

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 - Suchbát, 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 strukturní 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. (JANIČEK & 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:

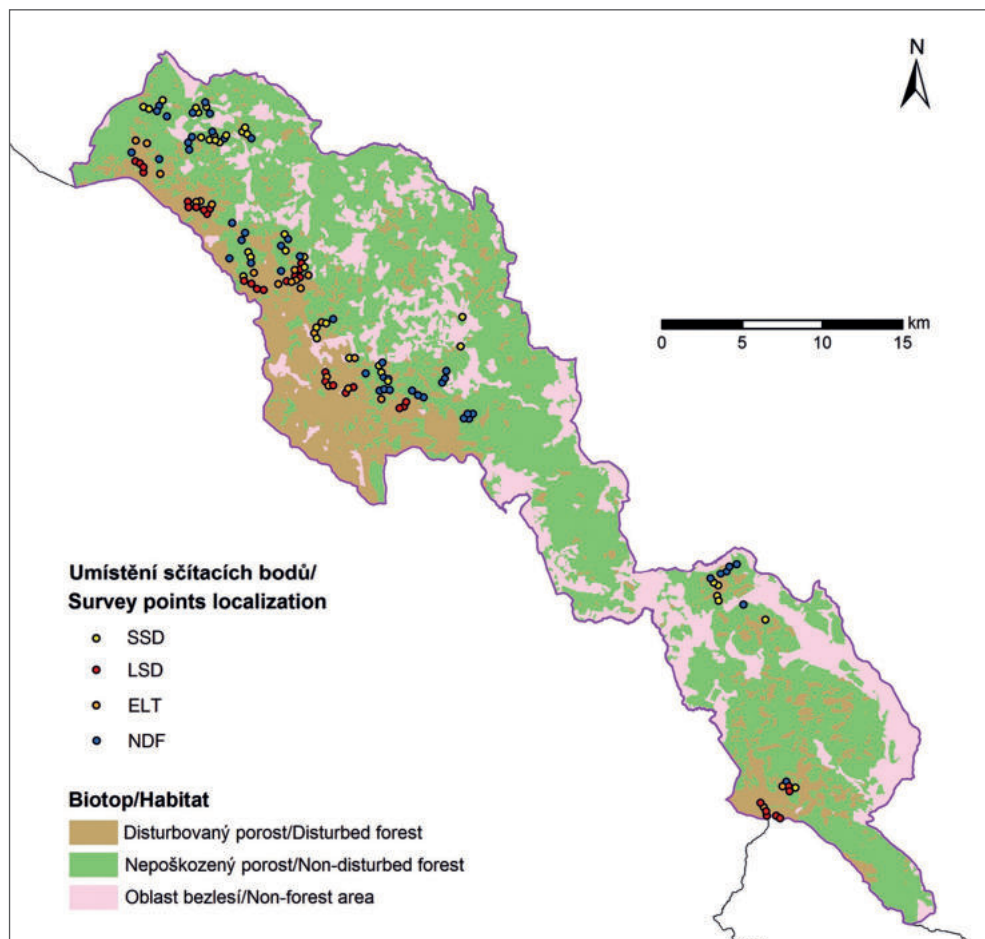
- **Nepoškozený porost /non-disturbed forest (NDF):** 48 bodů v nepoškozených smrkových porostech mezi 766–1231 m n. m. Průměrná nadmořská výška těchto ploch činí 1017 m n. m. Matrici těchto ploch tvoří nepoškozený smrkový porost. V okolí do 300 m od středu plochy se mohou místy vyskytovat drobné disturbance,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

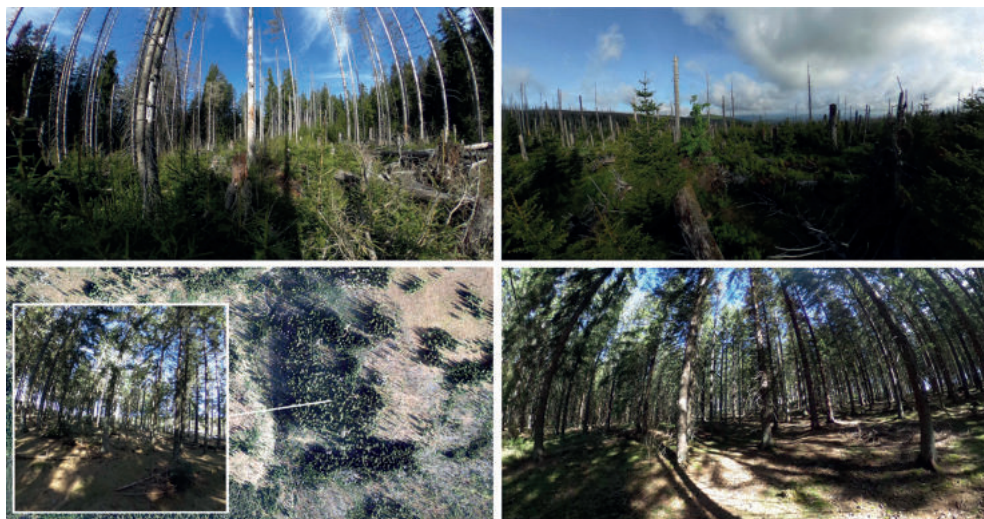


Obr. 1. Lokalizace sčítacích bodů ve čtyřech kategoriích ploch dle velikosti a závažnosti disturbance na území NP Šumava se zjednodušeným zobrazením poškozených porostů (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a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

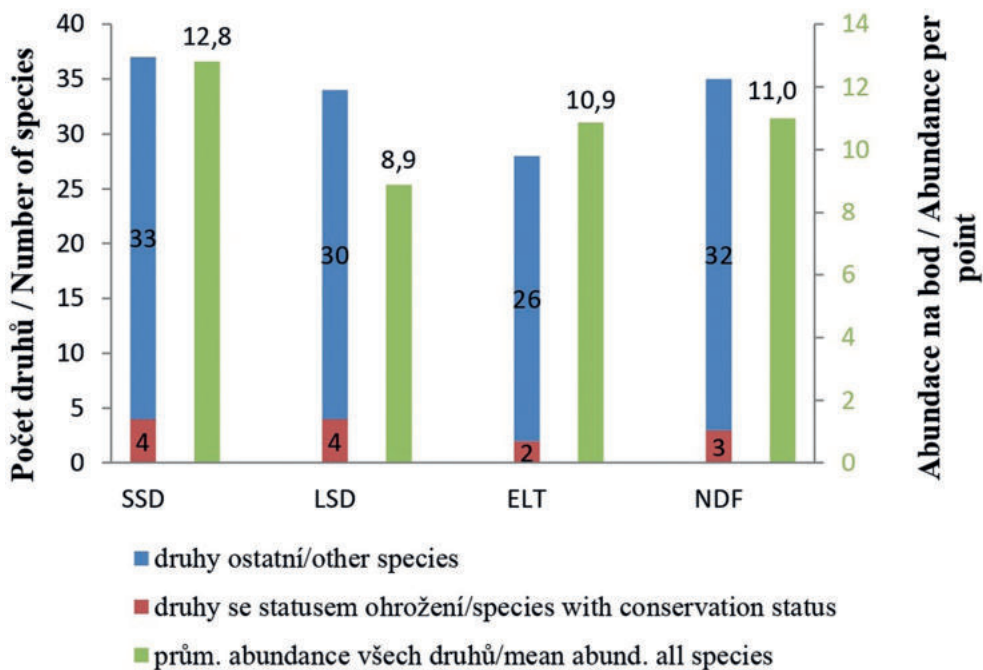
Na všech 141 plochách bylo celkem zaznamenáno 42 druhů ptáků, z toho 33 druhů z řádu pěvců (Passeriformes), 3 druhy šplhavců (Piciformes), 2 hrabaví (Galliformes), a po jednom druhu u řádů dravců (Accipitriformes), sokolů (Falconiformes), měkkozobých (Columbiformes) a kukaček (Cuculiformes). Nízké zastoupení 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 lejsek 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 strízlík 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 hřivnáč (*Columba palumbus*), sýkora uhelníček (*Periparus ater*), králíček obecný (*Regulus regulus*), králíček ohnivý (*Regulus ignicapilla*), drozd zpěvný (*Turdus philomelos*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). V případně 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

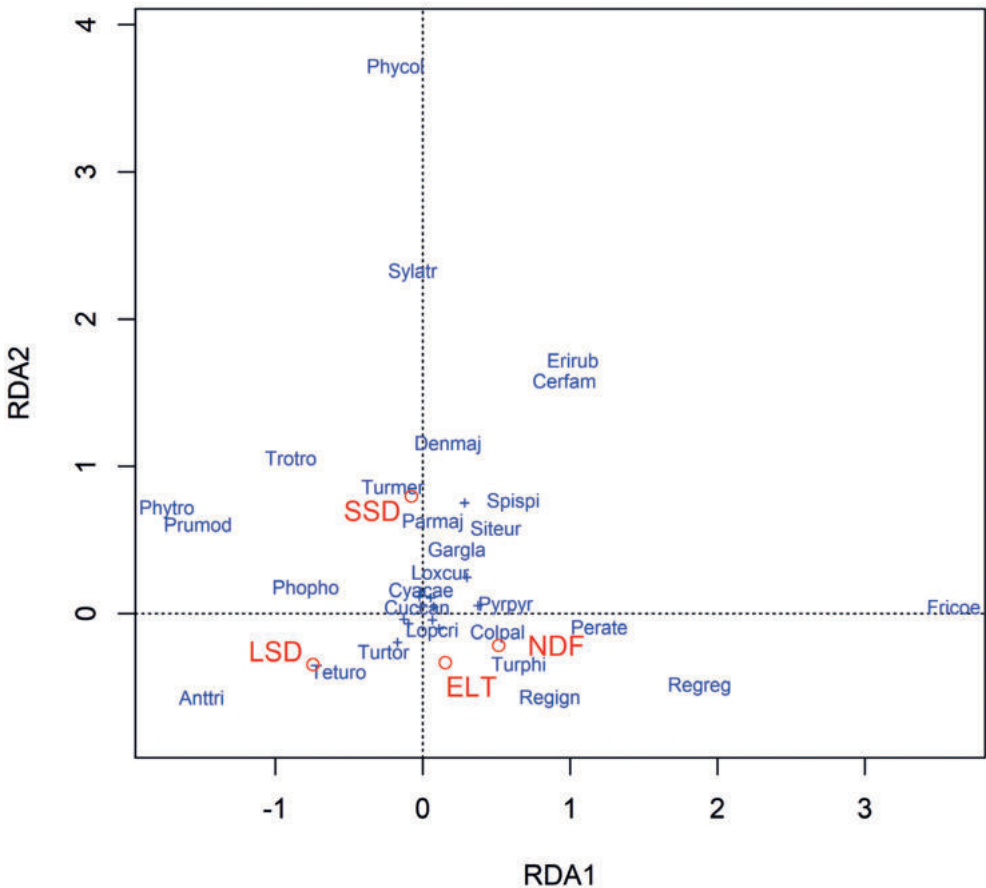


Obr. 3. Porovnání celkového počtu druhů, s rozlišením druhů se statusem ohrožení dle Červeného seznamu ČR a Vyhlášky č. 395/92 Sb. a celkové abundance na sčítací bod mezi čtyřmi kategoriemi ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně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

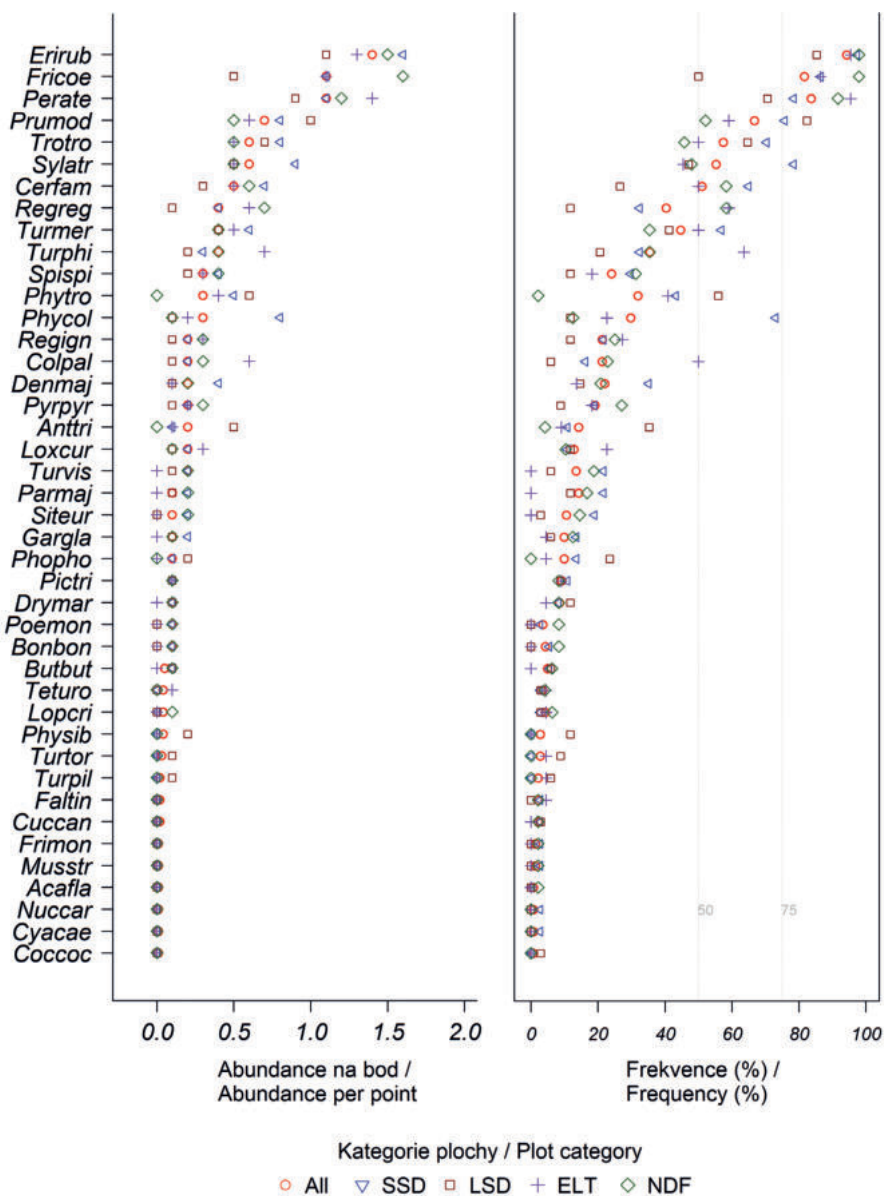
všech os RDA naznačuje, že druhy jsou ovlivňovány faktory, které definované kategorie ploch plně nepodchycují. Může se jednat např. o množství stromů vhodných k hnízdění dutinových druhů v okolí ploch, nebo různorodý zápoj podrostu nebo hlavního stromového patra, daný specifickými lokálními podmínkami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

Přírozené 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 těžištěm 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 ochrannářského hlediska, významných druhů. Přírozené 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 přírozené 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

- AUGUSTYNCZIK 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., ARCHAUX 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., ALEGRIÁ 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 ptačí společenstvo 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 ptačí společenstvo 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.

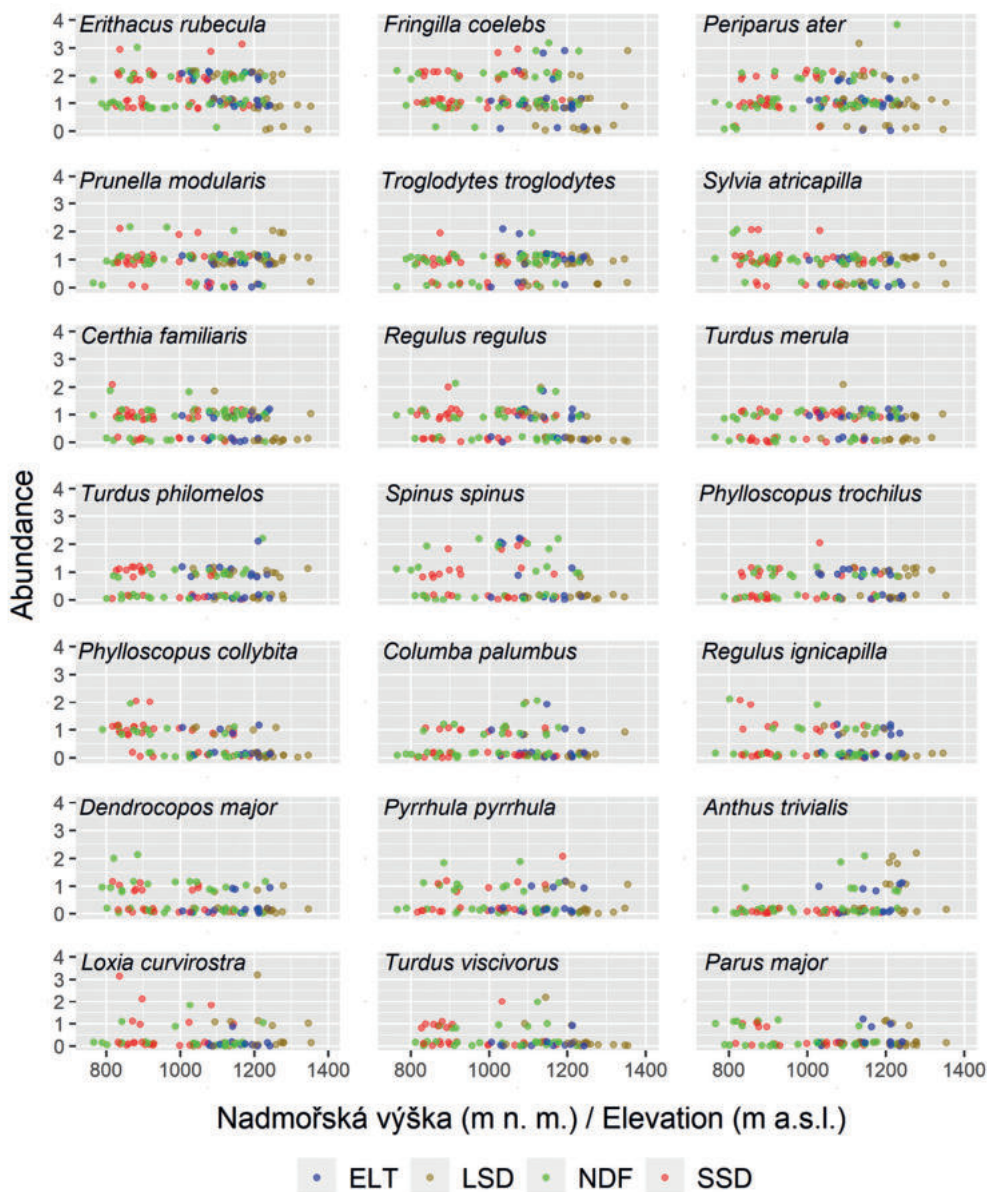
Druh / Species	Zkratka / Abbrev.	Abund.	Frekvence / Frequency (%)	Dominance (%)	Abund. na bod / Abund. per point	SSD	LSD	ELT	NDF
<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Erirub</i>	200	94,3	13,0	1,4				
<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Fricoe</i>	162	81,6	10,5	1,1				
<i>Periparus ater</i>	<i>Perate</i>	156	83,7	10,1	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).



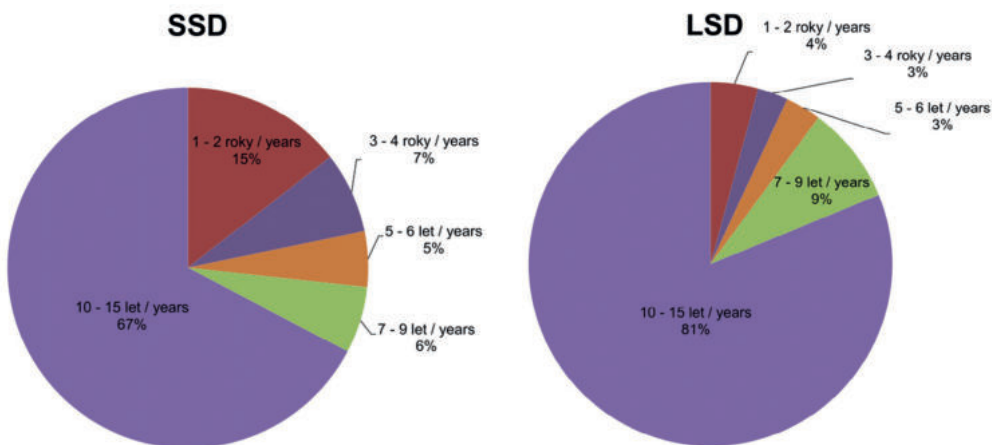
Příloha 5. Trend jednotlivých zaznamenaných druhů ptáků na gradientu nadmořské výšky s barevným rozlišením čtyř kategorií ploch (SSD = maloplošné disturbance, LSD = velkoplošné disturbance, ELT = enklávy živých stromů ve velkoplošně disturbovaných oblastech a NDF nedisturbovaný porost).

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. Přírůst 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.

