

WPŁYW KLĘSK EKOLOGICZNYCH W LASACH NA RÓŻNORODNOŚĆ BIOLOGICZNĄ PTAKÓW

Dorota Zawadzka, Grzegorz Zawadzki

Abstrakt. Wpływ katastrof ekologicznych na ptaki można rozpatrywać w różnej perspektywie czasowej. Katastrofalne huragany powodujące wiatrolomy lub pożary są przyczyną bezpośredniej śmiertelności ptaków lub ich lęgów. W efekcie zniszczenia drzewostanów tracą siedliska dotychczasowe gatunki lęgowe, a w krótkim czasie pojawiają się licznie ptaki związane ze wstępną fazą sukcesji leśnej: lerka *Lullula arborea*, lelek *Caprimulgus europaeus*, cietrzew *Lyrurus tetrrix*, świergotek drzewny *Anthus trivialis*, oraz gatunki zasadniczo nieleśne, m.in.: trznadel *Emberiza citrinella*, cierniówka *Sylvia communis*, gąsiorek *Lanius collurio*, skowronek *Alauda arvensis*. Skład gatunkowy awifauny jest bogatszy, jeżeli na obszarze pokłeskowym nie jest usuwana cała biomasa i pozostają wywroty, pnie i pojedyncze ocalałe drzewa. Zespoły ptaków na takich powierzchniach zawierają więcej gatunków leśnych. Ponadto, ochrona takich elementów ma decydujące znaczenie dla możliwości gniazdowania w przyszłości na pojedynczych przestojach ptaków drapieżnych, bociana czarnego *Ciconia nigra* oraz wykuwania dziupli przez dzięcioły i gniazdowania dziuplaków wtórnych, co wpłynie na wzrost różnorodności biologicznej zespołów ptaków na odnowionym obszarze, w którym las uległ zniszczeniu. Z kolei klęski ekologiczne spowodowane czynnikami biotycznymi, np. gradacjami owadów, wpływają generalnie na wzrost liczebności dzięciołów, szczególnie związanych bezpośrednio z martwym drewnem (trójpalczastego *Picooides tridactylus*, biało-grzbietego *Dendrocopos leucotos* i czarnego *Dryocopus martius*) oraz niektórych dziuplaków wtórnych. Rozluźnienie zwarcia i zmiana struktury drzewostanu wpływa korzystnie na odtworzenie siedlisk głuszca *Tetrao urogallus* i cietrzewia. Przy odnawianiu obszarów pokłeskowych należy pozostawić wszystkie ocalałe żywe drzewa, a także pojedyncze martwe i wykroty, co wpłynie na ochronę lub stworzenie siedlisk dla większej liczby gatunków ptaków, a pośrednio przyczyni się do wzrostu odporności całych ekosystemów leśnych w długim okresie czasu.

Słowa kluczowe: zaburzenia, ptaki wczesnej fazy sukcesji leśnej, ptaki terenów otwartych, ptaki leśne, sposób odnawiania

Abstract. Effect of ecological disturbances in forest on biodiversity of birds. The impact of ecological disasters on birds can be considered in different time perspectives. Catastrophic windstorms causing windthrow or fires are the cause of direct mortality of birds or their breeding. As a result of the destruction of forest stands, the existing breeding species lose their habitats, and in a short time there appear numerous birds associated with the initial phase of forest succession: woodlark *Lullula arborea*, nightjar *Caprimulgus europaeus*, black grouse *Lyrurus tetrrix*, tree pipit *Anthus trivialis*, and substantially non-

forest species, e.g.: yellowhammer *Emberiza citrinella*, whitethroat *Sylvia communis*, red-backed shrike *Lanius collurio*, skylark *Alauda arvensis*. The species composition of avifauna is richer if the entire biomass is not removed in the area of disturbance and tipping, trunks and single surviving trees remain. Bird assemblages on such areas contain more forest species. In addition, the protection of such elements is of decisive importance for the possibility of nesting in the future on single old trees of birds of prey or the black stork *Ciconia nigra*, as well as excavating of cavities by woodpeckers and nesting of secondary cavity-nesters, what will increase the biodiversity of bird communities in the renovated area where the forest has been destroyed. In turn, ecological disasters caused by biotic factors, e.g. insect gradation, generally affect the number of woodpeckers, especially those directly related to dead wood (the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*, white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* and black woodpecker *Dryocopus martius*), and some secondary cavity-nesters. Loosening the canopy density and changing the structure of the stand has a positive effect on the restoration of habitats of the capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse. In the restoration of the disturbance areas, all surviving trees should be left, as well as single dead and dandruff, which will affect the protection or creation of habitats for a greater number of bird species, and indirectly contribute to the increase of immunity of entire forest ecosystems over a long period of time.

Key words: disturbances, birds of initial phase of forest succession, birds of open areas, forest birds, method of regeneration

Wstęp

Zaburzenia ekologiczne można zdefiniować jako jednorazowe, na ogół krótkotrwałe działanie zewnętrznego czynnika prowadzące do zniszczenia struktury ekosystemu, zbiorowiska, populacji, lub jego elementu (Szwagrzyk 2000). Jest to raptowny proces usuwający lub niszczący biomasę (Dobrowolska 2010). Wpływa na zmianę tempa procesów demograficznych, dostępności zasobów, oraz zmianę parametrów fizycznych środowiska. Efektem zaburzenia jest ograniczenie dostępnej biomasy oraz silny wzrost dostępności światła, na skutek zniszczenia struktury roślinności (Szwagrzyk 2000, Dobrowolska 2010). Wyróżniamy zaburzenia abiotyczne, powodowane raptownie przez gwałtowne czynniki atmosferyczne, oraz biotyczne, działające wolniej powodowane najczęściej przez owady lub grzyby (Dobrowolska 2010). Zaburzenia o różnej intensywności i skali przestrzennej są nieodłącznym elementem dynamiki ekosystemów leśnych, chociaż niewiele jest danych historycznych dokumentujących to zjawisko. Badania z Puszczy Białowieskiej wykazały, że w okresie ostatnich 350 lat pożary powracały w bliskich odstępach czasu, przyczyniając się do tworzenia płatów otwartego siedliska, umożliwiającego odnawianie się sosny pospolitej (Niklasson i in. 2010). Powtarzanie się pożarów w lasach borealnych jest czynnikiem umożliwiającym zasiedlanie obszarów śródleśnych przez gatunki wczesnego stadium sukcesji leśnej (Angelstam 1998). We współczesnym leśnictwie kłęski ekologiczne zostały częściowo ograniczone na skutek zaawansowanego prognozowania i przeciwdziałania (np. ochrony przeciwpożarowej), jednak żaden układ ekologiczny nie

jest całkowicie odporny na zakłócenia. Co więcej, powstanie jednych zaburzeń może sprzyjać pojawianiu się następnych, np. susze, wichury lub skażenia powietrza generują gradacje owadów lub pożary (Gramsz 1993, Grodzki i in. 2006, Dobrowolska 2010). Wzrost częstotliwości pojawów ekstremalnych zjawisk klimatycznych na skutek globalnego ocieplenia będzie sprzyjać częstszym wystąpieniom rozległych, raptownych zaburzeń. Należy także spodziewać się, że będą one coraz silniej oddziaływać na lasy gospodarcze (Rykowski 2012).

Efektom zaburzeń są wymierne straty gospodarcze o charakterze kłęskowym i logistyczne problemy związane z koniecznością uprzątnięcia i odnowienia zniszczonego obszaru. Skala zniszczenia zależy od powierzchni katastrofy i stopnia zniszczenia roślinności drzewiastej. Zaburzenia zakłócają dotychczasowy rozwój ekosystemów, ale zarazem tworzą poligon doświadczalny dla nauki (Rykowski 2012). Są naturalnym, nieodłącznym elementem dynamiki biocenozy, a zarazem ważnym czynnikiem kształtującym różnorodność biologiczną ekosystemów leśnych (Dobrowolska 2010, Rykowski 2012).

Zaburzenia ekologiczne nie powodują zniszczenia całego lasu w takim samym stopniu. Drzewa mogą zostać złamane lub wyrwane z korzeniami, część może pozostać żywa, ale w różnym stopniu uszkodzona, i w następnych miesiącach lub latach zamierać lub też regenerować się wypuszczając pędy odroślowe lub nowe gałęzie. Powierzchnia pokłękowa całkowicie pozbawiona drzewostanu jest więc nie tyle efektem samego czynnika destrukcyjnego, ile będącej jego następstwem akcji usuwania szkód (Szwagrzyk 2000, Rykowski 2012). Po wystąpieniu katastrofalnych zaburzeń następuje stopniowe odtworzenie zniszczonego ekosystemu, poprzez sukcesję wtórną. Tempo regeneracji tak uszkodzonych powierzchni jest szybsze, niż odtwarzanie lasu na całkowicie uprzątniętych obszarach, chociaż dynamika roślinności po zburzeniu odbiega od klasycznych wzorców sukcesji wtórnej. W regeneracji zbiorowiska ważną rolę odgrywają rolę bank nasion w glebie oraz rozsiewanie diaspory przez ocalałe drzewa (Szwagrzyk 2000, Rykowski 2012).

Naturalne zaburzenia w różny sposób wpływają na skład, strukturę i dynamikę ekosystemów leśnych. Wiele gatunków leśnych jest przystosowanych do naturalnych zaburzeń, a procesy odnawiania są z nimi silnie powiązane (Dobrowolska 2010, Szwagrzyk 2016). Powierzchnie zniszczone przez huragany cechują się obecnością licznych powalonych drzew, złomów i wykrotów oraz znacznym uszkodzeniem pokrywy glebowej i runa. Obszary pogradacyjne odznaczają się dominacją stojących drzew martwych lub zamierających z nieuszkodzonym runem (Gramsz 1993, Czeszczewik, Walankiewicz 2016, Pięta i in. 2016).

W Europie Środkowej do abiotycznych przyczyn katastrof należą: huraganowe wiatry, pożary, powodzie, śniegołomy, szadź, osunięcia ziemi, susze, oberwania chmury. Czynniki biotyczne, działające w dłuższej perspektywie czasowej, to gradacje owadów i grzyby chorobotwórcze oraz zgrzyzanie przez zwierzęta (Dobrowolska 2010). W Polsce współcześnie najważniejsze przyczyny rozległych zaburzeń w ekosystemach leśnych to huraganowe wiatry (trąby powietrzne) oraz pożary, a także gradacje kornika drukarza *Ips typographus*.

Kłęski ekologiczne charakteryzują się nieregularnością pojawów, zróżnicowanym aspektem przestrzennym, różnymi skutkami ekonomicznymi i ekologicznymi oraz sposobem i tempem regeneracji. Znaczenie ekonomiczne, ale także ekologiczne jest zależne od skali przestrzennej oraz od wieku i struktury zniszczonego ekosystemu leśnego. Mianem „kłęski ekologicznej” określane są zaburzenia o rozległych powierzchniach, rzędu co najmniej kilkuset hektarów, jednak, chociaż w literaturze brak ścisłej definicji dotyczącej wielkości powierzchni. Ekologia i dynamika zaburzeń oraz procesów regeneracji dotychczas nie została szczegółowo

przebadana, chociaż prowadzonych jest wiele prac w tej dziedzinie, szczególnie w ostatnim okresie (np. Angelstam 1998, Rykowski 2012, Szwaagrzyk i in. 2017). Część badaczy uważa, że procesy regeneracji obszarów zaburzeń mogą przebiegać znacznie szybciej niż w klasycznym modelu sukcesji wtórnej (Szwaagrzyk 2000). Niewiele jest badań dotyczących awifauny na zaburzonych powierzchniach. Większość prac była prowadzona w krótkim okresie czasu, najczęściej w jednym sezonie (przegląd w: Zawadzka 2016).

Wpływ zaburzeń na różnorodność biologiczną

Znaczenie ekologiczne zaburzeń zależy od wielu uwarunkowań, ale generalnie przyczynia się do wzrostu różnorodności biologicznej. Zaburzenia wpływają na różnorodność strukturalną i siedliskową przez tworzenie różnowiekowych płatów siedliska leśnego w różnych stadiach rozwoju. Sprzyjają pojawieniu się gatunków drzew i innych roślin wczesnosukcesyjnych, na ogół nielicznie reprezentowanych w różnowiekowych i starszych lasach. Przyczyniają się do wzrostu mozaiki siedlisk leśnych. W efekcie działania czynników destrukcyjnych w jednolitych wcześniej obszarach leśnych pojawia się mozaika powierzchni zalesionych i otwartych, różniących się wyraźnie między sobą (Pięta i in. 2016, Mikołaj i in. 2017).

Bogactwo gatunkowe wszystkich taksonów jest zależne od wielkości powierzchni zaburzeń. Najwyższe jest obserwowane przy zaburzeniach o małej skali. Różnorodność gatunkowa rośnie przy średnim poziomie zakłóceń, natomiast przy silnym poziomie i wysokiej częstotliwości maleje, gdyż niewiele jest gatunków mogących funkcjonować przy częstych, silnych zakłóceniach (Dobrowolska 2010). Zmiany środowiskowe, warunkujące poziom różnorodności biologicznej są związane z przyczyną zniszczenia lasu. Najsilniej urozmaiconego środowiska z mozaiką mikrosiedlisk i nisz dostarczają zaburzenia powodowane przez wiatr (huragany, wichury, trąby powietrzne), pod warunkiem jednakże pozostawienia zniszczonego drzewostanu bez ingerencji. W takich układach różnorodność gatunkowa wzrasta, gdyż obszar mogą zasiedlać gatunki wczesnosukcesyjne, jak również gatunki późniejszych stadiów rozwojowych, które występowały na danym obszarze przed zaburzeniem lub przybyły w efekcie częściowych zmian siedliskowych (Rykowski 2012). Wysokiej różnorodności biologicznej najczęściej sprzyjają obszary zniszczone przez czynniki biotyczne, np. gradacje owadów, w efekcie których zostają martwe drzewa stojące i przewrócone, stanowiące żerowiska wielu gatunków z różnych grup systematycznych, m.in. ptaków (Czeszczewik, Walankiewicz 2016, Pięta i in. 2016, Mikołaj i in. 2017). Dużo bardziej homogeniczny, a w konsekwencji uboższy w mikrosiedliska i gatunki obszar zaburzenia pozostawiają pożary, szczególnie pożary całkowite (Dobrowolska 2010). Tym niemniej warunkują one możliwość osiedlania się gatunków wczesnosukcesyjnych, przez co podnoszą poziom różnorodności biologicznej (Angelstam 1998).

Awifauna obszarów po zaburzeniach

Katastrofalne huragany powodujące wiatrołomy lub pożary są przyczyną bezpośredniej śmiertelności ptaków, a szczególnie ich lęgów. Zmiany roślinności (struktury i składu) będące efektem zaburzeń powodują zmiany zespołów zwierzęcych, w tym ptaków. Za względu na dobre zdolności lokomotoryczne ptaki szybciej niż inne kręgowce reagują na silne zmiany środowiskowe (Zawadzka 2016). W zależności od skali przestrzennej i stopnia destrukcji ekosystemu leśnego następuje całkowita lub częściowa zmiana składu awifauny lęgowej. Na zaburzonym obszarze zanikają gatunki związane z dotychczasowymi fazami rozwojowymi. Osiedlające się ptaki można zakwalifikować do kilku grup ekologicznych. Są to gatunki wczesnej fazy sukcesji

sji leśnej, ptaki terenów otwartych i ekotonów oraz ptaki leśne (tab. 1). Gniazdujące na ziemi ptaki charakterystyczne dla wczesnego stadium sukcesji leśnej, ewolucyjnie przystosowane do wykorzystywania śródleśnych obszarów otwartych, to lerka *Lullula arborea*, świergotek drzewny *Anthus trivialis* oraz lelek *Caprimulgus europaeus*, obecnie w lasach zasiedlające przede wszystkim uprawy (Zawadzka i in. 2018), oraz cietrzew *Lyrurus tetrix* (Zawadzka i in. 2013, Chylarecki i in. 2015). Nieprzypadkowo lelek i cietrzew osiągają wysokie zagęszczenia na obszarach pożarzysk, w okresie kilku lat po wypaleniu. Na powstałym w 1992 r. pożarzysku w Kuźni Raciborskiej w latach 2003-2004 na powierzchni 4500 ha stwierdzono 80-90 tokujących samców lelka. Zagęszczenie wynosiło 17,8-20 par/10 km² (Henel, Kruszyk 2006), przy przeciętnych wartościach w kraju kształtujących się w zakresie 1-5 (10) par/10 km² (Dombrowski 2007). Spadek liczby i powierzchni pożarów w lasach na skutek coraz lepszej ochrony przeciwpożarowej jest jedną z przyczyn (choć nie najważniejszą) wymierania cietrzewia. Kontrolowane wypalanie stanowi obecnie metodę czynnej ochrony tego gatunku (Watson, Moss 2008, Pałucki 2015).



Fot. 1. Lerka jest gatunkiem wstępnej fazy sukcesji leśnej, pojawiającym się na obszarach pokłeskowych (fot. G. Zawadzki)

Photo. 1. A woodlark is a species of the initial phase of forest succession, appearing in post-disasters areas



Fot. 2. Gąsiorek jest ptakiem terenów otwartych, wnikałym na powierzchnie zniszczonego lasu (fot. G. Zawadzki)

Photo 2. A red-backed shrike is a birds of open areas, penetrating the surface of destroyed forest

Drugą grupę awifauny obszarów zniszczonych na skutek zaburzeń stanowią wnikające na obszar zniszczonej powierzchni ptaki terenów otwartych oraz ekotonów, zasadniczo nieleśne, chociaż mogące występować w lasach. Dominują tu gatunki lęgające się na ziemi, a udział gatunków gniazdujących w krzewach nad ziemią zależy od struktury środowiska pozostającej po zaburzeniu. Typowymi przedstawicielami tej grupy są: dudek *Upupa epops*, trznadel *Emberiza citrinella*, gąsiorek *Lanius collurio*, białorzytka *Oenanthe oenanthe*, pokrzewki *Silviidae*, pliszka siwa *Motacila alba* (tab. 1). Rzadziej pojawiają się skowronek *Alauda arvensis*, srokosz *Lanius excubitor*, kulczyk *Serinus serinus*, szczygieł *Carduelis carduelis*, dzwonec *Chloris chloris*, makolągwa *Carduelis cannabina*, wrona *Corvus cornix* i sroka *Pica pica* oraz uszatka *Asio otus*. Na obszarach zamierzających świerczyn w Sudetach był to także świergotek łąkowy *Anthus pratensis* (Gramsz 1993). Lokalnie na powierzchniach zaburzeń mogą nielicznie występować kuraki polne: kuropatwa *Perdix perdix* i bażant *Phasianus colchicus*. W zależności od charakteru, wielkości i zróżnicowania powierzchni po zaburzeniu awifauna lęgowa z tej grupy może składać się z kilku do ponad 20 gatunków (tab. 1). W zespole ptaków lęgowych wiatrołomu w Puszczy Piskiej, na obszarze bez ingerencji (las referencyjny „Szast”), spośród 52 stwierdzonych gatunków uznanych za lęgowe, 16 (30,1%) można zaliczyć do gatunków nieleśnych (Żmihorski 2008). Z kolei w Tatrzańskim Parku Narodowym podczas badań ptaków w obszarze gniazd kornikowych odnotowano 27 gatunków lęgowych, w tym 2 (7,4%) ekotonowe. Na obszarze wiatrołomów w Tatrzańskim PN gniazdowało 28 gatunków, w tym 3 (10,7%) typowe dla środowisk nieleśnych (Pięta i in. 2016). W Sudetach były to 2 gatunki (Gramsz 1993).

Do trzeciej grupy ekologicznej należą przedstawiciele awifauny leśnej, występującej na danym obszarze przed zaburzeniem. Ich obecność jest możliwa jedynie pod warunkiem pozostania składowych zniszczonego ekosystemu, które tworzą siedlisko danego gatunku (żywe drzewa, martwe i złamane drzewa, wykroty, zwały gałęzi, pędy odrosłowe, kępy krzewów i/lub odnowienia naturalnego). Część gatunków, szczególnie związanych z martwym drewnem lub wykrotami, na powierzchni zaburzenia może znaleźć lepsze warunki siedliskowe niż w typowych drzewostanach gospodarczych, zwłaszcza jeśli zniszczeniu uległy drzewostany średniowiekowe, a nie starodrzewy. Skład gatunkowy tej grupy awifauny może się bardzo różnić, w zależności od wieku i struktury drzewostanów sprzed zaburzenia oraz stopnia i zróżnicowania jego destrukcji oraz sposobu zagospodarowania uszkodzonej powierzchni (Żmihorski 2008, 2010, Pięta i in. 2016, Versluijs i in. 2017). Należą tu dzięcioły *Picidae*, drozdy *Turdidae*, strzyżyk *Troglodytes troglodytes*, rudzik *Erithacus rubecula*, pokrzywnica *Prunella modularis*, muchołówka szara *Muscicapa striata*, gil *Pyrrhula pyrrhula*, zięba *Fringilla coelebs*, grzywacz *Columba palumbus*, kruk *Corvus corax* oraz niektóre drapieżne (tab. 1). Jeżeli na powierzchni zachowały się drzewa dziuplaste, to do lęgów mogą przystępować niektóre dziuplaki wtórne, m.in.: sikory *Paridae*, pleszka *Phoenicurus phoenicurus*, muchołówka żałobna *Ficedula hypoleuca*, siniak *Columba oenas*, puszczyk *Strix aluco* (Marczak i in. 2018).

Na powierzchni pohuraganowej pozostawionej bez ingerencji w Puszczy Piskiej ptaki leśne, występujące w różnych przedziałach wiekowych lasu stanowiły 65,4% (34 gatunki) (Żmihorski 2008). Niektóre z nich, np. strzyżyk, rudzik, zięba, osiągały tu zagęszczenia wyższe niż na kontrolnej, niezniszczonej powierzchni leśnej (Żmihorski 2008, Rykowski 2012). Najliczniejszym gatunkiem była zięba, stanowiąca 11,4% całego zespołu, następnie dzięcioł duży *Dendrocopos major* (7,4%). Po 6% stanowiły rudzik (gatunek leśny), pierwiosnek *Phylloscopus collybita* i piecuszek *Phylloscopus trochilus* (gatunki ekotonowe), po 5% śpiewak *Turdus philomelos*, świergotek drzewny i strzyżyk. Udział leśnych gatunków upraw i młodników:

lerki – wynosił 4,6%, a pokrzywnicy – 3,9%. Niższy był udział ptaków terenów otwartych: gąsiorka, kapturki i trznadla oraz leśnej sójki i wynosił po 3% (Żmihorski 2008).

Badanie zespołów ptaków na 100-hektarowym pożarzysku w Nadleśnictwie Myszyńiec wykazało wyraźne różnice pod względem składu i struktury zespołu ptaków w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi (Borowski i in. 2018). Przy generalnie niższej liczbie gatunków lęgowych, awifauna pożarzyska charakteryzowała się podwyższoną w stosunku do powierzchni kontrolnych liczebnością lerki i pleszki oraz paszkota, a obniżoną liczebnością świergotka drzewnego. Niższe były zagęszczenia czubatkki *Lophophanes cristatus*, bogatki *Parus major* i rudzika, a w mniejszym stopniu także zięby. W trzecim roku badań stwierdzono tam gniazdowanie pliszki siwej i białorzytki (Borowski i in. 2018).

W Tatrzańskim PN na poszczególnych badanych powierzchniach gatunki leśne stanowiły ok. 90% awifauny. Dominantami były strzyżyk oraz zięba, a wysokie liczebności osiągały także kapturka, pierwiosnek, rudzik, sosnowka *Periparus ater*. Do gatunków rzadkich i zagrożonych stwierdzonych na powierzchniach należały: dzięcioł trójpalczasty *Picoides tridactylus*, sóweczka *Glaucidium passerinum*, muchołówka mała *Ficedula parva* i drozd obroźny *Turdus torquatus* (Pięta i in. 2016). Ten ostatni gatunek preferuje piętro regla górnego na obszarach bogatych w borówki, jeżyny, jałowce i jarzębiny w sąsiedztwie terenów otwartych lub półotwartych (Kąjtoch 2011).

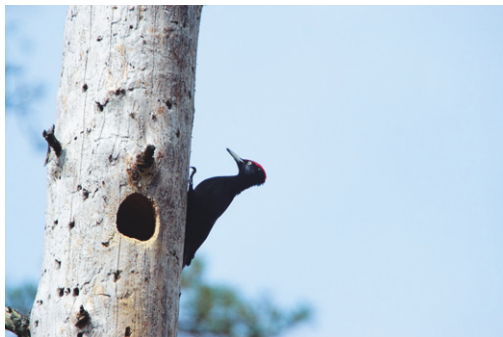
Zamierania lasu powodowane przez gradacje owadów (zaburzenia biotyczne) stwarzają dobre warunki siedliskowe (zazwyczaj lepsze od panujących w drzewostanach zagospodarowanych) dla kuraków leśnych: głuszka *Tetrao urogallus* i cietrzewia. Wskazują na to dobrze udokumentowane procesy odbudowania populacji głuszka po klęsce ekologicznej w Bawarskim Lesie i na Szumawie. Po wielkopowierzchniowej gradacji kornika drukarza powstała prześwietlona struktura lasu. Ważnymi elementami odtworzonego siedliska głuszka były martwe stojące i leżące drzewa oraz kępy odnowienia naturalnego (Teuscher i in. 2011). Populacja w ciągu kilkunastu lat wzrosła z kilkunastu do ok. 500 osobników (Asshenbrenner, Bergmann 2011). Głuszcowi towarzyszyły inne gatunki starodrzewów (np. sóweczka, dzięcioł trójpalczasty), oraz gatunki młodych lasów, związane z fazą regeneracji (np. płochacze, drozd obroźny, cietrzew) (Asshenbrenner, Bergmann 2011). Z najnowszych badań wynika, że struktura lasu przekształcona na skutek gradacji kornika drukarza okazała się w długim okresie czasu odpowiednia nie tylko dla głuszka, ale także dla jarząbka *Tetrastes bonasia* (Kortmann i in. 2018). Naturalne zaburzenia w świerczynach regla górnego wpływały korzystnie na populację głuszka w słowackich Karpatach, a wielkopowierzchniowe zręby w zamierających drzewostanach świerkowych stały się poważnym zagrożeniem dla przetrwania tego gatunku (Mikoláš i in. 2015). W lasach karpackich wyraźny wzrost liczebności głuszka wykazywał długookresowy związek z zakłóceniami o wysokiej intensywności, które wpływały na tworzenie naturalnej mozaiki faz sukcesyjnych w różnych skalach przestrzennych (Mikoláš i in. 2017). Gradacja zasnui wysokogórskiej *Cephalcia falleni* Dalm., a później kornika drukarza w końcu XX w. przyczyniły się do odbudowy populacji głuszka w Gorcach. W 1995 r. liczebność tego gatunku nie przekraczała 10 osobników. Przerzedzenie drzewostanów na skutek żeru owadów wpłynęło na silne rozluźnienie zwarcia koron drzew, a w konsekwencji na rozwój borówczysk, ważnych dla głuszka. Populacja odbudowała się do 25-30 osobników w 2009 r. i 40-45 osobników w 2016 r. Wzrost liczebności głuszka był spowodowany głównie zmianą struktury lasu w efekcie gradacji (Żurek, Armatys 2011, Zawadzka, Żurek 2016). W podobny sposób zamieranie świerczyn w reglu górnym wpłynęło korzystnie na populację głuszka w Beskidzie Śląskim (Z. Rzońca, dane niepubl.).



Fot. 3. Naturalne zaburzenia biotyczne w lasach górskich wpływały korzystnie na populację głuszca (fot. G. Zawadzki)

Photo 3. Natural biotic disturbances have benefited the population of the capercaillie

Zamieranie i rozpad drzewostanu jest czynnikiem kształtującym siedliska cietrzewia, wymagającego lasów o luźnym zwarcie, z obecnością kęp odnowienia naturalnego i otwartych polan (Zawadzka i in. 2013). Wielkopowierzchniowe zamieranie lasu na skutek kwaśnych deszczy w latach 80. XX w. w Sudetach Zachodnich spowodowało powstanie dogodnych siedlisk dla cietrzewia. Na skutek silnego spadku we wcześniejszym okresie, liczebność tego gatunku w 1987 r. wynosiła 25 osobników. W efekcie zmian siedliskowych nastąpił wzrost liczebności i ekspansja terytorialna cietrzewia. Sudecką populację oceniono w 1994 r. na 170 ptaków, w 2001 r. na 140 i w 2007 r. na 148 (Kopij, Profus 2014). W efekcie dochodzenia do zwarcia młodników i nasadzeń na rozległych powierzchniach pokłeskowych liczebność cietrzewia zaczęła spadać. W 2013 r. populacja w Górach Izerskich i Karkonoszach była oceniana na 120 osobników, a w 2017 r. już tylko na 70 (A. Pałucki, dane niepubl.). Poza zmianami siedliskowymi przyczyną ponownego regresu była wzrastająca presja związana z obecnością narciarzy i turystów. Zarastanie halizn poimisyjnych jest także przyczyną spadku liczebności cietrzewia po czeskiej stronie granicy (Flousek i in. 2015).



Fot. 4. Dzięcioł czarny korzysta z martwego drewna na obszarze uszkodzonego lasu (fot. G. Zawadzki)

Photo 4. A black woodpecker uses dead wood in the area of the damaged forest

Beneficjentami częściowych zaburzeń prowadzących do pozostania na powierzchni martwych lub osłabionych drzew oraz wzrostu zasobów martwego drewna są dzięcioły. Większość gatunków z tej rodziny preferuje wykuwanie dziupli w drzewach martwych lub osłabionych, gdyż pozwala im to ograniczyć niezbędne nakłady energii. W Puszczy Białowieskiej blisko połowa dziupli dzięcioła białogrzbiatego *Dendrocopos leucotos* powstaje w martwych drzewach, a u pozostałych gatunków udział ten jest mniejszy, ale także istotny. Niedostatek martwych drzew w lasach gospodarczych uważany jest za jedną z przyczyn niższych zagęszczeń dzięciołów w lasach gospodarczych w porównaniu z naturalnymi (Gutowski i in. 2004). Dzięcioły zdobywają także większość pokarmu żerując na drzewach martwych (Walankiewicz i in. 2002), lub - jak w przypadku dzięcioła czarnego *Dryocopus martius* - na martwym drewnie (Gorman 2011). Do gatunków najsilniej zależnych od dostępności martwych drzew stojących i martwego drewna należą przede wszystkim dzięcioł trójpalczasty i białogrzbiety, które na obszarach pokłeskowych osiągają najwyższe zagęszczenia (Kajtoch i in. 2013, Kajtoch, Figarski 2014, Pięta i in. 2016), a także czarny, a w mniejszym stopniu także inne gatunki z tej rodziny (Gorman 2004, 2011). W lasach Szwecji eksperymenty polegające na sztucznym przeprowadzeniu zniszczeń lasu naśladujących naturalne zaburzenia wykazały, że na obszarach sztucznie wypalanych (pożary przyziemne) silnie wzrastała liczebność dzięciołów (Versluijs i in. 2017). Autorzy zalecają kontrolowane pożary niewielkich powierzchni, jako metodę odtwarzania siedlisk tych gatunków.

Destrukcyjna działalność drzewostanu wpływa także na zamianę awifauny na terenach przylegających do zniszczonego obszaru. Na terenach graniczących z powierzchnią zaburzenia zmienia się (najczęściej wzrasta) liczba gatunków i zagęszczenie par lęgowych, gdyż zniszczony, pozbawiony typowego drzewostanu obszar stwarza lepsze niż wcześniej warunki pokarmowe gatunków ekotonowych, zdobywających pokarm na terenach otwartych lub półotwartych oraz dla żerujących na martwym drewnie. Mogą tu liczniej występować owady. Dla niektórych gatunków ekotonowych poprawiają się także możliwości ukrycia gniazda. Zmiany awifauny związane ze strefą brzegową obszaru zaburzenia podobne są do zachodzących w efekcie powstania rębni gniazdowych i ich otoczenia (Peplowska-Marczak 2011).

Ostatnią grupą ptaków pojawiających się na powierzchniach ze zniszczonym drzewostanem są gatunki niełęgowe, wykorzystujące takie powierzchnie do żerowania. Dotyczy to przede wszystkim ptaków szponiastych (myszołów *Buteo buteo*, trzmielojad *Pernis apivorus*, krogulec *Accipiter nisus*), kobuza *Falco subbuteo*, krukowatych (kruk, wrona, sroka), sów: (uszatki *Asio otus*, puszczyka, puszczyka uralskiego *Strix uralensis*, włochatki *Aegolius funereus*), gołębi (grzywacza, siniaka, turkawki) oraz szpaka *Sturnus vulgaris*.

Tab. 1. Ptaki lęgowe obszarów zaburzeń charakterystyczne dla różnych siedlisk (gatunki zestawiono w kolejności alfabetycznej)

Table 1. Breeding birds of areas of disturbances characteristic for different habitats (species are listed in alphabetical order)

Gatunek	Siedlisko			
	Wstępna faza sukcesji leśnej	Tereny otwarte	Ekotony	Obszary leśne
Bażant			+	
Białorzotka		+		
Bogatka				+
Cierniówka			+	
Cietrzew	+			
Czarnogłówka				+
Czubatka				+
Drozd obroźny			+	+
Dudek		+	+	
Dzięcioł białogrzbisty				+
Dzięcioł czarny				+
Dzięcioł duży				+
Dzięcioł średni				+
Dzięcioł trójpalczasty				+
Dzięcioł zielonosiwy				+
Dzięcioł zielony			+	
Dzięciołek			+	+
Dzwoniec			+	
Gajówka			+	+
Gąsiorek			+	
Głuszc				+
Jarząbek				+
Jarzębatka			+	
Kapturka			+	+
Kobuz				+
Kos			+	+
Krętogłów			+	+
Krogulec				+
Kruk			+	+
Kulczyk			+	
Kuropatwa		+		

Makolągwa			+	
Modraszka				+
Muchołówka mała				+
Muchołówka szara			+	+
Myszołów				+
Lerka	+			
Lelek	+			
Rudzik				+
Paszkot				+
Piecuszek			+	+
Pięgża			+	
Pierwiosnek			+	+
Pliszka siwa				+
Pleszka				+
Pokrzewki			+	
Pokrzywnica				+
Puszczyk			+	+
Puszczyk uralski				+
Sikora uboga				+
Skowronek		+		
Sosnówka				+
Sójka				+
Sóweczka				+
Sroka			+	
Srokosz			+	
Strzyżyk				+
Szczygieł			+	
Śpiewak			+	+
Świergotek drzewny	+			+
Świergotek łąkowy		+		
Uszatka			+	
Włochatka				+
Wrona			+	
Zięba				+

Wpływ sposobu zagospodarowania obszaru pokłęskowego na skład awifauny

Bardzo silny wpływ na skład i strukturę awifauny ma sposób zagospodarowania/odnawiania uszkodzonej powierzchni. Obszary pozostawione do naturalnej regeneracji w krótkim okresie od zaburzenia (kilka lat) generalnie charakteryzują się wyższymi bogactwem gatunkowym oraz zagęszczeniami ptaków, chociaż silny wpływ na skład i różnorodność zespołów mają uwarunkowania lokalne, do których należą przede wszystkim przyczyna zaburzenia i wielkość zniszczonej powierzchni oraz wiek i struktura zniszczonego lasu. Pozostawienie na zniszczonej powierzchni drzew żywych oraz uszkodzonych lub martwych, jako przestojów otoczonych młodszym, odnawianym drzewostanem, wpłynie w dłuższej perspektywie czasowej na zapewnienie dostępności miejsc lęgowych dla dziuplaków oraz gatunków zakładających duże gniazda nadrzewne, zasadniczo nieobecnych w młodych lasach. Najsilniejsze zmiany składu gatunkowego nie tylko zespołów ptaków, ale także innych grup organizmów powoduje całkowite usunięcie zniszczonej biomasy na odnawianej powierzchni.

W Puszczy Piskiej porównano zespoły ptaków na trzech typach siedlisk. Były to: powierzchnia pohuraganowa pozostawiona do naturalnej regeneracji (las referencyjny Szast), powierzchnia uprzątnięta (pozbawiona zniszczonego drzewostanu, odnowiona sztucznie), oraz powierzchnia kontrolna z drzewostanem nieuszkodzonym (Żmihorski 2008, 2010). Las referencyjny charakteryzował się największą liczbą gatunków, a także liczebnością osobników, podczas gdy najmniej gatunków oraz osobników stwierdzono na powierzchni kontrolnej, czyli w lesie nieuszkodzonym, przy czym wartości te były zbliżone do wyników na powierzchni uprzątniętej i sztucznie odnowionej (Żmihorski 2010). Badania wykazały, że potencjalna liczba gatunków jest najwyższa na powierzchni sztucznie odnowionej, a najniższa w lesie nieuszkodzonym. Poszczególne typy środowisk różniły się również składem gatunkowym awifauny i strukturą dominacji. Dominantami na powierzchni pozostawionej do regeneracji były dzięcioł duży, strzyżyk i śpiewak (czyli gatunki leśne), a na powierzchni sztucznie odnowionej skowronek, trznadel, białorzotka i pliszka siwa (ptaki zasiedlające tereny otwarte lub wczesnosukcesyjne w lasach). Na powierzchni kontrolnej dominowały gatunki leśne: zięba, świstunka leśna, sosnowka i czubatka (Żmihorski 2010).

W zdegradowanych świerczynach w Sudetach Zachodnich liczba gatunków lęgowych była niższa, niż na tym samym obszarze sprzed uszkodzeń. Stwierdzono wycofanie się zniczka *Regulus ignicapillus*, pelzacza leśnego *Certhia familiaris*, czubatki, kosa, muchołówki żałobnej, sosnowki i świstunki leśnej. Silnie obniżyły zagęszczenie mysikrólik, sosnowka i rudzik. Najliczniejszym gatunkiem zespołu była zięba, przy czym jej udział silnie wzrósł. Silna dominacja zięby w awifaunie zespołów pokłęskowych jest wynikiem ogólnego spadku liczby gatunków (Gramsz 1993).

Zmiany składu gatunkowego (wymiana gatunków) oraz zagęszczenia na powierzchniach pokłęskowych zachodzi w szybkim tempie, w zależności od tempa regeneracji i sukcesji ekosystemu leśnego. Warunki odpowiednie dla gatunków terenów otwartych i wczesnosukcesyjnych (np. skowronek, trznadel, lerka, lelek) ulegają pogorszeniu już w ciągu kilku lat, co skutkuje zmianą struktury dominacji i składu gatunkowego. Brakuje długoterminowych badań dokumentujących tempo i zakres zamian zespołów ptasich na powierzchniach po zaburzeniach ekologicznych. Można oczekiwać, że zmiany te prawdopodobnie będą zachodzić szybciej na terenach uprzątniętych i odnowionych sztucznie, zgodnie z sukcesją ekologiczną ptaków w kolejnych stadiach rozwojowych lasu (np. Głowaciński 1975, Zawadzka i in. 2018),

ale odtworzenie zniszczonego zespołu ptaków będzie trwało dłużej, niż na powierzchniach pozostawionych do naturalnej regeneracji. Wynika to z wyższego udziału gatunków leśnych na powierzchniach nieuprzątniętych, a w konsekwencji silniejszego podobieństwa zespołów ptaków na takich siedliskach do zespołów ptaków leśnych. Podobne mechanizmy zmian składu gatunkowego wykazano w przypadku skoczogonków oraz różnych innych grup organizmów, których zróżnicowanie gatunkowe jest najwyższe na obszarach pozostawionych do naturalnej regeneracji (Pawlaczyk 2017, Sławska 2018).

Podsumowanie

Zaburzenia są stałym elementem dynamiki ekosystemów leśnych. Klęski prowadzące do raptownego zniszczenia drzewostanu są przyczyną poważnych strat ekonomicznych oraz problemów logistycznych związanych z usuwaniem zniszczonej biomasy i odnawianiem lasu. Z punktu widzenia gospodarczego ich rola jest jednoznacznie negatywna (Gurowski 2012). W aspekcie przyrodniczym, zaburzenia mogą w istotny sposób kształtować różnorodność biologiczną lasu (Szwagrzyk 2000, Dobrowolska 2010, Rykowski 2012). Przy nagłym zaburzeniu następuje raptowna wymiana gatunków ptaków. W nowo powstałym zespole dominują gatunki wstępnej fazy sukcesji leśnej (lerka, lelek, świergotek drzewny) oraz terenów otwartych i ekotonowych (trznadel, skowronek, pokrzewki, pierwiosnek i piecuszek). Bardzo silny wpływ na skład i strukturę awifauny ma sposób zagospodarowania i odnawiania uszkodzonej powierzchni. Różnorodność biologiczna zespołu jest tym wyższa, im więcej jest pozostałości zniszczonego ekosystemu. Możliwość pozostania lub osiedlania się gatunków dojrzałych lasów jest zależna od pozostawienia pojedynczych żywych, uszkodzonych drzew, drzew martwych, wykrotów, kęp odnowienia. Uprzątnięcie zrębem pełnym całej powierzchni ma negatywny wpływ na różnorodność biologiczną awifauny (Żmihorski 2010). Różnorodność ta jest znacznie wyższa na obszarach poddanych naturalnemu lub łącznemu odnowieniu, niż uporządkowanych zrębem i odnowionych sztucznie. Zamieranie lasu na skutek gradacji owadów lub emisji przemysłowych przyczynia się stopniowej zmiany składu gatunkowego i struktury zespołów ptasich. Zaburzone obszary najczęściej charakteryzują się wyższym udziałem martwego drewna niż lasy gospodarcze. Na obszarach takich tworzą się refugia dla zagrożonych gatunków kuraków, dzięciołów oraz sów. Duża część krajowej populacji głuszcza, cietrzewia, dzięcioła białogrzbietego i trójpalczastego funkcjonuje dzięki powstawaniu zaburzeń na terenach leśnych. Intensywne zwalczanie kornika drukarza przez zręby sanitarne wpływa negatywnie na podlegające ochronie, rzadkie gatunki ptaków. Nowo powstałe obszary zaburzeń, np. w Borach Tucholskich powinny być wykorzystane do prowadzenia badań sukcesji zespołów ptaków oraz innych grup organizmów. Część zniszczonych powierzchni powinna zostać pozostawiona do naturalnej regeneracji, na których będą monitorowane procesy ekologiczne z uwzględnieniem wymiany zespołów (Rykowski 2012, Pawlaczyk 2017). Bardzo dobrym przykładem takiego podejścia było pozostawienie do naturalnej sukcesji lasu referencyjnego „Szast” po huraganie w Puszczy Piskiej z lipca 2002 r.

Literatura

- Angelstam P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. Vegetation Science* 9: 593-602.
- Aschenbrenner H., Bergmann H.H. 2011. Ein Auerhuhnschutzprogramm für den Bayerischen Wald. In: *Das*

- Auerhuhn im Oberen Bayerischen Wald und Böhmerwald. Natur Park Oberer Bayerischer Wald: 19-92.
- Borowski Z., Gil W., Dobrowolska D., Chylarecki P., Plewa R. 2018. Monitorowanie procesów adaptacji ekosystemu leśnego do zmian środowiska w wyniku pożaru na tle sztucznej i naturalnej regeneracji lasu w Nadleśnictwie Myszyniec. XIV Konferencja Aktywne Metody Ochrony Przyrody w Zrównoważonym Leśnictwie: Nauka i praktyka wobec zjawisk kłęsowych w lasach. Rogów, 20-21 marca 2018 r.
- Chylarecki P., Sikora A., Cenian Z., Chodkiewicz T. (red.). 2015. Monitoring ptaków lęgowych. Poradnik Metodyczny. Wydanie drugie uzupełnione. GIOŚ, Warszawa.
- Czeszczewik D., Wałankiewicz W. 2016. Ekologia i biologia ptaków Puszczy Białowieskiej z perspektywy czterdziestoletnich badań. *Leśne Prace Badawcze* 77, 4: 332-340.
- Dobrowolska D. 2010. Rola zaburzeń w regeneracji lasu. *Leśne Prace Badawcze* 71, 4: 391-405.
- Dombrowski A. 2007. Lelek *Caprimulgus europaeus*. W: Sikora A., Rohde Z., Gromadzki M., Neubauer G., Chylarecki P. (red.). Atlas rozmieszczenia ptaków lęgowych Polski 1985-2004, s: 282-283. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań.
- Flousek J., Gramsz B., Telensky T. 2015. Ptaki Karkonoszy – atlas ptaków lęgowych 2012-2014. Sprawa KRNAP Vrchlabi, Dyrekcja KPN, Jelenia Góra.
- Głowaciński Z. 1975. Succession of bird communities in the Niepołomice Forest (Southern Poland). *Ekol. Pol.* 23: 231-263.
- Gorman G. 2004. Woodpeckers of Europe. D&N Publishing Lambourn Woodlands, Hungerford, Berkshire.
- Gorman G. 2011. The black woodpecker. Lynx Edition, Barcelona.
- Gramsz B. 1993. Badania ilościowe ptaków w zdegradowanych lasach świerkowych Sudetów Zachodnich. *Notatki Ornitologiczne* 34, 3-4: 319-331.
- Grodzki W., Loch J., Armatus P. 2006. Występowanie kornika drukarza *Ips typographus* L. w uszkodzonych przez wiatr drzewostanach świerkowych masywu Kudłonia w Gorczańskim Parku Narodowym. *Ochrona Beskidów Zachodnich* 1: 125-137.
- Gurowski K. 2012. Zagospodarowanie terenów leśnych zniszczonych huraganem w dniu 4 lipca 2002 r. W: 10 lat po huraganie w Puszczy Piskiej. RDLP w Białymstoku, Białystok: 5-27.
- Gutowski J., Bobiec A., Pawlaczek P., Zub K. 2004. Drugie życie drzewa. WWF Polska, Warszawa-Hjanówka.
- Henel K., Kruszyk R. 2006. Liczebność lelka *Caprimulgus europaeus* na obszarze pożarzyska koło Kuźni Raciborskiej. *Notatki Ornitologiczne* 47: 130-134.
- Kajtoch Ł. 2011. Rozmieszczenie, liczebność i siedliska drozda obroźnego *Turdus torquatus* w Beskidzie Wyspowym. *Ornis Polonica* 52, 1: 62-67.
- Kajtoch Ł., Figarski T., Pełka J. 2013. The role of forest structural elements in determining the occurrence of two specialist woodpecker species in the Carpathians, Poland. *Ornis Fennica* 90: 23-40.
- Kajtoch Ł., Figarski T. 2014. Stenotopowe gatunki dzięciołów jako wskaźnik pożądanych ilości drewna martwych i zamierających drzew w karpackich lasach. *Studia i Materiały CEPL, Rogów* 41 (4): 116-130.
- Kortmann M., Heurich M., Latifi H., Rosner S., Seidl R., Muller J., Thorn S. 2018. Forest structure following natural disturbances and early succession provides habitat for two avian flagship species, capercaillie (*Tetrao urogallus*) and hazel grouse (*Tetrastes bonasia*). *Biological Conservation* 226: 81-91.
- Kopij G., Profus P. 2014. Rozmieszczenie i liczebność kuraków leśnych (Galliformes) na Śląsku w latach 2002-2014 oraz zmiany ich liczebności w ostatnich 140 latach. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 70, 5: 387-409.
- Marczak D., Pełowska-Marczak D., Masiarz J., Tyburski Ł. 2018. Pożar i przypłaszczek jako czynniki kształtujące różnorodność biologiczną borów sosnowych w Kampinoskim Parku Narodowym. *Studia i Materiały CEPL, Rogów*, 20, 54: 50-58.
- Mikolaš M., Svitok M., Tejkal M., Leitão P.J., Morrissey R.C., Svoboda M., Seedre M., Fontaine J.B. 2015. Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie presence in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 354: 26-34.
- Mikolaš M., Svitok M., Bollmann K., Reif J., Bače R., Janda P., Trotsiuk V., Čada V., Vítková L., Teodosiu M., Coppes J., Schurman J. S., Morrissey R. C., Mrhalová H., Svoboda M. 2017. Mixed-severity

- natural disturbances promote the occurrence of an endangered umbrella species in primary forests. *Forest Ecology and Management* 405: 210-217.
- Niklasson M., Zin E., Zielonka T., Feijen M., Korczyk A.F., Churski M., Samojlik T., Jędrzejewska B., Gutowski J.M., Brzeziecki B. 2010. A 350-year tree-ring fire record from Białowieża Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology* 98: 1319-1329.
- Pałucki A. (red.) 2015. Dokumentacja do krajowego programu ochrony cietrzewia. Manuskrypt. Komitet Ochrony Kuraków, Poręba Wielka.
- Pawlaczyk P. 2017. Funkcje przyrodnicze lasu po wielkoskalowych zaburzeniach. Manuskrypt, Klub Przyrodników, Świebodzin.
- Peplowska-Marczak D. 2011. Rębnia częściowa jako element kształtujący populacje drobnych ptaków leśnych. *Studia i Materiały CEPL, Rogów*, 27, 2: 207-218.
- Pięta M., Pięta G., Binkiewicz B. 2016. Zespoły ptaków lęgowych gniazd kornikowych i wiatrołomów w Tatrzańskim Parku Narodowym. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzną* 72, 3: 184-195.
- Rykowski K. 2012. Huragan w lasach. Klęska czy zakłócenie rozwoju? IBL, Sękocin Stary.
- Sławska M. 2018. Reakcja mezofauny glebowej na wielkoobszarowe zniszczenie drzewostanu przez huraganowe wiatry *Studia i Materiały CEPL, Rogów*, 20, 54: 24-30.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiad. Ekol.* XLVI, 1: 3-17.
- Szwagrzyk J., Gazda A., Dobrowolska D., Chečko E., Zaremba J., Tomski A. 2017. Tree mortality after wind disturbance differs among tree species more than among habitat types in a lowland forest in northeastern Poland. *Forest Ecology and Management* 398: 174-184.
- Teuscher M., Brandl R., Rösner S., Bufka L., Lorenc T., Förster B., Hothorn T., Müller J. 2011. Modelling habitat suitability for the Capercaillie *Tetrao urogallus* in the national parks Bavarian Forest and Šumava. *Ornithologischer Anzeiger* 50: 97-113.
- Versluijs M., Eggers S., Hjalten J., Lofroth T., Roberge J.-M. 2017. Ecological restoration in boreal forest modifies the structure of bird assemblages. *Forest Ecology and Management* 401: 75-78.
- Walankiewicz W., Czeszczewik D., Mitrus C., Bida E. 2002. Znaczenie martwych drzew dla zespołu dzięciołów w lasach liściastych Puszczy Białowieskiej. *Notatki Ornitologiczne* 43, 2: 61-72.
- Watson A., Moss R. 2008. Grouse. HarperCollins Publishers, London.
- Zawadzka D. 2016. Zmiany awifauny leśnej Polski na tle działań gospodarczych, zmian klimatycznych i zaburzeń przyrodniczych. *Studia i Materiały CEPL, Rogów* 46, 1: 71-87.
- Zawadzka D., Ciach M., Figarski T., Kajtoch Ł., Rejt Ł. (red.). 2013. Materiały do wyznaczania i określania stanu zachowania siedlisk ptasich w obszarach specjalnej ochrony ptaków Natura 2000. GDOŚ, Warszawa.
- Zawadzka D., Drozdowski S., Zawadzki G., Zawadzki J., Mikitiuk A. 2018. Importance of the old forest tree stands for bird diversity in managed pine forests - a case study from Augustów Forest (NE Poland) *Pol. J. Ecol.* 66, 2: 162-181.
- Żmihorski M. 2008. Zespół ptaków lęgowych wiatrołomu w Puszczy Piskiej. *Notatki Ornitologiczne* 49: 39-45.
- Żmihorski M. 2010. The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. *Biodiversity and Conservation* 19: 1971-1882.
- Żurek Z., Armatyś P. 2011. Występowanie głuszca *Tetrao urogallus* w ostojach karpackich – wnioski z monitoringu w latach 2005-2010. *Studia i Materiały CEPL, Rogów*, 13, 27, 2: 229-240.

Dorota Zawadzka¹ Grzegorz Zawadzki²

¹Institut Nauk Leśnych Uniwersytet Łódzki

Filia w Tomaszowie Mazowieckim

²Katedra Ochrony Lasu i Ekologii

Wydział Leśny SGGW w Warszawie

dorota_zaw@wp.pl, grzesiekgfz@op.pl