Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

DATLOVITÍ PTÁCI A JEJICH VÝZNAM V OCHRANĚ LESA

Disertační práce

Autor: Mgr. Lucie Vélová

Školitel: doc. Ing. Bc. Jakub Horák, Ph.D.

2024

Czech University of Life Sciences Prague

Faculty of Forestry and Wood Sciences

Department of Forest Protection and Entomology

WOODPECKERS AND THEIR IMPORTANCE IN FOREST PROTECTION

Doctoral Dissertation

Author: Mgr. Lucie Vélová

Supervisor: doc. Ing. Bc. Jakub Horák, Ph.D.

2024

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Datlovití a jejich význam v ochraně lesa vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele.

Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých

školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Praze dne

Podpis autora

Poděkování

Za neotřele bystré nápady, neutuchající výpomoc, cenné rady a připomínky vznesené v průběhu celé práce, děkuji svému školiteli doc. Jakubu Horákovi. Rovněž děkuji všem spoluautorům za jejich podíl při sběru dat i sepisování rukopisů. Neméně velké díky patří mému manželovi Adamovi, který mi byl oporou, poradcem a velkým pomocníkem po celou dobu mého studia. Velké díky také mé rodině a dětem za podporu, velkou pomoc a pochopení. Bez Vás všech bych práci nedokončila.

Abstrakt

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je hospodářsky významnou dřevinou. Zejména v posledních letech je vystaven stresovému působení abiotických i biotických vlivů, na které citlivě reaguje. Také další hospodářsky významné dřeviny, jako jsou např. dub letní (*Quercus robur*) a zimní (*Quercus petraea*), jsou v současnosti poškozovány vícero stresory. Zároveň, vzrůstají společenské požadavky na přírodě bližší lesní hospodaření a podporu biodiverzity. Proto je nezbytné šířeji využívat možnosti biologické ochrany lesa. Datlovití ptáci, jsou taxonem dokonale propojujícím biologickou ochranu lesa s biodiverzitu, neboť jsou predátory lesních škůdců, indikují kvalitu prostředí a zejména tesáním dutin umožňují výskyt mnoha dalších organismů.

Předložená práce shrnuje výsledky čtyř terénních studií. V první studii, jsem se zabývala vlivem pěstování smrkových monokultur na výskyt ptáků, s ohledem na biotické, porostní a krajinné charakteristiky. Druhá práce byla zaměřena na srovnání biodiverzity v lesích s dominancí původního dubu letního (*Quercus robur*) a nepůvodního dubu červeného (*Quercus rubra*). Ve třetí práci jsem studovala vliv managementu a dalších charakteristik městských lučních porostů, na diverzitu ptáků. Čtvrtá práce se zabývá otázkou, zda datlovití ptáci ovlivňují přežívání hnízd lesních mravenců. Součástí disertační práce je také review, zabývající se výskytem a ekologickými vazbami vybraných druhů datlovitých ve smrkových lesích.

Z našich výsledků vyplývá, že na výskyt datlovitých ptáků ve smrkových lesích měla kladný vliv přítomnost listnatých stromů a početnost tesaříkovitých brouků. Srovnání výskytu ptáků v porostech s dominancí dubu letního a červeného ukázalo, že neexistují významné rozdíly v druhovém bohatství, způsobené druhem převládající dřeviny. O něco vyšší počty druhů ptáků, byly zaznamenány v porostech dubu červeného. Ze zaznamenaných tří druhů datlovitých, preferovala žluna šedá (*Picus canus*) plochy s dubem letním. Z faktorů, ovlivňujících výskyt ptáků v lučních společenstvech, se jako signifikantní ukázaly, výskyt dřevin a vzdálenost od zastavěného území. Žluna zelená (*Picus viridis*), se častěji vyskytovala na plochách s vyšším zastoupením dřevin a poblíž zastavěných území. Strakapoud velký (*Dendrocopos major*), byl častěji zastižen rovněž na plochách s výskytem dřevin, avšak vzdálených od zastavěného území. Lov mravenců datlovitými ptáky během

zimního období neovlivnil následné přežívání hnízd, pravděpodobně díky teplé zimě a přítomnosti dělnic v povrchových vrstvách kupy.

Klíčová slova: biodiverzita, datlovití, dub, lesní mravenci, management, ochrana lesa, ptáci, smrk

Abstract

Spruce (*Picea* spp.) is a tree species of significant economic importance; however, it is highly susceptible to various abiotic and biotic stressors, which have become increasingly prevalent in recent years. Other economically valuable tree species, such as pedunculate oak (*Quercus robur*) and sessile oak (*Quercus petraea*), are similarly threatened by the prevailing environmental conditions. Concurrently, there is a growing societal demand for the adoption of biological methods in forest protection and the enhancement of biodiversity. Woodpeckers (*Picidae*) are a taxonomic group that effectively bridges the objectives of biological forest protection and biodiversity promotion. They serve both as predators of forest pests and as bioindicators of environmental quality and species diversity across other faunal groups.

This paper synthesizes the findings of four field studies. The first study investigated the influence of spruce monoculture cultivation on avian occurrence, considering biotic factors as well as stand and landscape characteristics. The second study compared biodiversity in forest stands dominated by the native summer oak and the non-native red oak (*Quercus rubra*). The third study examined the impact of management practices and urban grassland characteristics on bird diversity. Lastly, the fourth study explored the relationship between woodpecker activity and the survival of wood ant nests.

The results indicate that the presence of deciduous trees and the abundance of longhorn beetles (*Cerambycidae*) had a positive effect on woodpecker presence in spruce forests. A comparison of bird abundance between red oak and summer oak stands revealed no significant differences in species richness attributable to the dominant tree species. However, slightly higher bird species diversity was observed in red oak stands. The Grey Woodpecker (*Picus canus*) exhibited a preference for areas with a higher presence of summer oak. In urban grasslands, the presence of woody plants and proximity to built-up areas were key factors influencing avian diversity. The Green Woodpecker (*Picus viridis*) was more frequently recorded in areas with greater tree cover and near urban areas, while the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) was more common in areas with trees but located further from urban development. Ant predation during the winter months did not significantly

affect the subsequent survival of ant nests, possibly due to mild winter conditions and the presence of workers in the upper layers of the mounds.

Keywords: biodiversity, birds, forest protection, management, oak, spruce, wood ants, woodpeckers

Obsah

1. ÚVOD 8
2. CÍLE PRÁCE 11
3. ROZBOR PROBLEMATIKY 12
3.1 Lesní hospodářství 12
3.2 Ochrana lesa 15
3.3 Biodiverzita 16
3.4 Datlovití 20
3.5 Hnízda lesních mravenců 28
4. METODIKA 30
4.1 Ptáci ve smrkových monokulturách 30
4.2 Ptáci a nepůvodní dřeviny 33
4.3 Ptáci na městských loukách 34
4.4 Hnízda lesních mravenců 36
5. VÝSLEDKY 37
6. DISKUZE 87
6.1 Ptáci ve smrkových monokulturách 87
6.2 Ptáci a nepůvodní dřeviny 90
6.3 Ptáci na městských loukách 92
6.4 Hnízda lesních mravenců 93
7. ZÁVĚR A DOPORUČENÍ PRO PRAXI 95
8. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ 98

1. ÚVOD

Lesy pokrývají přibližně jednu třetinu území České republiky, přičemž v některých regionech rostou téměř na polovině území. Smrkové lesy rostou na necelé polovině porostní půdy, jejich velká část je pěstována v monokulturách (MZe 2023). Monokulturní pasečné hospodaření je z hlediska produkce i ekonomiky, velice efektivní způsob hospodaření. Dřevo z takto pěstovaných lesů je proto celosvětově nejvýznamnějším zdrojem dřevařských výrobků (Carle, Holmgren 2008; Cubbage et al. 2010).

Nevýhodou monokulturních lesů, oproti smíšeným porostům, je jejich vyšší náchylnost k poškození biotickými i abiotickými faktory (Huuskonen et al. 2021). Síla a frekvence disturbancí v evropských lesích v posledních letech vzrůstá (Romeiro et al. 2022). Zároveň, se zvyšuje jejich zranitelnost a tento trend bude pravděpodobně pokračovat i v budoucnu (Venäläinen et al. 2020; Forzieri et al. 2021). Střední Evropa bude v důsledku klimatických změn čelit poklesu srážek a nárůstu teplot, , což se projeví v dalším snížení obranyschopnosti stromů proti působení škůdců a patogenů (Jactel et al. 2019; Forzieri et al. 2021).

Z těchto důvodů, je nezbytné přijmout včasná opatření směřující ke snížení poškození lesů. Na krajinné úrovni, se jedná například o zvýšení heterogenity lesů, spočívající v pěstování vyššího počtu dřevin, mozaikovitý výskyt různých typů porostů či věkových tříd. Větší rozmanitost lesů, může zlepšit jejich odolnost a obranyschopnost a tím omezit rozsah škod (Marini et al. 2022). Další možností, jak zvýšit heterogenitu lesů, je výsadba nepůvodních druhů dřevin. Jež mohou být odolnější vůči působení stresových faktorů a jejichž odolnost vůči působení škůdců a patogenů vzrůstá se vzdáleností od míst jejich původního výskytu (Gadgil, Bain 1999; Pötzelsberger et al. 2021).

Důležité je také dodržování zásad ochrany lesa, včetně využívání biologické ochrany (Ramsfield et al. 2016; Gullino et al. 2022; Fischbein, Corley 2022). Biologická ochrana je ekologicky šetrná a udržitelná metoda, která využívá přirozené nepřátele škůdců, k regulaci jejich populací. Tato metoda hraje klíčovou roli v integrované

ochraně proti škůdcům, protože snižuje potřebu pesticidů a minimalizuje narušení životního prostředí (O'Neil et al. 2003; Fischbein, Corley 2022).

Využití biologické ochrany, může být finančně výhodné, účinné a tedy i dlouhodobě udržitelné (Trumbore et al. 2015). V lesních ekosystémech je výhodné udržovat vyšší biologickou diverzitu, jež je v příčinné souvislosti se stabilitou lesů. Proto je třeba soustředit síly na udržení a obnovu biodiverzity (Mori 2017). Zavádění trvale udržitelného hospodaření v evropských lesích, je zdůrazněno v národních strategiích a realizováno prostřednictvím právně závazných i nezávazných nástrojů. Jsou to směrnice EU o stanovištích a směrnice EU o ptácích, strategie EU v oblasti biologické rozmanitosti a různé systémy certifikace (Bastrup-birk et al. 2017; Matias et al. 2024). Lesníci, by proto měli využívat šetrné metody pěstování lesa a část příjmů, využívat ke zlepšení stavu lesů (Brockerhoff et al. 2008).

Nejprve bude nutné začlenit podporu biodiverzity do plánování lesního managementu a překonat problémy při aplikaci plánů. Mezi hlavní problémy patří především neurčité definování biodiverzity, a nedostatek objektivních podkladů, využitelných pro návrh alternativních a účinných způsobů lesního hospodaření (Kangas, Kuusipalo 1993).

Monokulturní lesy, jsou často považovány za druhově chudé, tzv. zelené pouště (Sky, Wagner 2007). Ve své práci, jsem se proto snažila zhodnotit vliv výsadby smrku ztepilého na ptačí společenstva. Na desítkách lokalit po celé České republice jsem sledovala výskyt ptáků ve vztahu k biotickým, porostním a krajinným charakteristikám. Ve druhé studii, jsme se zaměřili na rozdíly v druhové diverzitě městských lesů, s dominantním výskytem introdukovaného dubu červeného a původního dubu letního. Ve třetí studii, jsme se zabývali faktory způsobujícími změny v biodiverzitě městských luk, včetně vlivu dřevinné vegetace. Čtvrtá studie vyhodnocuje vliv zimní predace lesních mravenců datlovitými ptáky na přežívání jejich hnízd. Poslední práce obsahuje souhrn informací o vybraných druzích datlovitých ptáků a jejich ekologických vazbách.

Ve všech studiích jsem sledovala společenstvo ptáků včetně datlovitých. Ptáci jsou totiž ideálním taxonem, citlivě a rychle reagujícím na změny v kvalitě prostředí.

Jakožto součást potravních řetězců, jsou přímo i nepřímo ovlivňováni změnami v ekosystémech (Furness, Greenwood 2013; Vallecillo et al. 2016). Díky jejich relativně snadné detekovatelnosti a dlouhodobému sledování, lze dobře posoudit změny v jejich společenstvu (Magurran et al. 2010; Schmeller et al. 2012). Zvláštní roli mezi ptáky zaujímají datlovití, kteří nejenže indikují stav prostředí a diverzitu ostatních druhů ptáků, ale někteří jejich zástupci patří také mezi tzv. ekosystémové inženýry. Tesáním dutin umožňují výskyt mnoha dalších organismů, čímž zvyšují biodiverzitu území. V neposlední řadě jsou datlovití významnými predátory, využitelnými v rámci biologické ochrany lesa (Vélová, Véle 2019).

2. CÍLE PRÁCE

Cíli práce bylo:

(i) zpracovat review o ekologických vazbách datlovitých ptáků,

(ii) popsat a porovnat společenstva ptáků (včetně datlovitých) v lesích s různými typy managementu,

(iii) určit souvislost mezi environmentálními a prostorovými charakteristikami, lesním managementem a výskytem ptáků,

(iv) zhodnotit vliv datlovitých ptáků na přežívání hnízd lesních mravenců.

3. ROZBOR PROBLEMATIKY

3.1 Lesní hospodářství

V České republice pokrývají hospodářské lesy téměř tři čtvrtiny lesních ploch (MZe 2023). Jejich hlavních funkcí, je především produkce dřeva (Farrell et al. 2000; Mikoláš et al. 2019). Smrk ztepilý je jednou z nejdůležitějších hospodářských dřevin v Evropě (Surmiński 2007). Z tohoto důvodu, byly od přelomu 18. a 19. století původní listnaté lesy intenzivně přeměňovány na smrkové monokultury. Původní smrkové lesy se obvykle vyskytují pouze ve vyšších nadmořských výškách, nejsou primárně určeny k produkci dřeva a vesměs se jedná o lesy zvláštního určení (Vacek, Balcar 2004; Mikoláš et al. 2019; MZe 2023). Smrkové monokultury v současné době rostou na velké části středoevropské lesní půdy (Spiecker 2003). V České republice jejich rozloha mírně klesá, přesto mají téměř poloviční zastoupení. V roce 2022 rostl smrk ztepilý na 46,8 % porostní lesní půdy (MZe 2018, 2023). Hospodářské smrkové lesy, jsou často pěstovány mimo přirozené rozšíření smrku, na stanovištích s nevhodnými půdními a klimatickými podmínkami. To zvyšuje náchylnost smrku k biotickému a abiotickému poškození (Spiecker 2003; Cassagne et al. 2004; Drever et al. 2006; Neuner et al. 2015). Smrk je tedy hospodářsky významnou dřevinou, ale zároveň patří k dřevinám citlivým vůči abiotickým (např. vichřice, sucho) a biotickým (lýkožrouti, defoliátoři) vlivům. Pěstování lesů s dominancí smrků, je nežádoucí také kvůli vlivu na okolní prostředí. Holosečné hospodaření, se může projevit zejména degradací půdy, či změnou složení rostlinných a živočišných společenstev (Messenger 1980; Saetre et al. 1997; Barbier et al. 2008; Horák et al. 2019). Z mnoha studií vyplývá, že lesy s převahou nepůvodních jehličnatých dřevin, mají ve srovnání s původními dřevinami, nižší druhovou rozmanitost i nižší abundance vyskytujících se druhů (Fahy, Gormally 1998; Cassagne et al. 2004; Barbier et al. 2008). Pokles druhové diverzity, je v rozporu s vizemi moderního, trvale udržitelného, lesního hospodářství (Angelstam et al. 2004). I tyto skutečnosti vedly k požadavkům na nahrazení smrkových monokultur, původními druhy dřevin (Souček, Tesař 2008). Přítomnost smrku však může mít na biodiverzitu i pozitivní vliv (Irwin et al. 2014; Horák et al. 2019). Náhrada smrkových porostů tedy nemusí vždy působit jednoznačně pozitivně. Pěstování smrku v monokulturách tedy není vhodné zcela opustit. V úvahu je nutné vzít i skutečnost,

že udržitelné lesnictví musí biodiverzitu nejen chránit, ale také poskytovat ekonomické služby (Bengtsson et al. 2000).

Také duby mají pro člověka důležitý hospodářský, ekologický a kulturní význam (Johnson et al. 2003; Haneca et al. 2009; Costello et al. 2011). Dubové porosty pokrývají značnou část rozlohy lesů v Eurasii a Americe (Johnson et al. 2003). V České republice rostou na necelých osmi procentech porostní půdy (MZe 2023). Obdobně, jako v případě smrku, dochází poslední dobou k významnému narušení dubových porostů, v důsledku kombinace abiotických a biotických (včetně antropogenních) faktorů (Sallé et al. 2014). Jako příklad lze uvést nárůst abundance podkorního hmyzu, např. bělokaza dubového (*Scolytus intricatus*), druhu, jež profituje ze suchého a teplého počasí (Mezei et al. 2022; Macháčová et al. 2022).

Z původních druhů dubů, se na našem území můžeme setkat především s dubem letním a dubem zimním. Spíše okrajový výskyt mají duby pýřitý (*Quercus pubescens*), d. cer (*Quercus cerris*), d. mnohoplodý (*Quercus polycarpa*), d. jadranský (*Quercus virgiliana*) a d. balkánský (*Quercus frainetto*) (Buriánek et al. 2013). Z nepůvodních druhů se v lesích můžeme setkat z dubem červeným (Buriánek et al. 2013). Ten patří mezi deset nejhojnějších nepůvodních druhů vysazovaných v evropských lesích (Buriánek et al. 2013; Brundu, Richardson 2016). Dub červený se přirozeně vyskytuje v Severní Americe, konkrétně ve východní polovině USA a jihovýchodní části Kanady (Sander 1990). Do Evropy byl prvně dovezen v 17. století jako okrasná dřevina. Od konce 19. století, je využíván také v lesnictví (Nicolescu et al. 2020). Díky kvalitnímu dřevu a dobrým produkčním vlastnostem i při růstu na chudých půdách je dub červený stále významnou lesní dřevinou, která se pěstuje v řadě evropských zemí (Sander 1990; Nicolini, Topp 2005; Štefančík 2011, Nicolescu et al. 2020). Dub červený se od původních dubů liší vlastnostmi svého dřeva, které je hustší, pevné, tuhé, s dobrou zpracovatelností, impregnací a štípatelností, což z něj činí univerzální dřevo pro výrobu řeziva, nábytku a dýh (Nicolescu et al. 2020). Většina porostů dubu červeného v České republice, byla vysazena, jako půdoochranné dřeviny v 80. letech 20. století. Tyto porosty, dosud nedosáhly své zralosti. (Miltner, Kupka 2016). Ačkoliv se jedná o nepůvodní druh, vytváří dub červený stanoviště vhodná pro výskyt mnoho dalších druhů rostlin a živočichů, včetně ochranářsky významných, (Kubiak 2006; Woziwoda et al. 2017). Žaludy dubu červeného mohou sloužit živočichům jako alternativní zdroj potravy (Bieberich 2016). Jeho význam bude

s probíhající změnou klimatu, pravděpodobně ještě vzrůstat, (Nicolescu et al. 2020). Dub červený, má poměrně dobrou odolnost vůči znečištění ovzduší a tracheomykózním chorobám, což je výhodné pro jeho pěstování ve městském prostředí (Štefančík 2011; Miltner, Kupka 2016).

Městské lesy jsou specifickým typem lesů, v nichž jsou ještě více než v běžných hospodářských lesích ceněny a podporovány jejich mimoprodukční funkce (O'Brien et al. 2022). S městy a jejich obyvateli, jsou městské lesy historicky dlouhodobě spjaty a často pokrývají značnou část urbanizovaných oblastí (Konijnendijk 2018).

Proto není překvapivé, že plní celou řadu funkcí, včetně sociálních služeb (např. rekreace a péče o zdraví), ochrany životního prostředí (např. ochrana přírody, ochrana vody a ovzduší) a zlepšení životních podmínek (např. mírnění, tlumení nežádoucích klimatických podmínek ve městech), jsou také zdrojem mnoha přírodních produktů (např. hub, medu, ovoce a zvěře) (Konijnendijk 2008; Irga et al. 2015; Meyer, Schulz 2017). Produkce dřeva je možná i v městských lesích, ale její význam je často nižší než ve venkovských hospodářských lesích (Konijnendijk 2008).

Je známo, že městské prostředí negativně pozměňuje některé ekosystémové funkce a environmentální parametry. Například aktivita dekompozitorů a koloběh živin, mohou být ovlivněny pozměněným biotickým, chemickým a fyzikálním prostředím měst. Tento vliv se může projevit např. horší kvalitou půdy v městských lesích, s dopadem na další složky ekosystému (Carreiro et al. 1999). Proto má ochrana dřevin a zejména jejich původní skladby, v městském prostředí pozitivní dopad (Amini-Parsa et al. 2020). V některých regionech (včetně střední Evropy), je nabídka původních druhů dřevin, které jsou pro lesníky ekonomicky důležité, poměrně nízká. Tato skutečnost bývá příčinou nízkého počtu dřevin, které jsou v městském prostředí dostatečně odolné a zároveň vhodné pro plnění ekosystémových služeb. Proto, bylo v minulosti běžné pěstovat v městských lesích nepůvodní druhy dřevin. Jejich výhoda spočívá ve vyšší toleranci vůči antropogenním i biotickým tlakům (Sjöman et al. 2016). Kromě již zmíněného dubu červeného, patří mezi tyto druhy např. douglaska tisolistá (*Pseudostuga menziesii*) nebo borovice vejmutovka (*Pinus strobus*). Dřevo nepůvodních druhů, je díky širokému spektru využití, podstatnou surovinou evropského dřevařského průmyslu (Pötzelsberger et al. 2020). Pěstování nepůvodních druhů dřevin, je často považováno za nežádoucí, z důvodu

jejich vlivu na biodiverzitu a to i navzdory skutečnosti, že mohou lépe odolávat škůdcům (Richardson, Rejmanek 2011; Sjöman et al. 2016).

3.2 Ochrana lesa

Lesy v Evropě, Česko nevyjímaje, se v posledních letech, v důsledku klimatických změn i dalších faktorů, potýkají se zhoršením zdravotního stavu. Zároveň, také dochází ke vzniku nemalých hospodářských škod i neblahému vlivu na životní prostředí (Jaime et al. 2024, Toth 2020, Cienciala 2024). Lesní dřeviny jsou oslabovány kombinací vyšších teplot a nedostatku srážek ve vegetačním období (Taccoen et al. 2021). Zejména jehličnaté dřeviny následně neúspěšně čelí zvýšenému tlaku podkorního a dřevokazného hmyzu (Kubiak et al. 2017; Sommerfeld et al. 2021; Knížek et al. 2023). Silná napadení škůdci a patogeny vedoucí až k jejich odumření se nevyhýbají ani listnatým dřevinám (Macháčová et al. 2022). V boji proti hospodářsky nežádoucím organismům, je žádoucí postupovat dle principů integrované ochrany lesa. Ta mimo jiné klade důraz na prevenci i využití metod biologické ochrany lesa, za pomoci antagonistických organismů (Švestka et al. 1998). Význam biologické ochrany lesa vzrůstá také v důsledku tlaků na omezení pesticidů kvůli jejich vedlejším efektům, spočívajícím v dopadu na necílové druhy, i kontaminaci životního prostředí rezidui a následným vlivům na lidské zdraví (Iyaniwura 1991; Syafrudin et al. 2021).

V rámci biologické ochrany lesa se využívají antagonistické organismy schopné ovlivnit přežívání škůdců a snížit tak jejich populační hustoty, pomocí přírodě blízkých metod, jež mohou být v určitých případech i ekonomicky výhodné (Holuša, Weiser 2005; Kenis et al. 2017). Mezi regulátory bezobratlých škůdců patří patogeny (např. houby - *Beauveria bassiana*, bakterie - *Bacillus thuringiensis*, či polyedrické viry), parazitoidi - nejčastěji patřící do řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a dvoukřídlých (Diptera), parazité - hlístice (*Nematoda*) a predátoři - mravenci, ptáci (Holuša, Weiser 2005; Lipták et al. 2013; Klapwijk et al. 2016; Resnerová et al. 2022). Význam jednotlivých skupin, je vzájemně provázaný a liší se, mimo jiné, v závislosti na lokálních, environmentálních podmínkách (Stiling, Cornelissen 2005). Mezi významné predátory ze skupiny bezobratlých živočichů patří lesní mravenci, jež

dokáží ochránit stromy před silnými žíry ve vzdálenosti až desítek metrů od hnízda (Adlung 1966; Sorvari, Sorvari 2009). Z obratlovců, se jedná např. o prase divoké (*Sus scrofa*), jež při průměrné hustotě jednoho jedince na ha, dokáže zredukovat počet housenic ploskohřbetky smrkové (*Cephalcia abietis*) až o 70 % (Führer, Fischer 1991). Mezi významné predátory, využitelné v rámci ochrany před škůdci, patří také ptáci (Benayas et al. 2017). Příkladem je sýkora koňadra (*Parus major*) (Royama 1970; Yuzyk, Chaplyhina 2021). Sýkory dokáží snížit množství housenek až o pětinu (Mols, Visser 2002). Housenky, ale také brouci, jsou četně zastoupenou složkou potravy brhlíků (*Sitta* sp.), jež dokáží značně navýšit svoji abundanci v závislosti na dostupnosti potravy, včetně škůdců (Ceia et al. 2016; Yasuda et al. 2024). Důležitými predátory lesních škůdců jsou také datlovití ptáci (Vélová, Véle 2019).

3.3 Biodiverzita

Význam biologické ochrany rostlin vzrůstá s druhovou bohatostí území (Kazemi et al. 2018). Kromě toho, má biodiverzita klíčovou roli, při poskytování dalších ekologických služeb na všech hierarchických úrovních. Pozitivně ovlivňuje kvalitu života lidí ve městech i v lesích (Carrus et al. 2015; Mori 2017). Podpora druhové diverzity v krajině by proto měla být společným cílem současných snah o ochranu lesa a ochranu přírody (Dearborn, Kark 2010; Mace et al. 2012; Mori 2017). Kromě výskytu různých typů biotopů, mají na biodiverzitu území velký vliv její charakteristiky, např. konektivita, časoprostorová kontinuita, intenzita managementu a s ní spojené sukcesní stádium (Small et al. 2006; Nielsen et al. 2014; Buchholz et al. 2020). Mnohé z těchto parametrů jsou spojeny s fragmentací stanovišť. Fragmentace prostředí je klíčovým prvkem ovlivňujícím výskyt druhů a dynamiku jejich populací. Je také pravděpodobně důvodem početnějšího výskytu jedinců v nevhodných biotopech, než-li by odpovídalo teoretickým předpokladům (Ewers, Didham 2006; van Langevelde 2015). Vliv fragmentace může být snížen vytvářením umělých biotopů, zlepšujících konektivitu území (např. aleje, sady nebo zelené střechy). Jejich význam není univerzální, liší se v závislosti na konkrétním taxonu. Krajinné prvky, dostatečné pro malé a středně velké savce, mohou být nedostatečné pro bezobratlé a rostliny (Angold et al. 2006; Braaker et al. 2014). Například datel černý je schopen hnízdit v malých reziduích starých porostů, ale i v jednotlivých starých stromech, rostoucích

na holinách po těžbě dřeva. Ponechání reziduí starých porostů v hospodářských lesích, pozitivně ovlivňuje výskyt datla, a v důsledku toho, i výskyt na něm závislých živočišných druhů (Zawadski 2023). Obecně platí, že městské druhy jsou tolerantní k fragmentaci a vyznačují se vysokým kolonizačním potenciálem, lesní druhy bývají více specializované (Sattler et al. 2014; Vélová et al. 2021).

Dopady fragmentace stanovišť na druhy, se liší v závislosti na mobilních schopnostech organismu a jeho ekologických nárocích. Je například známo, že eurytopní druhy jsou fragmentací ovlivněny méně negativně, než druhy specializované na konkrétní typ prostředí (Croci et al. 2008; Rösch et al. 2013). Ve fragmentované krajině mají výhodu mobilní druhy, zatímco pro sedentární organismy, ačkoliv mohou přežívat delší dobu, je jejich budoucí lokální vymizení pravděpodobné (Stoll et al. 2009). Antropogenní vliv homogenizace prostředí v důsledku lesního hospodaření, či urbanizace je nezřídka studován na rostlinách a ptácích (McKinney 2008; Horák et al. 2019). Lepší přehled o vývoji stavu životního prostředí lze získat studiem taxonů s různou mobilitou, životní historií a potravními strategiemi (Concepción et al. 2015; Véle et al. 2023).

Dlouhodobé sledování trendů a změn na úrovni druhů a společenstev, je nezbytné, pro posouzení současného stavu a možného budoucího vývoje (Nielsen et al. 2009; Schmidt et al. 2023). Monitoring, také poskytuje informace o dodržování mezinárodních úmluv o snižování úbytku biologické rozmanitosti (Puppim De Oliveira et al. 2011). Při studiu biologické rozmanitosti, se jako důležitý ukazuje, multitaxonový přístup, kdy se studuje více taxonů najednou, na jedné lokalitě (van Klink et al. 2022). Pokud se použije vhodná metoda statistického vyhodnocení, může jeden taxon, použitý ke studiu, do určité míry, zobrazit trend jiného taxonu, díky jeho podobným nárokům na faktory prostředí (Westgate et al. 2017; van Klink et al. 2022, Vélová et al. 2023).

Urbanizované oblasti se rychle rozšiřují na úkor více či méně přírodních oblastí, což se odráží ve změnách biodiverzity (Kowarik 2011). Zejména ve srovnání s jinými typy antropogenně silně pozměněných krajin, lze města z hlediska biologické rozmanitosti považovat za jedinečné ekosystémy (Kühn et al. 2004, Faeth et al. 2011). Růst měst je často spojen s poklesem rozmanitosti rostlin, bezobratlých a obratlovců v krajinném měřítku (McKinney 2008). V oblastech s vysokou mírou urbanizace, dochází ve většině

případů, ke ztrátě biologické rozmanitosti. Naopak, v lokálním měřítku, může být růst měst jednou z příčin, relativně vysoké biodiverzity a přirozeně se nekombinující mozaice společenstev v městských oblastech.

Ve srovnání s intenzivně obhospodařovanou krajinou, či intenzivně využívanými hospodářskými lesy, je ve městech obvykle větší heterogenita ploch, protože zde existuje mozaika přírodních, polopřírodních, zastavěných a opuštěných ploch (Jongman 2002; Kühn et al. 2004; McKinney 2008). Například odumřelé větve stromů rostoucích v městských lesích a na soukromých zahradách, jsou klíčovým biotopem pro datlovité ptáky (Fröhlich, Ciach 2022).

S růstem měst ubývá přirozených stanovišť a organismů, které jsou na nich závislé. Rozrůstání měst může škodit i druhům, které žijí dále od měst, zejména v kontextu dalších negativních faktorů spojených s urbanizací (Concepción et al. 2015). Například, u datlovitých ptáků urbanizace limituje habitatové specialisty a podporuje generalisty. Změny ve společenstvech datlovitých ptáků v městské zástavbě, mohou mít kaskádový účinek na celá společenstva organismů, závislých na mrtvém dřevě, včetně dutinových hnízdičů, saproxylického hmyzu a dřevokazných hub (Johansson 2021, Frohlich 2022). Rozvoj měst, který omezuje zdroje mrtvého dřeva, proto představuje vážnou hrozbu, pro biologickou rozmanitost. Naopak udržitelný management městské zeleně, spočívající např. v zachování určitého množství mrtvého dřeva, může zmírnit dopady na biologickou rozmanitost a snížit její ztráty (Frohlich 2022). Urbanizace a suburbanizace, tak vytvářejí nové výzvy pro ochranu biologické rozmanitosti (Puppim De Oliveira et al. 2011). V územích s nízkou mírou urbanizace, nemusí být tento trend tak škodlivý, jako ve vysoce urbanizovaných oblastech. Některé druhy, či vyšší taxony, dokonce na urbanizaci reagují pozitivně (McKinney 2008; Vélová et al. 2023). Vyšší početnost některých druhů ve městech, se může pozitivně projevit na jejich výskytu mimo města, např. v lesích. Počty druhů, i početnost dutinových ptáků, jsou vyšší v příměstské krajině, kde ptáci profitují z nižší fragmentace lesů. Současně, mohou využívat zdroje, nacházející se četněji v blízkých urbanizovaných územích (Blewett, Marzluff 2005).

Biodiverzitu lesů ovlivňuje druhové složení dřevin, včetně výskytu druhů nepůvodních (Vélová et al. 2021, 2023). Vysazování nepůvodních druhů dřevin v Evropě, bylo započato již ve středověkých lesích, a to z důvodu, produkčních i estetických.

Systematické a plošně rozsáhlejší pěstování introdukovaných dřevin v lesích, i jako nelesní zeleně, započalo zejména během 18. a 19. století a snahy o pěstování introdukovaných druhů pokračují dodnes (Alizoti et al. 2022; Novák 2023). Jednou z široce rozšířených nepůvodních dřevin, je dub červený (Májeková et al. 2024). Ten může přirozeně regenerovat na úkor původních evropských druhů dřevin a ovlivňovat přízemní vegetaci (Oosterbaan, Olsthorn 2005; Chmura 2013). Proto, je v Evropě některými odborníky považován za invazní dřevinu. Tato skutečnost je častým argumentem snah o omezení jeho výsadby (Riepšas, Straigyte 2008; Pyšek et al. 2012; Nicolescu et al. 2020). Invazní druhy často přinášejí hrozby pro biodiverzitu, jako je zvýšená míra vymírání původních druhů a pozměnění genetického složení původních populací (Pyšek et al. 2020).

Je známo, že invazní dřeviny ovlivňují lesní prostředí tím, že snižují hustotu obnovy původních druhů dřevin a často homogenizují druhovou skladbu. Invazní dřeviny také způsobují změny v procesu koloběhu živin (Hejda et al. 2009; Aerts et al. 2017; Šibíková et al. 2019). I vlivy nepůvodních dřevin na biodiverzitu jsou obecně považovány za negativní (Pyšek et al. 2020). Například nárůst zastoupení nepůvodních druhů dřevin, by mohl zvyšovat vnitrodruhovou konkurenci ptáků, kteří nepůvodní druhy nepreferují (Onodi 2021). Nicméně to nemusí být vždy pravda, lesy s dominantním výskytem nepůvodních druhů dřevin, mohou být z hlediska druhové bohatosti srovnatelné (Horák et al. 2021). Např. srovnání druhové bohatosti ptáků i dalších taxonů živočichů, v porostech dubu červeného a dubu letního, ukázalo značnou podobnost. Nutno ovšem připustit, že podrobnější výsledky popisující odezvy jednotlivých druhů, byly mnohem komplexnější (Véle et al. 2023). Pokud se nepůvodní druh, jako například trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*), vyskytuje jako příměs v porostu s dominancí původních druhů, bývá strakapoudem velkým využíván pro shánění potravy (Gorman 2020).

Jedním ze způsobů, jak určit vliv managementu na biodiverzitu, je použití taxonů, které jsou dobře známé a potenciálně citlivé na změny prostředí (Siddig et al. 2016). Nejčastěji používanými indikátory jsou členovci, ptáci a rostliny (Oettel, Lapin 2021). Zejména ptáci, jsou vhodným taxonem, často využívaným v ekologických studiích, i když při využití ptáků, je nutné brát v potaz, provázanost mnoha parametrů společenstev (Lešo 2003). Obecně jsou však pro potřeby indikace dostatečně citliví

na změny lesních stanovišť a struktury mikrostanovišť. Jejich ekologické vazby jsou dobře známé (Roberge, Angelstam 2006; Evans et al. 2009; Eglington et al. 2012). Navíc, díky své dobré mobilitě, často rychle reagují na změny v lesích (Hansson 2000). Jsou obzvláště dobrými prediktory změn ve využívání krajiny (Hausner et al. 2003). Složení ptačího společenstva, závisí především na druhovém zastoupení dřevin a z něj, odvozených kvalitativních charakteristik stanoviště i okolních ploch (Hausner et al. 2002; Véle et al. 2023). Ptáci v lesích mírného pásma jsou často vysoce specializovaní na listnaté nebo jehličnaté stromy a některé druhy, jsou dokonce závislé na přítomnosti konkrétní dřeviny, jak ukazuje příklad datlíka tříprstého (Mikusiński et al. 2018).

3.4 Datlovití

Čeleď datlovití, spadající do řádu šplhavců (*Piciformes*), je v České republice zastoupena deseti druhy: krutihlav obecný (*Jynx torquilla*), žluna šedá (*Picus canus*), žluna zelená (*Picus viridis*), datel černý (*Dryocopus martius*), strakapoud velký , strakapoud jižní (*D. syriacus*), strakapoud prostřední (*D. medius*), strakapoud bělohřbetý (*D. leucotos*), strakapoud malý (*D. minor*) a datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*) (Hudec, Šťastný 2005).

Datlovití ptáci (*Picidae*) představují specifickou skupinu, jejíž druhová rozmanitost úzce souvisí s bohatstvím dalších ptačích druhů v lesích. Díky tomu, lze datlovité využít jako indikátory druhové diverzity ptáků (Mikusiński et al. 2001; Roberge, Angelstam 2006; Drever et al. 2008). V porovnání s jinými čeleděmi ptáků se datlovití vyznačují nízkým rozptylem. Jsou silně teritoriální, dospělí jedinci zůstávají ve svém teritoriu po celý život a tato teritoria neopouštějí ani v zimě (Winkler, Christie 1995; Gorman 2004; Pechacek 2006). Typický natální rozptyl, se pohybuje do 12 km od místa vylíhnutí (Pechacek 2006). Hnízda datlovitých mohou být od sebe vzdálena i stovky metrů a často jsou opakovaně využívána (Pechacek, Kristin 2004; Smith 2007). Opuštěné dutiny datlovitých ptáků využívá mnoho dalších druhů živočichů (Newton 1994). Datlovití také rychle reagují na strukturní změny lesa, např. na nárůst objemu mrtvého dřeva, resp. hmyzu jej obývajícího (Dufour-Pelletier 2020).

V lesních ekosystémech mají datlovití ptáci nezastupitelný ekologický význam. Dutiny, které vytvářejí, slouží jako útočiště pro mnoho dalších druhů živočichů. Jedná se zejména o tzv. sekundární dutinové druhy, jejichž výskyt v hospodářských lesích je často limitován nedostatkem dutin (Newton 1994). Mezi bezobratlé živočichy využívající tyto dutiny patří saproxylický hmyz, vosy (*Vespoidea*) a motýli (*Lepidoptera*). Z ptáků jsou to například sýkorovití (*Paridae*), lejskovití (*Muscicapidae*), brhlíkovití (*Sittidae*), puštíkovití (*Strigidae*) a holubovití (*Columbidae*). Mezi savce využívající dutiny patří myšovití (*Muridae*), veverkovití (*Sciuridae*), netopýrovití (*Vespertilionidae*) a plchovití (*Gliridae*) (Korpimäki 1984; Kirby, Drake 1993; Johnsson 1993; Czeszczewik, Walankiewicz 2003; Wesolowski, Rowinski 2004, 2012). Významným druhem pro ohrožená společenstva saproxylických brouků bukových lesů ve střední Evropě je strakapoud bělohřbetý, který je považován nejen za jejich deštníkový druh (Angelari et al. 2024). Mnozí z těchto živočichů rovněž přispívají k regulaci populací hospodářsky nežádoucích organismů (Civantos et al. 2012). Z pohledu tvorby dutin je nejvýznamnějším druhem datel černý, který je jediným tvůrcem velkých dutin a tím pádem klíčovým druhem evropských lesů (Johnsson 1993, Kosinski et al. 2010). Datlovití ptáci také představují ideální druhy pro šíření organismů rostoucích na stojících kmenech stromů, zejména se jedná o epifytické lišejníky (*Lichenes*), mechorosty (*Bryophyta*), řasy (*Chlorophyta*) a houby (*Fungi*) (Johansson 2021).

Datlovití ptáci jsou kompetitoři nejen mezi sebou, ale i mezi ostatními obratlovci. Přítomnost datlů je například negativně korelována s výskytem žluny zelené (Haila, Jarvinen 1977). V zemědělské krajině často kavky obecné (*Corvus monedula*) vyhánějí datly černé z nově vytesaných dutin (Hansen 1984). Veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) mohou při vysokých početnostech významně negativně ovlivňovat hnízdní úspěšnost strakapoudů (Smith, 2005). Na druhou stranu, strakapoud velký, tvorbou dutin vytváří podmínky vhodné pro výskyt saproxylických bezobratlých živočichů (Kirby, Drake 1993), čímž nepřímo pozitivně ovlivňuje i ostatní datlovité ptáky, díky zvýšené potravní nabídce (Smith 1997). Tyto složité ekologické vazby řadí datlovité mezi indikátory ekologických změn. Například datlík tříprstý je vhodným indikátorem časových a prostorových změn krajiny. Je také považován za indikátora přírodních

lesů a celé gildy sekundárních dutinových druhů ptáků (Derleth et al. 2000; Roberge, Angelstam 2006).

Zpracovaná rešerše se dále podrobněji zabývá třemi druhy datlovitých ptáků: datlem černým, strakapoudem velkým a datlíkem tříprstým. Ostatní druhy datlovitých, vyskytující se na území Česka (krutihlav obecný, žluna šedá, žluna zelená, strakapoud jižní, strakapoud prostřední, strakapoud bělohřbetý a strakapoud malý), jsou z ekologického hlediska neméně významné, avšak jsou vesměs méně početné nebo jsou méně vázáné na typy lesů, jimž jsem se věnovala během postgraduálního studia.

Datel černý využívá různé druhy stromů pro tesání dutin. Jedná se často o buk lesní (*Fagus sylvatica*), borovici lesní (*Pinus sylvestris*), smrk ztepilý a další druhy (Lang, Rost 1990; Johnsson 1993; Angelstam, Mikusinski 1994; Ahlén, Tjemberg 1992 in Mikusinski 1995). Preferovaný průměr stromu je často závislý na druhu dřeviny a pohybuje se mezi 30–40 cm (Johnsson 1993; Ahlén, Tjemberg 1992 in Mikusinski 1995). Preferuje stromy s měkčím dřevem, bez nízkých větví, v prostředí lesa s méně hustým porostem, čímž minimalizuje jak eneregetické ztráty, tak i riziko predace (Puverel 2019). Jeden pár datlů potřebuje mít k dispozici několik dutin, které často mění mezi hnízdními sezónami, některé z nich využívá opakovaně. Je to z hlediska energetické úspory a počtu přeživších mláďat výhodnější (Kosinski 2019). Většina opětovně využitých dutin k hnízdění, se nachází v živých, oslabených či teprve nedávno uschlých stromech (Rolstad et al. 2000; Bocca et al. 2007; Wesolowski 2011).

Strakapoud velký, oproti datlovi černému, využívá pro tvorbu dutin užší stromy. Devadesát procent dutin strakapouda velkého se nachází ve stromech o průměru 28 cm nebo širších (Smith 1997). Pokud se jedná o živý strom, spokojí se strakapoud i s menším průměrem (Hanson 1992). Pro tesání dutin si vybírají vysoké stromy, umístěné v porostech, kde jsou i jiné stromy vzrostlé (Barrientos 2010). V pralesech, strakapoud tesá dutiny především v tlustších kmenech (medián 50 cm) (Hebda et al. 2017). Strakapoud velký silně preferuje mrtvé stromy, ne ve všech případech, je ale upřednostňuje. Jedná se například o uschlé duby, které nejsou ke hnízdění strakapoudů využívány. Jejich suché dřevo brzy ztrácí kůru a jádrové dřevo se stává

těžkým a nevhodným materiálem pro tvorbu dutin (Glue, Boswell 1994; Smith 1997; Michałek, Miettinen 2003). Na rozdíl od jiných datlovitých ptáků je průměrný stupeň rozpadu stromů, využívaných strakapoudem velkým, relativně nízký (Michałek, Miettinen 2003). Strakapoud velký často obsazuje více než jednu dutinu (Cramp 1985). Stromy vhodné ke hnízdění jsou často využívány opakovaně, přičemž 17 % hnízdních stromů bylo využito již v předchozím roce a celkově bylo znovu využito ke hnízdění více než 21 % stromů (Glue, Boswell 1994; Smith 1997). Objem hnízda u strakapouda velkého se pohybuje v rozmezí 3,5–3,7 l (Carslon et al. 1998; Remm et al. 2006). Většinu dutin vysoko nad zemí tesá v kmeni (cca 80 %), méně dutin je umístěno ve větvích. Přibližně dvě třetiny hnízdních dutin jsou umístěny ve vnějších viditelných defektech dřeva, v jizvách a jejich blízkosti (Cikovic et al. 2014, Hebda 2017).

Význam daltlovitých ptáků, jako výrazných přirozených regulátorů populací škůdců, je prokazován opakovaně (Overgaard 1970; Török 1988; Mikusinski 1995; Fayt et al. 2005; Alder, Marsden 2010; Flower et al. 2014). Přesto, je jejich cílené využívání v ochraně lesa, dosud velmi omezené. Z pohledu ochrany lesa lze datlovité ptáky hodnotit dvěma úhly pohledu. Prvním úhlem pohledu je poškozování dřevní hmoty datlovitými ptáky, při hledání potravy nebo při tvorbě hnízdních dutin (Hadfield, Magelssen 2006). Druhým úhlem pohledu, je predační tlak datlovitých. Datlovití populačně ovlivňují vybrané skupiny živočichů, jak prospěšných (lesní mravenci), tak i škůdců (listožravý, podkorní a dřevokazný hmyz). Při lovu xylobiontního hmyzu, mohou poškozovat dřevo, avšak dřevo je již znehodnocené chodbami jejich kořistí. Významnější poškození může vzniknout při tesání dutin. Datlovití ptáci vybírají strom ke hnízdění v závislosti na fázi života stromu, kvalitě dřeva, rychlosti přírůstu, druhovém složení stromu, zastoupení fragmentovaných a okrajových částí porostů a selekcí mezi predačním a kompetičním tlakem (Blanc, Martin 2012). Druhové zastoupení doupných stromů se na jednotlivých lokalitách liší (Wesolowski, Tomiałojć 1986; Hansson 1992). Přestože, byla hnízda zaznamenána i ve zdravých částech stromů, většinou k jejich stavbě využívají stromy poškozené mechanicky nebo stromy poškozené působením hub (Wesolowski, Tomiałojć 1986; Johnsson 1993; Smith 1997; Hardersen 2004).

Potravní nároky datlovitých, jsou v souladu s požadavky ochrany lesa. Datlovití hledají potravu náhodně při pohybu po kmeni, a jakmile ji detekují, záměrně a energicky se zaměří na jedno místo, kde se snaží mechanicky proniknout ke kořisti. Po několika klováních následuje krátká pauza, během které, ptáci soustředěně poslouchají, s cílem přesně lokalizovat kořist. Mohou detekovat kořist také vizuálně, například pozorováním závrtových otvorů. Pod sněhem, dokáží například vnímat i malé pohyby mravenců rodu *Camponotus* (Nuorteva et al. 1981). Druhy s větší hmotností těla a delším zobákem, mají širší spektrum velikosti potravy. Průměrná velikost kořisti a její objem vzrůstají s velikostí těla ptáků (Török 1988). Druhy více závislé na larvách, žijících ve dřevě, jako je například strakapoud velký, mají menší snůšky, než druhy závislé i na jiných zdrojích potravy (Koenig 1986). Také doba hnízdění datlovitých, v temperátních lesích, je evolučně synchronizována s dobou výskytu největšího množství larev (Török 1990; Pasinelli 2001; Wiktander et al. 2001). Na počet mláďat datlovitých ptáků, a tedy i na populační hustotu, má vliv množství potravy během hnízdní, i mimo hnízdní sezóny (Fayt 2003). Při dostatku potravy se zvyšuje i abundance datlovitých, což je výhodné pro regulaci populací škůdců. V období hnízdění, využívá strakapoud velký, pro získávání potravy ve smíšeném porostu, zejména habr obecný (*Carpinus betulus*) a lípu malolistou (*Tilia cordata*). Potravu sbírá nízko na širokých částech kmene. Zatímco, v mimohnízdním období, využívá více smrk ztepilý a dub letní. Potravu sbírá vysoko, na tenkých nebo uschlých větvích (Stanski 2023).

V potravě datlovitých nalezneme larvy a dospělé jedince mnoha druhů brouků (*Coleoptera*), mšic (*Aphidoidea*), tiplicovitých (*Tipulidae*), mravenců (*Formicidae*), srpic (*Mecoptera*) a červců (*Coccoidea*) (Pettersson 1983; Török 1988). Součástí potravy datlovitých je například kozlíček osikový (*Saperda carcharias* L.), který patří mezi nejvýznamnější živočišné škůdce topolů v Evropě (Cramer 1954; Tichý 1963; Nuorteva et al. 1981). Datlovití dokáží snížit počet larev kozlíčků, přibližně o 12 % (Tichý 1963). Například strakapoud bělohřbetý, je schopen ulovit jednu larvu za 15–20 minut a celkem 30–50 larev za den. Dva týdny starý strakapoud, spotřebuje přibližně 25 g potravy denně, přičemž jedna larva kozlíčka váží 0,7–1,5 g (Reinikainen 1979 in Nuorteva et al. 1981). Jedno dvoutýdenní mládě, tak denně pozře 17–39 larev. Přesné údaje o vlivu ptáků na populace kořisti v evropských lesích, jsou vzácné. Ale

obecně lze říci, že populace členovců (Arthropoda) (zejména larev), dokáží datlovití ptáci zredukovat o 19–98 %, často se jedná přibližně o 50 % (Fayt et al. 2005; Böhm et al. 2011). Samice strakapouda velkého a její mláďata, využívají jako zdroj potravy i hálky vlnatky jilmové (*Eriosoma lanuginosum*), kdy požírají nejen samotné mšice, ale i jejich medovici (Londei 2022). V potravě datlovitých ptáků, nejsou všechny taxony jen škůdci; například lesní mravenci rodu *Formica*, mají jednoznačně pozitivní přínos pro ochranu lesa (Véle, Modlinger 2017).

Kůrovci (*Scolytidae*), tesaříkovití (*Cerambycidae*) a pavoukovci (*Arachnida*) jsou dominantní složkou potravy datlíka tříprstého. (Fayt 2003; Pecháček 2004; Romero-Calcerrada, Luque 2006). Datlík tříprstý, reaguje početně i behaviorálně na přemnožení kůrovcovitých a je považován za jejich důležitého predátora (Pecháček 2004). Mortalita kořisti, závisí na hustotě datlíků, početnosti a velikosti kořisti a na nepřímých vlivech. S rostoucí početností kůrovcovitých brouků, stoupá i jejich zastoupení v jídelníčku datlíků, což umožňuje datlíkům hrát klíčovou roli, při regulaci kůrovců v jehličnatých lesích. V lesích s epidemickou a pandemickou populací kůrovců, dosahují datlíci srovnatelných hustot, což naznačuje, jejich klesající numerickou odpověď, při nejvyšších hustotách kořisti. Děje se tak pravděpodobně kvůli zvýšeným teritoriálním interakcím (Fayt et al. 2005). V porostech s vysokou abundancí kůrovců, může hnízdní hustota datlíků vzrůst až čtyřicetpětkrát, ve srovnání s porosty bez přemnoženého kůrovce. Datlík sbírá potravu nejen v lesním prostředí, ale i mimo něj, ke sběru potravy rád využívá i paseky (Imbeau, Desrochers 2002). Nejvíce potravy nachází na mrtvých jehličnanech, především na smrku (Romero-Calcerrada, Luque 2006), ale využívá také rozpadající se listnaté stromy. Preference stromů, je u datlíka závislá na ročním období. V pozdním jaru až létě, loví v lesích s listnatými stromy a na rozpadajících se stromech. Od pozdního léta do časného jara, jejich potravu tvoří téměř výhradně podkorní hmyz, sbíraný na jehličnanech. V tomto období, výrazně preferuje druhy vázané na smrk ztepilý. V zimních měsících, tedy loví přednostně ve smrkových lesích. Během letních měsíců, v potravě převládají larvy dřevokazného hmyzu, především tesaříkovití a další brouci a pavouci (Fayt 2003; Pecháček 2004). Kvůli relativně malé velikosti, mohou kůrovci představovat méně vhodnou potravu, pro rychle rostoucí mláďata (Pecháček, Kristin 2004). Například kůrovci, dosahují délky přibližně 0,6 cm, zatímco alternativní

kořist, jako jsou tesaříkovití nebo pavouci, dosahuje velikosti 1,3 cm (Pecháček, Kristin 1996). Během celoročního sledování potravních preferencí datlíka, bylo zjištěno, že se v potravě datlíků nachází také plži (Gastropoda), členovci (náležející do 11 čeledí), ale i semena rostlin. Zastoupení jednotlivých taxonů v potravě datlíka, se liší, mezi hnízdním a mimohnízdním obdobím. Mezi pohlavími, nebyl prokázán rozdíl. Potrava mláďat, je obdobná jako u dospělců. Na stromech, které datlík využívá k lovu potravy, je zastoupeno více druhů, než kolik je skutečně loveno. Larev tesaříkovitých, je na těchto stromech méně, než kolik se nachází v exkrementech, což dokládá potravní preference datlíků. U pavoukovců, byl podíl v potravě stejný, jako na stromech (Pecháček, 2004).

Datel černý je potravní specialista (Bocca et al. 2007). V celé Eurasii dominují v jeho potravě mravenci, zejména mravenci rodu *Camponotus* a larvy saproxylických brouků. Většinu potravy, nachází v jehličnatých lesích, ale loví také na listnatých stromech (Mikusinski 1995). Při shánění potravy se vyhýbá lesním okrajům (Bereczki et al. 2015). Mezi jeho typickou kořist, patří mravenec obrovský (*Camponotus herculeanus*), mravenec lesní (*Formica* sp.), lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), lýkožrout borový (*I. sexdentatus*), kozlíčci (*Monochamus* spp.), kousavec korový (*Rhagium inquisitor*), pilořitky (*Sirex* sp.), kozlíček (*Saperda perforata*) a bělokaz březový (*Scolytus ratzeburgi*) (Mikusinski 1995). Průměrný denní příjem potravy, datlími mláďaty, je přibližně 76 g, což odpovídá více než 27 jedincům kořisti. Dělnice a vývojová stadia mravenců tvoří většinu (96 %) jeho potravy, nejčastěji se jedná o mravence žijící v kmenech stromů. Zbývající část potravy, datla černého, tvoří především hospodářsky nežádoucí druhy (Gal 1970).

Strakapoud velký, loví potravu především ve starších porostech, ale nevyhýbá se ani pasekám (Rolstad et al. 1995). Potravu loví na živých i mrtvých stromech a na zemi (Rolstad et al. 1995; Osiejuk 1998; Smith 2007). Jeho potrava zahrnuje mšice (*Aphidoidea*), dvoukřídlé, sekáče (*Opilionida*), klopuškovité (*Miridae*), motýly a brouky (Török 1988). Dominantní zastoupení v potravě strakapouda velkého, mají zejména brouci, ale také semena šišek a nektar. Semena šišek tvoří značnou část jejich stravy po celý rok (Osiejuk 1998). U smrkových šišek strakapoudi preferují střední velikost a u borových šišek nevyužívají šišky s příliš velkou apofýzou (Dylewski

et al. 2017). Potravní chování strakapoudů velkých, je charakterizováno vysokou plasticitou, která se mění v závislosti na dostupnosti potravy (Osiejuk 1998).

Moderní lesnictví, od začátku dvacátého století, ovlivňuje datlovité ptáky různými způsoby hospodaření. Což datlovité ptáky částečně i ohrožuje, neboť jsou závislí na přítomnosti mrtvých a rozkládajících se stromů. V hospodářských lesích je o 70 % méně mrtvého dřeva, než v lesích bezzásahových (Wesolowski et al. 2005). Stojící mrtvé stromy o průměru větším než 20 cm, jsou v hospodářských lesích pětkrát méně časté, než v bezzásahových lesních územích (Walankiewicz et al. 2002). Srovnání počtu druhů a početnosti datlovitých ptáků, v lesích Bialowieze, ukazuje, že v bezzásahových lesích, je více druhů a vyšší abundance, než v lesích hospodářských (Walankiewicz et al. 2011). Datlovití, jsou také ovlivněni přítomností plantáží nepůvodních druhů stromů, které méně často využívají k tvorbě dutin a ke hnízdění (Gjerdé et al. 2005; Barrientos 2010). Ve skutečnosti, i přes tyto informace, lze biotopové požadavky datlovitých, skloubit s požadavky na těžbu dřeva (Virkkala 2006).

Početnost datlíků, v hospodářských lesích, je přímo úměrná ploše, zbývajících vhodných lesů a množství mrtvého dřeva. Například lesy, s holosečným způsobem hospodaření, jsou pro datlíky tříprsté vhodné, pouze po dobu 10–30 let (Bütler et al. 2004). Prostorová mozaika lesů po těžbě, neposkytuje optimální konfiguraci pro hnízdící datlíky (Franklin et al. 1997). Datlík tříprstý, je tak v důsledku konvenčního lesního managementu omezen, habitatovými i potravními zdroji (Imbeau et al. 1999; Imbeau, Desrochers 2002). V částech lesů, kde dochází k těžbě, se velikost populace může snížit až na pouhých 14 % původní velikosti. Ve fragmentech nevytěžených lesů, jsou datlíci třikrát méně početní, ve srovnání s neobhospodařovanými lesy (Wesolowski et al. 2005). Způsob lesního hospodaření, zde hraje klíčovou roli. Selektivní těžba stromů, vytváří maloplošnou dynamiku mezer, která může zajišťovat dlouhodobě vhodné habitaty s dostatkem suchých stromů. Podle modelu vytvořeného Romero-Calcerrada, Luque (2006), se datlíci tříprstí, soustřeďují v nejkvalitnějších biotopech, s ohledem na množství zdrojů, druhové složení dřevin a strukturu lesů. Tyto biotopy, bývají vzdáleny více než 50 m od cest a více než 600 m od obydlených území. Zbytky starých lesů, jsou klíčové, pro zachování populace

datlíků, uvnitř mozaiky, člověkem využívaných lesů (Imbeau, Desrochers 2001). Biotopové nároky datlíků, jsou jednoznačně v rozporu s komerčními lesnickými činnostmi a s požadavky lesního hospodaření na ochranu lesa (Bütler, Schlaepfer 2001; Imbeau, Desrochers 2002; Wesolowski et al. 2005). Po provedené těžbě, je často průměrná plocha zbývajících vhodných habitatů nižší, než kritická plocha, která se pohybuje kolem 30 % (Andrén 1994; Imbeau, Desrochers 2002). Disturbanční historie lesních ploch, se odráží ve vlastnostech populací saproxylických brouků, což také ovlivňuje výběr habitatů ptáky. Kontinuální udržování heterogenity ve struktuře lesa, vede ke koexistenci mnoha stádií rozkládajícího se dřeva, a tedy, i ke stabilnímu množství potravy, pro datlovité ptáky (Kuuluvainen 2002).

Datel černý, reaguje na lesní hospodaření odlišně. Od konce 19. století, se ve střední a západní Evropě rozšiřuje, v důsledku opětovného zalesňování a pozitivně reaguje především na vzrůstající plochu jehličnanů (Mikusinski 1995). Ve srovnání s většinou dalších zástupců čeledi datlovitých, je méně citlivý na způsoby lesního hospodaření (Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1997; Rolstad et al. 1998). Strakapoud velký, je přizpůsoben fragmentovaným lesům a běžně se vyskytuje i v malých fragmentech (např. Bianconi et al. 2003; Ónodi, Csörgő 2013). Tyto fragmenty, mohou být příležitostně obsazeny nestálými jedinci nebo malým počtem párů a mohou sloužit jako nášlapné kameny, důležité pro lokální dynamiku populace (Bianconi et al. 2003).

Datlovití ptáci, tedy hrají klíčovou roli v lesních ekosystémech nejen díky své schopnosti vytvářet dutiny, které podporují biodiverzitu, ale také jako regulátoři populací škůdců, což přispívá k udržení zdravé stability lesních porostů. Početnost datlů, se v posledních letech ve střední Evropě zvyšuje, v důsledku klimatických změn a vyšší dostupnosti potravy, která je důsledkem rozsáhlého odumírání lesů ve střední Evropě (Edworthy et al. 2011; Askeyev et al. 2022; Singh et al. 2024).

3.5 Hnízda lesních mravenců

Lesní mravenci (*Formica* sp.), jsou důležitou složkou ekosystémů. Zvyšují půdní pH, koncentrace živin a ovlivňují výskyt rostlin (Jílková et al. 2011; Sondej, Domisch 2022).

Přímo i nepřímo ovlivňují společenstva živočichů, včetně lesních škůdců (Laakso 1999; Adlung 2009). Hnízda lesních mravenců často vymírají v důsledku lidské činnost (Eeva et al. 2004; Véle, Frouz 2023), proto je důležitá jejich ochrana (Balzani et al. 2022). Snahy o ochranu a využití mravenců v ochraně lesa ve střední Evropě, započali v sedmdesátých letech devatenáctého století (Akce *Formica*). V rámci této aktivity, dobrovolníci mapovali hnízda, osekávali vegetaci rostoucí na hnízdech a v případě ohrožení, přenášeli hnízda na bezpečná místa (Daňo 2002).

Zpočátku, byly nad hnízdy stavěny ochranné kryty, za účelem omezit poškozování mravenčích hnízd datlovitými ptáky (Daňo 2002). Tyto kryty sestávaly z ocelové, či dřevěné konstrukce a pletiva (Hruška 1982). Sledování hnízd prokázalo, že stavba krytů zvyšovala jejich přežívání (Miles 2008). Během zimy, totiž datlovití ptáci vyhrabávají chodby do hnízd, kde loví zimující dělnice. Toto chování, bývá pozorováno zejména u žluny zelené, méně často u žluny šedé, datla černého, strakapouda prostředního, s. velkého a strakapouda malého (Rolstad, Rolstad 1995; Mikusinski 1997; Berberich, Berberich 2023). V době nedostatku potravy, mohou být mravenci stěžejním zdrojem, umožňujícím přežití ptáků (Rolstad et al. 2000). Z ekosystémového pohledu, je krytování hnízd sporné, neboť také datlovití ptáci, jsou prospěšní pro ochranu lesa (Virkkala 2006). Stejně jako mravenci, i datlovití, loví škůdce, včetně podkorního hmyzu (Fayt et al. 2005; Edworthy et al. 2011). Jejich hnízdní dutiny, jsou využívány mnoha dalšími druhy živočichů, včetně hmyzožravých ptáků. Datlovití, tak nepřímo podporují biodiverzitu (Vélová, Véle 2019). Od instalace krytů, bylo později upuštěno, neboť je finančně i časově náročná a neudržované kryty, mohou hnízda mravenců poškozovat (Klein 2005; Miles 2008). V posledních letech, dochází k nárůstu abundance datlovitých ptáků ve střední Evropě (Edworthy et al. 2011; Askeyev et al. 2022; Singh et al. 2024). S jejich abundancí, současně vzrůstá poškozování hnízd lesních mravenců (Berberich, Berberich 2023). Naskýtá se otázka, zda není vhodné, opět začít chránit hnízda lesních mravenců před poškozováním.

4. METODIKA

Metodika sledování ptáků, byla ve všech třech studiích stejná. Ptáci byli sčítáni bodovou metodou (et al. 2013). V patnácti minutových intervalech byly zaznamenány všechny druhy, které byly viděny nebo slyšeny do vzdálenosti 20 m od středu plochy. Přeletující ptáci nebyli zaznamenáváni. Relativně malý poloměr sčítací plochy, umožňuje maximalizovat počet zaznamenaných druhů, neboť eliminuje možnost, že některé ptáky (např. obývající koruny stromů) nebude možné zjistit. Rovněž nám umožnil vztáhnout výskyt ptáků k měřeným atributům stanovišť, větší poloměr, by mohl zasahovat do porostních okrajů nebo do okolních porostů (Šálek et al. 2010; Hostetler, Main 2016). To lze doložit na příkladu smrkových porostů, kdy maximální povolená šířka, je dvojnásobek průměrné výšky stromů, tj. přibližně 60 m) (MZe 2018; Horák et al. 2019). Ve všech studiích byly ptáci sčítání dvakrát, během jarního období, což umožnilo detekovat ptáky ozývající se v odlišné době. Sčítání jsem prováděla v době od svítání do pozdních ranních hodin a pouze ve dnech s vhodnými klimatickými podmínkami (bez deště, bez teplot vyšších než 20 °C).

4.1 Ptáci ve smrkových monokulturách

Ptáky jsme studovali na 43 lokalitách, rovnoměrně rozmístěných po celé České republice. Ze studie, jsme apriori vyloučili lokality, kde byl smrk ztepilý potenciálně původní (19 lokalit) (Nožička, 1957, 1972), či naopak chyběl (9 lokalit). Vzdálenost mezi jednotlivými lokalitami, byla min. 35 km. Všechny plochy, se nacházely v dospělých (tj 100 ± 10 let) lesních porostech, kde byl převládající dřevinou smrk ztepilý.

Jako závislou proměnnou, jsme použili výskyt ptačích druhů. Jako nezávislé proměnné, jsme zvolili devět environmentálních prediktorů, rozdělených do tří kategorií. První kategorie, zahrnovala biotické faktory a odrážela vztahy mezi ptáky a početností potenciální kořisti. Za tímto účelem, jsme do každého porostu umístili větvový lapák, složený ze šesti čerstvě uříznutých smrkových větví, svázaných do podoby žebříku (Véle a Horák, 2018). Svazky, byly umístěny na kmen smrku ztepilého, uprostřed každé zájmové plochy, tj. v místě sčítacího bodu ptáků. Horní okraj lapáku, se nacházel ve výšce přibližně 3,5 m nad zemí. Lapáky, byly umístěny v polovině

března a odneseny v polovině května. Ihned po deaktivaci, jsme sloupli kůru a v laboratoři jsme spočítali počty larev a dospělců kůrovců a tesaříků. V každém studovaném porostu jsme také spočítali počet hnízd mravenců, jež náležela k rodům *Camponotus* spp., *Formica* spp. a *Lasius* spp.

Druhá kategorie prediktorů, zahrnovala porostní charakteristiky zkoumaných lesních porostů. Konkrétně jsme zkoumali korunový zápoj, počet poškozených stromů a množství čerstvého mrtvého dřeva. Korunový zápoj, byl měřen pomocí kruhového objektivu Sigma 4,5 mm 1:2,8 DC HS, s rybím okem. Fotografie byly pořízeny v době prvního monitoringu ptáků, severně od stromu s lapáky, ve výšce 2 m nad zemí. Všechny fotografie byly následně vyhodnoceny pomocí programu Gap Light Analyzer 2.0. Počty stojících poškozených stromů a množství mrtvého dřeva, byly zjišťovány na stejné ploše, na které probíhal monitoring ptáků (kruh o poloměru 20 m). Všechny smrky se zlomenými větvemi, odřenou kůrou a dalšími defekty, byly započítány jako stojící poškozené stromy. Do objemu mrtvého dřeva, byly zahrnuty všechny kusy ležící na zemi (o průměru > 5 cm) a stojící zbytky kmenů. Všechny stojící zbytky byly změřeny. Rozměry dřeva ležícího na zemi, byly měřeny na čtyřech transektech a následně přepočítány na celou plochu porostu (Adolt et al. 2013). Terénní práce probíhaly v roce 2018.

Třetí kategorie prediktorů, se týkala struktury lesů v širším okolí. V každém porostu jsme stanovili zastoupení smrku a listnatých dřevin. Následně jsme pomocí GIS, vypočítali plochy jehličnatých a listnatých porostů v okolních lesích, vymezených kružnicemi o poloměrech 2, 5, 8, 10 a 15 km (EEA 2016).

Pro analýzu prostorové autokorelace závislých proměnných, jsme použili balíček „spdep“. Použili jsme globální Moranovo I a testování významnosti pomocí 199 permutací. Všechny závislé proměnné, které byly významně ovlivněnyjsme použiliv následných statistických výpočtech. Každá autokovarianta byla použita jako nezávislá proměnná (de Frutos et al. 2007).

Výše uvedené způsoby využití lesních porostů, jsme analyzovali pomocí prostorového rozdělení. Vypočítali jsme pokryvnost každé nezávislé proměnné, v pěti kruzích (poloměry 2, 5, 8, 10 a 15 km) se středy v místě pozorování. Použité poloměry byly optimální pro analýzy vliv na ptáky (od 2 km), protože mají nejlepší odezvu, při menších vzdálenostech, bychom analyzovali struktury porostů, nikoliv využití krajiny. Vyhnuli jsme se překryvům mezi pozorovacími body v krajině a mezi nimi (max. poloměr byl 15 km) (Horak et al. 2013; Horák 2016). Nejprve jsme použili balíček HH pro výpočet faktoru inflace rozptylu (VIF) k posouzení potenciální multikolinearity mezi způsoby využití krajiny. Protože jsme mezi nezávislými proměnnými nepozorovali multikolinearitu (VIF ≥ 2), použili jsme při prostorovém rozdělení všechny typy lesních porostů.

Druhová bohatost, byla testována na normalitu pomocí kombinace histogramu a Shapiro-Wilkova testu. Pro jednotlivé poloměry jsme sestavili zobecněné lineární modely (GLM), se sledovanou druhovou bohatostí ptáků, jako závislou proměnnou a třemi kategoriemi lesních porostů.

V GLM jsme jako závislou proměnnou použili pozorovanou druhovou bohatost ptáků (Gaussovo rozdělení) a tři kategorie nezávislých proměnných (biotické faktory, charakteristiky lesních porostů a využití krajiny). Jehličnaté lesy ve vzdálenosti 15 km jsme vyloučili z důvodu multikolinearity s biotickými faktory a charakteristikami porostů.

Pro výběr nejlepších GLM, jsme použili balíčky nlme, pgirmess a MASS. Výběr modelů byl založen na kritériu ΔAICc < 2. Pouze tyto modely byly dále využívány (Burnham a Anderson, 2002). Nakonec bylo porovnáno 12 GLM. Pro vizualizaci vybraného GLM, jsme použili balíček car. Pro analýzu vlivu na datlovité jsme použili GLM s kvaziPoissonovým rozdělením. V analýzách jednotlivých druhů, jsme použili GLM s binomickým rozdělením. Do analýz, jsme zahrnuli pouze druhy s pěti a více pozorováními. Všechny statistické analýzy byly provedeny v programu R.

4.2 Ptáci a nepůvodní dřeviny

V této studii, byl porovnáván jeden nepůvodní a jeden původní druh dřeviny. Konkrétně jsme porovnávali vliv dvou dubů, původního dubu letního a nepůvodního dubu červeného. Jednalo se o duby vzrostlé (tj, starší 80 let). Studie byla provedena v roce 2017, v městských lesích města Pardubice. Studijní lokality byly součástí fragmentů městských lesů (o rozloze ≈ 800 ha), využívaných, jako hospodářské lesy. Konkrétně jsme studovali 10 lesních fragmentů. Tyto lesní fragmenty byly od sebe odděleny nelesními krajinnými prvky. V každém lesním fragmentu, jsme vybrali čtyři plochy (tj. stejný počet políček v rámci stratifikovaného návrhu). Na dvou plochách se nacházely porosty dubu červeného, na dvou dubu letního. Souhrnně jsme tedy studovali 20 ploch, s dubem červeným a 20 ploch s dubem letním. Každá studovaná plocha měla průměr 40 m (1 256 m^2), s konkrétním stromem (dub červený nebo dub zimní) uprostřed. Nejednalo se o monokulturní porosty, jako přimíšené dřeviny, se v porostech vyskytovaly bříza bělokorá (*Betula pendula*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), javor mléč (*Acer platanoides*), topol osika (*Populus tremula*), smrk ztepilý (*Picea abies*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*), trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*), lípa velkolistá (*Tilia platyphyllos*), lípa srdčitá (*Tilia platyphyllos*), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a třešeň ptačí (*Prunus avium*).

V rámci studie, jsme se zabývali, výskytem tří taxonů, kromě ptáků (reprezentujících skupinu s dobrou schopností šíření), jsme studovali brouky (reprezentující skupinu se střední schopností šíření) a půdní makrobezobratlé (reprezentující skupinu se slabou schopností šíření). Kromě počtu zjištěných druhů (závislá proměnná), jsme sledovali 7 nezávislých proměnných.Korunový zápoj, který vyjadřuje mikroklimatické a světelné podmínky, byl měřen pomocí fotografií pořízených směrem vzhůru ve výšce 1,5 m nad zemí za použití fotoaparátu s rybím okem. Snímky byly opět následně analyzovány v programu Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 2000). Všechny ostatní studované proměnné, byly měřeny v kruhu o průměru 40 m (Loskotová, Horák 2016). Podíly obou studovaných druhů dubů v rámci stromového patra (%), byly vypočteny jako míra zastoupení původního a nepůvodního druhu v každé ploše. Rovněž jsme stanovili druhové bohatství ostatních stromů. Dále jsme kvantifikovali mrtvé dřevo listnatých stromů, neboť odráží charakter studovaného lesního prostředí (Horák et al.

2016). Objem mrtvého dřeva, byl stanoven včetně všech kusů ležících na zemi (o průměru > 5 cm) a stojících zbytků kmenů (Adolt et al. 2013). Průměr stromu, rostoucího uprostřed plochy, byl měřen v prsní výšce.

K analýze druhové bohatosti, složení společenstev a odezvy jednotlivých druhů jsme použili datové matice popisující přítomnost/nepřítomnost druhů. Tento přístup umožnil srovnání výsledků u taxonů studovaných odlišnými metodami. Pro vizualizaci odezvy druhové bohatosti jednotlivých skupin na procentuálním zastoupení studovaných druhů dubů jsme použili atributové grafy. Odezva závislých proměnných byla založena na celkovém počtu druhů. Tato informace byla vizualizována pomocí zobecněného lineárního modelu. Krokový výběr (stepwise selections), byl použit pro srovnání mezi nulovým, lineárním, kvadratickým a kubickým GLM, a to na základě korigovaných hodnot Akaikeho informačního kritéria. Pro hodnocení vlivu na ptáky jsme použili Gaussovo rozdělení. Pro vyhodnocení výskytu druhů, jsme použili kanonickou korespondenční analýzu, s unimodálním rozdělením (výskyt druhů byl zaznamenán jako přítomnost, resp. nepřítomnost). Procentuální zastoupení původních a nepůvodních dřevin, jsme analyzovali, jako dvě spojité proměnné. Odezva jednotlivých výskytů druhů byla analyzována pomocí vizualizace biplotů s t-hodnotami. Všechny ostatní nezávislé proměnné (otevřenost koruny, tloušťka kmene, mrtvé dřevo a počet druhů stromů) byly zahrnuty jako kovariáty. Uvedené mnohorozměrné analýzy byly provedeny v programu Canoco 5.12.

4.3 Ptáci na městských loukách

V roce 2017 jsme studovali 34 městských travnatých ploch rozmístěných na území města Pardubic. Plochy byly vzájemně izolovány plochami s jiným způsobem využití. Všechny travní porosty byly zemědělsky využívány jako louky nebo s nedávno ukončeným hospodařením. Louky se nacházely ve vzdálenosti do 10 km od centra města. Jejich rozloha se pohybovala od 0,2 do 149 ha (průměr 28 ha).

V rámci studie, jsme se zaměřili na tři taxony živočichů a cévnaté rostliny. Kromě ptáků, se jednalo o suchozemské plže a motýly. Taxony byly zvoleny s ohledem na odlišné schopnosti rozptylu (Götmark et al. 2008; Horak et al. 2013; Jackson, Fahrig 2014). Předpokládali jsme, že živočichové s nejhoršími rozptylovými schopnostmi,

budou více reagovat na strukturu vegetace a management území, zatímco mobilnější ptáci budou silněji reagovat na strukturu krajiny (Jokimäki 1999; Aguirre-Gutiérrez et al. 2017). Jako vysvětlující proměnné jsme zvolili jedenáct environmentálních prediktorů rozdělených do tří kategorií. První kategorie zahrnovala biotické faktory a odrážela vztah složení společenstva daného taxonu s druhovou bohatostí ostatních studovaných živočišných taxonů (např. druhové složení ptáků s druhovou bohatostí suchozemských plžů a motýlů) a cévnatých rostlin. Rostliny byly použity pro jejich důležitou roli pro výskyt živočichů (např. jako potrava nebo úkryt). Nakonec jsme získali čtyři biotické proměnné: rostliny, suchozemské plže, motýly a ptáky. Druhou kategorií prediktorů, byly strukturní charakteristiky studovaných luk. V této kategorii, jsme zkoumali intenzitu obhospodařování na lokalitě, a to pomocí semikvantitativní škály: od opuštěných (bez kosení), kosených (kosených jednou ročně nebo mozaikovitě), intenzivně kosených (kosených dvakrát až třikrát ročně) a periodicky kosených (kosených v závislosti na výšce porostu) luk. Zaznamenávali jsme také procentuální pokryvnost holé půdy a dřevinné vegetace (odhad s rozlišením 5 %). Třetí kategorie prediktorů se týkala, míry fragmentace stanovišť. Pro každou studovanou louku, jsme vypočítali vzdálenost od nejbližšího travního porostu, jako podobného typu stanoviště a od nejbližší zastavěné plochy, jakožto nejméně přirozeného typu využití krajiny ve městech. Vypočítali jsme také obvod každé studované plochy, protože v městské krajině je vhodnějším prediktorem biodiverzity nežli rozloha (Horák 2016). Abychom zohlednili časoprostorovou kontinuitu lokality, rozdělili jsme každý travní porost do tří kategorií na semikvantitativní škále: recentní (přítomný teprve od roku 2003), středněvěký (přítomný od roku 1966) a starý (přítomný nejméně od roku 1844). Podkladem byly letecké snímky z roku 2003 (mapy.cz), vojenské topografické mapy z roku 1966 (archivnimapy.cuzk.cz) a mapy stabilního katastru z let 1834-1844 (archivnimapy.cuzk.cz).

Všechny analýzy byly provedeny v programu Canoco 5 (Šmilauer, Lepš 2014). Potenciální překryv rozložení druhového složení tří studovaných taxonů byl vypočten pomocí detrendované korespondenční analýzy, s využitím první a druhé osy pro vizualizaci. Příspěvek různých prediktorů (biotických, strukturních a fragmentačních) k vysvětlení druhového složení jednotlivých studovaných taxonů jsme hodnotili pomocí kanonické korespondenční analýzy s 9 999 permutacemi.

4.4 Hnízda lesních mravenců

Studie proběhla ve smrkových lesích, poblíž Nového Města pod Smrkem (okres Frýdlant). V září 2022 jsme vybrali 116 hnízd mravence *Formica polyctena*. U každého hnízda jsme změřili průměr a výšku, vyhodnotili aktivitu dělnic, korunový zápoj a pokryvnost vegetace na hnízdech. Průměr a výška byly měřeny s přesností na 5 cm. Korunový zápoj a zárůst hnízd vegetací byly odhadnuty s přesností 10 % na základě zastínění oblohy nad hnízdem, resp. procenta povrchu kupy pokrytého vegetací (Véle, Frouz 2023). Aktivita dělnic byla hodnocena na stupnici od 0 do 4, podle počtu pozorovaných dělnic pohybujících se po povrchu hnízda. V říjnu, tj. v době před ukončením aktivity dělnic byla hnízda zkontrolována. Žádné hnízdo nebylo v této době poškozeno. V březnu 2023, na začátku aktivity dělnic po zimním období, jsme spočítali počet chodeb vyhrabaných ptáky v jednotlivých hnízdech a změřili jejich hloubku. Pět hnízd, která byla poškozena z jiných důvodů, bylo ze studie vyloučenp. V září 2023 byla opětovně změřena velikost zbývajících 111 hnízd a znovu stanovena aktivita dělnic. Měření velikosti hnízd a aktivity dělnic, bylo provedeno podle standardních metodik používaných pro inventarizaci hnízd (Hruška 1990; Daňo 2002).

Vzhledem k tomu, že průměr a výška hnízd spolu korelují, byl při analýzách použit objem hnízd. Ten byl vypočten, jako průměrný objem tříosého elipsoidu (Frouz, Finer 2007). Proměnná „změna aktivity“, byla vypočtena, jako aktivita dělnic ve druhém roce pozorování, od níž byla odečtena hodnota aktivity v prvním roce pozorování. Vliv počtu chodeb na změnu aktivity dělnic a objemu hnízda byl testován pomocí Kruskal-Wallisova testu. Závislost počtu chodeb na aktivitě dělnic, objemu hnízda, korunovém zápoji a pokryvnosti vegetace byla testována pomocí zobecněných lineárních modelů s kvaziPoissonovým rozdělením (Pekár, Brabec 2020). Všechny výpočty byly provedeny v programu RStudio 2024.04.2+764 (RStudio Team 2020).

5. VÝSLEDKY

Předložená disertační práce vznikla na základě čtyř publikovaných prací a jednoho rukopisu, zabývajících se problematikou, jež odpovídá stanoveným cílům. Články jsou přiloženy jednotlivě.

První publikace se zabývá vlivem pěstování smrkových lesů na výskyt ptáků včetně datlovitých, rovněž obsahuje vyhodnocení faktorů, které výskyt ptáků ovlivňují:

Vélová L., Véle A., Horák J., 2021: Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. Forest Ecology and Management 480: 118657. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657

Druhá publikace vyhodnocuje vliv pěstování dubu letního a nepůvodního dubu červeného na diverzitu tří taxonů živočichů, včetně ptáků:

Véle, A., Vélová, L., Plewa, R., Tuf, I.H., Míkovcová, A., Brestovanská, T., Rada, P., Mock, A., Horák, J., 2023: From leaf litter to crowns: Response of animal biodiversity to native and non-native oak vegetation. Forest Ecology and Management 534: 120856. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120856

Třetí publikace obsahuje výsledky studie o managementu městských luk na diverzitu vybraných taxonů, včetně ptáků:

Vélová, L., Véle, A., Peltanová, A., Šafářová, L., Menendéz, R., Horák, J., 2023: High-,Medium-, and Low-Dispersal Animal TaxaCommunities in Fragmented Urban Grasslands. Ecosphere14(2): e4441. https://doi.org/10.1002/ecs2.4441

Čtvrtá publikace je review o významu a ekologických nárocích z pohledu ochrany lesa nejvýznamnějších druhů datlovitých ptáků:

Vélová L., Véle A., 2019: Význam datlovitých ptáků v ochraně lesa: review. Zprávy lesnického výzkumu 64: 77-84.

Pátým výsledkem je rukopis, zabývající se dopady predace lesních mravenců datlovitými ptáky na přežívání mravenišť:

Véle, A. Vélová L., : Impact of woodpecker predation on the survival of wood ant nests.

5.1 Vélová L., Véle A., Horák J., 2021: Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. Forest Ecology and Management 480: 118657

Forest Ecology and Management 480 (2021) 118657

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

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

Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests

Lucie Vélová [a], Adam Véle [a,b], Jakub Horák [a,c,*]

[a] Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Forest Protection and Entomology, Kamýcká 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic
[b] Forestry & Game Management Research Institute, Strnady 136, Jíloviště CZ-252 02, Czech Republic
[c] Department of Biology, Faculty of Science, University of Hradec Králové, Rokitanského 62, CZ-500 03 Hradec Králové, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:
Bark beetles
Woodpeckers
Canopy openness
Longhorn beetles
Landscape cover

ABSTRACT

Norway spruce (*Picea abies*) is one of the most important target trees in forestry. In Central Europe, it is grown primarily in forest plantations. However, the distribution area of this tree species is declining due to climate change and trends toward sustainable forest management. The question how artificial habitats such as plantations influence the native biota is still unclear. We aimed to investigate the influence of spruce plantations on bird communities at the country level. We focused on birds in relation to biotic, stand and land use characteristics. We studied bird communities (including woodpeckers) throughout the Czech Republic. All sites were situated in mature spruce forest plantations. Birds were sampled using the point count method, and nine environmental predictors were considered to potentially affect the bird community. Our results indicate that the representation of deciduous trees (within stands and in the surroundings) and longhorn beetles (as prey) have a predominant effect on the species richness of birds, including woodpeckers. The effects of longhorns and deciduous trees in the stand were positive, while deciduous forests in the surroundings had a negative effect. We also found several species associated with spruce, even in plantation forests. An important finding regarding the future management of spruce stands is that bird communities exhibited a strong relationship with spruce, even outside of its native range. Admixture with deciduous trees was favorable at the stand level, while at the landscape level, there is the need for adequate spruce-dominated forests, and deciduous forests may serve as obstacles. We argue that plantations cannot only be seen as tree farms or green deserts but also be used for biodiversity management. Nevertheless, it is important to leave deciduous trees within the stand until the end of the rotation period, as birds find food and nesting places in these trees.

1. Introduction

Tree plantations are the most important source of timber products. Therefore, they generate large amounts of money (Carle and Holmgren, 2008; Cubbage et al., 2010). Plantations are often considered green deserts (Acosta, 2011; Qui, 2014). Nevertheless, foresters that use sustainable methods of silviculture to manage forests can use the resulting income to improve the actual state of the forests (Brockerhoff et al., 2008). Two of the most important questions related to such forests are as follows: What is the optimal representation of forest plantations with respect to more natural forest management approaches? Where should they be located? One important part of any attempt to answer these questions is recognizing how such artificial habitats influence the native biota.

The Norway spruce (*Picea abies*) is one of the most important economic trees in Europe (Surmiński, 2007). For this reason, since at least the end of the 18th century, the original deciduous forests have been converted into spruce plantations. Currently, spruce plantations grow on a large part of Central European forestland (Spiecker, 2003); for example, in the Czech Republic, spruce has a greater than 50% representation in forests (MZe, 2018). Plantations are often grown outside the natural distribution of spruce in habitats with inadequate soil and climatic conditions. This causes the spruce trees to be susceptible to biotic and abiotic damage (Spiecker, 2003; Cassagne et al., 2004; Drever et al.,

* Corresponding author at: Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Forest Protection and Entomology, Kamýcká 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic.
E-mail address: jakub.sruby@gmail.com (J. Horák).

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657
Received 1 June 2020; Received in revised form 23 September 2020; Accepted 25 September 2020
Available online 6 October 2020
0378-1127/© 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

2006; Neuner et al., 2015; Holuša et al., 2018). Therefore, spruce is a commercially important tree but is also one of the most endangered because of abiotic (e.g., windstorm, drought) and biotic (bark beetles, defoliators) threats. Spruces planted in plantations cause undesirable environmental conversion. This can be reflected by a change in the composition of plant and animal assemblages (Saetre et al., 1997; Barbier et al., 2008; Horák et al., 2019). Many studies have indicated that nonnative coniferous trees have a lower species diversity and abundance than native ones (Fahy and Gormally, 1998; Cassagne et al., 2004; Barbier et al., 2008), which is inconsistent with the visions of modern sustainable forestry (European Commission, 2003). These facts and arguments, and in particular the conservation of biodiversity, have driven the call for the replacement of spruce monocultures with native tree species (Souček and Tesař, 2008). Nevertheless, the effect of spruce forest substitution may not always be clearly negative. Some studies have shown that the presence of spruce can also have a positive effect on biodiversity (Irwin et al., 2014; Horák et al., 2019). It was recently claimed that sustainable modern forestry must not only conserve biodiversity but also provide economic services (Bengtsson et al., 2000). This is important for spruce plantations in Europe than for most of other trees (Surmiński, 2007; Carle and Holmgren, 2008; Šišák and Novotný, 2016).

One way to determine the influence of management on biodiversity is the use of taxa that are well known and potentially sensitive to environmental changes (Siddig et al., 2016). Birds in particular are sufficient taxa frequently used in ecology. They are sensitive to forest habitat alterations and microhabitat structure, and their ecology is well known (Roberge and Angelstam, 2006; Evans et al., 2009; Eglington et al., 2012; Irwin et al., 2014). Moreover, because of their good mobility, they often respond quickly to changes in forests (Hansson, 2000). They are especially good predictors of changes in land use at a landscape level (Hausner et al., 2003). The composition of the bird community depends on tree species composition and the habitat quality features derived therefrom, such as physiognomy, productivity, and surrounding area composition (Hausner et al., 2002). Birds in temperate forests are often highly specialized on deciduous or coniferous trees, and some species are even dependent on spruce presence (Mikusiński et al., 2018).

Woodpeckers are a special group of birds. Their species richness is often closely correlated with the richness of other birds at the stand level, and therefore, they can be used as an indicator of overall bird richness (Mikusiński et al., 2001; Roberge and Angelstam, 2006; Drever et al., 2008). Among birds, woodpeckers are relatively poor disperses. Adults often stay in one area throughout their whole life. Many species are territorial. Furthermore, they do not leave their breeding territories even during winter (Winkler and Christie, 1995; Gorman, 2004; Pechacek, 2006). Their typical natal dispersal is relatively short (Pechacek, 2006; Ciudad et al., 2009; Gil-Tena et al., 2013). The nests can be often used repeatedly (Smith, 1997; Pechacek, 2004). The abandoned cavities of these birds are used by many other animal species (Newton, 1994). The black woodpecker (*Dryocopus martius*), a creator of large cavities, is considered a keystone species of European forests (Johnsson, 1993; Kosinski et al., 2010).

For these reasons, forest managers should pay attention to birds. Birds serve many functions in ecosystems, such as acting as predators, scavengers, seed dispersers, seed predators and pollinators. In summary, they can be considered ecosystem engineers (Whelan et al., 2008). In Europe, long-term studies and explorations of population trends have shown significant losses of forest birds of up to nearly 20% (Gregory et al., 2007; Virkkala, 2016). For example, Gregory et al., (2007) considered habitat alteration caused by forest management to be one of the main causes of the decline in boreal forest birds. Unfortunately, Mahon et al. (2014) predicted a further decline in the abundance of birds in coniferous forests in the next 100 years. The causes of the decline in bird species are climatic and habitat changes and their combinations (Virkkala, 2016). The causes of declines observed in specific regions cannot be generalized or extrapolated to a wider geographic scale. Individual regions differ in terms of species pool, abiotic factors, habitat types and the interscale interaction of processes in space and time (Wells et al., 2011; Wiens, 2011). Therefore, further studies are needed to understand how and why bird species dynamically respond to local and landscape-scale forest attributes (Wells et al., 2011). This fact, related to the declining area of spruce plantations, was the main reason for the focus of our study. The specific aim of our work was to evaluate the influence of Norway spruce plantations on bird communities at the country level. This study is timely because in the context of climate change, there has been an intensive reduction in spruce plantations as a result of drought. There has also been an uncontrolled increase in the abundance of phloeoxylophagous insects, which cause large-scale dieback of spruce forests (Knížek and Liška, 2020). Specifically, we focused on the occurrence of birds in relation to the biotic, stand and land use characteristics of Norway spruce forest stands. Contrary to the tropics, there is still insufficient knowledge about the impact of tree plantations in temperate regions on birds.

2. Methods

2.1. Study area

Forests cover approximately one third of the area of Czech Republic (≈34%). More than one half of all forests are with the Norway spruce (≈54%), most of which are plantations. Native spruce usually occurs at high altitudes (approximately from 700 m a.s.l.). These forests are generally without timber production and located in protected areas (MZe, 2018).

We studied birds in Norway spruce plantation forests. Therefore, we excluded sites where the Norway spruce was potentially native (Nožička, 1957; 1972). The aerial distance between the individual areas was always greater than 35 km. All patches were situated in mature (i.e., with an age of 100 ± 10 years) stands. Finally, we studied birds at 43 sites distributed throughout the Czech Republic (Fig. 1).

2.2. Bird sampling

Birds were sampled using the point count method from the center of the stand (Horák et al., 2013). All individuals that were seen or heard 20 m from the center (with the exception of birds flying overhead) were recorded within 15-minute intervals. The radius of 20 m allows us to maximize the number of recorded species and eliminates the possibility

Fig. 1. Distribution of the studied sites of bird communities with dominance of the Norway spruce (*Picea abies*) in the Czech Republic.

that some birds (e.g. inhabiting tree-top canopy) cannot be detected. It also allowed exactly described habitat attributions (Šálek et al., 2010; Hostetler and Main, 2016). In the case of the plantation forests, a larger radius could contain the surrounding stands (Horák et al., 2019) – the maximum allowed width of the commercial plantation stand in the Czech republic is twice of the average tree height (MZe, 2018). Each site was sampled twice during spring 2018. This is according the bird mapping methodology (Bejček and Šťastný, 2014) and allowed to visit all sites by the same person (i.e. avoid potential sampling bias). Counting was carried out from dawn until the late morning and only on days with suitable weather conditions (no rain, no temperatures exceeding 20 °C).

2.3. Environmental parameters

We used nine environmental predictors classified into three categories:

The first category included *biotic* factors and reflected the relationships between the birds and the abundance of potential prey. For this purpose, we placed a bundle consisting of six freshly cut spruce branches (bound as a ladder) in each stand (Véle and Horák, 2018). The bundles were placed on the stem of a Norway spruce in the middle of the stand (i.e., the sampling point for birds). The upper edge of the bundle was located at a height of approximately 3.5 m above the ground. The bundles were activated (placed) in the middle of March and deactivated (replaced) in the middle of May. Immediately after deactivation, we peeled off the bark and counted the numbers of bark beetle (Scolytinae; mean = 12.1, min = 0, max = 127) and longhorn beetle (Cerambycidae; 7.8, 0–76) larvae and adults in the laboratory. We also counted the number of ant nests (Formicidae; 0.8, 0–7) (namely, *Camponotus* spp., *Formica* spp. and *Lasius* spp.) in each studied stand.

The second category of predictors included the *stand* characteristics of the studied forest stands. Specifically, we studied canopy openness (32.0, 22.31–49.84%), the number of damaged trees (3.7, 0–11) and the amount of fresh deadwood (2.7, 0–30 m^3). Canopy openness was measured using a Sigma 4.5 mm 1:2.8 DC HS circular fisheye lens. Photographs were taken at the time of the first bird monitoring near the trees with bundles and standardized according to the tree in the northern part of the photograph and at 2 m above ground level. All photographs were then evaluated using Gap Light Analyzer 2.0. The numbers of standing damaged trees and amount of dead wood were determined in the same area that the bird monitoring took place (circle with a radius of 20 m). All spruces with broken branches, scraped bark, and other defects were counted as standing damaged trees. Volume of deadwood was determined by estimation, including all pieces lying on the ground (with a diameter >5 cm) and the standing remnants of tree trunks. All standing remnants were measured. The dimensions of wood lying on the ground was measured on four transects and then recalculated on the whole surface of the stands (Adolt et al., 2013).

The third category of predictors was related to *land use*. We measured the representation of spruce (84.7, 50–100%) and deciduous trees (6.0, 0–50%) within each stand. Then, we used GIS to calculate the areas of coniferous and deciduous forest cover in 2 (494.1, 7.3–1 170.1 resp. 38.3, 0–600.5 ha), 5 (2 119.5, 91.8–5 343 resp. 284.7, 0–4 157.1), 8 (4 762.4, 127.5–10 357.3 resp. 695.6, 0–28 518.6), 10 (7 174.2, 174.9–294 141.5 resp. 1 049, 0–9 158.6) and 15 (15 205, 597.8–31 122.7 resp. 2 330.1, 0–16 497.8) km radii (EEA, 2016).

2.4. Statistics

All statistical analyses were performed in R.

2.4.1. Spatial autocorrelation

For analysis of the spatial autocorrelation of dependent variables, we used the package spdep. We used the global Moran's I and significance testing using 199 permutations. All dependent variables that were significantly influenced by space were used in subsequent statistical computations with autocovariates. Specifically, each autocovariate was used as an independent variable (de Frutos et al., 2007).

2.4.2. Spatial partitioning

We analyzed the abovementioned land uses of forest cover using spatial partitioning (Fig. S1). We computed the cover of each independent variable in five circular areas with centers at the observation point. We used radii of 2, 5, 8, 10 and 15 km. The radii used were optimal for analyses for birds (from 2 km). They have the best response to the largest radius and at lower distances we would analyze stand structures and not land use (Horák et al., 2013). We avoided overlaps between and among landscapes of observation points (to 15 km). Thus, we used independent landscapes (Horák et al., 2016). First, we used the package HH for computation of the variance inflation factor (VIF) to assess potential multicollinearity between land uses. As we did not observe multicollinearity (VIF $\geq$ 2) among independent variables, we used all forest cover types in spatial partitioning.

The species richness was tested for normality using combination of histogram and Shapiro-Wilk test. We fit generalized linear models (GLMs) for particular radii with the observed species richness of birds as the dependent variable and three forest cover categories. The radius with the best whole-GLM adjusted explained variance (Horák et al., 2016) was then used in subsequent analyses (Fig. S1).

2.4.3. Generalized linear models

We used the observed species richness of birds (Gaussian distribution) as the dependent variable and three categories of independent variables in the GLMs (biotic factors, forest stand characteristics and land uses). We excluded coniferous forests at 15 km due to multicollinearity (VIF = 3.18) with biotic factors and stand characteristics. The independent variance of individual variables explained by the categories was computed using variance partitioning (Zasadil et al., 2020).

For best-subset GLM selection, we used the packages nlme, pgirmess and MASS. Model selection was based on the criterion of ΔAICc < 2. Only these models received substantial support and were considered when making inferences (Burnham and Anderson, 2002).

Finally, 12 GLMs were compared (Table S1). A comparison of reduced deviance between models was performed using ANOVA with a X^2 distribution. As the ΔAIC did drop significantly ($P > 0.05$), we chose the GLM with the best AICc.

We used the package car for visualization of the selected GLM. Pearson residuals were used, and the relationships between the dependent and independent variables (with relationships with all other independent variables included in final GLM) were visualized. For the analysis of woodpeckers, we used a GLM with a quasi-Poisson-distributed dependent variable. We used GLMs with a binomial distribution for dependent variables in individual species analyses. We analyzed only species with five or more observations.

3. Results

We observed 28 bird species (Table S2). The mean number of species per locality was greater than seven (min = 4; max = 11). *Fringilla coelebs* was the most frequent, with 39 occurrences. Regarding the occurrence of woodpeckers, *Dendrocopus major* was the most frequent and was observed at 33 localities, *Dryocopus martius* was observed at seven localities, *Picus viridis* was observed at five localities, and *Picus canus* was observed once.

3.1. Bird community

The variance explained by the overall GLM (i.e., with all predictors included) was 42.7%, and the GLM was significant ($F = 2.56$; $P = 0.025$). The species richness of birds was the most influenced by the land use category, followed by the biotic factor category, while the stand

category was the least important (Table 1). Specifically, birds in the spruce plantations were positively influenced by the amount of possible prey in the form of longhorn beetle larvae. We observed a negative effect of deciduous forest coverage within 15 km (Fig. 2).

Longhorn beetles and deciduous forests in the surroundings had significant effects (Table S3) and, furthermore, were present in all best-subset GLMs (Table S1). The results after GLM selection of independent variables indicated that increasing the number of longhorn beetles had a positive effect (t = 2.75; P = 0.009) and the coverage of surrounding deciduous forests had a negative influence (t = −3.50; P = 0.001) on bird species richness. The land use characteristic of deciduous trees was included in six GLMs, and Norway spruce was included in five. Canopy openness was included in seven GLMs, and the other two variables were included in no GLMs. The biotic characteristic bark beetles was included four times, while ants were never included (Table S1).

3.2. Woodpeckers

The number of woodpecker species was the most influenced by the number of longhorn beetles and the representation of deciduous trees in a stand. Increasing values of both variables significantly increased the number of woodpeckers (Table 2).

3.3. Species responses

We found significant responses for one woodpecker. The black woodpecker (*D. martius*) was positively associated with the representation of deciduous trees in a patch (t = 2.44; P = 0.021).

Significant responses of other bird species were as follows: the common firecrest *(Regulus ignicapillus)* was negatively influenced by the number of bark beetles (t = −2.42; P = 0.022). The European robin *(Erithacus rubecula)* was positively associated with ant nests (t = 2.15; P = 0.040) and the amount of fresh deadwood (t = 2.76; P = 0.010). The common chiffchaff *(Phylloscopus collybita)* was negatively affected by the area of deciduous forests in the surroundings (t = −3.44; P = 0.002) and favored increasing canopy openness (t = 2.30; P = 0.029). The Eurasian blackcap *(Sylvia atricapilla)* was positively associated with the number of bark beetles (t = 2.34; P = 0.026) and representation of spruce (t = 2.13; P = 0.041). The common wood pigeon (*Columba palumbus)* was negatively affected by the representation of spruce (t = −2.26; P = 0.031).

Other abundant species, i.e., *D. major, P. viridis*, *Turdus philomelos*, *Fringilla coelebs*, *Parus ater*, *Regulus regulus*, *Parus major*, *Sitta europaea* and *Troglodytes troglodytes*, were not influenced by the studied characteristics. The rest of the species were not analyzed due to the small number of occurrences.

Table 1
Relationship of bird species richness with the environment of the Norway spruce plantations in the Czech Republic. GLM with normal distribution of the dependent variable was used, significant P-values are shown in bold.

Category	Ind. R^2	Variable	t	Est.	SE	P
Biotic	0.164	Bark beetles	−1.36	$-1.24e^{-02}$	$2.23e^{+00}$	0.185
		Longhorn beetles	2.20	$3.68e^{-02}$	$1.65e^{-03}$	**0.036**
		Ants	−0.10	$-2.21e^{-02}$	$2.16e^{-01}$	0.919
Stand	0.070	Canopy openness	1.84	$7.43e^{-02}$	$4.04e^{-02}$	0.076
		Fresh deadwood	−0.02	$-7.73e^{-04}$	$4.05e^{-02}$	0.985
		Damaged trees	0.50	$4.72e^{-02}$	$9.43e^{-02}$	0.620
Land use	0.277	Spruce	1.48	$3.08e^{-02}$	$2.08e^{-02}$	0.149
		Deciduous	1.98	$6.50e^{-02}$	$3.29e^{-02}$	0.057
		Deciduous 15 km	−3.62	$-2.63e^{-08}$	$7.27e^{-09}$	**0.001**

4. Discussion

Our results indicated that the representation of deciduous trees and the number of longhorn beetles had a predominant effect on the species richness of birds, while the coverage of deciduous forests in the surroundings had a negative influence.

Altogether, we observed 28 bird species. It is not easy to compare this amount of species with other studies. The structure of managed and natural spruce forests is considerably different, and the number of recorded species depends on the character of the studied plots, which can be strongly heterogeneous (Lešo et al., 2019; Bujoczek et al., 2020). Nevertheless, we can see that some authors that studied akin ecosystems found highly diverse number of species. Šálek et al. (2010) found 43 species of birds in a similar habitat of secondary spruce forests. However, the comparison is difficult as they also studied forest edges. Edges were preferred by more than half of the species recorded in all treatments. Higher number of species was presented by Felton et al. (2014) – i.e., 36 species – from mature stands of the managed spruce plantations in southern Sweden. Less comparable are data from the natural spruce forest, which are generally found at higher altitudes – Saniga (2009) found 46 species of birds in three areas in the natural spruce forests in Slovakia and Bujoczek et al. (2020) observed 17 bird species in mature spruce stands in Poland.

4.1. Influence of deciduous trees and prey

We evidenced a positive effect of longhorn beetles (Cerambycidae), which can serve as prey for birds. It is known that in spruce stands, longhorns mainly attack weakened trees or can weaken healthy trees (Evans et al., 2004). Such trees are also susceptible to attack by other potential pests, such as defoliators (Evans et al., 2004; White, 2015). Therefore, their feeding activity should increase the total prey amount and leads to higher abundance of insect predators and parasitoids (Hedgren, 2007). As in the case of abovementioned defoliators, other insects can be additional bird food. The impact of bark beetles was not so significant, despite the fact that their ecological impact is similar. The possible reason is delayed reaction of bird predators to enough prey (Kuno, 1987) and longer development of longhorn beetles (compared to bark beetles; Křístek and Urban, 2013). Several indirect factors could also have influence – such as dying of trees due to insect infestation, which is associated with changes in undergrowth and shrubs and which is particularly suitable for ground-nesting species (Przepióra and Ciach, 2020). However, the positive effect of the low canopy closure was not demonstrated and the occurrence of ground-nesting species was rare. Therefore, the variable of the abundance of long horn beetles can be considered as important factor.

We found a positive effect of deciduous trees within the stands dominated by Norway spruce. The most likely reason is that the presence of deciduous trees can increase the number of other resources. Each tree species provides a different food source for birds (Holmes and Schultz, 1988). It has also been shown that deciduous vs. coniferous trees provide different microclimates and food resources for arthropods (Ozanne, 1999). As shown by this study, arthropods associated with trees should be an important part of the prey of not only woodpeckers but all birds – even seed-eaters that feed insects to their brood (Wilson et al., 1999). The composition of tree species within stands can indirectly affect which bird species successfully exploit the habitat and, thus, affect the structure of the bird community (Holmes and Schultz, 1988). We observed only one negative relationship (*C. palumbus*) with spruce, which can be explained by poor conditions for the construction of nests on spruces. *Columba palumbus* belongs to a larger group of birds that use both deciduous and coniferous trees (Girard et al., 2004). To increase the number of bird species and the number of individuals, the presence of deciduous trees is necessary (Jansson and Andrén, 2003; Felton et al.,

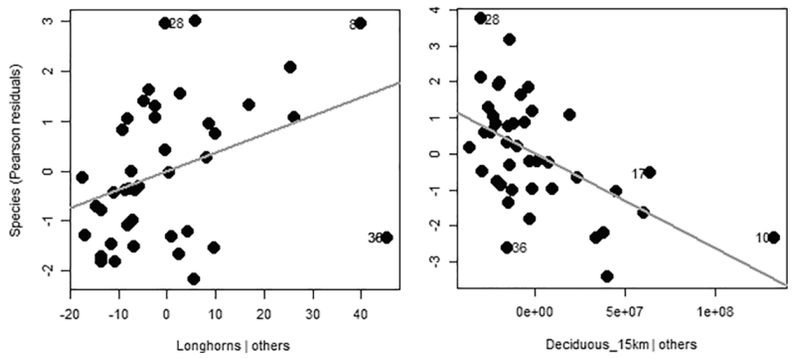

Fig. 2. Relationship of the bird community with the environment of the Norway spruce plantations in the Czech Republic. The results of significant predictors obtained using partial regression are visualized by Pearson residuals and gray regression lines.

Table 2
Relationship of woodpeckers with the environment of the Norway spruce plantations in the Czech Republic.

Category	Variable	t	Est.	SE	P
Biotic	Bark beetles	0.44	$1.73e^{-03}$	$3.90e^{-03}$	0.661
	Longhorn beetles	2.21	$1.58e^{-02}$	$7.14e^{-03}$	**0.035**
	Ants	−1.65	$1.52e^{-01}$	$9.22e^{-02}$	0.109
Stand	Canopy openness	−0.95	$-1.64e^{-02}$	$1.73e^{-02}$	0.350
	Fresh deadwood	0.87	$1.51e^{-02}$	$1.73e^{-02}$	0.389
	Damaged trees	1.57	$6.32e^{-02}$	$4.03e^{-02}$	0.127
Land use	Spruce	0.96	$8.49e^{-03}$	$8.90e^{-03}$	0.347
	Deciduous	2.31	$3.24e^{-02}$	$1.40e^{-02}$	**0.028**
	Deciduous 15 km	−1.70	$-5.28e^{-09}$	$3.10e^{-09}$	0.099

2011), which corresponds to our results.

A different result was observed for the forest matrix in the surroundings, where a negative relationship with the representation of deciduous trees was found. This appears to be in contrast to stand conditions. Nevertheless, the main reason of the reaction at the landscape level is that we sampled the community of spruce stand-associated birds. Therefore, they thrive under admixture with other trees but also suffer in areas without sufficient spruce-dominated stands in their surroundings. This may also be due to the close relationships of some species (for example, the common firecrest) with spruce together with their dispersal abilities (Batáry et al., 2014; Kosicki et al., 2015). An inappropriate matrix may limit individuals' abilities to colonize suitable habitats (Villard and Haché, 2012) because the matrix influences the permeability and functional connectivity of forests in the landscape (Zasadil et al., 2020). An isolated island in the matrix of other tree species can differ in species richness only slightly due to the invasion of matrix birds (Palik and Engstrom, 1999). Furthermore, a sufficiently large area of a suitable forest type should be important for more specialized species (Virkkala et al., 1994; Virkkala and Rajasärkkä, 2006).

4.2. Woodpeckers

The number of woodpecker species was positively influenced by the longhorn beetles and the representation of deciduous trees in a stand. As also mentioned above, longhorn beetle larvae are important food component, and birds actively pluck them from wood (Gorman, 2004; Pechacek and Kristin, 2004). They are appropriate food for both young and adults, especially at the time of nesting, because they are more nutritious than bark beetles (Pechacek and Kristin, 2004).

4.3. Individual species

Potential food availability was the most likely cause of the other dependencies of individual species on the environment in the spruce plantations. The occurrence of the Eurasian blackcap in the stands with bark beetles appears to be questionable. The diet of the Eurasian blackcap mainly includes larval butterflies, not beetles (Altegrim and Sjoberg, 1995). Therefore, it is possible that the presence of bark beetles was only a consequence and indicated the higher abundance of lepidopteran defoliators. Both insect taxa may have linked spatiotemporal infestation patterns (Goodsman et al., 2015). Generally, species nesting in the shrub layer prefer forests with insect outbreaks (Saab et al., 2014). The amount of food can also explain the dependence of the European robin on ants and new deadwood. Ants (including saproxylic) can serve as prey for robins (Poulsen, 1956) but mainly have indirect effects. They spread aphids and vegetation around the nests and thus increase diversity. Both of these changes affect the amount of potential food for the European robin (Rubashko et al., 2011; Novgorodova, 2015). Therefore, the relationship with ants is only a sign of the availability of other food sources. Specifically, deadwood is also a habitat for many invertebrates (Radu, 2006), which can serve as another source of food. The common chiffchaff favored increasing canopy openness. Canopy openness is associated with a different structure and diversity of vegetation as well as different microclimates and amounts of irradiation (Liira et al., 2007; Véle et al., 2016). It is associated with larger numbers of invertebrates (Košulič et al., 2016; Véle et al., 2016) and hence again supports the food supply.

5. Management implications

Our results show that spruce plantations can be suitable habitats for a moderate number of bird species. Plantation spruce forests could host a diverse forest bird community under conditions of incidence of deciduous trees within stand. Important is low representation of deciduous trees in surrounding forest matrix. Many associated bird species were those that are originally restricted to mountain and foothill coniferous forests. Thus, they occur in nonindigenous plantations at lower altitudes. The similar relationships of woodpeckers, and other birds with the observed parameters, indicated the suitability of woodpeckers as bioindicators. Their preferences for an abundance of insects also indicated their possible positive contribution to forest protection, namely, biocontrol (Edworthy et al., 2011).

In this study, we support the need for further studies on bird communities of forest plantation in temperate regions – including those based on factors at the landscape scale (Jokimäki and Huhta, 1996; Drapeau et al., 2000; Huhta et al., 2004). Greater inner habitat (forest stand) diversity could increase the diversity of birds at the landscape and regional levels. From a local point of view, it is important to allow the deciduous, and especially economically uninteresting, trees on which birds find food and nesting places to grow in stands until the end of the rotation period. Furthermore, such trees can be left during the future cutting of the stand as standards or as a green tree retention.

CRediT authorship contribution statement

Lucie Vélová: Writing - original draft. **Adam Véle:** Writing - original draft, Investigation. **Jakub Horák:** Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Writing - review & editing, Supervision.

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

Both reviewers are acknowledged for their valuable comments and suggestions, which greatly improved the paper. Patrik Rada hleped with figure and Jiří Trombik with land use analyses. This paper was supported by grants Czech University of Life Sciences IGA FLD ČZU B_02_18 and 43150/1322/3234 (Influence of landscape diversity and biotic factors on the bird community in spruce forests), and by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, institutional support [grant number MZE-RO0118].

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657.

References

Acosta, I., 2011. "Green desert" monoculture forests spreading in Africa and South America. The Guardian.
Adolt, R., Kučera, M., Zapadlo, J., Andrlík, M., Čech, Z., Coufal, J., 2013. Pracovní postupy pozemního šetření NIL2. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, Brandýs nad Labem.
Altegrim, O., Sjoberg, K., 1995. Effects of clear-cutting and selective felling in Swedish Boreal coniferous forest: response of invertebrate taxa eaten by birds. Entomologica Fennica 6, 79–90. https://doi.org/10.33338/ef.83843.
Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. For. Ecol. Manage. 254, 1–15. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038.
Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., Scherber, C., Tscharntke, 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.
Bejček, V., Šťastný, K., 2014. Methods of Breeding Birds Monitoring in the Czech Republic between 2014 and 2017. Aythya 5, 48–52.
Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. For. Ecol. Manage. 132, 39–50. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00378-9.
Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? Biodivers. Conserv. 17, 925–951. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x.
Bujoczek, M., Rybicka, J., Bujoczek, L., 2020. Effects of disturbances in a subalpine forest on its structural indicators and bird diversity. Ecol. Ind. 112, 106126 https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106126.
Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York. https://doi.org/10.1007/b97636.
Carle, J., Holmgren, P., 2008. Wood from planted forests A global outlook 2005–2030. Forest Prod. J. 58, 6–18.
Cassagne, N., Bal-Serin, M.-C., Gers, C., Gauquelin, T., 2004. Changes in humus properties and collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. Pedobiologia 48, 267–276. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.01.004.
Ciudad, C., Robles, H., Marrhysen, E., 2009. Postfledging Habitat Selection of Juvenile middle Spotted Woodpeckers: A Multi-Scale Approach. Ecography 32, 676–682. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05806.x.
Cubbage, F., Koesbandana, S., Mac Donagh, P., Rubilar, R., Balmelli, G., Olmos, V.M., De La Torre, R., Murara, M., Hoeflich, V.A., Kotze, H., Gonzalez, R., Carrero, O., Frey, G., Adams, T., Turner, J., Lord, R., Huang, J., MacIntyre, C., McGinley, K., Abt, R., Phillips, R., 2010. Global timber investments, wood costs, regulation, and risk. Biomass Bioenergy, Current Potential Capabilities Wood Prod. Syst. Southeastern U.S. 34, 1667–1678. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.05.008.
de Frutos, Á., Olea, P.P., Vera, R., 2007. Analyzing and modelling spatial distribution of summering lesser kestrel: The role of spatial autocorrelation. Ecol. Model. 200, 33–44. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.07.007.
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/10.1890/0012-9615(2000)070[0423:LSDACI]2.0.CO;2.
Drever, C.R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y., Flannigan, M., 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? Can. J. For. Res. 36, 2285–2299. https://doi.org/10.1139/x06-132.
Drever, M.C., Aitken, K.E.H., Norris, A.R., Martin, K., 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. Biol. Conserv. 141, 624–634. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.004.
Edworthy, A.B., Drever, M.C., Martin, K., 2011. Woodpeckers increase in abundance but maintain fecundity in response to an outbreak of mountain pine bark beetles. For. Ecol. Manage. 261, 203–210. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.006.
EEA, 2016. Corine Land Cover 2012 (Version 18.5.1).
Eglington, S.M., Noble, D.G., Fuller, R.J., 2012. A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa: Birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. J. Nat. Conserv. 20, 301–309. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.07.002.
European Commission, 2003. Sustainable Forestry and the European Union. Initiatives of the European Commission. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
Evans, H.F., Moraal, L.G., Pajares, J.A., 2004. Biology, ecology and economic importance of Buprestidae and Cerambycidae. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J. C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Kluwer, pp. 447–474.
Evans, K.L., Newson, S.E., Gaston, K.J., 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. Ibis 151, 19–39. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00898.x.
Fahy, O., Gormally, M., 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. For. Ecol. Manage. 110, 263–273. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00285-0.
Felton, A., Andersson, E., Ventorp, D., Lindbladh, M., 2011. A comparison of avian diversity in spruce monocultures and spruce-birch polycultures in southern Sweden. Silva Fennica 45.
Felton, A., Lindbladh, M., Elmberg, J., Felton, A.M., Andersson, E., Sekercioglu, C.H., Collingham, Y., Huntley, B., 2014. Projecting impacts of anthropogenic climatic change on the bird communities of southern Swedish spruce monocultures: Will the species poor get poorer? Ornis Fennica 91, 1–13.
Gil-Tena, A., Brotons, L., Fortin, M.J., Burel, F., Saura, S., 2013. Assessing the role of landscape connectivity in recent woodpecker range expansion in Mediterranean Europe: forest management implications. Eur. J. Forest Res. 132, 181–194. https://doi-org./10.1007/s10342-012-0666-x.
Girard, C., Darveau, M., Savard, J.-P.-L., Huot, J., 2004. Are temperate mixedwood forests perceived by birds as a distinct forest type? Can. J. For. Res. 34, 1895–1907. https://doi.org/10.1139/x04-087.
Goodsman, D.W., Goodsman, J.S., McKenney, D.W., Lieffers, V.J., Erbilgin, N., 2015. Too much of a good thing: landscape-scale facilitation eventually turns into competition between a lepidopteran defoliator and a bark beetle. Landscape Ecol. 30, 301–312. https://doi.org/10.1007/s10980-014-0139-3.
Gorman, G., 2004. Woodpeckers of Europe: A Study of the European Picidae. Bruce Coleman Books.
Gregory, R.D., Vorisek, P., Strien, A.V., Meyling, A.W.G., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. Ibis 149, 78–97. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x.
Hansson, L., 2000. Interactions by vascular plants and birds between isolated ancient oak–hazel woods and a matrix of conifer plantations. Biol. Conserv. 95, 191–196. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00033-1.
Hausner, V., Yoccoz, N., Strann, K.-B., Strann, K.-B., Ims, R., 2002. Changes in bird communities by planting non-native spruce in coastal birch forests of northern Norway. Écoscience 9, 470–481. https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682735.
Hausner, V.H., Yoccoz, N.G., Ims, R.A., 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forests. Ecol. Appl. 13, 999–1012. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[999:SITFML]2.0.CO;2.
Hedgren, P., 2007. Early arriving saproxylic beetles (Coleoptera) and parasitoids (Hymenoptera) in low and high stumps of Norway spruce. For. Ecol. Manage. 241, 155–161. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.020.
Holmes, R.T., Schultz, J.C., 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. Can. J. Zool. 66, 720–728. https://doi.org/10.1139/z88-107.

Holuša, J., Lubojacký, J., Čurn, V., Tonka, T., Lukášová, K., Horák, J., 2018. Combined effects of drought stress and *Armillaria* infection on tree mortality in Norway spruce plantations. For. Ecol. Manag. 427, 434–445. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.031.

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.

Horák, J., Holuša, J., Nováková, P., Lukášová, K., Loskotová, T., Romportl, D., 2016. Agricultural landscapes with prevailing grasslands can mitigate the population densities of a tree-damaging alien species. Agric. Ecosyst. Environ. 230, 177–183. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.013.

Horák, J., Peltanová, A., Podavková, A., Safářová, L., Bogusch, P., Romportl, D., Zasadil, P., 2013. Biodiversity responses to land use in traditional fruit orchards of a rural agricultural landscape. Agric., Ecosyst. Environ. 178, 71–77 https://doi.org/j.agee.2013.06.020.

Hostetler, M.E., Main, M.B., 2016. Florida Monitoring Program: Point Count Method to Survey Birds. IFAS Extension, University of Florida. 10.13140/RG.2.1.4568.1049 Hostetler, M.E., Main, M.B., 2016. Florida Monitoring Program: Point Count Method to Survey Birds. IFAS Extension, University of Florida. 10.13140/RG.2.1.4568.1049.

Huhta, E., Aho, T., Jäntti, A., Suorsa, P., Kuitunen, M., Nikula, A., Hakkarainen, H., 2004. Forest Fragmentation Increases Nest Predation in the Eurasian Treecreeper. Conserv. Biol. 18, 148–155. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00270.x.

Irwin, S., Pedley, S.M., Coote, L., Dietzsch, A.C., Wilson, M.W., Oxbrough, A., Sweeney, O., Moore, K.M., Martin, R., Kelly, D.L., Mitchell, F.J.G., Kelly, T.C., O'Halloran, J., 2014. Biodivers. Conserv. 23, 697–714. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0627-4.

Jansson, G., Andrén, H., 2003. Habitat Composition and Bird Diversity in Managed Boreal Forests. Scand. J. For. Res. 18, 225–236. https://doi.org/10.1080/02827581.2003.9728293.

Johnsson, K., 1993. The black woodpecker Dryocopus martius as a keystone species in forest. Sweden Institutionen för Viltekologi, Uppsala.

Jokimäki, J., Huhta, E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach. Ornis Fennica 73, 97–113.

Knížek, M., Liška, J. (eds.), 2020. Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2019 a jejich očekávaný stav v roce 2020. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Zpravodaj ochrany lesa. Supplementum 2020.

Kosinski, Z., Bilinska, E., Derezinski, J., Jelen, J., Kempa, M., 2010. The Black Woodpecker (Dryocopus martius) and the European Beech (Fagus sylvatica) as a keystone species for the Stock dove (Columba oenas) in western Poland. Ornis Polonica 51, 1–13.

Kosicki, J.Z., Stachura, K., Ostrowska, M., Rybska, E., 2015. Complex species distribution models of Goldcrests and Firecrests densities in Poland: are remote sensing-based predictors sufficient? Ecol. Res. 30, 625–638. https://doi.org/10.1007/s11284-015-1263-5.

Košulič, O., Michalko, R., Hula, V., 2016. Impact of Canopy Openness on Spider Communities: Implications for Conservation Management of Formerly Coppiced Oak Forests. PLoS ONE 11, e0148585. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148585.

Křístek, J., Urban, J., 2013. Lesnická entomologie. Academia, Praha.

Kuno, E., 1987. Principles of Predator-Prey Interaction in Theoretical, Experimental, and Natural Population Systems. Adv. Ecol. Res. 16, 249–337. https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60090-2.

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, 117620 https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117620.

Liira, J., Sepp, T., Parrest, O., 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. Forest Ecol. Manage., Disturbances Multiple Scales Basis Forest Ecosyst. Restorat. Manage. 250, 34–46. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.007.

Mahon, C.L., Bayne, E.M., Sólymos, P., Matsuoka, S.M., Carlson, M., Dzus, E., Schmiegelow, F.K.A., Song, S.J., 2014. Does expected future landscape condition support proposed population objectives for boreal birds? For. Ecol. Manage. 312, 28–39. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.025.

Mikusiński, G., Gromadzki, M., Chylarecki, P., 2001. Woodpeckers as Indicators of Forest Bird Diversity. Conserv. Biol. 15, 208–217. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99236.x.

Mikusiński, G., Roberge, J.-M., Fuller, R.J., 2018. European Forests and Their Bird Communities, in: Ecology and Conservation of Forest Birds. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 135–386. https://doi.org/10.1017/9781139680363.007.

MZe, 2018. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017, 1st ed. Ministerstvo zemědělstí, Praha.

Neuner, S., Albrecht, A., Cullmann, D., Engels, F., Griess, V.C., Hahn, W.A., Hanewinkel, M., Härtl, F., Kölling, C., Staupendahl, K., Knoke, T., 2015. Survival of Norway spruce remains higher in mixed stands under a dryer and warmer climate. Glob. Change Biol. 21, 935–946. https://doi.org/10.1111/gcb.12751.

Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. Biol. Conserv. 70, 265–276. https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4.

Novgorodova, T.A., 2015. Organization of honeydew collection by foragers of different species of ants (Hymenoptera: Formicidae): Effect of colony size and species specificity. EJE 112, 688–697. https://doi.org/10.14411/eje.2015.077.

Nožička, J., 1972. Původní výskyt smrku v českých zemích. SZN.

Nožička, J., 1957. Přehled vývoje našich lesů. SZN, Praha.

Ozanne, C.M.P., 1999. A Comparison of the Canopy Arthropod Communities of Coniferous and Broad-leaved Trees in the United Kingdom. Selbyana 20, 290–298.

Palik, B., Engstrom, R.T., 1999. Species composition. In: Hunter, M.L. (Ed.), Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 65–94. https://doi.org/10.1017/CBO9780511613029.005.

Pechacek, P., 2006. Breeding performance, natal dispersal, and nest site fidelity of the three-toed woodpecker in the German Alps. Ann. Zool. Fenn. 43, 165–176.

Pechacek, P., 2004. Spacing Behavior of Eurasian Three-Toed Woodpeckers (Picoides Tridactylus) During the Breeding Season in Germany. Auk 121, 58–67. https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0058:SBOETW]2.0.CO;2.

Pechacek, P., Kristin, A., 2004. Comparative Diets of Adult and Young Three-Toed Woodpeckers in a European Alpine Forest Community. J. Wildl. Manag. 68, 683–693. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0683:CDOAAY]2.0.CO;2.

Poulsen, H., 1956. A study of anting behaviour in birds. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 50, 267–298.

Przepióra, F., 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, 118280 https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118280.

Qui, L., 2014. Rare Southern Songbird Thrives in "Biological Deserts" [WWW Document]. URL https://www.nationalgeographic.com/news/2014/11/141113-warbler-pines-timber-animals-birds-environment/ (accessed 5.26.20).

Radu, S., 2006. The Ecological Role of Deadwood in Natural Forests. In: Gafta, D., Akeroyd, J. (Eds.), Nature Conservation: Concepts and Practice, Environmental Science and Engineering. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 137–141. https://doi.org/10.1007/978-3-540-47229-2_16.

Roberge, J.-M., Angelstam, P., 2006. Indicator species among resident forest birds – A cross-regional evaluation in northern Europe. Biol. Conserv. 130, 134–147. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.008.

Rubashko, G.E., Khanina, L.G., Smirnov, V.E., 2011. The dynamics of vegetation on and around Formica rufa nests. Entmological Revue 91, 169–176. https://doi.org/10.1134/S0013738110200059.

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 Sci. 60, 539–559. https://doi.org/10.5849/forsci.13-022.

Saetre, P., Saetre, L.S., Brandtberg, P.-O., Lundkvist, H., Bengtsson, J., 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - Birch stands. Can. J. For. Res. 27, 2034–2042. https://doi.org/10.1139/x97-177.

Saniga, M., 2009. On bird communities in the natural spruce forests in the Veľká Fatra Mts. (C Slovakia). Tichodroma 21, 88–91.

Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., Lau, M.K., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators. Ecol. Ind. 60, 223–230. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036.

Smith, K.W., 1997. Nest site selection of the great spotted woodpecker Dendrocopus major in two oak woods in Southern England and its implications for woodland management. Biol. Conserv. 80, 283–288. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00038-9.

Souček, J., Tesař, V., 2008. Metodika přestavby smrkových monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Strnady.

Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. J. Environ. Manage. 67, 55–65. https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00188-3.

Surmiński, J., 2007. Wood Properties and Uses. In: Tjoelker, M.G., Boratyński, A., Bugała, W. (Eds.), Biology and Ecology of Norway Spruce, Forestry Sciences. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 333–342. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4841-8_15.

Šálek, M., Svobodová, J., Zasadil, P., 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. Landscape Ecol. 25, 1113–1124. https://doi.org/10.1007/s10980-010-9487-9.

Šišák, L., Novotný, S., 2016. Norway spruce forest stands reforestation economics in a chosen forest farm. Reports Forest. Res. 61, 10–18.

Véle, A., Holuša, J., Horák, J., 2016. Ant abundance increases with clearing size. J. Forest Res. 21, 110–114. https://doi.org/10.1007/s10310-016-0520-y.

Véle, A., Horák, J., 2018. The importance of host characteristics and canopy openness for pest management in urban forests. Urban For. Urban Greening 36, 84–89. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.10.012.

Villard, M.-A., Haché, S., 2012. Conifer plantations consistently act as barriers to movement in a deciduous forest songbird: A translocation experiment. Biol. Conserv. 155, 33–37. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.007.

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.

Virkkala, R., Rajasärkkä, A., 2006. Spatial Variation of Bird Species in Landscapes Dominated by Old-growth Forests in Northern Boreal Finland. Biodivers. Conserv. 15, 2143–2162. https://doi.org/10.1007/s10531-004-6897-5.

Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R.A., Vickholm, M., Virolainen, E., 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland? Ann. Zool. Fenn. 31, 173–186.

Wells, K., Böhm, S.M., Boch, S., Fischer, M., Kalko, E.K.V., 2011. Local and landscape-scale forest attributes differ in their impact on bird assemblages across years in forest production landscapes. Basic Appl. Ecol. 12, 97–106. https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.01.002.

Whelan, C.J., Wenny, D.G., Marquis, R.J., 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1134, 25–60. https://doi.org/10.1196/annals.1439.003.

White, T.C.R., 2015. Are outbreaks of cambium-feeding beetles generated by nutritionally enhanced phloem of drought-stressed trees? J. Appl. Entomol. 139, 567–578. https://doi.org/10.1111/jen.12195.
Wiens, J.J., 2011. The niche, biogeography and species interactions. Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci. 366, 2336–2350. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0059.
Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Ann. Rev. Ecol. 75, 13–30. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X.
Winkler, H., Christie, D.A., 1995. Woodpeckers: A Guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World. Pica Press.
Zasadil, P., Romportl, D., Horak, J., 2020. Disentangling the Roles of Topography, Patch, and Land Use on Conservation Trait Status of Specialist Birds in Marginal Forest Land Use Types. Forests 11, 103. https://doi.org/10.3390/f11010103.

5.2 Véle, A., Vélová, L., Plewa, R., Tuf, I.H., Míkovcová, A., Brestovanská, T., Rada, P., Mock, A., Horák, J., 2023: From leaf litter to crowns: Response of animal biodiversity to native and non-native oak vegetation. Forest Ecology and Management 534: 120856.

Forest Ecology and Management 534 (2023) 120856

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

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

From leaf litter to crowns: Response of animal biodiversity to native and non-native oak vegetation

Adam Véle [a], Lucie Vélová [b], Radosław Plewa [c], Ivan H. Tuf [d], Alena Míkovcová [b], Tereza Brestovanská [e], Patrik Rada [f], Andrej Mock [g], Jakub Horák [b,f,*]

[a] Forestry & Game Management Research Institute, Strnady 136, Jíloviště CZ-25202, Czech Republic
[b] Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Forest Protection and Entomolgy, Kamýcká 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic
[c] Department of Forest Protection, Forest Research Institute, Sękocin Stary, Braci Leśnej 3, PL-05-090 Raszyn, Poland
[d] Palacky University Olomouc, Faculty of Science, Šlechtitelů 27, CZ-779 00 Olomouc, Czech Republic
[e] The Silva Tarouca Research Institute for Landscape and Ornamental Gardening, Květnové nám. 391, CZ-252 43 Průhonice, Czech Republic
[f] University of Hradec Králové, Faculty of Science, Department of Biology, Rokitanského 62, CZ-500 03 Hradec Králové, Czech Republic
[g] Pavol Jozef Safarik University, Faculty of Science, Šrobárova 2, SK-041 80 Košice, Slovakia

ARTICLE INFO

Keywords:
Birds
Beetles
Flightless invertebrates
Oak forests
Non-native tree

ABSTRACT

The change in tree species composition is an important process influencing forest biodiversity worldwide. Therefore, it is important to reveal its actual impacts on forest biodiversity. We selected three animal groups (birds, beetles and soil macroinvertebrates) with different dispersal abilities to answer the following scientific question: how does the replacement of a native tree species, pedunculate oak (*Quercus robur*), by the non-native red oak (*Q. rubra*) affect the species richness and compositions of the analyzed animal groups?

We selected ten lowland woodlands surrounding the city of Pardubice (Czech Republic). In total, forty patches with twenty in mature native oak and twenty in mature non-native oak were studied in the 2017 vegetation season.

We found that the effect of the tree species on the species richness was mainly negative for both oak species. The samples with the highest species richness coincided with stands containing mixed native and non-native oak trees. The species composition results indicated that several species avoided red oak, but highly similar numbers of species indicated the same avoidance of the native oak.

The results of our study revealed that the effect of non-native vegetation was not as profound as expected, compared to the effect of native vegetation. Neither native nor non-native vegetation significantly affected even flightless fauna. Nevertheless, the extensive planting of non-native trees is not advantageous for many known reasons (e.g., invasibility). An important approach when using non-native trees like red oak in forests is to plant these species admixed or interspersed. In these cases, the impacts of non-native species on the biota are not necessarily negative.

1. Introduction

The replacement of native tree species with exotic trees is an important and actual issue in forestry. In some regions (including central Europe), the supply of native tree species that are commercially important for foresters is relatively low. This scarcity sometimes limits the selection of trees that are suitable for fulfilling ecosystem services and exhibit resiliency in harsh environments. Cities and their surroundings represent a particularly specific type of forest area (Konijnendijk, 2008). Therefore, it was obvious at times in the past to use non-native species when planting urban forests. The advantage lies in their higher tolerance of anthropogenic pressures and lower risk of attack by pests and diseases (Sjöman et al., 2016). These species, such as red oak (*Quercus rubra*), Douglas fir (*Pseudostuga menziesii*) or eastern white pine (*Pinus strobus*), are now integral components of the timber production industry in Europe due to the wide spectrum of uses for their wood (Pötzelsberger et al., 2020).

Forests are historically connected with cities and often cover a

* Corresponding author.
E-mail address: jakub.sruby@gmail.com (J. Horák).

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120856
Received 8 November 2022; Received in revised form 10 January 2023; Accepted 5 February 2023
Available online 21 February 2023
0378-1127/© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

significant portion of their areas (Konijnendijk, 2008). These forests provide multiple functions, including social services (e.g., recreation and public health), environmental protection (e.g., nature conservation, water protection and air protection), and improved living conditions (e.g., moderate urban climate conditions); forests are also sources of many natural products (e.g., mushrooms, honey, fruits, and game species) (Irga et al., 2015; Konijnendijk, 2008; Meyer and Schulz, 2017). However, timber production is also possible in urban forests (Poleno, 1985), but sometimes it has less importance in urban areas than in rural commercial forests (Konijnendijk, 2008). Some ecosystem functions and environmental parameters have been confirmed to be altered in urban forests (Carreiro et al., 1999). Therefore, protecting the original composition of trees would have a positive influence (Amini Parsa et al., 2020).

The abovementioned red oak is one of the ten most abundant non-native species planted in European forests (Brundu and Richardson, 2016). Red oak occurs naturally in North America, specifically in the eastern half of the USA and the southeastern part of Canada (Sander, 1990). This tree was introduced to Europe in the 17th century as an ornamental plant and has been used in the forestry industry since the end of the 19th century (Nicolescu et al., 2020). Due to its high-quality timber and good production even in nutrient-poor soils, red oak is still an important forest tree that is grown in a large number of European countries (Nicolescu et al., 2020; Štefančík, 2011; Nicolini and Topp, 2005; Sander, 1990). Its importance is likely to increase with ongoing climate change (Nicolescu et al., 2020). Red oak has a relatively good resistance to air pollution and tracheomycosis disease (Štefančík, 2011; Miltner and Kupka, 2016), and this trait is especially important in urban environments. Red oak is also known to create habitats for other species, including species that are critical conservation-wise (Kubiak, 2006; Woziwoda et al., 2017). The acorns of the red oak can be used as an alternative food source for animals (Bieberich, 2016). Red oak differs from native oaks in the properties of its wood, which is denser, stronger, stiffer, and with better workability, impregnation and splitting potential, making it a versatile timber for lumber, furniture and veneer (Nicolescu et al., 2020).

This tree is often considered an invasive plant in Europe (Nicolescu et al., 2020; Pyšek et al., 2012; Riepšas and Straigyte, 2008), and this fact is used to reasonably limit its planting. Invasive species often introduce biodiversity threats such as increased native species extinction rates and modified genetic compositions of native populations (e.g., Pyšek et al., 2020). The red oak can naturally regenerate at the expense of native European tree species, and it affects ground vegetation (Oosterbaanm and Olsthorn, 2005; Chmura, 2013).

In our study, we focused on the varying biodiversity of urban forest stands with different compositions of introduced red oak and indigenous pedunculate oak (*Quercus robur*). Our study was timely and important because the impacts of non-native species cannot be easily generalized. These impacts vary across species, regions and ecosystems; further, not only the abundance of non-native species but also the incidence of these species can induce changes in the forest structure (Pyšek et al., 2020). Specifically, the novelty of our work is its focus on the response of three ecologically different groups representing a dispersal ability gradient: good-dispersal-ability birds, moderate-dispersal-ability beetles, and poor-dispersal-ability flightless soil dwellers. Regarding the ecological aspects of these groups, they are often used as indicators of biodiversity elements and as environmental indicators (e.g., Gregory et al., 2008). Birds, beetles, land snails, centipedes, millipedes, and terrestrial isopods are diverse groups that are present at many trophic levels; therefore, they provide a good indication of general biodiversity (Orgiazzi et al., 2016; Eglington et al. 2012). Some of these animals often respond to anthropogenic changes over short time frames (Chace and Walsh, 2006) as anthropogenic activities can change frequently in urban areas. These groups also play important roles in organic matter cycling, nutrient cycling, bioturbation, soil aeration and pollination (Orgiazzi et al., 2016). Finally, they can serve as food sources for other animals (Török,1990).

Our aim was to analyze the effects of native vs non-native oak trees regarding their representation in forest patches on the species richness, species composition and individual species incidence of three different animal groups. Namely, we expected that birds, which have a good dispersal ability, would be less influenced by tree species than flightless soil dwelling invertebrates, while beetles, which have a moderate dispersal ability, would be somewhere in between.

2. Methods

2.1. Study forests and area

One non-native and one native tree species were compared in this study. Specifically, we compared the influence of two oaks: mature (i.e., over 80 years old) native pedunculate oak (*Q. robur*) and non-native red oak (*Q. rubra*) patches (Fig. 1). Most red oak stands in the Czech Republic were planted as soil improving trees during the 1980 s (e.g., Miltner et al., 2017), and these stands still have not reached maturity. Thus, the optimal conditions with enough mature stands for this study in the Czech Republic were found in the Polabí lowland: specifically, in the surroundings of Pardubice.

The Pardubice city agglomeration in the Czech Republic covers an area of more than 80 km^2 and is home to 100,000 citizens. The city is distributed in a flat lowland area (with a mean elevation of 240 m a.s.l.) on the confluence of the Labe and Chrudimka Rivers. The climatic conditions in the study region are characterized by an average annual precipitation total of 535 mm and an average annual temperature of 9.6 °C. The potential natural vegetation belonged to *Melampyro nemorosi-Carpinetum* and partly to *Pruno-Fraxinetum* associations (Neuhäuslová, 1998). There is a mosaic of cambisols, regosols, luvisols and fluvisols soil groups (Tomášek, 2014). Our study patches were part of urban forest fragments (≈ 800 ha in size) managed as commercial forests. Specifically, we studied 10 forest fragments: Nemošice (21.8 ha; 50.01547 N, 15.78821E); Popkovice (24.7 ha; 50.02098, 15.71257E); Rosice (98.4 ha; 50.05034 N, 15.72643E); Spojil (371.0 ha; 50.04623 N, 15.83865E); Svítkov (32.9 ha; 50.02482 N, 15.73941E); Trojice (10.8 ha; 50.03651 N, 15.74321E); Cihelna (11.6 ha; 50.04544 N, 15.77049E); Studánka (93.2 ha; 50.03458 N, 15.81847E); Staročernsko (94.3 ha; 50.02750 N, 15.85006E); and Malolánské (35.8 ha; 50.03267 N, 15.87029E); these forest fragments were isolated from each other by disparate non-forest land use types (Fig. 2).

In each forest fragment, we chose four patches (i.e., an equally stratified design framework), including two red oak and two pedunculate oak patches. Thus, we ultimately studied 20 red oak patches and 20 pedunculate oak patches. Silver birch (*Betula pendula*), ash (*Fraxinus excelsior*), Norway maple (*Acer platanoides*), aspen (*Populus tremula*), Norway spruce (*Picea abies*), Scots pine (*Pinus sylvestris*), black locust (*Robinia pseudoacacia*), large-leaved lime (*Tilia platyphyllos*), European alder (*Alnus glutinosa*), European beech (*Fagus sylvatica*) and wild cherry (*Prunus avium*) were present in the stands as admixed or interspersed tree species. Each studied patch had a diameter of 40 m (1 256 m^2) with a particular tree (red or pedunculate oak) in the center.

2.2. Studied animal groups

We studied (i) birds (representing a group with a good dispersal ability), (ii) beetles (representing a group with a moderate dispersal ability) and (iii) flightless soil dwelling macroinvertebrates (representing a group with a poor dispersal ability).

Birds were sampled using the standard point count method. The counting points were located in the centers of the patches. All individual birds that were seen or heard within a patch were counted. This radius was chosen due to the mosaic structure of the forest stands, meaning that the forests were not large areas of tree monocultures (Horák et al., 2019). This approach ensures that species occurring in surrounding

Fig. 1. Native oak patch with a higher number of tree species (left) and non-native oak patch with low tree species richness in urban forests in Pardubice (Czech Republic).

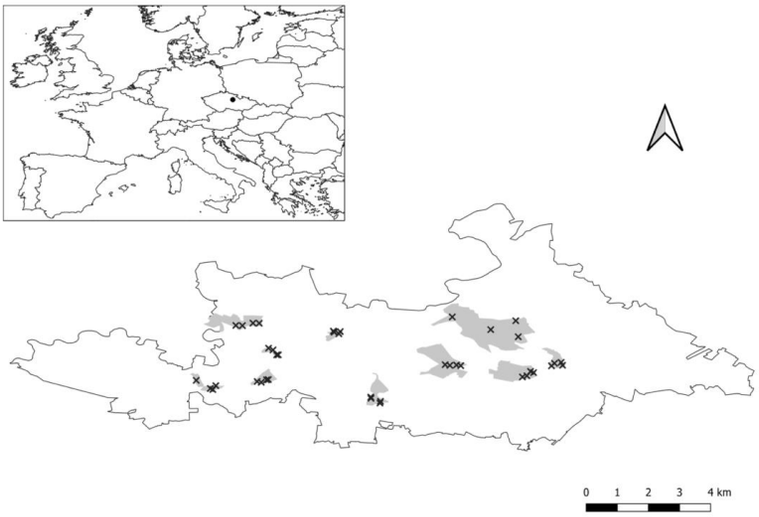

Fig. 2. Distribution of the study forests (grey) and patches (black marks) in the surroundings of Pardubice (black line is a cadastral territory), Czech Republic.

environmentally different stands were not recorded (Vélová et al., 2021). We did not counted birds that were seen flying overhead. We started the counting when birds were settled. Birds were recorded in 15-minute intervals. Based on the standard central European forest bird mapping methodology (Bejček and Šťastný, 2014; Reif et al. 2010), each patch was sampled twice in spring 2017. Counting was carried out from dawn until late morning only on days with suitable weather conditions, including no rain, humid air, and temperatures below 20 °C (Obhlídal, 1977; Vélová et al., 2021). The total number of species detected from both observations was used in the analysis.

Beetles were sampled using crossed-panel window tree traps (Horák et al., 2019). The traps were attached to the trunk of an oak tree in the center of the patch and oriented to face south. Each trap consisted of four transparent plastic panes (one panel 0.3 × 0.5 m), a protective top, and a funnel leading to a container filled with a solution of water and salt with a small amount of detergent. Due to our previous experience in which accidental damage to our sampling tools occurred in urban areas (Vélé and Horák, 2018), we set the traps to such that the collecting jar was at a height above 2 m. With this setup, the traps were not attractive to citizens and were not damaged. All the traps were activated on the same day at the beginning of March and deactivated at the end of September 2017. Trapped beetles were collected regularly every two to three weeks based on climatic conditions. The identification of beetles was performed by RP, partly using the standard keys for central European beetle fauna. In the case of beetles, we excluded rove beetles (Staphylinidae) due to their difficult identification and lower predictive value in forest environments (Parmain et al., 2015).

Soil dwelling invertebrates consisted of land snails, millipedes, centipedes, and terrestrial isopods. The sieving was conducted twice. In this study, millipedes, centipedes, and terrestrial isopods were sampled by sieving a mixture of litter and soil collected to a depth of 5 cm (González et al., 2021; De Smedt et al., 2020). We sampled three locations (with size of 50 × 50 cm) under the oak tree distributed in each studied patch. First, sampling was performed in accordance with the beetle trap activation in March. We used, in this case, a two-handed round sifter with a sieve made from iron mesh with a diameter of 6 mm. The sifted material

was then placed into a fabric bag. All sieved material was placed into Berlese funnels to extract individual invertebrates on the same day that the sieving was conducted (González et al., 2021; De Smedt et al., 2020). Land snails were gathered in the same way but were sampled separately from other invertebrates due to their need for suitably humid weather. The snail samples were taken during suitable weather conditions in August. The inorganic fraction and organic particles of the samples were separated in water, and the shells and shell fragments were extracted by hand after drying (Coufal et al., 2023). Soil dwellers were identified by AP, IHT and AM, partly using standard keys for central European fauna.

2.3. Independent variables

We measured 7 independent variables in this study (Table 1). The canopy openness, an expression of the microclimatic and light conditions, was measured at a viewing angle of 180° at two times: (i) out of season (March) and (ii) during the vegetation period (August). One photograph was taken of each patch at the location where the window trap was placed (sampling point), on the south side of the central tree, at a height of 1.5 m above the ground. We used a camera with a fisheye converter and Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al., 2000) to evaluate the photos.

Next, environmental variables were measured at the circular patch scale surrounding each tree on which a trap was set. All of the studied variables were measured in a circle with a 40-m diameter (Loskotová and Horák, 2016). The proportions of the two studied oak species in the tree canopy layer (%) were calculated as a measure of the (iii) native and (iv) non-native species in each patch. (v) The species richness of other trees was also determined. (vi) The dead wood of broadleaf trees was quantified, as this reflects the studied forest environment (Horák et al., 2016). The volume of deadwood was estimated, including all pieces lying on the ground (with diameters >5 cm) and the standing remnants of tree trunks. All standing remnants were measured directly (Adolt et al., 2013). (vii) We also measured the diameter at breast height (DBH) of the central tree of each stand in cm.

2.4. Data analyses

To analyze species richness, species composition and individual species, we used species 1/0 data matrices. The reason was that this approach led to comparable results for groups studied differently.

To visualize the responses of species richness of particular groups to the percentages of the studied oaks in the tree species composition, we used attribute plots in an ordination space. The size of the dependent variable was based on the total number of species. This information was visualized using a generalized linear model (GLM). The stepwise selections among the null, linear, quadratic and cubic GLMs were derived based on the corrected Akaike information criterion (AICc) values. We used the Gaussian distribution for birds and beetles and the Poisson distribution for soil dwellers.

Table 1
Descriptive statistics of the independent variables of studied patches in urban forests in Pardubice, Czech Republic. Note that values in parentheses are per hectare.

Variable	Mean	Min	Max
Canopy openness out of the vegetation season (%)	45.71	25.45	64.90
Canopy openness in the vegetation period (%)	23.19	13.04	39.63
Tree diameter at the breast height (cm)	39.2	21.0	68.5
Deadwood of broadleaf trees (m^3)	0.47 (3.74)	0.01 (0.08)	2.15 (17.12)
Native oak (%)	28.75	0	80
Red oak (%)	20.38	0	85
Tree species (nr.)	4.6	2	9

The response table contained presence-absence data, so a unimodal method was used in the case of species composition. We used canonical correspondence analysis (CCA). To achieve data normality, we square-root transformed the response data derived for soil dwellers. We used 9 999 unrestricted permutations and applied a leverage correction to the residuals. We derived the percentages of native and non-native trees from the tree species composition data and analyzed the results as two continuous predictors.

The response of all individual species incidences was analyzed using visualization of *t*-value biplots.

All other independent variables (canopy openness, DBH, dead wood and number of tree species) were included as covariates.

These analyzes were done in Canoco 5.12.

3. Results

We heard or observed 34 bird species (mean 7.58 ± 0.27 SE per patch; Table S1), identified 194 beetle species (18.70 ± 1.03; Table S2), and reared 46 species of soil dwelling macrofauna (4.93 ± 0.40; Table S3).

3.1. Effect of oak tree species on species richness

The GLM-selection approach resulted in the selection of the quadratic GLM for all three analyzed groups (Table S4).

As shown from the combined trend of the statistically significant effects ($F = 5.1$; $P = 0.003$) of the studied independent variables on the bird species richness, an increasing number of red oaks had a mainly negative effect on the species richness, and the same effect was seen for the pedunculate oaks (Fig. 3a).

A statistically significant effect ($F = 8.2$; $P < 0.001$) of the studied independent variables was found on the species richness of beetles. Increasing abundances of red oak and pedunculate oak negatively affected the species richness (Fig. 3b).

We also found a statistically significant effect of the studied independent variables on the species richness of soil dwelling macrofauna ($F = 19.2$; $P < 0.001$). An increasing percentage of red and native oaks was related to lower soil fauna species richness (Fig. 3c).

3.2. Effect of oak tree species on species composition

The all-axis test of bird species composition was not significant (pseudo-F = 1.2; P = 0.15). The explanatory variables accounted for 7.18 % of the derived variance. The effect of red oak abundance had a significant effect (pseudo-F = 1.8; P = 0.024) on the species composition of birds, while native oak did not. Other covariates did not have significant effects (Table S5).

The species composition of beetles was not significantly influenced by the oak species (pseudo-F = 1.0; P = 0.46). The explanatory variables accounted for 5.95 % of the measured variance. The independent effects of individual oak species did not significantly affect the species composition of beetles. The only covariate with a significant effect was spring canopy openness (Table S5).

The species composition of soil dwellers was not significantly influenced by the oak species (pseudo-F = 1.0; P = 0.50). The explanatory variables accounted for 5.97 % of the derived variance. Canopy openness in spring and the amount of dead wood were covariates that significantly influenced the species composition (Table S5).

3.3. Effect of oak tree species on species incidences

There were no bird species significantly associated with native oak abundance. Five species (*Certhia familiaris* L. 1758, *Corvus corax* L. 1758, *Corvus cornix* L. 1758, *Cuculus canorus* L. 1758 and *Cyanecula svecica* (L. 1758)) were significantly positively associated with red oak abundance, while *Erithacus rubecula* (L. 1758) was negatively associated.

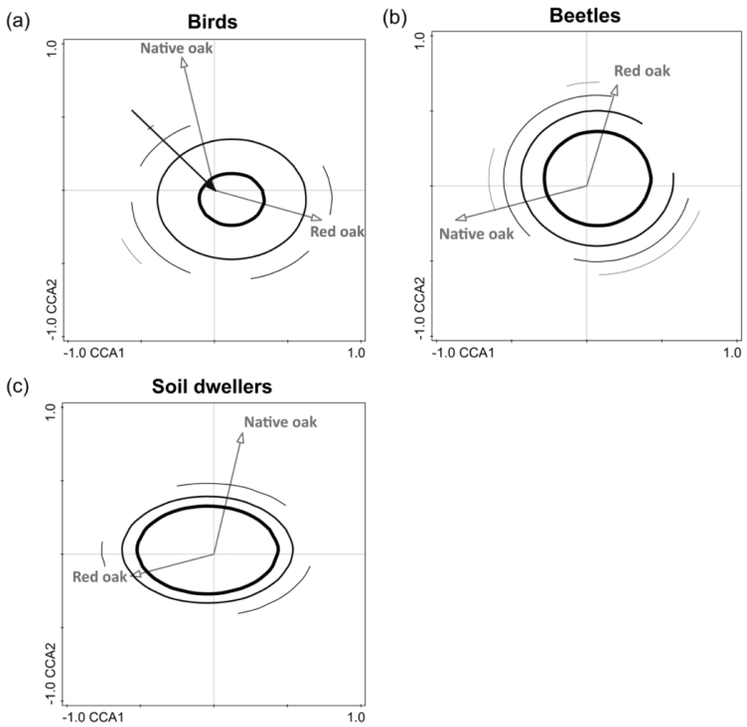

Fig. 3. Visualization of the response of the (a) bird, (b) beetle and (c) soil dweller species richness to the abundances of red (non-native) and pedunculate (native) oaks in Pardubice urban forests (Czech Republic). The thickness of the isolines reflects the trend (as indicated by the black arrow in (a)) of the species richness response to the environment based on the quadratic GLM. The thickness of the isolines reflects the species richness, their shape reflects the quadratic GLM.

Regarding the species associations with native oak, 15 beetles (*Cis castaneus* (Herbst 1793), *Clytus arietis* (L. 1758), *Ischnomera caerulea* (L. 1758), *Latridius hirtus* Gyllenhal 1827, *Leiopus taeniatus* (Gmelin 1790), *Litargus connexus* (Geoffroy 1785), *Mycetophagus quadriguttatus* Müller 1821, *Ptinomorphus imperialis* (L. 1767), *Pycnomerus terebrans* (Olivier 1790), *Rhaphitropis marchica* (Herbst 1797), *Stictoleptura maculicornis* (De Geer 1775), *Thanasimus formicarius* (L. 1758), *Tropideres albirostris* (Schaller 1783), *Typhaea stercorea* (L. 1758) and *Xylotrechus antilope* (Schönherr 1817)) were significantly positively associated and four (*Aplocnemus impressus* (Marsham 1802), *Korynetes caeruleus* (De Geer 1775), *Oenopia conglobata* (L. 1758) and *Trixagus dermestoides* (L. 1766)) significantly negatively associated with native oak. Five species (*Ampedus nigroflavus* (Goeze 1777), *Cychramus variegatus* (Herbst 1792), *Dorcatoma flavicornis* (F. 1792), *Globicornis nigripes* (F. 1792) and *Rhagonycha lignosa* (Müller 1764)) were significantly positively associated and one (*Cortodera femorata* (F. 1787)) was significantly negatively associated with red oak.

One soil dwelling species, *Hyloniscus riparius* (Koch 1838), was significantly positively associated with native oak abundance and two species (*Trachelipus rathkii* (Brandt 1833) and *Trichoniscus pusillus* Brandt 1833) with red oak.

4. Discussion

The responses of all studied groups were, surprisingly, nearly the same. We found that the species richness of birds, beetles, or soil dwellers decreased with increases in the number of mature red oak and pedunculate oak trees within a patch. However, there was no significant discrimination in species composition by the oak species. We could not conclude that there were any differences among these animal groups with good, moderate, and low dispersal abilities. Regarding the individual species responses, we found that the effects of non-native and native oak trees were nearly similar, with nearly the same number of species affected by the abundance of each studied tree species.

4.1. Impacts of nonindigenous trees

Invasive tree species are known to affect the forest environment by decreasing the regeneration density of native tree species and often homogenizing the species composition. Non-native tree species can cause alterations in decomposer activity and the nutrient-cycling process (Aerts et al., 2017; Hejda et al., 2009; Šibíková et al., 2019). Moreover, they may be affected by the altered biotic, chemical, and physical environments of cities; e.g. due to the relatively poor soil quality of urban forests (Carreiro et al., 1999). The impacts of non-native trees on biodiversity are generally considered to be negative (Pyšek

et al., 2020). Nevertheless, this is not always true (Horák et al., 2021). Our data partially supported the idea that nonindigenous tree environments can have nonsignificant impacts on biota. The effects of red and native oaks observed in our study were relatively similar from the group perspective; of course, the more specific results detailing the responses of individual species were much more complex and not so simple.

Nevertheless, nonindigenous species can provide different abiotic habitat conditions than those offered by native species (Finch, 2005; Schmid et al., 2014). These differences have been predicted to be effectively reflected in changes in ground-dwelling arthropod communities, which was not the case in our study. One of the reasons the findings may have differed from expectations could be that the analyzed tree replacement did not have purely positive or negative effects (Buchholz et al., 2015). One possible explanation is that native oak tree species are phylogenetically related to non-native oaks. Therefore, the difference is not so conspicuous compared to trees from different genera. Another reason suggested recently is that arthropod diversity in non-native tree stands depends more on colonization from the surroundings (Goßner and Ammer, 2006).

4.2. Birds

The number of bird species was influenced negatively by oak tree species in the studied patches. It is known that a relatively small number of bird species are strictly tied to oak trees (Šťastný et al., 2021). Many studies have shown that the composition of tree species rather indirectly affects the structure of the bird community as a consequence of the higher vegetation structure complexity and food composition (Batáry et al., 2014; Camprodon and Brotons, 2006; Holmes and Schultz, 1988; Vélová et al., 2021). The reason for the negative response may have been the fragmentation of the studied oak forests by the urban environment. Another reason could be our sampling period, as oak-dominated forests may be more important for birds during the time of nesting when birds require food for their brood. It is also possible that the relatively high coverage of other deciduous trees in the study area complements the oak-dominated habitats and supports more specialized birds.

Focusing on particular species, the Eurasian treecreeper, common raven, hooded crow, and common cuckoo preferred red oak dominance. The preference of corvids for red oaks was not surprising, because red oaks supposedly have a more structured crown (Kupka and Vopálka-Melicharová, 2020). Therefore, it may be easier to build nests in red oak crowns than in pedunculate oak crowns (Kövér et al. 2015). The Eurasian treecreeper is a passerine that nests in the semi-cavities (Šťastný et al. 2021) found in the many semi-broken branches of red oak (Kupka and Vopálka-Melicharová, 2020). This species hunts arthropods exclusively on tree trunks (Kuitunen and Tormala, 1983). Thus, the reason for its preference for red oak could be the fact that the bark of the red oak is noticeably less coarse than that of the pedunculate oak (Sander, 1990). This may provide better camouflage options, which is important for protection against predators (Nokelainen et al., 2022). The more frequent occurrence of the cuckoo bird found in red oak may be associated with the occurrence of its hosts, such as Eurasian treecreeper (Moksnes and Røskaft, 1995). The abovementioned disruption of wood due to broken branches, which is more common in red oak than in pedunculate oak (Kupka and Vopálka-Melicharová, 2020), may also contribute to an increased food supply (Nicolai, 1986; Sander, 1990). The negative impact of red oak on European robin may be through predation of ground nests by corvid species (Juškaitis, 2021).

4.3. Beetles

Increasing the abundances of red oak and pedunculate oak negatively affected beetle species richness. Oak forests are often species-rich habitats (Vodka and Cizek, 2013), but they are also known to be dominated by non-specialist species (Milberg et al., 2014). Our findings supported this conclusion and the model developed in a past study (Vogel et al., 2021). In previous studies, hotspots of oak-beetle systems were predicted in habitats that included other deciduous tree species. However, this was not fully supported by our results. Recent research (Vogel et al., 2021) revealed that oak trees are highly important for specialized beetle guilds, such as dead wood-dependent beetles.

Independently, the oak species did not have a significant effect on the species composition of beetles. Regarding species association, more species were associated with native oaks. Surprisingly, this also included *T. formicarius* which hunts mainly for spruce bark beetles (Wegensteiner et al., 2015). One of the reasons is that the coarser bark of native oaks may give it more space and greater protection from predation by birds. It may also respond positively to food abundance, with higher numbers expected in the more drought-prone native oak trees. Oak trees are highly suitable for its potential prey (i.e., bark beetles) when conifers are admixed (Véle and Horák, 2018), which are also the preferred tree of this clerid beetle. The same is true for *C. femorata*, which avoided patches with a high representation of red oaks but is a conifer associate (Sláma, 1998). Other examples include *C. castaneus*, *L. connexus* and *M. quadripustulatus*, whose higher numbers have also been observed in native oaks. The poorer health status of native oaks may be the cause of the increased occurrence of saproxylic beetle species like *C. arietis*, *L. hirtus* and *L. taeniatus* (Lemperiere and Marage, 2010; Milberg et al., 2014; Müller et al. 2015). The negative dependence of *A. impressus* was surprising, as this is a typical oak-associated species (Kolibáč et al., 2005). In contrast, *A. nigroflavus* showed a preference for red oak. It is known to develop in rotten wood in higher parts of trunks and in broken branches. This is very akin to the beetle species discussed above. Therefore, red oak stands probably offer a higher number of this kind of microhabitat because, according to the literature, these habitats do not occur extensively in native oak trees (Mertlik, 2017; Lindhe et al., 2005; Lindhe and Lindelöw, 2004). *Cychramus variegatus* is a saproxylic fungivorous beetle, and red oak species are susceptible to strong fungal infections and broken-off branches, which may have led to this observed relation (Lee et al., 2016; Schigel, 2007). The difference in the response of species, as compared to that published in the literature, was not very surprising. It was recently suggested that the differences in the demands in commercial forests of many species, as compared to those in conservation forests, are greater than previously thought (Mladenović et al., 2018).

4.4. Soil dwelling macroarthropods

The comparison of the two oaks species did not reflect any clear discrimination for soil dwelling species. Similarly, Kohyt and Skubała (2013) did not find remarkable differences between mite communities under red and pedunculate oaks. This result could be connected with the amount and quality of organic material, which is important for organisms living in litter and in the upper soil layers (Horák et al., 2021). Therefore, it was relatively surprising that no response to the dominant tree species was observed, as the rate of decomposition of red oak leaves is slower than that of pedunculate oak leaves and, therefore, there is more organic leaf litter in red oak-dominated stands (Straigyte et al., 2009). Nevertheless, the most likely reason for this result is that even native oak trees have relatively long-decomposing leaf litter (Lyford, 1943), and the amount of leaf litter is probably the reason for the relatively high arthropod richness in the red oak litter (Kohyt and Skubała, 2013). Indeed, it has been suggested that the leaf litter of some exotic oaks could be more palatable for native millipedes than that of native oak due to differences in their chemical composition (Gerlach et al., 2012).

Regarding species, *H. riparius* has a preference for moister soils (Hopkin, 1991), similar to native oak. *Trichoniscus pusillus* is strongly dependent on an appropriate composition of leaf litter, which may explain the higher incidence of patches dominated by red oak (Kautz et al., 2000). Rathke's woodlouse (*Trachelipus rathkii*) was found only in red oak forests, but this species is a typical forest species that lives

mainly under bark and prefers relatively old oak trees (Božanić et al., 2013). It prefers dense herbage, and its higher presence in red oaks may be caused not directly by the species of oak but by other environmental parameters (Aleksanov, 2016).

4.5. Relationship to oaks in general

The results herein based on species composition and richness revealed surprising information: all groups had either no response or a negative biodiversity response to both oak species. This means that an increasing abundance of red or native oak in a tree species composition generally leads to decreases in the species richness of birds, beetles, and soil dwellers. It appears that the mix of tree species in forests provided optimal conditions for forest fauna. We expected that the effect of the forest composition on birds would result mainly from the prey availability (e.g., Vélová et al., 2021), which would be relatively similar for both tree species. Nevertheless, beetles and mainly soil dwelling invertebrates could be influenced by any differences (spring canopy openness) much more than birds. Both oak species have relatively poorly degradable leaves. This may be the reason for the results obtained herein regarding the responses of invertebrates. Gentili et al. (2019) considered that the presence of decomposed organic layers may have contributed to low or modified arthropod levels. Faster leaf decomposition provides better food quality for isopods and millipedes (David and Handa, 2010). This may be an important reason why the results revealed no preference for the dominance of either studied oak tree species. Furthermore, in comparison with other deciduous trees, oak leaves are known to decompose more slowly (Cornelissen, 1996). In addition, oak litter from urban forests decays more slowly than rural litter (Carreiro et al., 1999).

5. Conclusions

The biota species richness was generally less affected by the proportion of non-native oak species or native oak species than we predicted. Importantly, planting non-native tree species to a high extent is still not desirable for many reasons (e.g., invasibility or legal restrictions). Nevertheless, based on our results obtained for animals with different dispersal abilities, we can see that planting North American red oak (*Q. rubra*) in the forests of Central Europe is not undesirable from the biodiversity conservation perspective. One possible reason for the small observed effect of non-native oak trees could be the phylogenetic relatedness of native and non-native oak. Red oak is more closely related to European oaks than to other non-native trees (e.g., Douglas fir). Another reason could be that non-native forest trees have a smaller negative environmental impact than exotic non-forest species that are often invasive, as indicated in previous research conducted in urban forests (Buchholz et al., 2015). Data from other studies have indicated that when non-native species are planted in smaller percentages and in smaller areas, their impacts on biota are not always negative (Finch, 2005; Goßner and Ammer, 2006). Additionally, this work provides important information not only for non-native species, as a mix of different tree species always facilitates a more diverse range of animals. This effect can also be seen in our results. Our findings are consistent with those of other studies, confirming that non-native species do not have a negative effect on biodiversity, which corresponds more to forest structures (Kriegel et al., 2021; Hanzelka and Reif, 2016; Horák et al., 2021). Although we studied urban forests, we believe that the results of both the above study and our study can be generalized to managed forests.

CRediT authorship contribution statement

Adam Véle: Data curation, Funding acquisition, Investigation, Supervision, Writing – original draft. **Lucie Vélová:** Data curation, Investigation, Validation, Writing – review & editing. **Radosław Plewa:** Data curation, Investigation, Validation, Writing – review & editing. **Ivan H. Tuf:** Data curation, Validation, Writing – review & editing. **Alena Míkovcová:** Data curation, Investigation, Methodology, Writing – review & editing. **Tereza Brestovanská:** Data curation, Formal analysis, Investigation, Writing – review & editing. **Patrik Rada:** Data curation, Investigation, Writing – review & editing. **Andrej Mock:** Data curation, Funding acquisition, Writing – review & editing. **Jakub Horák:** Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Resources, Supervision, Validation, Visualization, Writing – original draft.

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.

Acknowledgments

We would like to thank to John Horner for helping with the traps, Jiří Brestovanský for helping with trap activation and sieving, Federica Fumo for helping with sample sorting, and Ludwig Lettemaier for helping with the preliminary statistical analyses. We are also grateful to all the landowners and forest managers for their hospitality, specifically Pavel Starý (Diecézní lesy Hradec Králové), Kamil Beznoska (Lesy ČR) and Václav Soudek (Městské lesy Pardubice). Jakub Horák and Patrik Rada are grateful to the Excellence Project (PřF UHK 2009/2021-2022) for the financial support. The study was also supported by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, institutional support (grant number MZE-RO0118) and NAZV QK22020062. The contribution of Andrej Mock was supported by grant (1/0298/19) from the Slovak Grant Agency VEGA.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120856.

References

Adolt, R., Kučera, M., Zapadlo, J., Andrlík, M., Čech, Z., Coufal, J., 2013. Pracovní postupy pozemního šetření NIL2. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, Brandýs nad Labem.

Aerts, R., Ewald, M., Nicolas, M., Piat, J., Skowronek, S., Lenoir, J., Hattab, T., Garzón-López, C.X., Feilhauer, H., Schmidtlein, S., Rocchini, D., Decocq, G., Somers, B., Van De Kerchove, R., Denef, K., Honnay, O., 2017. Invasion by the alien tree *Prunus serotina* alters ecosystem functions in a temperate deciduous forest. Front. Plant Sci. 8, 1–11. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00179.

Aleksanov, V., 2016. Biological peculiarities of the woodlouse Trachelipus rathkii (Isopoda, Oniscidea) in biotopes of the city of Kaluga. Biol. Bull. 43, 831–843. https://doi.org/10.1134/S1062359016080033.

Amini Parsa, V., Salehi, E., Yavari, A., 2020. Improving the provision of ecosystem services from urban forest by integrating the species' potential environmental functions in tree selecting process. Lands. Ecol. Eng. 16, 23–37. https://doi.org/10.1007/s11355-019-00401-x.

Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., Scherber, C., Tscharntke, 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.

Bejček, V., Šťastný, K., 2014. Methods of Breeding Birds Monitoring in the Czech Republic between 2014 and 2017. Aythya 5, 48–52.

Bieberich, J., 2016. Acorns of introduced Quercus rubra are neglected by European Jay but spread by mice. Ann. For. Res. 59, 249–258. https://doi.org/10.15287/afr.2016.522.

Božanić, B., Hradílek, Z., Machač, O., Pižl, V., Šťáhlavský, F., Tufová, J., Véle, A., Tuf, I. H., 2013. Factors affecting invertebrate assemblages in bryophytes of the Litovelské luhy National Nature Reserve, Czech Republic. Acta Zool. Bulgarica 65, 197–206.

Brundu, G., Richardson, D., 2016. Planted forests and invasive alien trees in Europe: a code for managing existing and future plantings to mitigate the risk of negative impacts from invasions. Neobiota 30, 5–47. https://doi.org/10.3897/neobiota.30.7015.

Buchholz, S., Tietze, H., Kowarik, I., Schirmel, J., 2015. Effects of a Major Tree Invader on Urban Woodland Arthropods. PLoS One 10, e0137723.

Camprodon, J., Brotons, L., 2006. Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the Northwestern Mediterranean Coppice Holm oak forests. For. Ecol. Manage. 221, 72–82. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.044.

Carreiro, M.M., Howe, K., Parkhurst, D.F., Pouyat, R.V., 1999. Variation in quality and decomposability of red oak leaf litter along an urban-rural gradient. Biol. Fertil. Soils 30, 258–268. https://doi.org/10.1007/s003740050617.

Chace, J.F., Walsh, J.J., 2006. Urban effects on native avifauna: a review. Landsc. Urban Plan. 74, 46–69. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007.

Chmura, D., 2013. Impact of alien tree species Quercus rubra L. on understorey environment and flora: a study of the Silesian Upland (southern Poland). Pol. J. Ecol. 61, 431–442.

Cornelissen, J.H.C., 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. J. Ecol. 84, 573–582. https://doi.org/10.2307/2261479.

Coufal, R., Hájková, P., Hájek, M., Jiroušek, M., Polášek, M., Horsáková, V., Horsák, M., 2023. Compositional variation of endangered spring fen biota reflects within-site variation in soil temperature. Plant and Soil 1–17.

David, J.-F., Handa, I.T., 2010. The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. Biol. Rev. 85, 881–895. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00138.x.

De Smedt, P., Boeraeve, P., Arijs, G., Segers, S., 2020. Woodlice of Belgium (Isopoda: Oniscidea). Spinicornis, Bonheiden, Belgium, p. 148.

Eglington, S.M., Noble, D.G., Fuller, R.J., 2012. A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa: birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. J. Nat. Conserv. 20, 301–309. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.07.002.

Finch, O.-D., 2005. Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (Coleoptera: Carabidae; Araneae). For. Ecol. Manage. 204, 23–36. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.071.

Frazer, G.W., Canham, C., Lertzman, K., 2000. Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0. Bull. Ecol. Soc. Am. 81, 191–197.

Gentili, R., Ferré, C., Cardarelli, E., Montagnani, C., Bogliani, G., Citterio, S., Comolli, R., 2019. Comparing negative impacts of *Prunus serotina*, *Quercus rubra* and *Robinia pseudoacacia* on native forest ecosystems. Forests 10, 842. https://doi.org/10.3390/f10100842.

Gerlach, A., Russell, D., Römbke, J., Brüggemann, W., 2012. Consumption of introduced oak litter by native decomposers (Glomeridae, Diplopoda). Soil Biol. Biochem. 44, 26–30. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.006.

González, G., Barberena-Arias, M.F., Huang, W., Ospina-Sánchez, C.M., 2021. Sampling Methods for Soil and Litter Fauna. In: Santos, J.C., Fernandes, G.W. (Eds.), Measuring Arthropod Biodiversity. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-53226-0_19.

Goßner, M., Ammer, U., 2006. The effects of Douglas-fir on tree-specific arthropod communities in mixed species stands with European beech and Norway spruce. Eur. J. For. Res. 125, 221–235. https://doi.org/10.1007/s10342-006-0113-y.

Gregory, R.D., Voříšek, P., Noble, D.G., Strien, A.V., Klvaňová, A., Eaton, M., Meyling, A. W.G., Joys, A., Foppen, R.P.B., Burfield, I.J., 2008. The generation and use of bird population indicators in Europe. Bird Conserv. Int 18, S223–S244. https://doi.org/10.1017/S0959270908000312.

Hanzelka, J., Reif, J., 2016. Effects of vegetation structure on the diversity of breeding bird communities in forest stands of non-native black pine (*Pinus nigra* A.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in the Czech Republic. For. Ecol. Manage. 379, 102–113. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.017.

Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V., 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. J. Ecol. 97, 393–403. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x.

Holmes, R.T., Schultz, J.C., 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. Can. J. Zool. 66, 720–728. https://doi.org/10.1139/z88-107.

Hopkin, S., 1991. A key to the woodlice of Britain and Ireland. Field Study 7, 599–650.

Horák, J., Kout, J., Vodka, Š., Donato, D.C., 2016. Dead wood dependent organisms in one of the oldest protected forests of Europe: investigating the contrasting effects of within-stand variation in a highly diversified environment. For. Ecol. Manage. 363, 229–236. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.041.

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.

Horák, J., Rada, P., Boža, P., Roháčová, M., Nováková, P., Tajovský, K., Pech, P., Holusa, J., Resnerová, K., 2021. Alien pests and their influence on native biota in leaf litter of non-native trees. Acta Oecol. 110, 103704 https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103704.

Irga, P.J., Burchett, M.D., Torpy, F.R., 2015. Does urban forestry have a quantitative effect on ambient air quality in an urban environment? Atmos. Environ. 120, 173–181. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.08.050.

Juškaitis, R., 2021. Is nesting in closed nestboxes advantageous for the European Robin (*Erithacus rubecula*)? Avian Res. DO I, 12. https://doi.org/10.1186/s40657-021-00263-8.

Kautz, G., Zimmer, M., Topp, W., 2000. Responses of the parthenogenetic isopod, *Trichoniscus pusillus* (Isopoda: oniscidea), to changes in food quality. Pedobiologia 44, 75–85. https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70029-3.

Kohyt, J., Skubala, P., 2013. Communities of mites (Acari) in litter and soil under the invasive red oak (*Quercus rubra* L.) and native pedunculate oak (*Q. robur* L.). Biol. Lett. 50, 113–126. 50. 10.2478/biolet-2013-0011.

Kolibáč, J., Majer, K., Švihla, V., 2005. Cleroidea. Clarion Production, Praha.

Konijnendijk, C.C., 2008. The Forest and the City: The Cultural Landscape of Urban Woodland. Springer, Dordrecht.

Kriegel, P., Matevski, D., Schuldt, A., 2021. Monoculture and mixture-planting of non-native Douglas fir alters species composition, but promotes the diversity of ground beetles in a temperate forest system. Biodivers. Conserv. 30, 1479–1499. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02155-1#Sec2.

Kubiak, D., 2006. Lichens of red oak Quercus rubra in the forest environment in the Olsztyn Lake District (NE Poland). Acta Mycol. 41 https://doi.org/10.5586/am.2006.033.

Kuitunen, M., Tormala, T., 1983. The food of treecreeper Certhia f. familiaris nestlings in southern Finland. Ornis Fennica 60, 42–44.

Kupka, I., Vopálka-Melicharová, L., 2020. Northern red oak (L.) as a species suitable for the upcoming seasons with frequent dry periods. Cent. Eur. For. J. 66, 97–103. https://doi.org/10.2478/forj-2020-0003.

Lee, C.A., Dey, D.C., Muzika, R.-M., 2016. Oak stump-sprout vigor and Armillaria infection after clearcutting in southeastern Missouri, USA. For. Ecol. Manage. 374, 211–219. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.014.

Lemperiere, G., Marage, D., 2010. The influence of forest management and habitat on insect communities associated with dead wood: a case study in forests of the southern French Alps. Insect Conserv. Diver. 3, 236–245. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00094.x.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. For. Ecol. Manage. 203, 1–20. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.047.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. Biodivers. Conserv. 14, 3033–3053. https://doi.org/10.1007/s10531-004-0314-y.

Loskotová, T., Horák, J., 2016. The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. PeerJ 4, e1568.

Lyford, W.H., 1943. The palatability of freshly fallen forest tree leaves to millipeds. Ecology 24, 252–261. https://doi.org/10.2307/1929704.

Mertlik, J., 2017. Review of the saproxylic click-beetles (Coleoptera: Elateridae) in Eastern Bohemia with special emhasis on species of the oak forests. Elateridarium 11, 17–110.

Meyer, M., Schulz, C., 2017. Do ecosystem services provide an added value compared to existing forest planning approaches in Central Europe? Ecol. Soc. 22, 6. https://doi.org/10.5751/ES-09372-220306.

Milberg, P., Bergman, K.-O., Johansson, H., Jansson, N., 2014. Low host-tree preferences among saproxylic beetles: a comparison of four deciduous species. Insect Conserv. Diver. 7, 508–522. https://doi.org/10.1111/icad.12074.

Miltner, S., Kupka, I., 2016. Silvicultural potential of northern red oak and its regeneration - review. J. For. Sci. 62, 145–152. https://doi.org/10.17221/115/2015-JFS.

Miltner, S., Podrázský, V., Baláš, M., Kupka, I., 2017. Vliv dubu červeného (*Quercus rubra* L.) na lesní stanoviště. Zprávy lesnického výzkumu 62, 109–115.

Mladenović, S., Loskotová, T., Boháč, J., Pavlíček, J., Brestovanský, J., Horák, J., 2018. The effects of within stand disturbance in plantation forests indicate complex and contrasting responses among and within beetle families. Bull. Entomol. Res. 108, 750–764. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304.

Moksnes, A., Røskaft, E., 1995. Egg-morphs and host preference in the Common Cuckoo *Cuculus canorus*: an analysis of Cuckoo and host eggs from European museum collections. J. Zool. 236, 625–648.

Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I.M.M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacsson, G., Zapponi, L., Gossner, M.M., 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. Ecography 38, 499–509. https://doi.org/10.1111/ecog.00908.

Neuhauslová, Z., 1998. Map of Potential Natural Vegetation of the Czech Republic. Academia, Praha.

Nicolai, V., 1986. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia 69, 148–160. https://doi.org/10.1007/BF00399052.

Nicolescu, V.-N., Vor, T., Mason, W.L., Bastien, J.-C., Brus, R., Henin, J.-M., Kupka, I., Lavnyy, V., La Porta, N., Mohren, F., Petkova, K., Rédei, K., Štefančik, I., Wąsik, R., Perić, S., Hernea, C., 2020. Ecology and management of northern red oak (*Quercus rubra* L. syn. *Q. borealis* F. Michx.) in Europe: a review. Forestry 93, 481–494. https://doi.org/10.1093/forestry/cpy032.

Nicolini, F., Topp, W., 2005. Soil properties in plantations of sessile oak (*Quercus petraea*) and red oak (*Quercus rubra*) in reclaimed lignite open-cast mines of the Rhineland. Geoderma 129, 65–72. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.031.

Nokelainen, O., Helle, H., Hartikka, J., Jolkkonen, J., Valkonen, J.K., 2022. The Eurasian Treecreeper (*Certhia familiaris*) has an effective camouflage against mammalian but not avian vision in boreal forests. Ibis. https://doi.org/10.1111/ibi.13056.

Obhlídal, F., 1977. Ornitologická příručka. SZN, Praha.

Oosterbaanm, A., Olsthorn, A.F.M., 2005. Control strategies for *Prunus serotina* and *Quercus rubra* as exotic tree species in the Netherlands. In: Nentwig, W. et al. (Eds.): Biological Invasions from Ecology to Control. Neobiota, vol. 6, pp. 177–181.

Orgiazzi, A., Bardgett, R.D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M.J.I., Chotte, J.-L., De Deyn, G.B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N.C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L., Montanarella, L., Moreira, F.M.S., Ramirez, K.S., Scheu, S., Singh, B.K., Six, J., van der Putten, W.H., Wall, D.H., (Eds.),, 2016. Global Soil Biodiversity Atlas.

Publications Office of the European Union, Luxembourg, European Commission, p. 176.
Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T., Isacsson, G., 2015. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? Bull. Entomol. Res. 105, 101–109. https://doi.org/10.1017/S0007485314000741.
Poleno, Z., 1985. Příměstské lesy. SZN, Praha.
Pötzelsberger, E., Spiecker, H., Neophytou, C., Mohren, F., Gazda, A., Hasenauer, H., 2020. Growing non-native trees in european forests brings benefits and opportunities but also has its risks and limits. Curr. Forestry Rep. 6, 339–353. https://doi.org/10.1007/s40725-020-00129-0.
Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtek, J., Chytrý, M., Jarošík, V., Kaplan, Z., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Stajerová, K., Tichý, L., 2012. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. Preslia 84, 155–255.
Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., van Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., 2020. Scientists' warning on invasive alien species. Biol. Rev. 95, 1511–1534. https://doi.org/10.1111/brv.12627.
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, 0.1080/00063650903477046.
Riepšas, E., Straigyte, L., 2008. Invasiveness and ecological effects of red oak (*Quercus rubra* L.) in lithuanian forests. Baltic Forest 14, 122–130+224.
Sander, I.L., 1990. Quercus rubra Northern Red oak Washington, D.C. pp., in: Silvics of North America: Volume 2 Hardwoods. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, pp. 727–733.
Schigel, D., 2007. Fleshy fungi of the genera Armillaria, Pleurotus, and Grifola as habitats of Coleoptera. Karstenia 47, 37–48. https://doi.org/10.29203/ka.2007.420.
Schmid, M., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2014. Ecological consequences of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) cultivation in Europe. Eur. J. For. Res. 133, 13–29. https://doi.org/10.1007/s10342-013-0745-7.
Šibíková, M., Jarolímek, I., Hegedüšová, K., Májeková, J., Mikulová, K., Slabejová, D., Škodová, I., Zaliberová, M., Medvecká, J., 2019. Effect of planting alien Robinia pseudoacacia trees on homogenization of Central European forest vegetation. Sci. Total Environ. 687, 1164–1175. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.043.
Sjöman, H., Morgenroth, J., Sjöman, J.D., Sæbø, A., Kowarik, I., 2016. Diversification of the urban forest—can we afford to exclude exotic tree species? Urban For. Urban Green. 18, 237–241. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.06.011.
Sláma, M., 1998. Tesaříkovití Čerské republiky a Slovenské republiky. Milan Sláma, Krhanice.
Šťastný, K., Bejček, V., Mikuláš, I., Telecký, T., 2021. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2014. Kosmas, Praha.
Štefančík, I., 2011. Štruktúra a vývoj porastov duba červeného (Quercus rubra L.) s rozdielnym funkčným zameraním, Lesnický časopis –. Foresty Journal 57, 32–41.
Straigyte, L., Jurkšienė, G., Armolaitis, K., 2009. Decomposition of Oak and maple leaf litters: comparative study of native and alien species. Sustain. Develop. Forest. 19, 196–200.
Tomášek, M., 2014. Půdy České republiky. 3. vyd. Česká geologická služba, Praha.
Török, J., 1990. Resource partitioning among three woodpecker species Dendrocopos spp. during the breeding season. Holarct. Ecol. 13, 257–264.
Véle, A., Horák, J., 2018. The importance of host characteristics and canopy openness for pest management in urban forests. Urban For. Urban Green. 36, 84–89. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.10.012.
Vélová, L., Véle, A., Horák, J., 2021. Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. For. Ecol. Manage. 480, 118657 https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657.
Vodka, Š., Cizek, L., 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. For. Ecol. Manage. 304, 33–41. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.007.
Vogel, S., Bussler, H., Finnberg, S., Müller, J., Stengel, E., Thorn, S., 2021. Diversity and conservation of saproxylic beetles in 42 European tree species: an experimental approach using early successional stages of branches. Insect Conserv. Diver. 14, 132–143. https://doi.org/10.1111/icad.12442.
Wegensteiner, R., Wermelinger, B., Herrmann, M., 2015. Natural enemies of bark beetles: predators, parasitoids, pathogens, and nematodes. In: Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (Eds.), Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Elsevier/Academic Press, London, pp. 247–304. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00007-1.
Woziwoda, B., Staniaszek-Kik, M., Stefańska-Krzaczek, E., 2017. Assemblages of native bryophytes in secondary forests with introduced *Quercus rubra*. Nord. J. Bot. 35, 111–120. https://doi.org/10.1111/njb.01121.

5.3 Vélová, L., Véle, A., Peltanová, A., Šafářová, L., Menendéz, R., Horák, J., 2023: High-,Medium-, and Low-Dispersal Animal TaxaCommunities in Fragmented Urban Grasslands. Ecosphere14(2): e4441.

Check for updates

Received: 31 October 2022 | Revised: 16 December 2022 | Accepted: 21 December 2022

DOI: 10.1002/ecs2.4441

ARTICLE

Agroecosystems

ECOSPHERE
AN ESA OPEN ACCESS JOURNAL

High-, medium-, and low-dispersal animal taxa communities in fragmented urban grasslands

Lucie Vélová[1] | **Adam Véle**[2] | **Alena Peltanová**[1] | **Lenka Šafářová**[3] | **Rosa Menendéz**[4] | **Jakub Horák**[1,5]

[1]Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic

[2]Forestry & Game Management Research Institute, Jíloviště, Czech Republic

[3]East Bohemian Museum in Pardubice, Pardubice, Czech Republic

[4]Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Lancaster, UK

[5]Faculty of Science, University of Hradec Králové, Hradec Králové, Czech Republic

Correspondence
Jakub Horák
Email: jakub.sruby@gmail.com

Funding information
Faculty of Science, University of Hradec Králové, Grant/Award Number: 2213/2023-2024; Ministry of Agriculture of the Czech Republic, Grant/Award Number: MZE-RO0118

Handling Editor: Sunshine A. Van Bael

Abstract

Urbanized areas are rapidly expanding into a variety of habitats. Urbanization and suburbanization are often associated with changes in biodiversity, which are naturally influenced by biotic interactions and abiotic habitat characteristics. The main cause of changes caused by suburbanization is fragmentation. Its impacts vary between animals with different dispersal abilities. We focused on studying the responses of three taxa with different dispersal abilities: birds as a relatively high-dispersal taxon, medium-dispersal butterflies, and low-dispersal land snails. We studied how biotic factors as well as habitat structural and fragmentation characteristics explain the community composition of the three study taxa in urban grasslands in the city of Pardubice (Czech Republic). Birds were the most species-rich taxon followed by butterflies. Land snails had species-poor grassland communities. Species composition analysis indicated species overlap among the studied taxa. Bird species composition covaried with butterfly species richness and reciprocally. Both taxa were significantly influenced by the amount of woody vegetation within the grassland. Bird community composition was also influenced by fragmentation characteristics, namely the distance to the nearest built-up area. Urban growth most likely leads to changes in the characteristics of animal communities associated with former lowland natural grasslands, deteriorating the communities of low-dispersal land snails while allowing birds that have generally higher dispersal abilities to thrive. Our results show that in assessing the impact of urbanization on biodiversity, attention should also be paid to low-dispersal animal taxa.

KEYWORDS
biodiversity, biotic interactions, fragmentation, land use

INTRODUCTION

Cities can be considered unique ecosystems from a biodiversity point of view (Faeth et al., 2011). Urbanized areas are rapidly expanding at the expense of more or less natural areas, which is reflected in biodiversity changes (Kowarik, 2011). Biodiversity plays a key role in providing ecological services at all hierarchical levels and has an impact on the quality of human urban life (Carrus et al., 2015). Therefore, the support of biodiversity

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2023 The Authors. *Ecosphere* published by Wiley Periodicals LLC on behalf of The Ecological Society of America.

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

amendments in urban landscapes should be an aim of present nature conservation efforts (Deaborn & Kark, 2010; Mace et al., 2012).

Urban growth is often associated with a decline in the diversity of plants, invertebrates, and vertebrates at the landscape scale (McKinney, 2008). In contrast, at the local scale, urban growth may be one reason for the relatively high biodiversity and unlikely recombinant communities within urban areas compared with other human-modified landscapes (Kühn et al., 2004). Compared with the intensively farmed countryside, cities usually have a greater heterogeneity of areas because there is a mosaic of natural, semi-natural, built, and abandoned areas (Kühn et al., 2004; McKinney, 2008). Therefore, seminatural grassland habitats, such as meadows, lawns, domestic gardens, and public parks, play important roles in native biodiversity within cities (Albrecht & Haider, 2013; Braschler et al., 2021; Loram et al., 2007; Smith et al., 2005, 2006). Moreover, similar habitats can play an important role for humans and in the sustainable development of cities (Horák et al., 2018; Janeček et al., 2019).

In addition to the occurrence of various habitats, their characteristics (connectivity, spatial–temporal continuity, succession stage, and management intensity) strongly influence the biodiversity of these areas (Buchholz et al., 2018; Horák et al., 2013; Nielsen et al., 2014; Small et al., 2006). Many of these parameters are associated with habitat fragmentation. Fragmentation can be considered a key element influencing the occurrence of species and the dynamics of their populations, and it is probably the reason why some low-quality habitats contain more individuals than their theoretical capacity (Ewers & Didham, 2006; van Langevelde, 2015). Artificially created urban and rural habitats (e.g., orchards or green roofs) increase connectivity. Nevertheless, corridors that are sufficient for small- and medium-sized mammals could be insufficient for invertebrates and plants (Angold et al., 2006; Braaker et al., 2014). Generally, urban species have a tolerance for fragmentation and are characterized by high colonization potential (Sattler et al., 2010).

The impacts of habitat fragmentation on species may vary significantly depending on the organism's dispersal ability together with its ecological requirements. For example, eurytopic species are known to be less negatively affected by fragmentation than other species (Croci et al., 2008; Rösch et al., 2013). Some sedentary organisms may survive for longer times, but their future local extinction is probable (Stoll et al., 2009).

The environmental requirements of different groups of animals are different, which reduces generalization of the knowledge. A possible way to overcome this problem is to study impacts on biodiversity with the use of a multitaxon approach (Braschler et al., 2021; Gerlach et al., 2013). In these studies, it is appropriate to study taxa with different dispersal abilities. Therefore, we focused on studying the responses of three taxa with different dispersion and movement capabilities, namely, relatively high-dispersal and mobile birds, medium-dispersal butterflies, and sedentary mollusks (Götmark et al., 2008; Horák et al., 2013; Jackson & Fahrig, 2015). We predicted that animals with the worst dispersal capabilities would be more responsive to vegetation structure and local land use, while more mobile birds would strongly respond to landscape structure (Aguirre-Gutiérrez et al., 2017; Jokimäki, 1999).

It is known that the occurrence and abundance of the three aforementioned taxa (land snails, butterflies, and birds) are strongly influenced by environmental conditions (Furness & Greenwood, 1994; Kent et al., 2013). Some species are also good biological indicators (Gerlach et al., 2013) as well as important components of grassland biodiversity. In our study, we focus on the factors that cause changes in urban grassland biodiversity through a novel view (using high-/medium-/low-dispersal animal taxa). We examined not only the species composition but also biotic factors and structural and fragmentary parameters of grasslands, with the aim of contributing to the knowledge of these habitats, which are declining and neglected (Albrecht & Haider, 2013; Wesche et al., 2012).

MATERIALS AND METHODS

Study area

We studied 34 urban grasslands distributed within Pardubice city (50.04° N; 15.78° E), Czech Republic, and isolated them from each other. The Pardubice agglomeration covers an area of 77.7 km^2 and has ca. 100,000 inhabitants. The city is distributed in the flat lowland area (mean altitude of ca. 240 m above sea level) between the Labe and Chrudimka Rivers. Boundaries of grasslands were demarcated by patches with another use. All grasslands were used for agriculture, whether as hay meadows or recently abandoned haying. Locations of meadows ranged from the city center (Pardubice castle) to 10 km in diameter. Their area (mean: 28 ha) ranged from 0.2 to 149 ha. Their selection was based on our previous studies with 40 grasslands (Horák, 2016; Horák et al., 2022); as six sites vanished during the time, we finally studied 34 sites.

Study groups and environmental parameters

We studied three taxa: land snails, butterflies, and birds.

21568925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Land snails were surveyed by manual collection of standardized samples. We took samples composed of the litter and upper soil layer to a depth of 5 cm. The final volume was 5 dm^3. The samples were obtained from five representative spots, avoiding the edges, and sampling lasted approximately 15 min. Samples were obtained during suitable weather conditions in August 2017. After drying under laboratory conditions, the inorganic fraction and organic particles of the samples were separated in water (Horák et al., 2013). The shells and shell fragments were extracted by hand after another drying period. Individuals were identified to the species level in the lab.

Butterfly data were collected using visual observations on timed (15 min) survey walks (Horák, 2016) with visits regularly distributed throughout the period from late spring to early autumn 2017 during suitable weather conditions (Pollard & Yates, 1993). Each site was visited six times. Butterflies were identified at the species level in the field.

Bird data were sampled using the point count method from the center of the grassland (Horák et al., 2013). Individuals seen or heard within a distance of 20 m from the center (Vélová et al., 2021) were counted. We did not count birds flying overhead. Birds were recorded during 15-min intervals, and each site was sampled twice in spring. Counting was carried out from dawn until late morning only on days with suitable weather conditions (no rain, temperatures not exceeding 20°C).

We used 11 environmental predictors classified into three categories. The first category included biotic factors and reflected the relationship of the community composition of a taxon with species richness of the other studied animal taxa (e.g., bird species composition with species richness of land snails and butterflies) and of vascular plants. Plants were used for their important role in structuring animal communities (e.g., diet or shelter). Plants were sampled once at each site in May (before haymaking) using the timed survey method (15 min) suitable for this type of study and environment (Horák et al., 2022). Plant surveys were standardized by the time during which all species of plants found were recorded. The aim was to compile a plant list rather than to assess the abundance of each plant species. This method led to the same sampling effort at all sites. Most plants were identified in the field, except for several individuals that were collected, preserved as herbarium samples, and identified later. Finally, we had four independent biotic variables: plants (mean = 33.08; SE = 1.67; min = 17; max = 53 species), land snails (0.79 ± 0.16; 0–3 species), butterflies (7.41 ± 0.41; 1–13 species), and birds (4.94 ± 0.41; 0–10 species).

The second category of predictors was the structural characteristics of the studied grasslands. These predictors reflected the actual inner structure of the sites. In this category, we studied management intensity at the site using a semicontinuous scale from abandoned (without mowing; $N = 6$), mowed (mowed once a year or in a mosaic; $N = 7$), intensively mowed (mowed twice or three times a year; $N = 17$), and mowed periodically (mowed dependent on the vegetation height; $N = 4$). We recorded the percentage coverage of bare soil (0.26 ± 0.08; 0%–1%), which was based on our observations and measurements during surveys. We also recorded the cover of woody vegetation (trees and shrubs; 17.65 ± 4.98; 0%–95%) within the grassland (estimation at 5% resolution). We used actual aerial photographs that were refined during our surveys.

The third category of predictors was related to the levels of habitat fragmentation. These predictors reflected both the actual and past effects of fragmentation. For each study grassland, we calculated the distance (in meters) to the nearest grassland (238.47 ± 48.79; 30–1207 m) as the similar habitat type and to the nearest built-up area (151.59 ± 21.97; 16–482 m) as the least natural land use type. These values were measured as the distance from the edge of the studied grassland to the nearest edge of grassland or built-up area habitat. We also calculated the perimeter (527.46 ± 44.42; 190.50–1119.33 m) of each study grassland, as this has been shown to be a better predictor of biodiversity than area in urban landscapes (Horák, 2016). Finally, to reflect the spatial–temporal continuity of a site, we classified each grassland into three categories on a semicontinuous scale: recent (present only since 2003; $N = 19$), middle-aged (present since 1966; $N = 6$), and old grasslands (present at least since 1844; $N = 9$). This was based on aerial photographs from 2003 (mapy.cz), military topographic maps from 1966 (archivnimapy.cuzk.cz), and stable cadastral maps from 1834 to 1844 (archivnimapy.cuzk.cz).

Statistical analyses

All analyses were performed in Canoco 5 (Šmilauer & Lepš, 2014).

The potential overlap of the species composition distribution of the three studied taxa was computed using detrended correspondence analysis (DCA) using the first and second axes for visualization. Species from each studied taxon were visualized by different colors.

We assessed the contribution of different predictors (biotic, structural, and fragmentation) to explaining the species composition of each study taxon using canonical correspondence analyses (CCAs) with 9999 permutations. We used the presence and absence matrix of species. Forward selection was used for selection of the most influential predictors (Blanchet et al., 2008).

We were also interested in the influence of a particular category, which cannot be visualized in the same plot.

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Therefore, variance partitioning between and among the studied categories of independent predictors was used to compare the influence of shared and independent effects of explained variance between and among these categories (Horák & Pavlíček, 2013). These analyses were used for all predictors included, that is, without forward selection.

We computed the effect of the most influential predictors on the species richness of particular taxa. We used a generalized linear model with species richness as the dependent variable.

RESULTS

We observed a total of 31 species of birds, 29 species of butterflies, and 8 species of land snails in the studied urban grasslands.

Species composition

Species composition analysis using DCA illustrated that there was an overlap of three taxa communities (Figure 1). Only three birds (*Ardea cinerea*, *Picus viridis*, and *Streptopelia decaocto*) and one butterfly (*Argynnis paphia*) (Figure 1) appeared to be outliers from the rest of the grassland community. All of these species were observed as unique at only a single site.

The combined influence of the environment

The effect of all studied categories of independent predictors was significant for birds and butterflies, and the total explained variance was very close for both taxa (Table 1). Land snails did not indicate a significant response (Table 1), and variance partitioning was not computed for this taxon due to the high degrees of freedom compared with the total number of incidences of species. Shared variation between and among studied categories of birds and butterflies was relatively low compared with the independent variance. Bird composition was the most influenced by the fragmentation characteristics, followed by structural and biotic-interaction factors. Butterflies were influenced in the same order; furthermore, the independent effect of the grassland structure was statistically significant (Table 1).

Biotic-interaction factors

The composition of bird communities in the studied grasslands was significantly influenced by the analyzed

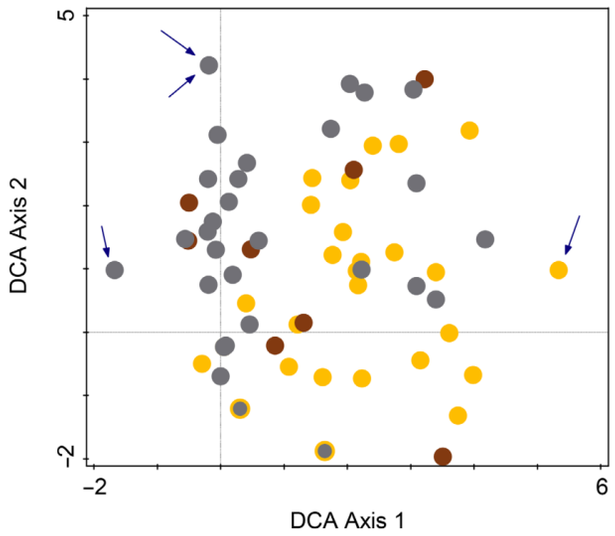

FIGURE 1 Overlap in species composition of birds, butterflies, and land snails in urban grasslands. Birds are represented in gray, butterflies are represented in yellow, and land snails are represented in brown. Unconstrained detrended correspondence analysis (DCA) was used. Blue arrows indicate outlying species.

21568925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

TABLE 1 Results of variance partitioning of studied categories for the studied taxa in urban grasslands.

Taxon	Characteristic of variance	Category of predictors	R^2 (%)	F	p
Birds	Overall		37.2	1.3	0.0041
	Independent	Biotic interaction	9.7	1.1	0.3041
		Structural characteristics	11.0	1.3	0.0735
		Fragmentation characteristics	14.5	1.3	0.0702
	Shared	Biotic + structure	0.2		
		Biotic + fragmentation	0.9		
		Structure + fragmentation	−0.3		
		Biotic + structure + fragmentation	1.2		
Butterflies	Overall		38.7	1.5	0.0015
	Independent	Biotic interaction	10.6	1.3	0.1466
		Structural characteristics	11.5	1.4	0.0476
		Fragmentation characteristics	14.3	1.3	0.0949
	Shared	Biotic + structure	1.2		
		Biotic + fragmentation	0.3		
		Structure + fragmentation	0.7		
		Biotic + structure + fragmentation	0.2		
Land snails	Overall			0.8	0.8507

Note: Independent variance is the variance explained by the predictors independently. Shared variance is the percentage of shared explained variance from the total explained variance in a particular category. Note that p values for shared variance cannot be computed.

biotic-interaction factors ($F = 1.30$; $p = 0.040$; df = 3), which explained 12.10% of the variance. Butterfly species richness was the only significant factor after forward selection ($F = 1.61$; $p = 0.039$; Figure 2), with no significant effects of plant ($F = 1.38$; $p = 0.08$) or land snail species richness ($F = 1.30$; $p = 0.17$). The effect of butterfly species richness did not have a significant effect on the species richness of birds ($F = 0.07$; $p = 0.94$; df = 28). The positive response to butterflies was mainly observed for *Carduelis carduelis*, *Garrulus glandarius*, *Parus major*, *Dendrocopos major*, *Cyanistes caeruleus*, and *Lanius collurio*, while *P. viridis* reacted negatively (Figure 2a).

The species composition of butterflies was also significantly influenced by biotic-interaction factors ($F = 1.40$; $p = 0.012$; df = 3), which explained 12.30% of the variation. Both plant ($F = 1.54$; $p = 0.032$) and bird ($F = 1.81$; $p = 0.008$) species richness had a significant effect on butterfly community composition after forward selection (Figure 2), with no significant effect of land snails ($F = 0.73$; $p = 0.81$). The effects of bird and plant species richness did not have significant effects on the species richness of butterflies ($F = 3.0$; $p = 0.07$; df = 26). Surprisingly, the most influenced species were habitat generalists such as *Aglais urticae*, *Thymelicus sylvestris*, *Ochlodes sylvanus*, *Lycaena phlaeas*, and *Papilio machaon* (Figure 2b).

The species composition of land snails was not significantly influenced by any biotic factor analyzed ($F = 0.70$; $p = 0.84$).

Structure of grasslands

The composition of bird communities was significantly influenced by the structural characteristics of the grassland ($F = 1.30$; $p = 0.038$; df = 3), which explained 12.10% of the variation. The coverage by trees and shrubs had a significant effect on bird community composition ($F = 1.66$; $p = 0.021$). The effects of management intensity ($F = 1.22$; $p = 0.19$) and the presence of bare soil ($F = 0.77$; $p = 0.84$) were not significant (Figure 3) after forward selection. The effect of woody coverage had a significant effect on the species richness of birds ($F = 0.21$; $p = 0.81$; df = 28). Increasing of the coverage of woody vegetation increased the abundance of *P. viridis*, *Pica pica*, *G. glandarius*, and *L. collurio*. In contrast, the abundance of *Passer domesticus* decreased (Figure 3a).

The species composition of butterflies was significantly influenced by the structural characteristics of the grassland ($F = 1.6$; $p = 0.003$; df = 3), which explained 13.5% of the variance. The effect of bare soil ($F = 1.30$; $p = 0.17$) and management ($F = 1.0$; $p = 0.54$) was not significant. The coverage of woody vegetation had a

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

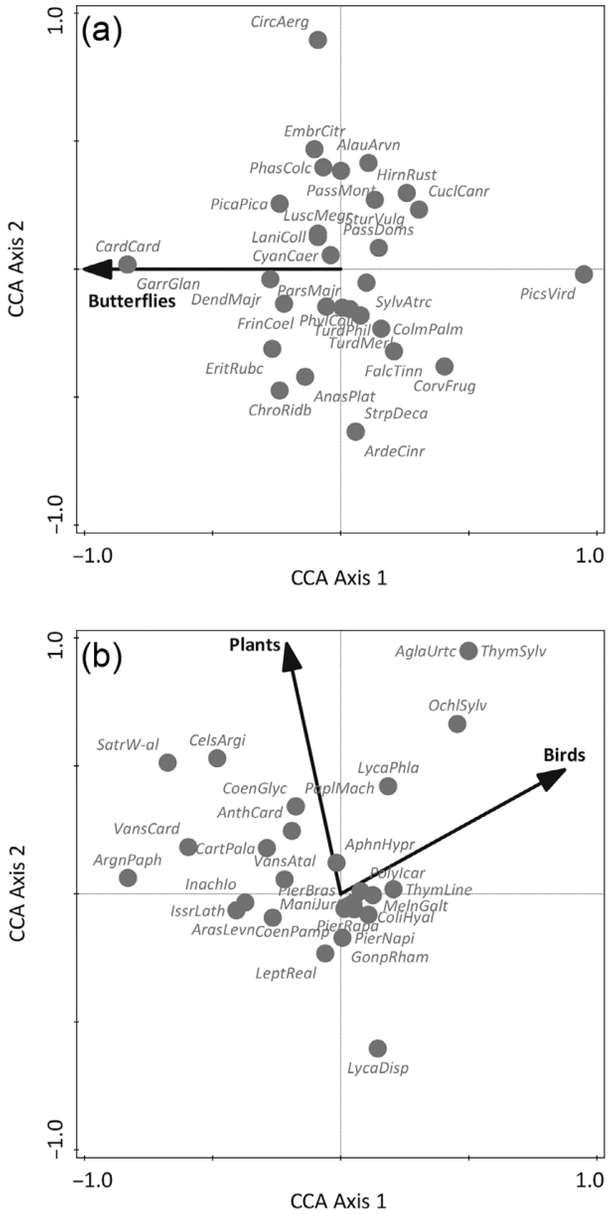

FIGURE 2 Biotic interactions of (a) bird and (b) butterfly species with other taxa and plants in urban grasslands. Species are dots, and species richness is represented by black arrows. The results of forward selection in canonical correspondence analysis (CCA) are visualized. See Appendix S1 for the full names of the species.

21568925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

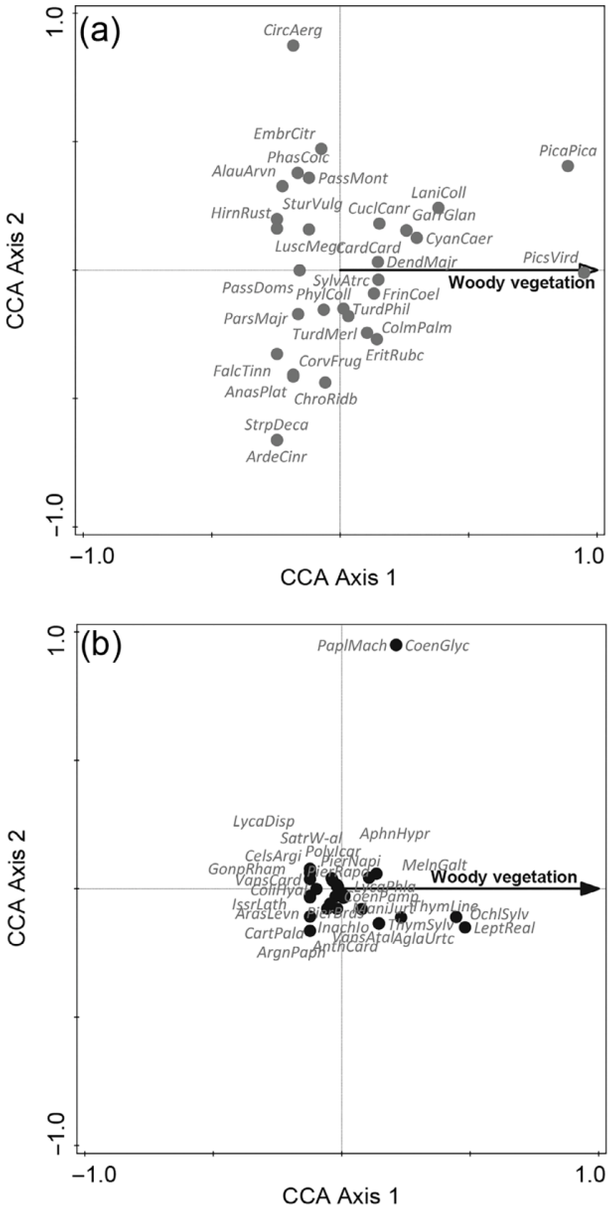

FIGURE 3 Interaction of (a) bird and (b) butterfly species with structural characteristics in urban grasslands. Species are dots, and structural characteristics are represented by black arrows. The results of forward selection in canonical correspondence analysis (CCA) are visualized. See Appendix S1 for the full names of the species.

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

significant effect ($F = 2.5$; $p < 0.001$) after forward selection (Figure 3). The effect of woody coverage did not have a significant effect on the species richness of butterflies ($F = 0.47$; $p = 0.63$; df = 26). The presence of woody vegetation facilitates the thriving of several butterflies, namely, *Leptidea reali*, *Thymelicus lineola*, *O. sylvanus*, and *T. sylvestris*. However, more species avoided woody vegetation in the grassland areas (e.g., *Colias hyale*, *Gonepteryx rhamni*, *Satyrium w-album*, and *Vanessa cardui*; Figure 3b).

The species composition of land snails was not influenced by any of the structural variables analyzed here ($F = 0.90$; $p = 0.58$).

Effect of fragmentation

The species composition of birds was significantly influenced by fragmentation characteristics ($F = 1.4$; $p = 0.011$), which explained 16.3% of the variance. The influences of the perimeter ($F = 1.3$; $p = 0.17$), continuity ($F = 1.2$; $p = 0.22$), and distance to the nearest grassland ($F = 1.0$; $p = 0.56$) were not significant. Bird species were influenced by the distance to the nearest built-up area ($F = 2.0$; $p < 0.001$) after forward selection (Figure 4). The effect of built-up area did not have a significant effect on the species richness of birds ($F = 0.09$; $p = 0.92$; df = 28). Settlement had a positive dependent effect on *P. viridis*, *Luscinia megarhynchos*, and *Sylvia atricapilla* and a negative dependent effect on *Sturnus vulgaris*, *P. pica*, *Phasianus colchicus*, *Emberiza citronella*, and *Passer montanus* (Figure 4).

The species composition of butterflies was not influenced by any of the fragmentation characteristics analyzed ($F = 1.3$; $p = 0.06$), and the same result was obtained for land snails ($F = 0.80$; $p = 0.79$).

DISCUSSION

Our findings revealed that the species composition of birds showed an interaction with the richness of butterflies. Birds and plants influenced the species composition of butterflies. Woody vegetation had a significant effect on birds and butterflies. Birds were also influenced by the distance to the nearest built-up area.

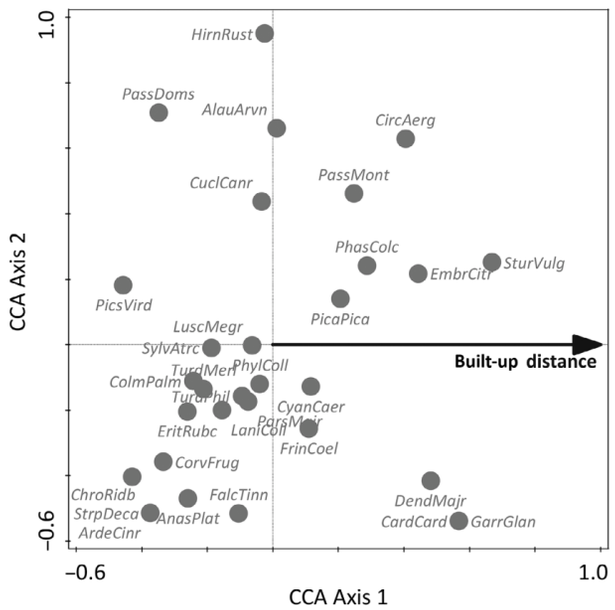

FIGURE 4 Interaction of bird species with fragmentation characteristics in urban grasslands. Species are dots, and structural characteristics are represented by black arrows. The results of forward selection in canonical correspondence analysis (CCA) are visualized. See Appendix S1 for the full names of the species.

21568925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Association between the studied taxa

Birds and butterflies often responded similarly to the environment in our study. Therefore, as a result, one group may be a predictor of the response of the second group (Blair, 1999). Kim et al. (2007) found a positive correlation between the diversity of birds and insects in urban landscapes, which reflected the presence of sufficient food for the birds. Rhopalocera are only a minor part of most bird diets. However, among butterflies, there are many species that can be considered umbrella species and can be good indicators of insect species richness (New, 1997; Thomas, 2005). Nevertheless, insects are important in the diet of the recorded bird species, including seed-eaters that use insects for feeding their brood (Wilson et al., 1999). Moreover, butterflies are also pollinators (Winfree et al., 2011) and can contribute to successful seed production and provide food for noninsectivorous birds (Fujita & Koike, 1985; Ihalainen & Lindstedt, 2012).

Butterflies are known to respond positively to the diversity and quantity of food, namely, nectar and tissues of host plants (Buchholz et al., 2020; Kitahara et al., 2008; Öckinger et al., 2009; Simonson et al., 2001). The amount of food sources for butterflies is thus closely related to the species diversity of plants (Kitahara et al., 2008). Plant food availability is important for caterpillar development (Baylis & Pierce, 1991), and the quality and quantity of adult nutrition also influence adult fertility (Boggs & Freeman, 2005).

Similar reaction to grassland structure by birds and butterflies

Slight differences in the urban grassland structure may be the reason for the overlap in species composition among all three studied taxa. This, surprisingly, led to the coexistence of species with different dispersal and ecological demands. Only three bird and one butterfly species did not appear to be strictly part of the studied grassland community. This can be explained by their different demands and the possibility that these species mainly function as tourists, that is, species that infrequently occur and without viable population on a grasslands (Novotny & Basset, 2000; Snell et al., 2017). These species also probably occasionally collect food (e.g., amphibians or ants) from the grasslands as *A. cinerea* and *P. viridis*. *S. decaocto* is a synanthropic species that can be found elsewhere close to settlements (Alder & Marsden, 2009; Cramp, 2000; Jakubas & Mioduszewska, 2005). The same situation was observed for the butterfly *A. paphia*. This butterfly is a large, mobile species that flies over grasslands only for nectar (Bailey et al., 2002). Nevertheless, these four species do not deviate much from the assemblage.

Tree coverage had a significant impact on birds, which is consistent with the findings of other studies (Pärt & Söderström, 1999). Many bird species use woody vegetation for nesting and feeding (Jokimaki & Suhonen, 1997). Pärt and Söderström (1999) stated that the appropriate coverage of trees for birds in pastures is approximately 10%. In our study region, the average area of trees was 18%, which is close to the previously mentioned optimal value. We also found a similar relationship for butterflies, which was also consistent with the results of other studies (Dover & Settele, 2009). Woody vegetation creates alternative habitats from which some butterfly species can profit, for example, because of shelter and nectar from blossoms (Dennis & Sparks, 2006).

Fragmentation of urban areas and birds

Fragmentation caused by suburbanization in the cultural landscape is mentioned as a cause of the decline in habitat diversity (Antrop, 2004). Larger and less fragmented habitats could be more heterogeneous, thus encompassing a larger variety of species (Collinge, 1996; Lizée et al., 2012). These large habitats also have smaller negative edge (perimeter) effects and promote more stable populations (Evans et al., 2009). A previously published finding was that bird diversity in cities is lower than that in grasslands and shrublands around cities (Puga-Caballero et al., 2014). We confirmed that the built-up areas surrounding of grasslands had a significant effect on the species composition of birds.

Focusing on individual grassland species and the effect of urban areas in close vicinity, *Turdus merula*, *Columba palumbus*, *Phylloscopus collybita*, and *S. atricapilla* were the most numerous. The majority of these species can be considered habitat generalists (Cramp, 2000). Another example of a species with high urban density was *P. montanus* (Møller et al., 2012), which was common in our grasslands. Therefore, we confirmed the affinity of this species for grasslands in urban areas. *P. montanus* also builds nests in technical elements such as electric powerlines or pipelines, and it is characterized by being well adapted to a heterogeneous and changing environment (Vepsäläinen et al., 2005).

Problem with land snails in urban grasslands

While the number of recorded birds and butterflies corresponded approximately to that for similar meadow habitats in cities (Fuchs, 2002; Horák, 2016; Horák et al., 2022), the number of land snail species appeared to be low. It has been reported that the numbers of snails in

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

other Czech and European cities were almost as high (Braschler et al., 2020; Horsák et al., 2009). If we focus on a particular land snail species, the majority (*Vallonia pulchella*, *Helix pomatia*, *Cochlicopa lubrica*, and *Nesovitrea hammonis*) do not have special requirements in terms of habitat quality (Juřičková, 1998). Regarding more specialized species, the occurrence of *Xerolenta obvia* was recorded near the built-up areas in new grassland. We found *Aegopinella nitens*, a species of wet threatened biotopes (Čejka, 1999), in grassland with temporal continuity. Regarding the low species richness of land snails, we hypothesized that our studied grasslands probably partly lost their natural quality in the past (e.g., due to intensive fertilizing, mowing, and drainage), as gastropods are generally a taxon sensitive to changes in land use (Baur, 1986; Wirth et al., 1999). The low number of snails may indicate the similarity of species composition typical for habitats near the city center. It is known that the species richness of snails depends on native plant richness and habitat richness (Braschler et al., 2020). Only marginal responses of terrestrial gastropods to urban sprawl have been found (Concepción et al., 2016) and have been pointed to dependence on nonurban parameters and a general decline in species richness in the landscape. In our case, this may be the consequence of the present decreasing trend of soil humidity in the Czech Republic, which can multiply the adverse effects of the local moderately and slightly acidic soils (Martin & Sommer, 2004; Trnka et al., 2015; Žížala et al., 2020) and the inappropriate succession stage of most of the studied grasslands (Lososová et al., 2011). Thus, this could be another possible reason for the low numbers of land snails. Additionally, Braschler et al. (2021) found that the body size of snails is not dependent on urbanization but on environmental parameters (such as food quality), indicating the homogeneity of grasslands. To ensure the continued existence of these species, it will be necessary to restore grasslands and reestablish their populations, perhaps with the help of translocations of founder individuals (Baur, 2014).

CONCLUSIONS

Urban grasslands are important land use for the sustainable development of cities. These areas are important for the diversification of urban landscapes and partly maintaining the rural characteristics from the past. We found that urban grasslands could be habitats for many birds and butterflies. The findings for land snails are reflected by their species-poor communities.

It is important to note that birds and butterflies, as high- and medium-dispersal taxa, were closely associated with their biotic interactions and the structure of urban grasslands. There is a high probability that fragmentation caused by suburbanization, corresponding to changes in former grassland structure, led to the affectation of low-dispersal land snail communities.

The only birds, as a taxon with a high dispersal ability, appeared to thrive in urban grasslands due to the suburbanization effect. Nevertheless, attention must also be paid to low- and medium-dispersal animals in assessing the impact of urbanization and suburbanization on biodiversity. The truth is that high-dispersal taxa such as birds can recolonize, but limited-dispersal taxa may easily become extinct.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection, and analysis were performed by Lucie Vélová, Adam Véle, Alena Peltanová, Lenka Šafářová, and Jakub Horák. The first draft of the manuscript was written by Lucie Vélová, Adam Véle, and Jakub Horák; and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Patrik Rada for help in the field. Jakub Horák is grateful to Excellence project PřF UHK 2213/2023-2024 for the financial support.

CONFLICT OF INTEREST STATEMENT

The authors have no relevant financial or nonfinancial interests to disclose.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

Data (Horák, 2022) are available from Figshare: https://figshare.com/articles/dataset/Pardubice_input_data_xlsx/21435306.

ORCID

Adam Véle https://orcid.org/0000-0002-9141-6049
Rosa Menendéz https://orcid.org/0000-0001-9997-5809
Jakub Horák https://orcid.org/0000-0003-2049-0599

REFERENCES

Aguirre-Gutiérrez, J., M. Wallis deVries, L. Marshall, M. Zelfde, A. R. Villalobos-Arámbula, B. Boekelo, H. Bartholomeus, M. Franzén, and J. C. Biesmeijer. 2017. "Butterflies Show Different Functional and Species Diversity in Relationship to Vegetation Structure and Land Use." *Global Ecology and Biogeography* 26: 1126–37.

Albrecht, H., and S. Haider. 2013. "Species Diversity and Life History Traits in Calcareous Grasslands Vary along an Urbanization Gradient." *Biodiversity and Conservation* 22: 2243–67.

Alder, D., and S. Marsden. 2009. "Characteristics of Feeding-Site Selection by Breeding Green Woodpeckers *Picus viridis* in a UK Agricultural Landscape." *Bird Study* 57: 100–7.

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Angold, P. G., J. P. Sadler, M. O. Hill, A. Pullin, S. Rushton, K. Austin, E. Small, et al. 2006. "Biodiversity in Urban Habitat Patches." *Science of the Total Environment* 360: 196–204.

Antrop, M. 2004. "Landscape Change and the Urbanization Process in Europe." *Landscape and Urban Planning* 67: 9–26.

Bailey, S.-A., R. H. Haines-Young, and C. Watkins. 2002. "Species Presence in Fragmented Landscapes: Modelling of Species Requirements at the National Level." *Biological Conservation* 108: 307–16.

Baur, B. 1986. "Patterns of Dispersion, Density and Dispersal in Alpine Populations of the Land Snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae)." *Ecography* 9: 117–25.

Baur, B. 2014. "Dispersal-Limited Species—A Challenge for Ecological Restoration." *Basic and Applied Ecology* 15: 559–64.

Baylis, M., and N. E. Pierce. 1991. "The Effect of Host-Plant Quality on the Survival of Larvae and Oviposition by Adults of an Ant-Tended Lycaenid Butterfly, *Jalmenus evagoras*." *Ecological Entomology* 16: 1–9.

Blair, R. B. 1999. "Birds and Butterflies along an Urban Gradient: Surrogate Taxa for Assessing Biodiversity?" *Ecological Applications* 9: 164–70.

Blanchet, F. G., P. Legendre, and D. Borcard. 2008. "Forward Selection of Explanatory Variables." *Ecology* 89: 2623–32.

Boggs, C. L., and K. D. Freeman. 2005. "Larval Food Limitation in Butterflies, Effects on Adult Resource Allocation and Fitness." *Oecologia* 144: 353–61.

Braaker, S., J. Ghazoul, M. K. Obrist, and M. Moretti. 2014. "Habitat Connectivity Shapes Urban Arthropod Communities: The Key Role of Green Roofs." *Ecology* 95: 1010–21.

Braschler, B., J. Gilgado, H. P. Rusterholz, S. Buchholz, V. Zwahlen, and B. Baur. 2021. "Functional Diversity and Habitat Preferences of Native Grassland Plants and Ground-Dwelling Invertebrates in Private Gardens along an Urbanization Gradient." *Ecology and Evolution* 11: 1–17.

Braschler, B., J. D. Gilgado, V. Zwahlen, H. P. Rusterholz, S. Buchholz, and B. Baur. 2020. "Ground-Dwelling Invertebrate Diversity in Domestic Gardens along a Rural-Urban Gradient: Landscape Characteristics Are more Important than Garden Characteristics." *PLoS One* 15: e0240061.

Buchholz, S., A. K. Gathof, A. J. Grossmann, I. Kowarik, and L. K. Fischer. 2020. "Wild Bees in Urban Grasslands: Urbanisation, Functional Diversity and Species Traits." *Landscape and Urban Planning* 196: 103731.

Buchholz, S., K. Hannig, M. Möller, and J. Schirmel. 2018. "Reducing Management Intensity and Isolation as Promising Tools to Enhance Ground-Dwelling Arthropod Diversity in Urban Grasslands." *Urban Ecosystems* 21: 1139–49.

Carrus, G., M. Scopelliti, R. Lafortezza, G. Colangelo, F. Ferrini, F. Salbitano, M. Agrimi, L. Portoghesi, P. Semenzato, and G. Sanesi. 2015. "Go Greener, Feel Better? The Positive Effects of Biodiversity on the Well-Being of Individuals Visiting Urban and Peri-Urban Green Areas." *Landscape and Urban Planning* 134: 221–8.

Čejka, T. 1999. "The Terrestrial Molluscan Fauna of the Danubian Floodplain (Slovakia)." *Biologia* 54: 489–500.

Collinge, S. K. 1996. "Ecological Consequences of Habitat Fragmentation: Implications for Landscape Architecture and Planning." *Landscape and Urban Planning* 36: 59–77.

Concepción, E. D., M. K. Obrist, M. Moretti, F. Altermatt, B. Baur, and M. P. Nobis. 2016. "Impacts of Urban Sprawl on Species Richness of Plants, Butterflies, Gastropods and Birds: Not Only Built-Up Area Matters." *Urban Ecosystems* 19: 225–42.

Cramp, S. 2000. *The Complete Birds of the Western Palearctic*, 1st ed. Oxford: Oxford University Press.

Croci, S., A. Butet, A. Georges, R. Aguejdad, and P. Clergeau. 2008. "Small Urban Woodlands as Biodiversity Conservation Hot-Spot: A Multi-Taxon Approach." *Landscape Ecology* 23: 1171–86.

Deaborn, D. C., and S. Kark. 2010. "Motivations for Conserving Urban Biodiversity." *Conservation Biology* 24: 432–40.

Dennis, R. L. H., and T. H. Sparks. 2006. "When Is a Habitat Not a Habitat? Dramatic Resource Use Changes under Differing Weather Conditions for the Butterfly *Plebejus argus*." *Biological Conservation* 129: 291–301.

Dover, J., and J. Settele. 2009. "The Influences of Landscape Structure on Butterfly Distribution and Movement: A Review." *Journal of Insect Conservation* 13: 3–27.

Evans, K. L., S. E. Newson, and K. J. Gaston. 2009. "Habitat Influences on Urban Avian Assemblages." *Ibis* 151: 19–39.

Ewers, R. M., and R. K. Didham. 2006. "Confounding Factors in the Detection of Species Responses to Habitat Fragmentation." *Biological Reviews* 81: 117–42.

Faeth, S. H., C. Bang, and S. Saari. 2011. "Urban Biodiversity: Patterns and Mechanisms." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 69–81.

Fuchs, R. 2002. *Atlas hnizdniho rozšířeni ptákù Prahy 1985–1989 (aktualizace 2000–2002)*, 2nd ed. Praha: Consult.

Fujita, M., and F. Koike. 1985. "Birds Transport Nutrients to Fragmented Forests in an Urban Landscape." *Ibis* 127: 648–54.

Furness, R. W., and J. J. D. Greenwood. 1994. *Birds as Monitors of Environmental Change*, 1st ed. New York: Chapman & Hall.

Gerlach, J., M. Samways, and J. Pryke. 2013. "Terrestrial Invertebrates as Bioindicators: An Overview of Available Taxonomic Groups." *Journal of Insect Conservation* 17: 831–50.

Götmark, F., T. Von Proschwitz, and N. Franc. 2008. "Are Small Sedentary Species Affected by Habitat Fragmentation? Local vs. Landscape Factors Predicting Species Richness and Composition of Land Molluscs in Swedish Conservation Forests." *Journal of Biogeography* 35: 1062–76.

Horák, J. 2016. "Suitability of Biodiversity-Area and Biodiversity-Perimeter Relationships in Ecology: A Case Study of Urban Ecosystems." *Urban Ecosystems* 19: 131–42.

Horák, J. 2022. "Pardubice_input_data.xlsx." Figshare. Dataset. https://doi.org/10.6084/m9.figshare.21435306.v1.

Horák, J., and J. Pavlíček. 2013. "Tree Level Indicators of Species Composition of Saproxylic Beetles in Old-Growth Mountainous Spruce–Beech Forest through Variation Partitioning." *Journal of Insect Conservation* 17: 1003–9.

Horák, J., A. Peltanová, A. Podavková, L. Safářová, P. Bogusch, D. Romportl, and P. Zasadil. 2013. "Biodiversity Responses to Land Use in Traditional Fruit Orchards of a Rural Agricultural Landscape." *Agriculture, Ecosystems & Environment* 178: 71–7.

Horák, J., J. Rom, P. Rada, L. Šafářová, J. Koudelková, P. Zasadil, P. J. Halda, and J. Holuša. 2018. "Renaissance of a Rural Artifact in a City with a Million People: Biodiversity Responses to an Agro-Forestry Restoration in a Large Urban Traditional Fruit Orchard." *Urban Ecosystems* 21: 263–70.

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Horák, J., L. Šafářová, J. Trombik, and R. Menéndez. 2022. "Patterns and Determinants of Plant, Butterfly and Beetle Diversity Reveal Optimal City Grassland Management and Green Urban Planning." *Urban Forestry & Urban Greening* 73: 127609.

Horsák, M., L. Juřičková, K. Kintrová, and O. Hájek. 2009. "Patterns of Land Snail Diversity over a Gradient of Habitat Degradation: A Comparison of Three Czech Cities." *Biodiversity and Conservation* 18: 3453–66.

Ihalainen, E., and C. Lindstedt. 2012. "Do Avian Predators Select for Seasonal Polyphenism in the European Map Butterfly *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)?" *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 737–48.

Jackson, H. B., and L. Fahrig. 2015. "Are Ecologists Conducting Research at the Optimal Scale?" *Global Ecology and Biogeography* 24: 52–63.

Jakubas, D., and A. Mioduszewska. 2005. "Diet Composition and Food Consumption of the Grey Heron (*Ardea cinerea*) from Breeding Colonies in Northern Poland." *European Journal of Wildlife Research* 51: 191–8.

Janeček, V., P. Rada, J. Rom, and J. Horák. 2019. "Rural Agroforestry Artifacts in a City: Determinants of Spatiotemporally Continuous Fruit Orchards in an Urban Area." *Urban Forestry & Urban Greening* 41: 33–8.

Jokimäki, J. 1999. "Occurrence of Breeding Bird Species in Urban Parks: Effects of Park Structure and Broad-Scale Variables." *Urban Ecosystems* 3: 21–34.

Jokimaki, J., and J. Suhonen. 1997. "Effects of Urbanization on the Breeding Bird Species Richness in Finland: A Biogeographical Comparison." *Ornis Fennica* 70: 71–7.

Juřičková, L. 1998. *Molluscs of Hradec Králové (East Bohemia, Czech Republic)*, 1st ed. Hradec Králové: Krajské vlastivědné museum Zdeňka Nejedlého.

Kent, R., O. Levanoni, E. Banker, G. Pe'er, S. Kark, and M. A. Smith. 2013. "Comparing the Response of Birds and Butterflies to Vegetation-Based Mountain Ecotones Using Boundary Detection Approaches." *PLoS One* 8: e58229.

Kim, J., J. Chae, and T. H. Koo. 2007. "Variation in Bird Diversity in Relation to Habitat Size in the Urban Landscape of Seoul, South Korea." *Acta Ornithologica* 42: 39–44.

Kitahara, M., M. Yumoto, and T. Kobayashi. 2008. "Relationship of Butterfly Diversity with Nectar Plant Species Richness in and around the Aokigahara Primary Woodland of Mount Fuji, Central Japan." *Biodiversity and Conservation* 17: 2713–34.

Kowarik, I. 2011. "Novel Urban Ecosystems, Biodiversity, and Conservation." *Environmental Pollution* 159: 1974–83.

Kühn, I., R. Brandl, and K. Stefan. 2004. "The Flora of German Cities Is Naturally Rich." *Evolutionary Ecology Research* 6: 749–6.

Lizée, M. H., S. Manel, J. F. Mauffrey, T. Tatoni, and M. Deschamps-Cottin. 2012. "Matrix Configuration and Patch Isolation Influences Override the Species–Area Relationship for Urban Butterfly Communities." *Landscape Ecology* 27: 159–69.

Loram, A., J. Tratalos, P. Warren, and K. Gaston. 2007. "Urban Domestic Gardens (X): The Extent & Structure of the Resource in Five Major Cities." *Landscape Ecology* 22: 601–15.

Lososová, Z., M. Horsák, M. Chytrý, T. Čejka, J. Danihelka, J. Fajmon, K. Hájek, O. Juřičková, L. Kintrová, and K. Láníková. 2011. "Diversity of Central European Urban Biota: Effects of Human-Made Habitat Types on Plants and Land Snails." *Journal of Biogeography* 38: 1152–63.

Mace, G. M., K. Norris, and A. H. Fitter. 2012. "Biodiversity and Ecosystem Services: A Multilayered Relationship." *Trends in Ecology & Evolution* 27: 19–26.

Martin, K., and M. Sommer. 2004. "Relationships between Land Snail Assemblage Patterns and Soil Properties in Temperate-Humid Forest Ecosystems." *Journal of Biogeography* 31: 531–45.

McKinney, M. L. 2008. "Effects of Urbanization on Species Richness: A Review of Plants and Animals." *Urban Ecosystems* 11: 161–76.

Møller, A. P., M. Diaz, E. Flensted-Jensen, T. Grim, J. D. Ibáñez-Álamo, J. Jokimäki, R. Mänd, G. Markó, and P. Tryjanowski. 2012. "High Urban Population Density of Birds Reflects Their Timing of Urbanization." *Oecologia* 170: 867–75.

New, T. R. 1997. "Are Lepidoptera an Effective 'Umbrella Group' for Biodiversity Conservation?" *Journal of Insect Conservation* 1: 5–12.

Nielsen, A. B., M. van den Bosch, S. Maruthaveeran, and C. K. van den Bosch. 2014. "Species Richness in Urban Parks and its Drivers: A Review of Empirical Evidence." *Urban Ecosystems* 17: 305–27.

Novotny, V., and Y. Basset. 2000. "Rare Species in Communities of Tropical Insect Herbivores: Pondering the Mystery of Singletons." *Oikos* 89: 564–72.

Öckinger, E., Å. Dannestam, and H. G. Smith. 2009. "The Importance of Fragmentation and Habitat Quality of Urban Grasslands for Butterfly Diversity." *Landscape Urban Planning* 93: 31–7.

Pärt, T., and B. Söderström. 1999. "The Effects of Management Regimes and Location in Landscape on the Conservation of Farmland Birds Breeding in Semi-Natural Pastures." *Biological Conservation* 90: 113–23.

Pollard, E., and T. J. Yates. 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme (Conservation Biology 1)*. London: Springer.

Puga-Caballero, A., I. MacGregor-Fors, and R. Ortega-Álvarez. 2014. "Birds at the Urban Fringe: Avian Community Shifts in Different Peri-Urban Ecotones of a Megacity." *Ecological Research* 29: 619–28.

Rösch, V., T. Tscharntke, C. Scherber, P. Batáry, and J. Osborne. 2013. "Landscape Composition, Connectivity and Fragment Size Drive Effects of Grassland Fragmentation on Insect Communities." *Journal of Applied Ecology* 50: 387–94.

Sattler, T., P. Duelli, M. K. Obrist, R. Arlettaz, and M. Moretti. 2010. "Response of Arthropod Species Richness and Functional Groups to Urban Habitat Structure and Management." *Landscape Ecology* 25: 941–54.

Simonson, S. E., P. A. Opler, T. J. Stohlgren, and G. W. Chong. 2001. "Rapid Assessment of Butterfly Diversity in a Montane Landscape." *Biodiversity and Conservation* 10: 1369–86.

Small, E., J. P. Sadler, and M. Telfer. 2006. "Do Landscape Factors Affect Brownfield Carabid Assemblages?" *Science of the Total Environment* 360: 205–22.

21568925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

Šmilauer, P., and J. Lepš. 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5*. Cambridge: Cambridge University Press.

Smith, R., K. Gaston, P. Warren, and K. Thompson. 2005. "Urban Domestic Gardens (V): Relationships between Landcover Composition, Housing and Landscape." *Landscape Ecology* 20: 235–53.

Smith, R., K. Gaston, P. Warren, and K. Thompson. 2006. "Urban Domestic Gardens (VIII): Environmental Correlates of Invertebrate Abundance." *Biodiversity and Conservation* 15: 2515–45.

Snell, S., B. Brian, E. White, and A. Hurlbert. 2017. "The Prevalence and Impact of Transient Species in Ecological Communities." *Ecology* 99: 1825–35.

Stoll, P., P. Oggier, and B. Baur. 2009. "Population Dynamics of Six Land Snail Species in Experimentally Fragmented Grassland." *Journal of Animal Ecology* 78: 236–46.

Thomas, J. A. 2005. "Monitoring Change in the Abundance and Distribution of Insects Using Butterflies and Other Indicator Groups." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360: 339–57.

Trnka, M., R. Brázdil, M. Možný, P. Štěpánek, P. Dobrovolný, P. Zahradníček, J. Balek, et al. 2015. "Soil Moisture Trends in the Czech Republic between 1961 and 2012." *International Journal of Climatology* 35: 3733–47.

van Langevelde, F. 2015. "Modelling the Negative Effects of Landscape Fragmentation on Habitat Selection." *Ecological Informatics* 30: 271–6.

Vélová, L., A. Véle, and J. Horák. 2021. "Land Use Diversity and Prey Availability Structure the Bird Communities in Norway Spruce Plantation Forests." *Forest Ecology and Management* 480: 118657.

Vepsäläinen, V., T. Pakkala, and J. Tiainen. 2005. "Population Increase and Aspects of Colonization of the Tree Sparrow *Passer montanus*, and its Relationships with the House Sparrow *Passer domesticus*, in the Agricultural Landscapes of Southern Finland." *Ornis Fennica* 82: 117–28.

Wesche, K., B. Krause, H. Culmsee, and C. Leuschner. 2012. "Fifty Years of Change in Central European Grassland Vegetation: Large Losses in Species Richness and Animal-Pollinated Plants." *Biological Conservation* 150: 76–85.

Wilson, J. D., A. J. Morris, B. E. Arroyo, S. C. Clark, and R. B. Bradbury. 1999. "A Review of the Abundance and Diversity of Invertebrate and Plant Foods of Granivorous Birds in Northern Europe in Relation to Agricultural Change." *Annual Review of Ecology* 75: 13–30.

Winfree, R., I. Bartomeus, and D. P. Cariveau. 2011. "Native Pollinators in Anthropogenic Habitats." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 1–22.

Wirth, T., P. Oggier, and B. Baur. 1999. "Effect of Road Width on Dispersal and Genetic Population Structure in the Land Snail *Helicella itala*." *Journal for Nature Conservation* 8: 23–9.

Žížala, D., R. Minařík, R. Vašát, and J. Skála. 2020. *Metodika tvorby aktuálních půdních map pedometrickými metodami*. Praha: Výzkumný ústav meliorací a ochrany půdy, v.v.i.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

How to cite this article: Vélová, Lucie, Adam Véle, Alena Peltanová, Lenka Šafářová, Rosa Menendéz, and Jakub Horák. 2023. "High-, Medium-, and Low-Dispersal Animal Taxa Communities in Fragmented Urban Grasslands." *Ecosphere* 14(2): e4441. https://doi.org/10.1002/ecs2.4441

View publication stats

21508925, 2023, 2, Downloaded from https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecs2.4441 by Cochrane Czech Republic, Wiley Online Library on [04/03/2023]. See the Terms and Conditions (https://onlinelibrary.wiley.com/terms-and-conditions) on Wiley Online Library for rules of use; OA articles are governed by the applicable Creative Commons License

5.4 Vélová L., Véle A., 2019: Význam datlovitých ptáků v ochraně lesa: review. Zprávy lesnického výzkumu 64: 77-84.

ZPRÁVY LESNICKÉHO VÝZKUMU, 64, 2019 (3): 165-173

VÝZNAM DATLOVITÝCH PTÁKŮ V OCHRANĚ LESA: REVIEW

THE IMPORTANCE OF WOODPECKERS IN FOREST PROTECTION: REVIEW

Lucie Vélová[1)] – Adam Véle[2)] ✉

[1)]*Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 129, 165 00 Praha 6 – Suchdol, Czech Republic*

[2)]*Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic*

✉ *e-mail: adam.vele@centrum.cz*

ABSTRACT

There is an increase in damage caused by biotic agents in the forests of Central Europe. One of the choices for protecting forests against insect pests is the ability to use the biological protection of the birds of family Picidae. They are able to effectively control pests and indirectly promote the occurrence of another beneficial animal species. We dealt with three species with different habitat requirements: three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*), the black woodpecker (*Dryocopus martius*) and the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*). In general, they can halve the amount of the pest population. The three-toed woodpecker feeds mainly on bark beetles and longhorn beetles. It needs a large amount of dead wood, which almost excludes its presence in production forests. Other species do not have so many environmental demands. The black woodpecker is tied to larger forest complexes, including production forests. The great spotted woodpecker is able to colonise even small fragments of forests. Economic loss caused by nest holes excavating and hunting of wood boring insect are negligible. Holes have a small volume and are mostly created in already damaged wood. The presence of woodpeckers in production forests is desirable, and it should be encouraged by keeping enough amount of dead and cavity trees.

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

Klíčová slova: biologická ochrana; biotop; datlovití; dutiny; Picidae; les; potrava

Key words: biological protection; food; forest; habitat; Picids; nest holes

ÚVOD

Ochrana lesa ve střední Evropě a zejména v České republice se v současné době potýká s rozsáhlými hospodářskými škodami způsobenými podkorními škůdci, narůstají i škody způsobené listožravým hmyzem (Liška 2018; Lorenc et al. 2018; Lubojacký 2018). V boji proti lýkožroutům se kromě tradičních metod začínají testovat a používat i metody nové, často založené na principu chemické ochrany (Zahradníková, Zahradník 2015). Alternativou k nim může v některých případech být využití biologické ochrany, kterou lze považovat za ekonomicky výhodnou a přírodě blízkou metodu (Kenis et al. 2017). V rámci biologické ochrany se využívají biologické faktory, jež jsou schopny ovlivnit životnost a populační hustoty škůdců. Mezi biotické regulátory lesních bezobratlých škůdců patří např. parazitoidi z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a dvoukřídlých (Diptera), dravý hmyz (např. mravenci či vosy) i obratlovci (drobní savci a ptáci) (Holuša, Weiser 2005). Z ptáků se jedná např. o některé pěvce (sýkory (*Parus* spp.), brhlíky (*Sitta* sp.)) či vybrané zástupce datlovitých (Picidae) (Pospelov 1953; Böhm, Kalko 2009). Datlovití jsou taxonem schopným výrazně regulovat populace škůdců (Overgaard 1970; Török 1988; Mikusinski 1995; Fayt et al. 2005; Alder, Marsden 2010; Flower et al. 2014). Navzdory tomu je jejich cílené využívání v ochraně lesa doposud velmi omezené.

Čeleď datlovití náležející do řádu šplhavců (Piciformes) je v České republice zastoupena deseti druhy: krutihlav obecný (*Jynx torquilla* Linnaeus, 1758), žluna šedá (*Picus canus* Gmelin, 1788), žluna zelená (*Picus viridis* Linnaeus, 1758), datel černý (*Dryocopus martius* Linnaeus, 1758), strakapoud velký (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758), strakapoud jižní (*D. syriacus* Hemprich & Ehrenberg, 1833), strakapoud prostřední (*D. medius* Linnaeus, 1758), strakapoud bělohřbetý (*D. leucotos* Bechstein, 1802), strakapoud malý (*D. minor* Linnaeus, 1758) a datlík tříprstý (*Picoides tridactylus* Linnaeus, 1758) (Hudec, Šťastný 2005).

Krutihlav obecný na našem území obývá lesíky, aleje, skupiny stromů, sady, zahrady, řídké listnaté i smíšené lesy, vzácněji okraje a světliny borových a smrkoborových lesů. Vyskytuje se především v nižších polohách, byl zaznamenán v 69 % mapovacích čtverců. Žluna šedá

obývá především lesy listnaté a smíšené, v horách využívá i jehličnaté. V ČR se vyskytuje nepravidelně (69 % čtverců), v závislosti na výskytu listnatých lesů. Mnohem častěji se na našem území můžeme setkat se žlunou zelenou (94 % čtverců), jež se vyskytuje především v nížinách a pahorkatinách, v nichž obývá otevřenou krajinu s řídkými lesíky, sady a alejemi. Téměř na celém území (95 % čtverců) se můžeme setkat také s datlem černým, jež využívá rozsáhlejší lesy v horách i v nížinách. Nejhojněji se vyskytuje v lesích smíšených a jehličnatých. Strakapoud velký obývá lesy všeho druhu, větší parky a v zimě i zahrady. Jeho výskyt je znám ze všech faunistických čtverců. Strakapoud jižní žije především v nižších polohách východní části ČR (12 % čtverců), kde obývá sady, parky a menší listnaté lesíky. Strakapoud prostřední se vyskytuje v ČR nehojně (40 % čtverců), nejčastěji v lužních lesích s dubem a teplých doubravách pahorkatin. Strakapoud bělohřbetý hnízdí jen v několika oblastech (6 % čtverců), využívá čisté nebo smíšené bučiny. Strakapoud malý se řídce vyskytuje v nížinách a pahorkatinách, kde obývá menší či řídké listnaté lesy, doubravy, bučiny nebo smíšené porosty, lužní lesy, břehové porosty, sady a parky. Zaznamenán byl v 79 % čtverců. Datlík tříprstý je typický pták horských oblastí (5 % čtverců), v nichž obývá lesy pralesního charakteru, jehličnaté i smíšené, se suchými nebo narušenými stromy (Hudec, Šťastný 2005; Šťastný et al. 2006). V ČR se pravidelně vyskytuje ve vyšších nadmořských výškách: na Šumavě, v Blanském lese, Novohradských horách, Beskydech, Krkonoších, na Hostýnsko-Vsetínské hornatině a v Javorníkách. Záznamy o jeho výskytu pocházejí i z Krušných hor, Českého lesa a Jeseníků (Šťastný et al. 2006; Flousek et al. 2015).

Jak vyplývá z uvedených charakteristik, datlík tříprstý, datel černý a strakapoud velký jsou tři zástupci datlovitých, charakterizující odlišné biotopové nároky, a tedy i odlišné možnosti využití v biologické ochraně lesa.

Biotopové nároky

Datlík tříprstý preferuje dospělé, často smíšené nebo převážně jehličnaté lesy s dominancí smrku ztepilého *(Picea abies)* s vysokým objemem mrtvého dřeva (Fayt 1999; Pakkala et al. 2002). V Evropských lesích jeho početnost pozitivně koreluje s proporcí smrkových lesů minimálně 80–100 let starých, proporcí stromů s průměrem kmene 20–50 cm a množstvím mrtvého dřeva o objemu průměrně 63–200 m^3/ha (Imbeau, Desrochers 2002; Fayt 2003; Bütler et al. 2004; Romero-Calcerrada, Luque 2006). V závislosti na geografické poloze a charakteru lesa dosahuje populačních hustot jednoho páru na 90 až 400 ha (Amcoff, Eriksson 1996; Pechacek 2004). Jeho domovské okrsky zaujímají rozlohu až 200 ha (Bütler et al. 2004).

Datel černý je habitatový generalista, obvykle využívá především vysoké a široké kmeny mnoha opadavých i jehličnatých druhů stromů v rozlehlých lesích, včetně lesů tvořených mozaikou různě starých porostů (Cramp 1985; Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1995; Bocca et al. 2007). Stáří porostů ani způsob hospodaření nejsou pro datla významné, pokud v území nachází dostatek potravy a stromů vhodných ke hnízdění (Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1997; Rolstad et al. 1998; Bocca et al. 2007). Nízkou senzitivitou vůči intenzivnímu hospodaření se odlišuje od většiny ostatních datlovitých (Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1997; Rolstad et al. 1998). Hnízdní hustota datlů se v závislosti na charakteru lesa pohybuje v rozmezí 0,16–0,5 páry na 10 ha (Wesołowski, Tomiałojć 1986; Spitznagel 1990). V jádrovém území, které pokrývá přibližně třetinu rozlohy domovských okrsků, se kromě hnízdního páru mohou vyskytovat i nehnízdící jedinci. Domovské okrsky datlů jsou nezvykle rozlehlé, jejich plocha se pohybuje kolem 300 ha (Bocca et al. 2007). Plocha domovských okrsků klesá s narůstající plochou mladých porostů (Rolstad et al. 1998). Důvodem může být vyšší početnost mravenců, jakožto významné složky potravy datlů, na lesních světlinách (Véle et al. 2016).

Strakapoud velký je generalista obývající všechny typy biotopů porostlých dřevinami. Vyskytuje se od uzavřených horských lesů až po městské parky. Přesto je možné konstatovat, že preferuje plochy s vyšším objemem mrtvého dřeva, v nichž také dosahuje vyšších populačních hustot (Wübbenhorst 2001). V závislosti na přítomnosti dalších datlovitých druhů může využívat rozdílné mikrohabitaty (Ónodi, Csörgő 2013). Na 37 lokalitách v severozápadní Evropě bylo zjištěno, že strakapoud velký dosahuje hustot až 4,6 teritorií na10 ha, průměrně 1 pár na 10 ha (Michalek, Miettinen 2003). V hnízdní sezoně mohou být jeho hustoty ještě vyšší (Nilsson 1979). V mladých lesních plantážích je jeho hustota nízká (Smith 1997), pravděpodobně v důsledku nedostatku potravy (Cramp 1985). Domovské okrsky strakapoudů se liší v závislosti na pohlaví a roční době a dosahují rozlohy 5–20 ha (Bachmann, Pasinelli 2002).

Ekologický význam

Datlovití ptáci mají v lesích neopomenutelný ekologický význam. Jimi vytvořené dutiny využívá mnoho dalších druhů živočichů (tzv. sekundárních dutinových druhů), jejichž výskyt v hospodářských lesích je často limitován právě nedostatkem dutin (Newton 1994). Z bezobratlých živočichů se jedná např. o saproxylický hmyz, vosy (Vespoidea) a motýly (Lepidoptera). Z ptáků lze jmenovat např. sýkorovité (Paridae), lejskovité (Muscicapidae), brhlíkovité (Sittidae), puštíkovité (Strigidae) či holubovité (Columbidae). Mezi savce využívající dutiny patří např. myšovití (Muridae), veverkovití (Sciuridae), netopýrovití (Vespertilionidae) a plchovití (Gliridae) (Korpimäki 1984; Kirby, Drake 1993; Johnsson 1993; Czeszczewik, Walankiewicz 2003; Wesołowski, Rowiński 2004, 2012). Mnozí z těchto živočichů rovněž pomáhají regulovat populace hospodářsky nežádoucích organismů (Civantos et al. 2012). Z pohledu tvorby dutin lze za nejvýznamnějšího považovat datla černého, jenž je jediný tvůrce velkých dutin, pročež je považován za klíčový druh evropských lesů (Johnsson 1993). Datlovití ptáci si konkurují navzájem, ale také s ostatními obratlovci. Přítomnost datlů je například negativně korelována s výskytem žluny zelené (Haila, Jarvinen 1977). V zemědělské krajině často kavky obecné (*Corvus monedula*) vyhánějí datly černé z nově vytesaných dutin (Hansen 1984). Veverky mohou při vysokých početnostech významně ovlivňovat hnízdní úspěšnost strakapoudů (Smith 2005). Na druhou stranu, například strakapoud velký tesáním dutin vytváří podmínky vhodné pro výskyt saproxylických bezobratlých (Kirby, Drake 1993), čímž nepřímo ovlivňuje i ostatní datlovité skrze zvýšenou potravní nabídku (Smith 1997). Díky složitým ekologickým vazbám lze datlovité vnímat jako indikátory. Např. datlík tříprstý je dobrý indikátor pro časové a prostorové změny krajiny. Je ale také považován za indikátora přírodních lesů a celé gildy sekundárních dutinových druhů ptáků (Derleth et al. 2000; Roberge, Angelstam 2006).

Význam v ochraně lesa

Z hlediska ochrany lesa se na datlovité ptáky můžeme dívat ze dvou úhlů pohledu. Prvním z nich jsou drobná poškozování dřevní hmoty v důsledku vyhledávání potravy (čímž dochází např. ke zvýšenému vysušování dřeva) a dále pak výraznější poškozování spojené s tesáním dutin (Hadfield, Magelssen 2006). Druhým pohledem je jejich predační tlak na vybrané skupiny živočichů, a to jak prospěšné (lesní mravenci), tak i škůdce (listožravý, podkorní i dřevokazný hmyz). Neopomenutelná je rovněž podpora výskytu dalších užitečných organismů. Během lovu xylobiontního hmyzu sice poškozují dřevo, to je však již znehodnoceno chodbami jejich kořišti. Objemově významnější poškození mohou také vznikat při tesání dutin. Výběr stromů ke hnízdění je dán fází života stromů, kvalitou dřeva, rychlostí přírůstu, druhovým složením stromů, zastoupením fragmentovaných a okrajových částí porostů a selekcí mezi predačním a kompetičním tlakem

(Blanc, Martin 2012). Druhové zastoupení doupných stromů se na jednotlivých lokalitách liší (Wesołowski, Tomiałojć 1986; Hansson 1992). Obecně lze říci, že datlovití k tesání dutin využívají stromy s velkým průměrem. Ačkoliv byla hnízda zaznamenána i ve zdravých částech stromů, většinou k jejich stavbě využívají dřevo změkčené poškozeními či působením hub (Wesołowski, Tomiałojć 1986; Johnsson 1993; Smith 1997; Hardersen 2004).

Datel černý tesá dutiny v buku lesním (*Fagus sylvatica*), borovici, smrku i dalších druzích stromů (Lang, Rost 1990; Johnsson 1993; Angelstam, Mikusmski 1994; Ahlénn, Tjemberg 1992 in Mikusinski 1995). V závislosti na druhu dřeviny se liší i její preferovaný průměr, jež se pohybuje v rozmezí 30–40 cm (Johnsson 1993; Ahlénn, Tjemberg 1992 in Mikusinski 1995). Jeden pár datlů potřebuje mít k dispozici několik dutin, které často mění mezi sezonami a některé z nich používá opětovně. Většina opětovně používaných dutin se nachází v živých, oslabených či teprve nedávno uschlých stromech (Rolstad et al. 2000; Bocca et al. 2007; Wesołowski 2011).

Devadesát procent dutin strakapouda velkého se nachází ve stromech o průměru 28 cm nebo širších (Smith 1997), v případě živých stromů se tito ptáci spokojí i s menším průměrem (Hanson 1992). Pro tesání dutin si vybírají vysoké stromy umístěné v porostech, kde i jiné stromy jsou vzrostlé (Barrientos 2010). Ačkoli u strakapouda existuje silná preference k využívání mrtvých stromů, ne vždy jsou upřednostňovány. Nejnápadnějším příkladem jsou uschlé duby, které nejsou ke hnízdění vůbec využívány. Jejich suché dřevo brzy ztratí kůru a jádrové dřevo se stává těžkým a vyschlým, nevhodným pro tvorbu dutin (Glue, Boswell 1994; Smith 1997; Michalek, Miettinen 2003). Průměrný stupeň rozpadu stromů využívaných strakapoudem velkým je ve srovnání s jinými datlovitými relativně nízký (Michalek, Miettinen 2003). Také strakapoud velký obsazuje i více než jednu dutinu (Cramp 1985). Stromy vhodné ke hnízdění bývají využívány opakovaně. Z provedených studií vyplývá, že 17 % hnízdních stromů bylo využito již v předešlém roce a celkově bylo znovu využito více než 21 % stromů (Glue, Boswell 1994; Smith 1997). Objem hnízda u strakapouda velkého se pohybuje v rozmezí 3,5–3,7 l (Carslon et al. 1998; Remm et al. 2006). Většinu dutin (téměř 80 %) tesá v kmeni, menší část je umístěna ve větvích. Přibližně dvě třetiny hnízdních dutin bývají umístěny ve vnějších viditelných defektech dřeva, v jizvách a jejich blízkosti (Cikovic et al. 2014).

Jednoznačně v souladu s požadavky ochrany lesa jsou potravní nároky datlovitých, kteří hledají potravu při pohybu po kmeni náhodně. Při její detekci se začnou záměrně a energicky pohybovat na jednom místě a snaží se proniknout až ke kořisti. Po několika kláváních následuje krátká pauza, během které ptáci soustředěně poslouchají s cílem přesně lokalizovat kořist. Je možné, že ji také detekují vizuálně, např. pozorováním závrtových otvorů. Dokáží detekovat i malé pohyby mravenců rodu *Camponotus* pod sněhem (Nuorteva et al. 1981). Druhy s větší hmotností těla a delším zobákem mají širší spektrum velikosti potravy, průměrná velikost kořisti i její rozsah vzrůstají s rostoucí tělní velikostí ptáků (Török 1988). Druhy, které jsou více závislé na ve dřevě žijících larvách, jako např. strakapoud velký, mají menší snůšky než druhy závislé na jiných zdrojích (Koenig 1986). Doba hnízdění datlovitých v temperátních lesích je pravděpodobně evolučně synchronizována s dobou výskytu největšího množství larev (Török 1990; Pasinelli 2001; Wiktander et al. 2001). Na počet mladých, a tedy i populační hustotu, má vliv množství potravy během hnízdění i mimo hnízdní sezonu (Fayt 2003). Při dostatku potravy se tedy zvyšuje i abundance datlovitých, což je výhodné pro regulaci populací škůdců. Působení ptáků v biologické ochraně může být sníženo používáním pesticidů (Bouvier et al. 2011). V potravě datlovitých lze nalézt larvy a dospělce mnoha druhů brouků (Coleoptera), mšice (Aphidoidea), tiplicovité (Tipulidae), mravence (Formicidae), srpice (Mecoptera), červce (Coccoidea) (Pettersson 1983; Török 1988). Součástí jejich potravy je např. kozlíček osikový (*Saperda carcharias* L.), který patří mezi nejvýznamnější živočišné škůdce topolů v Evropě (Cramer 1954; Tichý 1963; Nuorteva et al. 1981). Datlovití dokáží zredukovat počet larev kozlíčků o cca 12 % (Tichý 1963). Např. strakapoud bělohřbetý je schopen ulovit jednu larvu za 15–20 min a celkově 30–50 larev kozlíčků za den. Dva týdny starý strakapoud spotřebuje cca 25 g potravy denně, přičemž jedna larva váží 0,7–1,5 g (Reinikainen 1979 in Nuorteva et al. 1981). Jedno dvoutýdenní mládě tedy denně pozře 17–36 larev. Nechytinizované části larev ptáci stráví během jedné až dvou hodin (Tichý 1963). Exaktní údaje o vlivu ptáků na populaci kořisti v evropských lesích jsou vzácné. Obecně lze říci, že populace členovců (zejména larev) dokáží datlovití ptáci zredukovat na 19–98 %, často se jedná přibližně o 50 % (Fayt et al. 2005; Böhm et al. 2011). Ne všechny taxony nalézané v potravě datlovitých patří mezi škůdce. Typickým příkladem jsou lesní mravenci rodu *Formica*, jejichž přínos pro ochranu lesa je jednoznačně pozitivní (Véle, Holuša 2007).

Kůrovci (Scolytidae) a tesaříkovití brouci (Cerambycidae) jsou dominantní složkou potravy datlíka tříprstého. Další podstatnou část tvoří pavoukovci, menší část larvy dalších zástupců hmyzu (Fayt 2003; Pecháček 2004; Romero-Calcerrada, Luque 2006). Datlík tříprstý početně i behaviorálně reaguje na přemnožení kůrovcovitých a je považován za jejich důležitého predátora (Pecháček 2004). Mortalita kořisti se liší v závislosti na hustotě datlíků, početnosti a velikosti kořisti a nepřímých vlivech. Při vzrůstající početnosti kůrovcovitých brouků stoupá i jejich zastoupení v jídelníčku datlíků. Datlíci tak mohou hrát kritickou roli při regulaci kůrovců v jehličnatých lesích. V lesích s epidemickou i pandemickou populací kůrovců dosahují datlíci obdobných hustot, což poukazuje na jejich klesající numerickou odpověď při nejvyšších hustotách kořisti. Ta může být důsledkem např. vzrůstajících teritoriálních interakcí (Fayt et al. 2005). V porostech s vysokou abundancí kůrovců může přítomnost datlíků vzrůst až téměř čtyřicetpětkrát ve srovnání s denzitou v blízkých porostech stejného charakteru, avšak bez početnějšího výskytu kůrovců. Datlík potravu sbírá v lese i mimo něj, např. na pasekách (Imbeau, Desrochers 2002). Nejvíce potravy nachází na mrtvých jehličnanech (především na smrku) (Romero-Calcerrada, Luque 2006). Využívá však i rozpadající se listnaté stromy. Preference stromů se u datlíka liší v závislosti na ročním období. Zatímco v zimě dochází k lovu přednostně ve smrkových lesích, v pozdním jaru až létě ptáci loví i v lesích s listnatými stromy a na rozpadajících se stromech. Od pozdního léta do časného jara totiž jejich potrava sestává téměř výhradně z podkorního hmyzu na jehličnanech, se silnou preferencí k druhům osídlujícím smrk ztepilý. Během letních měsíců v potravě převládají larvy dřevokazného hmyzu, především tesaříkovitých i dalších brouků, a pavouci (Fayt 2003; Pechacek 2004). V důsledku relativně malé velikosti mohou kůrovci představovat méně vhodnou potravu pro rychle rostoucí mláďata (Pechacek, Kristin 2004). Např. kůrovci dosahují délky přibližně 0,6 cm, velikost alternativní kořisti (např. tesaříkovitých či pavouků) dosahuje 1,3 cm (Pechacek, Kristin 1996). Během celoročního sledování potravních preferencí bylo zjištěno, že výjimečně se v potravě datlíků nachází také plži, další členovci (náležející do 11 čeledí) i semena rostlin. Zastoupení jednotlivých taxonů je rozdílné v hnízdním a mimohnízdním období, neliší se však mezi pohlavími. Potrava mláďat je obdobná. Na stromech využívaných k lovu potravy se nachází více druhů, než kolik je skutečně loveno. Naopak larev tesaříkovitých bylo na těchto stromech méně, než kolik se jich nacházelo v exkrementech (Pechacek 2004), což dokládá potravní preference datlíků. U pavoukovců byl podíl v potravě stejný jako na stromech (Pechacek 2004).

Datel černý je potravní specialista (Bocca et al. 2007). V celé Eurasii dominují v jeho potravě mravenci (zejména rodu *Camponotus*) a larvy saproxylických brouků. Většinu potravy nachází v jehličnatých lesích, loví však i na listnáčích (Mikusinski 1995). Při jejím shánění se vyhýbá lesním okrajům (Bereczki et al. 2015). Mezi jeho typickou kořist patří např. mravenec obrovský (*Camponotus herculeanus*), lesní

mravenci (*Formica* spp.), lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), lýkožrout borový (*I. sexdentatus*), kozlíčci (*Monochamus* spp), kousavec korový (*Rhagium inquisttor*), pilořitky (*Sirex* spp.), kozlíček (*Saperda perforata*) či bělokaz březový (*Scolytus ratzeburgi*) (Mikusinski 1995). Průměrný denní příjem potravy datlími mládaty je přibližně 76 g, což představuje více než 27 jedinců kořisti. Dělnice i vývojová stadia mravenců tvoří většinu (96 %) jeho potravy, nejčastěji se jedná o mravence žijící v kmenech stromů. Zbývající část potravy tvoří především hospodářsky nežádoucí druhy (Gal 1970).

Strakapoud velký si pro lov potravy vybírá především starší porosty, avšak nevyhýbá se ani pasekám (Rolstad et al. 1995). Potravu loví na živých i mrtvých stromech a na zemi (Rolstad et al. 1995; Osiejuk 1998; Smith 2007). Chytá mšice dvoukřídlé (Diptera) (zejména větší taxony jako např. tiplicovité), sekáče (Opilionida), motýli i brouky. A právě brouci jsou dominantní složkou jeho potravy. Z dalších skupin hmyzu je významné zastoupení klopuškovitých (*Miridae*) (Török 1988). V potravě strakapoudů mají významné zastoupení také semena šišek a nektar. Semena šišek tvoří značnou část jejich stravy během celého ročního období (Osiejuk 1998). U smrkových šišek strakapoudi preferují jejich střední velikost, u borových nevyužívají šišky s příliš velkou apofýzou (Dylewski et al. 2017). Potravní chování strakapoudů velkých se vyznačuje velkou plasticitou, mění se v závislosti na dostupnosti potravy (Osiejuk 1998).

Vliv lesního hospodaření

Moderní lesnictví ovlivňuje datlovité od začátku dvacátého století, v důsledku čehož se tito ptáci stali částečně ohroženými, neboť jsou závislí na mrtvých a rozkládajících se stromech. V hospodářských lesích se vyskytuje o cca 70 % méně mrtvého dřeva než v lesích bezzásahových (Wesołowski et al. 2005). Stojící mrtvé stromy o průměru větším než 20 cm jsou v hospodářských lesích pětkrát méně časté než v bezzásahových lesních územích (Walankiewicz et al. 2002). Ze srovnání počtu druhů a početnosti datlovitých v lesích Bialowieze vyplývá, že v bezzásahových lesích se vyskytovalo více druhů a ve vyšších abundancích než v lesích hospodářských (Walankiewicz et al. 2011). Datlovití jsou také ovlivněni přítomností plantáží nepůvodních druhů, které využívají ke hnízdění méně často (Gjerde et al. 2005; Barrientos 2010). I přes výše uvedené informace je zřejmé, že biotopové požadavky datlovitých se dají skloubit s požadavky na těžbu dřeva (Virkkala 2006).

Početnost datlíků v hospodářských lesích je přímo úměrná ploše zbývajících vhodných lesů. V lesích s holosečným hospodařením setrvávají porosty vhodné pro datlíky tříprsté pouze po dobu 10–30 let (Bütler et al. 2004). Ani prostorová mozaika lesů po těžbě neposkytuje optimální konfiguraci pro hnízdící datlíky (Franklin et al. 1997). Datlík tříprstý je tak v důsledku konvenčního lesního managementu limitován habitatovými i potravními zdroji (Imbeau et al. 1999; Imbeau, Desrochers 2002). V těžených částech lesů se může velikost populace snížit až na pouhých 14 % původní velikosti. Ve fragmentech nevytěžených lesů jsou datlíci třikrát méně početní ve srovnání s neobhospodařovanými lesy (Wesołowski et al. 2005). Roli zde hraje i způsob lesního hospodaření. Selektivní těžba stromů vytváří maloplošnou dynamiku mezer, jež může zajišťovat dlouhodobě vhodné habitaty s dostatkem suchých stromů. Podle modelu vytvořeného Romero-Calcerrada, Luque (2006) se datlíci tříprstí soustřeďují v nejkvalitnějších biotopech (s ohledem na množství zdrojů, druhové složení dřevin a strukturu lesů). Ty bývají vzdáleny více než 50 m od cest a více než 600 m od obydlených území. Zbytky starých lesů jsou klíčové pro zachování populace datlíků uvnitř mozaiky člověkem využívaných lesů (Imbeau, Desrochers 2002). Disturbanční historie lesních ploch se odráží ve vlastnostech populací saproxylických brouků, což také implikuje výběr habitatů ptáky. Kontinuální udržování heterogenity ve struktuře lesa vede ke koexistenci mnoha stadií rozkládajícího se dřeva, a tedy i stabilnímu množství potravy pro datlovité (Kuuluvainen 2002). Biotopové nároky datlíků jsou zcela jednoznačně konfliktní s komerčními lesnickými činnostmi, s požadavky lesního hospodaření a ochrany lesa (Bütler Schlaepfer 2002; Imbeau, Desrochers 2002; Wesołowski et al. 2005). Po provedené těžbě je často průměrná plocha zbývajících vhodných habitatů nižší než plocha kritická, jež se pohybuje kolem 30 % (Andrén 1994; Imbeau, Desrochers 2002).

Odlišně reaguje na lesní hospodaření datel černý. Od konce 19. století se ve střední a západní Evropě šíří v důsledku opětovného zalesňování, pozitivně reaguje především na vzrůstající plochu jehličnanů (Mikusinski 1995). Ve srovnání s většinou dalších zástupců datlovitých je méně citlivý ke způsobům lesního hospodaření (Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1997; Rolstad et al. 1998). Strakapoud velký je přizpůsoben fragmentovaným lesům a běžně se vyskytuje i v malých fragmentech (např. Bianconi et al. 2003; Ónodi, Csörgő 2013). Tyto fragmenty mohou být příležitostně obsazeny nestálými jedinci nebo malým počtem párů. Mohou mít také funkci nášlapných kamenů důležitou pro lokální dynamiku populace (Bianconi et al. 2003).

Možnosti podpory

Výskyt daltovitých by měl být podporován, neboť mezi abundancí insektivorních ptáků a mírou predace jejich kořisti existuje pozitivní závislost (Bereczki et al. 2015). Při vysoké početnosti dokáží datlovití regulovat populace lesních škůdců, příp. nahradit jiné metody používané v ochraně lesa (Bütler, Schlaepfer 2002; Fayt et al. 2005). Pro ochranu datlovitých je důležitá zejména ochrana jejich habitatu (Ónodi, Csörgő 2013). Ten může být negativně ovlivňován nejen již popsaným lesním hospodařením, ale také např. urbanizací a s ní spojeným plošným úbytkem dřevin (Myczko et al. 2014).

Průměrné množství 15 m^3 stojícího mrtvého dřeva na 1 ha lesa je nezbytné pro udržení datlíků. Přesné množství se liší v závislosti na produktivitě lesa a je nutné je zachovávat na lokalitách o min. 100 ha rozloze (Bütler et al. 2004). Vzhledem k flexibilitě potravní strategie je třeba zajistit habitatové požadavky zejména kůrovcovitých, tesaříkovitých i pavoukovců. Habitat vhodný pro saproxylické členovce je složen z dostatečného množství mrtvých stromů v rozdílné fázi rozpadu. V hospodářských lesích by měly být zachovány alespoň v okruhu 250 m od hnízdišť (Pechacek 2004). Dále je nutné zajistit výskyt přirozeně odumírajících senescentních stromů (Imbeau, Desrochers 2002), které poskytují prostor k námluvám, bubnování, hnízdění a zároveň zajišťují konektivitu biotopů. Ta je důležitá při rozptylování jedinců (Machtans et al. 1996). Pro podporu strakapouda velkého je nutné zajistit dlouhodobou nabídku mrtvých kmenů a mnohem větší počet živých stromů vhodného průměru (Smith 1997). Navýšení populace např. v městských lesích lze zajistit také umělým přikrmováním (Cannon et al. 2005; Smith, Smith 2013). Selektivní těžba stromů vytváří maloplošnou dynamiku mezer, jež může zajišťovat dlouhodobě vhodné habitaty s dostatkem suchých stromů (Bütler et al. 2004). Kontinuální udržování heterogenity ve struktuře lesa vede ke koexistenci mnoha stadií rozkládajícího se dřeva, a tedy i stabilnímu množství potravy pro datlovité (Kuuluvainen 2002). Pro udržení datlovitých ve městech je důležité udržet co největší areál zalesněných ploch. Porosty dřevin by ideálně měly být vícepatrové a s vysokým zastoupením listnatých stromů (Myczko et al. 2014). Kromě výše uvedeného je vhodné také upřednostňovat heterogenní lesy s různou věkovou třídou stromů (Gasperis et al. 2016) a omezovat používání pesticidů (Bouvier et al. 2011). Hnízdní stromy je vhodné označovat, aby lesníci byli upozorněni na přítomnost dutin a nutnost vyjmutí stromů z těžby (Glue, Boswell 1994).

ZÁVĚR

Datlík tříprstý, datel černý a strakapoud velký jsou vlajkovými druhy datlovitých s odlišnými nároky na prostředí i odlišnými možnostmi využití v ochraně lesa. Vzhledem ke složení potravy je datlík tříprstý druhem s největším potenciálem v biologické ochraně lesa, který je však omezen jeho vzácným výskytem soustředěným především do horských neobhospodařovaných lesů. V hospodářských lesích totiž většinou nenalézá dostatečné množství potravních zdrojů. Zastoupení hospodářsky nežádoucích druhů v potravě datla černého a strakapouda velkého je pravděpodobně nižší. Nižší jsou však i jejich biotopové nároky, oba druhy se běžně vyskytují v hospodářských lesích. Datel černý je vázán na rozlehlejší lesní celky včetně lesů ovlivněných těžbou dřeva, strakapoud velký je schopen využívat i malé lesní fragmenty. Poškození stromů v důsledku tesání dutin či lovu potravy datlovitými ptáky je zanedbatelné, jejich pozitivní vliv v ochraně lesa jednoznačně převažuje. Z uvedených informací vyplývá, že datel černý a strakapoud velký jsou druhy s potenciálem využití v ochraně lesa a jejich výskyt by měl být podporován.

Maloplošné hospodaření probíhající ve střední Evropě vytváří dostatečně vhodnou kompozici porostů imitující maloplošnou dynamiku přírodních lesů (Mikusinski 1997). Pro podporu datla černého ani strakapouda velkého není třeba nijak zásadně měnit způsoby stávajícího hospodaření. Možnosti jejich podpory spočívají především v ponechávání dostatečného množství stromů vhodných pro tesání dutin (tj. stromů o minimálním průměru cca 35 cm pro datla černého a 19 cm pro strakapouda velkého) (Kosiński, Winiecki 2004; Pirovano, Zecca 2014). V domovském okrsku strakapouda velkého by se ideálně mělo nacházet 24 takovýchto stromů na jeden ha (Kosiński, Winiecki 2004). Ponechávat lze stromy nevhodné pro hospodářské využití (nevhodné druhy, uschlé, pokroucené, polámané apod.), což snižuje případné ekonomické ztráty. Biotopové požadavky datla černého a strakapouda velkého se dají skloubit s požadavky na těžbu dřeva.

Poděkování:

Autoři děkují dvěma anonymním recenzentům za komentáře, které přispěly ke zvýšení kvality článku. Výsledek vznikl za podpory Ministerstva zemědělství ČR, institucionální podpory MZE-RO0118 a grantů CIGA ČZU 20174307 a IGA FLD ČZU B/02/18.

LITERATURA

Alder D., Marsden S. 2010. Characteristics of feeding-site selection by breeding green woodpeckers *Picus viridis* in a UK agricultural landscape. Bird Study, 57: 100–107.

Amcoff M., Eriksson P. 1996. Occurrence of three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* at the scales of forest stand and landscape. Ornis Svecica, 6: 107–119.

Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat – a review. Oikos, 71: 355–366.

Angelstam P., Mikusinski G. 1994. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal foest – a reveiw. Annales Zoologici Fennici, 31:157–172.

Bachmann S., Pasinelli G. 2002. Raumnutzung syntop vorkommender Buntspechte *Dendrocopos major* und Mittelspechte *D. medius* und Bemerkungen zur Konkurrenzsituation. Der Ornithologische Beobachter, 99: 33–48.

Barrientos R. 2010. Retention of native vegetation within the plantation matrix improves its conservation value for a generalist woodpecker. Forest Ecology and Management, 260: 595–602. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.05.015

Bereczki K., Hajdu K., Báldi A. 2015. Effects of forest edge on pest control service provided by birds in fragmented temperate forests. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 61: 289–304.

Bianconi R., Battisti C., Zapparoli M. 2003. Pattern of richness, abundance and diversity of four interior bird species in a hilly landscape in Central Italy: a contribution to assess their sensitivity to habitat fragmentation. Journal of Mediterranean Ecology, 4: 37–44.

Blanc L.A., Martin K. 2012. Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*). Forest Ecology and Management, 286: 192–202. DOI: 10.1016/j.foreco.2012.08.021

Bocca M., Carisio L., Rolando A. 2007. Habitat use, home ranges and census techniques in the black woodpecker *Dryocopus martius* in the Alps. Ardea, 95: 17–29.

Böhm S.M., Kalko E.K.V. 2009. Patterns of resource use in an assemblage of birds in the canopy of a temperate alluvial forest. Journal of Ornithology, 150: 799–814.

Böhm S.M., Wells K., Kalko E.K.V. 2011. Top-down control of herbivory by birds and bats in the canopy of temperate broad-leaved oaks (*Quercus robur*). PLoS ONE, 6: e17857. DOI:10.1371/journal.pone.0017857

Bouvier J.C., Ricci B., Agerberg J., Lavigne C. 2011. Apple orchard pest control strategies affect bird communities in southeastern France. Environmental Toxicology Chemistry, 30: 212–219. DOI: 10.1002/etc.377

Bütler R., Bütler P., Angelstam P., Ekelund R., Schlaepfer R. 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest. Biological Conservation, 119: 305–318.

Bütler R., Schlaepfer R. 2002. Three-toed woodpeckers as an alternative to bark beetle control by traps. In: Pechacek P., d'Oleire-Oltmanns W. (eds): International Woodpecker Symposium. [23–25 March 2001, Berchtesgaden, Germany] Berchtesgaden, Nationalparkverwaltung: 13–26. Forschungsbericht 48.

Cannon A.R., Chamberlain D.E., Toms M.P., Hatchwell B.J., Gaston K.J. 2005. Trends in the use of private gardens by wild birds in Great Britain 1995–2002. Journal of Applied Ecology, 42: 659–671. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01050.x

Carlson A., Sandström U., Olsson K. 1998. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. Ardea, 86: 109–119.

Cikovic D., Barisic S., Tutiš V., Kralj J. 2014. Nest site and nest-hole characteristics used by Great spotted woodpecker *Dendrocopos major* in Croatia. Polish Journal of Ecology, 62: 349–360.

Civantos E., Thuiller W., Maiorano L., Guisan A., Araújo M.B. 2012. Potential impacts of climate change on ecosystem services in Europe: the case of pest control by vertebrates. BioScience, 62: 658-666. DOI: 10.1525/bio.2012.62.7.8

Cramer H.H. 1954. Untersuchungen über den großen Pappelbock, *Saperda carcharias* L. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 35: 425–458.

Cramp S. 1985. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Terns to woodpeckers. Oxford, Oxford University Press: 960 s.

Czeszczewik D., Walankiewicz W. 2003. Natural nest sites of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a primeval forest. Ardea, 91: 221–230.

Derleth P., Butler R., Schlaepfer R. 2000. Le Pic tridactyle (*Picoides tridactylus*): un indicateur de la qualité écologique de l'écosystème forestier du pays-d'Enhaut (Préalpes suisses). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 151: 282–289.

Dylewski Ł., Yosef R., Myczko Ł. 2017. Difference on cone size preferences between two coniferous species by Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), PeerJ5:e3288. DOI: 10.7717/peerj.3288

Fayt P. 1999. Available insect prey in bark patches selected by the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* prior to reproduction. Ornis Fennica, 76: 135–140.

Fayt P. 2003. Insect prey population changes in habitats with declining vs. stable Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* populations. Ornis Fennica, 80:182–192.

Fayt P., Machmer M.M., Steeger C. 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. Forest Ecology and Management, 206: 1–14. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.10.054

Flousek J., Gramsz, B., Telenský T. 2015. Ptáci Krkonoš – atlas hnízdního rozšíření 2012–2014. Vrchlabí, Správa KRNAP; Jelenia Góra, Dyrekcja Karkonoskiego Parku Narodowego: 479 s.

Flower C.E., Long L.C., Knight K.S. Rebbeck J., Brown J.S., Gonzalez-Meler M.A., Whelan C.J. 2014. Native bark-foraging birds preferentially forage in infected ash (*Fraxinus* spp.) and prove effective predators of the invasive emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire). Forest Ecology and Management, 313: 300–306. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.11.030

Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A., Tappeiner J.C. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting:variable retention harvest systems. In: Kohm K.A., Franklin J.F. (eds.): Creating a forestry for the 21st century: The science of ecosystem management. Washington DC, Island Press: 111–140.

Gal I.K. 1970. Reproduction and nutrition of young black woodpeckers (*Dryocopus martius* L.). Studii si Cercetari de Biologie, Zoologie, 22: 269–276.

Gasperis S.R., Redolfi De Zan L., Battisti C., Reichegger I., Carpaneto G.M. 2016. Distribution and abundance of hole-nesting birds in Mediterranean forests: impact of past management patterns on habitat preference. Ornis Fennica, 93: 100–110.

Gjerde I., Saetersdal M., Nilsen T. 2005. Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of spruce plantations in native pine forests of western Norway. Biodiversity and Conservation, 14: 377–393.

Glue D.E., Boswell T. 1994. Comparative nesting ecology of the three British breeding woodpeckers. British Birds, 87: 253–268.

Hadfield J., Magelssen R. 2006. Wood changes in fire-killed tree species in eastern Washington. Washington, Okanogan and Wenatchee National Forests, USDA Forest Service: 49 s.

Haila Y., Jarvinen O. 1977. Competition and habitat selection in two large woodpeckers. Omis Fennica, 54: 73–78.

Hansen F. 1984. Der Schwarzspecht *Dryocopus martius* als Brutvogel auf der dänischen Insel Bornholm. Annales Zoologici Fennici, 21: 431–433.

Hansson L. 1992. Requirements by the great spotted woodpecker *Dendrocopus major* for a suburban life. Ornis Svecica, 2: 1–6.

Hardersen S. 2004. Habitat usage of woodpeckers and nuthatch (Aves, Picidae, Sittidae). Ricerche naturalistiche a Bosco della Fontana, 3: 49–59.

Holuša J., Weiser J. 2005. Biologické postupy boje s lesními škůdci. In: Kapitola P. et al. (ed.): Moderní metody ochrany lesa. Sborník referátů ze semináře 29. setkání lesníků tří generací. Kostelec nad Černými lesy. 24. února 2005. Zpravodaj ochrany lesa, 11: 18–23.

Hudec K., Šťastný K. 2005. Fauna ČR. Ptáci 2/ II. Praha, Academia: 1155 s.

Imbeau L., Savard J.P.L., Gagnon R. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. Canadian Journal of Zoology, 77: 1850–1860. DOI: 10.1139/z99-172

Imbeau L., Desrochers A. 2002. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. Forest Ecology and Management, 164: 249–256. DOI: /10.1016/S0378-1127(01)00598-9

Johnsson K. 1993. The black woodpecker *Dryocopus martius* as a keystone species in forest. Uppsala, Sweden Institutionen för viltekologi: 144 s.

Kenis M., Hurley B.P., Hajek A.E., Cock M.J.W. 2017. Classical biological control of insect pests of trees: facts and figures. Biological Invasions, 19: 3401–3417.

Kirby K.J., Drake C.M. (eds.) 1993. Dead wood matters: the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain. Peterborough, English Nature: 105 s. English Nature Science, No. 7.

Koenig W.D. 1986. Geographical ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. Condor, 88: 499–504. DOI: 10.2307/1368278

Kosiński Z., Winiecki A. 2004. Nest-site selection and niche partitioning among the great spotted woodpecker Dendrocopos major and middle spotted woodpecker Dendrocopos medius in riverine forest of Central Europe. Ornis Fennica, 81: 145–156.

Kosiński Z., Ksit P. 2006. Comparative reproductive biology of Middle Spotted Woodpeckers *Dendrocopos medius* and Great

Spotted Woodpeckers *D. major* in a riverine forest. Capsule Nest success rate and survival probabilities of individuals are the same but clutch size and fledgling number are higher in the smaller species. Bird Study, 53: 237–246. DOI: 10.1080/00063650609461438

Kuuluvainen T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. Silva Fennica, 36: 97–125. DOI: 10.14214/sf.552

Lang E., Rost R. 1990. Brutaktivität, Bruterfolg und Schutz des Schwarzspechtes *Dryocopus martius*. Die Vogelwelt, 111: 28–39.

Liška J. 2018. Kůrovcová kalamita – stav v okolních státech střední Evropy. In: Knížek M. (ed.): Škodliví činitelé v lesích Česka 2017/2018. Kůrovcová kalamita a možnosti řešení. Sborník referátů z celostátního semináře s mezinárodní účastí. Průhonice, 19. 4. 2018. Zpravodaj ochrany lesa, 21: 61–63.

Lorenc F., Knížek M., Liška J. 2018. Hlavní problémy v ochraně lesa v Česku v roce 2017 a prognóza na rok 2018. In: Knížek M. (ed.): Škodliví činitelé v lesích Česka 2017/2018. Kůrovcová kalamita a možnosti řešení. Sborník referátů z celostátního semináře s mezinárodní účastí. Průhonice, 19. 4. 2018. Zpravodaj ochrany lesa, 21: 13–18.

Lubojacký J. 2018. Kůrovcová kalamita na severovýchodě Česka. In: Knížek M. (ed.): Škodliví činitelé v lesích Česka 2017/2018. Kůrovcová kalamita a možnosti řešení. Sborník referátů z celostátního semináře s mezinárodní účastí. Průhonice, 19. 4. 2018. Zpravodaj ochrany lesa, 21: 51–55.

Machtans C.S., Villard M.A., Hannon S.J. 1996. Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. Conservation Biology, 10: 1366–1379. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1996.10051366.x

Michalek K.G, Miettinen J. 2003. *Dendrocopos major* Great Spotted Woodpecker. BWP Update, 5: 101–184.

Mikusinski G. 1995. Population trends in black woodpecker in relation to changes and characteristics of European forests. Ecography, 18: 363–369.

Mikusinski G. 1997. Winter foraging of the Black Woodpecker *Dryocopus martius* in managed forests in south-central Sweden. Ornis Fennica, 74:161–166.

Myczko Ł., Rosin Z.M., Skórka P., Tryjanowski P. 2014. Urbanization level and woodland size are major drivers of woodpecker species richness and abundance. PLoS ONE, 9(4): e94218. DOI: 10.1371/journal.pone.0094218

Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. Biological Conservation, 70: 265–276. DOI: 10.1016/0006-3207(94)90172-4

Nilsson S.G. 1979. Density and species richness of some forest bird communities in south Sweden. Oikos, 33: 392–401.

Nuorteva M., Patomaki J., Saari L. 1981. Large poplar longhorn, *Saperda carcharias* (L.), as food for white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* (Bechst.). Silva Fennica, 15: 208–221.

Ónodi G., Csörgő T. 2013. Relationship between vegetation structure and abundance of great-spotted woodpeckers (*Dendrocopos major*) in a mosaic habitat. Ornis Hungarica, 21: 1–11.

Osiejuk T.S. 1998. Study on the intersexual differentation of foraging niche in relation to abundance of winter food in great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. Acta Ornithologica, 33: 135–141.

Overgaard N.A. 1970. Control of the southern pine beetle by woodpeckers in central Louisiana. Journal of Economic Entomology, 63: 1016–1017.

Pakkala T., Hanski I., Tomppo E. 2002. Spatial ecology of the three-toed woodpecker in managed forest landscapes. Silva Fennica, 36: 279–288.

Pasinelli G. 2001. Breeding performance of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in relation to weather and territory quality. Ardea, 89: 353–361.

Pechacek P., Kristin A. 1996. Zur Ernährung und Nahrungsökologie des Dreizehenspechts Picoides tridactylus während der Nestlingsperiode. Der Ornithologische Beobachter, 93: 259–266.

Pechacek P. 2004. Spacing behaviour of Eurasian three-toed woodpeckers (*Piciodes tridactylus*) during the breeding season in Germany. Auk, 121: 58–67.

Pechacek P., Kristin A. 2004. Comparative diets of adult and young three-toed woodpeckers in a European alpine forest community. Journal of Wildlife Management, 68: 683-693. DOI: 10.2193/0022-541X(2004)068[0683:CDOAAY]2.0.CO;2

Pettersson B. 1983. Foraging behaviour of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos Medius* in Sweden. Holarctic Ecology, 6: 263–269.

Pirovano A.R., Zecca G. 2014. Black woodpecker *Dryocopus martius* habitat selection in the Italian Alps: implications for conservation in Natura 2000 network. Bird Conservation International, 24: 299–315. DOI: 10.1017/S0959270913000439

Pospelov S.M. 1953. The nutrition and economic importance of *Parus* spp., *Aegithalos caudatus, Certhia familaris* and *Dendrocopos minor*. Zoologicheskii Zhurnal, 32: 283–287.

Remm J., Lthmus A., Remm K. 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? Forest Ecology and Management, 221: 267–277. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.10.015

Roberge J.M., Angelstam P. 2006. Indicator species among resident forest birds – Across-regional evaluation in northern Europe. Biological Conservation, 130: 134 –147.

Rolstad J., Rolstad E., Stokke P.K. 1995. Feeding habitat and nest-site selection of breeding great spotted woodpeckers *Dendrocopos major*. Ornis Fennica, 72: 62–71.

Rolstad J., Majewski P., Rolstad E. 1998. Black woodpecker use of habitats and feeding substrates in a managed Scandinavian forest. Journal of Wildlife Management, 62: 11–23. DOI: 10.2307/3802260

Rolstad J., Rolstad E., Sæteren O. 2000. Black woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. Journal of Wildlife Management, 64: 1053–1066. DOI: 10.2307/3803216

Romero-Calcerrada R., Luque S. 2006. Habitat quality assessment using weights of evidence based GIS modelling: The case of *Picoides tridactylus* as species indicator of the biodiversity value of the Finnish forest. Ecological Modelling, 196: 62–76.

Smith K.W. 1997. Nest site selection of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* in two oak woods in Southern England and its implications for woodland management. Biological Conservation, 80: 283–288.

Smith K.W. 2005. Has the reduction in nest-site competition from Starlings *Sturnus vulgaris* been a factor in the recent increase of

Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* numbers in Britain? Bird Study, 52: 307–313. DOI: 10.1080/00063650509461404

Smith K.W. 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. Ibis, 149: 183–192. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2007.00738.x

Smith K.W., Smith L. 2013. The effect of supplementary feeding in early spring on the breeding performance of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. Bird Study, 60: 169–175. DOI: 10.1080/00063657.2013.776004

Spitznagel A. 1990. The influence of forest management on woodpecker density and habitat use of the Upper Rhine Valley. In: Carlson, A., Auleén, G. (eds.): Conservation and management of woodpecker populations. Uppsala, Institutionen för Viltekologi, Sveriges lantbruksuniversitet, Report 17.

Šťastný K., Bejček V, Hudec K. 2006. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001–2003. Praha, Aventinum: 463 s.

Tichý V. 1963. Vliv ptactva na snížení populace kozlíčka topolového (*Saperda carcharias* L.). Práce výzkumných ústavů lesnických ČSSR, 26: 49–84.

Tjernberg M., Johnsson K., Nilsson S.G. 1993. Density vanation and breeding success of the black woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. Ornis Fennica, 70: 155–162.

Török J. 1988. Food resource partitioning between two Dedrocopos species during the breeding season. Opuscula Zoologica Budapest, 23: 197–202.

Török J. 1990. Resource partitioning among three woodpecker species Dendrocopos spp. during the breeding season. Holarctic Ecology, 13: 257–264. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1990.tb00617.x

Véle A., Holuša J. 2007. Současné poznání biologie a ekologie lesních mravenců (Hymenoptera: Formicidae). Zprávy lesnického výzkumu 52: 87–97.

Véle A., Holuša J., Horák J. 2016. Ant abundance increases with clearing size. Journal of Forest Research, 21: 110–114.

Virkkala R. 2006. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. Annales Zoologici Fennici, 43: 82–85.

Walankiewicz W., Czeszczewik D., Mitrus C., Bida E. 2002. Znaczenie martwych drzew w lasach liściastych dla zespołu dzięciołów w Puszczy Białowieskiej. Notatki Ornitologiczne, 43: 61–71.

Walankiewicz W., Czeszczewik D., Tumiel T., Stański T. 2011. Woodpeckers abundance in the Białowieża Forest – a comparison between deciduous, strictly protected and managed stands. Ornis Polonica, 52: 161–168.

Wesołowski T., Tomiałojć L. 1986. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest- preliminary data. Acta Ornithologica, 22: 1–21.

Wesołowski T.,Rowiński P. 2004. Breeding behaviour of Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest. Bird Study, 51: 143–155.

Wesołowski T., Czeszczewik D., Rowiński P. 2005. Effects of forest management on three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* distribution in the Białowieża Forest (Poland): conservation implications. Acta Ornithologica, 40: 53–60.

Wesołowski T. 2011. "Lifespan" of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: A thirty year study. Forest Ecology and Management, 262: 1846–1852. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.08.001

Wesołowski T.,Rowiński P. 2012. The breeding performance of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* in relation to the attributes of natural holes in a primeval forest. Bird Study, 59: 437–448.

Wiktander U., Olsson O., Nilsson S.G. 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. Biological Conservation, 100: 387–395.

Wübbenhorst J. 2001. Zur Siedlungsdichte der Spechte in unterschiedlichen Waldbeständen des Forstamts Sellhorn im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide". NNA-Berichte, 14: 127–140.

Zahradníková M., Zahradník P. 2015. Netradiční metody ochrany lesa před kůrovcovitými (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Zprávy lesnického výzkumu, 60: 37–46.

THE IMPORTANCE OF WOODPECKERS IN FOREST PROTECTION: REVIEW

SUMMARY

Forest protection in Central Europe, especially in the Czech Republic, is currently fighting damage caused by bark beetles, as well as damage done by defoliators (Liška 2018; Lorenc et al. 2018; Lubojacký 2018). One of the methods for controlling insect pests is the use of woodpeckers. There are ten live species of family Picidae in Czechia. The black woodpecker (*Dryocopus martius* Linnaeus, 1758), the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758) and the three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus* Linnaeus, 1758) are members of groups with different environmental requirements and different possibilities of their use in the biological protection of the forest.

The abundance of the three-toed woodpecker correlates with the proportion of spruce forests of at least 80–100 years old, the proportion of trees with 20–50 cm trunk's diameter and the amount of dead wood with an average volume of 63–200 m^3/ha (Imbeau, Desrochers 2002; Fayt 2003; Bütler et al. 2004; Romero-Calcerrada, Luque 2006). The black woodpecker is a habitat generalist, usually utilising a large forest including forest affected by management (Cramp 1985; Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1995; Bocca et al. 2007). The great spotted woodpecker is a generalist inhabiting all types of woodland biotopes (Wübbenhorst 2001). However, their density on young plantations is low (Smith 1997), probably due to lack of food (Cramp 1985).

The ecological importance of woodpeckers in forests is high. Nest holes created by them are used by many other species of animals. Many of these species also decrease the abundance of the populations of undesirable organisms (Civantos et al. 2012). The black woodpecker is the most important creator of holes in European forest (Johnsson 1993).

Woodpeckers cause wood damage when looking for wood-boring insects or creating nest holes. Economical loss from these activities is minimal. Their dietary requirements have the positive effect on forest protection. Török (1988) reports that species with higher body weight and longer beak have a wider range of food size. In the case of sufficient food, the abundance of woodpeckers increases, which is advantageous for controlling pest populations. Picids hunt mainly caterpillars of many species, aphids (Aphidoidea), tipulas (Tipulidae), ants (Formicidae), arachnids (Arachnida), Panorpidae, and many species of beetles (Török 1988; Mikusinski 1995; Alder, Marsden 2010). In general, they can reduce the size of their prey population to approximately 50% (Böhm et al. 2011). Bark beetles, longhorn beetles and arachnids are the main part of a three-toed woodpecker food (Fayt 2003; Pechacek 2004; Romero-Calcerrada, Luque 2006). Three-toed woodpecker has a potential to reduce a large part of the bark beetle population (to 98%), it is a factor with a critical role in the regulation of pests in coniferous forests (Fayt et al. 2005). Ants and larvae of saproxylic beetles predominate in the food of the black woodpecker in Eurasia. Most of the food is found in coniferous forests, however, the bird lives also on insects that fly on leaflets. Specifically, among its typical prey belongs carpenter ants (*Camponotus herculeanus*), wood ants (*Formica* ssp.), spruce bark beetle (*Ips typographus*), six-toothed bark beetle (*Ips sexdentatus*), longhorn beetles (for example *Monochamus* spp., *Rhagium inquisitor*, *Saperda perforata*, *Scolytus ratzeburgi*) and wasps of the family Siricidae (Mikusinski 1995). The great spotted woodpecker in search of food visits mainly the older stands, but it does not avoid the pastures (Rolstad et al. 1995). It hunts aphids, hemipterans, harvestmens, dipterans (especially larger taxons such as tipulas), lepidopterans and coleopterans. Its diet also includes seeds of cones and nectar (Török 1988; Osiejuk 1998).The presence of three-toed woodpecker in the economic forests is limited by the lack of habitat and food resources, which is a result of conventional forest management (Imbeau et al. 1999; Imbeau, Desrochers 2002). Thus, the size of its population can be sharply reduced. Its habitat requirements are in conflict with commercial forestry activities and with classical ways of forest protection (Imbeau, Desrochers 2002; Bütler et al. 2004; Wesołowski et al. 2005). The black woodpecker is less sensitive to the impacts of forest management (Tjernberg et al. 1993; Mikusinski 1997; Rolstad et al. 1998). The great spotted woodpecker is adapted to fragmented forests and is commonly found in small fragments (Bianconi et al. 2003; Ónodi, Csörgő 2013). Woodpeckers in production forests should be supported as they form an integral part of natural forest protection. Small-scale management used in Central Europe creates suitable forest composition (Mikusinski 1997). There is no need of fundamental change in existing forest management. Black woodpecker and great spotted woodpecker may be supported by maintaining sufficient density of potential nesting trees. For example, there should be 24 such trees per ha at the great spotted woodpecker home range (Kosiński, Winiecki 2004). These trees may be unsuitable for economic use (inappropriate species, dead or broken trees, etc.), which reduces potential economic losses. Therefore it is possible to attune habitat requirements of woodpeckers to the forest management practices.

Zasláno/Received: 12. 11. 2018

Přijato do tisku/Accepted: 04. 03. 2019

5.5 Véle, A. Vélová L.: Impact of Woodpecker Predation on the Survival of Wood Ant Nests

Impact of Woodpecker Predation on the Survival of Wood Ant Nests

Adam Véle, Lucie Vélová

Abstract

The presence of wood ants is beneficial to the forest ecosystem. However, the number of ants nests have been decreasing in recent years, necessitating their active protection. At the same time, the disturbance of nests by woodpeckers, which prey ants in them during the winter increase. For this reason, the question arises whether it is not necessary to protect the nests from damage, e.g. by installation of covers, as was done in the past. We monitored the extent of *Formica polyctena* nest damage (number of holes dug by woodpeckers) during the winter period 2022/2023 and subsequently evaluated changes in the activity of their workers. We found that more than two-thirds of nests were damaged by woodpeckers, with most nests having a single hole. The number of holes did not affect the activity of the workers, indicating that there was no significant change in the population due to predation or disruption of nest thermoregulation. Our results show that although the number of nests attacked by birds is high, the ant population is not significantly reduced. In the context of current warmer winters, protecting nests against woodpeckers appears to be unnecessary.

Keywords: cover, damage, *Formica polyctena*, predation, winter, workers activity

Introduction

Wood ants are ecosystem engineers whose presence strongly affects forest ecosystem. They adjust soil pH, distribution of nutrients around their nests and the occurrence of plants (Jílková et al. 2011; Sondej and Domisch 2022). They directly and indirectly influence the animal community in their territories, including forest pests (Laakso 1999; Adlung 1966). However, ants nests tend to be abandoned in many localities due to human activity (Eeva et al. 2004; Véle and Frouz 2023). For these reasons, wood ants deserve adequate protection (Balzani et al. 2022). In Central Europe, efforts to protect and utilize ants in biological control (the so-called "Formica Action") began as early as the 1970s. As part of this initiative, volunteers map

occurrence of nests, protect them during logging (fencing of nests with signal tape), cutted of vegetation on mounds or transferred them to safety places (Daňo 2002).

At the beginning, nests were also protected by covers to shield them from woodpeckers (Daňo 2002), Fig. S1. The protective cover consisted of a wooden or metal structure covered with mesh (Hruška 1982). Evidence shows that the installation of covers increased nest survival (Miles 2008). During the winter, woodpeckers dig holes and prey on ants in the nests (Fig. 1). This behaviour is observed mainly in the green woodpecker (*Picus viridis*), but also species such as the grey woodpecker (*Picus canus*), the black woodpecker (*Dryocopus martius*), the middle spotted woodpecker (*Dendrocoptes medius*), and the lesser spotted woodpecker (*Dryobates minor*) (Rolstad and Rolstad 1995; Mikusinski 1997; Berberich and Berberich 2023). Their digging can be responsible for the destruction of a considerable number of nests (Elgee 1912; Miles 2008). However, in times of food scarcity, ants can be an essential food source for the survival of woodpeckers (Rolstad et al. 2000). From an ecosystem perspective, protecting nests from woodpeckers can be questionable, as their presence is also important in the forest (Virkkala 2006). Like ants, woodpeckers prey forest pests, including bark beetles (Fayt et al. 2005; Edworthy et al. 2011). They also create nest holes in trees, which can be used by many other organisms, including other insectivorous birds, thus indirectly supporting pest regulation and increasing biodiversity (Vélová and Véle 2019).

The installation of covers was abandoned in later years because their maintenance is time and money-consuming and unmaintained covers can harm nests (Klein 2005; Miles 2008). The abundance of woodpeckers increase in recent years due to climate change and the high availability of food, resulting from the widespread die-off of forests in Central Europe (Edworthy et al. 2011; Askeyev et al. 2022; Singh et al. 2024). At the same time, damage of the ant's nests is increasing significantly (Berberich and Berberich 2023). This raises the question of whether it is time to renew the covering of nests with protective covers. For this reason, we monitored the extent of nest damage during the winter period and subsequently evaluated changes in the activity of their workers. Another objective was to determine the factors by which woodpeckers select nests for winter ant foraging.

Methods

The study was conducted in a spruce economic forest near Nové Město pod Smrkem (North Bohemia, Czechia). The locality conditions are characterized by an average annual precipitation of 534.5 mm, an average temperature of 9.6 °C, and an altitude of around 400 m. In September 2022, we chose 116 nests of *Formica polyctena* Förster, 1850. For each nest, we measured the diameter and height, and evaluated worker activity, the canopy closure and vegetation coverage of mounds. Diameter and height were measured to the nearest 5 cm. Canopy closure and mounds coverage

were estimated with an accuracy of 10%, based on the sky shading above the nest resp. the percentage of the mound surface covered with vegetation (Véle and Frouz 2023). Worker activity was rated on a scale from 0 to 4, according to the number of workers observed moving on the nest surface. In October, before the end of worker activity, nests were inspected. No nest was damaged at this time. In March 2023, at the beginning of the workers' activity after the winter season, we counted the number of holes dug by woodpeckers in each nest and measured their depth. Five nests, which were damaged for other reasons, were excluded. In September 2023, the size of the remaining 111 nests and worker activity were measured again. Measurements of nest size and worker activity were conducted according to standard methodologies used for nest inventory (Hruška 1990; Daňo 2002).

Since the diameter and height of the nests are correlated, the volume of the nests was used in the analyses. This was calculated as the mean volume of a cone and a three-axis ellipsoid (Frouz and Finer 2007). The variable 'activity change' was calculated as the worker activity in the second year minus the activity in the first year. The effect of the number of holes on activity and nest volume change was tested using the Kruskal-Wallis test. The dependence of the number of holes on worker activity, nest volume, canopy closure, and vegetation coverage was tested using Generalized Linear Models with a quasi-Poisson distribution (Pekár and Brabec 2020). All tests were conducted in RStudio 2024.04.2+764 (RStudio Team 2020).

Results

Out of the total 111 ant nests revisited, only 35 were not attacked. A total of 118 holes were recorded. Most nests were damaged by a single hole. More than three holes were recorded in ca. one-third of the nests (Fig. 2). A maximum of six holes were recorded in one nest, which was less than 5% of the nests. The depth of holes reaches up to 17.7 ± 13.9% of the nest's radius, with the maximum length being 102.9%, i.e., reaching the middle part of the nest (Fig. 1). Our analyses with the Kruskal-Wallis test showed that the activity change (χ^2= 5.1, p=0.53) nor volume change (χ^2= 2.59, p=0.86) were not influenced by the number of holes in the nest. Statistical significance was shown for the activity of the workers measured at the beginning of the experiment (tab 1). This relationship was positive, indicating that more holes were located in nests with higher worker activity. The influence of other variables was not statistically significant.

Tab.1: The effect of worker activity (measured in October 2022), nest volume, canopy closure and vegetation cover on number of holes

Variable	Value	SE	t	P
Activity	0.307	0.124	2.476	0.015
Volume	0.000	0.000	1.311	0.193
Canopy closure	0.006	0.005	1.357	0.178
Veget cover	-0.001	0.007	-0.187	0.852

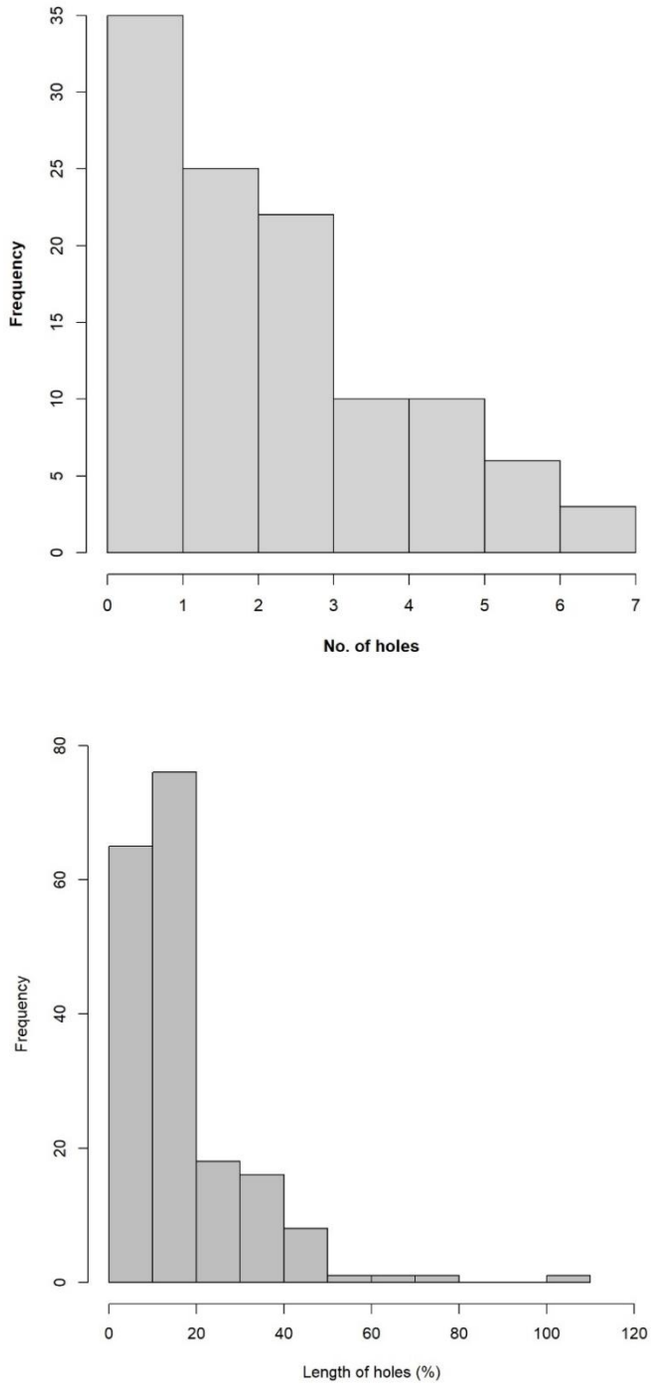

Fig. 1: Histogram of number of holes in nests (A) and relative depth (%) of holes to nest radius (B).

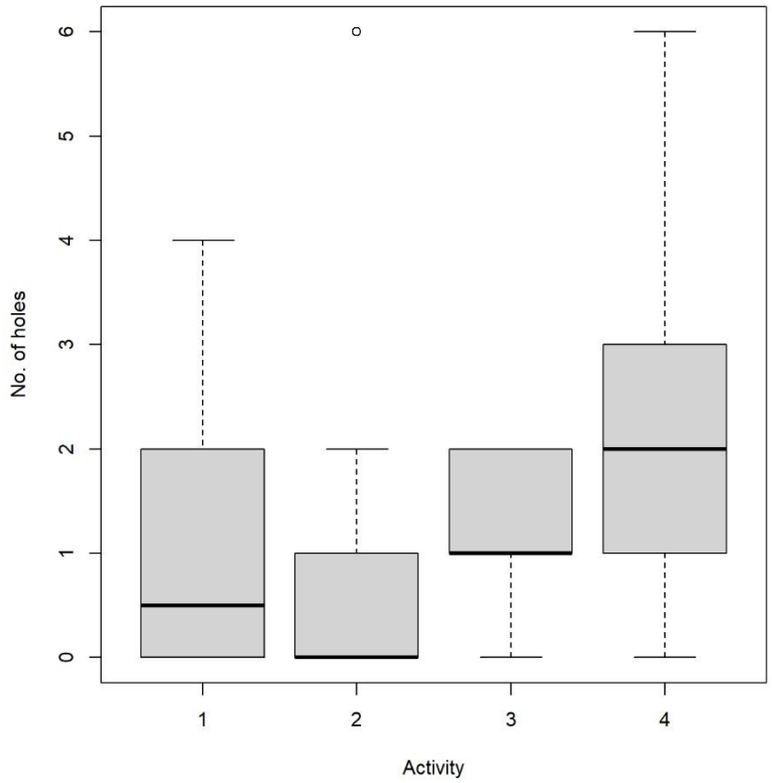

Fig 2: Boxplot showing the number of holes as a function of worker activity.

Discussion

We noted that more than two-thirds of nests were damaged by woodpeckers, which is more than the 50% reported in a recent study from Germany (Berberich and Berberich 2023). Most nests were damaged by a single hole. More than three holes were recorded in one-third of the nests. Also Berberich and Berberich (2023) state that nests were most often damaged by 1-4 holes. However, their observation that larger nests had fewer holes was not confirmed in our case. The vegetation overgrowth of the nests also did not affect the number of holes, probably due to the relatively low coverage, which does not prevent the discovery of nests by woodpeckers. Additionally, birds can remember the availability of food from the summer when ants are easier to find (Rolstad et al. 2000; Vergara et al. 2015). Conversely, (Vandegehuchte et al. 2017) hypothesize that ground vegetation cover protects ants from predators.

Contrary to assumptions, the number of holes did not affect the worker's activity change. This means that there was no significant change in the population size due to predation or indirectly as a result of disrupted thermoregulation and subsequent freezing of nests. Both facts are probably related to the short length of the holes. The depth of the holes most often reached only a only exceptionally more than half of nest

radius. That's mean that the holes did not extend into the wintering chambers. The birds thus hunted workers moving in the subsurface part of nests, not in overwintering chambers. The population in the nest was thus not significantly reduced, as only a small part of the workers moves in the peripheral parts of the nest (Bruin et al. 1977; Seifert 1996; Czechowski et al. 2002). The shortness of the holes also proves that even during the winter months the workers were at least occasionally active. Observations of active workers during winter and early spring are not rare due to higher winter temperatures in the last years (Lappalainen et al. 2008; Véle and Frouz 2023). From November to March, the average temperature at a nearby weather station was 1,52 °C warmer compared to long-term monitoring (Brzezina 2024).

Active thermoregulation in ant nests is limited to spring and summer (Kadochová and Frouz 2014). In winter, the main source of heat from the respiration of ants is very limited (Coenen-Stass et al. 1980; Jílková et al. 2015), and the temperature in the anthills is therefore more dependent on the ambient temperature. However, under an undamaged nest, the temperatures do not drop below zero (Rosengren et al. 1987; Kadochová and Frouz 2014). Preservation of at least part of the thermoregulatory layer, together with higher ambient temperatures, maybe the reason for the survival of attacked nests.

Sorvari et al. (2011) state that the activity of workers during the winter months increases metabolic costs which has a long-term negative effect on the population. However, in our case, it can have a positive effect because, thanks to the presence of workers in the surface layers, woodpeckers dig only shallow holes, and the insulating layer of needles remains at least partially preserved. The formation of shorter holes is also beneficial for woodpeckers, as they use less energy when searching for food (Alder and Marsden 2010; Berberich and Berberich 2023). That's probably why birds likely choose more active nests, which would explain our observation that the number of holes increased with the activity of the workers measured at the beginning of the study.

Conclusion

The global changes directly or indirectly involved the higher abundance of woodpeckers, which is likely the cause of the increase in damage to wood ant nests. Our results show that although the number of nests attacked by birds is high, their population is not reduced. Due to the locally different tolerance of ants to winter temperatures, the results cannot be completely generalized (Berman and Zhigulskaya 2012). In the conditions of Central Europe, during the current warmer winters the protection of nests against woodpeckers appears to be unnecessary or counterproductive. During the winter months, ants can support the appearance of birds, which helps to increase biodiversity and reduce pest populations in the spring and summer seasons (Rolstad et al. 2000; Vélová and Véle 2019). It is also necessary to take into account that installation and maintenance of covers is time and money-consuming. Nest management should focus on other activities with a proven positive

effect on nest survival, such as cutting vegetation on mounds or supporting the occurrence of suitable habitats (Véle and Holuša 2008; Buggenum 2022).

References

Adlung K (1966) A Critical Evaluation of the European Research on Use of Red Wood Ants (Formica rufa-Gioup) for the Protection of Forest against Harmful Insects. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 57:167–189. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1966.tb03822.x

Alder D, Marsden S (2010) Characteristics of feeding-site selection by breeding Green Woodpeckers Picus viridis in a UK agricultural landscape. Bird Study 57:. https://doi.org/10.1080/00063650903437511

Askeyev AO, Askeyev OV, Askeyev IV, Sparks TH (2022) Woodpecker populations in winter in the interior of the European continent are highly dependent on climate change and its consequences. J Ornithol 163:481–493. https://doi.org/10.1007/s10336-021-01960-3

Balzani P, Dekoninck W, Feldhaar H, et al (2022) Challenges and a call to action for protecting European red wood ants. Conservation Biology 36:e13959. https://doi.org/10.1111/cobi.13959

Berberich GM, Berberich MB (2023) A Re-Inventory after 12 Years—Increase in Red Wood Ant Nests and Woodpecker Cavities in Nests in the West Eifel Volcanic Field despite Climatic Changes. Forests 14:985. https://doi.org/10.3390/f14050985

Berman D, Zhigulskaya Z (2012) Preadaptation of Formica aquilonia and Formica lugubris ants (Hymenoptera, Formicidae) to low wintering temperatures in Northeast Asia. Entomological Review 92:. https://doi.org/10.1134/S0013873812050016

Bruin MK-D, Röst LCM, Draisma FGAM (1977) Estimates of the Number of Foraging Ants with the Lincoln-Index Method in Relation to the Colony Size of Formica polyctena. Journal of Animal Ecology 46:457–470. https://doi.org/10.2307/3823

Brzezina J (2024) Home. In: Envidata. https://www.envidata.cz. Accessed 27 Aug 2024

Buggenum H (2022) Presence after three decades of red wood ants (Formica rufa group; Hymenoptera: Formicidae) in forests in an agricultural landscape. European Journal of Entomology 119:85–91. https://doi.org/10.14411/eje.2022.009

Coenen-Stass D, Schaarschmidt B, Lamprecht I (1980) Temperature Distribution and Calorimetric Determination of Heat Production in the Nest of the Wood Ant, Formica Polyctena (Hymenoptera, Formicidae). Ecology 61:238–244. https://doi.org/10.2307/1935180

Czechowski W, Radchenko A, Czechowska W (2002) The Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland

Daňo J (2002) Roční program ochránce lesních mravenců. Zpravodaj Formica 5:15–23

Edworthy AB, Drever MC, Martin K (2011) Woodpeckers increase in abundance but maintain fecundity in response to an outbreak of mountain pine bark beetles. Forest Ecology and Management 261:203–210. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.006

Eeva T, Sorvari J, Koivunen V (2004) Effects of heavy metal pollution on red wood ant (Formica s. str.) populations. Environ Pollut 132:533–539. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.05.004

Elgee F (1912) The moorlands of north-eastern Yorkshire : their natural history and origin. London : A. Brown & Sons

Fayt P, Machmer M, Steeger C (2005) Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers - A literature review. Forest Ecology and Management - FOREST ECOL MANAGE 206:1–14. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.054

Frouz J, Finer L (2007) Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (Formica polyctena) nest temperature in two geographically distant populations along a south – north gradient. Insect Soc 54:251–259. https://doi.org/10.1007/s00040-007-0939-4

Hruška J (1990) Program Formica. Sekretariát MV ČSOP Praha

Hruška J (1982) Ochrana a racionální využití mravenců rodu Formica. Sekretaritá OV ČSOP Prachatice.

Jílková V, Cajthaml T, Frouz J (2015) Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. Soil Biology and Biochemistry 86:50–57. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.024

Jílková V, Matějíček L, Frouz J (2011) Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. European Journal of Soil Biology 47:72–76. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.002

Kadochová Š, Frouz J (2014) Red wood ants Formica polyctena switch off active thermoregulation of the nest in autumn. Insect Soc 61:297–306. https://doi.org/10.1007/s00040-014-0356-4

Klein A (2005) Soll man oder soll mam nicht? Zur Notwendigkeit von Nestschutzhauben uber Ameisennestern. Ameisenschutz aktuell 19:11–12

Laakso J (1999) Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. Soil Biology and Biochemistry 31:337–343. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00131-X

Lappalainen H, Linkosalo T, Venäläinen A (2008) Long-term trends in spring phenology in a boreal forest in central Finland. Boreal Environment Research 13:303–318

Mikusinski G (1997) Winter foraging of the Black Woodpecker Dryocopus martius in managed forest in south-central Sweden. Ornis Fennica 74:161–166

Miles P (2008) Mraveniště krytovat či nekrytovat, stále živé téma. Zpravodaj Fromica 11:11–17

Pekár S, Brabec M (2020) Moderní analýza biologických dat 1. Masarykova univerzita, Brno

Rolstad J, Løken B, Rolstad E (2000) Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. Oecologia 124:116–129. https://doi.org/10.1007/s004420050031

Rolstad J, Rolstad E (1995) Seasonal patterns in home range and habitat use of the Grey-headed Woodpecker Picus canus as influenced by the availability of food. Ornis Fennica 72:1–13

Rosengren R, Fortelius W, Lindström K, Luther A (1987) Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the Formica rufa group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Annales Zoologici Fennici 24:147–155

RStudio Team (2020) RStudio: Integrated Development for R. PBC, Boston

Seifert B (1996) Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Ausburg

Singh VV, Naseer A, Mogilicherla K, et al (2024) Understanding bark beetle outbreaks: exploring the impact of changing temperature regimes, droughts, forest structure, and prospects for future forest pest management. Rev Environ Sci Biotechnol 23:257–290. https://doi.org/10.1007/s11157-024-09692-5

Sondej I, Domisch T (2022) Abandoned Wood Ant Nests as Sites for Seedling Germination. Forests 13:764. https://doi.org/10.3390/f13050764

Sorvari J, Haatanen M-K, Vesterlund S-R (2011) Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. J Insect Conserv 15:727–731. https://doi.org/10.1007/s10841-010-9372-5

Vandegehuchte M, Wermelinger B, Fraefel M, et al (2017) Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. Biological Conservation 212:366–375. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.008

Véle A, Frouz J (2023) Bark Beetle Attacks Reduce Survival of Wood Ant Nests. Forests 14:199. https://doi.org/10.3390/f14020199

Véle A, Holuša J (2008) Impact of vegetation removal on the temperature and moisture content of red wood ant nests. Insect Soc 55:364–369. https://doi.org/10.1007/s00040-008-1014-5

Vélová L, Véle A (2019) Význam datlovitých ptáků v ochraně lesa: Review. Zprávy lesnického výzkumu 165–173

Vergara PM, Saura S, Pérez-Hernández CG, Soto GE (2015) Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers. Ecological Modelling 300:114–122. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.006

Virkkala R (2006) Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. Annales Zoologici Fennici 43:82–85

Fig. S1: Nest with holes excavated by woodpeckers

Fig. S2: Volunteers in front of a newly covered nest (1990s).

6. DISKUZE

6.1 Ptáci ve smrkových monokulturách

Naše výsledky ukázaly, že zastoupení listnatých stromů a početnost tesaříkovitých brouků, měly převažující vliv na druhovou bohatost ptáků, zatímco pokryvnost listnatých lesů v okolí měla vliv negativní. Celkem jsme zaznamenali 28 druhů ptáků, což je srovnatelné s průměrným počtem druhů v listnatých a smíšených lesích v České republice (Storch, Kotecký 1999). Výsledky jsou v souladu s poznatky obdobných studií potvrzujícími, že druhové složení, nikoliv diverzita ptáků, se mezi listnatými a jehličnatými lesy odlišují (Donald et al. 1998; Hausner et al. 2002; Irwin et al. 2014). Naopak jsme nepotvrdili tvrzení, že smrkové monokultury hostí ve srovnání s původními lesy nižší diverzitu ptáků (Ozanne 1999).

V porostech s převahou smrku ztepilého, jsme zjistili pozitivní vliv přítomnosti listnatých dřevin. Nejpravděpodobnějším důvodem je, že přítomnost listnatých stromů zvyšuje množství dostupných zdrojů, neboť každý druh stromu poskytuje ptákům napříč ročními obdobími jiný zdroj potravy (Holmes, Schultz 1988) (Gorman 2022). Listnaté a jehličnaté stromy poskytují různé mikroklima a potravní zdroje pro členovce (Ozanne 1999). Jak ukázala i naše studie, členovci vázaní na stromy, jsou důležitou součástí kořisti nejen datlů, ale všech ptáků, dokonce i semenožravých, kteří krmí hmyzem svá mláďata (Wilson et al. 1999, Vélová et al. 2021). Složení dřevin v porostu, může nepřímo ovlivnit, druhové zastoupení stanoviště a strukturu ptačího společenstva (Holmes, Schultz 1988). Překvapivě, jsme zaznamenali pouze jeden negativní vztah, mezi výskytem ptačích druhů a smrků. Jednalo se o holuba hřivnáče (*Columba palumbus*), který sice využívá listnaté i jehličnaté stromy, ale na smrku zřejmě nenachází vhodné podmínky pro stavbu hnízd (Girard et al. 2004). Pro zvýšení počtu ptačích druhů a počtu jedinců, je třeba, aby zastoupení listnatých stromů ve smrčinách dosáhlo 6-17 % (Jansson, Andrén 2003; Felton et al. 2011), což zhruba odpovídá našim výsledkům.

Odlišný výsledek byl zjištěn u lesů v okolní krajině, kde byl zjištěn negativní vztah k zastoupení listnatých stromů. Hlavním důvodem je zřejmě skutečnost, že jsme sledovali společenstva ptáků vázaných na smrkové porosty. Proto se jim daří v příměsi s jinými dřevinami, ale naopak oblasti bez dostatečného zastoupení

smrkových porostů v okolí jim nevyhovují. Příkladem může být i úzká vazba některých druhů (např. králíčka ohnivého (*Regulus ignicapilla*)) na smrk, spolu s jejich nízkými schopnostmi rozptylu. Nevhodná krajinná matrice, může omezovat kolonizace vhodných stanovišť (Villard, Haché 2012), neboť ovlivňuje prostupnost a funkční propojenost lesů v krajině (Zasadil et al. 2020). Izolovaný ostrůvek v matrixu jiných dřevin, se může v důsledku příletu ptáků z okolí lišit, mít obdobnou druhovou bohatost, jako okolní porosty (Palik, Engstrom 1999). Pro specializovanější druhy, je navíc důležitá dostatečně velká plocha vhodného lesního typu (Virkkala et al. 1994; Virkkala, Rajasärkkä 2006).

Počet druhů datlovitých, byl pozitivně ovlivněn výskytem tesaříkovitých brouků a zastoupením listnatých stromů v porostu. Larvy tesaříkovitých brouků, tvoří jejich nejdůležitější složku potravy (Gorman 2004; Pechacek, Kristin 2004). Jsou vhodnou potravou pro mláďata i dospělé jedince, zejména v době hnízdění, protože jsou výživnější než např. kůrovci (Pechacek, Kristin 2004). Období hnízdění datlů, v lesích mírného pásma, je pravděpodobně evolučně synchronizováno s dobou největšího počtu larev (Török 1990; Pasinelli 2001; Wiktander et al. 2001).

Typickým příkladem této závislosti, byl datel černý a jeho pozitivní reakce na přítomnost listnatých stromů v porostu. Datel černý je potravní specialista (Bocca et al. 2007), který konzumuje mravence, ale aktivně loví také kůrovce a další podkorní a dřevokazný hmyz. Většinu kořisti nachází v jehličnatých lesích, čemuž odpovídala i jeho častá přítomnost zjištěná v naší studii. Potravu hledá ale i na listnatých stromech (Mikusiński 1995). To koresponduje s jeho pozitivní odezvou na listnaté stromy v porostech. Zastoupení listnatých stromů navíc, může zvýšit nejen potravní nabídku, ale i hnízdní možnosti (Johnsson 1993; Bell 2015,). Datel černý tesá dutiny jak v listnatých, tak v jehličnatých stromech (Lang, Rost 1990; Johnsson 1993; Angelstam, Mikusiński 1994), avšak splňující dostatečnou tloušťku kmene. Hågvar et al. (1990) zjistili, že datel černý, využívá stromy s přibližným průměrem 50 cm ve výšce 0,5 m nad zemí. V podmínkách České republiky, jsou takové rozměry pozorovány pouze u smrků v nejstarších věkových třídách (Černý et al. 1996). Datel navíc preferuje dřevo s určitým stupněm rozkladu (Hågvar et al. 1990), kterého je v hospodářských lesích nedostatek, neboť poškozené stromy jsou z lesa včas odstraňovány, aby se nestaly zdrojem šíření škůdců. Datel černý proto pravděpodobně využívá ve smrkových

monokulturách, vzrostlé listnaté stromy, které nejsou cílovými hospodářskými dřevinami. Datlí pár potřebuje mít k dispozici několik hnízdních dutin, které často v různých ročních obdobích střídá a některé z nich opakovaně využívá. Jedná se často o dutiny vytesané v bucích. Opakované využití je z hlediska energetické úspory a počtu přeživších mláďat výhodnější. Tvorba nové hnízdní dutiny je energeticky a časově náročná, posunuje období hnízdění o několik dní, a může mít za následek i nižší přežívání mláďat (Kosinski 2019). Ochrana živých buků s hnízdními dutinami (jako doupných stromů), by tak měla být v zodpovědném lesním hospodaření samozřejmostí (Kosinski 2019). Pro opakované využívání dutin, je pravděpodobně vhodnější listnaté dřevo, protože dutiny v něm zůstávají delší dobu. To je další důvod pozitivní vazby datlovitých, na listnaté stromy v porostu, což potvrzuje i několik studií, které zjistily jen minimální počet dutin v mrtvých stromech s vysokým stupněm degradace (Rolstad et al. 2000; Bocca et al. 2007; Wesołowski 2011).

Dostupnost potravy, je nejpravděpodobnější příčinou dalších pozorovaných závislostí ptačích druhů na prostředí smrkových porostů. Výskyt pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) v porostech s početným výskytem kůrovců, se jeví jako sporný, neboť její potravou jsou především larvy motýlů, nikoliv brouků (Altegrim, Sjoberg 1995). Je možné, že přítomnost kůrovců indikovala vyšší početnost defoliátorů z řádu motýlů. Oba hmyzí taxony, mohou mít spojený časoprostorový průběh napadení hostitelských stromů (Goodsman et al. 2015). Obecně platí, že druhy hnízdící v keřovém patře, preferují lesy s výskytem hmyzu (Saab et al. 2014). Množstvím potravy lze také vysvětlit závislost červenky obecné (*Erithacus rubecula*) na mravencích a mrtvém dřevu. Mravenci mohou sloužit červenkám jako kořist (Poulsen 1956), ale přítomnost červenek ovlivňují především nepřímo. Rozšiřují mšice, semena rostlin a zvyšují tak pestrost potravní nabídky a diverzitu prostředí pro červenku (Rubashko et al. 2011; Novgorodova 2015). Budníček menší nízký korunový zápoj. Ten je spojen s odlišnou strukturou a rozmanitostí vegetace. Také s různým mikroklimatem a množstvím dopadajícího slunečního záření (Liira et al. 2007; Véle et al. 2016). V důsledku toho je spojena s větším počtem bezobratlých (Košulič et al. 2016; Véle et al. 2016), a tedy opět podporuje potravní nabídku pro hmyzožravé ptáky.

6.2 Ptáci a nepůvodní dřeviny

Srovnání výskytu ptáků v porostech s dominancí dubu červeného a letního ukázalo, že neexistují významné rozdíly v druhovém bohatství ptáků. Stejné výsledky jsme zaznamenali také u brouků a u půdních živočichů. V porostech dubu červeného však byly zaznamenány o něco vyšší počty druhů ptáků, než v porostech dubu letního. Souhrnně lze říci, že vliv nepůvodních a původních dubů na složení fauny byl relativně indiferentní.

Nejen, že počet druhů ptáků nebyl ovlivněn druhem dřeviny, ale prokázán nebyl vliv ani dalších parametrů prostředí na studovaných plochách. Ačkoli jsme neočekávali, že ptačí druhy budou silně reagovat na druh dřeviny, domnívali jsme se, že budou vykazovat závislost na více parametrech prostředí, např. na přítomnosti jiných druhů dřevin (Sam et al. 2019). Obecně je na duby striktně vázán poměrně malý počet ptačích druhů (Šťastný et al. 2021). Řada studií prokázala, že složení dřevin nepřímo ovlivňuje strukturu ptačího společenstva, v důsledku vyšší komplexity vegetační struktury, složení a dostupnosti potravy (Holmes, Schultz 1988; Camprodon, Brotons 2006; Batáry et al. 2014; Vélová et al. 2021). Příčinou našich výsledků, mohla být fragmentace studovaných městských lesů obklopených urbanizovaným prostředím. Dalším důvodem mohlo být období našeho odběru vzorků, protože dubové lesy mohou být pro ptáky důležitější např. v zimě, kdy datlovití využívají duby, jako tzv. kovadliny na získání semen ze šišek (Stanski 2021). Je také možné, že relativně vysoká pokryvnost ostatních listnatých dřevin ve studované oblasti podporovala výskyt specializovanějších druhů ptáků.

Ze zaznamenaných tří druhů datlovitých, preferovala žluna zelená plochy s dubem letním, u strakapouda velkého a datla černého, jsme nezaznamenali žádnou závislost na dřevině. Obdobná závislost, byla zjištěna, také u dalších druhů ptáků. Straka obecná (*Pica pica*), holub doupňák a šoupálci (*Certhia* sp.) dávali přednost porostům dubu červeného. Opačná situace byla u střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*) a dlaska tlustozobého (*Coccothraustes coccothraustes*), kteří dávali přednost původním dubům. Preference straky obecné a holuba doupňáka, lze vysvětlit vyšší otevřeností porostů dubu červeného, neboť tyto druhy, nejsou typickými lesními druhy (Šťastný et al. 2021). Důležitým faktorem, pro ptáky hnízdící

v korunách, je také více strukturovaná koruna dubů červených (Kupka, Vopálka-Melicharová 2020). Proto může být stavba hnízd v korunách dubů červených snazší, než v korunách dubů letních. Šoupálci (*Certhia* sp.) loví kořist výhradně na kmenech stromů (Kuitunen, Tormala 1983), což bude pravděpodobným důvodem, jejich preference k dubu červenému, jehož kůra je ve srovnáním s kůrou dubu letního výrazně hladší (Sander 1990). Hladší kůra může poskytovat šoupálkům lepší maskování, a tedy ochranu před predátory (Nokelainen et al. 2022). Ke zvýšené nabídce potravy může přispívat i narušení dřeva v důsledku zlomů větví, které je u dubu červeného častější než u dubu letního (Kupka, Vopálka-Melicharová 2020). Potravu dlasků tvoří z velké části semena, bobule a na jaře pupeny, výhonky stromů a keřů (Šťastný et al. 2021). Proto je obtížné určit, zda byla právě potrava klíčovým faktorem, způsobujícím preferenci tohoto druhu k porostům dubu letního. Jeho zjištěná preference mohla být dána především charakteristikami prostředí v porostech dubů letních, spojených s nám neznámým faktorem, který jsme v naší studii nezohlednili. Častější výskyt kukačky obecné (*Cuculus canorus*) zaznamenaný na dubu červeném, může souviset s výskytem jejího hostitele, červenky obecné. Ta hnízdí v dutinách a polodutinách a může profitovat z četnější přítomnosti poškozených větví u dubu červeného (Kupka, Vopálka-Melicharová 2020). Na jaře se tento druh živí především hmyzem, který může být opět hojnější na dubu červeném díky jeho více rozvětvené koruně (Nicolai 1986; Sander 1990).

Modely zkonstruované na základě údajů o druhovém složení, v kombinaci s gradienty druhové bohatosti odhalují překvapivé informace: všechny taxony (včetně ptáků) buď nereagovaly na dominantní dřevinu, nebo reagovaly na biodiverzitu negativně. To znamená, že zvyšující se početnost dubu červeného nebo původního dubu letního v druhovém složení dřevin, obecně vede ke snížení druhového bohatství ptáků. Zdá se, že příměs ostatních druhů ve studovaných lesích, poskytovala vhodnější podmínky pro faunu městských lesů. Domníváme se, že vliv skladby lesa na ptáky vyplýval především z dostupnosti kořisti (Vélová et al. 2021), jež bude u obou druhů dominantních dřevin relativně podobná.

6.3 Ptáci na městských loukách

Naše zjištění ukázala, že druhové složení ptáků, vykazuje interakci s bohatstvím motýlů. Rovněž výskyt dřevin pozitivně ovlivňoval přítomnost ptáků. Ptáci byli také ovlivněni vzdáleností k nejbližší zastavěné oblasti. Žluna zelená se častěji vyskytovala na plochách, kde bylo málo motýlů, na dřevinami více zarostlých plochách a poblíž zastavěných území. Strakapoud velký, byl častěji zastižen na plochách s četnějším výskytem motýlů a na plochách více porostlých dřevinami, avšak na rozdíl od žluny se vyhýbal plochám v blízkosti zastavěných území.

Ptáci a motýli v naší studii často reagovali na prostředí obdobně. Ve výsledku tedy může být jedna skupina prediktorem reakce druhé skupiny. Blair (1999), či Kim et al. (2007) zjistili pozitivní korelaci mezi diverzitou ptáků a hmyzu v městské krajině, která odráží přítomnost dostatečného množství potravy pro ptáky. Mezi motýly existuje mnoho druhů, které lze považovat za deštníkové druhy a mohou být dobrými indikátory druhové bohatosti hmyzu (New 1997; Thomas 2005). Hmyz je důležitý v potravě zaznamenaných druhů ptáků, včetně druhů semenožravých, kteří jim krmí svá mláďata (Wilson et al. 1999). Motýli jsou navíc také opylovači (Winfree et al. 2011) a mohou přispívat k úspěšné produkci semen a zajišťovat potravu i nehmyzožravým druhům ptáků (Fujita, Koike 1985; Ihalainen, Lindstedt 2012).

Důvodem překrývání druhového složení všech tří studovaných taxonů, mohou být nízké rozdíly ve struktuře městských travních porostů, překvapivě vedoucí ke koexistenci druhů s odlišnými schopnostmi rozptylu a ekologickými nároky. Pouze tři druhy ptáků a jeden druh motýla se nezdály být striktní součástí studovaného travinného společenstva. To lze vysvětlit jejich odlišnými nároky a faktem, že fungují především jako turisté, tedy druhy s řídkým výskytem a bez životaschopné populace na loukách (Novotny, Basset 2000). Některé druhy, např. volavka popelavá (*Ardea cinerea*), či žluna zelená také příležitostně sbírají na loukách potravu (např. obojživelníky nebo mravence). Hrdlička zahradní (*Streptopelia decaocto*), je synantropní druh, který preferuje blízkost lidských sídel (Cramp 2000; Jakubas, Mioduszewska 2005; Alder, Marsden 2009).

Pokryvnost stromů měla na ptáky významný vliv, což je v souladu se zjištěními jiných studií (Pärt, Söderström 1999). Mnoho ptačích druhů využívá dřevinnou vegetaci k

hnízdění a krmení (Jokimaki, Suhonen 1997). Pärt, Söderström (1999) uvádějí, že vhodná pokryvnost dřevin pro ptáky na pastvinách je přibližně 10 %. Na námi studovaných plochách činil průměrný zárůst necelých 20 %, což se blíží výše uvedené optimální hodnotě.

Jako příčina poklesu diverzity biotopů bývá uváděna fragmentace způsobená suburbanizací kulturní krajiny (Antrop 2004). Rozsáhlá a méně fragmentovaná stanoviště, jsou více heterogenní a poskytují tak prostředí, pro více druhů živočichů (Collinge 1996; Lizée et al. 2012). Tato velká stanoviště jsou také méně ovlivněna okolím a podporují stabilnější populace (Evans et al. 2009). Potvrdili jsme, že zastavěné plochy v okolí travnatých ploch, mají významný vliv na druhové složení ptáků.

Podíváme-li se na jednotlivé druhy travních porostů a vliv městských ploch v jejich těsné blízkosti, zjistíme, že nejpočetnějšími druhy byly kos černý (*Turdus merula*), holub hřivnáč, budníček menší (*Phylloscopus collybita*) a pěnice černohlavá. Většinu těchto druhů lze považovat za stanovištní generalisty (Cramp 2000). Dalším příkladem druhu s vysokou hustotou v blízkosti zastavěných území byl vrabec polní (*Passer montanus*). Jeho afinita k městskému prostředí je obecně známa. Svá hnízda dokonce staví i v technických zařízení (např. prvky elektrického vedení či potrubí) a vyznačuje se tím, že je dobře přizpůsoben heterogennímu a proměnlivému prostředí (Vepsäläinen et al. 2005; Møller et al. 2012).

6.4 Hnízda lesních mravenců

Během sledování poškození hnízd lesních mravenců, jsme pozorovali, že napadeno bylo více než dvě třetiny hnízd, což je více, než se uvádí v nedávné studii z Německa (Berberich, Berberich 2023). Zjistili jsme, že nejčastěji byla hnízda poškozena jednou chodbou, více než dvě chodby se vyskytovaly u jedné třetiny hnízd. Obdobnou závislost pozorovali i autoři výše jmenované studiie Předpoklad, že velká hnízda budou méně napadena se v našem případě nepotvrdilo (Berberich, Berberich 2023). Vegetace rostoucí na hnízdch neměla vliv na počet vyhloubených chodeb,

pravděpodobně z důvodu celkově nízkého zárůstu hnízd. Ačkoliv Vandegehuchte et al. (2017) tvrdí, že vegetace může chránit mravence před predací.

Oproti předpokladům, neměl počet chodeb vliv na změnu aktivity dělnic. To znamená, že nedošlo k žádné významné změně velikosti populace v napadených hnízdech, v důsledku predace nebo nepřímo, v důsledku narušené termoregulace a následného vymrznutí hnízd. Obě skutečnosti, pravděpodobně souvisejí s krátkou délkou otvorů. Hloubka chodeb dosahovala jen výjimečně více než poloviny poloměru hnízda. To znamená, že chodby nedosahovaly až k zimujícím mravencům. Ptáci tedy lovili dělnice pohybující se v podpovrchové části hnízd, nikoliv v přezimovacích komůrkách. Predace nebyla příčinou poklesu velikosti populace mravenců, protože jen malá část dělnic se pohybuje v okrajových částech hnízda (Bruin et al. 1977; Seifert 1996; Czechowski et al. 2002). Mělké chodby dokazují, že i v zimních měsících, byly dělnice alespoň občas aktivní. Pozorování aktivních dělnic během zimy a časného jara nejsou v posledních letech vzácností vzhledem k vyšším zimním teplotám (Lappalainen et al. 2008; Véle, Frouz 2023). Od listopadu do března byla průměrná teplota na nedaleké meteorologické stanici o 1,52 °C vyšší, ve srovnání s dlouhodobým průměrem (Brzezina 2024).

Aktivní termoregulace hnízd, probíhá pouze v jarním a letním období (Kadochová, Frouz 2014). V zimě je hlavní zdroj tepla, pocházející z respirace mravenců, velmi omezen (Coenen-Stass et al. 1980; Jílková et al. 2015). Teplota hnízd se tedy stává více závislou na teplotě okolního vzduchu. V nepoškozených hnízdech teplota nikdy neklesá pod nulu (Rosengren et al. 1987; Kadochová, Frouz 2014). Zachování alespoň části nepoškozené termoregulační vrstvy, spolu s vyššími teplotami vzduchu, je možným důvodem přežívání napadených hnízd. Sorvari et al. (2011) uvádí, že aktivita dělnic v zimních měsících zvyšuje metabolické náklady, což má dlouhodobě negativní vliv na populaci hnízda. V našem případě však může mít zimní aktivitě dělnic vliv pozitivní, neboť díky přítomnosti dělnic v povrchových vrstvách hnízda si vyhrabávají ptáci jen mělké chodby a izolační vrstva jehličí zůstává alespoň částečně zachována. Tvorba kratších chodeb, je výhodná i pro datlovité, kteří při hledání potravy spotřebují méně energie (Alder, Marsden 2010; Berberich, Berberich 2023). Proto si ptáci pravděpodobně vybírají aktivnější hnízda, což vysvětluje naše pozorování, že počet chodeb rostl s aktivitou dělnic měřenou na začátku studie.

7. ZÁVĚR A DOPORUČENÍ PRO PRAXI

Obdobné vztahy datlů a dalších ptáků ke sledovaným parametrům potvrzují vhodnost datlů jako bioindikátorů (Drever et al. 2008; Stachura-Skierczyńska, Kosiński 2016; Vélová et al. 2021). Jejich preference pro plochy s hojným výskytem hmyzu také potvrdila pozitivní přínos datlovitých k biologické ochraně lesa, proto je vhodné jejich výskyt v lesích podporovat (Edworthy et al. 2011; Bereczki et al. 2015). Vícero studií ukazuje, že při vysoké početnosti, dokáží datlovití regulovat populace lesních škůdců, příp. nahradit jiné metody používané v ochraně lesa (Bütler, Schlaepfer 2002; Fayt et al. 2005). Pro ochranu datlovitých je důležitá zejména ochrana jejich habitatu (Ónodi, Csörgő 2013). Ten může být negativně ovlivňován nejen způsobem lesního hospodaření, ale také např. urbanizací a s ní spojeným plošným úbytkem dřevin (Myczko et al. 2014). Datlovití jsou limitováni zejména množstvím stromů, vhodných pro tvorbu hnízdních dutin. Opatření pro podporu doupných stromů spočívají zejména v podpoře druhově a věkově pestrých lesů a většího zastoupení stojících odumírajících stromů a rozkládajícího se dřeva (Pakkala 2024).

Maloplošné hospodaření probíhající ve střední Evropě vytváří dostatečně vhodnou kompozici porostů imitující maloplošnou dynamiku přírodních lesů (Mikusinski 1997). Pro podporu datla černého ani strakapouda velkého není třeba nijak zásadně měnit způsoby stávajícího hospodaření. Rozloha vhodných biotopů na krajinné úrovni by však neměla klesnout pod 10 % (Carlson 2000). Do stávajícího způsobu lesního hospodářství je proto důležité zkomponovat především ponechávání dostatečného množství stromů vhodných pro tesání dutin (tj. stromů o minimálním průměru cca 35 cm pro datla černého a 19 cm pro strakapouda velkého) (Kosiński, Winiecki 2004; Pirovano, Zecca 2014). Ve smrkových lesích je rovněž vhodné ponechávat listnaté dřeviny (Vélová et al. 2021). Může se jednat o stromy nevhodné pro hospodářské využití (nevhodné druhy, uschlé, pokroucené, polámané apod.), což snižuje případné ekonomické ztráty. Kandidátem na ochranu mikrobiotopů a zároveň vhodného hnízdního stromu pro datli je v monokulturních porostech velký, izolovaně stojící strom, částečně poškozený (energeticky méně náročné vytváření dutin), bez nízkých větví (snížení rizika predace), ideálně buk (Puverel 2019). Biotopové požadavky datla černého a strakapouda velkého se dají skloubit s požadavky na těžbu dřeva (Vélová, Véle 2019). Navýšení populace např. v městských lesích lze zajistit také umělým

přikrmováním (Cannon et al. 2005; Smith, Smith 2013). Selektivní těžba stromů vytváří maloplošnou dynamiku mezer, jež může datlovitým zajišťovat dlouhodobě vhodné habitaty s dostatkem suchých stromů (Bütler et al. 2004). Kontinuální udržování heterogenity ve struktuře lesa vede ke koexistenci mnoha stádií rozkládajícího se dřeva, a tedy i stabilnímu množství potravy pro datlovité (Kuuluvainen 2002; Aszalos et al. 2020). Pro podporu datlovitých ptáků ve městech je důležité udržet co největší areál zalesněných ploch (Vélová et al. 2023). Porosty dřevin by ideálně měly být vícepatrové a s vysokým zastoupením listnatých stromů (Myczko et al. 2014). Kromě výše uvedeného je vhodné také upřednostňovat heterogenní lesy s různou věkovou třídou stromů a omezovat používání pesticidů (Bouvier et al. 2011; Gasperis et al. 2016). Hnízdní stromy je vhodné označovat, aby lesníci byli upozorněni na přítomnost dutin a nutnosti vyjmutí stromů z těžby (Glue, Boswell 1994). Na krajinné úrovni lze výskyt daltovitých podporovat také uspořádáním městské, resp. příměské krajiny. Žluna zelená se hojně vyskytuje i v okolí zastavěných územích, na rozdíl od strakapoud velkého. Oba druhy kladně reagují na přítomnost dřevin na loukách (Vélová et al. 2023). I strakapoud jižní hnízdí v zemědělské krajině, často v těsné blízkosti obytných budov. Pro hnízdní dutiny si vybírá silnější stromy, které mají usychající, či ořezané větve. Negativně reaguje na zvyšování podílu jehličnanů, rostoucích mimo les, které k hnízdění nepreferuje a na ztrátu starších a odumírajících stromů ve věku 40-60 let (Michalczuk, Michalczuk 2020). I z tohoto důvodu je vhodné zachovávat starší doupné stromy také v nelesní krajině.

Naše výsledky ukazují, že smrkové porosty mohou být vhodným stanovištěm nejen pro datlovité (především strakapouda velkého a datla černého), ale také pro další druhy ptáků, včetně druhů původně vázaných na horské a podhorské jehličnaté lesy (Vélová 2021). Naše studie podporují tvrzení, že pro výskyt a početnost mnoha druhů ptáků, jsou důležité faktory na krajinné úrovni (Jokimäki, Huhta 1996; Drapeau et al. 2000; Huhta et al. 2004). Větší vnitřní rozmanitost stanovišť může zvýšit diverzitu ptáků na krajinné a regionální úrovni. Ačkoli se obecně předpokládá, že přirozené lesy jsou vhodnější pro lesní druhy, také přítomnost monokultur může přispět k podpoře biodiverzity. Na rozdíl od jiných autorů tvrdíme, že monokultury nelze vnímat pouze jako stromové farmy nebo zelené pouště, ale lze je využít i pro podporu biodiverzity. Proto se jejich úplné nahrazení původními listnatými stromy, nejeví jako smysluplné.

Z lokálního hlediska je důležité, aby listnaté dřeviny, např. hospodářsky nezajímavé stromy, na kterých ptáci nacházejí potravu a hnízdiště, mohly zůstat v porostech i po konci obmýtní doby cílových dřevin.

Datlovití ptáci se vyskytují také v městských dubových lesích. Strakapoud velký se vyskytoval v osmnácti ze čtyřiceti studovaných ploch, žluna zelená na třinácti plochách, pouze ojediněle jsme zaznamenali výskyt datla černého. Druhové bohatství ptáků není ovlivněno podílem původních nebo nepůvodních druhů dubů (Véle et al. 2023). Poměrně překvapivě, nebyly zaznamenány ani preference datlovitých v závislosti na studovaných podmínkách prostředí. Výsadba nepůvodních druhů dřevin ve vysoké míře, stále není z mnoha důvodů žádoucí (např. invazivnost nebo zákonná omezení), nicméně z našich výsledků získaných pro taxony s různými disperzními schopnostmi je zřejmé, že výsadba dubu červeného v městských lesích střední Evropy, není z hlediska ochrany biodiverzity problematická. Rovněž údaje z jiných studií naznačují, že pokud jsou nepůvodní druhy vysazovány v menším procentu a na menších plochách, jejich dopady na biotu nejsou vždy negativní (Finch 2005; Goßner, Ammer 2006). Většina druhů ptáků totiž reaguje především na strukturu lesa, nikoliv na původnost dřevin (Hanzelka, Reif 2016; Kriegel et al. 2021). Domnívám se, že výsledky studie mohou být využity při plánování hospodářských zásahů nejen v městských lesích.

Globální změna se přímo či nepřímo podílí na vyšší početnosti datlovitých ptáků, což je příčinou nárůstu poškození hnízd lesních mravenců. Ačkoli je počet hnízd napadených ptáky vysoký, jejich populace není ovlivněna. Vzhledem k lokálně odlišné toleranci mravenců k zimním teplotám nelze výsledky zcela zobecnit (Berman, Zhigulskaya 2012). V podmínkách střední Evropy se v současných teplejších zimách jeví ochrana hnízd proti datlovitým jako zbytečná, či až kontraproduktivní. Během zimních měsíců mohou mravenci podporovat výskyt ptáků, což přispívá ke zvýšení biodiverzity a snížení populací škůdců v jarním a letním období (Rolstad et al. 2000; Vélová, Véle 2019). Nutné je vzít v úvahu i skutečnost, že instalace a údržba krytů je časově i finančně náročná. Péče o lesní mravence by se měla zaměřit na jiné činnosti, které mají prokazatelně pozitivní vliv na přežívání hnízd, jako je např. osekávání vegetace na hnízdních kupách nebo tvorba, pro výskyt mravenců, vhodných stanovišť (Véle, Holuša 2008; Buggenum 2022).

8. SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ

Adlung, K.G., 1966. A Critical Evaluation of the European Research on Use of Red Wood Ants (Formica rufa Group) for the Protection of Forests against Harmful Insects. Zeitschrift Für Angewandte Entomologie 57. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1966.tb03822.x

Adolt, R., Kučera, M., Zapadlo, J., Andrlík, M., Čech, Z., Coufal, J., 2013. Pracovní postupy pozemního šetření NIL2. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, Brandýs nad Labem.

Aerts, R., Ewald, M., Nicolas. M., et al., 2017. Invasion by the Alien Tree Prunus serotina Alters Ecosystem Functions in a Temperate Deciduous Forest. Frontiers in Plant Science 8:1–11. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00179

Aguirre-Gutiérrez, J., Wallisdevries, M., Marshall, L., et al., 2017. Butterflies show different functional and species diversity in relationship to vegetation structure and land use. Global Ecology and Biogeography 26. https://doi.org/10.1111/geb.12622

Alder, D., Marsden, S., 2009. Characteristics of feeding-site selection by breeding Green Woodpeckers Picus viridis in a UK agricultural landscape. Bird Study 57:100–107.

Alizoti, P., Bastien, J-C., Chakraborty, D., et al., 2022. Non-Native Forest Tree Species in Europe: The Question of Seed Origin in Afforestation. Forests 13:273. https://doi.org/10.3390/f13020273

Altegrim, O., Sjoberg, K., 1995. Effects of clear-cutting and selective felling in Swedish Boreal coniferous forest: response of invertebrate taxa eaten by birds. Entomologica Fennica 6:79–90. https://doi.org/10.33338/ef.83843

Amini-Parsa. V., Salehi, E., Yavari, A., 2020. Improving the provision of ecosystem services from urban forest by integrating the species' potential environmental functions in tree selecting process. Landscape Ecol Eng 16:23–37. https://doi.org/10.1007/s11355-019-00401-x

Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat – a review. Oikos, 71: 355–366.

Angeleri, R., Kormann, U.G., Roth, N., et al. 2024. The White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) as an umbrella species for threatened saproxylic beetle communities in Central European beech forests. Ecological Indicators 167:112632. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112632

Angelstam, P., Mikusiński, G., 1994. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest — a review. Annales Zoologici Fennici 31:157–172.

Angelstam, P., Persson, R., Schlaepfer, R., 2004. The Sustainable Forest Management Vision and Biodiversity: Barriers and Bridges for Implementation in Actual Landscapes. Ecological Bulletins 29–49.

Antrop, M., 2004. Landscape change and the urbanization process in Europe. Landscape and Urban Planning 67:9–26.

Askeyev, A.O., Askeyev, O.V, Askeyev, I.V., Sparks, T.H., 2022. Woodpecker populations in winter in the interior of the European continent are highly dependent on climate change and its consequences. Journal of Ornithology 163:481–493. https://doi.org/10.1007/s10336-021-01960-3

Aszalós, R., Szigeti, V., Harmos, K., et al. 2020. Foraging Activity of Woodpeckers on Various forms of Artificially Created Deadwood. Acta Ornithologica 55:63–76. https://doi.org/10.3161/00016454AO2020.55.1.007

Balzani, P., Dekoninck, W., Feldhaar, H., et al., 2022. Challenges and a call to action for protecting European red wood ants. Conservation Biology 36:13959. https://doi.org/10.1111/cobi.13959

Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. Forest Ecology and Management 254:1–15. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038

Barrientos, R., 2010. Retention of native vegetation within the plantation matrix improves its conservation value for a generalist woodpecker. Forest Ecology and Management 260: 595–602.

Bastrup-Birk, A.M., Blum, M., Brotons, L., Ecochard, L., Garcia, S., Greenwood, S., Grossmann, C., Hermoso, V., Hily, E., & Jump, A., Marchetti, M., Mikusiński, G., Parviainen, J., Santopuoli, G., Sarvasova, Z., Schabel, A., Schmack, S., Sotirov, M., Vizzarri, M., Weiss, G., 2017 Natura 2000 and Forests – Assessing the State of Implementation and Effectiveness.

Batáry, P., Fronczek, S., Normann, C., et al., 2014. How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? Forest Ecology and Management 319:44–50. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.004

Benayas, J.M.R., Meltzer, J., Heras-Bravo, D. de las., Cayuela, L., 2017. Potential of pest regulation by insectivorous birds in Mediterranean woody crops. PLOS ONE 12:0180702. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180702

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. Forest Ecology and Management 132:39–50. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00378-9

Berberich, G.M., Berberich, M.B., 2023. A Re-Inventory after 12 Years—Increase in Red Wood Ant Nests and Woodpecker Cavities in Nests in the West Eifel Volcanic Field despite Climatic Changes. Forests 14:985. https://doi.org/10.3390/f14050985

Bereczki, K., Hajdu, K., Báldi, A., 2015. Effects of forest edge on pest control service provided by birds in fragmented temperate forests. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 61: 289–304.

Berman, D., Zhigulskaya, Z., 2012. Preadaptation of Formica aquilonia and Formica lugubris ants (*Hymenoptera, Formicidae*) to low wintering temperatures in Northeast Asia. Entomological Review 92. https://doi.org/10.1134/S0013873812050016

Bianconi, R., Battisti, C., Zapparoli, M., 2003. Pattern of richness, abundance and diversity of four interior bird species in a hilly landscape in Central Italy: a contribution to assess their sensitivity to habitat fragmentation. Journal of Mediterranean Ecology 4: 37–44.

Bieberich, J., 2016. Acorns of introduced *Quercus rubra* are neglected by European Jay but spread by mice. Annals of Forest Research 59:249–258. https://doi.org/10.15287/afr.2016.522

Blair, R.B., 1999. Birds and butterflies along an urban gradient. Ecological Applications 9:164–170.

Blanc, L.A., Martin, K., 2012. Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*). Forest Ecology and Management 286:192–202.

Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward Selection of Explanatory Variables. Ecology 89:2623–2632. https://doi.org/10.1890/07-0986.1.

Blewett, C.M., Marzluff, J.M., 2005. Effects of Urban Sprawl on Snags and the Abundance and Productivity of Cavity-Nesting Birds. The Condor 107:678–693. https://doi.org/10.1093/condor/107.3.678

Bocca, M., Carisio, L., Rolando, A., 2007. Habitat use, Home Ranges and Census Techniques in the Black Woodpecker *Dryocopus martius* in the Alps. Ardea 95:17–29. https://doi.org/10.5253/078.095.0103.

Böhm, S.M., Wells, K., Kalko, E.K.V., 2011. Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*). PLoS ONE 6:17857. doi:10.1371/journal.pone.0017857.

Bouvier, J.C., Ricci, B., Agerberg, J., Lavigne, C., 2011. Apple orchard pest control strategies affect bird communities in southeastern France. Environmental Toxicology Chemistry 30: 212–9.

Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., et al., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? Biodiversity and Conservation 17:925–951. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x

Bruin, M.K.-D., Röst, L.C.M., Draisma, F.G.A.M., 1977. Estimates of the Number of Foraging Ants with the Lincoln-Index Method in Relation to the Colony Size of *Formica polyctena*. Journal of Animal Ecology 46:457–470. https://doi.org/10.2307/3823

Brundu, G., Richardson, D., 2016. Planted forests and invasive alien trees in Europe: A Code for managing existing and future plantings to mitigate the risk of negative impacts from invasions. Neobiota 30:5–47. https://doi.org/10.3897/neobiota.30.7015

Brzezina, J., 2024. Home. In: Envidata. https://www.envidata.cz. Accessed 27 Aug 2024

Buggenum, H., 2022. Presence after three decades of red wood ants (*Formica rufa* group; *Hymenoptera: Formicidae*) in forests in an agricultural landscape. European Journal of Entomology 119:85–91. https://doi.org/10.14411/eje.2022.009

Buchholz, S., Gathof, A.K., Grossmann, A.J., et al., 2020. Wild bees in urban grasslands: Urbanisation, functional diversity and species traits. Landscape and Urban Planning 196:103731. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103731

Buriánek, V., Benedíková, M., Frýdl, J., Novotný, P., 2013. Metodická příručka k určování domácích druhů dubů. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

Bütler, R., Bütler, P., Angelstam, P., Ekelund, R., Schlaepfer, R., 2004. Dead wood threshold values for the Three-toed Woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest. Biological Conservation 119: 305-318.

Bütler, R., Schlaepfer, R., 2001. Three-toed Woodpeckers as an alternative to bark beetle control by traps. In: Pechacek P., d'Oleire-Oltmanns W. (eds): International Woodpecker Symposium. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 48: 13–26.

Camprodon, J., Brotons, L., 2006. Effects of undergrowth clearing on the bird communities of the Northwestern Mediterranean Coppice Holm oak forests. Forest Ecology and Management 221:72–82. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.044

Cannon, A.R., Chamberlain, D.E., Toms, M.P., Hatchwell, B.J., Gaston, K.J., 2005. Trends in the use of private gardens by wild birds in Great Britain 1995–2002. Journal of Applied Ecology 42: 659–671.

Carle, J., Holmgren, P., 2008. Wood from planted forests. A global outlook 2005-2030. Forest Products Journal 58:6–18.

Carlson, A., 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). Forest Ecology and Management 131:215–221. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00215-7

Carlson, A., Sandström, U., Olsson, K., 1998. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. Ardea 86: 109–119.

Carreiro, M.M., Howe, K., Parkhurst, D.F., Pouyat, R.V., 1999. Variation in quality and decomposability of red oak leaf litter along an urban-rural gradient. Biology Fertility of Soils 30:258–268. https://doi.org/10.1007/s003740050617

Carrus, G., Scopelliti, M., Lafortezza, R., et al., 2015. Go greener, feel better? The positive effects of biodiversity on the well-being of individuals visiting urban and peri-urban green areas. Landscape and Urban Planning 134:221–228. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.10.022

Cassagne, N., Bal-Serin, M-C., Gers, C., Gauquelin, T., 2004. Changes in humus properties and collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. Pedobiologia 48:267–276. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.01.004

Ceia, R.S., Machado, R.A., Ramos, J.A., 2016. Nestling food of three hole-nesting passerine species and experimental increase in their densities in Mediterranean oak woodlands. European Journal of Forest Research 135:839–847. https://doi.org/10.1007/s10342-016-0977-4

Cikovic, D., Barisic, S., Tutiš, V., Kralj, J., 2014. Nest site and nest-hole characteristics used by Great spotted woodpecker *Dendrocopos major* in Croatia. Polish Journal of Ecology 62: 349–360.

Civantos, E., Thuiller, W., Maiorano, L., Guisan, A., Araújo, M.B., 2012. Potential Impacts of Climate Change on Ecosystem Services in Europe: The Case of Pest Control by Vertebrates. BioScience 62: 658-666.

Coenen-Stass, D., Schaarschmidt, B., Lamprecht, I., 1980. Temperature Distribution and Calorimetric Determination of Heat Production in the Nest of the Wood Ant, *Formica Polyctena* (*Hymenoptera, Formicidae*). Ecology 61:238–244. https://doi.org/10.2307/1935180

Collinge, S.K., 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation. Landscape and Urban Planning 36:59–77.

Concepción, E.D., Moretti, M., Altermatt, F., et al., 2015. Impacts of urbanisation on biodiversity: the role of species mobility, degree of specialisation and spatial scale. Oikos 124:1571–1582. https://doi.org/10.1111/oik.02166

Costello, L.R., Hagen, B.W., Jones, K.S., 2011. Oaks in the Urban Landscape: Selection, Care, and Preservation. UCANR Publications.

Cramer, H.H., 1954. Untersuchungen uber den Grossen Pappelbock, *Saperda carcharias* L. Zeitschrift fnr Angewandte Entomologie 35: 425-58.

Cramp, S., 2000. The Complete Birds of the Western Palearctic Cdr Edition, 1st edn. Oxford Univ Pr; Cdr edition, Oxford.

Cramp, S., 1985. The Birds of Western Palearctic, Volume 4. Oxford. Oxford University Press:970 s.

Croci, S., Butet, A., Georges, A., et al., 2008. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot. Landscape Ecology 23:1171–1186.

Cubbage, F., Koesbandana, S., Mac Donagh, P., et al., 2010. Global timber investments, wood costs, regulation, and risk. Biomass and Bioenergy 34:1667–1678. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.05.008

Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W., 2002. The Ants (*Hymenoptera, Formicidae*) of Poland.

Czeszczewik, D., Walankiewicz, W., 2003. Natural nest sites of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a primeval forest. Ardea 91: 221-230.

Černý, M., Pařez, J., Malík, Z., 1996. Růstové a taxační tabulky hlavních dřevin České republiky [smrk, borovice, buk, dub]: Příloha č. 3 vyhlášky Ministerstva zemědělství č. 84/1996 Sb. o lesním hospodářském plánování [částka 28/1996 Sbírky zákonů]. Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, Jílové u Prahy.

Daňo, J., 2002. Roční program ochránce lesních mravenců. Zpravodaj Formica 5:15–23.

De Frutos, Á., Olea, P.P., Vera, R., 2007. Analyzing and modelling spatial distribution of summering lesser kestrel: The role of spatial autocorrelation. Ecological Modelling 200:33–44. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.07.007

Dearborn, D.C., Kark, S., 2010. Motivations for Conserving Urban Biodiversity. Conservation Biology 24:432–440. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01328.x

Derleth, P., Butler, R., Schlaepfer, R., 2000. The Threetoed Woodpecker (*Picoides tridactylus*): an indicator of ecological quality in the forest ecosystem of the Pays-d'Enhaut region (Swiss Prealps). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 151: 282-289.

Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J., 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. Biological Conservation 85:183–197. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00114-6

Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., et al., 2000. Landscape-Scale Disturbances and Changes in Bird Communities of Boreal Mixed-Wood Forests. Ecological Monographs 70:423–444. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0423:LSDACI]2.0.CO;2

Drever, C.R., Peterson, G., Messier, C., et al., 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? The Canadian Journal of Forest Research 36:2285–2299. https://doi.org/10.1139/x06-132

Drever, M.C., Martin, K., 2010. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: implications for conservation of avian biodiversity. Forest Ecology and Management 259: 958–966.

Drever, M.C., Aitken, K.E.H., Norris, A.R., Martin, K., 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. Biological Conservation 141:624–634. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.004.

Dufour-Pelletier, S., A., Tremblay, J., Hébert, C., et al. 2020. Testing the Effect of Snag and Cavity Supply on Deadwood-Associated Species in a Managed Boreal Forest. Forests 11:424. https://doi.org/10.3390/f11040424

Dylewski, Ł., Yosef, R., Myczko, Ł., 2017. Difference on cone size preferences between two coniferous species by Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), PeerJ 5:3288.

Edworthy, A.B., Drever, M.C., Martin, K., 2011. Woodpeckers increase in abundance but maintain fecundity in response to an outbreak of mountain pine bark beetles. Forest Ecology and Management 261:203–210. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.006

EEA, 2016. Corine Land Cover 2012 (Version 18.5.1).

Eeva, T., Sorvari, J., Koivunen, V., 2004. Effects of heavy metal pollution on red wood ant (Formica s. str.) populations. Environmental Pollution 132:533–539. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.05.004

Eglington, S.M., Noble, D.G., Fuller, R.J., 2012. A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa: Birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. Journal for Nature Conservation 20:301–309. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.07.002

Elgee, F., 1912. The moorlands of north-eastern Yorkshire : their natural history and origin. London: A. Brown & Sons.

Evans. K.L., Newson, S.E., Gaston, K.J., 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. Ibis 151:19–39. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00898.x

Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. Biological Reviews 81:117–142.

Faeth, S.H., Bang, C., Saari, S., 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. Annals of the New York Academy of Sciences 1223:69–81. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05925.x

Fahy, O., Gormally, M., 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. Forest Ecology and Management 110:263–273. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00285-0

Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., et al., 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. Forest Ecology and Management 132:5–20. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00375-3

Fayt, P., Machmer, M., Steeger, C., 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – A literature review. Forest Ecology and Management 206:1–14. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.054

Fayt, P., 2003. Insect prey population changes in habitats with declining vs.stable Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* populations. Ornis Fennica 80:182-192.

Fayt, P., Machmer, M. M., Steeger, C., 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. Forest Ecology and Management 206: 1-14.

Felton, A., Andersson, E., Ventorp, D., Lindbladh, M., 2011. A comparison of avian diversity in spruce monocultures and spruce-birch polycultures in southern Sweden. Silva Fennica 45. https://doi.org/10.14214/sf.92

Finch, O.-D., 2005. Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (*Coleoptera: Carabidae; Araneae*). Forest Ecology and Management 204:23–36. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.071

Fischbein, D., Corley, J.C., 2022. Population ecology and classical biological control of forest insect pests in a changing world. Forest Ecology and Management 520:120400. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120400

Flower, C.E., Long, L.C., Knight, K.S. Rebbeck, J., Brown, J.S., Gonzalez-Meler, M. A., Whelan, C.J., 2014. Native bark-foraging birds preferentially forage in infected ash (*Fraxinus spp*.) and

prove effective predators of the invasive emerald ash borer (*Agrilus planipennis Fairmaire*). Forest Ecology and Management 313: 300-306.

Forzieri, G., Girardello, M., Ceccherini, G., et al., 2021. Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. Nature Communications 12:1081. https://doi.org/10.1038/s41467-021-21399-7

Franklin, J.F., Berg, D.R., Thornburgh, D.A., Tappeiner, J.C., 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting:variable retention harvest systems. In: Kohm K.A., Franklin J.F. (eds.): Creating A Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management. Washington DC, Island Press 111–140.

Frazer, G.W., Canham, C., Lertzman, K., 2000. Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0. The Bulletin of the Ecological Society of America 81:191–197.

Fröhlich, A., Ciach, M., 2020. Dead tree branches in urban forests and private gardens are key habitat components for woodpeckers in a city matrix. Landscape and Urban Planning 202:103869. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103869

Frouz, J., Finer, L., 2007. Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations along a south – north gradient. Insectes Sociaux 54:251–259. https://doi.org/10.1007/s00040-007-0939-4

Fröhlich, A., Hawryło, P., Ciach, M., 2022. Urbanization filters woodpecker assemblages: Habitat specialization limits population abundance of dead wood dependent organisms in the urban landscape. Global Ecology and Conservation 38:02220. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02220

Führer, E., Fischer, P., 1991. Towards integrated control of *Cephalcia abietis*, a defoliator of Norway spruce in central Europe. Forest Ecology and Management 39:87–95. https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90166-S

Fujita, M., Koike, F., 1985. Birds transport nutrients to fragmented forests in an urban landscape. Ibis 127:648–654.

Furness, R.W., Greenwood, J.J.D., 2013. Birds as Monitors of Environmental Change. Springer Science & Business Media.

Gadgil, P.D., Bain, J., 1999. Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. New Forests 17:227–238. https://doi.org/10.1023/A:1006546917313

Gal, I.K., 1970. Reproduction and nutrition of young black woodpeckers (*Dryocopus martius L.*). Studii si Cercetari de Biologie, Zoologie 22: 269-276.

Gasperis, S.R., Redolfi, De. Zan. L., Battisti, C., Reichegger, I., Carpaneto, G.M., 2016. Distribution and abundance of hole-nesting birds in Mediterranean forests: impact of past management patterns on habitat preference. Ornis Fennica 93: 100–110.

Girard, C., Darveau, M., Savard, J.-PL., Huot, J., 2004. Are temperate mixedwood forests perceived by birds as a distinct forest type? The Canadian Journal of Forest Research 34:1895–1907. https://doi.org/10.1139/x04-087

Glue, D. E., Boswell, T., 1994. Comparative nesting ecology of the three British breeding woodpeckers. British Birds 87: 253-268.Goodsman, D.W., Goodsman, J.S., McKenney, D.W., et al., 2015. Too much of a good thing: landscape-scale facilitation eventually turns into competition between a lepidopteran defoliator and a bark beetle. Landscape Ecology 30:301–312. https://doi.org/10.1007/s10980-014-0139-3

Gorman, G., 2004. Woodpeckers of Europe: A Study of the European *Picidae*. Bruce Coleman Books.

Gorman, G., Alder, D., 2022. Substrate influences foraging selection by Eurasian Green Woodpeckers Picus viridis in autumn and winter: observations in Hungary over a 20-year period. Ornis Hungarica 30:173–178. https://doi.org/10.2478/orhu-2022-0013

Goßner, M., Ammer, U., 2006. The effects of Douglas-fir on tree-specific arthropod communities in mixed species stands with European beech and Norway spruce. European Journal of Forest Research 125:221–235. https://doi.org/10.1007/s10342-006-0113-y

Götmark, F., von Proschwitz, T., Franc, N., 2008. ORIGINAL ARTICLE: Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. Journal of Biogeography 35:1062–1076. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01882.x

Gullino, M.L., Albajes, R., Al-Jboory, I., et al., 2022. Climate Change and Pathways Used by Pests as Challenges to Plant Health in Agriculture and Forestry. Sustainability 14:12421. https://doi.org/10.3390/su141912421

Hadfield, J., Magelssen, R., 2006. Wood changes in fire-killed tree species in eastern Washington, USDA Forest Service, Okanogan-Wenatchee National Forest. Wenatchee, Washington, USA: USDA Forest Service.

Hågvar, S., Hågvar, G., Mønness, E., 1990. Nest site selection in Norwegian woodpeckers. Ecography 13:156–165. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1990.tb00602.x

Haila, Y., Jarvinen, O.,1977. Competition and habitat selection in two large woodpeckers. Omis Fennica 54:73-78.

Haneca, K., Čufar, K., Beeckman, H., 2009. Oaks, tree-rings and wooden cultural heritage: a review of the main characteristics and applications of oak dendrochronology in Europe. Journal of Archaeological Science 36:1–11. https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.07.005

Hansen, F., 1984. Der Schwarzspecht Dryocopus martius als Brutvogel auf der dänischen Insel Bornholn. Annales Zoologici Fennici 21: 31-33.

Hansson, L., 2000. Interactions by vascular plants and birds between isolated ancient oak–hazel woods and a matrix of conifer plantations. Biological Conservation 95:191–196. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00033-1

Hansson, L., 1992. Requirements by the great spotted woodpecker *Dendrocopus major* for a suburban life. Ornis Svecica 2:1-6.

Hanzelka, J., Reif, J., 2016. Effects of vegetation structure on the diversity of breeding bird communities in forest stands of non-native black pine (*Pinus nigra A*.) and black locust

(*Robinia pseudoacacia L.*) in the Czech Republic. Forest Ecology and Management 379:102–113.

Hardersen, S., 2004. Habitat usage of woodpeckers and nuthatch (*Aves, Picidae, Sittidae*). Icerche naturalistiche a Bosco Della Fontana 3: 49-59.

Hausner, V., Yoccoz, N., Strann, K.-B., et al., 2002. Changes in bird communities by planting non-native spruce in coastal birch forests of northern Norway. Écoscience 9:470–481. https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682735

Hausner, V.H., Yoccoz, N.G., Ims, R.A., 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forests. Ecological Applications 13:999–1012. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[999:SITFML]2.0.CO;2

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

Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V., 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. Journal of Ecology 97:393–403. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x

Holmes, R.T., Schultz, J.C., 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. Canadian Journal of Zoology 66:720–728. https://doi.org/10.1139/z88-107

Holuša, J., Weiser, J., 2005. Biologické postupy boje s lesními škůdci. Zpravodaj ochrany lesa 18:18–23.

Horák, J., 2016. Suitability of biodiversity-area and biodiversity-perimeter relationships in ecology: a case study of urban ecosystems. Urban Ecosystems 19:131–142. https://doi.org/10.1007/s11252-015-0492-2

Horák, J., Brestovanská, T., Mladenović, S., et al., 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. Forest Ecology and Management 433:343–348. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019

Horak, J., Pavlicek, J., 2013. Tree level indicators of species composition of saproxylic beetles in old-growth mountainous spruce–beech forest through variation partitioning. Insect Conserv 17:1003–1009. https://doi.org/10.1007/s10841-013-9583-7

Horak, J., Peltanova, A., Podavkova, A., et al., 2013. Biodiversity responses to land use in traditional fruit orchards of a rural agricultural landscape. Agriculture, Ecosystems & Environment 178:71–77. https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.06.020

Hostetler, M., Main, M., 2016. Florida Monitoring Program: Point Count Method to Survey Birds.

Hruška, J., 1982. Ochrana a racionální využití mravenců rodu *Formica*. Sekretaritá OV ČSOP Prachatice.

Hruška, J., 1990. Program *Formica*. Sekretariát MV ČSOP Praha.

Hudec, K., Šťastný, K., 2005. Fauna ČR-Ptáci 2/ II. Adacemia, Praha.

Huhta, E., Aho, T., Jäntti, A., et al., 2004. Forest Fragmentation Increases Nest Predation in the Eurasian Treecreeper. Conservation Biology 18:148–155. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00270.x

Huuskonen, S., Domisch, T., Finér, L., et al., 2021. What is the potential for replacing monocultures with mixed-species stands to enhance ecosystem services in boreal forests in Fennoscandia? Forest Ecology and Management 479:118558. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118558

Ihalainen, E., Lindstedt, C., 2012. Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly *Araschnia levana, Lepidoptera*. Biological Journal of the Linnean Society 106:737–748.

Imbeau, L., Desrochers, A., 2002. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. Forest Ecology and Management 164: 249–256.

Imbeau, L., Savard, J.P.L., Gagnon, R., 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. Canadian Journal of Zoology 77: 1850–1860.

Irga, P.J., Burchett, M.D., Torpy, F.R., 2015. Does urban forestry have a quantitative effect on ambient air quality in an urban environment? Atmospheric Environment 120:173–181. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2015.08.050

Irwin, S., Pedley, S.M., Coote, L., et al., 2014. Biodivers Conserv 23:697–714. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0627-4

Iyaniwura, T.T., 1991. Non-target and environmental hazards of pesticides. Reviews on Environmental Health 9:161–176. https://doi.org/10.1515/reveh.1991.9.3.161

Jackson, H., Fahrig, L., 2014. Are ecologists conducting research at the optimal scale? Global Ecology and Biogeography 24. https://doi.org/10.1111/geb.12233

Jactel, H., Koricheva, J., Castagneyrol, B., 2019. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. Current Opinion in Insect Science 35:103–108. https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010

Jakubas, D., Mioduszewska, A., 2005. Diet composition and food consumption of the grey heron (*Ardea cinerea*) from breeding colonies in northern Poland. European Journal of Wildlife Research 51:191–198.

Jansson, G., Andrén, H., 2003. Habitat Composition and Bird Diversity in Managed Boreal Forests. Scandinavian Journal of Forest Research 18:225–236. https://doi.org/10.1080/02827581.2003.9728293

Jílková, V., Cajthaml, T., Frouz, J., 2015. Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. Soil Biology and Biochemistry 86:50–57. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.024

Jílková, V., Matějíček, L., Frouz, J., 2011. Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. European Journal of Soil Biology 47:72–76. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.002

Johnson, P., Shifley, S., Rogers, R., 2003. The Ecology and Silviculture of Oaks. https://doi.org/10.1079/9781845934743.0000

Johnsson, K., 1993. The Black Woodpecker *Dryocopus martius* as a keystone species in forest. Uppsala, Sweden Institutionen för Viltekologi:144 s.

Johansson, N.R., Kaasalainen, U., Rikkinen, J., 2021. Woodpeckers can act as dispersal vectors for fungi, plants, and microorganisms. Ecology and Evolution 11:7154–7163. https://doi.org/10.1002/ece3.7648

Jokimäki, J., 1999. Occurrence of breeding bird species in urban parks: Effects of park structure and broad-scale variables. Urban Ecosystems 3:21–34. https://doi.org/10.1023/A:1009505418327

Jokimäki, J., Huhta, E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach. Ornis Fennica 73:97–113

Jokimaki, J., Suhonen, J., 1997. Effects of urbanization on the breeding bird species richness in Finland: a biogeographical comparison. Ornis Fennica 70:71–77.

Jongman, R.H.G., 2002. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. Landscape and Urban Planning 58:211–221. https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00222-5

Kadochová, Š., Frouz, J., 2014. Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. Insectes Sociaux 61:297–306. https://doi.org/10.1007/s00040-014-0356-4

Kangas, J., Kuusipalo, J., 1993. Integrating biodiversity into forest management planning and decision-making. Forest Ecology and Management 61:1–15. https://doi.org/10.1016/0378-1127(93)90186-Q

Kazemi, H., Klug, H., Kamkar, B., 2018. New services and roles of biodiversity in modern agroecosystems: A review. Ecological Indicators 93:1126–1135. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.018

Kenis, M., Hurley, B.P., Hajek, A.E., Cock, M.J.W., 2017. Classical biological control of insect pests of trees: facts and figures. Biological Invasions 19:3401–3417. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1414-4

Kim, J., Chae, J., Koo, T.- H., 2007. Variation in Bird Diversity in Relation to Habitat Size in the Urban Landscape of Seoul, South Korea. Acta Ornithologica 42:39–44.

Kirby, K. J., Drake, C. M., 1993. Deadwood Matters: The Ecology and Conservation of Saproxylic Invertebrates in Britain. English Nature Science, No. 7. Peterborough, English Nature: 104 s.

Klapwijk, M.J., Bylund, H., Schroeder, M., Björkman, C., 2016. Forest management and natural biocontrol of insect pests. Forestry: An International Journal of Forest Research 89:253–262. https://doi.org/10.1093/forestry/cpw019

Klein, A., 2005. Soll man oder soll mam nicht? Zur Notwendigkeit von Nestschutzhauben uber Ameisennestern. Ameisenschutz aktuell 19:11–12.

Knížek, M., Liška, J., Véle, A., 2023. Occurrence and importance of the bark beetles of the genus Pityokteines in silver fir (*Abies alba*) stands]. Reports of Forestry Research-Zpravy lesnickeho vyzkumu 68:168–175. https://doi.org/10.59269/zlv/2023/3/702

Koenig, W.D., 1986. Geographical ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. Condor 88: 499–504.

Konijnendijk, C.C., 2008. The Forest and the City: The Cultural Landscape of Urban Woodland. Springer, Dordrecht.

Konijnendijk, C.C., 2018. Introduction. In: Konijnendijk CC (ed) The Forest and the City: The Cultural Landscape of Urban Woodland. Springer International Publishing, Cham, pp 1–18.

Korpimaki, E., 1984. Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl Aegolius funereus in natural cavities and nest boxes. Ornis Fennica 61: 80-83.

Kosiński, Z., Walczak, Ł., 2019. Does cavity reuse affect timing of reproduction and fledgling success in the Black Woodpecker? Journal of Ornithology 160:79–89. https://doi.org/10.1007/s10336-018-1585-5

Kosinski, Z., Winiecki, A., 2004. Nest-site selection and niche partitioning among the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* and middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in riverine forest of Central Europe. Ornis Fennica 81: 145–156.

Košulič, O., Michalko, R., Hula, V., 2016. Impact of Canopy Openness on Spider Communities: Implications for Conservation Management of Formerly Coppiced Oak Forests. PLOS ONE 11:0148585. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148585

Pollution, 2011. 159:1974–1983. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.02.022.

Kriegel, P., Matevski, D., Schuldt, A., 2021. Monoculture and mixture-planting of non-native Douglas fir alters species composition, but promotes the diversity of ground beetles in a temperate forest system. Biodiversity and Conservation 30:1479–1499. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02155-1

Kubiak, D., 2006. Lichens of red oak Quercus rubra in the forest environment in the Olsztyn Lake District (NE Poland). Acta Mycologica 41. https://doi.org/10.5586/am.2006.033

Kubiak, K., Żółciak, A., Damszel, M., et al., 2017. Armillaria Pathogenesis under Climate Changes. Forests 8:100. https://doi.org/10.3390/f8040100

Kühn, I., Brandl, R., Klotz, S., 2004. The flora of German cities is naturally species rich. undefined.

Kuitunen, M., Tormala, T., 1983. The food of treecreeper Certhia f. familiaris nestlings in southern Finland. 60:42–44.

Kupka, I., Vopálka-Melicharová, L., 2020. Northern red oak (L.) as a species suitable for the upcoming seasons with frequent dry periods. Central European Forestry Journal 66:97–103. https://doi.org/10.2478/forj-2020-0003

Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a referenceforrestoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. Silva Fennica, 36: 97-125.

Laakso, J., 1999. Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia Yarr*.) on soil animal community structure. Soil Biology and Biochemistry 31:337–343. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00131-X

Lang, E., Rost, R., 1990. Brutaktivität, Bruterfolg und Schutz des Schwarzspechtes Dryocopus martius. Vogelwelt 111:28–39.

Lang, E., Rost, R., 1990. Brutaktivität, Bruterfolg und Schutz des Schwarzspechtes *Dryocopus martius*. Die Vogelwelt 111: 28–39.

Lappalainen, H., Linkosalo, T., Venäläinen, A., 2008. Long-term trends in spring phenology in a boreal forest in central Finland. Boreal Environment Research 13:303–318.

Lešo, P., 2003, Important bioindicator bird species of four West Carpathians natural oak forests. Folia oecologica 30:35–44.

Liira, J., Sepp, T., Parrest, O., 2007. The forest structure and ecosystem quality in conditions of anthropogenic disturbance along productivity gradient. Forest Ecology and Management 250:34–46. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.007

Lipták, B., Novotný, J., Kozanek, M., 2013. Pathogens, parasitoids and predators of the spruce bark beetle (*Ips typographus L*.) and their potential use in biological control. Entomofauna carpathica 25:69–82.

Lizée, M.-H., Manel, S., Mauffrey, J.-F., et al., 2012. Matrix configuration and patch isolation influences override the species–area relationship for urban butterfly communities. Landscape Ecology 27:159–169.

Londei, T., 2022. Aphid galls as a double food source for woodpeckers. Ecology and Evolution 12:8994. https://doi.org/10.1002/ece3.8994

Loskotová, T., Horák, J., 2016. The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. Peer J 4:e1568. https://doi.org/10.7717/peerj.1568

Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. Trends in Ecology & Evolution 27:19–26. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006

Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., et al., 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. Trends in Ecology & Evolution 25:574–582. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.016

Macháčová, M., Nakládal, O., Samek, M., et al., 2022. Oak Decline Caused by Biotic and Abiotic Factors in Central Europe: A Case Study from the Czech Republic. Forests 13:1223. https://doi.org/10.3390/f13081223

Májeková, J., Medvecká, J., Mikulová, K., et al., 2024. Structure of forest stands of alien tree Quercus rubra in Central Europe. Biologia 79:1169–1176. https://doi.org/10.1007/s11756-023-01502-7

Marini, L., Ayres, M.P., Jactel, H., 2022. Impact of Stand and Landscape Management on Forest Pest Damage. Annual Review of Entomology 67:181–199. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-062321-065511

Matias, G., Cagnacci, F., Rosalino, L.M., 2024 FSC forest certification effects on biodiversity. A global review and meta-analysis, Science of The Total Environment, Volume 908.

McKinney, M.L., 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. Urban Ecosystems 11:161–176. https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4

Messenger, A.S., 1980. Spruce plantation effects on soil moisture and chemical element distribution. Forest Ecology and Management 3:113–125. https://doi.org/10.1016/0378-1127(80)90009-2

Meyer, M., Schulz, C., 2017. Do ecosystem services provide an added value compared to existing forest planning approaches in Central Europe? Ecology and Society 22:6. https://doi.org/10.5751/ES-09372-220306

Mezei, P., Fleischer, P., Rozkošný, J., et al., 2022. Weather conditions and host characteristics drive infestations of sessile oak (*Quercus petraea*) trap trees by oak bark beetles (*Scolytus intricatus*). Forest Ecology and Management 503:119775. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119775

Michalek, K.G., Miettinen, J., 2003. *Dendrocopos major* Great Spotted Woodpecker. BWP Update 5: 101-184.

Mikoláš, M., Ujházy, K., Jasík, M., et al., 2019. Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. Forest Ecology and Management 449:117466. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117466

Mikusiński, G., 1995. Population trends in black woodpecker in relation to changes and characteristics of European forests. Ecography 18:363–369. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00139.x

Mikusinski, G., 1997. Winter foraging of the Black Woodpecker *Dryocopus martius* in managed forest in south-central Sweden. Ornis Fennica 74:161–166.

Mikusiński, G., Gromadzki, M., Chylarecki, P., 2001. Woodpeckers as Indicators of Forest Bird Diversity. Conservation Biology 15:208–217.

Mikusiński, G., Roberge, J.-M., Fuller, R.J., 2018. European Forests and Their Bird Communities. In: Ecology and Conservation of Forest Birds. Cambridge University Press, Cambridge, pp 135–386.

Miles, P., 2008. Mraveniště krytovat či nekrytovat, stále živé téma. Zpravodaj Fromica 11:11–17.

Miltner, S., Kupka, I., 2016. Silvicultural potential of northern red oak and its regeneration - Review. Journal of Forest Science 62:145–152. https://doi.org/10.17221/115/2015-JFS

Møller, A.P., Diaz, M., Flensted-Jensen, E., et al., 2012. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. Oecologia 170:867–875. https://doi.org/10.1007/s00442-012-2355-3

Mols, C.M.M., Visser, M.E., 2002. Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. Journal of Applied Ecology 39:888–899. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00761.x

Mori, A.S., 2017. Biodiversity and ecosystem services in forests: management and restoration founded on ecological theory. Journal of Applied Ecology 54:7–11. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12854

Myczko, L., Rosin, Z.M., Skorka, P., Tryjanowski, P., 2014. Urbanization Level and Woodland Size Are Major Drivers of Woodpecker Species Richness and Abundance. PLoS ONE 9(4): e94218.

MZe, 2018. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství 2017. Ministerstvo zemědělství, Praha.

MZe, 2023. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství 2022. Ministerstvo zemědělství, Praha.

Neuner, S., Albrecht, A., Cullmann, D., et al., 2015. Survival of Norway spruce remains higher in mixed stands under a dryer and warmer climate. Global Change Biology 21:935–946. https://doi.org/10.1111/gcb.12751

New, T.R., 1997. Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation? Journal of Insect Conservation 1:5–12.

Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. Biological Conservation 70:265–276. https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4

Nicolai, V., 1986. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. Oecologia 69:148–160. https://doi.org/10.1007/BF00399052

Nicolescu, V.-N., Vor, T., Mason, W.L., et al., 2020. Ecology and management of northern red oak (*Quercus rubra L*. syn. *Q. boreal* F Michx.) in Europe: a review. Forestry: An International Journal of Forest Research 93:481–494. https://doi.org/10.1093/forestry/cpy032

Nicolini, F., Topp, W., 2005. Soil properties in plantations of sessile oak (*Quercus petraea*) and red oak (*Quercus rubra*) in reclaimed lignite open-cast mines of the Rhineland. Geoderma 129:65–72. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.031

Nielsen, A.B., van den Bosch, M., Maruthaveeran, S., van den Bosch, C.K., 2014. Species richness in urban parks and its drivers: A review of empirical evidence. Urban Ecosyst 17:305–327. https://doi.org/10.1007/s11252-013-0316-1

Nielsen, S.E., Haughland, D.L., Bayne, E., Schieck, J., 2009. Capacity of large-scale, long-term biodiversity monitoring programmes to detect trends in species prevalence. Biodiversity Conservation 18:2961–2978. https://doi.org/10.1007/s10531-009-9619-1

Novák, J., 2023. Podpora a perspektiva jedle bělokoré v českých zemích. Lesnická Práce, Kostelec nad Černými Lesy.

Novgorodova, T.A., 2015. Organization of honeydew collection by foragers of different species of ants (*Hymenoptera: Formicidae*): Effect of colony size and species specificity. European Journal of Entomolgy 112:688–697. https://doi.org/10.14411/eje.2015.077

Novotny, V., Basset, Y., 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores. Oikos 89:564–572.

Nožička, J., 1957. Přehled vývoje našich lesů. SZN, Praha.

Nožička, J., 1972. Původní výskyt smrku v českých zemích. SZN.

Nuorteva, M., Patomaki, J., Saari, L., 1981. Large poplar longhorn, Saperda carcharias (L.), as food for white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* (Bechst.). Silva Fennica 15: 208–221.

O'Brien, L.E., Urbanek, R.E., Gregory, J.D., 2022. Ecological functions and human benefits of urban forests. Urban Forestry & Urban Greening 75:127707. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127707

O'Neil, R.J., Yaninek, J.S., Landis, D.A., Orr, D.B., 2003. Biological control and integrated pest management. Integrated pest management in the global arena 19–30. https://doi.org/10.1079/9780851996523.0019

Oettel, J., Lapin, K., 2021. Linking forest management and biodiversity indicators to strengthen sustainable forest management in Europe. Ecological Indicators 122:107275. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107275

Ónodi, G., Csiszár, Á., Botta-Dukát, Z., et al., 2021. Intersexual segregation in winter foraging of great spotted woodpecker *Dendrocopos major* in riparian forests infested with invasive tree species. Scandinavian Journal of Forest Research 36:354–363. https://doi.org/10.1080/02827581.2021.1943516

Ónodi, G., Csörgő, T., 2013. Relationship between vegetation structure and abundance of Great-spotted Woodpeckers (*Dendrocopos major*) in a mosaic habitat. Ornis Hungarica 21: 1–11.

Osiejuk, T. S., 1998. Study on the intersexual differentation of foraging niche in relation to abundance of winter food in great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. Acta Ornithologica 33: 135–141.

Overgaard, N.A., 1970. Control of the southern pine beetle by woodpeckers in central Louisiana. Journal of Economic Entomology 63: 1016-1017.

Ozanne, C.M.P., 1999. A Comparison of the Canopy Arthropod Communities of Coniferous and Broad-leaved Trees in the United Kingdom. Selbyana 20:290–298.

Pakkala, T., Peltonen, A., Lindberg, H., et al. 2024. The intensity of forest management affects the nest cavity production of woodpeckers and tits in mature boreal forests. European Journal of Forest Research 143:617–634. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01645-x

Palik, B., Engstrom, R.T., 1999. Species composition. In: Hunter ML (ed) Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, pp 65–94.

Pärt, T., Söderström, B., 1999. The effects of management regimes and location in landscape on the conservation of farmland birds breeding in semi-natural pastures. Biological Conservation 90:113–123.

Pasinelli, G., 2001. Breeding performance of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in relation to weather and territory quality. Ardea 89:353–361.

PEFC 2020. In: PEFC, 2020. PEFC Austria.

Pechacek, P., 2006. Breeding performance, natal dispersal, and nest site fidelity of the three-toed woodpecker in the German Alps. Annales Zoologici Fennici 43:165–176.

Pechacek, P., Kristin, A., 2004. Comparative Diets of Adult and Young Three-Toed Woodpeckers in a European Alpine Forest Community. The Journal of Wildlife Management 68:683–693. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0683:CDOAAY]2.0.CO;2

Pechacek, P., 2004. Spacing behaviour of Eurasian Three-toed Woodpeckers (*Piciodes tridactylus*) during the breeding season in Germany. Auk 121: 58–67.

Pekár, S., Brabec, M., 2020. Moderní analýza biologických dat 1. Masarykova univerzita, Brno.

Pirovano, A.R., Zecca, G. 2014. Black Woodpecker *Dryocopus martius* habitat selection in the Italian Alps: implications for conservation in Natura 2000 network. Bird Conservation International 299-315.

Pötzelsberger, E., Gossner, M.M., Beenken, L., et al., 2021. Biotic threats for 23 major non-native tree species in Europe. Scientific Data 8:210. https://doi.org/10.1038/s41597-021-00961-4

Pötzelsberger, E., Spiecker, H., Neophytou, C., et al., 2020. Growing non-native trees in European forests brings benefits and opportunities but also has its risks and limits. Current forestry reports 6:339–353. https://doi.org/10.1007/s40725-020-00129-0

Poulsen, H., 1956. A study of anting behaviour in birds. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 50:267–298.

Puga-Caballero, A., MacGregor-Fors, I., Ortega-Álvarez, R., 2014. Birds at the urban fringe. Ecological Research 29:619–628.

Puppim de Oliveira, J.A., Balaban, O., Doll, C., et al., 2011. Cities and biodiversity: Perspectives and governance challenges for implementing the convention on biological diversity (CBD) at the city level. Biological Conservation 144:1302–1313. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.007

Puverel, C., Abourachid, A., Böhmer, C., et al., 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. Forest Ecology and Management 453:117621. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117621

Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., et al., 2012. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. Preslia 84:155–255.

Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., et al., 2020. Scientists' warning on invasive alien species. Biological Reviews 95:1511–1534. https://doi.org/10.1111/brv.12627

Ramsfield, T.D., Bentz, B.J., Faccoli, M., et al., 2016. Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts. Forestry: An International Journal of Forest Research 89:245–252. https://doi.org/10.1093/forestry/cpw018

Remm, J., Lthmus, A., Remm, K., 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? Forest Ecology and Management 221: 267–277.

Resnerová, K., Schovánková, J., Horák, J., Holuša, J., 2022. Relationships between the fecundity of bark beetles and the presence of antagonists. Scientific reports 12:7573. https://doi.org/10.1038/s41598-022-11630-w

Riepšas, E., Straigyte, L., 2008. Invasiveness and Ecological Effects of Red Oak (*Quercus rubra L.*) in Lithuanian Forests. Baltic Forestry 14:122-130+224.

Richardson, D., Rejmanek, M., 2011. Trees and shrubs as invasive alien species–a global review. Diversity and Distributions 17:788–809. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x

Roberge, J.M., Angelstam, P., 2006. Indicator species among resident forest birds – Across-regional evaluation in northern European Biological Conservation 130: 134–147.

Roberge, J.-M., Angelstam, P., 2006. Indicator species among resident forest birds – A cross-regional evaluation in northern European Biological Conservation 130:134–147. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.008

Rolstad, J., Løken, B., Rolstad, E., 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. Oecologia 124:116–129. https://doi.org/10.1007/s004420050031

Rolstad, J., Rolstad, E., 1995. Seasonal patterns in home range and habitat use of the Grey-headed Woodpecker *Picus canus* as influenced by the availability of food. Ornis Fennica 72:1–13.

Rolstad, J., Rolstad, E., Sæteren, Ø., 2000. Black Woodpecker Nest Sites: Characteristics, Selection, and Reproductive Success. The Journal of Wildlife Management 64:1053–1066. https://doi.org/10.2307/3803216

Rolstad, J., Rolstad, E., Sæteren, O., 2000. Black Woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. Journal of Wildlife Management 64: 1053–1066.

Romeiro, J., Eid, T., Antón-Fernández, C., et al., 2022. Natural disturbances risks in European Boreal and Temperate forests and their links to climate change – A review of modelling approaches. Forest Ecology and Management 509:120071. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120071

Romero-Calcerrada, R., Luque, S., 2006. Habitat quality assessment using weights of evidence based GIS modelling: The case of Picoides tridactylus as species indicator of the biodiversity value of the Finnish forest. Ecological Modelling 196: 62–76.

Rosengren, R., Fortelius, W., Lindström, K., Luther, A., 1987. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the Formica rufa group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Annales Zoologici Fennici 24:147–155.

Rösch, V., Tscharntke, T., Scherber, C., et al., 2013. Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. Journal of Applied Ecology 50:387–394.

Royama, T., 1970. Factors Governing the Hunting Behaviour and Selection of Food by the Great Tit (*Parus major L.*). Journal of Animal Ecology 39:619–668. https://doi.org/10.2307/2858

RStudio Team, 2020. RStudio: Integrated Development for R. PBC, Boston.

Rubashko, G.E., Khanina, L.G., Smirnov, V.E., 2011. The dynamics of vegetation on and around *Formica rufa* nests. Entomological Review 91:169–176. https://doi.org/10.1134/S0013873811020059

Saab, V.A., Latif, Q.S., Rowland, M.M., et al., 2014. Ecological consequences of mountain pine beetle outbreaks for wildlife in western North American forests. Forest Science 60(3): 539-559. https://doi.org/10.5849/forsci.13-022

Saetre, P., Saetre, L.S., Brandtberg, P.-O., et al., 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - Birch stands. Canadian Journal of Forest Research 27:2034–2042. https://doi.org/10.1139/x97-177

Sallé, A., Nageleisen, L.-M., Lieutier, F., 2014. Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe: Current knowledge and future prospects in a context of climate change. Forest Ecology and Management 328:79–93. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.027

Sam, K., Koane, B., Bardos, D.C., et al., 2019. Species richness of birds along a complete rain forest elevational gradient in the tropics: Habitat complexity and food resources matter. Journal of biogeography 46:279–290.

Sander, I.L., 1990. *Quercus rubra* Northern Red oak Washington, D.C. pp. In: Silvics of North America: Volume 2 Hardwoods. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, pp 727–733.

Sattler, T., Pezzatti, G.B., Nobis, M.P., et al., 2014. Selection of multiple umbrella species for functional and taxonomic diversity to represent urban biodiversity. Biological Conservation 28:414–426. https://doi.org/10.1111/cobi.12213

Seifert, B., 1996. Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Ausburg.

Schmeller, D., Henle, K., Loyau, A., et al., 2012. Bird-monitoring in Europe – a first overview of practices, motivations and aims. Nature Conservation 2:41–57. https://doi.org/10.3897/natureconservation.2.3644

Schmidt, B.R., Cruickshank, S.S., Bühler, C., Bergamini, A., 2023. Observers are a key source of detection heterogeneity and biased occupancy estimates in species monitoring. Biological Conservation 283:110102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110102

Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., et al., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators. Ecological Indicators 60:223–230. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036

Singh, V.V., Naseer, A., Mogilicherla, K., et al., 2024. Understanding bark beetle outbreaks: exploring the impact of changing temperature regimes, droughts, forest structure, and prospects for future forest pest management. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology 23:257–290. https://doi.org/10.1007/s11157-024-09692-5

Sjöman, H., Morgenroth, J., Sjöman, J.D., et al., 2016. Diversification of the urban forest—Can we afford to exclude exotic tree species? Urban Forestry & Urban Greening 18:237–241. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.06.011

Sky, S., Wagner, M., 2007. Forest Plantations and Biodiversity: A Fresh Perspective. Journal of Forestry 105:307–313. https://doi.org/10.1093/jof/105.6.307

Small, E., Sadler, J.P., Telfer, M., 2006. Do landscape factors affect brownfield carabid assemblages? Science of The Total Environment 360:205–222. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.08.051

Smith, K., 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. Ibis 149:183–192. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00738.x

Smith, K., Smith, L., 2013. The effect of supplementary feeding in early spring on the breeding performance of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. Bird Study 60: 169–175.

Smith, K.W., 2005. Has the reduction in nest-site competition from Starlings Sturnus vulgaris been a factor in the recent increase of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* numbers in Britain? Bird Study 52: 307-313.

Sommerfeld, A., Rammer, W., Heurich, M., et al., 2021. Do bark beetle outbreaks amplify or dampen future bark beetle disturbances in Central Europe? Journal of Ecology 109:737–749. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13502

Sondej, I., Domisch, T., 2022. Abandoned Wood Ant Nests as Sites for Seedling Germination. Forests 13:764. https://doi.org/10.3390/f13050764

Sorvari, J., Haatanen, M.-K., Vesterlund, S.-R. 2011. Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. Journal of Insect Conservation 15:727–731. https://doi.org/10.1007/s10841-010-9372-5

Sorvari, J., Sorvari, D., 2009. Foraging distances and potentiality in forest pest insect control: An example with two candidate ants (*Hymenoptera: Formicidae*). Myrmecological News Myrmecol News 12:211–215.

Souček, J., Tesař, V., 2008. Metodika přestavby smrkových monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Strnady.

Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. Journal of Environmental Management 67:55–65. https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00188-3

Stachura-Skierczyńska, K., Kosiński, Z., 2016. Do factors describing forest naturalness predict the occurrence and abundance of middle spotted woodpecker in different forest landscapes? Ecological Indicators 60:832–844. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.08.020

Stański, T., Czeszczewik, D., Stańska, M., Walankiewicz, W., 2021. Anvils of the Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) in primeval oak-lime-hornbeam stands of the Białowieża National Park. The European Zoological Journal 88:1–8. https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1844324

Stiling, P., Cornelissen, T., 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. Biological Control 34:236–246. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.02.017

Stoll, P., Oggier, P., Baur, B., 2009. Population dynamics of six land snail species in experimentally fragmented grassland. Journal of Animal Ecology 78:236–246.

Storch, D., Kotecký, V., 1999. Structure of bird communities in the Czech Republic: The effect of area, census technique and habitat type. Folia Zoologica 48:265–277.

Surmiński, J., 2007. Wood Properties and Uses. In: Tjoelker MG, Boratyński A, Bugała W (eds) Biology and Ecology of Norway Spruce. Springer Netherlands, Dordrecht 333–342.

Syafrudin, M., Kristanti, R.A., Yuniarto, A., et al., 2021. Pesticides in Drinking Water—A Review. International Journal of Environmental Research and Public Health 18:468. https://doi.org/10.3390/ijerph18020468

Šálek, M., Svobodová, J., Zasadil, P., 2010. Edge effect of low-traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in central Europe. Landscape Ecology 25:1113–1124. https://doi.org/10.1007/s10980-010-9487-9

Šibíková, M., Jarolímek, I., Hegedüšová, K., et. al. 2019. Effect of planting alien *Robinia pseudoacacia* trees on homogenization of Central European forest vegetation. Science of The Total Environment 687:1164–1175. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.043

Šmilauer, P., and Lepš, J., 2014. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5. Cambridge University Press.

Šťastný, K., Bejček, V., Mikuláš, I., Telecký, T., 2021. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2014-2017. Kosmas.cz - internetové knihkupectví. Kosmas, Praha

Švestka, M., Hochmut, R., Jančařík, V., 1998. Praktické metody v ochraně lesa. Lesnická Práce, Kostelec nad Černými Lesy.

Thomas, J.A., 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 360:339–357

Tichý, V., 1963. Vliv ptactva na snížení populace kozlíčka topolového (*Saperda carcharias L.*). Rep Forest Research Institute Czechoslovakia 26: 49-84.

Tjernberg, M., Johnsson, K., Nilsson, S. G. 1993. Density vanation and breeding success of the black woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. Ornis Fennica 70: 55-162.

Török, J., 1990. Resource partitioning among three woodpecker species *Dendrocopos spp*. during the breeding season. Ecography 13:257–264. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1990.tb00617.x

Török, J., 1988. Food ressource partitioning between two Dedrocopos species during the breeding season. Opusc Zoologica Budapsest 23:197–202.

Trumbore, S., Brando, P., Hartmann, H., 2015. Forest health and global change. Science 349:814–818. https://doi.org/10.1126/science.aac6759

Vacek, S., Balcar, V., 2004. Sustainable management of mountain forests in the Czech Republic. Journal of Forest Science 50:526–532. https://doi.org/10.17221/4651-JFS

Vallecillo, S., Maes, J., Polce, C., Lavalle, C., 2016. A habitat quality indicator for common birds in Europe based on species distribution models. Ecological Indicators 69:488–499. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.008

Van Klink, R., Bowler, D.E., Gongalsky, K.B., Chase, J.M., 2022. Long-term abundance trends of insect taxa are only weakly correlated. Biology Letters 18:20210554. https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0554

Van Langevelde, F., 2015. Modelling the negative effects of landscape fragmentation on habitat selection. Ecological Informatics 30:271–276.

Vandegehuchte, M., Wermelinger, B., Fraefel, M., et al., 2017. Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. Biological Conservation 212:366–375. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.008

Véle, A., Frouz, J., 2023. Bark beetle attacks reduce survival of wood ant nests. Forests 14:199. https://doi.org/10.3390/f14020199

Véle, A., Holuša, J., 2008. Impact of vegetation removal on the temperature and moisture content of red wood ant nests. Insectes Sociaux 55:364–369. https://doi.org/10.1007/s00040-008-1014-5

Véle, A., Holuša, J., Horák, J., 2016. Ant abundance increases with clearing size. Journal of Forest Research 21:110–114. https://doi.org/10.1007/s10310-016-0520-y

Véle, A., Modlinger, R., 2017. Foraging strategy and food preference of Formica polyctena ants in different habitats and possibilities for their use in forest protection. Central European Forestry Journal 62:223–228. https://doi.org/10.1515/forj-2016-0026

Véle, A., Vélová, L., Plewa, R., et al., 2023. From leaf litter to crowns: Response of animal biodiversity to native and non-native oak vegetation. Forest Ecology and Management 534:120856. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120856

Vélová, L., Véle, A., 2019. Význam datlovitých ptáků v ochraně lesa: Review. Zprávy lesnického výzkumu 165–173.

Vélová, L., Véle, A., Horák, J., 2021. Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests. Forest Ecology and Management 480:118657. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118657

Vélová, L., Véle, A., Peltanová, A., et al., 2023. High-, medium-, and low-dispersal animal taxa communities in fragmented urban grasslands. Ecosphere 14:4441. https://doi.org/10.1002/ecs2.4441

Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., et al., 2020. Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. Global Change Biology 26. https://doi.org/10.1111/gcb.15183

Vepsäläinen, V., Pakkala, T., Tiainen, J. 2005. Population increase and aspects of colonization of the Tree Sparrow *Passer montanus*, and its relationships with the House Sparrow *Passer domesticus*, in the agricultural landscapes of Southern Finland. Ornis Fennica 82:117–128.

Vergara, P.M., Saura, S., Pérez-Hernández, C.G., Soto, G.E., 2015. Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers. Ecological Modelling 300:114–122. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.006

Villard, M.-A., Haché, S., 2012. Conifer plantations consistently act as barriers to movement in a deciduous forest songbird: A translocation experiment. Biological Conservation 155:33–37. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.007

Virkkala, R., 2006. Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. Annales Zoologici Fennici 43:82–85.

Virkkala, R., Rajasärkkä, A., 2006. Spatial Variation of Bird Species in Landscapes Dominated by Old-growth Forests in Northern Boreal Finland. Biodiversity and Conservation 15:2143–2162. https://doi.org/10.1007/s10531-004-6897-5

Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R.A., et al., 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland? Annales Zoologici Fennici 31:173–186.

Wesołowski, T., 2011. "Lifespan" of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: A thirty year study. Forest Ecology and Management 262:1846–1852. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.001

Wesołowski, T., Czeszczewik, D., Rowiński, P., 2005. Effects of forest management on Three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* distribution in the Białowieża Forest (Poland): conservation implications. Acta Ornithologica 40: 53–60.

Wesolowski, T., Tomialojc, L., 1986. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest-preliminary data. Acta Ornithologica 22:1-21.

Westgate, M.J., Tulloch, A.I.T., Barton, P.S., et al., 2017. Optimal taxonomic groups for biodiversity assessment: a meta-analytic approach. Ecography 40:539–548. https://doi.org/10.1111/ecog.02318

Wiktander, U., Olsson, O., Nilsson, S.G., 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. Biological Conservation 100:387–395. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00045-3

Wiktander, U., Olsson, O., Nilsson, S.G., 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. Biological Conservation 100: 387–395.

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., et al., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Annual Review of Ecology 75:13–30. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X

Winfree, R., Bartomeus, I., Cariveau, D.P., 2011. Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 42:1–22.

Winkler, H., Christie, D.A., 1995. Woodpeckers: A Guide to the Woodpeckers, Piculets and Wrynecks of the World. Pica Press.

Woziwoda, B., Staniaszek-Kik, M., Stefańska-Krzaczek, E., 2017. Assemblages of native bryophytes in secondary forests with introduced *Quercus rubra*. Nordic Journal of Botany 35:111–120. https://doi.org/10.1111/njb.01121

Wübbenhorst, J., 2001. Zur Siedlungsdichte der Spechte in unterschiedlichen Waldbeständen des Forstamts Sellhorn im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide“. NNA-Berichte 14: 127-140.

Yasuda, K., Taniwaki, T., Amano, T., Koike, S., 2024. Responses of a bird community to sporadic outbreaks of woody herbivorous insects in a temperate beech forest in Japan. Forest Ecology and Management 560:121824. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121824

Yuzyk, D., Chaplyhina, A., 2021. Great Tits', Parus major (*Passeriformes, Turdidae*), Diet in Transformed Forest Ecosystems of Northeastern Ukraine. Ekológia (Bratislava) 40:392–400. https://doi.org/10.2478/eko-2021-0041

Zasadil, P., Romportl, D., Horák, J., 2020. Disentangling the Roles of Topography, Patch, and Land Use on Conservation Trait Status of Specialist Birds in Marginal Forest Land Use Types. Forests 11:103. https://doi.org/10.3390/f11010103

Zawadzki, G., Sławski, M., 2023. Green tree retention as a conservation tool for the black woodpecker in managed forests. Forest Ecology and Management 548:121398. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121398