturbed by insect outbreaks (Swanson et al., 2011). In production forest, post-disturbance salvage logging is usually carried out to stop the spread of bark beetles. The salvage logging reduces the species richness, disrupts key ecological processes associated with early-successional ecosystems, and regularly affects the bird community more strongly than did the disturbance itself (Swanson et al., 2011; Thorn et al., 2016b; Versluijs et al., 2017; Źmihorski, 2010).

In Central Europe, the main factors responsible for damaging forests are wind and bark beetle (*Ips typographus*) disturbances (FOREST EUROPE, 2020; Senf and Seidl, 2020, 2018). The bark beetle outbreaks are typically triggered by windstorms and, in recent years, facilitated moreover by drought (Senf and Seidl, 2018). The main descriptors of disturbance regimes are disturbance frequency, severity, and size (Viljur et al., 2022; Turner, 2010). Frequency is defined as number of events occurring per time period. Disturbance severity is defined as effect of disturbance on the ecosystem, often quantified as the proportion of trees with canopies completely killed. Disturbance size is defined as the proportion of disturbed area within a landscape consisting of disturbed and undisturbed forests (Viljur et al., 2022; Turner, 2010). Increasing disturbance severity has augmented the amount of deadwood in unmanaged forest ecosystems in recent decades (Kortmann et al., 2021) and influenced structural complexity, with low-severity disturbances causing greater complexity and high-severity disturbances diminished complexity (Meigs et al., 2017). Furthermore, increasing size of disturbances has reduced the mean diameter of remaining trees and added to canopy openness (Peterson et al., 2013). The canopy openness increases light penetration. Greater light close to the forest floor causes forest microclimate to be warmer and drier (Thom et al., 2020). On the other hand, the exposure of deadwood to the sun can be beneficial to a number of saproxylic insects and fungi (Vogel et al., 2020).

The work presented here focused upon effects of size and severity of wind-induced disturbances and subsequent bark beetle gradations. Forest disturbance events are usually classified based upon their spatial extent, severity, and frequency into three broad categories: low-severity (gap-scale), moderate-severity, and catastrophic disturbance (Hart and Kleinman, 2018; Reyes et al., 2010). Low-severity natural disturbances in closed forests should increase the abundance and richness of bird species that, for example, forage or nest on bare ground (Fuller, 2000), are insectivorous, and/or nest in cavities (Przepióra et al., 2020). These disturbances, in the form of small gaps as a few trees are killed by bark beetles or felled by wind in an otherwise healthy forest, can increase stand heterogeneity and significantly enhance bird abundance in many stand types (Gharehaghaji et al., 2012; Lewandowski et al., 2021; Przepióra et al., 2020). Conversely, high-severity disturbances cause great changes in bird species composition (Kamp et al., 2020; Moning and Müller, 2008; Thorn et al., 2016b) while sharply reducing canopy-layer birds (Saab et al., 2014; Scherzinger, 2006). Additionally, in large disturbed forest, many bird species tend to be more abundant in areas less damaged by disturbance where there remain more live trees (Kameniar et al., 2021).

Moreover, bird assemblage composition is continuously changing with the ongoing succession of disturbed forests (Scherzinger, 2006; Źmihorski, 2012). The greatest diversity is in the early and late successional stages (Hilmers et al., 2018). Generally, early succession stages

host most habitat-specialized and threatened bird species (Drapeau et al., 2000; Reif et al., 2013). Meanwhile, other taxa may respond differently to the progressive succession of disturbed stands. For example, the number of Red-listed lichen species rises with the increasing age of disturbance (Langbehn et al., 2021). In the case of birds, the assemblage composition changes every year until stabilizing about 10 years after a high-severity disturbance event (Scherzinger, 2006).

With a view to global climate change and anticipated increasing frequency, size, and severity of natural disturbances, there is a growing need to understand the effects of different disturbance regimes on various organisms in order to better conserve biodiversity through appropriately managing the disturbed forest ecosystems. Many studies have identified the importance of both gap-level (Fuller, 2000; Przepióra et al., 2020) and high-severity disturbances (Scherzinger, 2006; Źmihorski, 2010). Studies usually investigate each size and severity disturbance class separately, however, and generally observe a positive effect of increasing severity, especially for saproxylic insects (Kortmann et al., 2021), often reflecting mounting quantities of deadwood.

Our research aims were to 1) identify specific structural characteristics of forest damaged by disturbances of various size and severity, 2) distinguish critical structural attributes that influence bird assemblages, and 3) explore effects of disturbance regimes on bird assemblages by comparing species composition and abundances along the gradients of disturbance size and severity. We examined plots with a) large-scale and high-severity disturbances (termed large-scale disturbances), b) large-scale and low-severity disturbances (enclaves of live trees in large-scale disturbance areas), c) small-scale and high- to low-severity disturbances (small-scale disturbances), and d) non-disturbed stands. For this purpose, we used birds as good bioindicators responding rapidly to environmental changes.

2. Material and methods

2.1. Study area and design

The study was conducted in Šumava National Park (Šumava NP), which lies in the southwest of the Czech Republic, along the state border with Germany (Bavaria) and Austria in the central part of the Bohemian Forest. Šumava NP together with the neighbouring Bavarian Forest National Park forms the largest cross-border protected area in Central Europe. Šumava NP was established in 1991 and covers ca 685 km². The study area is mainly forested by Norway spruce (*Picea abies* L. Karst), which had replaced the original beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba* Mill.) at lower altitudes (Brůna et al., 2013). Šumava NP's highest peak is Plechý (1,379 m a.s.l.), mean annual temperature varies from 3 °C to 6 °C, and mean annual precipitation ranges between ca 1000 and 1400 mm (Tolazs et al., 2007). Forests in the study area have been affected by several recent events in consecutive episodes. One of the most significant was the storm Kyrill in 2007, which caused large-scale windthrow mainly in the higher parts of the Šumava NP. One year after this storm, the bark beetle spread mainly around the forest damaged in the previous year. The area of disturbances then continued to expand until 2011 (Janík and Romportl, 2018). At present, the disturbed forest covers ca 25 % of Šumava NP's total forested area. The most damaged forest area is located along 25 km of state border between 888 and 1,373 m a.s.l. (Fig. 1).

A total 141 plots were selected across Šumava NP. No plot was within less than 300 m from any other, and all were at least 100 m from the nearest road to avoid the edge effect (Šálek et al., 2010). We studied disturbances in spruce forests and therefore avoided broadleaved stands and scattered old broadleaved trees that could affect bird numbers in spruce stands (Kębrle et al., 2021). The selected survey points according to their four disturbance classes were as described below. Examples of the defined disturbance classes are shown in Fig. 2.

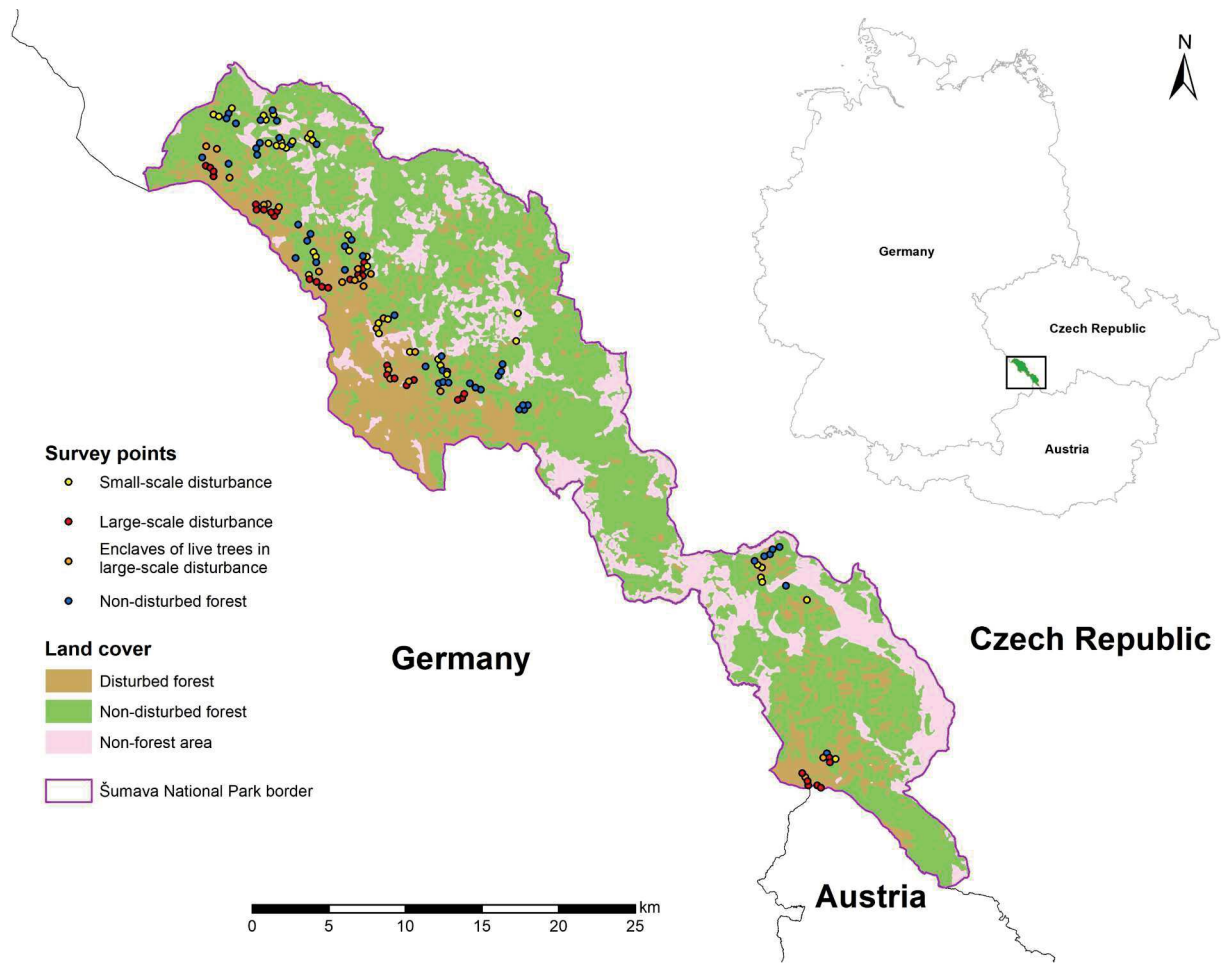


Fig. 1. Location of the study area and localization of survey points in four disturbance classes.

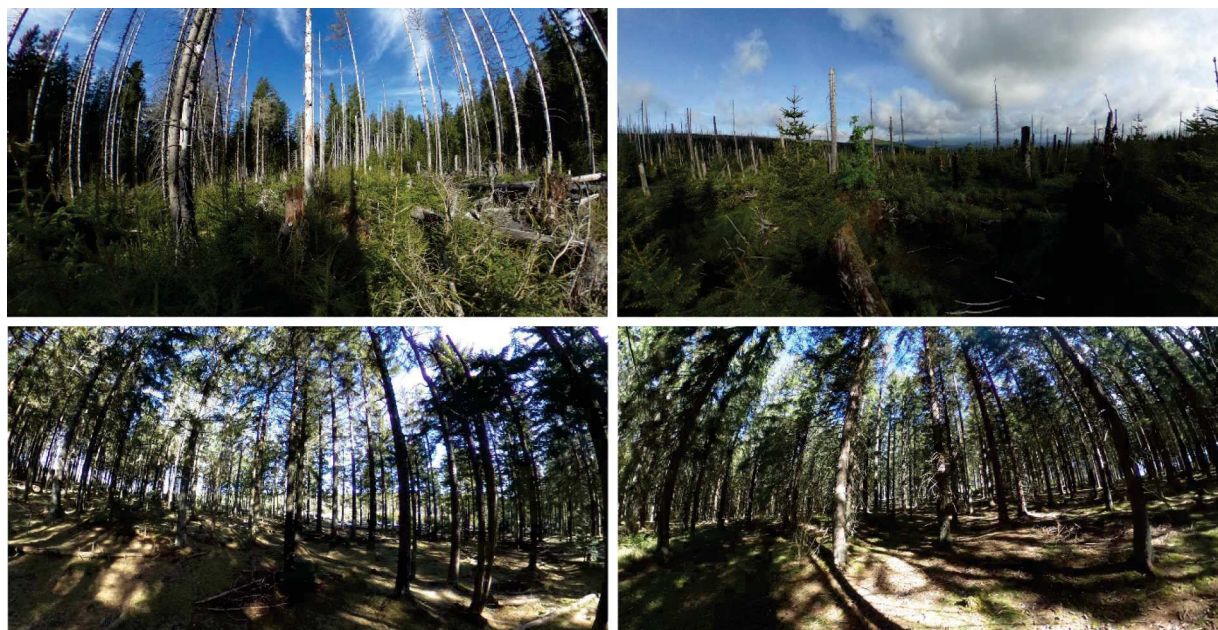


Fig. 2. Examples of survey points in four different disturbance classes: SSD = small-scale disturbance (top-left), LSD = large-scale disturbance (top-right), ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbance areas (bottom-left) and NDF = non-disturbed forest (bottom-right).

- **Non-disturbed forest (NDF):** Forty-eight survey points in non-disturbed forest ranging from 766 to 1,231 m a.s.l. Mean altitude was 1,017 m a.s.l. NDF consisted of mature stand with a predominance of vital tree cover. The proportion of disturbed area within a 300 m buffer around the NDF points did not exceed 30 %.
- **Small-scale disturbance (SSD):** Thirty-seven points in small-scale (low- to moderate-severity) disturbed forest ranging from 818 to 1,188 m a.s.l. Mean altitude was 971 m a.s.l. Damage was of minor dimensions within the matrix of an otherwise healthy stand. The proportion of disturbed area within a 300 m buffer around the SSD points did not exceed 50 %.
- **Large-scale disturbance (LSD):** Thirty-four points in large-scale (high-severity) disturbed forest ranging from 1,036 to 1,355 m a.s.l. Mean altitude was 1,201 m a.s.l. These points were large areas of damaged stands. The proportion of disturbed area within a 300 m buffer around LSD points usually exceeded 50 %.
- **Enclaves of live trees in large-scale disturbance areas (ELT):** Twenty-two points within enclaves of living trees of various sizes situated in areas of large-scale disturbances ranging from 1,007 to 1,243 m a.s.l. Mean altitude was 1,140 m a.s.l.

Within 100 m surrounding survey points, the proportion of disturbed forest was 93.9 % for LSD (windthrow 22.9 %, bark beetle 55.2 %, salvage logging 15.8 %), 62.4 % for SSD (windthrow 4.4 %, bark beetle 40.9 %, salvage logging 17.1 %), 42.1 % for ELT (windthrow 1.7 %, bark beetle 20.6 %, salvage logging 19.8 %), and 9.4 % for NDF (windthrow 0.1 %, bark beetle 2.5 %, salvage logging 6.8 %). Salvage logging in the study area had been carried out prior to 2007 in two regimes: with the retention of timber for thinning (40.1 % of total area) and clearing of all timber (59.9 % of total area). Additionally, plots located at SSD and LSD points were covered by similarly aged disturbances. The proportions of disturbances for small-scale disturbances and large-scale disturbances, respectively, ranging from 15 to 10 years were 67 % and 81 %, from 5 to 9 years 11 % and 12 %, and less than 5 years 22 % and 7 %. Calculations were made within 100 m buffer around survey points of the given class.

2.2. Bird survey

Bird survey was carried out in 2021 (14 years after the storm Kyrill) by the point count method (Bibby et al., 2000). Each point was surveyed twice in the year, during April–May for early nesters and May–June for late nesters (Bouvet et al., 2016). Intervals between consecutive visits exceeded two weeks. Surveys were conducted within 4 h of sunrise and were restricted to good weather conditions (Bibby et al., 2000). All individuals heard or seen within 50 m of the survey point were recorded. Owls and raptors (<0.1 % of the birds recorded) were excluded from our analyses as the point count method is inappropriate for these birds (Bouvet et al., 2016).

According to a standard reference used in the Czech Republic (Štátný and Hudec, 2011), bird species were classified into three nesting guilds: 1) cavity, 2) canopy, and 3) ground or shrub nesters. We recorded only 4 species nesting in the shrub layer and so these were grouped together with species nesting close to the ground (8 species). We also classified bird species as Red List species if listed with such threat status in the Red List of the Czech Republic (Chobot and Némec, 2017). Because more negative population trends are evident among habitat-specialized birds in Europe (Morelli et al., 2020; Gregory et al., 2007), we also assigned bird species to habitat specialization classes (generalist and specialist) relevant in the Czech Republic as reported by Reif et al., (2010). The specialist species are related to forest habitats (Benedetti et al., 2022) and at the same time more susceptible to habitat fragmentation and disturbances (Terraube et al., 2016; Devictor et al., 2008b). Finally, we used a species rarity index showing the scarcity of each species. The index was calculated based upon large-scale quadrat mapping of birds across the Czech Republic during 2014 to 2017 (Štátný et al., 2021) and using the calculation method as described by

Šálek (2012).

2.3. Spatial and environmental variables

We used the four disturbance classes (NDF, SSD, LSD, and ELT) to assess the effects of different disturbance size and severity. We used digitized forest cover layer data (autumn 2020) to analyse proportion of windfalls and total cover of natural disturbance (all stands had been disturbed by bark beetle or wind). Furthermore, we used LiDAR- (Light Detection And Ranging) derived individual tree detection layer (ITD) to determine live tree density, and digital elevation model (DEM) to extract the elevation of each survey point. The ITD layer was from 2017 and therefore newly dead trees from 2020 were updated according to the current digitization layer and aerial photographs. Digitized forest cover layer and LiDAR-derived data were provided by the administration of Šumava NP. All analyses were done within the 100 m surrounding each survey point using a geographic information system (ArcGIS 10.4). Additionally, we took a 360° field of view photograph using a spherical camera (RICOH Theta S) at a representative location of each survey point. Using these pictures, we estimated understorey cover (%), represented by rejuvenation and bushes from 0.5 to 4 m high, and forest stand structural complexity. Structural complexity was based upon the occurrence of large live trees, standing dead trees or snags, lying deadwood or uproot trees, and spruce regeneration within 50 m surrounding each survey point. All survey points were evaluated by the same person using a 10-point complexity scale, with 1 indicating very low and 10 very high complexity (Fig. 3).

2.4. Statistical analysis

To assess the effects of disturbance size and severity on the species richness, abundance, and conservation status, we used linear models with species richness or abundance as a response, disturbance class as a categorical predictor, and elevation as a covariate. Elevation was included to control for any possible effect of an uneven altitudinal distribution of disturbance classes. We fitted a separate model for each of the following categories of species: all species, specialists, generalists, canopy nesters, cavity nesters, ground and shrub nesters, Red List species, and rarity index. In combination with either species richness or abundance, this resulted in 14 separate models, to which we added another model with species rarity index as a response. Although for responses like richness or abundance, the natural choice of model would be a Poisson generalized linear model, we found linear models to be performing better for our data. In all cases, these had lower Akaike information criterion (AIC) measures and their diagnostic plots showed good parameters (for diagnostic plots of the models see Supplement B). To assess which pairs of disturbance classes differ in their effects on biodiversity, we performed post-hoc pairwise multiple comparisons using the Tukey method (function `glht` in the `multcomp` package in R).

To assess the effect of more specific habitat characteristics on the species richness, abundance, and conservation status (Red List species and rarity index), we fitted another 15 linear models with the same responses as previously described, but with the following candidate predictors: elevation (m a.s.l.), structural complexity (score 1–10), live trees density (trees/ha), understorey cover (%), total natural disturbance cover (%), and windfalls cover (%). To capture possible non-linear relationships, we included quadratic terms for all the predictors. Because total natural disturbance cover was highly correlated with live tree density ($r = -0.89$), and windfalls cover showed a medium correlation with understorey cover ($r = 0.51$), we excluded these two variables from the list of candidate predictors. For each model, we then performed a backward model selection based upon AIC (function `step` in R).

Finally, we characterized the four disturbance classes using the habitat characteristics listed in the previous paragraph. First, we performed principal component analysis (PCA) with all the habitat

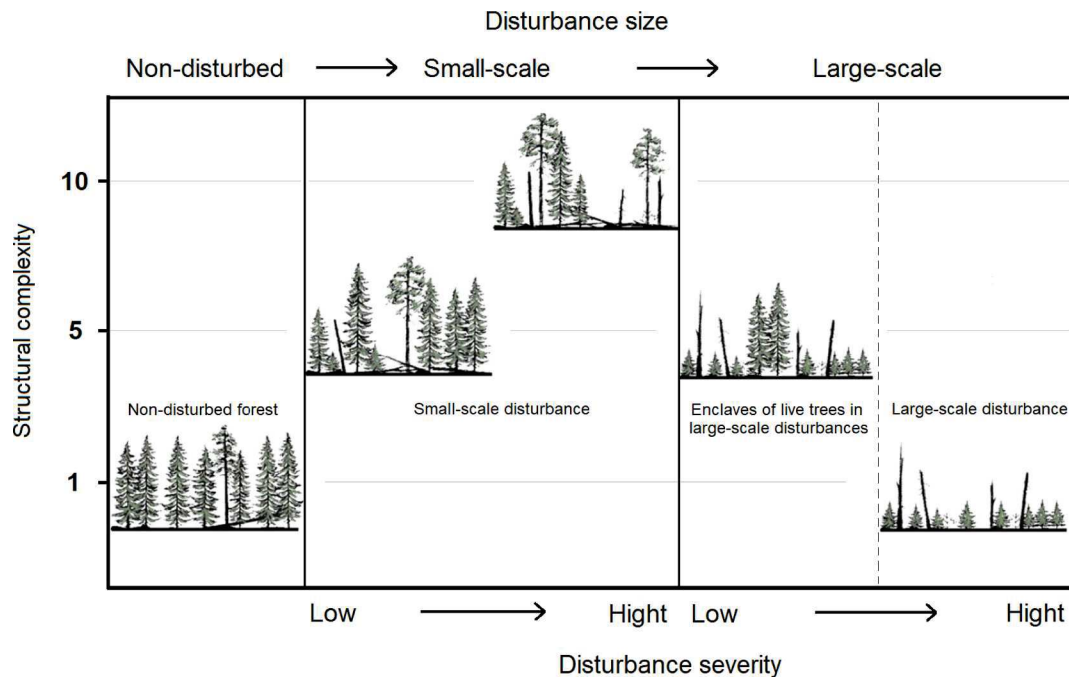


Fig. 3. Schematic representation of forest stand structural complexity classification (10-point scale, with 1 indicating very low complexity = homogeneous habitat with a low richness of structural objects and 10 indicating very high complexity = both live and dead standing trees, snags, lying deadwood and undergrowth present) and disturbance severity scale with the corresponding disturbance classes (1. non-disturbed forest, 2. small-scale disturbance, 3. enclaves of living trees in large-scale disturbances, and 4. large-scale disturbance). Forest cohort schemes were adopted from Kuuluvainen (2016) and modified.

characteristics (rescaled to a common scale) and displayed the observations from different disturbance classes in the principal component space [factoextra package in R; (Kassambara and Mundt, 2020)]. Next, we used random forest classification [ranger package in R; (Wright and Ziegler, 2017)] to see the extent to which the habitat characteristics can be used as predictors of disturbance classes. The classification was performed separately with the original habitat variables and with the PCA variables, each time using 500 classification trees, with variable importance assessed using the impurity measure, and otherwise with default settings. For each disturbance class, the classification performance was assessed by sensitivity (i.e., the fraction of true presences that were correctly identified), specificity (i.e., the fraction of true absences that were correctly identified), and balanced accuracy (i.e., the average of sensitivity and specificity) using the caret package for R (Kuhn, 2022).

All statistical analysis was done using R statistical software version 4.1.2 (R Core Team, 2021). The plots were produced by package ggplot2 (Wickham, 2016). Data and code of the analysis are available at <https://github.com/vojta-bartak/Disturbance>.

3. Results

In total, we recorded 40 bird species and 1,543 individuals. Of these, 23 species were generalists (1,026 individuals), 17 species were specialists (517 individuals), 14 species were canopy nesting (504 individuals), 12 species were cavity nesting (359 individuals), 12 species were ground or shrub nesting (675 individuals), and 2 species were unclassified (5) (nesting parasite *Cuculus canorus* and non-nesting in the Czech Republic *Fringilla montifringilla*). We recorded six Red-listed species (CR = critically endangered, EN = endangered, VU = vulnerable, NT = near threatened): *Tetrao urogallus* (CR, 6 individuals), *Picooides tridactylus* (EN, 13), *Turdus torquatus* (EN, 4), *Tetrastes bonasia* (VU, 8), *Nucifraga caryocatactes* (VU, 1) and *Acanthis flammea* (NT, 1).

3.1. Effect of habitat characteristics on species richness and abundance

Structural variables combined in PCA described well the disturbance class differences, with the first four principal components explaining 93.7 % of the variance. The first component mainly reflected the gradient between biological legacy on the one hand and number of live trees on the other (Fig. 4 left). The second component reflected the gradient between elevation and habitat complexity (Fig. 4 left). Interpretation of the third and fourth components is not so straightforward (Fig. 4 right). The greatest contribution (greater than 35 %) was shown to be from total natural disturbance cover, followed by live tree density (20 %) and elevation (18 %) (see Table A5 and Fig. A1 in Supplement A).

When using linear models, only structural complexity, live tree density, understorey cover, and elevation were significant predictors of bird species richness and abundance (Fig. 5). Structural complexity had a positive effect on the richness and abundance of all bird species, generalists, and cavity nesters and also on the abundance of specialists. Live tree density had a significant positive effect on total abundance, specialists and canopy nesters abundance and richness but a negative effect on ground- and shrub-nesting species. Understorey cover had significant positive effect on generalists and ground- and shrub-nesting species. Additionally, elevation negatively affected richness and abundance of the bird communities.

3.2. Effect of disturbance size and severity on species richness, abundance, and conservation status

Generally, we found a positive effect of small-scale disturbance (SSD) on species richness and abundance of bird communities. Non-disturbed, closed-canopy forests (NDF) and enclaves of living trees in disturbed areas (ELT) had less species rich and less abundant bird communities (Table A3 in Supplement A and Fig. 6). The richness of generalist species was significantly higher in both SSD and LSD compared to NDF and the abundance of generalist species was significantly higher in SSD compared to all other disturbance classes. Conversely, we found significantly lower species richness and abundance of specialist species

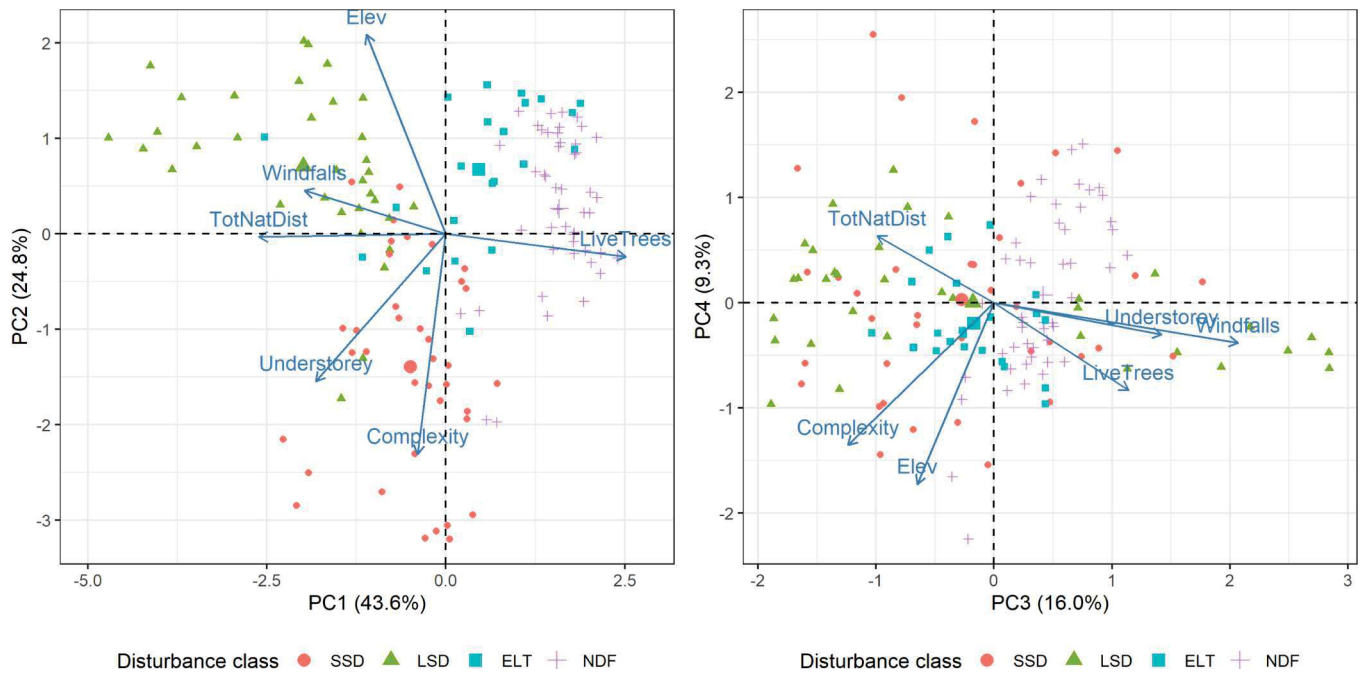


Fig. 4. Biplots of first and second (left) and third and fourth (right) principal components, with corresponding percentages of explained variance in parentheses. Observations belonging to different disturbance classes are depicted by different symbol shapes and colours, and the original variables describing the habitat characteristics are depicted as arrows. SSD, LSD, NDF, and ELT, respectively, stand for “small-scale disturbance”, “large-scale disturbance”, “non-disturbed forest”, and “enclaves of live trees in large-scale disturbance areas”. Complexity = structural complexity, LiveTrees = density of live trees, Understorey = understorey cover, Windfalls = proportion of wind disturbed area, TotNatDist = total natural disturbance cover.

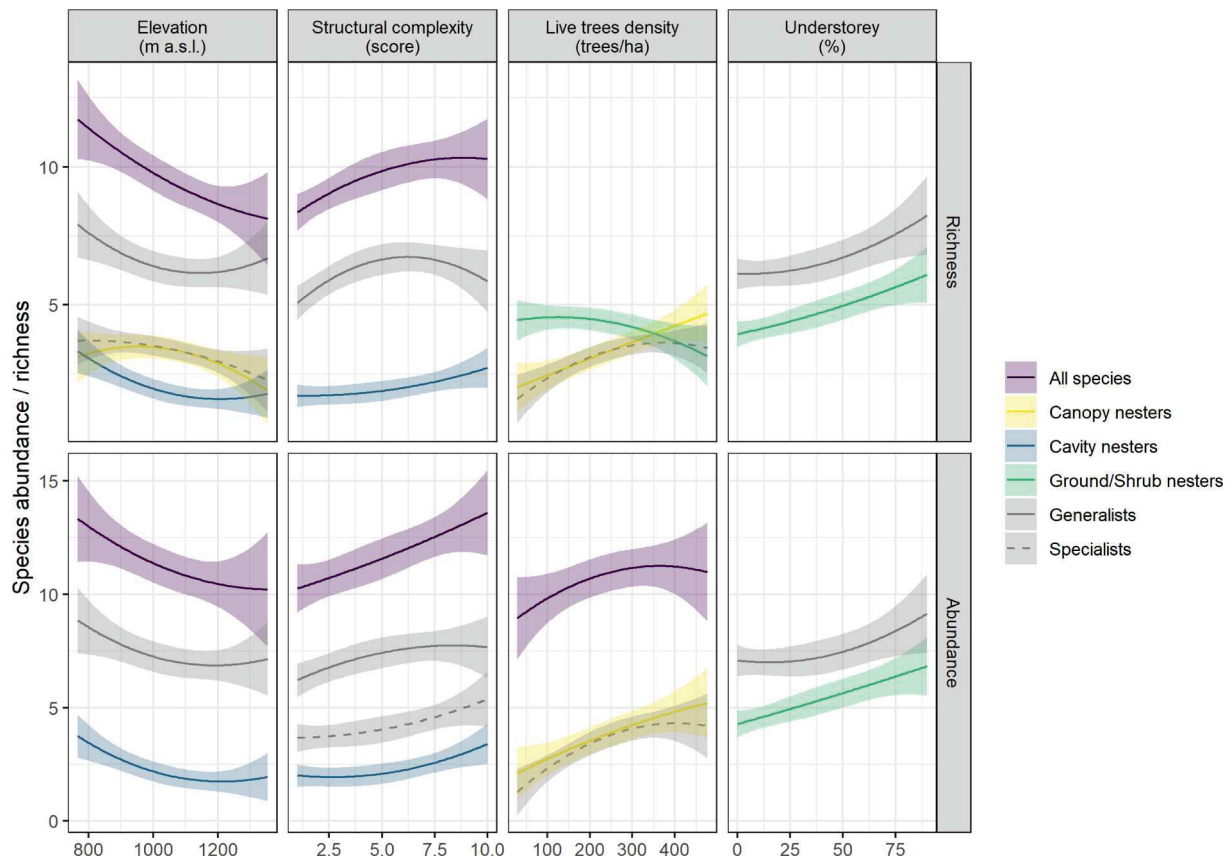


Fig. 5. Effects of elevation, structural complexity, live tree density, and proportion of understorey cover on the species richness and abundance of all bird species as well as specific nesting guilds, generalists, and specialists, estimated by linear models. Quadratic relationships were considered for all model terms. Only significant effects are displayed.

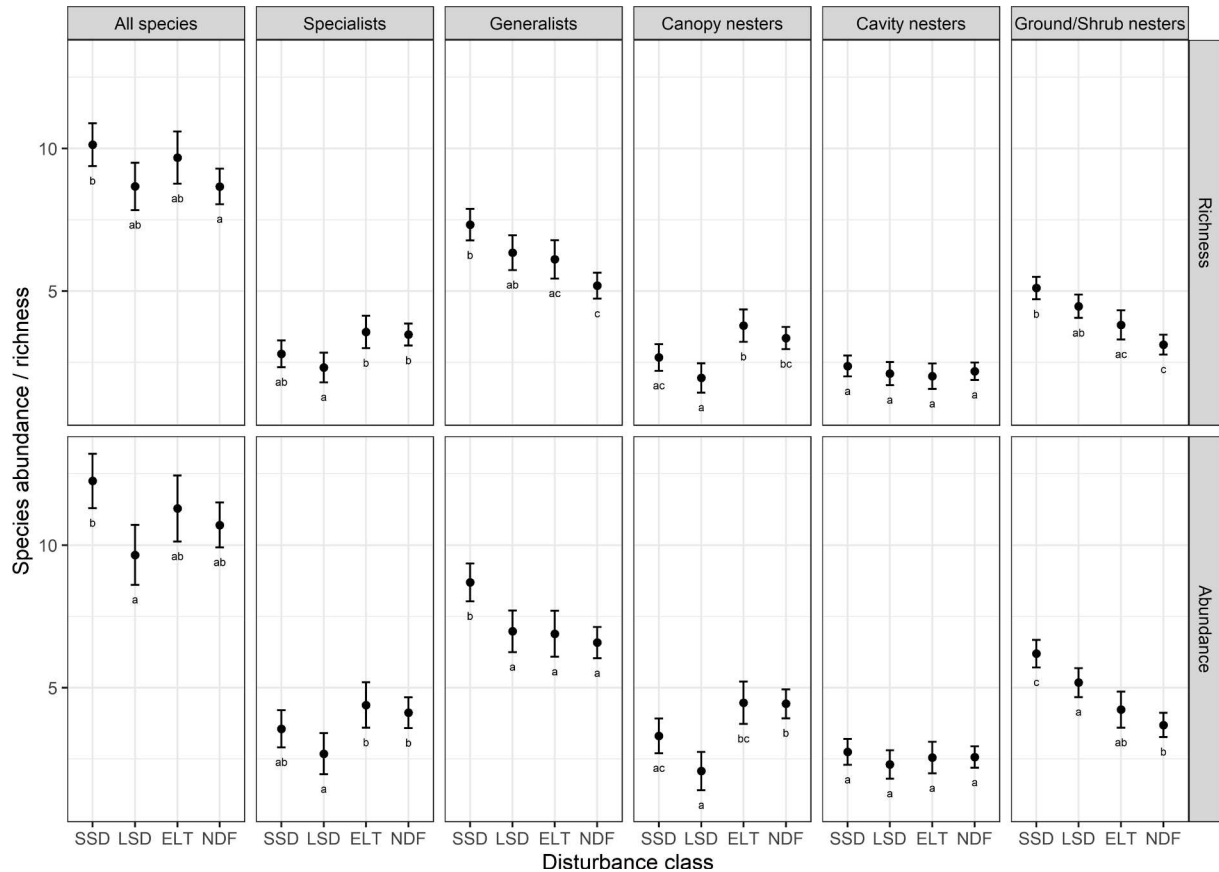


Fig. 6. Effect of disturbance size and severity on species richness and abundance for different groups of bird species, estimated by linear models. SSD, LSD, NDF, and ELT, respectively, stand for “small-scale disturbance”, “large-scale disturbance”, “non-disturbed forest”, and “enclaves of live trees in large-scale disturbance areas”. Points and whiskers represent predicted mean together with 95% confidence intervals. Letters below the whiskers indicate the results of multiple comparisons (see Table A3 in Supplement A), i.e., for a given model, disturbance classes sharing a common letter do not differ statistically in terms of species richness or abundance.

in LSD compared to NDF and ELT. The richness and abundance of canopy-nesting birds were reduced in plots subjected to large-scale disturbance (LSD). Both SSD and LSD supported ground- and shrub-nesting birds. Occurrences of Red-listed species were scarce and the models provided only non-significant results (also for rarity index).

4. Discussion

We evaluated effect of size and severity of natural wind and bark beetle disturbances on total bird numbers, bird nesting guilds, and bird habitat specialization. Furthermore, we found key structural characteristics of these disturbances important for birds and compared structural characteristics of individual disturbance size and severity classes. Our results showed significant effect of disturbance size and severity on birds. The contradictory effect of small-scale (positive) and large-scale (negative) disturbances was visible in total abundance. In other cases, the disturbance size classes (SSD and LSD) showed similar (positive or negative) effect on tested guilds. The most important characteristics of disturbed forests were structural complexity, live tree density, and understorey cover. High values of structural complexity and understorey cover characterized small-scale disturbances. Conversely large-scale disturbances are characterized by high elevation and extensive cover of windfalls. The results show differences in structure of various size and severity disturbances and similarly various preferences of tested bird guilds.

4.1. Effect of disturbances and habitat characteristics on bird communities

We documented positive effect of disturbance on species richness and abundance of bird communities, ground and shrub nesters, and particularly generalist birds. Generalists are linked to more diverse habitats (Devictor et al., 2008b; Richmond et al., 2005) with high structural complexity as represented by small-scale disturbances in our study. In general, greater habitat heterogeneity increases the number of different microhabitats (Tews et al., 2004) and this also is reflected in high number of species. However, equally low abundances among LSD, ELT and NDF indicated that, although large-scale disturbances host higher numbers of generalists, generalists are not more abundant than in the non-disturbed forests. Positive effect of small gaps on total bird richness had been found also by Gharehaghaji et al. (2012), for species nesting on the ground by Fuller (2000), and for cavity-nesting species by Przepióra et al. (2020). The cavity-nesting birds did not differ among the four disturbance classes in our study, however, and the same was found also in the Bavarian Forest (Thorn et al., 2016b). Possible explanations could relate to the large territory of some cavity-nesting species (e.g., *Picoides tridactylus* or *Dendrocopos major*) that can include surrounding stands with sufficient occurrence of dead trees and thus of nesting opportunities. A second possible explanation is the greater age of a large proportion of the disturbances (more than 10 years), which are now in the advanced succession stage as defined by complete decay of the dead trees (as only broken tree trunks remained standing). Birds may prefer deadwood in specific stages of decay. For example, *Picoides tridactylus* mainly profits from trees freshly infested with bark beetles and its abundance diminishes once again with the desiccation of trees

(Scherzinger, 2006; Zielewska-Büttner et al., 2018). Additionally, cavity-nesting birds can use dead trees for nesting if they are standing upright (Augustynczyk et al., 2019; Mollet et al., 2013). Noteworthy is that cavity-nesting birds show a positive association with structural complexity even as the numbers of these species did not differ across the four disturbance classes (see Fig. 6). They are probably also influenced by disturbances, including even the very small ones that increased habitat heterogeneity even in the non-disturbed forest stands.

Conversely, a negative effect of large-scale disturbances on species richness and abundance was found for canopy nesters and habitat specialists. As expected, canopy-nesting birds (and also specialists) were associated with live tree density. This reflected the very strong association (specialism) of these species with the living tree layer (Benedetti et al., 2022). The observed decrease of canopy-nesting birds in LSD corresponds with the findings of other authors (Scherzinger, 2006; Thorn et al., 2016b). On the other hand, small-scale disturbance in otherwise non-disturbed, closed-canopy forests has been shown in most studies to have a positive effect on canopy-nesting birds (Fuller, 2000; Gharehaghaji et al., 2012; Lewandowski et al., 2021; Przepióra et al., 2020). In our case, the negative effect on canopy-nesting species may be due to the relatively large size of even the small-scale disturbances, which follows from their definition as disturbed areas in matrices of non-disturbed forest with non-limited size. In the case of enclaves of live trees in large-scale disturbances, we had assumed that these stands would be inhabited by species associated with the surrounding disturbed areas and enriched with species of live canopy layer. Other studies also have found that in large-size disturbances many bird species are more abundant in the nearby forest areas less damaged by disturbance (Kameniar et al., 2021). However, the richness and abundance between enclaves of live trees and non-disturbed stands were quite similar for most of the guilds, including canopy-nesting species. This suggests that these remnants of live forests in large areas of disturbed stands are still sufficient for typically closed-forest birds, probably due to their relatively large size (the minimum size was defined by 50 m surrounding each survey point to accommodate the bird census). Moreover, the interior of these plots is similar to non-disturbed stands, with small amounts of understorey and high density of live trees, and they are still not suitable for species of open habitats and shrub layers. For example, the ground- and shrub-nesting species showed similarly lowest, and, conversely, canopy-nesting and habitat-specialized birds highest occurrences in NDF and ELT.

Habitat specialists inhabit narrow niche ranges and utilize limited habitat resources, and thus they are more likely to be susceptible to extinction (Devictor et al., 2008b; Richmond et al., 2005). Consequently, species with higher levels of specialization have had more negative population trends in Europe (Morelli et al., 2020; Gregory et al., 2007) and may be more susceptible to habitat fragmentation and disturbance (Devictor et al., 2008b; Devictor and Robert, 2009; Ter-raube et al., 2016). Disturbances generally have caused a shift in habitat specialization from specialized to more generalized assemblages (Devictor et al., 2008a). Moreover, specialized bird species are tending to become generalist over time, which leads to functional homogenization of the bird community (Barnagaud et al., 2011). Our results point to a negative effect of large-scale disturbances on specialists. On the other hand, we did not find a significant negative effect of small-scale disturbances on specialists and the specialist species numbers in enclaves of live trees within large-scale disturbed areas are quite similar to the numbers found in the non-disturbed forest. This suggests that the negative disturbance effect on specialists is modulated by disturbance size and number of surviving mature trees.

4.2. Spatial aspect of the disturbance effect on bird communities

Elevation was a significant factor with negative effect in nearly all models, the exceptions being for ground and shrub species richness and abundance and for specialist species abundance (where it was not

included in the selection of the model). Scherzinger (2006) also observed rapid decrease of bird species along the elevation gradient, and especially above 1,100 m a.s.l. This diminishing of bird species may be due to harsher climatic conditions, less abundant shrub layer, or lower abundances of insects at higher altitudes (Fuller, 2003). On the other hand, proportions of dominant species within the bird community may increase with elevation (Scherzinger, 2006). Furthermore, a few studies have found positive relationships between elevation and habitat specialist birds (Rivas-Salvador et al., 2019) as well as diet and foraging substrate specialist bird species (Benedetti et al., 2022). However, we found decrease of habitat specialists with elevation. The effect of elevation in our study is strongly related to the different forest structure at higher elevations. This fact is evident for canopy nesters, the abundance and richness of which dropped off strongly above ca 1,000 m a.s.l. This elevation marks the lower threshold of large-scale disturbances in our study (from 1,036 to 1,355 m a.s.l.). The large-scale disturbances were created on hilltops due to wind exposure that caused windfalls (Čada et al., 2016; Klopčič et al., 2009), from which the subsequent bark beetle outbreaks gradually expanded (Janík and Romportl, 2018). On the other hand, small-scale disturbances correspond less with high values of wind-felled trees than do large-scale disturbances. From total of forest disturbed by windstorm Kyrill (in 2007) and bark beetle outbreaks, the proportion of forest area damaged by wind is ca 10 % in small-scale and ca 30 % in large-scale disturbances. Moreover, due to unfavourable weather conditions and less-productive soils at higher elevations (Fuller, 2003), the cover and growth of seedlings in large-scale disturbances may be less than in small-scale disturbances, where rejuvenation is protected by surrounding trees. Moreover, the remaining live trees can be seed sources for recolonization of disturbed areas (Seidl et al., 2014).

4.3. Temporal aspect of the disturbance effect on bird communities

The composition of many taxa is changing continuously through the time following a disturbance event (Thorn et al., 2016a), and the differences between disturbed and non-disturbed stands may become more significant over time (Thorn et al., 2016b). The bird assemblage composition changes every year and the species turnover reaches its saturation about 10 years after the disturbance event (Scherzinger, 2006). In the early years, species richness is quite similar between disturbed and non-disturbed forests (Repel et al., 2020). After ca 5–10 years, however, the species richness increases and the difference between disturbed and non-disturbed forests is clearly in favour of the non-disturbed plots (Repel et al., 2020; Thorn et al., 2016b). In our study, the disturbed forest stands area were in most cases more than 10 years after the disturbance event (at 100 m surrounding the survey point, that was 67 % of disturbed stands for SSD and 81 % of disturbed stands for LSD). Hence, we suppose that species composition and abundances in our study reflect well the effect of disturbances on the bird communities at the local scale. Moreover, there are rare species for which a certain stage of succession is more important. Examples include the fresh bark beetle infestation stage for *Picoides tridactylus* (Zielewska-Büttner et al., 2018) and 10 to 15 years after disturbance for *Tetrao urogallus* and *Tetrastes bonasia* (Kortmann et al., 2018).

5. Conclusion

The monitoring of bird communities in mountain spruce forests affected by natural disturbances of various size and severity revealed guild-specific effects and identified key structural elements for bird communities. Natural disturbances were characterized by a high proportion of biological legacies of those disturbances, such as lying deadwood, standing dead trees, and uprooted trees). Especially small-scale disturbances were followed by high structural complexity and understorey cover at the local scale. Structural complexity was important for most of those bird guilds studied (with the exception of ground-

and shrub-nesting species), and generally with positive effect. Furthermore, live tree density had positive effect on canopy-nesting and conversely negative impact on ground- and shrub-nesting species. Regardless of size, disturbances generally supported the ground- or shrub-nesting species and habitat generalists (disturbance winners). In contrast, large-scale disturbances had a negative effect on canopy-nesting species and habitat specialists (disturbance losers). Nevertheless, large-scale disturbances of lower severity appearing as enclaves of remnant living stands may provide refuges for closed-canopy species and thus maintain a still-high diversity at a broader spatial scale. Surprisingly, cavity-nesting species were not affected by disturbance size or severity. Compared to large-scale disturbances, small-scale disturbances caused more significant increase of disturbance winners and also of total species richness and abundance. Moreover, habitat specialists were relatively tolerant to small- compared to large-scale disturbances. In our study, most of the disturbances were older than 10 years and bird assemblages were influenced by subsequent succession and developed rejuvenation. Here, we showed that disturbances of various size and severity create opportunity for species that scarcely occupy non-disturbed, closed-canopy spruce forests. Hence, a regime of natural disturbances promotes structurally rich habitat in unmanaged forests at local and also landscape scale. Forest management should also support disturbances in managed forests, especially small-scale ones, which have limited negative economic impacts but strongly positive ecological effects. On the other hand, stand-replacing, large-scale, high-severity disturbances form a different kind of uniform habitat and thus impoverish species composition at local scale. Increasing frequency, size, and severity of disturbances will lead to the spread of generalist species at the expense of specialist species associated with mature forests. Low-severity disturbances (at least at the landscape scale) help to maintain the recent composition of bird communities. Thus, forest management should avoid salvage logging and planting of homogeneous spruce monocultures and focus instead on natural regeneration of disturbed forest in order to ensure high species diversity.

CRedit authorship contribution statement

Dominik Kebrle: Conceptualization, Data curation, Writing – original draft, Investigation, Writing – review & editing, Methodology, Project administration, Resources. **Petr Zasadil:** Conceptualization, Validation, Writing – review & editing. **Vojtěch Barták:** Formal analysis, Visualization. **Jenýk Hofmeister:** Writing – review & editing.

Declaration of Competing Interest

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

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgements

We are grateful to the administration of Šumava National Park for providing airborne laser scanning data and data of forest loss acquired within the cross-border cooperation programme Czech Republic–Bavaria Free State ETC goal 2014–2020, the Interreg V project No. 99: Přeshraniční mapování lesních ekosystémů—cesta ke společnému managementu NP Šumava a NP Bavorský les/Grenzüberschreitende Kartierung der Waldökosysteme–Weg zum gemeinsamen Management in NP Sumava und NP Bayerischen Wald¹). We also acknowledge Šumava National Park for a motor vehicle permit for forest roads and permission to deviate from marked routes for the duration of the bird census in non-intervention areas. We thank Adriana Šindelářová,

Vendula Ludvíková, and Matyáš for help in collecting bird data, Kateřina Machynková for technical support, and Karel Šťastný for his valuable advice and assistance in planning the research.

Funding

This work was supported by the Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague – Suchbát, 165 00, Czech Republic, internal Grant No. 2021B0035.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>.

References

- Augustynczyk, A.L.D., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Storch, I., Mikusiński, G., Yousefpour, R., Hanewinkel, M., 2019. Diversification of forest management regimes secures tree microhabitats and bird abundance under climate change. *Sci. Total Environ.* 650, 2717–2730. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.366>.
- Barnagaud, J.Y., Devictor, V., Jiguet, F., Archaux, F., 2011. When species become generalists: on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 630–640. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00629.x>.
- Benedetti, Y., Morelli, F., Callaghan, C.T., Fuller, R., 2022. Distribution and protection of avian specialization in Europe. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 31, 10–24. <https://doi.org/10.1111/geb.13405>.
- Beudert, B., Bässler, C., Thorn, S., Noss, R., Schröder, B., Dieffenbach-Fries, H., Foullois, N., Müller, J., 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conserv. Lett.* 8, 272–281. <https://doi.org/10.1111/conl.12153>.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., Mustoe, S.H., 2000. *Bird Census Techniques*, second ed.
- Bouvet, A., Paillet, Y., Archaux, F., Tillon, L., Denis, P., Gilg, O., Gosselin, F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environ. Conserv.* 43, 148–160. <https://doi.org/10.1017/S0376892915000363>.
- Brůna, J., Wild, J., Svoboda, M., Heurich, M., Müllerová, J., 2013. Impacts and underlying factors of landscape-scale, historical disturbance of mountain forest identified using archival documents. *For. Ecol. Manage.* 305, 294–306. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.017>.
- Burris, J.M., Haney, A.W., 2005. Bird communities after blowdown in a late-successional Great Lakes spruce-fir forest. *Wilson Bull.* 117, 341–352. <https://doi.org/10.1676/04-104.1>.
- Čada, V., Morrissey, R.C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2016. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *For. Ecol. Manage.* 363, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023>.
- Chobot, K., Němec, M. (Eds.), 2017. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Vertebrates*, 34th ed. Příroda, Praha.
- De Grandpré, L., Bergeron, Y., 1997. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *J. Ecol.* 85, 777–784.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008b. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 0, 080211051304426–0. doi: 10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008a. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 252–261. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x>.
- Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. *Divers. Distrib.* 15, 122–130. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x>.
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J., Savard, J.L., Vickery, W.L., 2000. *Landscape-Scale Disturbances and Changes in Bird Communities of Boreal Mixed-Wood Forests* Bergeron and William L. Vickery Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable. Available from: <http://www.jstor.org/stable/2657210>JSTOR is a not- 70, 423–444. Doi: 10.1021/Ct3004645.
- FAO, 2010. *Forest health and vitality*. In: *Global Forest Resources Assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome*, pp. 65–164.
- Fontaine, J.B., Donato, D.C., Robinson, W.D., Law, B.E., Kauffman, J.B., 2009. Bird communities following high-severity fire: response to single and repeat fires in a mixed-evergreen forest, Oregon, USA. *For. Ecol. Manage.* 257, 1496–1504. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.030>.
- FOREST EUROPE, 2020. *State of Europe's Forests 2020*. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe FOREST. Liaison Unit Bratislava.
- Fuller, R.J., 2000. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża forest, Poland. *Condor* 102, 267–274. <https://doi.org/10.2307/1369637>.
- Fuller, R.J., 2003. *Bird Life of Woodland and Forest*. Cambridge University Press.
- Gharehaghaji, M., Shabani, A.A., Feghhi, J., Danehkar, A., Kaboli, M., Ashrafi, S., 2012. Effects of landscape context on bird species abundance of tree fall gaps in a temperate deciduous forest of Northern Iran. *For. Ecol. Manage.* 267, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.001>.

- Gregory, R.D., Voríšek, P., Van Strien, A., Gmelig Meyling, A.W., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis* 149 (2), 78–97. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x>.
- Hart, J.L., Kleinman, J.S., 2018. What are intermediate-severity forest disturbances and why are they important? *Forests* 9. <https://doi.org/10.3390/f9090579>.
- Hilmer, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* 55, 2756–2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>.
- Hobson, K.A., Schieck, J., 1999. Changes in bird communities in boreal mixedwood forest: harvest and wildfire effects over 30 years. *Ecol. Appl.* 9, 849–863. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0849:CIBCIB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0849:CIBCIB]2.0.CO;2).
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Dvořák, D., Beran, M., Deckerová, H., Burel, J., Kríž, M., Borovička, J., Běňák, J., Vašutová, M., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steínová, J., Černajová, I., Holá, E., Novozámská, E., Čížek, L., Iarema, V., Baltaziuk, K., Svoboda, T., 2015. Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: a quantitative assessment. *Ecol. Indic.* 57, 497–504. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.05.015.
- Janík, T., Romportl, D., 2018. Recent land cover change after the Kyrill windstorm in the Šumava NP. *Appl. Geogr.* 97, 196–211. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.06.006>.
- Janousek, W.M., Hicke, J.A., Meddens, A.J.H., Dreitz, V.J., 2019. The effects of mountain pine beetle outbreaks on avian communities in lodgepole pine forests across the greater Rocky Mountain region. *For. Ecol. Manage.* 444, 374–381. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.047>.
- Kameniar, O., Baláž, M., Svitok, M., Reif, J., Mikoláš, M., Pettit, J.L., Keeton, W.S., Pettit, J.M., Vostarek, O., Langbehn, T., Trotsiuk, V., Morelli, F., Frankovič, M., Kozák, D., Janda, P., Čada, V., Ferencík, M., Málek, J., Begovič, K., Svoboda, M., 2021. Historical natural disturbances shape spruce primary forest structure and indirectly influence bird assemblage composition. *For. Ecol. Manage.* 481. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118647.
- Kamp, J., Trappe, J., Dübbers, L., Funke, S., 2020. Impacts of windstorm-induced forest loss and variable reforestation on bird communities. *For. Ecol. Manage.* 478, 118504. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118504>.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2020. factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses.
- Kębrle, D., Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>.
- Kortmann, M., Heurich, M., Latif, H., Rösner, S., Seidl, R., Müller, J., Thorn, S., 2018. Forest structure following natural disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia*). *Biol. Conserv.* 226, 81–91. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.014.
- Kortmann, M., Müller, J.C., Baier, R., Bässler, C., Buse, J., Cholewińska, O., Förschler, M. I., Georgiev, K.B., Hilszczański, J., Jaroszewicz, B., Jaworski, T., Kaufmann, S., Kuijper, D., Lorz, J., Lotz, A., Lúbek, A., Mayer, M., Mayerhofer, S., Meyer, S., Thorn, S., 2021. Ecology versus society: Impacts of bark beetle infestations on biodiversity and restorativeness in protected areas of Central Europe. *Biol. Conserv.* 254. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108931.
- Kozák, D., Svitok, M., Wieszak, M., Mikoláš, M., Thorn, S., Buechling, A., Hofmeister, J., Matula, R., Trotsiuk, V., Bače, R., Begovič, K., Čada, V., Dušátko, M., Frankovič, M., Horák, J., Janda, P., Kameniar, O., Nagel, T.A., Pettit, Svoboda, M., 2020. Historical disturbances determine current taxonomic, functional and phylogenetic diversity of saproxylic beetle communities in temperate primary forests. *Ecosystems*. doi: 10.1007/s10021-020-00502-x.
- Kuhn, M., 2022. caret: Classification and Regression Training.
- Klopčič, M., Poljanec, A., Gartner, A., Boncina, A., 2009. Factors related to natural disturbances in mountain Norway spruce (*Picea abies*) forests in the Julian Alps. *Ecoscience* 16 (1), 48–57. <https://doi.org/10.2980/16-1-3181>.
- Kuuluvainen, T., 2016. Conceptual models of forest dynamics in environmental education and management: keep it as simple as possible, but no simpler. *For. Ecosyst.* 3. <https://doi.org/10.1186/s40663-016-0075-6>.
- Lain, E.J., Haney, A., Burris, J.M., Burton, J., 2008. Response of vegetation and birds to severe wind disturbance and salvage logging in a southern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 256, 863–871. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.018>.
- Langbehn, T., Hofmeister, J., Svitok, M., Mikoláš, M., Matula, R., Halda, J., Svobodová, K., Pouska, V., Kameniar, O., Kozák, D., Janda, P., Čada, V., Bače, R., Frankovič, M., Vostarek, O., Gloor, R., Svoboda, M., 2021. The impact of natural disturbance dynamics on lichen diversity and composition in primary mountain spruce forests. *J. Veg. Sci.* 32. <https://doi.org/10.1111/jvs.13087>.
- Lewandowski, P., Przepióra, F., Ciach, M., 2021. Single dead trees matter: small-scale canopy gaps increase the species richness, diversity and abundance of birds breeding in a temperate deciduous forest. *For. Ecol. Manage.* 481. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118693>.
- Matseur, E.A., Millsbaugh, J.J., Iii, F.R.T., Dickerson, B.E., Rumble, M.A., 2019. The importance of disturbance and forest structure to bird abundance in the Black Hills. *Condor* 121, 1–18. <https://doi.org/10.1093/condor/duy023>.
- Matsuoka, S.M., Handel, C.M., 2007. Nesting ecology of boreal forest birds following a massive outbreak of spruce beetles. *J. Wildl. Manage.* 71, 51–63. <https://doi.org/10.2193/2005-460>.
- Meigs, G.W., Morrissey, R.C., Bače, R., Chaskovskyy, O., Čada, V., Després, T., Donato, D. C., Janda, P., Lábusová, J., Seedre, M., Mikoláš, M., Nagel, T.A., Schurman, J.S., Synek, M., Teodosiu, M., Trotsiuk, V., Vitková, L., Svoboda, M., 2017. More ways than one: mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. *For. Ecol. Manage.* 406, 410–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.051>.
- Mollet, P., Birrer, S., Pasinelli, G., 2013. Forest birds and their habitat requirements. In: Kraus, D., Krumm, F. (Eds.), *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. European Forest Institute, p. 284.
- Moning, C., Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For. Ecol. Manage.* 256, 1198–1208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.018>.
- Morelli, F., Benedetti, Y., Callaghan, C.T., 2020. Ecological specialization and population trends in European breeding birds. *Glob. Ecol. Conserv.* 22, e00996. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00996>.
- Peterson, C.J., Krueger, L.M., Royo, A.A., Stark, S., Carson, W.P., 2013. Disturbance size and severity covary in small and mid-size wind disturbances in Pennsylvania northern hardwoods forests. *For. Ecol. Manage.* 302, 273–279. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.045>.
- Przepióra, F., Loch, J., Ciach, M., 2020. Bark beetle infestation spots as biodiversity hotspots: Canopy gaps resulting from insect outbreaks enhance the species richness, diversity and abundance of birds breeding in coniferous forests. *For. Ecol. Manage.* 473. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118280>.
- R Core Team, 2021. R: a language and environment for statistical computing.
- Rahmstorf, S., Coumou, D., 2011. Increase of extreme events in a warming world. *PNAS* 108, 17905–17909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1201491109>.
- Reif, J., Marhoul, P., Koptík, J., 2013. Bird communities in habitats along a successional gradient: divergent patterns of species richness, specialization and threat. *Basic Appl. Ecol.* 14, 423–431. doi: 10.1016/j.baae.2013.05.007.
- Reif, J., Jiguet, F., Šťastný, K., 2010. Habitat specialization of birds in the Czech Republic: comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study* 57, 197–212. <https://doi.org/10.1080/00063650903477046>.
- Repel, M., Zámečník, M., Jarčuška, B., 2020. Temporal changes in bird communities of wind-affected coniferous mountain forest in differently disturbed stands (High Tatra Mts., Slovakia). *Biologia (Bratisl)* 75, 1931–1943. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00455-5>.
- Reyes, G.P., Kneeshaw, D., De Grandpré, L., Leduc, A., 2010. Changes in woody vegetation abundance and diversity after natural disturbances causing different levels of mortality. *J. Veg. Sci.* 21, 406–417. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01152.x>.
- Richmond, C.E., Breitburg, D.L., Rose, K.A., 2005. The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecol. Modell.* 188, 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>.
- Rivas-Salvador, J., Horák, D., Reif, J., 2019. Spatial patterns in habitat specialization of European bird communities. *Ecol. Indic.* 105, 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.063>.
- Saab, V.A., Latif, Q.S., Rowland, M.M., Johnson, T.N., Chalfoun, A.D., Buskirk, S.W., Heyward, J.E., Dresser, M.A., 2014. Ecological consequences of mountain pine beetle outbreaks for wildlife in Western North American forests. *For. Sci.* 60, 539–559. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-022>.
- Šálek, M., 2012. Spontaneous succession on open-cast mining sites: implications for bird biodiversity. *J. Appl. Ecol.* 49, 1417–1425. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02215.x>.
- Šálek, M., Svobodová, J., Zasadil, P., 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. *Landsc. Ecol.* 25, 1113–1124. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9487-9>.
- Scherzinger, W., 2006. Reaktionen der Vogelwelt auf den großflächigen Bestandeszusammenbruch des montanen Nadelwaldes im Inneren Bayerischen Wald. *Vogelwelt* 127, 209–263.
- Seidl, R., Rammer, W., Spies, T.A., 2014. Disturbance legacies increase the resilience of forest ecosystem structure, composition, and functioning. *Ecol. Appl.* 24, 2063–2077. <https://doi.org/10.1890/14-0255.1>.
- Senf, C., Seidl, R., 2020. Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Nat. Sustain.* 4, 286. doi: 10.1101/2020.03.30.015875.
- Senf, C., Seidl, R., 2018. Natural disturbances are spatially diverse but temporally synchronized across temperate forest landscapes in Europe. *Glob. Chang. Biol.* 24, 1201–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.13897>.
- Šťastný, K., Bejček, V., Mikuláš, I., Telecký, T., 2021. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2014 - 2017, I. ed. Aventinum.
- Šťastný, K., Hudec, K. (Eds.), 2011. Fauna ČR. Ptáci 3/I, 3/II, II ed. Academia, Prague.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J., 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9, 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157>.
- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., Barbaro, L., 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecol. Evol.* 6, 5178–5189. <https://doi.org/10.1002/ece3.2273>.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>.
- Thom, D., Sommerfeld, A., Sebald, J., Hagge, J., Müller, J., Seidl, R., 2020. Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agric. For. Meteorol.* 291, 108066. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108066>.
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., Seibold, S., Müller, J., 2016a. Changes in the dominant assembly mechanism drive species loss caused by declining resources. *Ecol. Lett.* 19, 163–170. <https://doi.org/10.1111/ele.12548>.

- Thorn, S., Werner, S.A.B., Wohlfahrt, J., Bässler, C., Seibold, S., Quillfeldt, P., Müller, J., 2016b. Response of bird assemblages to windstorm and salvage logging - insights from analyses of functional guild and indicator species. *Ecol. Indic.* 65, 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.033>.
- Tolasz, R., Míková, T., Valeriánová, A., Voženfek, V., 2007. Atlas podnebí Česka: Climate atlas of Czechia. Český hydrometeorologický ústav, Praha.
- Turner, M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833–2849. <https://doi.org/10.1358/dot.2011.47.2.1576694>.
- Versluijs, M., Eggers, S., Hjältén, J., Löfroth, T., Roberge, J.M., 2017. Ecological restoration in boreal forest modifies the structure of bird assemblages. *For. Ecol. Manage.* 401, 75–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.055>.
- Veselá, P., Vašutová, M., Edwards-Jonášová, M., Cudlín, P., 2019. Soil fungal community in Norway spruce forests under bark beetle attack. *Forests* 10, 1–14. <https://doi.org/10.3390/f10020109>.
- Viljur, M., Abella, S.R., Ad, M., Batista, J., Alencar, R., Barber, N.A., Beudert, B., Burkle, L.A., Cagnolo, L., Campos, B.R., Chao, A., Chergui, B., Choi, C., Cleary, D.F., Downing, W.M., Davis, T.S., Dechnik-v, Y.A., Georgiev, K.B., Gimbutas, M., Gongalsky, K.B., Gorbunova, A.Y., Greenberg, C.H., Hylander, K., Jules, E.S., Korobushkin, D.I., Köster, K., Kurth, V., Lindenmayer, D., Marra, D.M., Martín-pinto, P., Petanidou, T., Pons, P., Potts, S.G., Rapoport, I.B., Santos, X., Steel, Z., Tavela, J., Wendenburg, C., 2022. The effect of natural disturbances on forest biodiversity: an ecological synthesis. *Biol. Rev.* <https://doi.org/10.1111/brv.12876>.
- Vogel, S., Gossner, M.M., Mergner, U., Müller, J., Thorn, S., 2020. Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: an experimental approach. *J. Appl. Ecol.* 57, 2075–2085. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13648>.
- White, A.M., Manley, P.N., Tarbill, G.L., Richardson, T.W., Russell, R.E., Safford, H.D., 2016. Avian community responses to post-fire forest structure. *Anim. Conserv.* 19, 256–264. <https://doi.org/10.1111/acv.12237>.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wright, M.N., Ziegler, A., 2017. ranger: a fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. *J. Stat. Softw.* 77, 1–17. <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>.
- Zielewska-Büttner, K., Heurich, M., Müller, J., Braunsch, V., 2018. Remotely sensed single tree data enable the determination of habitat thresholds for the three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*). *Remote Sens.* 10 <https://doi.org/10.3390/rs10121972>.
- Žmihorski, M., 2010. The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. *Biodivers. Conserv.* 19, 1871–1882. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9809-x>.
- Žmihorski, M., 2012. The effects of anthropogenic and natural disturbances on breeding birds of managed Scots pine forests in northern Poland. *Ornis Fenn.* 89, 63–73.

Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe

Dominik Kebrle, Petr Zasadil, Vojtěch Barták, Jeňýk Hofmeister

Supplement A

Table A1. F-tests assessing significance of individual predictors in linear models of species richness or abundance on disturbance class and elevation. Significant values are in bold.

Term	<i>All species</i>		<i>Specialists</i>		<i>Generalists</i>		<i>Canopy sp.</i>		<i>Cavity sp.</i>		<i>Ground/shrub sp.</i>	
	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
<i>Species richness</i>												
Disturb. class	4.11	0.008	6.17	<0.001	13.24	<0.001	10.73	<0.001	0.48	0.696	19.97	<0.001
Elevation	15.20	<0.001	7.87	0.006	8.51	0.004	7.45	0.007	12.34	<0.001	0.40	0.526
<i>Abundance</i>												
Disturb. class	4.33	0.006	4.85	0.003	8.94	<0.001	13.22	<0.001	0.46	0.714	20.67	<0.001
Elevation	7.83	0.006	4.19	0.043	4.04	0.046	2.54	0.113	10.42	0.002	0.07	0.799

Table A2. Coefficients for linear models of species richness or abundances on disturbance class and elevation. SSD, LSD, NDF, and ELT, respectively, stand for “small-scale disturbance”, “large-scale disturbance”, “non-disturbed forest”, and “enclaves of live trees in large-scale disturbance areas”. Significant values are in bold.

Term	All species			Specialists sp.			Generalists sp.			Canopy nesters			Cavity nesters			Ground/shrub nesters		
	Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value	Estimate	SE	p-value
<i>Species richness</i>																		
(Intercept)	16.960	1.629	<0.001	5.868	1.017	<0.001	11.092	1.196	<0.001	5.642	1.012	<0.001	5.373	0.794	<0.001	5.692	0.93	<0.001
Class: LSD	-1.462	0.630	0.022	-0.479	0.393	0.226	-0.983	0.463	0.035	-0.718	0.391	0.069	-0.267	0.307	0.386	-0.499	0.36	0.172
Class: ELT	-0.450	0.635	0.481	0.768	0.397	0.055	-1.217	0.467	0.010	1.115	0.395	0.005	-0.356	0.310	0.252	-1.188	0.36	0.002
Class: NDF	-1.464	0.471	0.002	0.676	0.294	0.023	-2.139	0.346	<0.001	0.682	0.292	0.021	-0.187	0.229	0.418	-1.956	0.27	<0.001
Elevation	-0.006	0.002	<0.001	-0.003	0.001	0.006	-0.004	0.001	0.004	-0.003	0.001	0.007	-0.003	0.001	<0.001	0.000	0.00	0.526
<i>Abundance</i>																		
(Intercept)	18.450	2.063	<0.001	6.659	1.412	<0.001	11.789	1.434	<0.001	5.568	1.319	<0.001	6.149	0.981	<0.001	6.479	1.15	<0.001
Class: LSD	-2.591	0.798	0.002	-0.874	0.546	0.112	-1.717	0.555	0.002	-1.232	0.510	0.017	-0.438	0.380	0.251	-0.944	0.44	0.037
Class: ELT	-0.966	0.804	0.232	0.835	0.551	0.132	-1.801	0.559	0.002	1.162	0.514	0.025	-0.197	0.383	0.608	-1.912	0.45	<0.001
Class: NDF	-1.544	0.596	0.011	0.566	0.408	0.167	-2.111	0.414	<0.001	1.125	0.381	0.004	-0.179	0.284	0.530	-2.488	0.33	<0.001
Elevation	-0.006	0.002	0.006	-0.003	0.001	0.043	-0.003	0.001	0.046	-0.002	0.001	0.113	-0.003	0.001	0.002	0.001	0.00	0.799

Table A3. Post-hoc pairwise multiple comparisons of disturbance class differences in species richness and abundance. SSD, LSD, NDF, and ELT, respectively, stand for “small-scale disturbance”, “large-scale disturbance”, “non-disturbed forest”, and “enclaves of live trees in large-scale disturbance areas”. Significant values are in bold.

Pair	All species			Specialists sp.			Generalists sp.			Canopy nesters			Cavity nesters			Ground/shrub nesters		
	Diff	SE	p	Diff	SE	p	Diff	SE	p	Diff	SE	p	Diff	SE	p	Diff	SE	p
<i>Species richness</i>																		
LSD - SSD	-1.462	0.630	0.096	-0.479	0.393	0.612	-0.983	0.463	0.148	-0.718	0.391	0.257	-0.267	0.307	0.818	-0.638	0.290	0.128
ELT - SSD	-0.449	0.635	0.892	0.768	0.397	0.215	-1.217	0.467	0.048	1.115	0.395	0.027	-0.356	0.310	0.655	-1.290	0.329	0.001
NDF - SSD	-1.464	0.471	0.012	0.676	0.294	0.101	-2.139	0.346	<0.001	0.682	0.292	0.094	-0.187	0.229	0.846	-1.983	0.267	<0.001
ELT - LSD	1.013	0.590	0.314	1.247	0.368	0.005	-0.234	0.433	0.948	1.833	0.366	<0.001	-0.089	0.288	0.990	-0.652	0.334	0.210
NDF - LSD	-0.002	0.564	1.000	1.155	0.352	0.007	-1.156	0.414	0.030	1.400	0.350	<0.001	0.081	0.275	0.991	-1.346	0.274	<0.001
NDF - ELT	-1.014	0.583	0.302	-0.092	0.364	0.994	-0.922	0.428	0.139	-0.433	0.362	0.626	0.170	0.284	0.932	-0.693	0.315	0.126
<i>Abundance</i>																		
LSD - SSD	-2.591	0.798	0.008	-0.874	0.546	0.377	-1.717	0.555	0.012	-1.232	0.510	0.077	-0.438	0.380	0.653	-1.013	0.358	0.027
ELT - SSD	-0.966	0.804	0.623	0.835	0.551	0.425	-1.801	0.559	0.008	1.162	0.514	0.111	-0.197	0.383	0.955	-1.962	0.405	<0.001
NDF - SSD	-1.544	0.596	0.050	0.566	0.408	0.504	-2.111	0.414	<0.001	1.125	0.381	0.019	-0.179	0.284	0.921	-2.502	0.330	<0.001
ELT - LSD	1.626	0.747	0.132	1.710	0.511	0.006	-0.084	0.519	0.998	2.395	0.477	<0.001	0.241	0.355	0.904	-0.949	0.412	0.101
NDF - LSD	1.047	0.714	0.456	1.441	0.489	0.019	-0.394	0.496	0.855	2.357	0.457	<0.001	0.259	0.340	0.869	-1.489	0.338	<0.001
NDF - ELT	-0.579	0.738	0.859	-0.269	0.505	0.950	-0.310	0.513	0.929	-0.037	0.472	0.400	0.018	0.351	1.000	-0.540	0.338	0.504

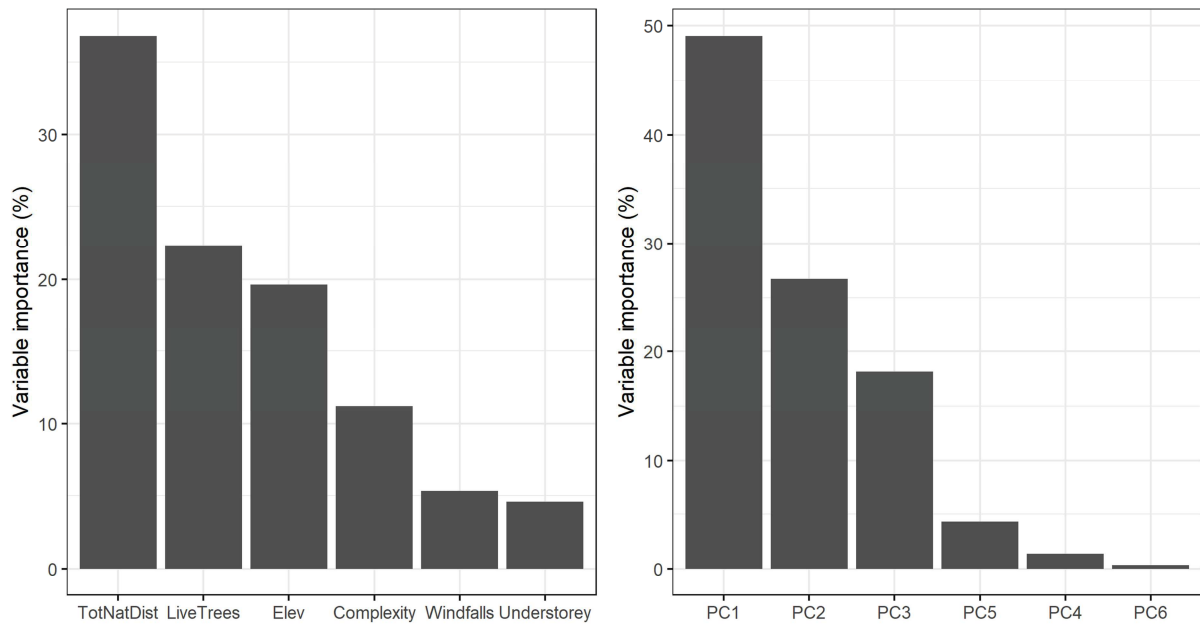
Table A4. F-tests assessing significance of individual predictors in linear models of species richness and abundance on habitat characteristics (Complexity = structural complexity, LiveTrees = density of live trees, Understorey = understorey cover) and elevation (Elev). Significant values are in bold.

Predictor	<i>All species</i>		<i>Specialists</i>		<i>Generalists</i>		<i>Canopy sp.</i>		<i>Cavity sp.</i>		<i>Ground/shrub sp.</i>	
	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>	<i>F</i>	<i>p-</i>
<i>Species richness</i>												
Complexity	9.03	<0.001			10.78	<0.001	3.02	0.052	3.71	0.027	1.98	0.142
LiveTrees			11.33	<0.001			16.08	<0.001			4.14	0.018
Understorey					5.87	0.004			2.21	0.114	12.83	<0.001
Elev	12.50	<0.001	4.03	0.020	4.67	0.011	3.24	0.042	12.49	<0.001		
<i>Abundance</i>												
Complexity	8.24	<0.001	4.27	0.016	5.76	0.004	2.61	0.078	4.44	0.014	2.52	0.084
LiveTrees	3.33	0.039	17.33	<0.001			11.47	<0.001			1.94	0.148
Understorey					3.52	0.032	2.86	0.061	2.20	0.115	12.12	<0.001

1 **Table A5.** Performance metrics for classification of disturbance classes based on habitat
 2 characteristics using random forest models. SSD, LSD, NDF, and ELT, respectively, stand
 3 for “small-scale disturbance”, “large-scale disturbance”, “non-disturbed forest”, and “enclaves
 4 of live trees in large-scale disturbance areas”.

Metric	Original variables				PCA variables			
	SSD	LSD	ELT	NDF	SSD	LSD	ELT	NDF
Sensitivity	0.865	0.882	0.273	0.958	0.892	0.853	0.455	0.875
Specificity	0.904	0.944	0.983	0.903	0.875	0.953	0.975	0.935
Prevalence	0.262	0.241	0.156	0.340	0.262	0.241	0.156	0.340
Detection Rate	0.227	0.213	0.043	0.326	0.234	0.206	0.071	0.298
Balanced Accuracy	0.884	0.913	0.628	0.931	0.883	0.903	0.715	0.905

5



6

7 **Fig. A1.** Relative importance of individual variables (left) and principal components (right) in classification of
 8 disturbance classes using random forest models. Variable importance is assessed by the corrected impurity
 9 measure, rescaled so that importance values for all variables sum to 100. Complexity = structural complexity,
 10 LiveTrees = density of live trees, Understorey = understorey cover, Windfalls = proportion of wind disturbed area,
 11 TotNatDist = total natural disturbance cover.

12

13 **Table A6:** Species recorded, their abundance (Abun), frequency (Freq), habitat
 14 specialization (Spec) as generalist (G) or specialist (S), nesting guild classification (Nest site)
 15 and Red-List classification (Red List).

Species	Abun	Freq (%)	Spec	Nest site	Red List
<i>Erithacus rubecula</i>	200	94.3	G	Ground/Shrub	LC
<i>Fringilla coelebs</i>	172	81.6	G	Canopy	LC
<i>Periparus ater</i>	156	83.7	S	Cavity	LC
<i>Prunella modularis</i>	103	66.7	G	Ground/Shrub	LC
<i>Troglodytes troglodytes</i>	85	57.4	G	Ground/Shrub	LC
<i>Sylvia atricapilla</i>	83	55.3	G	Ground/Shrub	LC
<i>Certhia familiaris</i>	76	51.1	S	Cavity	LC
<i>Regulus regulus</i>	63	40.4	S	Canopy	LC
<i>Turdus merula</i>	63	44.7	G	Ground/Shrub	LC
<i>Turdus philomelos</i>	52	35.5	G	Canopy	LC
<i>Spinus spinus</i>	49	24.1	S	Canopy	LC
<i>Phylloscopus trochilus</i>	46	31.9	G	Ground/Shrub	LC
<i>Phylloscopus collybita</i>	45	29.8	G	Ground/Shrub	LC
<i>Regulus ignicapilla</i>	34	21.3	S	Canopy	LC
<i>Columba palumbus</i>	34	21.3	G	Canopy	LC
<i>Dendrocopos major</i>	33	22.0	G	Cavity	LC
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	31	19.1	S	Canopy	LC
<i>Anthus trivialis</i>	26	14.2	G	Ground/Shrub	LC
<i>Loxia curvirostra</i>	25	12.8	S	Canopy	LC
<i>Turdus viscivorus</i>	22	13.5	S	Canopy	LC
<i>Parus major</i>	20	14.2	G	Cavity	LC
<i>Sitta europaea</i>	18	10.6	G	Cavity	LC
<i>Garrulus glandarius</i>	16	9.9	G	Canopy	LC
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	14	9.9	G	Cavity	LC
<i>Picoides tridactylus</i>	13	9.2	S	Cavity	EN
<i>Dryocopus martius</i>	12	8.5	S	Cavity	LC
<i>Poecile montanus</i>	8	4.3	S	Cavity	LC
<i>Tetrastes bonasia</i>	8	3.5	S	Ground/Shrub	VU
<i>Tetrao urogallus</i>	6	2.8	S	Ground/Shrub	CR
<i>Lophophanes cristatus</i>	6	3.5	S	Cavity	LC
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	6	4.3	S	Ground/Shrub	LC
<i>Turdus torquatus</i>	4	2.8	G	Ground/Shrub	EN
<i>Turdus pilaris</i>	3	2.1	G	Canopy	LC
<i>Cuculus canorus</i>	3	2.1	G	unclassified	LC
<i>Fringilla montifringilla</i>	2	1.4	G	unclassified	LC
<i>Muscicapa striata</i>	2	1.4	G	Cavity	LC
<i>Acanthis flammea</i>	1	0.7	S	Canopy	NT
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	1	0.7	S	Canopy	VU
<i>Cyanistes caeruleus</i>	1	0.7	G	Cavity	LC
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	0.7	G	Canopy	LC

4.4 Studie IV

Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava [Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park]

Dominik Kebrle, Petr Zasadil

Podíl autora disertace 90 %:

Tento článek vychází z dat pořízených pro účely studie III. Provedl jsem statistické vyhodnocení a pod vedením Petra Zasadila sepsal všechny části manuskriptu. Byl jsem zodpovědný za komunikaci s redakcí časopisu i recenzenty a provedl jsem potřebné úpravy manuskriptu během recenzního řízení.

Publikováno jako:

Kebrle, D., Zasadil, P., 2022. Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava [Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park]. *Silva Gabreta* 28, 65–82.

Silva Gabreta	vol. 28	p. 65–82	Vimperk, 2022
---------------	---------	----------	---------------

Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava

Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park

Dominik Kebrle*, Petr Zasadil

*Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague,
Kamýcká 129, CZ-165000 Praha - Suchbátka, Czech Republic*

* kebrle@fzp.czu.cz

Abstract

More frequent and severe natural disturbances are likely to increase as a result of climate change. However, we have little evidence of the disturbance severity effect on forest birds. We aimed to compare the effect of natural disturbance severity on the bird species in the spruce forests of Šumava NP. For this purpose, we surveyed bird communities in 1) small- and 2) large-scale disturbances, 3) enclaves of live trees in large-scale disturbance areas and 4) non-disturbed forests. Birds were sampled using the point count method in breeding season 2021 and analysed using redundancy analysis (RDA). We recorded 42 bird species on a total of 141 survey points. Small-scale disturbances had generally positive effects on many common forest bird species. On the other hand, large-scale disturbances negatively affected birds of closed canopy stands (e.g. *Fringilla coelebs*) and positively species of open or shrub habitats (e.g. *Anthus trivialis*) and some birds with conservation status (e.g. *Tetrao urogallus*). The size of damaged area was a crucial factor which changed the effect of disturbances on many species. Considering these, both types of disturbances are an important factor for mountain forest bird species diversity.

Key words: disturbance severity, bark beetle, spruce forest

ÚVOD

V souvislosti s globální změnou klimatu dochází k častějšímu výskytu událostí, jako jsou silné větrné bouře a sucho (RAHMSTORF & COUMOU 2011, SENF & SEIDL 2018). Disturbance způsobené větrem jsou v lesích často následovány extrémním nárůstem početnosti kůrovců, v našich podmínkách zejména lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* Linnaeus, 1758), kteří jsou dále podporováni dlouhotrvajícím suchem (SENF & SEIDL 2020, 2018). Kombinace těchto faktorů vede k tvorbě velkoplošných disturbancí a očekává se jejich další růst (IPCC 2019, SENF et al. 2020). Větrné a kůrovcové disturbance jsou přirozenou součástí vývojového cyklu horských jehličnatých lesů (SVOBODA et al. 2012, ČADA et al. 2016), kde jsou důležitým faktorem podporující vysokou diverzitu (VESELÁ et al. 2019, REPEL et al. 2020). Větrné bouře způsobují zlomení kmenů stromů nebo jejich vyvrácení, čímž dochází k rozvolnění korunového patra, půdního povrchu a výraznému zvýšení množství ležícího

mrtvého dřeva (LAIN et al. 2008). Následný žír kůrovce způsobí odumření dalších stromů, čímž přibude rovněž stojící mrtvé dřevo. Stojící mrtvé stromy jsou důležité pro řadu druhů, jako jsou ptáci, saproxylický hmyz či netopýři (SCHERZINGER 2006, SAAB et al. 2014, BOUVET et al. 2016). Všechny tyto strukturální prvky se pak označují jako biologické dědictví disturbancí. Tyto změny struktury porostu ovlivňují řadu druhů, včetně ptáků. Ptáci jsou skupinou s rychlou reakcí na změnu prostředí, a proto jsou často využíváni jako bioindikátor. V případě ptáků jsou známy pozitivní reakce na přirozené disturbance, např. u druhů hnízdících na zemi (FULLER 2000), dutinových druhů, ale také u druhů insektivorních (PRZEPIÓRA et al. 2020). Avšak s postupující sukcesí disturbovaného porostu dochází k dalším změnám v druhovém složení avifauny (SCHERZINGER 2006). S postupem času dochází k rozpadu mrtvých stromů a porost přestává být významný pro dutinové druhy, které využívají k hnízdění stojící stromy (MOLLET et al. 2013, AUGUSTYNICZIK et al. 2019). Význam disturbancí však netkví pouze v příležitosti k hnízdění. Např. datlík tříprstý (*Picoides tridactylus* Linnaeus, 1758) je potravně vázán na kůrovcem napadené porosty a po odeznění kůrovcové gradace ztrácí pro tento druh mrtvé porosty (ačkoli stále stojící) na atraktivnosti (ZIELEWSKA-BÜTTNER et al. 2018).

Lesní porosty na území Národního parku Šumava byly ovlivňovány přirozenými disturbancemi již historicky (SVOBODA et al. 2012). Šumavské porosty pravidelně poškozovaly rozsáhlé disturbance s rotační periodou kolem 174 let. Tyto silné disturbance byly frekventovanější na návětrných lokalitách (ČADA et al. 2016). Během období let 1868 až 1870 velkoplošné disturbance (způsobené větrem či kůrovcem) a následný lesnický management ovlivnily přibližně 70 % lesů ležících nad hranicí 1 150 m n. m. (BRŮNA et al. 2013). Plošnému rozšíření disturbancí napomohlo pravděpodobně také nahrazení původních bukových (*Fagus sylvatica* Linnaeus, 1758) a jedlových (*Abies alba* Mill. 1759) porostů smrkem ztepilým (*Picea abies* (L.) H. Karst, 1881) (BRŮNA et al. 2013).

V současnosti se jedná o unikátní území s výskytem disturbancí s vysokou variabilitou intenzity. Poslední nejvýraznější poškození porostů způsobila bouře Kyrill v roce 2007. Rok po této bouři došlo k výraznému šíření kůrovce především v okolí porostů poškozených v předešlém roce. Toto gradování kůrovce trvalo až do roku 2011 a vznikla tak rozsáhlá disturbovaná území. Nejvíce zasažené oblasti se nacházejí podél česko-bavorské hranice mezi 1050 až 1350 m n. m. (JANÍK & ROMPORTL 2018), kde se kontinuálně poškozená plocha porostů (se započítáním různě velkých enkláv zbylých živých stromů) rozkládá v délce až cca 25 km.

Díky bezzásahovému managementu je zde možné studovat dynamiku přirozených disturbancí lesních porostů. Efekt přirozených disturbancí mimo bezzásahová území je eliminován lesnickými zásahy, které mají obecně negativní dopad na biodiverzitu (LAIN et al. 2008, ŽMIHORSKI 2010). Pochopení dynamiky přirozených disturbancí je významné pro ochranu biodiverzity lesních porostů. Naléhavost těchto vědomostí navíc narůstá s rostoucí frekvencí a intenzitou disturbancí vlivem globální změny klimatu.

METODIKA

Celkem bylo vytyčeno 141 bodů ve smrkových porostech zasažených různou mírou přirozenými disturbancemi napříč NP Šumava. Dle velikosti disturbance a míry poškození porostu byly definovány čtyři kategorie ploch:

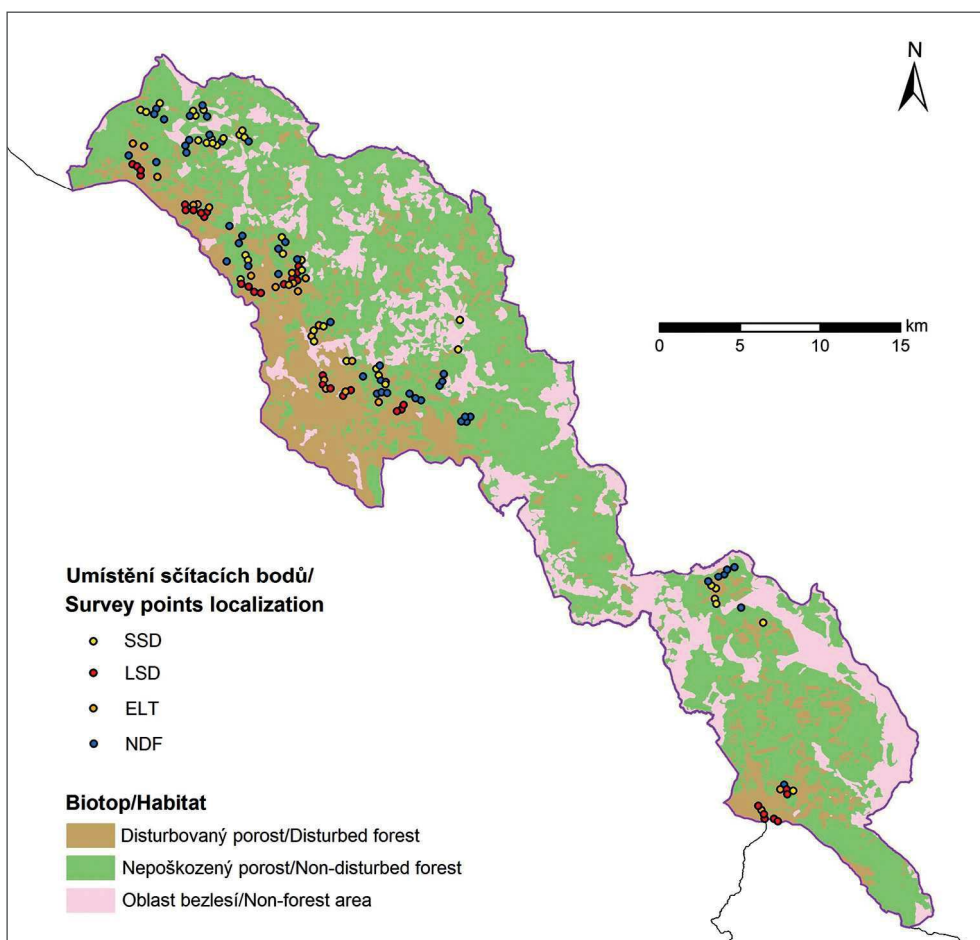
- **Nepoškozený porost /non-disturbed forest (NDF):** 48 bodů v nepoškozených smrkových porostech mezi 766–1231 m n. m. Průměrná nadmořská výška těchto ploch činí 1017 m n. m. Maticí těchto ploch tvoří nepoškozený smrkový porost. V okolí do 300 m od středu plochy se mohou místy vyskytovat drobné disturbance, které však nepřesahují 30 % této plochy.
- **Maloplošná disturbance /small-scale disturbance (SSD):** 37 bodů v maloplošných disturbancech v rozmezí 818–1188 m n. m. Průměrná nadmořská výška činí 971 m n. m. Jedná se o menší disturbance v matici zdravého porostu a podíl disturbovaného porostu v okolí do 300 m nepřesahuje 50 % plochy.
- **Velkoplošná disturbance /large-scale disturbance (LSD):** 34 bodů ve velkoplošných disturbancech v rozmezí 1036–1355 m n. m. Průměrná nadmořská výška těchto ploch činí 1201 m n. m. Jedná se o oblasti, kde, na rozdíl od maloplošných disturbancech, maticí tvoří disturbovaný porost a podíl plochy poškozeného porostu v okolí 300 m tvoří více než 50 % plochy.
- **Enkláva živých stromů v oblastech velkoplošných disturbancech /enclave of live trees in large-scale disturbance areas (ELT):** 22 bodů lokalizovaných do živých porostů v oblasti velkoplošných disturbancech v rozmezí 1007–1243 m n. m. Průměrná nadmořská výška těchto ploch činí 1140 m n. m. Jedná se o zbytky živých porostů obklopených velkoplošnými disturbancemi.

Každý bod byl zároveň lokalizován alespoň 100 m od nejbližší významné cesty a vzájemný rozstup bodů byl nejméně 300 m. Vzhledem k výraznému vlivu sukcese na plochách po disturbancech na složení avifauny byly vybírány velkoplošné a maloplošné disturbance s podobným rozsahem stáří (Příloha 6). Zároveň se při lokalizaci bodů minimalizovala přítomnost porostů s aplikací sanační těžby, která významně ovlivňuje biodiverzitu disturbovaných porostů (ŽMIHORSKI 2010, THORN et al. 2016) a její přítomnost nepřesahuje ve 100 m okolí sčítaných bodů pro NDF 6,8 %, SSD 17,1 %, LSD 15,8 % a ELT 19,8 %. Lokalizace bodů rozlišených dle čtyř definovaných kategorií poškození porostu na území NP Šumava je zobrazena na Obr. 1. a ukázka ploch jednotlivých kategorií na Obr. 2.

Sběr ornitologických dat

Sčítání ptáků bylo provedeno v hnízdním období roku 2021 pomocí bodové metody (BIBBY et al. 2000), která je vhodná pro sčítání skrytě žijících a plachých druhů ptáků v lesních a křovinných biotopech (GREGORY et al. 2004). Sčítání bylo prováděno po dobu 4 hodin od východu slunce, za vhodného počasí. Po příchodu na plochu bylo vyčkáno cca 1 minutu pro uklidnění druhů citlivých na rušení. Poté byli zaznamenáváni všichni vidění a slyšení jedinci po dobu 10 minut do vzdálenosti 50 m od sčítacího bodu. Tato doba se doporučuje jako dostatečná pro zaznamenání většiny vyskytujících se druhů při nízké časové náročnosti

(FULLER & LANGSLOW 1984, GREGORY et al. 2004) Každý bod byl sečten 2× za sezónu, dle minimálního doporučeného počtu kontrol (GREGORY et al. 2004). První kontrola byla prováděna od dubna až po 1. pol. května pro zaznamenání časně hnízdících druhů a druhá od 2. pol. května do 1. pol. června pro zaznamenání později hnízdících druhů (BOUVET et al. 2016). Časový rozestup mezi kontrolami na jednom bodě byl nejméně 14 dní. Do následných analýz bylo užito maximální zaznamenané abundance druhu z obou kontrol.

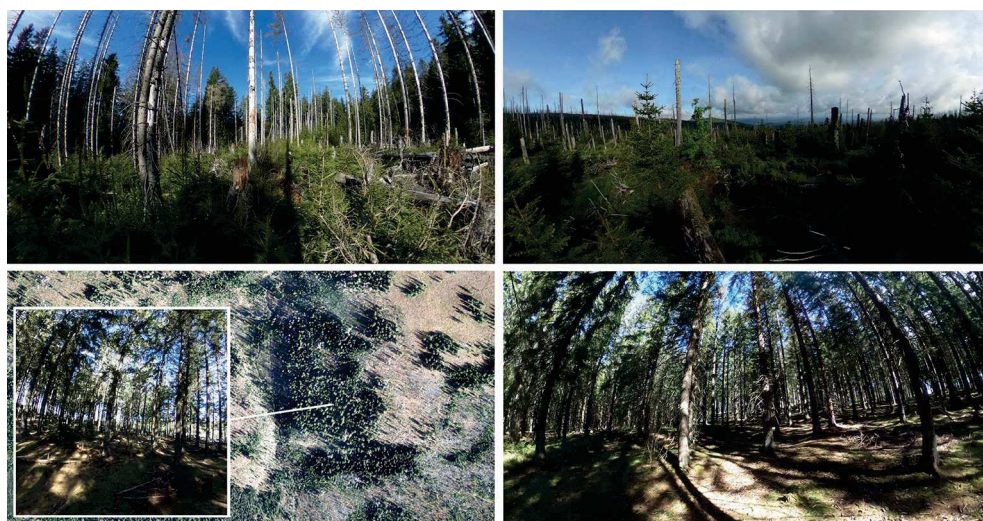


Obr. 1. Lokalizace sčítacích bodů ve čtyřech kategoriích ploch dle velikosti a závažnosti disturbance na území NP Šumava se zjednodušeným zobrazením poškozených porostů (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nepoškozený porost).

Fig. 1. Localization of survey points in four categories of plots according to the size and severity of the disturbance in the Šumava NP with a simplified representation of damaged stands (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests).

Statistické zpracování

Pro vyhodnocení složení společenstva bylo využito **dominance** (%), dle vzorce $n/N \times 100$, kde n je celková abundance druhu a N je celková abundance všech druhů ve společenstvu (součet maximální zaznamenané abundance všech druhů na každém z bodů z obou kontrol) a **frekvence** (%), dle vzorce $n/N \times 100$, kde n je počet ploch, na kterých se daný druh vyskytuje a N je celkový počet ploch (141). Pro porovnání čtyř definovaných kategorií poškození porostu (1) nepoškozené porosty = NDF, 2) maloplošné disturbance = SSD, 3) velkoplošné disturbance = LSD a 4) enklávy živých stromů v oblastech velkoplošných disturbancí = ELT) bylo užit celkové abundance druhu na bod a frekvence v každé z těchto kategorií dle výše uvedených vzorců. Pro detekování zákonitostí distribuce ptačích druhů mezi čtyřmi kategoriemi poškození porostu byla užitá redundanční analýza (RDA), funkce `rda` z balíčku `vegan` (OKSANEN et al. 2020). Signifikance kanonických os redundanční analýzy byla testována pomocí permutačního testu s 999 permutacemi (funkce `anova.cca` z balíčku `vegan`). Skóre jednotlivých druhů bylo následně vyneseno do grafu pro zobrazení, zda daný druh preferuje některý z čtyř definovaných kategorií poškození porostu. Statistická analýza byla provedena v programu R 4.1.0 (R CORE TEAM 2021).



Obr. 2. Ukázka sčítacích bodů ve čtyřech kategoriích ploch dle velikosti a závažnosti disturbance: SSD = maloplošné disturbance (vlevo nahoře), LSD = velkoplošné disturbance (vpravo nahoře), ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech (vlevo dole) a NDF nepoškozený porost (vpravo dole).

Fig. 2. Example of survey points in four categories of plots according to the size and severity of the disturbance: SSD = Small-scale disturbance (top-left), LSD = Large-scale disturbance (top-right), ELT = Enclaves of live trees in large-scale disturbance areas (bottom-left) and NDF = Non-disturbed forest (bottom-right).

VÝSLEDKY A DISKUZE

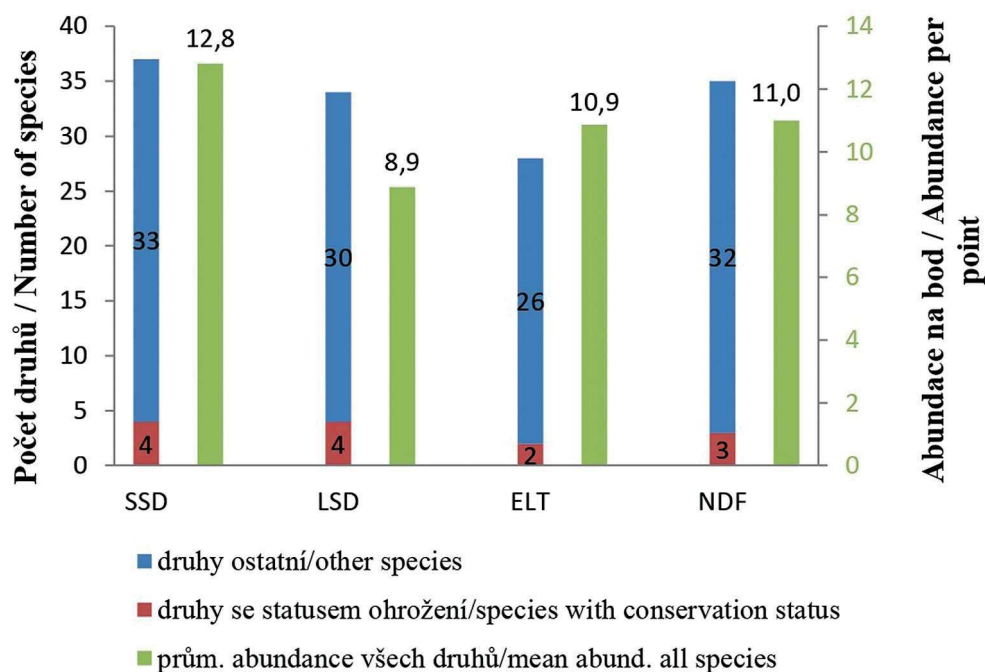
Na všech 141 plochách bylo celkem zaznamenáno 42 druhů ptáků, z toho 33 druhů z řádu pěvců (Passeriformes), 3 druhy šplhavců (Piciformes), 2 hrabaví (Galliformes), a po jednom druhu u řádů dravců (Accipitriformes), sokolů (Falconiformes), měkkozobých (Columbiformes) a kukaček (Cuculiformes). Nízké zastoupení sokolů a dravců a také hrabavých je kromě přirozeně nízké hustoty těchto druhů dáno také užitou metodou sčítání, která není pro zaznamenávání těchto druhů vhodná (BIBBY et al. 2000). Ze zaznamenaných druhů ptáků patří mezi eudominantní (tedy procentuální zastoupení druhů je vyšší než 10 %) a eukonstantní (procentuální zastoupení druhů je vyšší než 75 %) červenka obecná (*Erithacus rubecula*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). Ze zaznamenaných druhů patří dle červeného seznamu ohrožených druhů České republiky (CHOBOT & NĚMEC 2017) mezi kriticky ohrožené tetřev hlušec (*Tetrao urogallus*), mezi ohrožené datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*) a kos horský (*Turdus torquatus*), mezi zranitelné pak jeřábek lesní (*Tetrastes bonasia*) a ořešník kropenatý (*Nucifraga caryocatactes*) a mezi druhy téměř ohrožené čečetka zimní (*Acanthis flammea*). Dle Vyhlášky 395/92 Sb. dále patří k ohroženým druhům také lejssek šedý (*Muscicapa striata*).

Porovnání výskytu a společenstev ptáků u různě závažných disturbancí a nepoškozených porostů

Nejvyšší počet druhů (37) byl zaznamenán v maloplošných disturbancích (SSD), nejnižší (28) naopak v enklávách živých stromů v oblastech velkoplošných disturbancí (ELT), viz Obr. 3. Podobně průměrná abundance na sčítací bod byla nejvyšší v SSD, avšak nejnižší průměrné abundance byly zjištěny ve velkoplošných disturbancích (LSD). Co se týče druhů se statusem ohrožení, obecně byl jejich výskyt nízký. V případě tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), jeřábka lesního (*Tetrastes bonasia*) a datlíka tříprstého (*Picoides tridactylus*) může být příčinou nedostatečná účinnost použité sčítací metody pro detekci a zjišťování kvantitativních parametrů pro tyto druhy. Nicméně, nejvyšší počet druhů se statusem ohrožení byl nalezen v obou velikostních kategoriích disturbancí (SSD a LSD). Celkově mezi kategoriemi ploch není co do celkového počtu druhů a počtu druhů se statusem ohrožení výrazný rozdíl, s výjimkou porostů ELT, kde byly v obou případech zaznamenány nejnižší hodnoty. Tyto porosty jsou relativně malé fragmenty lesních porostů, které pravděpodobně díky nižší velikosti (ve 300 m vzdálenosti od bodu tvoří živý porost max. 50 % plochy, minimální velikost fragmentu pak činí 100 m) hostí menší počet druhů než velké celky zdravých porostů, jak zjistil např. FULLER (2008). V případě celkové abundance na bod jsou však porosty ELT totožné s nepoškozenými porosty NDF (cca 11 ex./bod).

Dle redundanční analýzy provedené mezi ptačím společenstvem a čtyřmi sledovanými kategoriemi dle velikosti disturbance a míry poškození porostu všechny osy vysvětlily celkem 9,7 % variability (Příloha 1), přičemž 60,6 % z této variability vysvětluje první ordinační osa (Příloha 2). Z Obr. 4 je patrná preference velkoplošných disturbancí (LSD) u lindušky lesní (*Anthus trivialis*), tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) a kosa horského (*Turdus torquatus*). Naproti tomu druhy jako střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*), kos černý (*Turdus merula*), pěvuška modrá (*Prunella modularis*), budníček větší (*Phylloscopus trochilus*), pěnice černo-hlavá (*Sylvia atricapilla*) a bundíček menší (*Phylloscopus collybita*) vykazují preference

k maloplošným disturbancím (SSD). Ve většině případů se jedná o druhy vázané na keřové patro a jejich preference maloplošných disturbancí bude pravděpodobně spojena s vyvinutým zmlazením v maloplošných disturbancích (SCHERZINGER 2006). V případě enkláv živých stromů v oblastech velkoplošných disturbancí (ELT) a nepoškozených porostů (NDF) jsou patrné preference stejných druhů u obou kategorií ploch. Enklávy živých stromů byly v našem případě pravděpodobně dostatečně velké, aby vyhovovaly také druhům preferujícím zapojené porosty. Mezi druhy preferující tyto dva biotopy patří holub hřivnác (*Columba palumbus*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*), králíček obecný (*Regulus regulus*), králíček ohnivý (*Regulus ignicapilla*), drozd zpěvný (*Turdus philomelos*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). V případě nejpočetnějšího druhu, červenky obecné (*Erithacus rubecula*), není patrné vyhranění upřednostňování jednoho ze čtyř typů ploch. Tento druh vykazuje preference jak k zapojenému porostu, tak zároveň k maloplošným disturbancím. Podobný trend vykazuje také čížek lesní (*Spinus spinus*), brhlík lesní (*Sitta europaea*), drozd brávník (*Turdus viscivorus*) nebo jeřábek lesní (*Tetrastes bonasia*). Nicméně nízké množství celkové vysvětlené variability

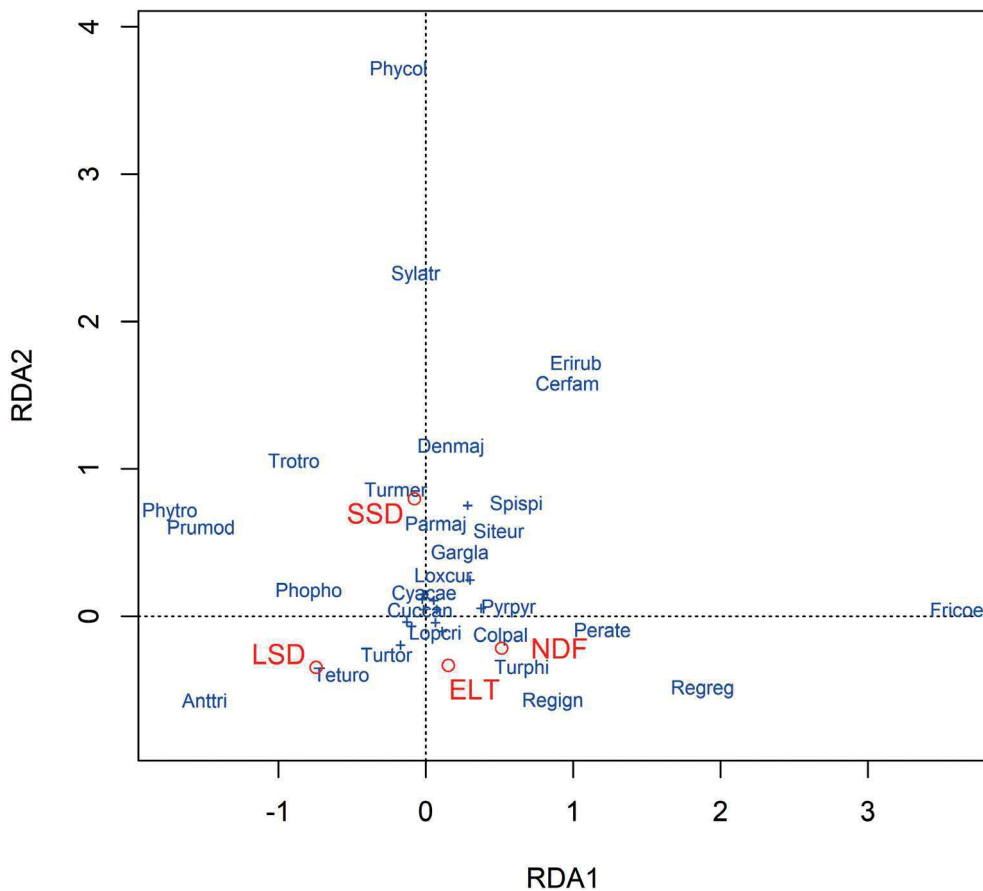


Obr. 3. Porovnání celkového počtu druhů, s rozlišením druhů se statusem ohrožení dle Červeného seznamu ČR a Vyhlášky č. 395/92 Sb. a celkové abundance na sčítací bod mezi čtyřmi kategoriemi ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost).

Fig. 3. Comparison of the total number of species, distinguishing species with conservation status according to the Red List of the CR and Decree No. 395/92 Coll., and total abundance per survey point between four plot categories (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests).

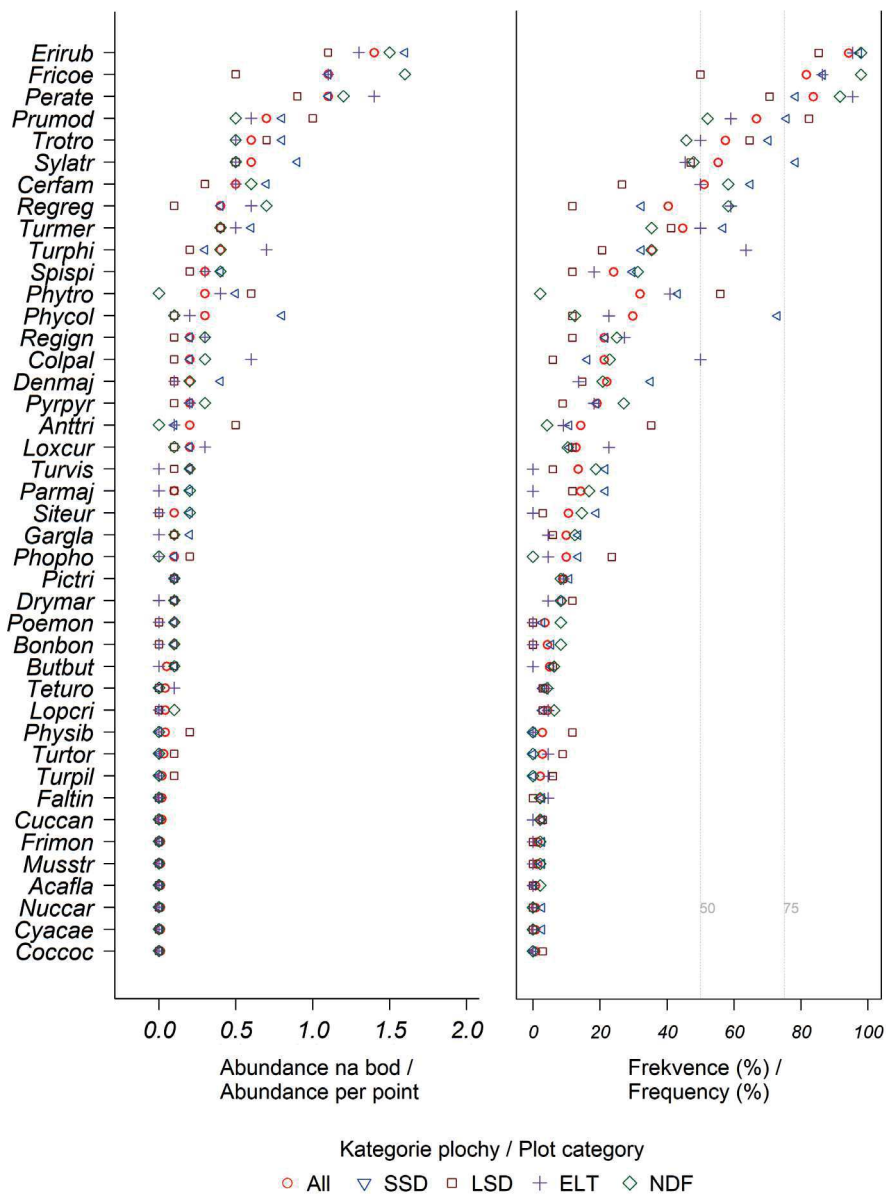
všech os RDA naznačuje, že druhy jsou ovlivňovány faktory, které definované kategorie ploch plně nepodchycují. Může se jednat např. o množství stromů vhodných k hnízdění dutinových druhů v okolí ploch, nebo různorodý zápoj podrostu nebo hlavního stromového patra, daný specifickými lokálními podmínkami (malá porostní mezera, zamokření).

U některých druhů jsou patrné výrazné rozdíly ve frekvenci a průměrné abundanci na bod mezi sledovanými kategoriemi ploch (Obr. 5). U řady druhů jsou patrné nižší hodnoty ve velkoplošných disturbancích. Např. pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) zde dosahuje méně



Obr. 4. Graf z redundanční analýzy (RDA) zobrazující variabilitu ptačího společenstva mezi čtyřmi kategoriemi ploch ovlivněnými různě závažnými přirozenými disturbancemi (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost). Zkratky názvů druhů se skládají z prvních tří písmen rodového a druhového vědeckého názvu.

Fig. 4. Plot from redundancy analysis (RDA) showing variability of bird community between four plot categories affected by various severity natural disturbances (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests). Abbreviations of species names include first three letters of genus and species scientific names.



Obr. 5. Frekvence a abundance na bod jednotlivých druhů v každé ze čtyř kategorií ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost). Zkratky názvů druhů se skládají z prvních tří písmen rodového a druhového vědeckého jména.

Fig. 5. Frequency and abundance per point of individual species in each of the four plot categories (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests). Abbreviations of species names include first three letters of genus and species scientific names.

než poloviční průměrné abundance v porovnání s ostatními kategoriemi ploch a podobný trend je také u králíčka obecného (*Regulus regulus*). Tyto druhy jsou vázané na zapojené živé stromové patro a silně rozvolněné porosty bez stromového patra, které se nacházejí ve velkoplošně disturbovaných oblastech, pro ně nejsou vhodným stanovištěm. Zajímavým zjištěním jsou nižší hodnoty šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) ve velkoplošných disturbancích, ale naopak nejvyšší v maloplošných disturbancích. Tento trend může být dán vyšším podílem polomů ve velkoplošných disturbancích (Příloha 7), které produkují především ležící mrtvé dřevo. V případě maloplošných disturbancí je patrný vyšší podíl kůrovcem poškozených porostů (Příloha 7), kdy usmrcené stromy zůstávají stát (DE GRANDPRÉ & BERGERON 1997). Takové porosty jsou pravděpodobně vhodnějším prostředím pro hledání potravy, či hnízdění tohoto druhu. Dalším vysvětlením může být fakt, že disturbance v plochách velkoplošných disturbancí vznikly především po bouři Kyrill v roce 2007 a šíření kůrovce v blízkém okolí těchto polomů v navazujících letech (JANÍK & ROMPORTL 2018). V těchto plochách se tedy nacházejí nejstarší disturbance (Příloha 6), které jsou již v pokročilejší fázi rozpadu a z usmrcených stojících stromů zbyla jen zlomená torza kmenů bez přítomnosti kůry, což opět může snižovat atraktivnost pro některé druhy šplhavců (Piciformes).

Naopak druhy, které mají ve velkoplošných disturbancích vyšší frekvence a průměrné abundance jsou druhy vázané na rozvolněné porosty s odhaleným zemským povrchem a hustým podrostem, jako linduška lesní (*Anthus trivialis*) a pěvuška modrá (*Prunella modularis*) či budníček větší (*Phylloscopus trochilus*). Toto prostředí je typické pro porosty poškozené velkoplošnými větrnými disturbancemi (DE GRANDPRÉ & BERGERON 1997, SCHERZINGER 2006). Kromě toho byly velkoplošné disturbance jedinou kategorií s výskytem tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), a společně s enklávami živých stromů ve velkoplošně poškozených oblastech také kosa horského (*Turdus torquatus*) (Příloha 3). Právě pro první jmenovaný druh jsou velkoplošné disturbance ve věku mezi 10 až 15 lety významným biotopem (KORTMANN et al. 2018). Naopak disturbance menších rozměrů, i přesto, že mají významný vliv na některé druhy, jako např. pěnkavu obecnou (*Fringilla coelebs*) (viz Obr. 5), nemusí tomuto druhu poskytovat dostatečné podmínky pro jeho výskyt.

U pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*) jsou patrné vyšší hodnoty v maloplošných disturbancích. Překvapivě tyto druhy dosahují podobných (v porovnání s maloplošnými disturbancemi nižších) hodnot v ostatních kategoriích ploch. Maloplošné disturbance mohou být pro tyto druhy atraktivní vzhledem k vyvinutému keřovému patru a zároveň zachování typicky lesního charakteru blízkého okolí.

Přirozené disturbance jsou přínosem především pro druhy otevřených biotopů s rozvinutým keřovým patrem, ale pro některé druhy lesního interiéru naopak negativním faktorem. Avšak velikost disturbancí hraje významnou roli a může u některých druhů zcela zvrátit efekt disturbancí (jako např. u šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*)). Je však nutné vzít v úvahu, že negativní trend velkoplošných disturbancí může být rovněž ovlivněn těžišťem výskytu těchto ploch ve vyšších nadmořských výškách (Příloha 4 a 5), který je dán povětrnostními podmínkami na hřebenech (KLOPCIC et al. 2009, ČADA et al. 2016). Vyšší nadmořské výšky jsou známé nižším počtem druhů ptáků, které bývá často spojován s nižším výskytem vegetace a hmyzu s ohledem na drsnější a živinově chudší podmínky v těchto oblastech (FULLER 2008).

ZÁVĚR

V roce 2021 bylo sečteno 141 bodů na území NP Šumava, kde bylo zjištěno celkem 42 druhů ptáků, včetně několika, z ochranného hlediska, významných druhů. Přirozené disturbance lesních porostů mají obecně negativní vliv na druhy obývající nepoškozené smrkové lesy. Maloplošné disturbance naopak obohacují smrkové porosty o druhy vázané na keřové patro. Velkoplošné disturbance výrazně mění strukturu ptačího společenstva především ve prospěch druhů otevřených porostů. Zbytky nepoškozených porostů ve velkoplošně poškozených porostech však hostí druhově podobné společenstvo nepoškozeným porostům a udržují tak vysokou diverzitu velkoplošně poškozených lesů v širším krajinném měřítku. Velikost disturbance se ukazuje být významným faktorem, kdy u některých druhů způsobuje i zcela protichůdný efekt. Především maloplošné přirozené disturbance zvyšují rozmanitost ptačích společenstev ve smrkových porostech. Avšak velkoplošné disturbance podporují výskyt některých vzácných a ohrožených druhů a druhů rozvolněných porostů, které se v uzavřených smrkových lesích vyskytují pouze ojediněle. Oba typy disturbance jsou proto významným faktorem pro ptáky a kombinace jejich výskytu poskytuje unikátní podmínky zajišťující vysokou diverzitu.

Poděkování. Děkujeme Správě Národního parku Šumava za poskytnutí dat o lesním porostu a za povolení vjezdu motorových vozidel na lesní cesty a vstupu mimo značené trasy po dobu sběru ornitologických dat. Dále děkujeme A. Šindelářové, V. Ludvíkové za pomoc při sběru dat, K. Machynkové za technickou podporu a K. Šťastnému za cenné rady a pomoc při plánování výzkumu. Tato práce byla podpořena Fakultou životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze, Kamýcká 129, Praha-Suchdol, 165 00, Česká republika, interním grantem č. 2021B0035.

LITERATURA

- AUGUSTYN CZIK A.L.D., ASBECK T., BASILE M., BAUHS J., STORCH I., MIKUSIŃSKI G., YOUSEFPOUR R. & HANEWINKEL M., 2019: Diversification of forest management regimes secures tree microhabitats and bird abundance under climate change. *Science of the Total Environment*, 650: 2717–2730.
- BIBBY C.J., BURGESS N.D., HILL D.A. & MUSTOE S.H., 2000: *Bird Census Techniques*, Second edition. Academic Press, 302 pp.
- BOUVET A., PAILLET Y., ARCHAU X F., TILLON L., DENIS P., GILG O. & GOSSELIN F., 2016: Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environmental Conservation*, 43: 148–160.
- BRŮNA J., WILD J., SVOBODA M., HEURICH M. & MÜLLEROVÁ J., 2013: Impacts and underlying factors of landscape-scale, historical disturbance of mountain forest identified using archival documents. *Forest Ecology and Management*, 305: 294–306.
- ČADA V., MORRISSEY R.C., MICHALOVÁ Z., BAČE R., JANDA P. & SVOBODA M., 2016: Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363: 169–178.
- CHOBOT K. & NĚMEC M. (eds.), 2017: Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Obratlovci [Red List of Threatened Species of the Czech Republic. Vertebrates]. *Příroda*, Praha 34: 1–182 (in Czech).
- DE GRANDPRÉ L. & BERGERON Y., 1997: Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 85: 777–784.
- FULLER R.J., 2000: Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within Interior old-growth stands in Białowieża forest, Poland. *Condor*, 102: 267–274.
- FULLER R.J., 2008: *Bird Life of Woodland and Forest*. Cambridge University Press, 260 pp.
- FULLER R.J. & LANGSLOW D.R., 1984: Estimating numbers of birds by point counts: how long should counts last? *Bird Study*, 31: 195–202.

- GREGORY R.D., GIBBONS D.W., & DONALD P.F., 2004: Bird census and survey techniques. In: SUTHERLAND W.J., NEWTON, I. & GREEN, R.E. (eds.) *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, 17–56.
- IPCC, 2019: Summary for policymakers. In: PÖRTNER H.-O., ROBERTS D.C., MASSON-DELMOTTE V., ZHAI P., TIGNOR M., POLOCZANSKA E., MINTENBECK K., ALEGRIA A., NICOLAI M., OKEM A., PETZOLD J., RAMA B. & WEYER N.M. (eds.) *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*.
- JANIČ T. & ROMPORTL D., 2018: Recent land cover change after the Kyrill windstorm in the Šumava NP. *Applied Geography*, 97: 196–211.
- KLOPCIC M., POLJANEC A., GARTNER A. & BONCINA A., 2009: Factors related to natural disturbances in mountain Norway spruce (*Picea abies*) forests in the Julian Alps. *Ecoscience*, 16: 48–57.
- KORTMANN M., HEURICH M., LATIFI H., RÖSNER S., SEIDL R., MÜLLER J. & THORN S., 2018: Forest structure following natural disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia*). *Biological Conservation*, 226: 81–91.
- LAIN E.J., HANEY A., BURRIS J.M. & BURTON J., 2008: Response of vegetation and birds to severe wind disturbance and salvage logging in a southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 256: 863–871.
- MOLLET P., BIRRE S. & PASINELLI G., 2013: Forest birds and their habitat requirements. In: KRAUS D., KRUMM F. (eds.) *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. European Forest Institute, 284 pp.
- OKSANEN J., BLANCHET F.G., FRIENDLY M., KINDT R., LEGENDRE P., MCGLINN D., MINCHIN P.R., O'HARA R.B., SIMPSON G.L., SOLYMOS P., STEVENS M.H.H., SZOEC S. & WAGNER H., 2020: vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. Online <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- PRZEPIÓRA F., LOCH J. & CIACH M., 2020: Bark beetle infestation spots as biodiversity hotspots: Canopy gaps resulting from insect outbreaks enhance the species richness, diversity and abundance of birds breeding in coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 473: 118280.
- R CORE TEAM, 2021: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Online <https://www.R-project.org/>.
- RAHMSTORF S. & COUMOU D., 2011: Increase of extreme events in a warming world. *PNAS* 108: 17905–17909.
- REPEL M., ZÁMEČNÍK M. & JARČUŠKA B., 2020: Temporal changes in bird communities of wind-affected coniferous mountain forest in differently disturbed stands (High Tatra Mts., Slovakia). *Biologia*, Bratislava, 75: 1931–1943.
- SAAB V.A., LATIF Q.S., ROWLAND M.M., JOHNSON T.N., CHALFOUN A.D., BUSKIRK S.W., HEYWARD J.E. & DRESSER M.A., 2014: Ecological consequences of mountain pine beetle outbreaks for wildlife in Western North American forests. *Forest Science*, 60: 539–559.
- SCHERZINGER W., 2006: Reaktionen der Vogelwelt auf den großflächigen Bestandeszusammenbruch des montanen Nadelwaldes im Inneren Bayerischen Wald [Response of bird communities to the extensive collapse of tree stands in mountainous spruce forests of the Inner Bavarian Forest]. *Vogelwelt*, 127: 209–263 (in German).
- SENF C. & SEIDL R., 2018: Natural disturbances are spatially diverse but temporally synchronized across temperate forest landscapes in Europe. *Global Change Biology*, 24: 1201–1211.
- SENF C. & SEIDL R., 2020: Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Natural Sustainability*, 4: 286–286.
- SENF C., BURAS A., ZANG C.S., RAMMIG A. & SEIDL R., 2020: Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications*, 11: 6200.
- SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T.A., FRAVER S., REJZEK J. & BAČE R., 2012: Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23: 86–97.
- VESELÁ P., VAŠUTOVÁ M., EDWARDS-JONÁŠOVÁ M. & CUDLÍN P., 2019: Soil fungal community in Norway spruce forests under bark beetle attack. *Forests*, 10: 1–14.
- ZIELEWSKA-BÜTTNER K., HEURICH M., MÜLLER J. & BRAUNISCH V., 2018: Remotely sensed single tree data enable the determination of habitat thresholds for the three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*). *Remote Sensing*, 10: 1972.
- ŽMIHORSKI M., 2010: The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1871–1882.

Received: 13 June 2022
Accepted: 30 September 2022

Příloha 1. Podíl vysvětlené variability modelu z redundanční analýzy (RDA) porovnávacího ptačího společenstva mezi čtyřmi kategoriemi ploch dle velikosti a závažnosti disturbance (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost) Inertia je variance: omezená – část variance vysvětlená použitými faktory, bez omezení – nevysvětlená variance.

Appendix 1. Proportion of explained variability of redundancy analysis (RDA) model compared bird community between four categories of plots according to the size and severity of the disturbance (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests). Inertia is variance: constrained – part of the variance explained by used factors, unconstrained – unexplained variance.

Rozklad variance / Variance partitioning	Inertia / Inertia	Podíl / Proportion
Celková / Total	7,442	1,000
Omezená / Constrained	0,718	0,097
Bez omezení / Unconstrained	6,724	0,904

Příloha 2. Podíl vysvětlené variability jednotlivými ordinačními osami RDA, porovnávací ptačího společenstva mezi čtyřmi kategoriemi ploch ovlivněnými různě závažnými přirozenými disturbancemi (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost) a výsledek permutačního testu průkaznosti jednotlivých ordinačních RDA os. Průkazné hodnoty jsou tučně.

Appendix 2. Proportion of explained variability by individual ordination axes of the RDA compared bird community between four plot categories affected by various severity natural disturbances (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests) and the result of permutation significance test of individual ordination RDA axes. Significant values are in bold.

Význam komponentů / Importance of components	RDA1	RDA2	RDA3
Eigenvalue / Eigenvalue	0,435	0,199	0,084
Podíl vysvětlené / Proportion Explained	0,606	0,277	0,117
Kumulativní podíl / Cumulative Proportion	0,606	0,883	1,000
Permutační test pro rda podle omezeného modelu (999 permutací) / Permutation test for rda under reduced model (999 permutations)			
Df	1	1	1
F	8,855	4,054	1,715
Pr (>F)	0,001	0,001	0,025

Příloha 3. Seznam zaznamenaných druhů ptáků s uvedením jejich celkové abundance (Abund.), frekvence, dominance ve společenstvu a abundance na bod. Sloupce SSD, LSD, ELT a NDF značí maloplošné disturbance, velkoplošné disturbance, enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a nedisturbovaný porost. Znak x v polích tabulky pak značí absenci druhu v daném typu biotopu.

Appendix 3. List of recorded bird species with indication of their total abundance (Abund.), frequency, dominance in community and abundance per survey point. The columns SSD, LSD, ELT and NDF indicate small-scale disturbances, large-scale disturbances, enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and non-disturbed forests, respectively. The x in the fields of the table indicates the absence of species in the given habitat type.

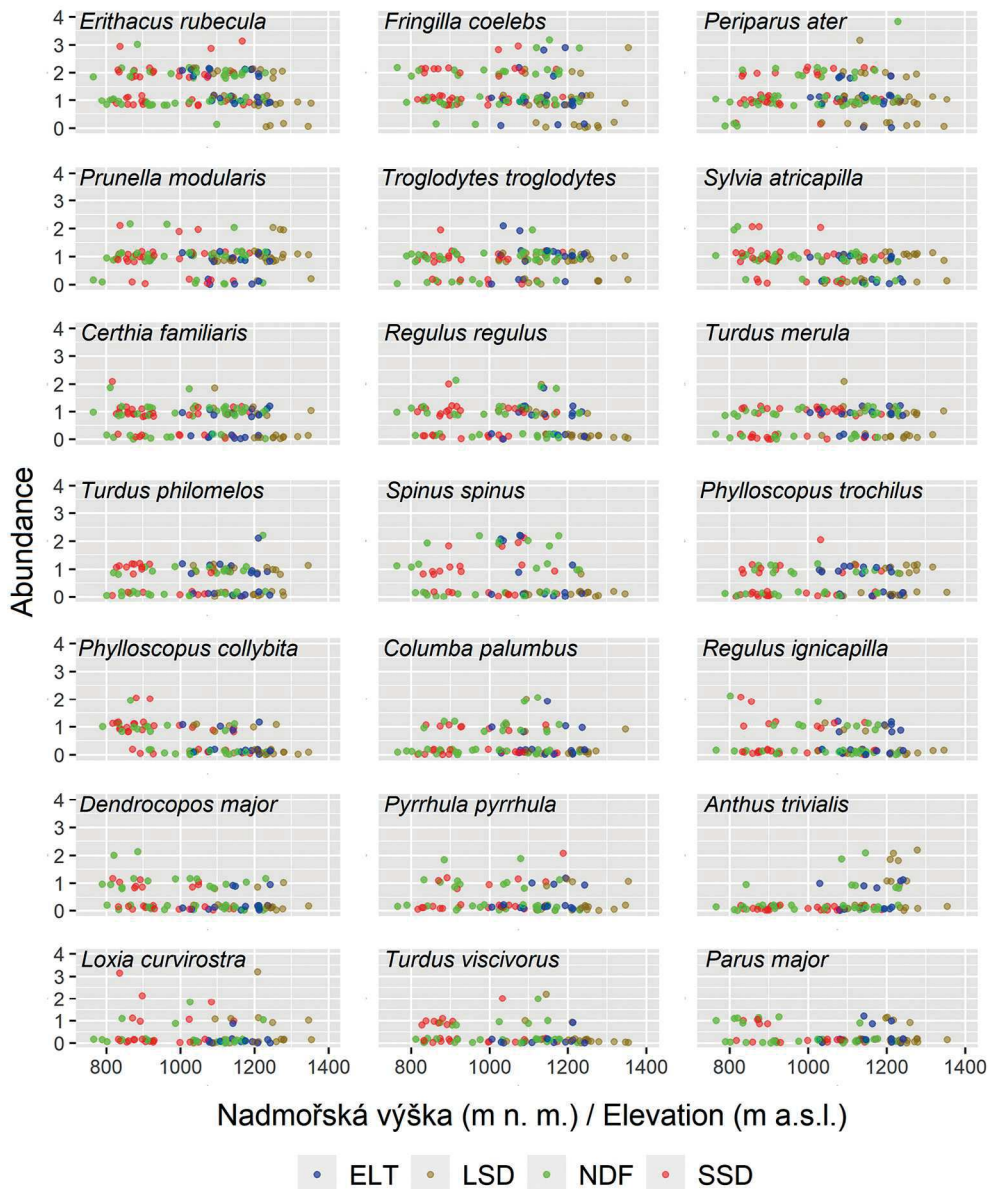
Druh / Species	Zkratka / Abbrev.	Abund.	Frekvence / Frequency (%)	Dominance (%)	Abund. na bod / Abund. per point	SSD	LSD	ELT	NDF
<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Erirub</i>	200	94,3	13,0	1,4				
<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Fricoe</i>	162	81,6	10,5	1,1				
<i>Periparus ater</i>	<i>Perate</i>	156	83,7	10,1	1,1				
<i>Prunella modularis</i>	<i>Prumod</i>	103	66,7	6,7	0,7				
<i>Troglodytes troglodytes</i>	<i>Trotro</i>	85	57,4	5,5	0,6				
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylatr</i>	83	55,3	5,4	0,6				
<i>Certhia familiaris</i>	<i>Cerfam</i>	76	51,1	4,9	0,5				
<i>Regulus regulus</i>	<i>Regreg</i>	63	40,4	4,1	0,4				
<i>Turdus merula</i>	<i>Turmer</i>	63	44,7	4,1	0,4				
<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turphi</i>	52	35,5	3,4	0,4				
<i>Spinus spinus</i>	<i>Spispi</i>	49	24,1	3,2	0,3				
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<i>Phytro</i>	46	31,9	3,0	0,3				
<i>Phylloscopus collybita</i>	<i>Phycol</i>	45	29,8	2,9	0,3				
<i>Regulus ignicapilla</i>	<i>Regign</i>	34	21,3	2,2	0,2				
<i>Columba palumbus</i>	<i>Colpal</i>	34	21,3	2,2	0,2				
<i>Dendrocopos major</i>	<i>Denmaj</i>	33	22,0	2,1	0,2				
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Pyrpyr</i>	31	19,1	2,0	0,2				
<i>Anthus trivialis</i>	<i>Antri</i>	26	14,2	1,7	0,2				
<i>Loxia curvirostra</i>	<i>Loxcur</i>	25	12,8	1,6	0,2				
<i>Turdus viscivorus</i>	<i>Turvis</i>	22	13,5	1,4	0,2			x	
<i>Parus major</i>	<i>Parmaj</i>	20	14,2	1,3	0,1			x	
<i>Sitta europaea</i>	<i>Siteur</i>	18	10,6	1,2	0,1			x	
<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Gargla</i>	16	9,9	1,0	0,1				
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Phopho</i>	14	9,9	0,9	0,1				x
<i>Picoides tridactylus</i>	<i>Pictri</i>	13	9,2	0,8	0,1				
<i>Dryocopus martius</i>	<i>Drymar</i>	12	8,5	0,8	0,1				
<i>Poecile montanus</i>	<i>Poemon</i>	8	4,3	0,5	0,1		x	x	

Příloha 3. Pokračování.
Appendix 3. Continued.

Druh / Species	Zkratka / Abbrev.	Abund.	Frekvence / Frequency (%)	Dominance (%)	Abund. na bod / Abund. per point	SSD	LSD	ELT	NDF
<i>Tetrastes bonasia</i>	<i>Tetbon</i>	8	3,5	0,5	0,1		x	x	
<i>Buteo buteo</i>	<i>Butbut</i>	7	5,0	0,5	0,05			x	
<i>Lophophanes cristatus</i>	<i>Lopcri</i>	6	3,5	0,4	0,04				
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	<i>Physib</i>	6	4,3	0,4	0,04				
<i>Tetrao urogallus</i>	<i>Teturo</i>	6	2,8	0,4	0,04	x		x	x
<i>Turdus torquatus</i>	<i>Turtor</i>	4	2,8	0,3	0,03	x			x
<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turpil</i>	3	2,1	0,2	0,02	x			x
<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Faltin</i>	3	2,1	0,2	0,02		x		
<i>Cuculus canorus</i>	<i>Cuccan</i>	3	2,1	0,2	0,02			x	
<i>Fringilla montifringilla</i>	<i>Frimon</i>	2	1,4	0,1	0,01		x	x	
<i>Muscicapa striata</i>	<i>Musstr</i>	2	1,4	0,1	0,01		x	x	
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	<i>Coccoc</i>	1	0,7	0,1	0,01	x	x	x	
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Nuccar</i>	1	0,7	0,1	0,01		x	x	x
<i>Cyanistes caeruleus</i>	<i>Cyacae</i>	1	0,7	0,1	0,01		x	x	x
<i>Acanthis flammea</i>	<i>Acafla</i>	1	0,7	0,1	0,01	x		x	x

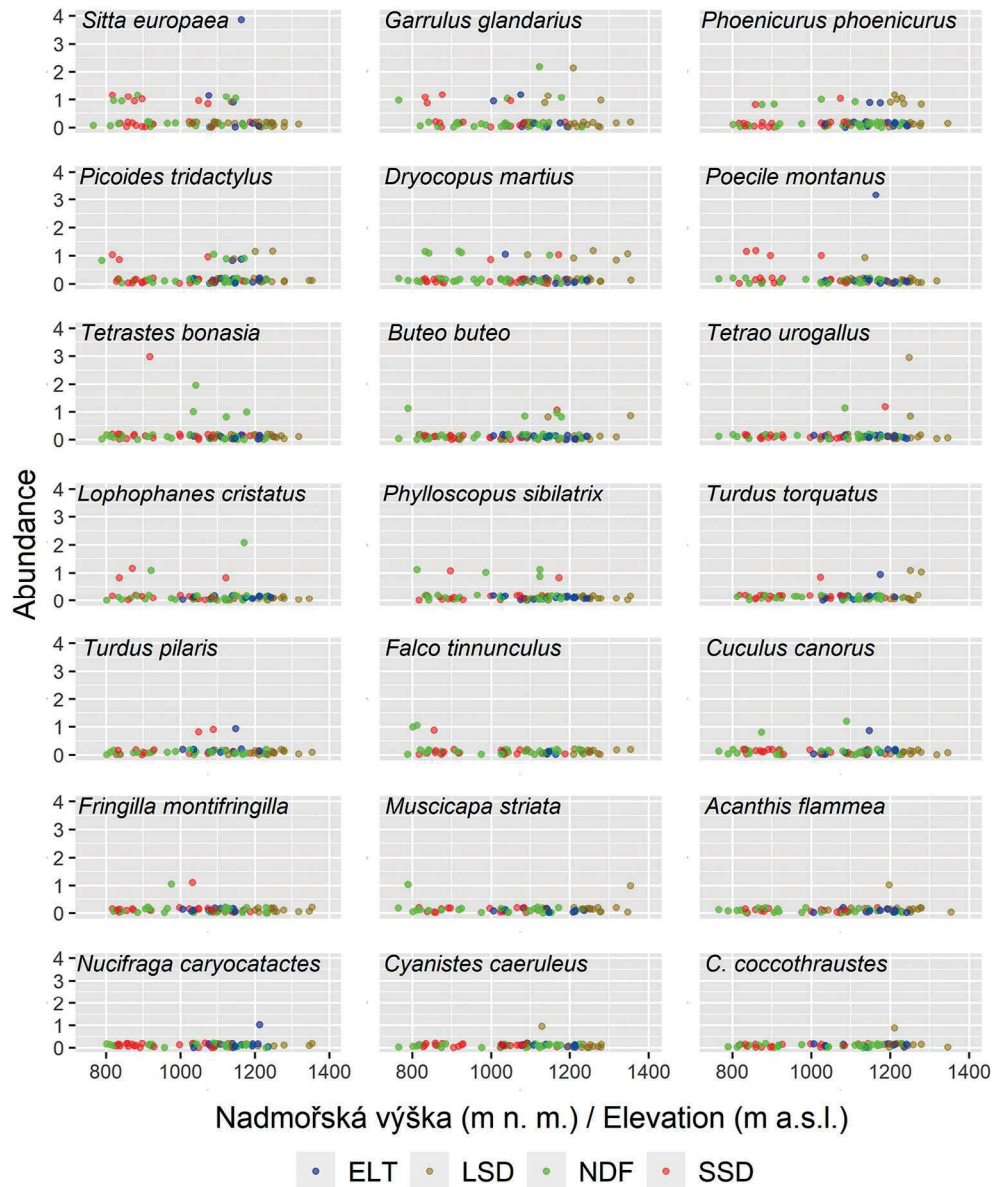
Příloha 4. Trend jednotlivých zaznamenaných druhů ptáků na gradientu nadmořské výšky s barevným rozlišením čtyř kategorií ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost).

Appendix 4. Trend of individual recorded bird species on an elevation gradient with colour differentiation of the four plot categories (SSD = small-scale disturbances; LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests).



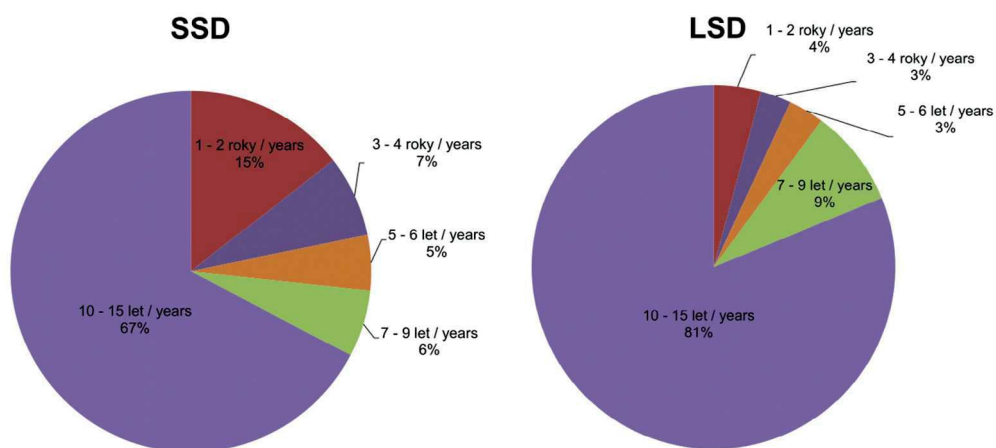
Příloha 5. Trend jednotlivých zaznamenaných druhů ptáků na gradientu nadmořské výšky s barevným rozlišením čtyř kategorií ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost).

Appendix 5. Trend of individual recorded bird species on an elevation gradient with colour differentiation of the four plot categories (SSD = small-scale disturbances: LSD = large-scale disturbances, ELT = enclaves of live trees in large-scale disturbed areas and NDF = non-disturbed forests).



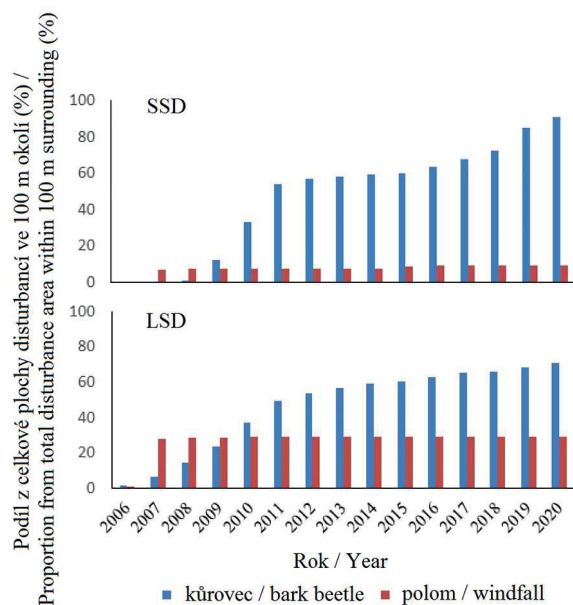
Příloha 6. Porovnání stáří disturbancí mezi maloplošnými (SSD) a velkoplošnými (LSD) disturbancemi. Hodnoceno ze 100 m okolí sčítacích bodů.

Appendix 6. Comparison of disturbance age between small-scale (SSD) and large-scale (LSD) disturbances. Evaluated from the 100 m surroundings of survey points.



Příloha 7. Příklad plochy disturbancí v jednotlivých letech dle typu disturbance v maloplošných (SSD) a velkoplošných (LSD) disturbancích. Hodnoceno ze 100 m okolí sčítacích bodů.

Appendix 7. The increase in the area of disturbances in individual years according to the type of disturbance in small-scale (SSD) and large-scale (LSD) disturbances. Evaluated from the 100 m surroundings of survey points.



5 Diskuze

Cílem této disertační práce je rozšíření poznání o významných strukturních faktorech a jejich kritických hodnotách ve středoevropských hospodářských lesích, kde je dominantní dřevinou smrk ztepilý a rovněž rozšíření poznání o rozdílném významu přirozených disturbancí v závislosti na jejich velikosti a intenzitě. Pro tato zjištění bylo využito jako modelové skupiny ptáků s ohledem na jejich rychlou reakci na změny prostředí a dobré znalosti jejich vlastností. Výsledky jednotlivých studií přinášejí nové poznatky o významu starých listnatých stromů v hospodářských lesích s dominancí smrku ztepilého a jejich minimálním množství pro podporu diverzity ptáků. V těchto porostech byly rovněž nalezeny kritické hranice podílu smrku a věku porostu, při kterých dochází ke změnám ve výskytu některých skupin druhů. Rovněž byla porovnána společenstva ptáků mezi maloplošnými a velkoplošnými disturbancemi horských jehličnatých lesů o různých intenzitách, čímž byly rozšířeny informace o významu těchto přirozených procesů pro biodiverzitu a jednotlivé druhy ptáků.

Ve **studii I** (Kebrle et al., 2021) byl zjištěn pozitivní efekt velkých listnatých stromů nad 70 cm výčetní tloušťky v hospodářských lesích s dominancí smrku ztepilého, a to na počet všech ptáků, včetně druhů klasifikovaných jako biotopoví generalisté a biotopoví specialisté. Rozdělení druhů do dvou kategorií dle míry biotopové specializace bylo převzato z práce Reifa et al. (2010), kde jsou určeny příslušnosti jednotlivých druhů k dané kategorii a zároveň jsou relevantní k území ČR. Hlavním důvodem zvolením tohoto třídění byly pozorované klesající populační trendy lesních specializovaných druhů ptáků v Evropě (Gregory et al., 2007). Při srovnání hospodářských lesů o různé hustotě těchto velkých stromů a bezzásahových rezervací byly zjištěny podobné počty všech druhů ptáků a rovněž generalistů při hustotě 4,9 těchto velkých listnatých stromů na hektar. Z nalezených druhů mají na tyto stromy vazbu především druhy hledající potravu na kmenech stromů, např. šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*), brhlík lesní (*Sitta europaea*) nebo strakapoud velký (*Dendrocopos major*). Kromě velkých stromů byl zjištěn také vliv diverzity druhů dřevin v porostu, kdy generalisté vykazovali pozitivní odezvu na počet druhů dřevin a specialisté naopak negativní.

Staré stromy velkých rozměrů jsou důležité pro řadu organismů, a to nejen v lesním prostředí (Lindenmayer, 2017; Prevedello et al., 2018). Velké staré stromy jsou důležitým biotopem zejména pro hmyz (Koch Widerberg et al., 2018; 2020; Sverdrup-Thygeson et al., 2017), ale také pro méně mobilní organismy, jako jsou

lišejníky, dřevokazné houby a mechorosty (Hofmeister et al., 2015, 2016). Četný výskyt velkých starých stromů je typický pro chráněné lesní rezervace (Paillet et al., 2017). Tím lze vysvětlit vyšší bohatost některých druhů ptáků v lesních rezervacích ve srovnání s hospodářskými lesy (Horák et al., 2019; Lešo et al., 2020). Kromě toho mohou být staré stromy důležité jako hnízdiště pro některé velké druhy ptáků jako např. čápa černého (*Ciconia nigra*) (Zawadzki et al., 2020). Souvislost mezi starými stromy a biodiverzitou je však v hospodářských lesích s dominancí smrku ztepilého méně prozkoumána, ačkoli tvoří významnou část lesních porostů v Evropě.

Význam přítomnosti starých stromů se zvyšuje v případě, kdy se na nich vyskytují například kmenové dutiny nebo jiná specifická mikrostanoviště (Müller et al., 2014; Zapponi et al., 2015). Tato mikrostanoviště (v literatuře nazývaná jako Tree-related microhabitats - TreMs) často vznikají působením klimatu, činností organismů, mechanickými poraněními nebo rozkladem. Může se jednat např. o odumřelé dřevo v korunách, dutiny, trhliny nebo korové kapsy (Bütler et al., 2013; Paillet et al., 2018). Řada druhů je během svého životního cyklu vázána na tato mikrostanoviště, ať už jako na zdroj potravy, úkrytu nebo hnízdní příležitosti (Regnery et al., 2013). Množství mikrostanovišť závisí na věku stromu, kdy se ukázalo, že jejich počet roste s výčetní tloušťkou stromu (Bütler et al., 2021). Navíc od určité hranice výčetní tloušťky (dále jen DBH – diameter at breast height) dochází k výraznému nárůstu počtu mikrostanovišť. Např. od 71,6 cm DBH u buku lesního nebo od 68,4 cm DBH u jedle bělokoré (*Abies alba*) (Larrieu et al., 2012). Na základě těchto zjištění bylo pro účely této studie pro registraci stromu jako „velkého/starého“ zvolena hranice 70 cm DBH, což v případě buku může odrážet věk okolo 160 let (Dobrovolný & Tesař, 2010).

Řada studií zkoumajících význam starých stromů byla zaměřena přímo na listnaté druhy dřevin (Koch Widerberg et al., 2018; Sverdrup-Thygeson et al., 2017). Podobně v naší studii se ukázal být lepším prediktorem počet listnatých stromů nad 70 cm DBH než celkový počet jehličnatých a listnatých stromů nad touto tloušťkovou hranicí. Větší význam listnatých stromů v porovnání s jehličnatými druhy dřevin může spočívat ve výrazně větším množství mikrostanovišť, které se na nich vyskytují (Larrieu et al., 2012). Jako příklad lze uvést studii sledující podíl stromů, na kterých se vyskytují mikrostanoviště, kde bylo zjištěno, že alespoň jedno mikrostanoviště se vyskytuje na 70 % buků, ale pouze na 18 % jedlí (Larrieu a Cabanettes, 2012).

Význam velkých listnatých stromů však nemusí spočívat pouze v přítomnosti mikrostanovišť. Příměs listnatých stromů v jehličnatých monokulturách obecně zvyšuje diverzitu ptáků (Bibby et al., 1989; Felton et al., 2010; Fuller, 2000; Sweeney et al., 2010). Velké listnaté stromy tedy vnášejí do smrkových porostů vyšší dřevinnou heterogenitu a mohou tak mít význam pro biodiverzitu v hospodářských porostech bez ohledu na to, zda se na nich vyskytují mikrostanoviště.

Výskyt velkých stromů v hospodářských smrkových lesích v Evropě je však sporadický. Několik studií ze Švýcarska zjistilo, že hustota stromů nad 70 cm DBH v hospodářských lesích se pohybuje okolo 0,5 až 2 stromy na hektar (Bütler et al., 2011; Rita a Lachat, 2009), zatímco v přirozených lesích střední Evropy a jižní Skandinávie mezi 10 až 20 (Nilsson et al. 2003). Tyto hodnoty odpovídají zjištěným hustotám v rámci naší studie, a to jak v hospodářských porostech, tak rovněž v bezzásahových rezervacích. Pro snížení negativního vlivu lesního hospodaření je doporučováno ponechat v hospodářských lesích 5 až 10 stromů nad 70 cm DBH na hektar (Bütler et al. 2013). Tyto doporučené počty se blíží našim plochám s 3 až 9 listnatými stromy na jeden hektar (4,9 v průměru), což bylo maximální množství těchto stromů agregovaných na plochách o poloměru 100 m, nalezených na celkem 120 km² hospodářských lesů s dominancí smrku (pro účel výběru ploch byla dominance smrku definována jako podíl smrkového porostu z plochy 50 % a více).

Abychom zjistili, jaký počet starých listnatých stromů by byl potřeba pro podporu diverzity ptáků v zájmových hospodářských lesích této studie, rozdělili jsme plochy v hospodářském porostu na kategorie dle počtu starých listnáčů nad 70 cm DBH a porovnali diverzitu ptáků mezi těmito porosty a lesními rezervacemi. Zjistili jsme velmi podobné počty ptačích druhů mezi lesními rezervacemi a plochami v hospodářském lese s průměrně 4,9 listnatými stromy nad 70 cm DBH na hektar. Tato hodnota odpovídá spodní hranici doporučovaných hodnot pro hospodářské lesy a naše studie potvrzuje relevanci těchto doporučení také pro hospodářské porosty s dominancí smrku. Mělo by se však jednat o listnaté dřeviny přirozené skladby (tedy na studovaných plochách nejčastěji buk lesní). Výsledky naší studie rovněž ukazují, že význam velkých stromů je výraznější, pokud se vyskytují agregovaně ve skupinkách než rozptýleně jako jednotlivé stromy, což souhlasí s výsledky jiných autorů (Bütler et al., 2013; Lindenmayer, 2017). Vysoká prostorová agregace velkých listnatých stromů pravděpodobně odráží vysokou diverzitu ptáků v bezzásahových rezervacích (Lešo et al., 2019). Nicméně i jednotlivě se vyskytující

stromy mohou být významné např. jako hnízdní příležitost pro některé primární dutinové druhy s velkými teritorii a měly by být v těchto porostech ponechávány.

Vysoký ekologický potenciál lesních rezervací ve srovnání s hospodářskými lesy ilustrují výsledky řady studií (např. Horák et al., 2019). V lesních rezervacích jsou vyšší počty ohrožených nebo téměř ohrožených druhů ptáků, druhů hnízdících v dutinách, nebo se zde tyto druhy vyskytují výhradně (Felton et al., 2016; Lešo et al., 2020). Rovněž v naší studii jsme našli dle červeného seznamu (Chobot & Němec, 2017) a vyhlášky č. 395/1992 Sb. v platném znění některé v ČR ohrožené nebo téměř ohrožené druhy ptáků výhradně v lesních rezervacích. Mezi tyto druhy patří lejsek malý (*Ficedula parva*) (VU), lejsek šedý (*Muscicapa striata*) (O - dle vyhlášky č. 395/1992 Sb.), lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) (NT), strakapoud bělohřbetý (*Dendrocopos leucotos*) (EN) a v rovněž případě holuba doupuňáka (*Columba oenas*) (VU), byly v lesních rezervacích zaznamenány vyšší počty než v hospodářských lesích. Vzhledem k absenci výskytu těchto ohrožených druhů v hospodářských lesích není patrně současný počet starých listnatých stromů v těchto porostech stále dostatečný a ukazuje se tak velký význam ochrany starých lesů přirozené druhové skladby ve formě bezzásahových rezervací.

Trochu překvapivý výsledek je velmi nízký počet biotopových specialistů v lesních rezervacích. Podobně nízké hodnoty specialistů byly zjištěny i v hospodářském lese bez výskytu listnatých stromů nad 70 cm DBH. Ze zaznamenaných druhů v této studii hnízdilo 54 % zaznamenaných biotopových specialistů v dutinách (18 % v případě biotopových generalistů) a 44 % v korunovém patře (33 % v případě generalistů). Více než 86 % biotopových specialistů hledá potravu v korunovém patře (v případě generalistů 40 % hledá potravu v korunách a 41 % na zemi). Všechny vzorkovací plochy se rovněž nacházely ve vzrostlém lese s uzavřeným korunovým zápojem. Vzhledem k těmto skutečnostem se dá předpokládat, že jak na lesní rezervace, tak na hospodářské lesy bez výskytu starých stromů bylo vázáno jen několik, pro daný biotop specifických druhů specialistů, a při jejich zahrnutí do jedné kategorie tak nebyl nalezen rozdíl v jejich diverzitě. Nicméně i tyto druhy s počtem starých stromů nad 70 cm DBH zvyšují svůj výskyt a staré stromy pro ně mají význam. Dalším možným vysvětlením nízkého výskytu biotopových specialistů v rezervacích je jejich negativní vazba na okraje lesů a fragmentaci. Zájmové lesní rezervace zahrnuté v této studii jsou obvykle malé lesní fragmenty přírodě blízkých listnatých porostů v matici nepůvodních smrkových monokultur. Malá rozloha těchto rezervací proto může limitovat výskyt některých, na tento biotop specializovaných druhů vázaných na lesní interiér. Stále nedostatečná

rozloha těchto bezzásahových porostů může rovněž souviset s klesajícím populačním trendem lesních specializovaných druhů ptáků v Evropě (Gregory et al., 2007). Naopak generalisté mají stabilní nebo mírně rostoucí populační trendy (Gregory et al., 2007). To lze vysvětlit vyšší tolerancí, nebo dokonce přínosem fragmentace lesních porostů (např. formou pasek, lesních cest apod.), která může do jisté míry zvyšovat heterogenitu jinak velmi homogenních lesů (Šálek et al., 2010). Vazbu biotopových generalistů na více heterogenní porosty potvrzuje také v této studii zjištěná pozitivní odpověď na Shannonův index diverzity dřevin. Na druhou stranu negativní vliv Shannonova indexu diverzity dřevin na biotopové specialisty naznačuje, že většina druhů v této kategorii preferuje spíše homogenní porosty s několika málo druhy dřevin. Vazbu specialistů na homogenní jehličnaté porosty může souviset i s jejich nárůstem společně s rostoucím podílem lesních porostů v ČR, který byl pozorován mezi lety 1982 až 2003 (Reif et al., 2007).

Velkým problémem současných hospodářských porostů je absence výskytu stojícího a ležícího mrtvého dřeva silnějších dimenzí. Mrtvé stojící stromy jsou důležité pro druhy ptáků hnízdících v dutinách a ponechávání živých stromů s dutinami by mohlo podpořit tyto druhy. Navíc se z výsledků studií ukazuje, že je životnost dutin vyhloubených primárními dutinovými druhy ptáků v živých stromech delší než životnost dutin v mrtvých stromech, a to v důsledku rychlejšího rozkladu mrtvých stromů (Hardenbol et al., 2019). Podpora živých stromů se specifickými mikrostaništi může přinést dlouhodobější přínosy pro dutinové druhy. Tyto stromy však nemohou plně nahradit mrtvé stromy, které jsou pro některé skupiny druhů nenahraditelné, jako jsou např. primárních dutinové druhy (Remm et al., 2006). Nicméně živé stromy, na kterých se vyskytují silné suché větve, nebo jsou z různých velkých částí proschlé, odumírající apod., mohou být významné právě zvláště v hospodářských porostech, kde mohou alespoň částečně nahradit absenci mrtvých stromů.

Ačkoli věk porostu je významným faktorem (Moning a Müller, 2009, 2008) v naší studii se jako významný neukázal. Pro udržení diverzity dutinových druhů ptáků je potřeba v případě středoevropských smíšených horských lesů dosažení věku více než 200 až 220 let (Moning a Müller, 2008). Průměrný věk hospodářských porostů na vzorkovacích plochách naší studie však činil průměrně pouze cca 79 let. Ve většině případů se tedy ani neblížil kritickým hodnotám uváděným ostatními autory a pravděpodobně proto nebyl v naší studii významný. Na druhou stranu pozitivní vliv starých stromů byl signifikantní pro všechna sledovaná ptačí společenstva a věk těchto stromů mohl dosahovat více než 160 let (Dobrovolný a Tesař, 2010). Výskyt

těchto starých struktur však nebyl proměnnou věku porostu zohledněn. Věk lesního porostu, který byl použit do analýzy, odráží rok výsadby porostní skupiny a věk těchto starých stromů ponechaných v porostu jako výstavky jím není zohledněn.

Ve **studii II** (Kebrle et al. 2023) jsme se proto pokusili dále prohloubit poznání o převážně smrkových hospodářských lesích a nalézt významné strukturní faktory, které mají význam pro diverzitu ptáků a zjistit jejich prahové hodnoty, jejichž dosažením by bylo možné docílit zlepšení biodiverzity v těchto porostech. I zde byly zahrnuty staré stromy nad 70 cm DBH jako jedna z vysvětlujících proměnných, avšak na rozdíl od předchozí studie, byly k dispozici rovněž podrobné údaje o struktuře porostu, včetně údajů o výskytu jednotlivých typů mikrostanovišť, a to na stromech od 5 cm výčetní tloušťky. Zároveň byl využit jako údaj o věku porostu věk nejstarší etáže, který lépe vystihuje přítomnost starých lesních struktur na ploše než průměrný věk. V této studii byly plochy rozšířeny také na listnaté porosty, které se v rámci zájmových studijních oblastí (celkem 20) vyskytovaly. Nicméně ve všech těchto oblastech (každá o rozloze 600 ha) stále tvořily největší podíl hospodářské porosty s dominancí smrku ztepilého. Zároveň byla v této studii pro monitoring ptáků zvolena metoda pasivního akustického monitoringu. Tato metoda spočívá v umístění záznamníku zvuku na studovanou plochu a jeho automatickou aktivaci ve zvoleném časové rozmezí a nahrávání po libovolnou dobu. Díky delšímu intervalu nahrávání, absenci rušení ptáků a možnosti nahrávání i během nočních hodin je tak touto metodou možné relativně snadno získat údaje o širším spektru druhů než klasickými prezenčními metodami (např. bodovou metodou). Díky možnosti nahrávání více ploch ve stejný čas jsou pak výsledná data navíc vhodnější pro vzájemné porovnávání různých ploch. Její limitací je pouze nemožnost záznamu hlasově se neprojevuujících druhů, které by v případě prezenční metody mohly být zaznamenány vizuálně a rovněž velmi vzdálených druhů. Avšak v lesním prostředí je vizuální záznam druhů omezen i v případě běžných prezenčních metod a běžně se omezuje pro reprezentativní vzorek všech druhů vzdálenost pro jejich registraci na 25 či 50 metrů (Bibby et al., 2000), čímž se nevýhody této metody v lesním prostředí snižují. To potvrzuje porovnání metod v lesním prostředí, kdy byly zjištěny podobné výsledky (Kuřaga & Budka, 2019), zvláště pak v případě omezené vzdálenosti pro registraci druhů na 50 m (Kuřaga & Budka, 2019; Sedláček et al., 2015). Díky této metodě jsme mohli získat kvalitní data o výskytu druhů pro následnou analýzu beta diverzity ptáků. Inovativnost této studie tkví v oddělené analýze jednotlivých prvků beta diverzity, a to obratu druhů (species turnover) a vnořenosti druhů (species nestedness), čímž se odlišuje od předchozích studií

založených pouze na prostém porovnání alfa a beta diverzity. Zatímco obrat druhů zachycuje změny složení společenstva v důsledku výměny druhů, vnořenost společenstva představuje míru, do jaké druhově chudší společenstva tvoří podskupiny bohatších společenstev (extinkčně-kolonizační dynamika) (Si et al., 2016; Baselga, 2010). Obě tyto složky diverzity mohou mít protichůdný trend a mohou pomoci lépe pochopit příčiny prostorové variability druhů (Soininen et al., 2017).

Z výsledků studie vyplývá, že s rostoucí nepodobností podílu výčetní základny jehličnatých stromů, věku porostu a rovněž nadmořské výšky roste nepodobnost celkové beta diverzity a rovněž obratu druhů, zatímco pro vnořenost jsme zjistili vztah pouze s nepodobnostmi s nadmořskou výškou. Obrat druhů tvoří většinový podíl z celkové beta diverzity, což odráží podobné výsledky s celkovou beta diverzitou. Obrat druhů jako většinovou část celkové beta diverzity zjistili pro ptačí společenstva také další studie (např. Si et al., 2015), přičemž bývá tento jev běžný u studií lokálních společenstev (Soininen et al., 2017). V případě vnořenosti druhů se významný vliv ukazuje spíše v případě rozsáhlých studií zaměřených na velká společenstva (Baselga, 2010). Obrat druhů vlivem změn podílu jehličnatých a listnatých druhů dřevin v porostu lze částečně vysvětlit specializací některých druhů ptáků na čistě jehličnaté nebo listnaté lesy. V souladu s tímto tvrzením jsme identifikovali některé ze zaznamenaných druhů jako druhy striktně vázané na porosty s méně jak 40% podílem výčetní plochy jehličnanů. Jednalo se především o primární a sekundární dutinové druhy a druhy hnízdící v polodutinách, které se často vyskytují ve starých lesních porostech s přítomností stojících mrtvých stromů. Konkrétně se jednalo o žlunu šedou (*Picus canus*), strakapouda prostředního (*Dendrocoptes medius*), špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), lejska malého (*Ficedula parva*) a strakapouda malého (*Dryobates minor*). Tyto druhy jsme v naší studii zahrnuli do skupiny „Specialistů starých porostů“. Silná vazba těchto druhů na staré listnaté porosty je podpořena skutečností, že žádný z těchto druhů nebyl zaznamenán v čistých jehličnatých porostech bez přítomnosti starých listnatých stromů nad 70 cm DBH. Absenci těchto druhů v jehličnatých monokulturách potvrzují také další autoři (Felton et al., 2016; Lešo et al., 2020). Naopak mezi druhy, u kterých jsme našli vazbu na porosty vysokým podílem výčetní plochy jehličnanů a relativně nízkým věkem (okolo 90 let), patří ořešník kropenatý (*Nucifraga caryocatactes*), nebo sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*). U těchto druhů je vazba na jehličnany známa (Storchová & Hořák, 2018).

Nadmořská výška ovlivňuje jak celkovou beta diverzitu, tak obě její části, obrat druhů a vnořenost druhů. Vztah mezi obratem druhů a gradientem nadmořské výšky potvrdila řada studií (García-Navas et al., 2020; Jankowski et al., 2013). Obrat druhů na gradientu nadmořské výšky může být vysvětlen nahrazením některých druhů s optimem v nižších nadmořských výškách velmi podobnými druhy ve vyšších polohách (Flousek et al., 2015). To může souviset se změnou druhového složení lesních porostů. Například strakapoud prostřední (*Dendrocoptes medius*) obývá listnaté lesy v nižších nadmořských výškách, zatímco ve smíšených horských lesích je nahrazován strakapoudem bělohřbetým (*Dendrocopos leucotos*) nebo datlíkem tříprstým (*Picooides tridactylus*) ve smíšených horských a jehličnatých lesích (Kloubec et al., 2015). Podobně šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*) obývá smíšené a listnaté lesy v nižších polohách, zatímco šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) je vázán na horské bučiny a jehličnaté lesy (Keller et al., 2020). Nicméně v porovnání s podílem výčetní plochy jehličnanů a věkem porostu, vztah beta diverzity (a jejích součástí) a nadmořské výšky má nižší ekologickou hodnotu. To může být vysvětleno mimo jiné i tím, že v naší studii se jehličnany vyskytují napříč celým výškovým gradientem, což může poskytovat vhodné prostředí pro druhy vázané na jehličnany i v nižších nadmořských výškách. Toto je patrně rovněž důvod, proč nebyl v naší studii zjištěn vliv nadmořské výšky u druhů vázaných na jehličnany.

V této studii byl dále zjištěn jako významný faktor věk porostu, ačkoli ve studii I se jako významný neprojevil. Jednou z příčin je především užití věku nejstaršího porostu (etáže), namísto průměrného věku všech porostních skupin, který lépe (ačkoli ne ve všech případech) vystihuje přítomnost zbytků starých porostů ve formě ojedinělých skupin velkých stromů nad 70 cm DBH a rovněž rozšíření věkového rozpětí porostů díky plochám ve starších porostech a zahrnutí lesních rezervací do analýzy (ve studii I nebyly v analýze zahrnuty z důvodu, že se nejedná o převážně smrkové hospodářské porosty). Řada studií potvrdila, že věk lesních porostů je důležitým faktorem pro mnoho taxonomických skupin, včetně ptáků (Moning a Müller, 2009). V České republice je v posledních dekádách patrné zestárnutí hospodářských lesů, kdy se zvyšuje podíl porostů starších 120 let pravděpodobně v důsledku odkládání obnovy hospodářsky neatraktivních a hůře přístupných či méně kvalitních porostů (Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022). Kromě věkového složení porostů dochází rovněž k mírným změnám v jejich druhovém složení, kdy dochází k nárůstu porostů s přírodě blízkým

druhovým složením. Rovněž dlouhodobý monitoring ptáků odhalil pravděpodobně s tím spojený pomalý nárůst druhů ptáků listnatých porostů (Reif et al., 2022).

Pro účel zjištění významu věku a složení porostů pro vzácné druhy ptáků byly zjištěné druhy klasifikovány na základě jejich frekvence výskytu na úrovni studie (jako druhy vyskytující se na méně než 30 % ploch) a na národní úrovni (druhy vyskytující se na méně než 60 % mapovaných čtverců dle Atlasu hnízdního rozšíření ptáků v ČR – Šťastný et al., 2021). Z našich výsledků vyplývá hranice pozitivního vlivu věku porostu na „Specialisty starých porostů“ a vzácné druhy (na úrovni studie i národní úrovni) na 125 letech. Věk porostu však dle našich zjištění pozitivně ovlivňuje rovněž vysoce frekventované druhy [definované jako druhy vyskytující se na více než 95 % mapovaných čtverců dle Atlasu hnízdního rozšíření ptáků v ČR (Šťastný et al., 2021)] a pozorovaný nárůst podílu porostů nad 120 let v ČR může mít pozitivní efekt na vzácné a rovněž běžné lesní druhy ptáků.

Očekávali jsme negativní vliv vysokého podílu jehličnanů na vzácné druhy na národní úrovni, který však nebyl studií prokázán. To může být vysvětleno odlišnými biotopovými preferencemi jednotlivých druhů v rámci této skupiny a rovněž jejich vzácnost nemusí být spojena s přeměnou druhového složení porostů. To potvrzuje analýza druhů klasifikovaných dle jejich vazby na jehličnaté a listnaté porosty, která ukázala výrazný a protichůdný vliv podílu výčetní plochy jehličnanů na obě skupiny.

Abychom zobrazili efekt zvyšujícího se podílu výčetní plochy jehličnanů a věku porostu na ptáky, seřadili jsme vzorkovací plochy vzestupně dle těchto dvou faktorů a promítli do grafu společně s akumulovaným počtem druhů. Výskyt nových druhů na gradientu věku porostu se podobal trendu lineárnímu. V případě „Specialisté starých porostů“ jsme zjistili jejich vazbu na starší porosty, kdy se tyto druhy vyskytovali pouze na plochách s porosty starší než 90 let (přičemž rozpětí věků porostů v naší studii se pohybovalo od 50 do 280 let). Tento věk odpovídá kritické hranici pro diverzitu ptáků v buko-dubových porostech v zóně mezi 420 až 520 m n. m. (Moning & Müller, 2009). Toto výškové rozpětí odpovídá dolní polovině výškového rozpětí v naší studii. Vzhledem k tomu, že tři čtvrtiny lesů v Evropě zatím nedosáhly stádia zralosti (FOREST EUROPE, 2020) a jsou typicky mladší než 90 let (FOREST EUROPE, 2011), zestárnutí těchto porostů může být prospěšné především pro specializované druhy starých porostů a rovněž pro druhy vzácné.

V případě gradientu podílu výčetní plochy jehličnanů je výskyt nových druhů především na začátku tohoto gradientu (tedy kde se jedná o převážně listnaté

porosty) a zastavuje se po dosažení hodnoty 62 %. Tato hranice byla nalezena také pro vzácné druhy (na národní úrovni) a výrazně nižší pro druhy vázané na staré porosty (cca 2,5 %). Hodnota 62 % podílu výčetní plochy v našem případě odpovídá výčetní ploše stromů 26 m²/ha a 2,5 % pak odpovídá výčetní ploše 1 m²/ha. Vyšší podíl jehličnanů je navíc často spojen s vyšší hustotou stromů (Augustynczyk et al., 2019) a tedy i vyšší výčetní plochou. Charakter jehličnatých porostů se tedy často liší i tímto faktorem, který může některé druhy ovlivňovat. Nicméně z jiných studií se zdá, že efekt výčetní plochy na ptáky se liší dle typu porostu. Např. v listnatých lesích má nárůst výčetní plochy pozitivní vliv na ptačí společenstvo (Piechnik et al., 2022), zatímco v jehličnatých negativní (Czeszczewik et al., 2015).

Ačkoli řada studií udává přítomnost mikrostanovišť (tree-related microhabitats) jako dobrý ukazatel kvality porostů a jejich diverzitu doporučují jako vhodnou vysvětlující proměnnou pro hodnocení biodiverzity (Regnery et al. 2013, Paillet et al. 2018), v naší studii nebyla tato proměnná vybrána do finálních modelů. Jedním z důvodů je silná vazba těchto mikrostanovišť na listnaté druhy stromů (Larrieu et al., 2012; Paillet et al., 2019; Vuidot et al., 2011) a zároveň na stáří vyjádřené výčetní tloušťkou stromu (Larrieu et al., 2014). Tyto studie, které zjistily význam mikrostanovišť, byly situovány nejčastěji do listnatých porostů či přírodě blízkých porostů v lesních rezervacích. Avšak v naší studii byly zájmovými porosty převážně jehličnaté porosty o věku nejčastěji kolem 78 let, které jsou na výskyt mikrostanovišť velmi chudé a jejich význam zde nebyl patrný. Jejich přítomnost byla vázána téměř výhradně na staré listnaté stromy, které se nacházejí ojediněle v těchto porostech a hojněji v lesních rezervacích. Patrně z tohoto důvodu v naší studii nebyla tato proměnná lepším ukazatelem druhové bohatosti ptáků než výčetní základna živých stromů, či jiné podobné strukturní elementy, které v jiných pracích zabývajících se mikrostanovišti, byly obvykle v porovnání s touto proměnnou méně významné (Regnery et al. 2013, Paillet et al. 2018). Nicméně vyšší výskyt dutinových a ohrožených druhů v lesních rezervacích bude pravděpodobně odrážet alespoň částečně i přítomnost mikrostanovišť, kterými tyto druhy mohou být pozitivně ovlivněny (Paillet et al. 2018). Využití mikrostanovišť jako vysvětlující proměnné v hospodářských převážně jehličnatých lesích o věku nižším než 120 let tedy s ohledem na tato zjištění nemusí být použitelným ukazatelem biodiverzity.

Staré bezzásahové porosty o přirozené skladbě dřevin jsou klíčové pro řadu druhů specializovaných na tyto porosty a rovněž druhy uvedených na červených seznamech (Felton et al., 2016; Lešo et al., 2020). Avšak konkrétně v ČR se celkový podíl plochy člověkem neovlivněných porostů pohybuje okolo 2,2 % (CENIA, 2021).

Vznik hodnot, které jsou typické pro staré porosty (mrtvé dřevo, heterogenita porostu), je dlouhodobý proces trvající až stovky let. V našem případě byl věk porostů v lesních rezervacích mezi 148 až 280 lety (průměr 204 let), avšak stále byly v těchto porostech patrné historické lesnické zásahy. Ty se projevovaly v podobě absence výskytu mladších (slabších) stromů a stále se jednalo o jednoduchý jednovrstevný porost, ačkoli s vyšší heterogenitou v podobě menších porostních mezer po odumřelých stromech a v nich rostoucí obnovou.

Hlavním cílem **Studie III** (Kebrle et al., 2022) bylo přímé srovnání efektu velkoplošných a maloplošných větrných a následných kůrovcových disturbancí vyskytujících se ve stejném čase i oblasti. Ačkoli existuje řada studií sledujících vliv obou typů disturbancí, bývají jednotlivé typy disturbancí studovány individuálně a jejich přímé srovnání chybí. Kromě velikosti disturbance byla sledována rovněž její intenzita, v této práci definována přítomností enkláv zbytků živých porostů v matici jinak disturbovaných porostů. Práce zároveň našla důležité strukturní charakteristiky disturbovaných porostů, které se ukázaly být významné pro některé skupiny druhů ptáků. Pochopení odlišného efektu různě velkých a intenzivních disturbancí na biodiverzitu je však důležité pro možnost plánování budoucího managementu a využívání jejich biologického dědictví pro podporu biodiverzity v lesních porostech, které budou těmito disturbancemi pravděpodobně ovlivňovány intenzivněji v důsledku klimatické změny.

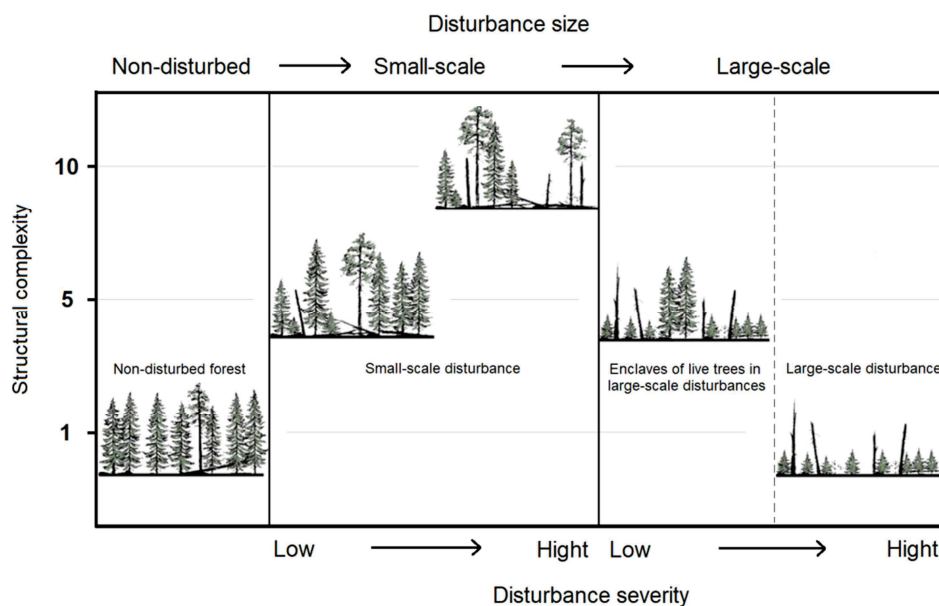
V této studii byly druhy klasifikovány dle biotopové specializace obdobně jako ve studii I (Kebrle et al., 2021) a rovněž dle hnízdních guild na druhy hnízdicí v korunovém patře, dutinové druhy, druhy hnízdicí na zemi nebo keřovém patře. Poslední dvě skupiny byly spojeny do jedné kategorie s ohledem na nízký počet druhů. Dále byly identifikovány a klasifikovány do samostatné skupiny druhy zapsané v Červeném seznamu ČR (Chobot & Němec, 2017). Pro identifikaci, zda jsou disturbance významné pro vzácně se vyskytující druhy, bylo opět využito národního velkoplošného čtvercového mapování ptáků v ČR během let 2014 až 2017 (Šťastný et al. 2021). V tomto případě byl namísto prosté klasifikace druhů do skupin dle frekvence obsazenosti čtverců vypočítán pro každý druh podíl obsazených čtverců a následně součtem těchto podílů všech druhů vyskytujících se na ploše spočten výsledný index vzácnosti (např. Šálek, 2012). Překvapivě tento index neukázal žádné průkazné výsledky. Možné důvody jsou diskutovány dále v textu.

Pro pochopení odlišností biologického dědictví vytvořeným jednotlivými typy disturbancí jsme provedli srovnání sledovaných strukturních charakteristik pomocí analýzy hlavních komponent (Principal Component Analysis, PCA). Oba typy disturbancí korespondují s vysokými hodnotami celkové plochy disturbovaného porostu, avšak velkoplošné disturbance korespondují více s vysokými hodnotami porostů poškozených větrem (polomů). V porovnání s maloplošnými disturbancemi jsou zde plochy polomů 3x vyšší. Odlišný typ disturbance (polomy vs. kůrovec) může ovlivnit také další strukturní charakteristiky. V našem případě jsme v maloplošných disturbancích zjistili vyšší pokryvnost zmlazení. To v případě disturbancí kůrovcem zůstává nepoškozeno, kdežto v případě polomů dochází k jeho poškození pádem stromů (De Grandpré & Bergeron, 1997). Naopak s maloplošnými disturbancemi korespondují vysoké hodnoty strukturní komplexity, což zjistili také Meigs et al. (2017). V případě velkoplošných disturbancí jsou hodnoty strukturní komplexity nízké, podobně jako v nedisturbovaných lesích, jelikož se v obou případech jedná sice o odlišné, avšak strukturně homogenní biotopy (viz obr. 8).

Ze strukturních charakteristik se ukázala být pro ptáky velmi důležitá strukturní komplexita (složitost) porostu, která byla definována jako počet různých strukturních elementů na ploše (viz obrázek 7). Vertikální a horizontální komplexita (někdy nazývána také jako strukturní heterogenita) je hlavním faktorem ovlivňujícím biodiverzitu v lesním prostředí (Carrasco et al., 2019; Ghadiri Khanaposhtani et al., 2012; Heidrich et al., 2020; MacArthur & MacArthur, 1961; Tews et al., 2004). Obecně označuje nárůst různých mikrostanovišť, se kterými narůstá i počet druhů (Tews et al., 2004). V naší studii jsme klasifikovali strukturní komplexitu na velmi hrubé škále hodnotící přítomnost jednotlivých stanovištních struktur vytvořených disturbancemi, jako např. mrtvé stojící stromy, ležící mrtvé dřevo, vývraty, zmlazení, nebo obnažená zem. Všechny tyto elementy mohou přinést nové hnízdní a potravní příležitosti nebo úkryt před predátory.

Dále se ukázala jako významný faktor hustota živých stromů a pokryvnost podrostu. Hustota živých stromů měla protichůdný efekt na různé skupiny druhů (konkrétně na druhy hnízdící v korunovém patře a druhy hnízdící na zemi nebo v keřovém patru). V našem případě byly hustoty a stáří porostů ve většině případů podobné napříč různými typy ploch a zároveň se eliminoval výběr ploch ve výrazně řídkých porostech či oblastech bezlesí (např. v okolí vodních toků). Odlišnosti v hustotě stromů, a tedy i jejich efekt na ptačí společenstva, jsou způsobeny především disturbancemi lesních porostů.

V případě celkové abundance a abundance biotopových specialistů jsme zjistili pozitivní reakci na strukturní komplexitu a zároveň i na hustotu živých stromů. Pro tyto druhy se tedy zdají být významné strukturní elementy produkované disturbancemi se zachováním živých stromů v okolí. Zajímavým výsledkem je vztah druhové bohatosti biotopových generalistů a strukturní komplexity, kde je patrný unimodální trend s nejvyšším počtem druhů na plochách se střední strukturní složitostí. Nejvyšším stupněm strukturní komplexity byly hodnoceny především maloplošné disturbance, které obvykle vytvářejí mozaiku různých mikrostanovišť (Przepióra et al., 2020). Byl tedy očekáván spíše lineární nárůst počtu druhů s rostoucí strukturní složitostí. Tento výsledek však může být mírně ovlivněn i velikostí maloplošných disturbancecí, kdy plochy s nejvyšší mírou komplexity byly často spíše menšími maloplošnými disturbancecemi (mezerami) a vzhledem ke své malé velikosti nemohly hostit tak vysoký počet druhů (byla naplněna únosná kapacita prostředí) nebo byl počet druhů omezen v důsledku konkurenčního tlaku mezi druhy. V případě vztahu abundance generalistů a strukturní komplexity však tento trend není tolik patrný a tuto teorii nepotvrzuje.



Obrázek 7: Schematické znázornění klasifikace strukturní komplexity lesních porostů (stupnice od 1 do 10, kde 1 znamená velmi nízkou komplexitu = homogenní stanoviště s nízkým počtem strukturních elementů a 10 znamená velmi vysokou komplexitu = přítomnost živých i mrtvých stojících stromů, pahýlů, ležícího mrtvého dřeva a podrostu) a stupnice intenzity disturbance s odpovídajícími třídami disturbancí klasifikovaných ve studii III (1. nepoškozený les, 2. maloplošná disturbance, 3. enklávy živých stromů ve velkoplošných disturbancích a 4. velkoplošné disturbance). Schéma bylo převzato z práce Kuuluvainen (2016) a upraveno.

Primárním cílem této studie však bylo provést časově a geograficky relevantní porovnání disturbancí o různé velikosti. Mezi velkoplošnými a maloplošnými disturbancemi jsme ze všech testovaných skupin druhů ptáků našli průkazný rozdíl pouze v případě celkové abundance, abundance biotopových generalistů a abundance druhů hnízdících na zemi či v keřovém patře. Generalisté v této studii byli častěji vysoce abundantní a frekventované druhy a tvořili tedy většinový podíl z celkové abundance společenstva. Zároveň byly druhy s nejvyššími počty jedinců klasifikované jako generalisté z velké části hnízdící na zemi či keřovém patře. To může být vysvětlení podobného trendu u těchto tří skupin.

S výjimkou dutinových druhů, všechny sledované skupiny druhů měly (nesignifikantně) v porovnání s velkoplošnými disturbancemi lehce vyšší početnosti v maloplošných disturbancích, a to i v případě, že byl obecný efekt obou typů disturbance negativní (týká se druhů hnízdících v korunovém patře a biotopových specialistů). Dá se tedy usoudit, že maloplošné disturbance mají silnější pozitivní nebo mírnější negativní efekt. Neprůkaznost těchto rozdílů mohla být způsobena i relativně velkou plochou maloplošných disturbancí a vzdáleností vzorkovací plochy

k nejbližšímu živému porostu (především v případě druhů korunového patra či specialistů). V této studii byly disturbance klasifikovány na krajinném měřítku a mezi maloplošné mohly být zařazeny i relativně velké disturbance, pokud bylo dodrženo pravidlo, že matrice oblasti je tvořena živým nepoškozeným porostem. V případě druhů hnízdících na zemi, či v keřovém patře mohl být rozdíl spojen s nižším zápojem zmlazení ve velkoplošných disturbancích, který může odrážet výskyt těchto disturbancí ve vyšších polohách (viz dále).

Obecně tato studie zjistila pozitivní vliv disturbancí na druhovou bohatost a abundanci celého ptačího společenstva, a rovněž druhů hnízdících na zemi nebo v keřovém patře, a zejména biotopových generalistů. Biotopoví generalisté dokáží využít širší škálu různých stanovišť a jsou tedy typicky vázáni na heterogenní biotopy (Devictor et al., 2008b; Richmond et al., 2005). Maloplošné disturbance mohou vnést do lesního porostu nové strukturní prvky a zvýšit tak heterogenitu porostu. Stejně nízké abundance mezi velkoplošnými disturbancemi, enklávami živých stromů ve velkoplošných disturbancích a nedisturbovanými porosty však naznačují, že ačkoli velkoplošné disturbance hostí vyšší počet biotopových generalistů, nejsou zde generalisté abundantnější než v nedisturbovaných lesích. Pozitivní vliv malých porostních mezer na celkovou bohatost ptáků zjistili také Gharehaghaji et al. (2012) u druhů hnízdících na zemi Fuller (2000) a u druhů hnízdících v dutinách Przepióra et al. (2020). Nárůst početností druhů hnízdících na zemi či v keřovém patře bývá spojen rozvolněním korunového zápoje hlavního stromového patra po disturbance a s tím spojeným růstem zmlazení (Burriss & Haney, 2005; Peterson et al., 2013; Scherzinger, 2006).

Počty ptáků hnízdících v dutinách se však v naší studii mezi čtyřmi typy disturbancí nelišily, což zjistila rovněž studie provedená v Bavorském lese (Thorn et al., 2016b). Možné vysvětlení by mohlo souviset s rozsáhlým teritoriem některých druhů hnízdících v dutinách (např. datlíka tříprstého nebo strakapouda velkého), které může zahrnovat okolní porosty s již dostatečným výskytem mrtvých stromů, a tedy i hnízdnic a potravních příležitostí. Druhým možným vysvětlením je delší doba od disturbanční události v zájmových porostech (více než 10 let po disturbance), které jsou nyní v pokročilém stádiu sukcese, kdy již došlo v některých případech k úplnému rozpadu odumřelých stromů (v současnosti stojí pouze zlomené kmeny stromů). Stádium rozkladu mrtvých stromů však může hrát významnou roli. Například datlík tříprstý profituje především ze stromů čerstvě napadených kůrovcem, jelikož mu poskytují zdroj potravy. Jeho početnost se však opět snižuje po vyschnutí stromů (Scherzinger, 2006; Zielewska-Büttner et al., 2018). Dalším

faktem je, že dutinové druhy ptáků mohou využívat k hnízdění mrtvé stromy pouze pokud stojí vzpřímeně (Augustynczyk et al., 2019; Mollet et al., 2013) a stromy v pokročilejší fázi rozpadu (po zlomení kmene) již nejsou k hnízdění využívány. Pozoruhodné je, že dutinové druhy ptáků v naší studii vykazují pozitivní vazbu se strukturní komplexitou, ačkoli se počty těchto druhů ve čtyřech třídách disturbancecí nelišily. Vysvětlením může být, že i tyto druhy ovlivňují disturbance, a to i ty velmi malé, které zvýšily heterogenitu porostu i v nedisturbovaných lesních porostech.

Naopak negativní vliv velkoplošných disturbancecí na druhovou bohatost a početnost byl zjištěn u druhů hnízdících v korunách stromů a biotopových specialistů. Podle očekávání byli ptáci hnízdící v korunách stromů (a také specialisté) spojeni s vyšší hustotou živých stromů. To odráželo velmi silnou vazbu (specializaci) těchto druhů na živé stromové patro (Benedetti et al., 2022). Pozorovaný pokles ptáků hnízdících v korunách stromů ve velkoplošných disturbancecích koresponduje se zjištěními jiných autorů (Scherzinger, 2006; Thorn et al., 2016b). Právě změna charakteru porostu o velké rozloze po velkoplošné a intenzivní disturbanceci (s kompletním poškozením živých porostů) je příčinou přeměny složení ptačího společenstva z typicky lesního na společenstvo druhů otevřených stanovišť a keřových porostů (Scherzinger, 2006; Zmihorski, 2012).

Na druhou stranu se ve většině studií ukázalo, že maloplošné disturbance v jinak nepoškozených lesích s uzavřeným korunovým zápojem mají na ptáky hnízdící v korunách pozitivní vliv (Fuller, 2000; Gharehaghaji et al., 2012; Lewandowski et al., 2021; Przepióra et al., 2020). V našem případě může být negativní vliv na druhy hnízdící v korunách stromů způsoben relativně velkou velikostí i maloplošných disturbancecí, což vyplývá z jejich definice jako disturbovaných ploch v matici nepoškozeného lesa bez omezení jejich rozlohy. V případě enkláv živých stromů ve velkoplošných disturbancecích jsme předpokládali, že tyto porosty budou osídleny druhy vázanými na okolní disturbované lesy a obohaceny o druhy živých porostů. To naznačovaly rovněž výsledky jiných studií (Kameniar et al., 2021). Bohatství a početnost mezi enklávami živých stromů a nepoškozenými porosty však byly u většiny druhů, včetně druhů hnízdících v korunách stromů, dosti podobné. To naznačuje, že tyto zbytky živých lesů na velkých plochách disturbovaných porostů jsou pro druhy ptáků preferujících uzavřené živé lesní porosty stále dostatečné, pravděpodobně díky jejich relativně velké rozloze (minimální rozloha těchto porostů byla definována jako okolí 50 m kolem středu plochy, což byla hranice pro registraci druhů). Navíc charakter těchto enkláv je podobný nedisturbovaným porostům (nízké množství podrostu, vysoká hustota živých stromů) a pravděpodobně proto nejsou

tyto plochy preferované druhy otevřených stanovišť a keřového patra. To dokládají i naše výsledky, kdy výskyt druhů hnízdících na zemi a v keřovém patře byl nejnižší v nedisturbovaných porostech a enklávách živých stromů ve velkoplošných disturbancích, kdežto v případě druhů hnízdících v korunách stromů a biotopových specialistů naopak nejvyšší.

Význam disturbancí se tedy v závislosti na biotopové specializaci ptáků liší. Biotopoví specialisté obývají úzké ekologické niky a využívají omezené zdroje stanovišť. Z těchto důvodů jsou náchylnější k vymírání (Devictor et al., 2008b; Richmond et al., 2005). Rovněž v případě ptáků s vyšší mírou specializace jsou patrné negativnější populační trendy v Evropě (Morelli et al., 2020; Gregory et al. 2007) a mohou být náchylnější k fragmentaci a disturbanci stanovišť (Devictor et al., 2008b; Devictor a Robert, 2009; Terraube et al., 2016). Disturbance obecně způsobují změnu v biotopové specializaci společenstev ze specializovaných na více generalistická (Devictor et al., 2008a). Specializované druhy ptáků mají navíc tendenci se postupem času stávat generalisty, což vede k funkční homogenizaci ptačího společenstva (Barnagaud et al., 2011). Rovněž naše výsledky poukazují na negativní vliv velkoplošných disturbancí na biotopové specialisty. Na druhou stranu jsme nezjistili významný negativní vliv maloplošných disturbancí na tyto druhy a rovněž počty druhů specialistů v enklávách živých stromů ve velkoplošných disturbancích jsou téměř stejné jako počty druhů zjištěné v nedisturbovaných porostech. To naznačuje, že negativní vliv disturbancí na biotopové specialisty se odvíjí od velikostí disturbance a množství přeživších stromů (intenzity disturbance), kdy disturbance menších velikostí a nižších intenzit nemusí biotopově specializované druhy ptáků negativně ovlivnit.

Významným faktorem, který dokáže formovat složení ptačího společenstva, ale také výskyt přirozených disturbancí je nadmořská výška. Nadmořská výška byla významným faktorem s negativním vlivem téměř ve všech modelech naší studie (s výjimkou bohatosti a abundance druhů hnízdících na zemi nebo v keřovém patře a abundance biotopových specialistů). Scherzinger (2006) také pozoroval rychlý úbytek ptačích druhů podél gradientu nadmořské výšky, a to zejména nad 1 100 m n. m. Tento úbytek ptačích druhů může být způsoben drsnějšími klimatickými podmínkami, méně bohatým keřovým patrem nebo nižší abudancí hmyzu ve vyšších nadmořských výškách (Fuller, 2003). Na druhou stranu se může s nadmořskou výškou zvyšovat podíl druhů dominantních v rámci ptačího společenstva (Scherzinger, 2006). Několik studií dále zjistilo pozitivní vztahy mezi nadmořskou výškou a biotopově specializovanými druhy ptáků (Rivas-Salvador et

al., 2019), nebo rovněž potravními specialisty a druhy ptáků specializovanými na substrát, kde potravu hledají (Benedetti et al., 2022). My jsme však s nadmořskou výškou zjistili úbytek biotopových specialistů. Vliv nadmořské výšky v naší studii silně souvisí s odlišnou strukturou lesa ve vyšších polohách. Tato skutečnost je patrná u druhů hnízdících v korunovém patře, jejichž početnost a bohatost silně poklesla nad cca 1 000 m n. m. Tato nadmořská výška v naší studii koresponduje s dolní hranicí výskytu velkoplošných disturbancí (konkrétně se velkoplošné disturbance vyskytovaly od 1 036 do 1 355 m n. m.). Velkoplošné disturbance vznikají nejčastěji na vrcholech kopců v důsledku vyšší větrné expozice, a častějšího vzniku polomů (Čada et al., 2016; Klopčic et al., 2009). Z těchto polomů se pak postupně rozšiřovala následná ohniska kůrovce (Janík a Romportl, 2018). Na druhou stranu podíl porostů poškozených větrem byl v maloplošných disturbancích nižší než ve velkoplošných disturbancích. V případě velkoplošných disturbancí činí z celkové rozlohy disturbovaného lesa (tedy porostů poškozených bouří Kyrill v roce 2007 a následnými gradacemi kůrovce) podíl porostu poškozeného větrnou bouří cca 30 % a v případě maloplošných disturbancí cca 10 %. Navíc v důsledku nepříznivých povětrnostních podmínek a méně produktivních půd ve vyšších polohách (Fuller, 2003) může být pokryvnost a růst semenáčků při velkoplošných disturbancích menší než v maloplošných disturbancích, kde je zmlazení chráněno okolními živými stromy. Tyto živé stromy navíc mohou být zdrojem semen pro rekolonizaci disturbovaných ploch (Seidl et al., 2014).

Druhové složení společenstev (nejen ptáků) se v průběhu času po disturbanční události průběžně mění (Thorn et al., 2016a) a rozdíly mezi disturbovanými a nepoškozenými porosty mohou být v průběhu času stále výraznější (Thorn et al., 2016b). Zatímco v prvních letech je druhová bohatost mezi disturbovanými a nepoškozenými lesy poměrně podobná (Repel et al., 2020), v následujících letech se složení ptačího společenstva mění každý rok a druhová obměna ustává přibližně 10 let po disturbanční události (Scherzinger, 2006). Navíc existují vzácné druhy, pro které je určitá fáze sukcese významnější. Příkladem může být již dříve zmíněné rané stádium napadení kůrovcem v případě datlíka tříprstého (Zielewska-Büttner et al., 2018), nebo rovněž 10 až 15 let po disturbanci pro tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) a jeřábka lesního (*Tetrastes bonasia*) (Kortmann et al., 2018). V naší studii byly porosty ve většině případů více než 10 let po disturbanční události (ve vzdálenosti do 100 m středu plocha plocha disturbancí starších 10 let činila 67 % v maloplošných disturbancích a 81 % ve velkoplošných disturbancích). Proto předpokládáme, že druhové složení a abundance druhů v naší studii dobře

odráží vliv disturbancí na ptačí společenstva na lokálním měřítku. Na druhou stranu, řada biotopově specializovaných nebo ohrožených druhů ptáků bývá vázána na raně sukcesní fáze (Drapeau et al., 2000; Reif et al., 2013). Pokročilá fáze sukcese na většině našich ploch může být příčinou podobných hodnot indexu vzácnosti druhů (Šálek, 2012) a bohatosti či abundance druhů červeného seznamu mezi studovanými typy biotopů.

Studie IV (Kebrle & Zasadil, 2022) vycházela z dat studie III (Kebrle et al., 2022) a jejím cílem bylo rozšířit zjištění o významu velikosti a intenzity disturbancí na úroveň jednotlivých druhů ptáků. Tato studie byla publikována v recenzovaném časopisu Silva Gabreta, což bylo jednou z podmínek poskytnutí povolení výzkumu na území NP Šumava, umožnění vstupu do veřejnosti nepřístupných částí parku a poskytnutí porostních dat pro účely studie.

Dle očekávání se reakce jednotlivých druhů na disturbance výrazně liší, avšak v několika případech reakci druhu ovlivňuje i samotná velikost disturbance. V následujícím textu jsou uvedeny příklady druhů, u kterých byly zjištěny odlišné abundance či frekvence mezi sledovanými typy biotopů. Písmena G a S v hranatých závorkách za názvy druhů označují jejich příslušnost k biotopovým generalistům, či specialistům dle studie III (Kebrle et al., 2022). Mezi druhy, které se disturbovaným porostům spíše vyhýbají, patří pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) [G], sýkora uhelníček (*Periparus ater*) [S] a králíček obecný (*Regulus regulus*) [S]. Např. pěnkava obecná zde dosahuje méně než poloviční průměrné abundance v porovnání s ostatními kategoriemi ploch a podobný trend je také u králíčka obecného. Tyto druhy upřednostňují porosty o zapojeném živém stromovém patře a silně rozvolněné porosty, případně kompletně poškozené stromové patro vlivem velkoplošné disturbance nejsou pro tyto druhy vhodným stanovištěm.

V případě několika druhů byla jejich reakce na oba typy disturbance pozitivní, s případným mírným upřednostněním jedné z nich. Takovým druhem s mírnou preferencí maloplošných disturbancí je střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*) [G]. Naopak mírnou preferenci k velkoplošným mají pěvuška modrá (*Prunella modularis*) [G], budníček větší (*Phylloscopus trochilus*) [G] a rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*) [G]. V případě budníčka většího jde o druh, u kterého je v EU za období let 1980 až 2017 pozorován pokles abundance o 37 mil. jedinců (pouze u 4 druhů byl pozorován ještě výraznější pokles) (Gregory et al., 2023). Tyto změny mohou být spojeny se změnami v dostupnostmi potravy vlivem změny klima. Kromě pěvušky modré se navíc jedná o druhy migrující na dlouhou

vzdálenost. Právě tyto druhy jsou nejvíce ohroženy vlivem environmentálních změn (Laaksonen & Lehikoinen 2013, Virkkala 2016, Schulze et al. 2019). V případě budníčka většího se připisují jeho výrazné populační poklesy nedostatku potravy vlivem změny klimatu, ztrátám vhodných stanovišť, nebo úmrtím jedinců během dlouhých migrací (ČSO, 2023). Přirozené disturbance tedy mohou být přínosné zvláště pro tyto silně ubývající druhy.

U několika druhů byly naopak pozorovány protichůdné reakce dle velikosti disturbance. Např. maloplošné disturbance před velkoplošnými preferovaly pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) [G], červenka obecná (*Erithacus rubecula*) [G], kos černý (*Turdus merula*) [G], budníček menší (*Phylloscopus collybita*) [G] a šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) [S]. Ve většině případů se jedná o druhy vázané na keřové patro a jejich preference maloplošných disturbance bude pravděpodobně spojena s dobře vyvinutým zmlazením (Scherzinger, 2006), které ve velkoplošných disturbancech nedosahovalo takových pokryvností. Maloplošné disturbance mohou být pro tyto druhy atraktivní rovněž vzhledem k zachování typicky lesního charakteru blízkého okolí. První čtyři zmíněné druhy navíc patří mezi druhy s nejvyšším nárůstem abundancí mezi lety 1980 až 2017 (Gregory et al., 2023) a podobné trendy jsou evidovány i přímo v ČR (Reif et al. 2022). Nárůst těchto disturbancech by mohl podpořit jejich další přibývání a je otázkou, zda jejich stávající změny nejsou vyvolány z části právě přibývajících disturbancemi lesních porostů. Např. v případě porovnání obou zmíněných druhů budníčků, lze jejich protichůdné populační trendy vysvětlit odlišnými migračními vlastnostmi, kdy budníček větší je dálkový migrant, zatímco budníček menší táhne na kratší vzdálenosti v severní Africe. Delší migrační trasy mohou znamenat zároveň vyšší riziko úmrtí jedinců. Ačkoli byly oba druhy kategorizovány jako biotopoví generalisté (Reif et al. 2010), budníček větší je v porovnání s budníčkem menším více specializovaným na lesní prostředí (ČSO, 2023). V případě šoupálka dlouhoprstého [S] tento trend může být dán vyšším podílem polomů ve velkoplošných disturbancech, které produkují především ležící mrtvé dřevo. Právě u maloplošných disturbancech je patrný vyšší podíl kůrovcem poškozených porostů, kdy usmrcené stromy zůstávají stát (De Grandpré & Bergeron, 1997). Takové porosty jsou pravděpodobně vhodnějším prostředím pro hledání potravy či hnízdění tohoto druhu. Dalším vysvětlením může být fakt, že disturbance v plochách velkoplošných disturbancech vznikly především po bouři Kyrill v roce 2007 a šíření kůrovce v blízkém okolí těchto polomů v navazujících letech (Janík & Romportl, 2018). V těchto plochách se tedy nacházejí nejstarší disturbance, které jsou již v pokročilejší fázi rozpadu a z usmrcených stojících

stromů zbyla jen zlomená torza kmenů bez přítomnosti kůry, což opět může snižovat atraktivnost obecně pro druhy šplhavců. Dalším vysvětlením mohou být i drsnější klimatické podmínky ve velkoplošných disturbancích vlivem velké otevřenosti porostu a výskytu ve vyšších nadmořských výškách, které ovlivňuje i přítomnost hmyzu, jenž tvoří potravu tohoto druhu.

Rovněž jsme identifikovali druhy, které preferují velkoplošné disturbance, avšak maloplošné nějak zvláště neupřednostňují. Mezi tyto druhy patří linduška lesní (*Anthus trivialis*) [G], kos horský (*Turdus torquatus*) [G] a tetřev hlušec [S]. V případě dvou posledně zmíněných druhů však byly zaznamenány jen jednotky jedinců, což bude dáno jejich vzácností a s tím spojenou pro tyto druhy nevhodností použité bodové metody sčítání. Velkoplošné disturbance však byly jedinou kategorií s výskytem tetřeva hlušce, a společně s enklávami živých stromů ve velkoplošných disturbancích také kosa horského. Právě pro první jmenovaný druh jsou velkoplošné disturbance ve věku mezi 10 až 15 lety významným biotopem. Negativně pak může působit sukcese těchto porostů a přechod v dospělý les. Pro zachování tomuto druhu vyhovujícího prostředí je proto zapotřebí opakovaného působení přirozených disturbancí, které vytváří stále nové vhodné biotopy v optimální fázi sukcese (Kortmann et al., 2018). Naopak disturbance menších rozměrů nemusí tomuto druhu poskytovat dostatečně velké vhodné prostředí. Velikost využívané oblasti obecně závisí na přítomnosti kvalitních biotopů, čím méně se jich na lokalitě nachází, tím větší prostor obývá (Tomášek et al., 2017). Zásadní je pro tento druh přítomnost brusnice borůvky, a případně i dalších bobulonosných a pionýrských druhů dřevin (jeřábu, vrby, břízy, lísky, olše). Význam může mít i přítomnost smrků zavětvených až k zemi, které poskytují úkryt před predátory (Tomášek et al., 2017). Takové stromy se mohou vyskytovat v rozvolněných porostech po historických disturbancích, kde stromy mohly růst bez konkurenčního tlaku okolních stromů, kdežto v maloplošných disturbancích v hustě zapojených porostech se takové stromy nevyskytují. V případě kosa horského může být jeho výskyt spojen s jeho výskytem ve vyšších nadmořských výškách, kdy velkoplošné disturbance se nacházejí především ve vyšších polohách. Zároveň jde o druh spíše preferující otevřené krajiny a okraje lesů, čemuž velkoplošné disturbance s různě velkými pozůstatky živých porostů charakterově odpovídají. Všechny druhy však spojuje jejich preference místa pro umístění hnízda. Jde o druhy umisťující nejčastěji hnízdo přímo na zem, jejich vazba na velkoplošné disturbance tedy bude spojena s dostatkem obnažených ploch, které jsou zároveň dostatečně skryté před predátory okolním nízkou vegetací či ležícími kmeny vyvrácených či zlomených stromů.

V případě enkláv živých stromů v oblastech velkoplošných disturbancí a nedisturbovaných porostů jsou patrné preference stejných druhů u obou kategorií ploch. Enklávy živých stromů byly v našem případě pravděpodobně dostatečně velké, aby vyhovovaly také druhům preferujícím zapojené porosty. Mezi druhy preferující tyto dva biotopy patří holub hřivnáč (*Columba palumbus*) [G], sýkora uhelníček (*Periparus ater*) [S], králíček obecný (*Regulus regulus*) [S], králíček ohnivý (*Regulus ignicapilla*) [S], drozd zpěvný (*Turdus philomelos*) [G] a pěnkava obecná [G]. V případě pěnkavy obecné a holuba hřivnáče jde o relativně silné biotopové generalisty, což může být jednou z příčin jejich schopnosti využití i těchto zbytků živých porostů v jinak otevřeném prostředí.

Jak již ukázala studie III (Kebrle et al., 2022), pozitivní význam disturbancí se odráží především na druzích vázaných na keřové patro a rozvolněné porosty. Zároveň se jedná v drtivé většině o druhy klasifikované jako biotopoví generalisté. Výjimkou je šoupálek dlouhoprstý, který může těžit především z hnízdních příležitostí na stojících souších s odchlupující se kůrou a tetřev hlušec, který může těžit kromě již zmíněného rovněž z absence rušivých vlivů na rozsáhlých plochách. Naopak disturbovaným porostům se vyhýbají většinou druhy klasifikované jako biotopoví specialisté. Popřípadě může hrát přítomnost živých jehličnatých stromů klíčovou roli v podobě silné vazby na hnízdění v jejich korunách či jako zdroj potravy.

6 Závěr

Předložená disertační práce shrnuje výsledky tří hlavních vědeckých článků, které se mi podařilo během svého studia publikovat v časopisu *Forest Ecology and Management* (IF 3,7; Q1) a jedné doplňkové studie rovněž publikované v recenzovaném vědeckém časopisu. Práce vycházejí z obsáhlých datasetů popisující relativně velká území a pro jejich získání bylo vynaloženo nemalé úsilí. Výsledky studií rozšiřují dosavadní poznání o strukturních charakteristikách významných pro diverzitu ptáků v hospodářských lesích s dominancí smrku ztepilého, které tvoří významnou část lesních porostů ve střední Evropě. Zároveň v reakci na zvýšený výskyt extrémních klimatických událostí, jako jsou sucho či větrné bouře, které tyto porosty poškozují, byl předmětem výzkumu rovněž vliv přirozených disturbancí o různých velikostech a intenzitách. Vliv přirozených disturbancí byl sledován v bezzásahových porostech na Šumavě, kde se nacházejí unikátní podmínky pro sledování těchto přirozených procesů.

První studie vychází z dat, kterým předcházelo vyhledání starých stromů na celkem 120 km² hospodářských porostů a v 20 lesních rezervacích. Pro účely studie byla plocha těchto porostů následně omezena na porosty s dominancí smrku ztepilého. V této práci byl zjištěn význam velkých starých stromů nad 70 cm výčetní tloušťky pro diverzitu ptáků v hospodářských lesích s převažujícím podílem smrku ztepilého, které do té doby nebyly v těchto porostech hlouběji sledovány. Ukázalo se, že přítomnost především listnatých stromů nad 70 cm výčetní tloušťky pozitivně ovlivňuje ptačí společenstvo, včetně biotopově specializovaných druhů ptáků. V případě porostů s přítomností v průměru 5 těchto stromů na hektar byly pozorovány podobné počty druhů jako v lesních rezervacích. Tento počet stromů lze považovat za minimální pro podporu diverzity v těchto porostech, avšak i jednotlivě se vyskytující stromy mají pro diverzitu ptáků význam a měly by být ušetřeny před těžbou. Tyto stromy se ukazují být v hospodářských lesích významné především pro šplhavce, avšak význam mají i pro běžné lesní druhy ptáků. Význam starých listnatých stromů tkví rovněž ve zvýšení druhové diverzity dřevin, jelikož jde o druhy přirozené skladby. Nicméně 5 stromů na hektar stále nedokáže nahradit ekologickou funkci lesních rezervací, ve kterých se výlučně nacházely některé druhy uvedené v červených seznamech.

Pro druhou studii byla následně k již pořízeným datům změřena struktura porostu, včetně záznamů stromových mikrostanovišť na celkem 140 hektarových vzorkovacích plochách. Plochy byly rozšířeny rovněž o listnaté hospodářské porosty

a lesní rezervace. Ze sledovaných proměnných byly jako klíčové identifikovány podíl výčetní plochy jehličnatých dřevin a věk porostu. Tyto dva faktory silně ovlivňují složení ptačích společenstev, zvláště pak obrat druhů. Dle očekávání obrat druhů odráží především biotopové preference druhů k listnatým nebo jehličnatým porostům. Druhová bohatost ptáků klesá s nárůstem podílu jehličnanů. Velmi vysoký podíl jehličnanů omezuje především druhy vázané na staré lesní porosty, druhy vzácné (na národním měřítku) a druhy listnatých porostů. Pro zamezení limitace diverzity ptáků v těchto porostech je zapotřebí nepřekročit podíl výčetní plochy smrku nad cca 60 %. Vzácné druhy a druhy starých porostů jsou naopak pozitivně spjaty s porosty staršími než 125 let, zatímco druhová skladba dřevin je pro tyto druhy méně významná. Silná vazba druhů starých porostů na věku lesa odráží i jejich absence v porostech mladších 90 let. Nárůst podílu plochy porostů starších 125 let a snížení podílu smrku pod 60 % by mohlo vést k podpoře diverzity ptáků v hospodářských lesích střední Evropy, zvláště pak těch méně běžných.

Pro účely třetí a čtvrté studie bylo vybráno celkem 141 ploch v horských jehličnatých lesích zasažených přirozenými disturbancemi o různých velikostech a intenzitách. První z těchto dvou studií zjistila, že bez ohledu na velikost, disturbance mají pozitivní význam pro druhy hnízdících na zemi či v keřovém patře a biotopové generalisty. Naopak velkoplošné disturbance mají negativní dopad na druhy hnízdící v korunovém patře a biotopové specialisty. Nicméně velkoplošné disturbance o nižší intenzitě, kde zůstávají přítomny zbytky živých porostů, mohou poskytnout útočiště i pro běžné druhy ptáků obývajících interiéry lesních porostů, a tedy zachovat stále vysokou diverzitu na širším prostorovém měřítku. Překvapivě dutinové druhy nejsou disturbancemi ovlivněny, což může odrážet pokročilou fázi sukcese sledovaných porostů. V porovnání s velkoplošnými disturbancemi, maloplošné disturbance mají výraznější pozitivní efekt na druhy z disturbancí prosperující a rovněž na celkovou bohatost společenstva. Zároveň i biotopoví specialisté, kteří jsou disturbancemi negativně ovlivněni, jsou k maloplošným disturbancím více tolerantní a při jejich zvýšeném výskytu lze očekávat převažující pozitivní efekt. Nejvýznamnějším přínosem maloplošných disturbancí je zvýšení strukturní komplexity lesních porostů, která může při velkoplošné intenzivní disturbanci bezesbytku poškozující lesní porost, zůstat nízká. V poslední studii byla zjištěna o odlišném efektu různě velkých a intenzivních disturbancí rozšířena na úroveň jednotlivých druhů. Výsledky ukázaly významnost velkoplošných disturbancí pro ojedinělé druhy, z nichž některé zde měly výlučný výskyt. Tyto druhy profitovaly především z přítomnosti rozsáhlé otevřené krajiny s přítomností četných okrajů lesů s absencí rušivých vlivů. Rovněž byla

pozorována u řady druhů odlišná odpověď na disturbance dle jejich velikosti, pravděpodobně odrážející bohatší zmlazení a vyšší heterogenitu porostů poškozených maloplošnou disturbancí. Naše výsledky ukazují, že disturbance o různé velikosti a intenzitě vytvářejí vhodné prostředí pro druhy řídkěji se vyskytující v nepoškozených porostech s uzavřeným korunovým zápojem. Disturbance poskytují strukturně bohatý biotop na lokálním a rovněž krajinném měřítku. Bezzásahové oblasti s opakujícím se výskytem různě velkých a intenzivních disturbancí jsou dynamickým a pro biodiverzitu vysoce cenným územím.

7 Seznam použité literatury

- Ascoli, D., Hackett-Pain, A., LaMontagne, J.M., Cardil, A., Conedera, M., Maringer, J., Motta, R., Pearse, I.S., Vacchiano, G., 2020. Climate teleconnections synchronize *Picea glauca* masting and fire disturbance: Evidence for a fire-related form of environmental prediction. *J. Ecol.* 108, 1186–1198.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13308>
- Auer, I., Böhm, R., Jurkovic, A., Lipa, W., Orlik, A., Potzmann, R., Schöner, W., Ungersböck, M., Matulla, C., Briffa, K., Jones, P., Efthymiadis, D., Brunetti, M., Nanni, T., Maugeri, M., Mercalli, L., Mestre, O., Moisselin, J.-M., Begert, M., Müller-Westermeier, G., Kveton, V., Bochnicek, O., Stastny, P., Lapin, M., Szalai, S., Szentimrey, T., Gernar, T., Dolinar, M., Grajic-Capka, M., Zaninovic, K., Majstorovic, Z., Nieplova, E., 2007. HISTALP – historical instrumental climatological surface time series of the Greater Alpine Region. *Int. J. Climatol.* 27, 17–46. <https://doi.org/10.1002/joc.1377>
- Azeria, E.T., Ibarzabal, J., Hébert, C., Boucher, J., Imbeau, L., Savard, J.P.L., 2011. Differential response of bird functional traits to post-fire salvage logging in a boreal forest ecosystem. *Acta Oecologica* 37, 220–229.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.02.005>
- Bače, R., Svoboda, M., 2014. Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích: Certifikovaná metodika.
- Bae, S., Müller, J., Lee, D., Vierling, K.T., Vogeler, J.C., Vierling, L.A., Hudak, A.T., Latifi, H., Thorn, S., 2018. Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bird assemblages are oppositely associated to productivity and heterogeneity in temperate forests. *Remote Sens. Environ.* 215, 145–156.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.05.031>
- Bakx, T.R.M., Koma, Z., Seijmonsbergen, A.C., Kissling, W.D., 2019. Use and categorization of light detection and ranging vegetation metrics in avian diversity and species distribution research. *Divers. Distrib.* 25, 1045–1059.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12915>
- Balestrieri, R., Basile, M., Posillico, M., Altea, T., De Cinti, B., Matteucci, G., 2015. A guild-based approach to assessing the influence of beech forest structure on bird communities. *For. Ecol. Manage.* 356, 216–223.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.011>

- Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., Scherber, C., Tschardtke, T., 2014. How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *For. Ecol. Manage.* 319, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.004>
- Bauer, Z., Trnka, M., Bauerová, J., Možný, M., Štěpánek, P., Bartošová, L., Žalud, Z., 2010. Changing climate and the phenological response of great tit and collared flycatcher populations in floodplain forest ecosystems in Central Europe. *Int. J. Biometeorol.* 54, 99–111. <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0259-7>
- Bibby, C.J., Aston, N., Bellamy, P.E., 1989. Effects of Broadleaved Trees on Birds of Upland Conifer Plantations in North Wales. *Biol. Conserv.* 49, 17–29.
- Birčák, T., Reif, J., 2015. The effects of tree age and tree species composition on bird species richness in a Central European montane forest. *Biol.* 70, 1528–1536. <https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0171>
- Bouvet, A., Paillet, Y., Archaux, F., Tillon, L., Denis, P., Gilg, O., Gosselin, F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environ. Conserv.* 43, 148–160. <https://doi.org/10.1017/S0376892915000363>
- Burris, J.M., Haney, A.W., 2005. Bird communities after blowdown in a late-successional Great Lakes spruce-fir forest. *Wilson Bull.* 117, 341–352. <https://doi.org/10.1676/04-104.1>
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol. Conserv.* 119, 305–318. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.014>
- Bütler, R., Lachat, T., Krumm, F., Kraus, D., Larrieu, L., 2020. Field Guide to Tree-related Microhabitats. Descriptions and size limits for their inventory 59.
- Bütler, R., Lachat, T., Larrieu, L., Paillet, Y., 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. *Integr. approaches as an Oppor. Conserv. For. Biodivers.* 84–91.
- Čada, V., Morrissey, R.C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2016. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *For. Ecol. Manage.* 363, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023>
- Čada, V., Svoboda, M., Janda, P., 2013. Dendrochronological reconstruction of the

disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *For. Ecol. Manage.* 295, 59–68.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.037>

Cadieux, P., Drapeau, P., 2017. Are old boreal forests a safe bet for the conservation of the avifauna associated with decayed wood in eastern Canada? *For. Ecol. Manage.* 385, 127–139.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.024>

Carrasco, L., Giam, X., Papęs, M., Sheldon, K.S., 2019. Metrics of lidar-derived 3D vegetation structure reveal contrasting effects of horizontal and vertical forest heterogeneity on bird species richness. *Remote Sens.* 11, 1–19.
<https://doi.org/10.3390/rs11070743>

CENIA, 2021. Report on the Environment of the Czech Republic 2020. Prague. :
<https://www.cenia.cz/publikace/zpravy-o-zp/>

ČSO, 2023. Od 80. let z Evropy zmizelo 61 % polních ptáků [WWW Document]. URL <https://www.birdlife.cz/od-80-let-z-evropy-zmizelo-61-polnich-ptaku/?fbclid=IwAR2J5qBpyJ3YuqaytYCDJsUULb3uOyeNRfjGkoEDBvFH-Sz7XpDliTvxlP8>

Czeszczewik, D., Walankiewicz, W., Mitrus, C., Tumiel, T., Stański, T., Sahel, M., Bednarczyk, G., 2013. Importance of dead wood resources for woodpeckers in coniferous stands of the Białowieża Forest. *Bird Conserv. Int.* 23, 414–425.
<https://doi.org/10.1017/S0959270912000354>

De Grandpré, L., Bergeron, Y., 1997. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *J. Ecol.* 85, 777–784.

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008a. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 252–261. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x>

Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008b. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 0, 080211051304426–0. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16215.x>

Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. *Divers. Distrib.* 15, 122–130.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x>

- Dobor, L., Hlásny, T., Rammer, W., Zimová, S., Barka, I., Seidl, R., 2020. Spatial configuration matters when removing windfelled trees to manage bark beetle disturbances in Central European forest landscapes. *J. Environ. Manage.* 254. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109792>
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P.L., Bergeron, Y., Vickery, W.L., 2000. Landscape-Scale Disturbances and Changes in Bird Communities of Boreal Mixed-Wood Forests. *Ecol. Monogr.* 70, 423–444. <https://doi.org/10.2307/2657210>
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., Saint-Germain, M., 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *For. Chron.* 85, 227–234. <https://doi.org/10.5558/tfc85227-2>
- European Commission, 2011. Forestry in the EU and the world — A statistical portrait, Eurostat statistical books. <https://doi.org/10.2785/13022>
- FAO, 2020. Global Forest Resources Assessment 2020: Main report. Rome. <https://doi.org/https://doi.org/10.4060/ca9825en>
- FAO, 2010. Forest health and vitality, in: Global Forest Resources Assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp. 65–64.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., Rosenthal, R., Beese, W., Franklin, J.F., Kouki, J., Macdonald, E., Messier, C., Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 51, 1669–1679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>
- Felton, A., Hedwall, P.O., Lindbladh, M., Nyberg, T., Felton, A.M., Holmström, E., Wallin, I., Löf, M., Brunet, J., 2016. The biodiversity contribution of wood plantations: Contrasting the bird communities of Sweden's protected and production oak forests. *For. Ecol. Manage.* 365, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.030>
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 260, 939–947. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.011>
- Flousek, J., Hudec, K., 1991. Vliv průmyslových emisí a velkoplošného rozpadu

lesních porostů na hnízdní společenstva ptáků ve střední Evropě. *Sylvia* 28, 51–63.

Fontaine, J.B., Donato, D.C., Robinson, W.D., Law, B.E., Kauffman, J.B., 2009. Bird communities following high-severity fire : Response to single and repeat fires in a mixed-evergreen forest , Oregon , USA. *For. Ecol. Manage.* 257, 1496–1504. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.030>

FOREST EUROPE, 2020. State of Europe's Forests 2020. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe FOREST, Liaison Unit Bratislava.

FOREST EUROPE, 2011. State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Oslo.

Forzieri, G., Girardello, M., Ceccherini, G., Spinoni, J., Feyen, L., Hartmann, H., Beck, P.S.A., Camps-Valls, G., Chirici, G., Mauri, A., Cescatti, A., 2021. Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. *Nat. Commun.* 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21399-7>

Fuller, R.J., 2003. *Bird Life of Woodland and Forest*. Cambridge University Press.

Fuller, R.J., 2000. Influence of Treefall Gaps on Distributions of Breeding Birds within Interior Old-Growth Stands in Białowieża Forest, Poland. *Condor* 102, 267–274. <https://doi.org/10.2307/1369637>

García-Navas, V., Sattler, T., Schmid, H., Ozgul, A., 2020. Temporal homogenization of functional and beta diversity in bird communities of the Swiss Alps. *Divers. Distrib.* 26, 900–911. <https://doi.org/10.1111/ddi.13076>

Ghadiri Khanaposhtani, M., Kaboli, M., Karami, M., Etemad, V., 2012. Effect of habitat complexity on richness, abundance and distributional pattern of forest birds. *Environ. Manage.* 50, 296–303. <https://doi.org/10.1007/s00267-012-9877-7>

Gharehaghaji, M., Shabani, A.A., Fegghi, J., Danehkar, A., Kaboli, M., Ashrafi, S., 2012. Effects of landscape context on bird species abundance of tree fall gaps in a temperate deciduous forest of Northern Iran. *For. Ecol. Manage.* 267, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.001>

Gregory, R.D., Eaton, M.A., Burfield, I.J., Grice, P. V., Howard, C., Klvaňová, A., Noble, D., Šilarová, E., Staneva, A., Stephens, P.A., Willis, S.G., Woodward, I.D., Burns, F., 2023. Drivers of the changing abundance of European birds at

two spatial scales. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 378.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0198>

- Gregory, R.D., Vorisek, P., Van Strien, A., Gmelig Meyling, A.W., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis (Lond. 1859)*. 149, 78–97. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x>
- Grimm, A., Weiß, B.M., Kulik, L., Mihoub, J.B., Mundry, R., Köppen, U., Brueckmann, T., Thomsen, R., Widdig, A., 2015. Earlier breeding, lower success: Does the spatial scale of climatic conditions matter in a migratory passerine bird? *Ecol. Evol.* 5, 5722–5734. <https://doi.org/10.1002/ece3.1824>
- Hart, J.L., Kleinman, J.S., 2018. What are intermediate-severity forest disturbances and why are they important? *Forests* 9. <https://doi.org/10.3390/f9090579>
- Havašová, M., Ferencík, J., Jakuš, R., 2017. Interactions between windthrow, bark beetles and forest management in the Tatra national parks. *For. Ecol. Manage.* 391, 349–361. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.009>
- Hebda, G., Wesołowski, T., Rowiński, P., 2017. Nest Sites of a Strong Excavator, the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*, in a Primeval Forest. *Ardea* 105, 61–71. <https://doi.org/10.5253/arde.v105i1.a8>
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P., Magdon, P., Nauss, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wöllauer, S., Ammer, C., Bässler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M.M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K., Kreft, H., Schulze, E.D., Simons, N., Thorn, S., Müller, J., 2020. Heterogeneity–diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1204–1212. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1245-z>
- Heinrichs, S., Ammer, C., Mund, M., Boch, S., Budde, S., Fischer, M., Müller, J., Schöning, I., Schulze, E.D., Schmidt, W., Weckesser, M., Schall, P., 2019. Landscape-scale mixtures of tree species are more effective than stand-scale mixtures for biodiversity of vascular plants, bryophytes and lichens. *Forests* 10. <https://doi.org/10.3390/f10010073>
- Hlásny, T., König, L., Krokene, P., Lindner, M., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K.F., Schelhaas, M.-J., Svoboda, M., Viiri, H., Seidl, R., 2021. Bark beetle outbreaks in Europe: State of knowledge and ways forward for

management. *Curr. For. Reports* - Accept. Manuscr.

- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Dvořák, D., Beran, M., Deckerová, H., Burel, J., Kříž, M., Borovička, J., Běák, J., Vašutová, M., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., Černajová, I., Holá, E., Novozámská, E., Čížek, L., Iarema, V., Baltaziuk, K., Svoboda, T., 2015. Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantitative assessment. *Ecol. Indic.* 57, 497–504.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.015>
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Kočvara, R., 2017. Spatial distribution of bird communities in small forest fragments in central Europe in relation to distance to the forest edge, fragment size and type of forest. *For. Ecol. Manage.* 401, 255–263. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.005>
- 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. *Biodivers. Conserv.* 25, 1073–1090.
<https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>
- Horák, J., 2017. Insect ecology and veteran trees. *J. Insect Conserv.* 21, 0.
<https://doi.org/10.1007/s10841-017-9953-7>
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenović, S., Kout, J., Bogusch, P., Halda, J.P., Zasadil, P., 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manage.* 433, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019>
- Howard, C., Stephens, P.A., Pearce-Higgins, J.W., Gregory, R.D., Willis, S.G., 2015. The drivers of avian abundance: Patterns in the relative importance of climate and land use. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1249–1260.
<https://doi.org/10.1111/geb.12377>
- Chamberlain, D., Brambilla, M., Caprio, E., Pedrini, P., Rolando, A., 2016. Alpine bird distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects across geographic regions. *Oecologia* 181, 1139–1150.
<https://doi.org/10.1007/s00442-016-3637-y>
- Charman, E.C., Smith, K.W., Dodd, S., Gruar, D.J., Dillon, I.A., 2012. Pre-breeding foraging and nest site habitat selection by Lesser Spotted Woodpeckers *Dendrocopos minor* in mature woodland blocks in England. *Ornis Fenn.* 89, 182–196.

- Charman, E.C., Smith, K.W., Gruar, D.J., Dodd, S., Grice, P. V., 2010. Characteristics of woods used recently and historically by Lesser Spotted Woodpeckers *Dendrocopos minor* in England. *Ibis* (Lond. 1859). 152, 543–555. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01020.x>
- IPCC, 2019. Summary for policymakers, in: Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Tignor, M., Poloczanska, E., Mintenbeck, K., Alegría, A., Nicolai, M., Okem, A., Petzold, J., Rama, B., Weyer, N.M. (Eds.), IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. https://doi.org/http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg2/en/spm.html
- Jankowski, J.E., Merkord, C.L., Rios, W.F., Cabrera, K.G., Revilla, N.S., Silman, M.R., 2013. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *J. Biogeogr.* 40, 950–962. <https://doi.org/10.1111/jbi.12041>
- Janousek, W.M., Hicke, J.A., Meddens, A.J.H., Dreitz, V.J., 2019. The effects of mountain pine beetle outbreaks on avian communities in lodgepole pine forests across the greater Rocky Mountain region. *For. Ecol. Manage.* 444, 374–381. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.047>
- Jokimäki, J., Solonen, T., 2011. Habitat associations of old forest bird species in managed boreal forests characterized by forest inventory data. *Ornis Fenn.* 88, 57–70. <https://doi.org/10.51812/of.133763>
- Kameniar, O., Baláž, M., Svitok, M., Reif, J., Mikoláš, M., Pettit, J.L., Keeton, W.S., Pettit, J.M., Vostarek, O., Langbehn, T., Trotsiuk, V., Morelli, F., Frankovič, M., Kozák, D., Janda, P., Čada, V., Ferenčík, M., Málek, J., Begovič, K., Synek, M., Lábusová, J., Svobodová, K., Svoboda, M., 2021. Historical natural disturbances shape spruce primary forest structure and indirectly influence bird assemblage composition. *For. Ecol. Manage.* 481. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118647>
- Kamp, J., Trappe, J., Dübbers, L., Funke, S., 2020. Impacts of windstorm-induced forest loss and variable reforestation on bird communities. *For. Ecol. Manage.* 478, 118504. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118504>
- Kebrle, D., Hofmeister, J., Kodet, V., Hošek, J., 2023. Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe. *For. Ecol. Manage.* 550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>

- Kebrle, D., Zasadil, P., 2022. Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava [Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park]. *Silva Gabreta* 28, 65–82.
- Kebrle, D., Zasadil, P., Barták, V., Hofmeister, J., 2022. Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe. *For. Ecol. Manage.* 524. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>
- Kebrle, D., Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>
- Kellner, K.F., 2018. Local-scale Habitat Components Driving Bird Abundance in Eastern Deciduous Forests. *Am. Midl. Nat.* 180, 52. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-180.1.52>
- Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J., 2000. Spruce Monocultures in Central Europe : Problems and Spruce, in: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J. (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects*. EFI Proceedings, p. 208.
- Klopčič, M., Poljanec, A., Gartner, A., Boncina, A., 2009. Factors related to natural disturbances in mountain Norway spruce (*Picea abies*) forests in the Julian Alps. *Ecoscience* 16, 48–57. <https://doi.org/10.2980/16-1-3181>
- Kloubec, B., Bufka, L., 1997. Hnízdní společenstva ptáků hercynských pralesů Šumavy. *Sylvia* 33, 161–188.
- Kloubec, B., Hora, J., Šťastný, K. (Eds.), 2015. *Ptáci jižních Čech. Jihočeský kraj, České Budějovice*.
- Koch Widerberg, M., Ranius, T., Drobyshev, I., Lindblad, M., 2018. Oaks retained in production spruce forests help maintain saproxylic beetle diversity in southern Scandinavian landscapes. *For. Ecol. Manage.* 417, 257–264. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.048>
- Kolařík, J., Romanský, M., Poulík, J., Szórádová, A., Úradníček, L., Krejčířík, P., Smýkal, F., Vojáčková, B., Mikulášek, J., Reš, B., 2013. Oceňování dřevin rostoucích mimo les. AOPK ČR, Praha.
- Koleček, J., Procházka, P., Ieronymidou, C., Burfield, I.J., Reif, J., 2018. Non-

breeding range size predicts the magnitude of population trends in trans-Saharan migratory passerine birds. *Oikos* 127, 599–606.
<https://doi.org/10.1111/oik.04549>

Kortmann, M., Heurich, M., Latifi, H., Rösner, S., Seidl, R., Müller, J., Thorn, S., 2018. Forest structure following natural disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia*). *Biol. Conserv.* 226, 81–91.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.014>

Koschová, M., Reif, J., 2014. Potential Range Shifts Predict Long-Term Population Trends in Common Breeding Birds of the Czech Republic. *Acta Ornithol.* 49, 183–192. <https://doi.org/10.3161/173484714x687064>

Kosiński, Z., Pluta, M., Ulanowska, A., Walczak, Ł., Winiecki, A., Zarębski, M., 2018. Do increases in the availability of standing dead trees affect the abundance, nest-site use, and niche partitioning of great spotted and middle spotted woodpeckers in riverine forests? *Biodivers. Conserv.* 27, 123–145.
<https://doi.org/10.1007/s10531-017-1425-6>

Kozák, D., Svitok, M., Wiezik, M., Mikoláš, M., Thorn, S., Buechling, A., Hofmeister, J., Matula, R., Trotsiuk, V., Bače, R., Begovič, K., Čada, V., Dušátko, M., Frankovič, M., Horák, J., Janda, P., Kameniar, O., Nagel, T.A., Pettit, J.L., Pettit, J.M., Synek, M., Wieziková, A., Svoboda, M., 2020. Historical Disturbances Determine Current Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Saproxyllic Beetle Communities in Temperate Primary Forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00502-x>

Král, M., Adamík, P., Krause, F., Krist, M., Stříteský, J., Bureš, S., Ševčík, J., Pavelka, J., Červenka, P., Neoral, E., Košťál, J., 2011. Phenology of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) in Moravia. *Sylvia* 47, 17–32.

Kuřaga, K., Budka, M., 2019. Bird species detection by an observer and an autonomous sound recorder in two different environments: Forest and farmland. *PLoS One* 14, 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211970>

Kuuluvainen, T., Angelstam, P., Frelich, L., Jõgiste, K., Koivula, M., Kubota, Y., Lafleur, B., Macdonald, E., 2021. Natural Disturbance-Based Forest Management: Moving Beyond Retention and Continuous-Cover Forestry. *Front. For. Glob. Chang.* 4, 1–16. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.629020>

- Laaksonen, T., Lehikoinen, A., 2013. Population trends in boreal birds: Continuing declines in agricultural, northern, and long-distance migrant species. *Biol. Conserv.* 168, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.007>
- Lacko, J., Topercer, J., Súľovský, M., 2018. How disturbances and management practices affect bird communities in a Carpathian river ecosystem? *Acta Oecologica* 88, 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.03.004>
- LaManna, J.A., Martin, T.E., 2017. Logging impacts on avian species richness and composition differ across latitudes and foraging and breeding habitat preferences. *Biol. Rev.* 92, 1657–1674. <https://doi.org/10.1111/brv.12300>
- Langbehn, T., Hofmeister, J., Svitok, M., Mikoláš, M., Matula, R., Halda, J., Svobodová, K., Pouska, V., Kameniar, O., Kozák, D., Janda, P., Čada, V., Bače, R., Frankovič, M., Vostarek, O., Gloor, R., Svoboda, M., 2021. The impact of natural disturbance dynamics on lichen diversity and composition in primary mountain spruce forests. *J. Veg. Sci.* 32, 0–11. <https://doi.org/10.1111/jvs.13087>
- Larrieu, L., Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can. J. For. Res.* 42, 1433–1445. <https://doi.org/10.1139/X2012-077>
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C., Deconchat, M., 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: Practical information for taxa conservation in forestry. *Eur. J. For. Res.* 133, 355–367. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0767-1>
- Lešo, P., Kropil, R., Kajtoch, Ł., 2020. Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species. *For. Ecol. Manage.* 453, 117620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620>
- Lešo, P., Kropil, R., Kajtoch, Ł., 2019. Effects of forest management on bird assemblages in oak-dominated stands of the Western Carpathians – Refuges for rare species. *For. Ecol. Manage.* 453. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620>
- Leverkus, A.B., Buma, B., Wagenbrenner, J., Burton, P.J., Lingua, E., Marzano, R., Thorn, S., 2021. Tamm review: Does salvage logging mitigate subsequent

forest disturbances? *For. Ecol. Manage.* 481, 118721.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118721>

Lewandowski, P., Przepióra, F., Ciach, M., 2021. Single dead trees matter: Small-scale canopy gaps increase the species richness, diversity and abundance of birds breeding in a temperate deciduous forest. *For. Ecol. Manage.* 481.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118693>

Lindenmayer, D.B., 2017. Conserving large old trees as small natural features. *Biol. Conserv.* 211, 51–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.012>

Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., Franklin, J.F., Likens, G.E., Banks, S.C., Blanchard, W., Gibbons, P., Ikin, K., Blair, D., Mcburney, L., Manning, A.D., Stein, J.A.R., 2014. New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conserv. Lett.* 7, 61–69.
<https://doi.org/10.1111/conl.12013>

Lindenmayer, D.B., McBurney, L., Blair, D., Wood, J., Banks, S.C., 2018. From unburnt to salvage logged: Quantifying bird responses to different levels of disturbance severity. *J. Appl. Ecol.* 55, 1626–1636.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13137>

Lomolino, M. V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J., Brown, J.H., 2010. *Biogeography*, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland (Massachusetts).

MacArthur, R.H., MacArthur, J.W., 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42, 594–598.

Mather, A.S., 1992. The forest transition. *Area* 24, 367–379.

Matseur, E.A., Millspaugh, J.J., Iii, F.R.T., Dickerson, B.E., Rumble, M.A., 2019. The importance of disturbance and forest structure to bird abundance in the Black Hills 121, 1–18. <https://doi.org/10.1093/condor/duy023>

Matsuoka, S.M., Handel, C.M., 2007. Nesting Ecology of Boreal Forest Birds Following a Massive Outbreak of Spruce Beetles. *J. Wildl. Manage.* 71, 51–63.
<https://doi.org/10.2193/2005-460>

McGrath, M.J., Luysaert, S., Meyfroidt, P., Kaplan, J.O., Bürgi, M., Chen, Y., Erb, K., Gimmi, U., McInerney, D., Naudts, K., Otto, J., Pasztor, F., Ryder, J., Schelhaas, M.J., Valade, A., 2015. Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences* 12, 4291–4316.
<https://doi.org/10.5194/bg-12-4291-2015>

- Meigs, G.W., Morrissey, R.C., Bače, R., Chaskovskyy, O., Čada, V., Després, T., Donato, D.C., Janda, P., Lábusová, J., Seedre, M., Mikoláš, M., Nagel, T.A., Schurman, J.S., Synek, M., Teodosiu, M., Trotsiuk, V., Vítková, L., Svoboda, M., 2017. More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. *For. Ecol. Manage.* 406, 410–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.051>
- Melin, M., Hinsley, S.A., Broughton, R.K., Bellamy, P., Hill, R.A., 2018. Living on the edge: utilising lidar data to assess the importance of vegetation structure for avian diversity in fragmented woodlands and their edges. *Landsc. Ecol.* 33, 895–910. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0639-7>
- Meyfroidt, P., Lambin, E.F., 2011. Global Forest Transition: Prospects for an End to Deforestation. *Annu. Rev. Env. Resour.* 36, 343– 371. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-090710-143732>
- Mielikäinen, K., 1980. Mänty-koivusekametsiköiden rakenne ja kehitys. Summary: Structure and development of mixed pine and birch stands. *Comm. Inst. For. Fenn.* 99, 82.
- Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2020. Information on Forests and Forestry in the Czech Republic by 2019. Ministerstvo zemědělství, Prague.
- Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 2022. Information on Forests and Forestry in the Czech Republic by 2021. Prague.
- Mitscherlich, G., 1978. *Wald, Wachstum und Umwelt*. Frankfurt am Main, J.D.Sauerländer`s Verlag.
- Moning, C., Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For. Ecol. Manage.* 256, 1198–1208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.018>
- Morelli, F., Benedetti, Y., Šímová, P., 2018. Landscape metrics as indicators of avian diversity and community measures. *Ecol. Indic.* 90, 132–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.011>
- Müller, J., Moning, C., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., 2009. Using airborne laser scanning to model potential abundance and assemblages of forest passerines. *Basic Appl. Ecol.* 10, 671–681. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.03.004>
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J.,

- Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E., Sádlo, J., 1998. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Ložek, V., Rybníček, K., Rybníčková, E., Husová, M., Grulich, V., Jeník, J., Sádlo, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Wild, J., 2001. Potential natural vegetation of the Czech Republic. *Braun-Blanquetia* 30, 1–80.
- Neuhäuslová, Z., Moravec, J., Chytrý, M., Sádlo, J., Rybníček, K., Kolbek, J., Jirásek, J., 1997. Map of potential natural vegetation of the Czech Republic 1 : 500 000.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusiński, G., Ranius, T., 2003. Erratum to “Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests.” *For. Ecol. Manage.* 178, 355–370. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(03\)00084-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(03)00084-7)
- Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O., Guilbert, E., 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. *PLoS One* 14, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216500>
- Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *J. Appl. Ecol.* 55, 2147–2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>
- Pasinelli, G., Grendelmeier, A., Gerber, M., Arlettaz, R., 2016. Rodent-avoidance, topography and forest structure shape territory selection of a forest bird. *BMC Ecol.* 16, 1–18. <https://doi.org/10.1186/S12898-016-0078-8>
- Pasinelli, G., Hegelbach, J., 1997. Characteristics of trees preferred by foraging middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in northern Switzerland. *Ardea* 85, 203–209.
- Pawlik, Ł., Harrison, S.P., 2021. Modelling and prediction of wind damage in forest ecosystems of the Sudety Mountains, SW Poland. *Sci. Total Environ.* <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151972>
- Poulsen, B.O., 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests:

- Tree variables important to birds and their conservation. *Biodivers. Conserv.* 11, 1551–1566. <https://doi.org/10.1023/A:1016839518172>
- Prevedello, J.A., Almeida-Gomes, M., Lindenmayer, D.B., 2018. The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 205–214. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12943>
- Przepióra, F., Loch, J., Ciach, M., 2020. Bark beetle infestation spots as biodiversity hotspots: Canopy gaps resulting from insect outbreaks enhance the species richness, diversity and abundance of birds breeding in coniferous forests. *For. Ecol. Manage.* 473. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118280>
- Puverel, C., Abourachid, A., Böhmer, C., Leban, J.M., Svoboda, M., Paillet, Y., 2019. This is my spot: What are the characteristics of the trees excavated by the Black Woodpecker? A case study in two managed French forests. *For. Ecol. Manage.* 453, 117621. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117621>
- Rahmstorf, S., Coumou, D., 2011. Increase of extreme events in a warming world. *PNAS* 108, 17905–17909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1201491109>
- Ram, D., Axelsson, A.L., Green, M., Smith, H.G., Lindström, Å., 2017. What drives current population trends in forest birds – forest quantity, quality or climate? A large-scale analysis from northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 385, 177–188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.013>
- Rechsteiner, C., Zellweger, F., Gerber, A., Breiner, F.T., Bollmann, K., 2017. Remotely sensed forest habitat structures improve regional species conservation. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 3, 247–258. <https://doi.org/10.1002/rse2.46>
- Redolfi De Zan, L., Battisti, C., Carpaneto, G.M., 2014. Bird and beetle assemblages in relict beech forests of central Italy: A multi-taxa approach to assess the importance of dead wood in biodiversity conservation. *Community Ecol.* 15, 235–245. <https://doi.org/10.1556/ComEc.15.2014.2.12>
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol. Indic.* 34, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003>
- Reif, J., Skálová, A.J., Vermouzek, Z., Voříšek, P., 2022. Long-term trends in forest bird populations reflect management changes in Central European forests. *Ecol. Indic.* 141. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109137>

- Reif, J., Jiguet, F., Šťastný, K., 2010. Habitat specialization of birds in the Czech Republic : comparison of objective measures with expert opinion Habitat specialization of birds in the Czech Republic : comparison of objective measures with 3657. <https://doi.org/10.1080/00063650903477046>
- Reif, J., Marhoul, P., Koptík, J., 2013. Bird communities in habitats along a successional gradient: Divergent patterns of species richness, specialization and threat. *Basic Appl. Ecol.* 14, 423–431. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.05.007>
- Reif, J., Voříšek, P., Šťastný, K., Bejček, V., Petr, J., 2007. Population increase of forest birds in the Czech Republic between 1982 and 2003. *Bird Study* 54, 248–255. <https://doi.org/10.1080/00063650709461481>
- Reise, J., Kukulka, F., Flade, M., Winter, S., 2019. Characterising the richness and diversity of forest bird species using National Forest Inventory data in Germany. *For. Ecol. Manage.* 432, 799–811. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.012>
- Repel, M., Zámečník, M., Jarčuška, B., 2020. Temporal changes in bird communities of wind-affected coniferous mountain forest in differently disturbed stands (High Tatra Mts., Slovakia). *Biologia (Bratisl)*. 75, 1931–1943. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00455-5>
- Richmond, C.E., Breitburg, D.L., Rose, K.A., 2005. The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecol. Modell.* 188, 279–295. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.002>
- Rivas-Salvador, J., Hořák, D., Reif, J., 2019. Spatial patterns in habitat specialization of European bird communities. *Ecol. Indic.* 105, 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.063>
- Roberts, L.J., Burnett, R., Tietz, J., Veloz, S., 2019. Recent drought and tree mortality effects on the avian community in southern Sierra Nevada: a glimpse of the future? *Ecol. Appl.* 29. <https://doi.org/10.1002/eap.1848>
- Roshan, Z.S., Anushiravani, S., Karimi, S., Moradi, H.V., Salmanmahini, A.R., 2017. The importance of various stages of succession in preservation of biodiversity among riparian birds in northern Iran. *Environ. Monit. Assess.* 189. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-5778-9>
- Rota, C.T., Rumble, M.A., Millspaugh, J.J., Lehman, C.P., Kesler, D.C., 2014.

- Space-use and habitat associations of Black-backed Woodpeckers (*Picoides arcticus*) occupying recently disturbed forests in the Black Hills, South Dakota. *For. Ecol. Manage.* 313, 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.048>
- Saab, V.A., Latif, Q.S., Rowland, M.M., Johnson, T.N., Chalfoun, A.D., Buskirk, S.W., Heyward, J.E., Dresser, M.A., 2014. Ecological consequences of mountain pine beetle outbreaks for wildlife in Western North American forests. *For. Sci.* 60, 539–559. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-022>
- Šálek, M., 2012. Spontaneous succession on opencast mining sites: Implications for bird biodiversity. *J. Appl. Ecol.* 49, 1417–1425. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02215.x>
- Šálek, M., Svobodová, J., Zasadil, P., 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. *Landsc. Ecol.* 25, 1113–1124. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9487-9>
- Santamaría-Rivero, W., Leyequien, E., Hernandez-stefanoni, J.L., Wood, P., 2016. Influence of landscape structure and forest age on the richness and abundance of different bird feeding guilds and ... *Trop. Ecol.* 57, 313–332.
- Scherzinger, W., 2006. Reaktionen der Vogelwelt auf den großflächigen Bestandeszusammenbruch des montanen Nadelwaldes im Inneren Bayerischen Wald. *Vogelwelt* 127, 209–263.
- Schmidt-Vogt, H., 1991. Die Fichte, Band II/3. Paul Parey.
- Schulze, E.D., Craven, D., Durso, A.M., Reif, J., Guderle, M., Kroihner, F., Hennig, P., Weiserbs, A., Schall, P., Ammer, C., Eisenhauer, N., 2019. Positive association between forest management, environmental change, and forest bird abundance. *For. Ecosyst.* 6. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0160-8>
- Sedláček, O., Vokurková, J., Ferenc, M., Djomo, E.N., Albrecht, T., Hořák, D., 2015. A comparison of point counts with a new acoustic sampling method: a case study of a bird community from the montane forests of Mount Cameroon. *Ostrich* 86, 213–220. <https://doi.org/10.2989/00306525.2015.1049669>
- Senf, C., Buras, A., Zang, C.S., Rammig, A., Seidl, R., 2020. Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nat. Commun.* 11. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19924-1>
- Senf, C., Sebald, J., Seidl, R., 2021. Increasing canopy mortality affects the future demographic structure of Europe's forests. *One Earth* 4, 749–755.

<https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.008>

- Senf, C., Seidl, R., 2018. Natural disturbances are spatially diverse but temporally synchronized across temperate forest landscapes in Europe. *Glob. Chang. Biol.* 24, 1201–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.13897>
- Sitzia, T., Campagnaro, T., Dainese, M., Cassol, M., Dal Cortivo, M., Gatti, E., Padovan, F., Sommacal, M., Nascimbene, J., 2017. Contrasting multi-taxa diversity patterns between abandoned and non-intensively managed forests in the southern dolomites. *IForest* 10, 845–850. <https://doi.org/10.3832/ifor2181-010>
- Stone, C., Kathuria, A., Carney, C., Hunter, J., 2008. Forest canopy health and stand structure associated with bell miners (*Manorina melanophrys*) on the central coast of New South Wales. *Aust. For.* 71, 294–302. <https://doi.org/10.1080/00049158.2008.10675048>
- Sverdrup-Thygeson, A., Skarpaas, O., Blumentrath, S., Birkemoe, T., Evju, M., 2017. Habitat connectivity affects specialist species richness more than generalists in veteran trees. *For. Ecol. Manage.* 403, 96–102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.003>
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J., Bače, R., 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *J. Veg. Sci.* 23, 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J., 2011. The forgotten stage of forest succession: Early-successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9, 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Sweeney, O.F.M.D., Wilson, M.W., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., 2010. Are bird density, species richness and community structure similar between native woodlands and non-native plantations in an area with a generalist bird fauna? *Biodivers. Conserv.* 19, 2329–2342. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9844-7>
- Taillie, P.J., Moorman, C.E., Smart, L.S., Pacifici, K., 2019. Bird community shifts associated with saltwater exposure in coastal forests at the leading edge of rising sea level. *PLoS One* 14, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216540>

- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., Barbaro, L., 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecol. Evol.* 6, 5178–5189.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2273>
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Thom, D., Sommerfeld, A., Sebald, J., Hagge, J., Müller, J., Seidl, R., 2020. Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agric. For. Meteorol.* 291, 108066.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108066>
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., Seibold, S., Müller, J., 2016a. Changes in the dominant assembly mechanism drive species loss caused by declining resources. *Ecol. Lett.* 19, 163–170. <https://doi.org/10.1111/ele.12548>
- Thorn, S., Werner, S.A.B., Wohlfahrt, J., Bässler, C., Seibold, S., Quillfeldt, P., Müller, J., 2016b. Response of bird assemblages to windstorm and salvage logging - Insights from analyses of functional guild and indicator species. *Ecol. Indic.* 65, 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.033>
- Tomášek, Z.I.V., Myslíkovjan, M.T., 2017. Regionální akční plán pro tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) v Beskydech.
- Turner, M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833–2849. <https://doi.org/10.1358/dot.2011.47.2.1576694>
- Vandekerkhove, K., Vanhellemont, M., Vrška, T., Meyer, P., Tabaku, V., Thomaes, A., Leyman, A., De Keersmaecker, L., Verheyen, K., 2018. Very large trees in a lowland old-growth beech (*Fagus sylvatica* L.) forest: Density, size, growth and spatial patterns in comparison to reference sites in Europe, *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.033>
- Vanická, H., Holuša, J., Resnerová, K., Ferenčík, J., Potterf, M., Véle, A., Grodzki, W., 2020. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe). *For. Ecol. Manage.* 470–471.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209>

- Versluijs, M., Eggers, S., Hjältén, J., Löfroth, T., Roberge, J.M., 2017. Ecological restoration in boreal forest modifies the structure of bird assemblages. *For. Ecol. Manage.* 401, 75–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.055>
- Veselá, P., Vašutová, M., Edwards-Jonášová, M., Cudlín, P., 2019. Soil fungal community in Norway spruce forests under bark beetle attack. *Forests* 10, 1–14. <https://doi.org/10.3390/f10020109>
- Viljur, M., Abella, S.R., Ad, M., Batista, J., Alencar, R., Barber, N.A., Beudert, B., Burkle, L.A., Cagnolo, L., Campos, B.R., Chao, A., Chergui, B., Choi, C., Cleary, D.F.R., Downing, W.M., Davis, T.S., Dechnik-v, Y.A., Georgiev, K.B., Gimbutas, M., Gongalsky, K.B., Gorbunova, A.Y., Greenberg, C.H., Hylander, K., Jules, E.S., Korobushkin, D.I., Köster, K., Kurth, V., Lindenmayer, D., Marra, D.M., Martín-pinto, P., Petanidou, T., Pons, P., Potts, S.G., Rapoport, I.B., Santos, X., Steel, Z., Tavella, J., Wendenburg, C., 2022. The effect of natural disturbances on forest biodiversity : an ecological synthesis. *Biol. Rev.* 000–000. <https://doi.org/10.1111/brv.12876>
- Virkkala, R., 2016. Long-term decline of southern boreal forest birds: consequence of habitat alteration or climate change? *Biodivers. Conserv.* 25, 151–167. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1043-0>
- Vogel, S., Gossner, M.M., Mergner, U., Müller, J., Thorn, S., 2020. Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: An experimental approach. *J. Appl. Ecol.* 57, 2075–2085. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13648>
- Wesolowski, T., Czeszczewik, D., Rowinski, P., 2005. Effects of Forest Management on Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* Distribution in the Bia łowie ż a Forest (NE Poland): Conservation Implications Author (s): Tomasz Weso ł owski Dorota czeszczewik & Patryk Rowi ń ski Effects of forest manage. *Acta Ornithol.* 40, 53–60.
- Weyland, F., Baudry, J., Ghersa, C., 2019. Short-term effects of a severe drought on avian diversity and abundance in a Pampas Agroecosystem. *Austral Ecol.* 44, 1340–1350. <https://doi.org/10.1111/aec.12808>
- White, A.M., Manley, P.N., Tarbill, G.L., Richardson, T.W., Russell, R.E., Safford, H.D., 2016. Avian community responses to post-fire forest structure : 19, 256–

264. <https://doi.org/10.1111/acv.12237>

Winkler, D., 2005. Ecological succession of breeding bird communities in deciduous and coniferous forests in the Sopron Mountains, Hungary. *Acta Silv. Lignaria Hungarica* 1, 49–58.

Zielewska-Büttner, K., Heurich, M., Müller, J., Braunisch, V., 2018. Remotely sensed single tree data enable the determination of habitat thresholds for the three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*). *Remote Sens.* 10. <https://doi.org/10.3390/rs10121972>

Żmihorski, M., 2016. Can clearcuts increase bird species richness in managed forests ? <https://doi.org/10.17221/787-JFS>

Żmihorski, M., 2010. The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. *Biodivers. Conserv.* 19, 1871–1882. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9809-x>

8 Odborný životopis a seznam publikací autora

Ing. Dominik Kebrle

Datum a místo narození: 18.10.1993, Praha
Tel.: +420 739 021 864
Email: kebrle@fzp.czu.cz
Trvalé bydliště: Týček 68, 338 08 Zbiroh

Vzdělání:

2018 – dosud	Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta životního prostředí, obor Ekologie, Disertační práce: Vliv disturbancí a struktury porostu na avifaunu lesních ekosystémů ve střední Evropě.
2016 - 2018	Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta životního prostředí, obor Ochrana přírody, Diplomová práce: Vliv disturbancí a dalších faktorů na strukturu a diverzitu ptačích společenstev lesních ekosystémů v NP Šumava.
2013 - 2016	Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta životního prostředí, obor Aplikovaná ekologie, Bakalářská práce: Početnost vybraných druhů ptáků v různých typech vesnické zástavby.
2009 – 2013	Střední odborná škola a Střední odborné učiliště Hořovice, obor Ochrana a tvorba životního prostředí

Jazykové znalosti:

Anglický jazyk B1 - aktivní

Ostatní dovednosti:

Znalost programů: balíček Microsoft Office, Program R, ArcGis.
Další znalosti a dovednosti: determinační znalosti ptáků dle hlasových projevů (druhy obývající lesní porosty střední Evropy)

Praxe:

2017 – dosud Vědecký pracovník ve společnosti Ekologické služby, s.r.o. spolupráce na projektech:
2022 – 2024: Nástroj pro multikriteriální hodnocení stavu lesa z hlediska potenciálu pro ochranu biodiverzity a udržení

příznivého vodního režimu (SS05010260), podpořeného TAČR.

- 2020 – 2023: Plán ÚSES v CHKO (CZ.05.4.27/0.0/0.0/19_120/0010358), podpořeného z Evropského fondu pro regionální rozvoj – OPŽP 2014-2020
- 2018 – 2023: Obnova samořídících funkcí lesních ekosystémů KRNAP v podmínkách trvající imisní zátěže (CZ.05.4.27/0.0/0.0/17_078/0008201), podpořeného OPŽP.
- 2018 – 2021: Vývoj technických prostředků a návrh metodického postupu pro vzorkování a měření vybraných látkových toků ekologicky významných látek atmosférickou depozic (TH03030513), podpořeného TAČR.
- 2017 – 2020: Návrh principů a metod identifikace, dokumentace a ochrany klíčových habitatových objektů v hospodářských lesích jako prostředku k posílení jejich mimoprodukčních funkcí (TH02030913), podpořeného TAČR.
- 2018 – 2022 Pedagogická činnost v rámci doktorského studia na Fakultě životního prostředí ČZU v Praze (výuka na cvičení z předmětů „Ekologie stanovišť“ (celkem 4 semestry),“ konzultant 12 BP a 7 DP, oponent 8 BP a 4 DP
- 2021 – 2022 Grant FŽP - IGA (Effect of natural large-scale disturbances on bird diversity in mountain spruce forests) – Hlavní řešitel

Příspěvky ve sbornících z konferencí:

- Kebrle D.** Habitat trees and their microhabitats as source of forest birds diversity in production forest. In: Harabiš F., Řeřicha M., & Ševčík R. (Eds.). Kostelecké inspirování 2019. Abstract book of the 10th Annual Conference, November 14 - 15, 2019. Prague. Czech University of Life Sciences Prague. **2019**. 98 pp. (přednáška)
- Kebrle D., Zasadil P., Ludvíková V. & Köstelová L., Zasadil P., Ludvíková V. & Köstelová L.** Bird assemblages of forest ecosystems in Šumava NP. In: Aktuality šumavského výzkumu VI. Příspěvek na konferenci, která proběhla ve dnech 6.-7. listopadu **2018** v Hotelu Šumava v Srní. Správa NP a CHKO Šumava. (přednáška)
- Kebrle D., Zasadil P., Ludvíková V. & Köstelová L.** Bird assemblages of forest ecosystems in Šumava NP. In: Harabiš F. (Ed.). Kostelecké inspirování 2018. Abstract book of the 10th Annual Conference, November 22 - 23, 2018. Prague. Czech University of Life Sciences Prague. **2018**. 80 pp. (přednáška)

Články ve vědeckých časopisech:

Kebrle, D., Hofmeister, J., Kodet, V., Hošek, J., 2023. Key structural factors and their thresholds for promoting bird diversity in spruce-dominated production forests of central Europe. *For. Ecol. Manage.* 550. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121522>

Kebrle, D., Zasadil, P., 2022. Efekt přirozených disturbancí lesních porostů a jejich velikosti na ptáky v Národním parku Šumava [Effect of natural disturbances of forest stands and their size on birds in the Šumava National Park]. *Silva Gabreta* 28, 65–82.

Kebrle, D., Zasadil, P., Barták, V., Hofmeister, J., 2022. Bird response to forest disturbance size in mountain spruce forests in Central Europe. *For. Ecol. Manage.* 524. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120527>

Kebrle, D., Zasadil, P., Hošek, J., Barták, V., Šťastný, K., 2021. Large trees as a key factor for bird diversity in spruce-dominated production forests: Implications for conservation management. *For. Ecol. Manage.* 496. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119460>

Další publikační činnost:

Hošek, J., **Kebrle, D.**, Procházka, V., Hošková, J., Brabec, M., Iarema, V., 2022. Metodika měření atmosférické depozice ekologicky významných látek do lesních porostů pomocí analýzy látkového toku podkorunové srážky – Certifikovaná metodika. Hořovice.

Hošek, J., Hofmeister, J., Hošková, J., **Kebrle, D.**, Vojta, J., Malíček, J., Tenčík, A., Kodet, V., Myšák, J., Fellner, R., Běťák, J., 2021. Management habitatových objektů (živé stromy - mrtvé dřevo) v hospodářském lese - Certifikovaná metodika. Hořovice.

Hošek, J., Hofmeister, J., Hošková, J., **Kebrle, D.**, Vojta, J., Malíček, J., Tenčík, A., Kodet, V., Myšák, J., Fellner, R., Běťák, J., 2021. Mapa vzájemných vztahů habitatových objektů a biodiverzity - Specializovaná mapa s odborným obsahem. Hořovice.

Hošek, J., Hofmeister, J., Hošková, J., **Kebrle, D.**, Vojta, J., Malíček, J., Tenčík, A., Kodet, V., Myšák, J., Fellner, R., Běťák, J., 2021. Mapa prostorové distribuce habitatových objektů - objemově velké jednotky mrtvého dřeva - Specializovaná mapa s odborným obsahem. Hořovice.

Hošek, J., Hofmeister, J., Hošková, J., **Kebrle, D.**, Vojta, J., Malíček, J., Tenčík, A., Kodet, V., Myšák, J., Fellner, R., Běťák, J., 2021. Mapa prostorové distribuce habitatových objektů - živé stromy velkých rozměrů - Specializovaná mapa s odborným obsahem. Hořovice.

V Praze dne 7. 1. 2024

Dominik Kebrle