

DOKTORSKÁ DISERTAČNÍ PRÁCE



**Biologie hnízdění a zimního nocování ptáků ve stromových
dutinách – význam hnízdní predace, konkurence o dutiny
a mikroklimatu**

*Biology of breeding and wintertime roosting of birds in tree cavities – the roles of nest
predation, competition for cavities and microclimate*

Mgr. Martin Paclík

Školitel: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci

2011

Prohlašuji, že tato práce je mým původním dílem a žádná její část nebyla předložena k získání dalšího akademického titulu.

V Olomouci dne 31.8.2011

.....



„Každé zvíře ... následuje své přirozené předpisy. Jestliže je nedodrží, nepřežije. Když nesežene potravu, nebude jíst. Pokud nepřezimuje ve svém brlohu, nepřežije zimu. Jestliže nejedná v souladu se svou přirozeností, zemře.“

(Zenový mistr Seung Sahn)

Obsah

Abstrakt	5
Poděkování	7
Úvod	8
Motivace a cíle disertační práce	10
Seznam příložených příspěvků	12
Hnízdění ptáků ve stromových dutinách	13
Hlavní ekologické faktory působící na dutinohnízdiče	13
Letální efekty hnízdní predace a konkurence o dutiny	16
Neletální efekty rizika hnízdní predace a kompetice o dutiny	22
Zimní nocování ptáků ve stromových dutinách	23
Postřehy pro ochranu přírody	25
Význam budek	26
Význam kvality porostu	27
Význam kvality dutiny	28
Literatura	31
Příspěvek I.	40
Příspěvek II.	56
Příspěvek III.	76
Příspěvek IV.	83
Příspěvek V.	97
Curriculum vitae – Martin Paclík	105

Abstrakt

Předložená disertační práce pojednává o dvou střídajících se sezónních fenoménech hnízdění a zimního nocování ptáků v přirozených stromových dutinách. Kromě přehledu hlavních ekologických faktorů působících na ptáky při využívání stromových dutin a diskuse problematiky ochrany dutinohnízdíčů přináší následující konkrétní poznatky: A. Míra hnízdní predace (literární data) u datlovitých ptáků (Picidae) Evropy a Severní Ameriky je poměrně nízká (nicméně vypleněna může být až 1/3 hnízd) a souvisí s tělesnou hmotností jednotlivých druhů. Velké druhy „datlů“ trpí hnízdní predací více než druhy malé nejspíše kvůli nezbytně větším vletovým otvorům, které jsou tak přístupnější predátorům. Na plnění hnízd se podílí různí predátoři (zdokumentováno 23 druhů; plazi, ptáci, savci) a ptáci proti nim svá hnízda různými způsoby brání (přímo útoky, nepřímo blokováním otvoru, výběrem vhodných dutin/lesních plošek, nebo vhodným načasováním hnízdění). Velikost otvoru jako hlavní faktor míry predace rozděluje predátory na dvě skupiny – malé a velké – a potenciálně vysvětluje volbu strategie obrany hnízda (přímá obrana je žádoucí hlavně proti malým predátorům). B. Strakapoud velký (*Dendrocopos major*) fyzicky bránil hnízdo proti dominantnímu predátorovi/konkurentovi špačku obecnému (*Sturnus vulgaris*; experimentálně vystavený živý jedinec) a pozorovaná intenzita obou hlavních typů obrany hnízda – zvenku a zevnitř dutiny – rostla s postupem hnízdění. Vyrušení způsobené predátorem mělo za následek prodlevu v krmení mlád'at, kterou ovšem ptáci následně kompenzovali zvýšenou frekvencí krmení. Tento kompenzační efekt se výrazněji projevil ve fázi starších mlád'at, která vyžadují častější krmení. C. Noční teplota uvnitř stromových dutin (= potenciální zimní nocoviště dutinových ptáků) byla odvislá od venkovní teploty a fyzických charakteristik dutiny. Výraznější výkyvy ve venkovní teplotě mezi dnem a nocí vedly v souvislosti s následujícími izolačními vlastnostmi dutiny k tomu, že uvnitř dutiny bylo během noci tepleji než venku. K pomalejší ztrátě tepla vedl menší vletový otvor a lepší zdravotní stav stromu (~ lepší izolační vlastnosti dřeva). Výběr teplejší dutiny k zimnímu nocování je tedy reálný a existují pro něj indicie i bez předchozí zkušenosti ptáka s nocováním v dané dutině.

Abstract

In this thesis, I deal with two distinctive seasonal phenomena of breeding and wintertime roosting of birds in tree cavities. Besides the presented overview of the main ecological factors influencing the cavity nesting birds and the notes on management of cavity nesters, I brought up the following concrete results: A. Nest predation rate (literature data) in European and North American woodpeckers (Picidae) is low (but up to 1/3 of nests may be depredated) and correlates with species body weight – large woodpeckers suffer more from nest predation than small ones probably due to larger entrance sizes to nest cavities that are more accessible to predators. Various predators preyed upon the woodpecker nests (documented were 23 species; reptiles, birds, and mammals) and woodpeckers defended their nests by performing various behaviours (directly by strikes, indirectly by entrance blocking, proper cavity/habitat selection, or timing of the breeding). Entrance size as the main factor of nest predation rate divides the predators into two groups – small (that can enter the cavity) and large – and, in this respect, it may explain the choice of a defence type (direct defence is demanded mainly against small predators). B. Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) directly defended the nest against the dominant nest predator/competitor, the European Starling (Sturnus vulgaris; experimentally presented living captive individual). Observed intensity of both types of defence – the inside and outside defence – increased over the nesting cycle. Disturbance by predator caused an interruption in nestling feeding, which was later compensated for by increased feeding frequency. This compensatory effect was more apparent in the stage of old (than young) nestlings that are more demanding for adults in terms of feeding. C. Nighttime temperature inside the tree cavities (= potential roosting sites) correlated with ambient temperature and physical characteristics of cavities. Larger day-to-night fluctuations in the ambient temperature led in connection with following insulation mechanisms of cavities to the positive temperature increment of the cavity (cavity minus ambient temperature). Of physical characteristics, mainly smaller cavity entrance and better health status of the supporting tree led to slower heat loss. The selection of warmer cavities for roosting is thus possible and there exist the cues for prospecting birds.

Poděkování

Pozorování ptáků mě baví, vidím v něm smysl a při svých vycházkách za ptáky jsem vlastně došel až sem. Doktorské studium přitom bylo mým prvním blízkým setkáním s vědou, ale ne prvním pokusem vědu dělat. Předtím jsem si jednoduše myslel, že data se prostě „zpracovávají“ a články „píší.“ Byl to omyl a v souvislosti s tím bych chtěl odůvodnit následující: tato disertační práce obsahuje mnohem méně informací (publikovaných článků), než jsem na začátku svého studia plánoval (slíbil). Zatímco jsem se mj. trápil s psaním dvou *reviews*, vlastní terénní data sedimentovala v šuplíku, kde většina z nich leží dodnes. Tohle téma pro mě zkrátka bylo nové, tak trochu mne zahltilo a potřeboval jsem si o něm především udělat nějaký celkový obrázek.

V době mého doktorského studia mne provázelo několik osob, jejichž blízkost pro mne byla důležitá. Předně děkuji svému školiteli Karlu Weidingerovi, že mne svým kritickým přístupem přinutil přemýšlet o tom, co dělám. Velké díky patří Lucii Turčokové, která se během svého doktorského studia prala se stejnými problémy jako já a často jsme se s nimi prali společně. Tomáš Koutný mne inspiroval svým akademickým přístupem „neakademika“ a snad neustávající ochotou bavit se o ptácích (samozřejmě, že při čaji). Za to druhé a za všechny nakreslené obrázky děkuji renesančnímu člověku Martinu Valáškoví. Vladimíru Remešovi, Peteru Adamíkovi, Radku Hamplovi, Jiřímu Novosákovi a Bedřichu Turkovi (†) vděčím za vydatnou badatelskou inspiraci (od každého jedinečnou). Za nejnadšenější praktické zoology, tj. ty, kteří mají ke zvířatům opravdu blízko, považuji Václava Berana, Petra Pavlíka a Karla Kokrdu (velmi mně inspirovali k pobytu v přírodě). Velice děkuji Jiřímu Sládečkovi, který mi vyrobil perfektní kamerovou sestavu k prohlížení dutin. Beatě Matysiokové děkuji především za společně strávené chvíle v „kanclu“, Liboru Ševčíkovi a Karlu Kudelovi za účinné povzbuzování v osobním i pracovním životě. Honzovi Mísíkovi, Zdeňku Tyllerovi a Jardovi Kolečkovi děkuji za spolupráci a hlavně za to, že mi na sobě hezky ukazovali mé vlastní chyby. Za nenápadnou, ale silnou a dlouhodobou podporu a hlavně pochopení pro něco, co snad ani nejde pochopit, moc a moc děkuji Lucii Štěpánové, Věře Kollárové a celé mé rodině. Mamce patří dík za nikdy nekončící cesty na vlak; táta (†) mi ukázal cestu k přírodě polabských plání a k domácím zvířatům a to mi už zůstalo.

Těch lidí bylo určitě ještě více, snad se ti nejmenovaní neurazí – děkuji i jim (zejména Janě Štěpánkové). Také děkuji ptákům, že tak hezky zpívali a stromům, že to ustály.

Úvod

Přirozené stromové dutiny jsou velice svérázným prostředím už jen proto, že jsou součástí mnohdy stále ještě žijícího organismu – stromu. Navíc jsou pouze dočasným prostředím, ovšem s dlouhodobou dynamikou vzniku a zániku a jejich nabídka je obvykle nízká oproti alternativním typům prostředí (Lindenmayer *et al.* 1993, Wesolowski 1995).

Stromové dutiny obývá celá řada organismů, od rozmanitých mikroskopických forem, přes hmyz, až po ptáky a velké savce (Park & Auerbach 1954, Carlson *et al.* 1998, Gibbons *et al.* 2002), přičemž typické je zejména využití stromových dutin jako míst k rozmnožování či odpočinku. Mezi taxonomickými skupinami organismů se liší zastoupení druhů využívajících dutiny (Hansell 2000), mezi jednotlivými „dutinovými“ druhy se zase liší frekvence využití dutin oproti alternativnímu „otevřenému“ prostředí (obligátní × fakultativní uživatelé dutin; viz Newton 1994) a nebo preferované vlastnosti dutin (Wesolowski 1989, Li & Martin 1991, Carlson *et al.* 1998). Struktura společenstva dutinových organismů se mění s roční dobou či stářím dutiny a toto střídání obyvatel dutiny je připodobňováno k potravním řetězcům (koncept tzv. *nest webs*; Martin & Eadie 1999, Martin *et al.* 2004). Některé organismy mají schopnost dutiny aktivně vytvářet (primární obyvatelé dutin), k čemuž ale potřebují vhodný substrát připravený dalšími činiteli, zejména dřevokaznými houbami (Jackson & Jackson 2004), případně některými ekologickými disturbancemi (např. požáry; Saab *et al.* 2002). Ostatní dutinové organismy (sekundární obyvatelé dutin) jsou závislé na aktuálně existujících volných dutinách, ale některé z nich dokáží ukořistit i čerstvě vydlabané dutiny primárních obyvatel (Ingold 1989).

Jednou z hlavních modelových skupin organismů obývajících stromové dutiny jsou ptáci, kteří v dutinách hnízdí a nocují (další častou modelovou skupinou jsou stromoví netopyři; viz např. Sedgeley 2001). Frekventovaným tématem bádání je zejména využití stromových dutin ptáky k hnízdění, o čemž svědčí množství publikovaných prací (pro nástin problematiky viz např. Bednarz *et al.* 2004) a pořádání specializovaných konferencí (např. seriál *Hole breeding passerines*; viz Mazgajski 2008, <http://www.hole-breeding-meeting.ap.siedlce.pl/>). Hnízdění biologie dutinových ptáků má některá specifika. K nejobecnějším (i když ne vždy platným) poznatkům patří, že dutiny skýtají ptačím hnízdům lepší ochranu před predátory a negativními vlivy počasí než otevřený prostor, ale na druhou stranu je o ně sváděna intenzivní konkurence a vzhledem k opakovanému využití bývají často zamořeny parazity (Nilsson 1986). To vysvětluje evoluci některých životních znaků –

dutinohnízdiči mají např. kvůli nižšímu riziku hnízdní predace prodlouženou dobu hnízdní péče (Martin 1995) a sekundární dutinohnízdiči mají větší snůšky, což je vysvětlováno limitací nabídkou dutin, které si tito ptáci neumí dlabat (Martin 1993). Stromové dutiny i vlastnosti dutinově hnízdicích ptáků jsou dosti variabilní, což se následně odráží i na proměnlivé intenzitě působení uvedených faktorů a výše uvedená jednoduchá schémata nemusí platit vždy. Biologii hnízdění ptáků ve stromových dutinách proto rozhodně nelze považovat za zcela probádanou, mimo jiné i proto, že mnohé závěry pocházejí ze studia hnízdních budek a nemusejí přesně odrážet situaci v přirozených dutinách (Møller 1989, Purcell *et al.* 1997).

Další důvody zájmu o hnízdění ptáků ve stromových dutinách pocházejí z okruhu biologie ochrany přírody. Stromové dutiny jsou totiž pro svou vazbu na staré porosty a odumírající dřevo přímo ohrožovány lesnickým hospodařením (Scott 1979, Donald *et al.* 1998, Eyre 2010). To ovšem neznamená, že jsou dutinohnízdiči vždy ohrožení. Tato skupina zahrnuje jak extrémně ohrožené druhy ptáků, jako je např. strakapoud kokardový (*Picoides borealis*; IUCN 2010) žijící na Floridě, tak i druhy běžné či dokonce introdukované do jiných oblastí a tam utiskující místní faunu – takovým příkladem je zejména špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), který byl introdukován např. v severní Americe (Ingold 1989, Kerpez & Smith 1990). Ani důvody případného ohrožení nejsou jednotné. Zatímco např. pro většinu dutinohnízdičů je limitující výskyt mrtvého dřeva, pro zmíněného strakapouda kokardového znamená nárůst mrtvé dřevní hmoty po omezení „přirozených“ požárů fatální konkurenci datla chocholatého (*Dryocopus pileatus*). Podobné poznatky proto motivují ke vzniku dalších studií na dalších druzích a populacích. Ochranařsky důležitým faktem taktéž je, že primární dutinohnízdiči (zejména datlovití ptáci) urychlují vznik dutin oproti pozvolným rozkladným procesům a jsou tedy klíčovými druhy pro celá společenstva dutinových organismů (Martin & Eadie 1999, Martin *et al.* 2004). Problematika ochranařské biologie ale přesahuje hranice jednotlivých hnízdních gild např. tím, že dutinohnízdiči si mohou konkurovat s otevřeně hnízdicími ptáky (Bock *et al.* 1992, Martin & Eadie 1999). V neposlední řadě je třeba zmínit, že k dutinovým ptákům má silný vztah veřejnost, o čemž svědčí množství vyvěšovaných hnízdních budek – umělých dutin – které jsou častým (Zasadil 2001, Bluebirds Unlimited 2010), leč v některých aspektech sporným (viz např. Bock *et al.* 1992) způsobem praktické ochrany dutinohnízdičů.

Ve srovnání s hnízděním je zimní nocování ptáků ve stromových dutinách poněkud opomíjeným tématem (viz Velký & Krištín 2007). V některých ohledech, např. z pohledu ochrany přírody, nevyžaduje toto téma speciální pozornost – např. vyvěšené budky či dutiny

v nevytěžených porostech mohou stejně dobře sloužit k hnízdění i k zimnímu nocování. Nicméně faktory výběru dutiny k nocování se mohou lišit od těch, které se uplatňují při výběru dutiny k hnízdění. V zimě jsou jiné klimatické podmínky, při nocování nejsou ptáci dlouhodobě vázáni na jedno místo (mohou nocoviště častěji střídát) a mohou využívat i menší a otevřenější dutiny, než jaké jsou potřeba k hnízdění (Moore 1945). Výběr místa k nocování je ovšem jen jednou ze složek biologie přežívání zimy, která je kritickým obdobím v životě rezidentních ptáků obývajících vyšší zeměpisné šířky. Zájem biologů se často soustřeďuje na fyziologické jevy přímo související s energetikou organismů v zimním období, jako je např. hypotermie (Mayer *et al.* 1982, Reinertsen & Haftorn 1986), sezónní aklimatizace (Cooper & Swanson 1994) či management tukových zásob (Pravosudov & Grubb 1997). Výběr nocoviště z pohledu energetiky nocování potom řeší jen málo prací (Kendeigh 1961, Velký *et al.* 2010), ačkoli potenciálně má velký význam, protože denní ptáci tráví v zimě na nocovištích mnoho času a to navíc v energeticky nejnáročnější denní době, kdy jsou nejnižší teploty a není možné sbírat potravu. U ptáků různých hnízdních gild byl pozorován výběr příhodnějších míst k nocování podle různých kritérií včetně mikroklimatu (Mayer *et al.* 1982, Walsberg 1986, Webb & Rogers 1988, Cooper 1999). Stromová dutina se z tohoto pohledu jeví jako výhodné nocoviště, protože do jisté míry izoluje metabolické teplo vydávané organismem, což vede ke zvýšení teploty na nocovišti (Du Plessis & Williams 1994, Du Plessis *et al.* 1994, Cooper 1999). Nicméně už v neobsazené dutině je příhodnější mikroklima než ve venkovním prostředí (McComb & Nobble 1981, Du Plessis *et al.* 1994, Sedgeley 2001, Wiebe 2001). Přirozené dutiny se navíc ve svých mikroklimatech liší (Sedgeley 2001, Wiebe 2001), což je předpokladem pro výběr vhodných nocovišť.

Motivace a cíle disertační práce

V této disertační práci se zabývám ekologickými faktory působícími na dutinové ptáky – zejména hnízdní predací, konkurencí o dutiny a nočním mikroklimatem dutiny v zimním období – a to z následujících důvodů:

- Množství publikovaných prací na téma hnízdění ptáků ve stromových dutinách je obrovské a je těžké udělat si rychlou, ale přesto ucelenou představu o hlavních ekologických faktorech působících na dutinohnízdiče. Hodilo by se *review*, které

by zvýšilo povědomí o této problematice u tuzemských ornitologů a lidí, kteří se věnují praktické ochraně dutinohnízdíků.

- Je všeobecně přijímaným faktem, že míra hnízdní predace u dutinových ptáků je nižší oproti otevřeně hnízdícím ptákům. Dosavadní srovnávací studie (např. Nice 1957, Martin & Li 1992, Johnson & Kermott 1994, Martin 1995) ale zahrnují jen málo datových bodů (druhy nebo populace) a v rámci dutinohnízdíků vysvětlují pouze hrubé rozdíly mezi primárními a sekundárními dutinohnízdíči, ale už ne variabilitu uvnitř těchto skupin ani případné souvislosti jako je podíl predace na mortalitě hnízd, spektrum predátorů a obrana proti nim.
- Obrana hnízda může být v rozporu s dalšími prvky rodičovské péče. Není známo, jaký je vztah intenzity obrany hnízda a krmení mláďat u primárních dutinohnízdíků, kteří jsou pod velkým tlakem hnízdních konkurentů (ti se někdy chovají podobně jako predátoři) nuceni svá hnízda intenzivně bránit.
- Ačkoli stromové dutiny jsou považovány za výhodná nocoviště ptáků v zimním období, faktory, které určují jejich mikroklima a mohly by tak být vodítky pro ptáky při výběru dutiny k zimnímu nocování, nejsou dostatečně známy.

Konkrétní cíle disertační práce proto jsou:

- Vytvořit ucelený ale stručný literární přehled aktuálních poznatků o hlavních ekologických faktorech působících na ptáky při hnízdění ve stromových dutinách.
- Analýzou literárních dat přezkoumat dosavadní představu o nízké míře hnízdní predace primárních dutinohnízdíků a zaměřit se na vysvětlení variability v rámci této modelové skupiny; shrnout literární data o podílu predace na mortalitě hnízd, prokázaných predátorech a obraně hnízd proti nim.
- Zjistit efekt experimentálně vyvolané obrany hnízda na krmení mláďat u strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) a případný následný kompenzační efekt v podobě zvýšené frekvence krmení a to ve vztahu k fázi hnízdění (malá/velká mláďata).
- Popsat noční mikroklima ve stromových dutinách (potenciální nocoviště ptáků) během zimního období a zjistit jeho hlavní koreláty.

Tato disertační práce zahrnuje čtyři publikované práce (**Příspěvky I, II, III a V**; viz příloha) a jeden dosud nepublikovaný rukopis (**Příspěvek IV**). V následujícím textu propojuji poznatky z dílčích prací, uvádím doplňující příklady a pohledy na problematiku a v závěru práce vyvozují několik postřehů týkajících se ochrany přírody. Metody řešení cílů disertační práce jsou uvedeny v metodikách jednotlivých publikovaných prací (viz příloha), případně je na ně upozorněno v textu (nepublikovaná data).

Seznam příložených příspěvků

Příspěvek I

Paclík M. & Reif J. 2005: Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. *Sylvia* 41: 1–15.

Příspěvek II

Paclík M., Misík J. & Weidinger K. 2009: Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review. *Annales Zoologici Fennici* 46: 361–379.

Příspěvek III

Misík J. & Paclík M. 2007: Predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) kunou (*Martes* sp.). *Sylvia* 43: 173–178.

Příspěvek IV

Paclík M., Misík J. & Weidinger K. (*in prep.*): Compensation for predator-induced reduction in nestling feeding rate in the Great Spotted Woodpecker. Podmíněně přijato v *Journal of Ethology*.

Příspěvek V

Paclík M. & Weidinger K. 2007: Microclimate of tree cavities during winter nights: implications for roost-site selection in birds. *International Journal of Biometeorology* 51: 287–293.

Hnízdění ptáků ve stromových dutinách

Hlavní ekologické faktory působící na dutinohnízdiče (Příspěvek I)

Stromové dutiny i dutinová ptáci jsou ve svých projevech velmi variabilní. Ačkoli dutiny jsou do jisté míry uzavřeným prostředím od svého okolí, jejich důležitou charakteristikou je paradoxně právě jejich otevřenost, jejíž míra je variabilní (obr. 1). Přesný předěl mezi dutinou a otevřeným prostorem je proto možné stanovovat jen arbitrárně. Otevřenost dutiny a další morfologické charakteristiky mají potom své biologické důsledky – otevřenost charakterizovaná velikostí otvoru je např. prediktorem mikroklimatu v dutině (např. **Příspěvek V**) a rizika vyplnění hnízda (**Příspěvek II**). Definice dutinohnízdičů a zejména jejich klasifikace do podskupin (fakultativní/obligátní, primární/sekundární) je taktéž problematická a různé pokusy o takové třídění se proto mohou výrazně lišit (**Příspěvek I**, srovnej s Newton 1994). Dutinohnízdiči jsou ovlivňováni několika hlavními ekologickými faktory, konkrétně omezenou nabídkou dutin, mezidruhovou konkurencí, hnízdní predací, zamořením hnízd ektoparazity a fyzikálními faktory prostředí a navíc se může lišit biologie hnízdění ptáků v přirozených dutinách oproti hnízdním budkám. Odpovědí na působení těchto faktorů je zejména výběr vhodné dutiny (kritéria se ovšem mohou různit a dokonce být v protikladu), příp. určité chování rodičů (např. obrana hnízda, zpoždění hnízdění, zvýšená frekvence krmění) a v neposlední řadě přizpůsobení životních historií (např. velikosti snůšky, délky pobytu mláďat v hnízdě; **Příspěvek I**).

Omezená nabídka hnízdních dutin

K limitaci velikosti populací sekundárních dutinohnízdičů nabídkou dutin dochází v mladších lesních porostech a nedostatek dutin je často připisován lesnickému hospodaření (Newton 1994, Eyre *et al.* 2010). Nejde ovšem jen o prostý počet dutin, ale také o jejich distribuci v prostoru (Newton 1994, Loyn & Kennedy 2009) a rozmanitost nabídky (Remm *et al.* 2008). Limitující mohou být jen vhodné dutiny, o které je proto vedena konkurence (Nilsson 1984, Newton 1994). Limitní nabídkou dutin je vysvětlována evoluce větší snůšky sekundárních dutinohnízdičů (Martin 1993, ale viz Beissinger 1996, Wiebe *et al.* 2006). Lokálně limitující nabídka dutin může napomáhat soužití různých ptačích gild navzájem si konkurujících o potravu (otevřeně × dutinově hnízdící druhy; Bock *et al.* 1992, Martin & Eadie 1999). Primární dutinohnízdiči se nedostatku hnízdních příležitostí vyhýbají dlabáním vlastních dutin, ale mohou být limitováni vhodným substrátem (Martin 1993, Schepps *et al.* 1999) či



Obr. 1: Schematické znázornění nejednoznačnosti pojmu „stromová dutina.“ Mezi relativně „uzavřenou“ dutinou (zcela vlevo) a otevřeným prostorem (zcela vpravo) lze vymezit přinejmenším ještě další varianty, které by se daly nazvat jako „polodutina“ (druhý obrázek zleva) a „výklenek“ (třetí zleva). Tato variabilita v otevřenosti dutin, zohledněná např. hlavními typy ptačích budek (např. sýkorník × rehkovník; Obhlídal 1977, Zasadil 2001), by měla být uvažována i při studiu přirozených dutin a jejich obyvatel.

mezidruhovou konkurencí o jimi vydlabané dutiny ze strany sekundárních dutinohnízdíčů (Ingold 1989, Smith 2005).

Mezidruhová konkurence

K mezidruhové konkurenci o dutiny dochází zejména v místech s nedostatkem dutin, ale ptáci si mohou konkurovat o určité preferované dutiny i v místech na dutiny bohatých. Konkurence mnohdy působí protichůdně k dalším faktorům, tj. dutina výhodná z jiného pohledu (např. nižšího rizika predace) se může stát nevýhodnou díky konkurenci (Nilsson 1984, Carlson *et al.* 1998; viz také poznámky u jednotlivých faktorů níže). Konkurence ale nemusí být všudypřítomná a často pozorované střety ptáků u dutin nejsou jejím dostatečným důkazem, pokud nevedou např. ke smrti jednoho z protivníků (viz Merilä & Wiggins 1995) či jeho mláďat (např. Walters & Miller 2001; tzv. letální efekty), příp. jinému negativnímu ovlivnění biologické zdatnosti (tzv. neletální efekty). Obrana proti konkurentům zahrnuje výběr vhodné dutiny (např. s menším otvorem, kudy se konkurent neprotáhne; Dobkin *et al.* 1995), zpoždění hnízdění oproti konkurentovi (Ingold 1989, ovšem viz Wiebe 2003) či přímou (fyzickou) obranu hnízda (Wiebe 2004).

Hnízdní predace

Míra hnízdní predace je u dutinově hnízdících ptáků nižší než u otevřeně hnízdících ptáků (nejnižší je u primárních dutinohnízdíčů; Nice 1957, Nilsson 1986, Martin & Li 1992), čímž je vysvětlováno prodloužení doby hnízdní péče o mláďata u dutinových ptáků (Martin 1995).

Predace ovšem zůstává nejčastějším důvodem ztráty hnízda a někdy dosahuje i vysoké míry (70 %; Walankiewicz 2002). Protože riziko vyplenění hnízda se liší mezi dutinami, mohou si ptáci k hníždění vybírat bezpečnější dutiny (výše nad zemí, s menším vletovým otvorem; Nilsson 1984, Walankiewicz 1991), o které ale v souvislosti s tím může být sváděna mezidruhá konkurence (Nilsson 1984, Carlson *et al.* 1998). Dutinová ptáci ale brání svá hnízda proti predátorům i přímo, podobně jako před agresivními konkurenty (Král & Bičák 1992, Fisher & Wiebe 2006a).

Zamoření hnízd ektoparazity

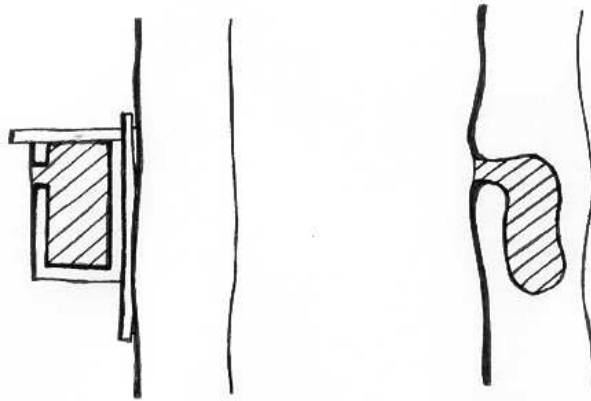
Ptáci dokáží rozpoznat a vyhýbat se dutinám s parazity (Christe *et al.* 1994). Ne vždy se ale vyhýbají dutinám se starými hnízdy, jak by se dalo předpokládat. Staré hnízdo může být totiž signálem nižšího rizika predace v dutině (Olsson & Allander 1995) a může v něm být dokonce méně parazitů než v prázdných dutinách (Mappes *et al.* 1994). Problém ektoparazitů v hnízdech ptáků je tedy složitější než se zdá už proto, že ve stromových dutinách existují celá společenstva ptačích parazitů a jejich predátorů nebo parazitoidů (Davis *et al.* 1994) a starý hnízdní materiál se zde může rozkládat nebo být ptáky vynášen (Wesołowski 2000, Mazgajski *et al.* 2004). Riziko parazitace či její negativní efekt jsou ptáci schopni zmírnit (příp. kompenzovat) také použitím určitého materiálu ve výstelce (Gwinner *et al.* 2000) nebo častějším krmením parazitovaných mláďat (Tripet *et al.* 2002).

Fyzikální faktory prostředí

Dutiny chrání hnízda před působením počasí, ale některé mohou být např. vyplaveny deštěm (Radford & Du Plessis 2003), nebo v nich hrozí riziko přehřátí snůšky (Inouye *et al.* 1981, Nilsson 1986). Omezená velikost vnitřního prostoru dutiny zase potenciálně snižuje komfort mláďat. Takovým negativním vlivům mohou ptáci předcházet např. výběrem vhodně orientovaných dutin vzhledem ke světovým stranám (Gaedecke & Winkel 2005), přizpůsobováním velikosti snůšky objemu dutiny (Karlsson & Nilsson 1977), případně dlabáním vlastních dutin sobě na míru u primárních dutinohnízdíčů (Inouye *et al.* 1981, Wiebe 2001). O vhodné dutiny může být vedena konkurence (Gustafsson 1988).

Přirozené dutiny versus umělé hnízdní budky

Hnízdní budky mohou vést ptáky k odlišnému chování než přirozené dutiny. Některými ptáky jsou vnímány jako atraktivní místa k hníždění (obr. 2) a mohou výrazně zvyšovat jejich početnost (Drent 1987, Newton 1994). V některých případech byla v budkách zjištěna



Obr. 2: Budky jsou umělý systém a zcela nereflektují vlastnosti přirozených dutin. Jsou obvykle větší než přirozené dutiny daného druhu – např. obvyklý sýkorník (vlevo) může mít větší objem než dutina mnohem většího strakapouda velkého (vpravo). To ptákům zřejmě umožňuje klást v budkách větší snůšky. Navíc, díky čištění, přesné velikosti otvoru pro daný druh, zábranám proti predátorům a odolnosti vůči počasí jsou budky obvykle bezpečnými místy k hnízdění. Pravidelné (= dobře předvídatelné) rozmístění v prostoru, vizuální uniformita budek a jejich nápadnost kvůli umístění mimo kmen mohou ovšem vybízet některé predátory (kuna, strakapoud) ke specializaci na plnění hnízd v budkách. „Budkové“ studie by měly přesně popisovat rozměry a způsob vyvěšení budek a péče o ně, protože to všechno může ovlivňovat sledované proměnné (Lambrechts *et al.* 2010).

(obousměrně) odlišná míra hnízdní predace (často ale nižší) a zastoupení hnízdních predátorů (opomíjení i specializace na plnění budek; Nilsson 1984, Purcell *et al.* 1997, Miller 2002), časování hnízdění (časnější; Purcell *et al.* 1997), velikost snůšky a produktivita (většinou vyšší; Purcell *et al.* 1997), zamoření hnízd parazity (obousměrné rozdíly; Møller 1989, Wesołowski & Stańska 2001). Vyvěšení hnízdních budek může mít vliv na složení společenstva ptáků (Bock *et al.* 1992). Závěry vyvozené pouze ze studia budkových populací (např. velká snůška sekundárních dutinohnízdíčů) proto mohou být zkresleným obrázkem o životě dutinohnízdíčů (Møller 1989) a ochrana dutinohnízdíčů pomocí masivního vyvěšování budek nemusí být vhodným řešením.

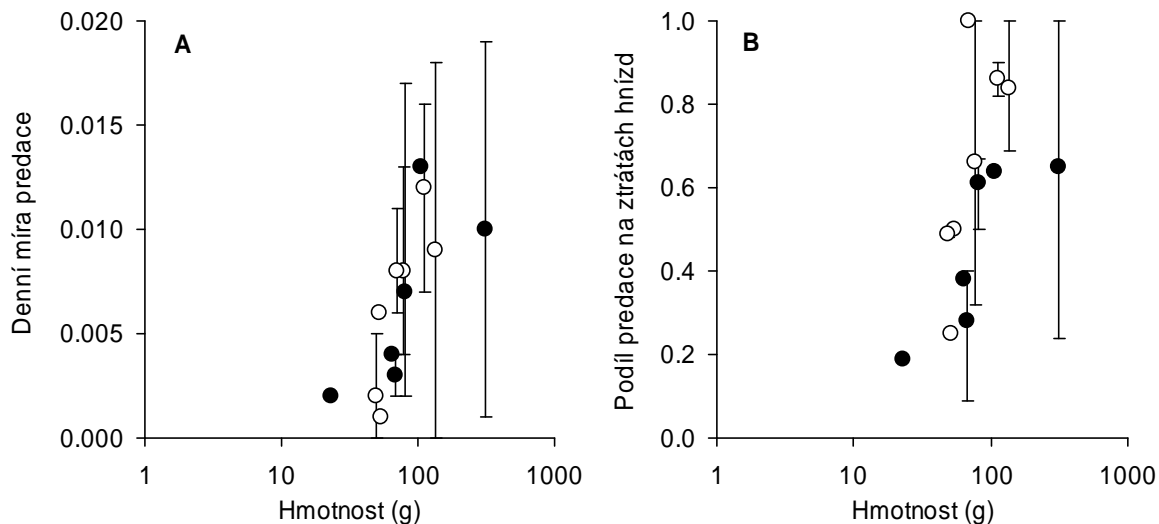
Letální efekty hnízdní predace a konkurence o dutiny (Příspěvky II a III)

Zatímco vyplenění hnízda a zkonsumování jeho obsahu (vajíček nebo mláďat) nějakým živočichem je nepochybnou predační událostí, v případě konkurence mohou nastávat různé situace: Jednou z hypotetických možností je přednostní obsazení vhodných (nebo všech

přítomných) dutin konkurentem, které znamená jejich znepřístupnění pro „postižený“ druh (exploatační konkurence). Konkurence o dutiny ale zřejmě neprobíhá takhle „mírumilovně“, protože ptáci se u dutin fyzicky střetávají a dosavadní majitel může přijít o již obhajovanou dutinu (interferenční konkurence; viz např. Ingold 1989). V obou jmenovaných případech je slabší druh nucen zahnízdit v méně příhodných dutinách nebo nezahnízdí vůbec (neletální působení), v druhém případě může ale být zraněn či zabit (letální působení; Merilä & Wiggins 1995). Variantou letálního působení konkurence, která mne v této práci nejvíce zajímala, je vyplenění dutiny s aktivním hnízdem (zničení vajec či zabití mlád'at, vyhození obsahu hnízda z dutiny či zastavění materiálem; Walters & Miller 2001). Přestože i zde je chování konkurenta obvykle motivováno ziskem dutiny k hnízdění, z pohledu slabšího je taková situace obdobná vyplenění hnízda predátorem. To někdy vede k zahrnování posledního jmenovaného typu konkurence o dutiny pod pojem hnízdní predace v širším slova smyslu (Walters & Miller 2001) a držím se toho i já v této disertační práci (viz **Příspěvek II**). Nemělo by to ale vést k zastírání případných ekologických rozdílů mezi těmito jevy, protože predátoři mohou přednostně plnit jiné dutiny než konkurenti (Nilsson 1984, Fisher & Wiebe 2006b).

Míra hnízdní predace

Datlovití ptáci jsou tradičně považováni za skupinu trpící jen málo hnízdní predací. To bylo z velké části potvrzeno i analýzou literárních dat na evropských a severoamerických „datlech“ (**Příspěvek II**). Míra hnízdní predace se pohybovala od nuly do 35 % (medián = 13 %) a hnízdní úspěšnost od 42 do 100 % (medián = 80 %). K zajímavým zjištěním mj. patřilo, že denní míra predace rostla s hmotností druhu (obr. 3), zatímco denní míra přežívání zůstávala stejná. Spíše než přímému efektu hmotnosti těla to nasvědčuje roli velikosti vletového otvoru do dutiny při pasivní obraně hnízda. Vletové otvory bývají u primárních dutinohnízdí vytesány přesně na míru, větší druhy si logicky musí dlabat větší vletové otvory a ty jsou zase přístupnější většímu počtu predátorů (viz Wesołowski 2002). Výsledky zároveň nasvědčují rozdílným důvodům hnízdních ztrát u malých a velkých druhů datlovitých ptáků, protože na přibližně stejnou hnízdní úspěšnost byl nalezen rostoucí podíl predace na celkových ztrátách hnízd (obr. 3). Použitá literární data ovšem mají mnohé nedostatky, např. převažující nízký počet hnízd ve studiích (medián = pouhých 35 hnízd, maximum 1 303 hnízd). Malá velikost vzorku pravděpodobně vede k podhodnocování skutečné hnízdní úspěšnosti, která je přirozeně vysoká. „Ulétnutí“ hodnot směrem nahoru je tedy omezeno a větší odchylky proto



Obr. 3: Závislost denní míry predace (A) a podílu predace na celkových ztrátách hnízd (B; průměr, rozsah) na hmotnosti těla „datla“ není lineární, ale spíše logaritmická (srovnej s **Příspěvek II**, Fig. 1). Při určité tělesné velikosti, která znamená určitou minimální velikost vletového otvoru do hnízdní dutiny, je již dutina přístupná většině hlavních predátorů a míra hnízdní predace či podíl predace na celkových ztrátách hnízd se již nezvyšuje tak rychle pravděpodobně kvůli jiným způsobům obrany hnízda než je nepřímá (pasivní) obrana nepřístupností dutiny (prázdné body: severoamerické druhy, plné body: evropské druhy).

nastávají směrem dolů (**Příspěvek II**, Fig. 2; srovnej s Beintema 1996). Navíc, odhady hnízdní úspěšnosti (včetně Mayfieldovy metody; viz Weidinger 2003) většinou zahrnují nereálný předpoklad homogenity denní míry přežívání hnízd během hnízdního cyklu a práce řešící tento nedostatek jsou vzácné (Fisher & Wiebe 2006b).

Predátoři hnízd

Hnízda evropských a severoamerických „datlů“ byla pleněna 23 druhy predátorů (jeden plaz, osm ptáků a 14 druhů savců; **Příspěvek II**), které se ovšem výrazně neliší od predátorů jiných typů ptačích hnízd (Thompson 2007, Weidinger 2009). Výjimkou jsou specializovaní konkurenti o dutiny (odcizování „hnízd“ je typické zejména pro dutiny či uzavřená hnízda; viz Lindell 1996), zejména špaček obecný. U některých predátorů, např. hlodavců, jsou důvody k vyplenění hnízda evidentně smíšené (potrava + zisk dutiny k postavení hnízda; Adamík & Král 2008). Menší počet zjištěných predátorů může být důsledkem ztížené přístupnosti dutin pro některé typické predátory otevřených ptačích hnízd (např. velké krkavcovité ptáky, Corvidae; viz Thompson 2007, Weidinger 2009), ale také menšího vzorkovacího úsilí (Weidinger 2008). Predace je oportunistický jev a predátorem může být

prakticky každé zvíře schopné se k hnízdu dostat a zkonsumovat (nebo v širším slova smyslu zničit) jeho obsah. To se ale v případě některých druhových kombinací predátor × kořist může stávat třeba jen příležitostně, například pro evropské kuny (*Martes spp.*) jsou hnízda strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) většinou nedobytná (Kosinski & Winiecki 2004) a k jejich vyplenění dochází jen vzácně a za určitých okolností (ztrouchnivělé dřevo; **Příspěvek III**). V souvislosti se schopností protáhnout se vletovým otvorem daného druhu kořisti lze predátory rozdělit na relativně malé a velké. Pokud chtějí „velcí“ predátoři vyplenit hnízdo, musí otvor násilně zvětšit nebo probourat stěny dutiny (**Příspěvek III**, viz také Misík 2009), což činí velká a silná zvířata jako jsou v extrému např. medvědi baribalové (*Ursus americanus*; Walters & Miller 2001). Literární data o predátorech hnízd datlovitých ptáků je ovšem nutno brát spíše jako orientační a jako motivaci k dalšímu studiu – většina z uvedených predátorů je totiž neadekvátně zdokumentovaná (nepřímé důkazy) a východiskem z této situace je pouze častější užití videomonitoringu hnízd (Thompson 2007, Weidinger 2008).

Obrana hnízda – literární data

Obranu hnízda lze orientačně rozdělit do dvou hlavních typů. Přímá obrana hnízda snižuje riziko vyplenění hnízda, ale rodiče při ní v různé míře riskují vlastní život či zdraví (Montgomerie & Weatherhead 1988, Caro 2005). Za nepřímou obranu hnízda lze považovat chování rodičů snižující riziko vyplenění hnízda, které nepředstavuje zvýšený risk pro ně samé (Martin *et al.* 2000).

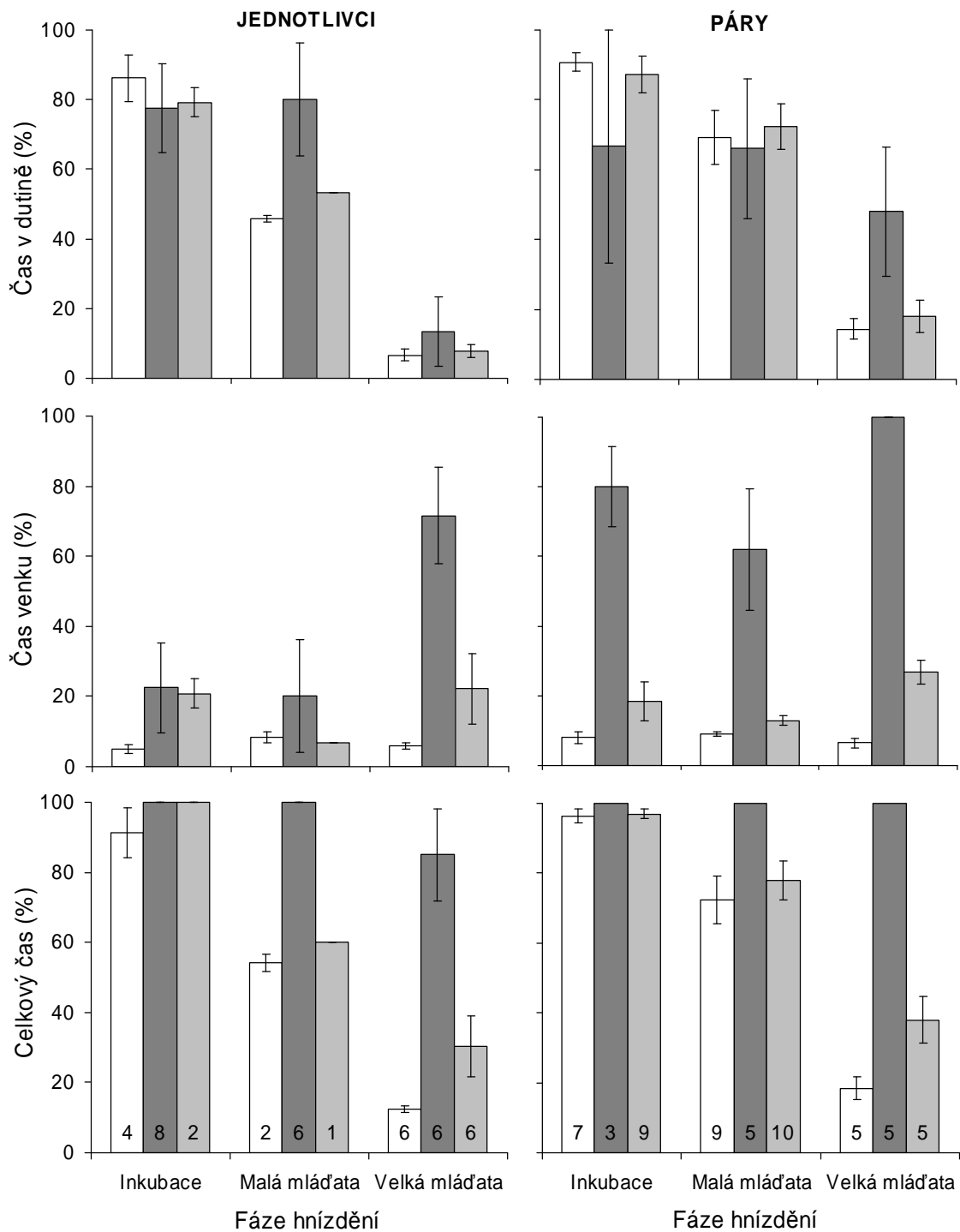
Sebraná literární data ukázala, že datlovití ptáci brání svá hnízda proti predátorům přímo útoky a blokováním otvoru do dutiny, či nepřímo výběrem vhodných dutin/lesních plošek či vhodným načasováním hnízdění (**Příspěvek II**). Přímá obrana hnízda u datlovitých ptáků je popisována většinou na základě nahodilých pozorování a doposud byly publikovány jen dvě cílené (experimentální) studie – datel zlatý (*Colaptes auratus*) v nich bránil hnízda proti modelům predátorů špačka obecného a čikarí červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*; Wiebe 2004, Fisher & Wiebe 2006a). Nepřímá obrana hnízda je obvykle interpretována ze změn rizika predace podle umístění hnízda nebo časování hnízdění a takové závěry spíše než na skutečnou obranu ukazují na potenciál obrany hnízda. Jevy, které při nepřímé obraně hnízda hrají roli, jsou detektabilita dutiny predátorem, obtížnost přístupu k dutině a do dutiny. Konkrétními faktory rizika predace hnízd datlovitých ptáků jsou výška hnízda nad zemí (Fisher & Wiebe 2006b), velikost otvoru (**Příspěvek II**), hloubka dutiny (Fisher & Wiebe 2006b), vlastnosti dřeva (Walters & Miller 2001), stáří dutiny (Nilsson *et al.* 1991), okolní

biotop (Rolstad *et al.* 2000, Fisher & Wiebe 2006b) a časování hnízdění (Wiebe 2003, Smith 2005). Téma obrany hnízda u datlovitých ptáků by si zasloužilo hlouběji probádat – zejména ve vztahu k výše navrženému dělení predátorů na relativně malé a velké, protože každá skupina zřejmě vyžaduje jiný typ obrany hnízda (malí predátoři: přímá fyzická obrana, zhoršení detektability a přístupu k dutině, vhodné načasování hnízdění; velcí predátoři: ztížení přístupu do dutiny). Zde se nabízí zajímavá syntéza: velikost otvoru jako hlavní faktor míry predace rozděluje predátory na dvě skupiny – malé a velké – a potenciálně vysvětluje volbu strategie obrany hnízda. Ověření toho, zda to tak funguje, ovšem vyžaduje další studium přímé obrany hnízda na různých kombinacích predátor × kořist a použití přesvědčivějších modelů predátorů či nejlépe živých jedinců, u kterých by mělo být simulováno jejich přirozené chování namísto pouhého statického umístění „vycpaniny“ u hnízda (Lima 2002). Poznatky o nepřímé obraně hnízda by měly vycházet ze studia výběru umístění hnízda a časování hnízdění podle rizika predace na různých místech s odlišným predačním tlakem, ovšem nejlépe se znalostí dominantních predátorů (videomonitoring).

Obrana hnízda – vlastní nepublikovaná data

V této kapitole stručně popisuji vlastní data o přímé obraně hnízda u strakapouda velkého zejména s cílem představit zázemí pro studium neletálních efektů rizika predace (**Příspěvek IV**), které jsou popisovány v další kapitole. Podrobný popis obrany hnízda není cílem této práce a výsledky budou teprve připraveny k publikaci (pro předběžné závěry viz Misík 2009). U hnízd strakapoudů velkých jsme (J. Misík, M. P. a K. Weidinger) experimentálně vystavovali živého jedince dominantního konkurenta/predátora špačka obecného (dále jen predátor; odůvodnění viz výše). Špaček je pro strakapouda „malý“ predátor (strakapoudí dutiny jsou mu přístupné; viz výše), proti kterému je tedy žádoucí bránit hnízdo přímo. Obranu hnízda klasifikujeme do dvou hlavních typů – obrana zevnitř (blokování otvoru) a zvenku dutiny (nálety a útoky na špačka) – a kvantifikujeme ji na základě srovnání času stráveného strakapoudy uvnitř dutiny nebo venku ale v blízkosti dutiny během přítomnosti špačka a v nerušené fázi pokusu (srovnej s Wiebe 2004, Fisher & Wiebe 2006a). S cílem simulovat reálné podmínky byl použit živý jedinec špačka (vystavován u hnízda v malé kleci) a bylo minimalizováno rušení člověkem během pokusu zejména tím, že špaček v kleci nebyl k hnízdu přinášán výzkumníkem, ale dopravován pomocí lanovky ze vzdáleného krytu (pro metodické detaily viz Misík 2009, **Příspěvek IV**).

Strakapoudi ($n = 11$ párů) proti špačkovi svá hnízda aktivně bránili a rozložení času stráveného obranou hnízda zvenku a zevnitř dutiny záviselo na fázi hnízdění (inkubace, malá



Obr. 4: Čas (%) strávený strakapoudy uvnitř hnízdní dutiny (nahore), venku v blízkosti dutiny (uprostřed) a celkově u hnízda (v dutině či venku; dole) během tří fází pokusu s vystavením predátora špačka obecného (bílé sloupce – nerušená fáze, 60 min; tmavošedé sloupce – vystavení špačka, 5 min; světle šedé sloupce – fáze po sejmutí špačka, 60 min), ve třech fázích hnízdění (inkubace, malá mláďata, velká mláďata) a podle počtu účastnících se ptáků (vlevo – jednotlivci, vpravo – páry). Jsou zobrazeny průměry \pm SE, $n = 11$ hnízd, čísla ve sloupcích znamenají dílčí počty hnízd (součty hnízd mezi jednotlivci a páry pro stejnou fázi pokusu a hnízdění = 11). Pokus byl proveden třikrát na stejných hnízdech, stejné hnízdo může ale být při opakování pokusu v rozdílných kategoriích jednotlivci/páry).

mlád'ata, velká mlád'ata) a počtu aktuálně reagujících rodičů (jeden, oba). V ranných fázích hnízdění (inkubace, malá mlád'ata) ptáci přednostně zajišťovali obranu zevnitř dutiny a v tomto ohledu se nelišila reakce jednotlivých ptáků a párů (obr. 4). Obraně zvenku se u párů věnoval druhý z rodičů (ptáci se ale střídali) a proto čas strávený obranou zvenčí byl mnohem delší u párů než u jednotlivců. V poslední fázi hnízdění (velká mlád'ata) bránili hnízdo zevnitř jen páry, avšak míra obrany zvenku v této fázi hnízdění vzrostla u jednotlivců i párů (obr. 4).

Na základě porovnání experimentální a kontrolní (nerušené) fáze pokusu lze kvantifikovat míru obranného chování. Samotná přítomnost v dutině z tohoto pohledu nemusí vypovídat o obraně hnízda v případech, kdy se oproti nerušené fázi pokusu její míra nezvýšila. Zejména v ranných fázích hnízděního cyklu byla totiž míra přítomnosti v dutině přirozeně vysoká i v nerušené periodě (např. u fáze inkubace blížící se 100 %). Byl zde ale nalezen kvalitativní rozdíl, který svědčí pro obranné chování – zatímco v nerušené fázi pokusu ptáci zahřívají vejce či mlád'ata na dně dutiny, v přítomnosti špačka setrvali v otvoru (blokování přístupu do dutiny) či přinejmenším pravidelně vykukovali (kontrola chování predátora). Nárůst přítomnosti venku u dutiny viditelněji svědčí o intenzivním obranném chování vůči špačkovi. Kromě přímé obrany v přítomnosti špačka bylo zjištěno také zvýšené střežení hnízda v době po simulovaném „odletu“ predátora (mírně zvýšené riziko predace). Proti špačkovi, který dokáže rychle obsadit strakapoudí dutinu, je zřejmě potřeba být ostražitý. Střežení hnízda ale může přinášet neletální efekty rizika predace popisované v další kapitole.

Neletální efekty rizika hnízdní predace a kompetice o dutiny (Příspěvek IV)

Hnízdní predátoři/konkurenti mají na svou kořist kromě bezprostředních letálních efektů, když ničí vejce či zabíjejí mlád'ata (viz předchozí kapitoly), také efekty neletální, když svou přítomností např. „nutí“ rodiče hnízdit v méně příhodných dutinách (**Příspěvek I**) či snižovat intenzitu krmení (Martin *et al.* 2000) a tím ovlivňují budoucí biologickou zdatnost mlád'at (Metcalf & Monaghan 2001, Cresswell 2008). Konflikt mezi bezprostředními a budoucími efekty predace proto vyžaduje plastickou odpověď v chování rodičů na základě aktuálního rizika predace. Zatímco v přítomnosti predátora je potřeba hnízdo bránit, krmení mlád'at lze koncentrovat do bezpečnějších období (Lima & Bednekoff 1999, Eggers *et al.* 2005). Ušlá krmení v době zvýšeného rizika predace by potenciálně mohla být kompenzována po odeznění nebezpečí a tento kompenzační efekt je očekáván zejména ve fázi velkých mlád'at,

kteřá bývají intenzivněji bráněna (viz Caro 2005) i krmena (např. Dunn *et al.* 2010). V této studii jsme (M. P., J. M., K. W.) proto testovali, zda dočasně přerušené krmení mláďat u strakapouda velkého kvůli střežení hnízda po setkání se s predátorem (špaček obecný, viz předchozí kapitola) bude později kompenzováno zvýšenou frekvencí krmení.

Kromě přímé obrany během přítomnosti špačka (viz výše) strakapoudi v různé míře střežili hnízdo i po odeznění nebezpečí a ti, kteří delší dobu střežili, poté úměrně zvýšili frekvenci krmení, takže ve výsledku se počet zakrmení ve fázi pokusu před a po vystavení predátora statisticky nelišil (**Příspěvek IV**). To alespoň na úrovni frekvence krmení nasvědčuje schopnosti rodičů kompenzovat krmení ušlá z důvodu obrany hnízda později v bezpečné periodě (tj. snižovat potenciální neletální efekt přítomnosti predátora). Otázkou ale zůstává skutečné množství donesené potravy a tedy skutečná efektivita takového kompenzačního chování. Alternativním významem zvýšené frekvence krmení totiž může být snaha být častěji u hnízda a být tak připraven hnízdo bránit, ale přitom také krmit, byť menšími sousty (Martindale 1982). To ale může rozhodnout jen další studium, nejlépe soustavný videomonitoring hnízd který by přinesl jak data o krmení mláďat, tak o „přirozené“ frekvenci střetů mezi strakapoudy a špačky u hnízda.

Zimní nocování ptáků ve stromových dutinách (Příspěvek V)

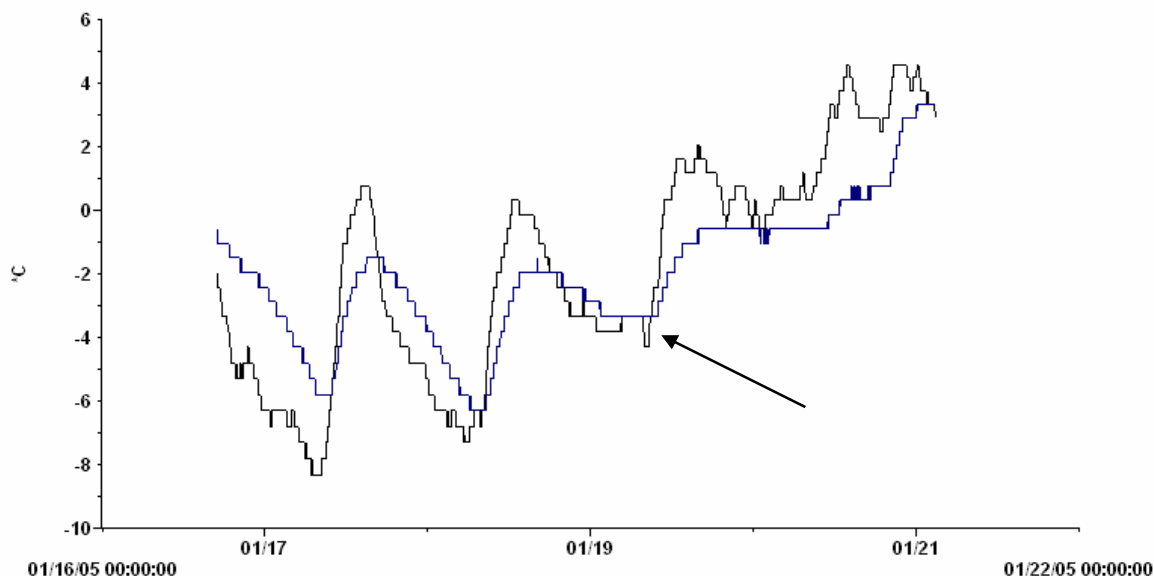
Dutinově nocující ptáci využívají ochrany dutin před nepřízní počasí v energeticky náročném zimním období. Na nocování ptáků ve stromových dutinách působí různé vlivy a ptáci na ně odpovídají mj. ekologicky výběrem dutiny (Velký *et al.* 2010), ale i fyziologicky, např. příležitostným upadáním do hypotermie (Mayer *et al.* 1982). Za ústřední lze přitom považovat vliv venkovní teploty, ačkoli výběr dutiny k nocování může záviset také na přítomnosti parazitů (Christe *et al.* 1994), konkurentů (Dhondt & Eyckerman 1980), nebo riziku predace v dutině oproti větroví (viz Dhondt *et al.* 2010).

Noční teplota stromových dutin (potenciální zimní nocoviště dutinových ptáků) je odvislá od venkovní teploty a fyzických charakteristik dutiny (**Příspěvek V**). Analýza jednodenních záznamů teploty ze 70 stromových dutin ukázala rozdíl průměrné noční teploty v dutině od venkovní o $-2,4$ až $+4,9$ °C, který rostl s většími výkyvy v teplotě mezi dnem a nocí. Teplota v dutině klesala s větší velikostí otvoru a s horším zdravotním stavem stromu – dutiny ve zdravých stromech byly teplejší než v mrtvých stromech, ale tento rozdíl se vytrácel

při vyšších venkovních teplotách. Stejný výsledek přinesla i analýza opakovaných měření teploty v pěti stejných dutinách během 12 dní.

Cyklická variabilita ve venkovní teplotě je tedy v souvislosti s fyzickými izolačními mechanismy dutiny generátorem teplejšího mikroklimatu v dutině během noci (a chladnějšího ve dne; obr. 5). Je velmi pravděpodobné, že ani sebelépe izolovaná dutina by bez těchto výkyvů ve venkovní teplotě nebyla teplejší než okolní prostředí. V dutinách může být během noci dokonce chladněji než venku, čímž se výhodnost nocování dutině může vytrácet – to je proto výhodné hlavně při chladném počasí a kolísavých teplotách během dne (tyto dvě situace jsou v zimě navzájem korelované). Rozdíly v mikroklimatu mezi dutinami potom vyplývají z rozdílných fyzických charakteristik, které ovlivňují míru zpoždění ve vyrovnávání teploty uvnitř dutiny oproti teplotě venku. K pomalejší ztrátě tepla vedl menší vletový otvor a lepší zdravotní stav stromu (~ lepší izolační vlastnosti dřeva; **Příspěvek V**). Ptáci by tedy měli preferovat nocování v dutinách s co možná nejmenšími otvory a ve zdravých stromech (ovšem jen za výše uvedené podmínky chladného počasí a kolísavých teplot). Zjištěná jen o několik stupňů vyšší průměrná noční teplota v dutině se může zdát jako zanedbatelná motivace k výběru teplejších dutin ptáky, nicméně vztáhneme-li tento rozdíl k délce celé noci, může i malé navýšení průměrné noční teploty znamenat podstatný energetický zisk pro ptáka nocujícího na takovém místě. Při nocování ptáka v dutině je teplota navíc zvyšována díky metabolickému teplu jedince (Kendeigh 1961, Cooper 1999), jehož výdej do venkovního prostředí je zpomalován stejnými izolačními mechanismy, které se podílejí na udržování mikroklimatu prázdné dutiny. Výhodnost nocování v dutině může být také zvýšena kombinací s dalšími způsoby šetření energií, jako je např. hypotermie (Mayer *et al.* 1982, Reinertsen & Haftorn 1986) či společné nocování více jedinců (Du Plessis & Williams 1994, Du Plessis *et al.* 1994).

Dutiny v této práci (**Příspěvek V**) se mezi sebou výrazně lišily ve fyzických charakteristikách a jen část z nich byla prokazatelně využívána ptáky k nocování. Otázkou zůstává, jestli si ptáci k nocování skutečně vybírají vhodnou strategii (nocování venku/v dutině) a vhodné dutiny (velikost otvoru, zdravotní stav stromu) podle predikcí popsaného teplotního modelu. Dosavadní data set nebyl na ověření této úvahy dostatečný. Již dříve byly nalezeny (korelativní) vztahy mezi mírou nocování v dutinách (vždy se jednalo o budky, na kterých je většina studií o nocování dutinových ptáků; viz Tyller 2010) a teplotou, které s tímto modelem zdánlivě souhlasí – obsazenost budek např. klesala se zvyšující se venkovní teplotou možná právě proto, že se ptáci přesouvali na aktuálně energeticky výhodnější alternativní nocoviště v husté vegetaci (Busse & Olech 1968). Přesný důkaz ale chybí a studie



Obr. 5: Příklad několikadenního střídání teplot uvnitř jedné dutiny (modře) a ve venkovním prostředí (černě; graf software BoxCarPro [Onset Computer Corp., Pocasset, MA, USA], osa x – dny, osa y – teplota). Je patrný vliv rozdílů venkovní teploty mezi dnem a nocí na mikroklima poměrně dobře izolované stromové dutiny – první tři noci byla teplota v dutině výrazně vyšší než venkovní teplota, ale 19.1.2005 (šipka) se začalo oteplovat, zmenšily se teplotní výkyvy mezi dnem a nocí a noční teplotní benefit dutiny vymizel.

obsazenosti budek navíc obsahují metodický artefakt daný rušením ptáků při přímých nočních kontrolách (ptáci pod vlivem rušení přestávají v budkách nocovat; Tyller 2010). Studium výběru místa k nocování u dutinových ptáků by se proto mělo zaměřit hlavně na šetrné kontroly přirozených dutin (např. minikamerou s IR přisvícením; Sládeček 2006, Tyller 2010).

Postřehy pro ochranu přírody

V hospodářských lesích jsou dutinové ptáci (příp. všechny dutinové organismy) v různé míře omezeni nabídkou dutin co do druhové rozmanitosti i populačních hustot (Newton 1994, **Příspěvek I**), přičemž hlavními důvody jsou obvykle nízký věk lesního porostu (Moning & Müller 2008, Loyn & Kennedy 2009), nevhodné druhové složení a nízká druhová rozmanitost stromů (Drever & Martin 2010). Na druhou stranu, všichni dutinové ptáci ale nemusí být nutně ohroženi (např. sýkora koňadra, *Parus major*, či špaček obecný; viz např. Šťastný *et al.*

2006), ani u vzácných druhů dutinohnízdičů nelze vždy s jistotou říci, že jsou nejvíce ohroženi právě nedostatkem dutin (cf. Hora 2000) a početnost lesních druhů ptáků v ČR dlouhodobě stoupá (viz Voříšek *et al.* 2009). Uvedené skutečnosti přesto nemusí znamenat uspokojivou situaci. Je proto správné komplexně uvažovat o managementu směřujícím k zachování celého „ekologického systému“ stromových dutin a všech jejich obyvatel, tj. včetně těch, kteří nejsou ohroženi. Cílem této kapitoly je diskutovat vybraná témata související s rozšířenými názory na ochranu dutinohnízdičů. Ačkoli nejlepším řešením (pro dutinohnízdiče) by bezesporu bylo jediné výrazné zvýšení plochy lesních porostů vyvíjejících se bez zásahu člověka (např. v lesních chráněných územích), případně šetrné obhospodařování lesů s větším ohledem na jejich mimoprodukční funkce (Míchal & Petříček 1999, Vacek *et al.* 2007), ochrana dutinohnízdičů může být pro lesníky i méně razantní (Zasadil 2001). Mým cílem je zejména vybědnout k uvažování nad nejednoznačností celé problematiky a motivovat k dalšímu bádání a hledání vhodných a společensky průchodných postupů.

Význam budek

Nejnámějším a nejdostupnějším způsobem podpory sekundárních dutinohnízdičů jsou umělé hnízdní budky, protože přímo řeší nedostatek hnízdních příležitostí bez nutnosti zásahů do technologie lesnického hospodaření. Ptáci budky dobře obsazují a obvykle v nich dosahují vysoké produktivity (Purcell *et al.* 1997, Zasadil 2001). Ochrana dutinohnízdičů vyvěšováním budek může mít ale vedlejší důsledky, např. může zvýhodňovat určité (hojné) druhy, které pak mohou být kompetitory dalších druhů (včetně druhů jiných gild; Bock *et al.* 1992). Zatímco vyvěšením několika budek lze „neškodně“ zpestřit lokální nabídku dutin, velkoplošné vyvěšování budek už tuto nabídku z velké části určuje a proto by mělo být s ohledem na možná rizika promyšlenější a předcházet případným rizikům, která se mohou skrývat i ve zdánlivě pozitivní snaze vyvinout co nejvhodnější budky (bezpečné, čisté, prostorné). Pro srovnání, z tohoto pohledu ideální stromové dutiny jsou v přírodě spíše vzácné a na dutinové ptáky přirozeně (Walankiewicz 1991) působí četné negativní faktory formující jejich chování (**Příspěvek I**). Na druhou stranu ovšem nevhodně zkonstruované či umístěné budky se mohou stát „ekologickou pastí“ např. z důvodu zvýšeného rizika hnízdní predace (Czeszczewik *et al.* 1999).

Vždy je proto namístě zvažovat, do jaké míry budky reflektují přirozené vlastnosti (velikost, tvar, nápadnost, výška nad zemí, orientace otvoru, přítomnost či nepřítomnost starých hnízd atp.) a distribuci stromových dutin v prostoru i čase (rovnoměrnost rozmístění,

dynamika vzniku a zániku). Možností k vyzkoušení a ověření aplikovaným výzkumem je nevěšet budky příliš hustě, občas podle předem promyšlených schémat měnit jejich umístění (převěšovat je; viz Sonerud 1989, Sorace *et al.* 2004) a rozrůznit jejich tvar, velikost atp. (viz výše), čímž by ptákům byl umožněn výběr místa k hnízdění. Určité konstrukční detaily budek či určitý způsob vyvěšení může umožňovat cílenou podporou určitých (zejména ohrožených) druhů (McGilvrey & Uhler 1971, Zasadil 2001, Bluebirds Unlimited 2010). Fungování „budkových systémů“ je zejména potřeba bádát – vždyť „ochranář vyvěšuje budky nejen proto, aby zajistil ochranu ptáků tím, že jim poskytne vhodné hnízdní příležitosti, nýbrž i proto, aby mohl lépe studovat život ptáků...“ (Obhlídal 1977), což by v souvislosti s dosavadními poznatky (např. Bock *et al.* 1992, Purcell *et al.* 1997, Miller 2001) mělo zahrnovat i studium vlivu budek na biologii ptáků. Budky nemohou zastoupit nabídku stromových dutin a přirozené procesy s ní související a takéž hodné ochrany (Bednarz *et al.* 2004), ale mohou hrát doplňkovou leč důležitou roli. Pro úplnost je ovšem třeba připomenout, že jedinou motivací k vyvěšování budek nemusí být přímo ochrana dutinohnízdíčů, ale také biologická ochrana porostů před škůdci (viz Prskavec *et al.* 2007). Při ní není podstatné kolik druhů v budkách hnízdí, ale jaké je dosaženo celkové hustoty hnízdicích nebo v zimě nocujících ptáků a s ní souvisejícího predančního tlaku na hmyzí škůdce. Použitá technologie se v tomto případě může lišit od myšlenek diskutovaných v této kapitole.

Význam kvality porostu

Bohatá nabídka přirozených stromových dutin je vázána zejména na vyspělé lesní porosty (viz např. Tomiałojc & Wesołowski 2004). Nicméně, dutiny nemusí být v dnešní krajině až zas tak vzácné a jejich existence (příp. lokálně vysoká nabídka) nemusí být vázána vždy na pralesovité porosty. V mladších hospodářských porostech mohou nabídku dutin zajišťovat např. rozptýleně zachované staré (dlouhověké) stromy (Loyn & Kennedy 2009), případně určité druhy dřevin, které přednostně produkují dutiny třeba i v mladším věku než okolní porost (viz např. Martin *et al.* 2004; obr. 6). Ponechávání určitého počtu starých stromů při těžbě se ovšem nemusí přednostně týkat jen stromů s dutinami či mrtvých stromů (to je totiž jen dočasné řešení), ale ponechávány by měly být i některé zdravé stromy aktuálně bez dutin s cílem umožnění vzniku dutin či nabídky mrtvého dřeva v budoucnu (tzv. *recruitment trees*; Loyn & Kennedy 2009, Eyre *et al.* 2010). Navíc, přimíšené krátkověké dřeviny dobře produkující dutiny (v našich podmínkách např. olše) by mohly být ponechány bez zásahů až do fáze rozpadu, která nastane ještě před těžbou cílového porostu. Právě na

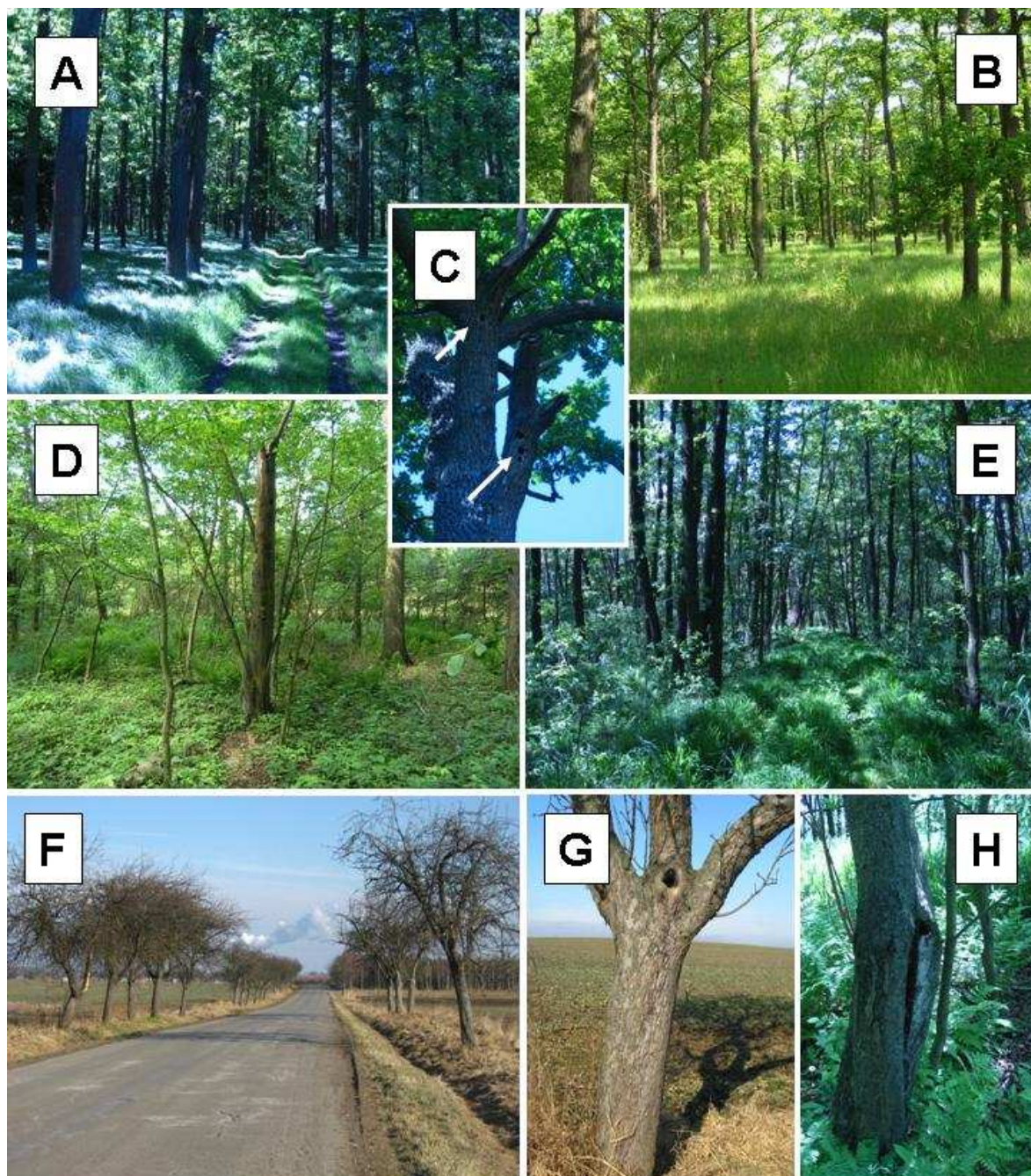
vztah určitých detailů porostu (vlastnosti ponechaných stromů či plošek) a hnízdění ptáků by se měl zaměřit aplikovaný ornitologický výzkum, včetně amatérského.

Význam kvality dutiny

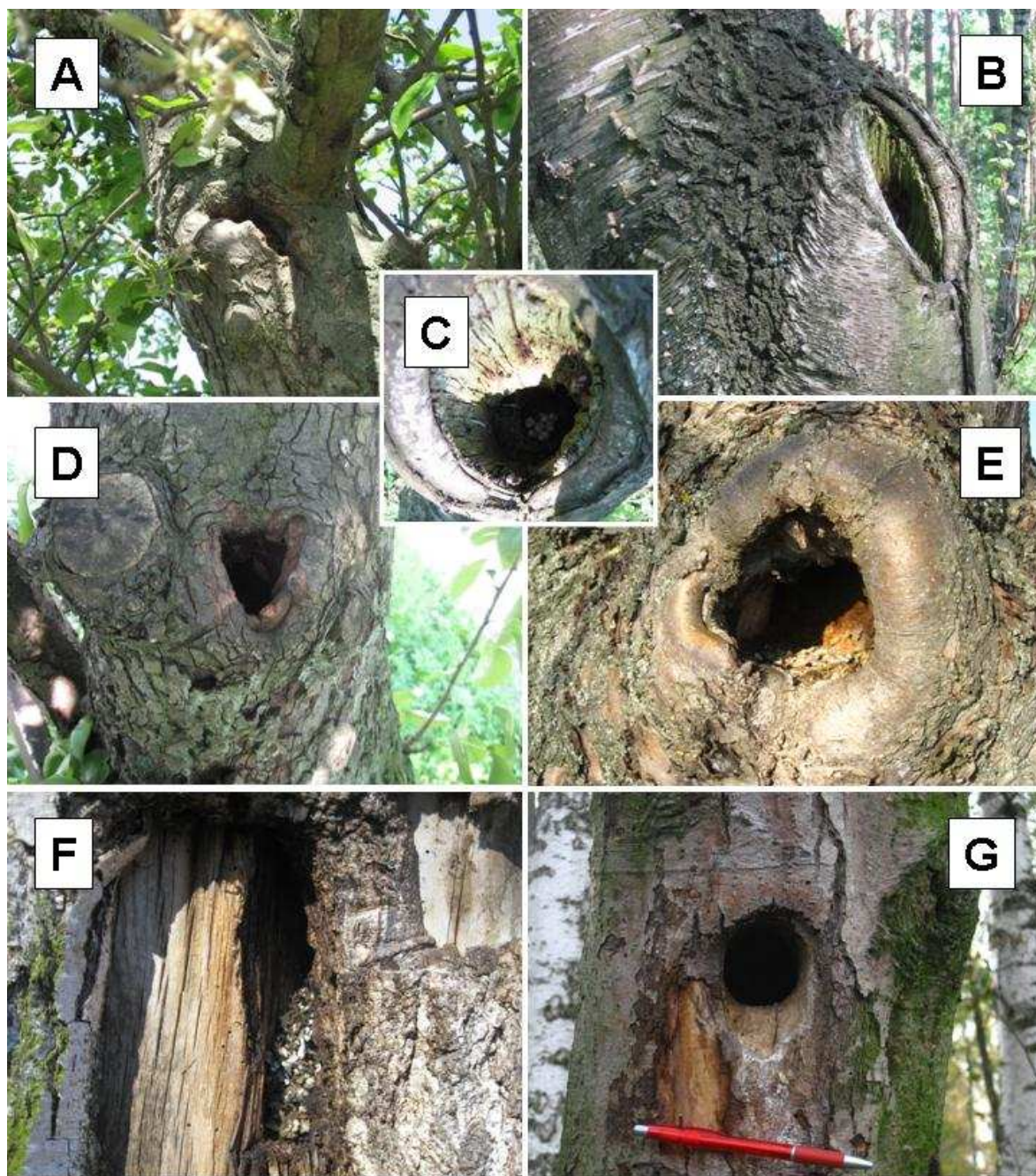
Dutiny se mezi sebou liší a nejen jejich počet, ale i tato rozmanitost ovlivňuje hnízdní hustotu a druhovou rozmanitost společenstva dutinohnízdičů (např. Remm *et al.* 2008, **Příspěvek I**). Z pohledu faktorů, kterými se tato disertační práce zabývala nejkonkrétněji – predace a mikroklimatu – byl zjištěn shodný vliv zdravotního stavu stromu a velikosti otvoru dutiny jak na riziko predace, tak i mikroklima dutiny.

Dutiny v mrtvém dřevě znamenají větší riziko hnízdní predace (**Příspěvek II, III**) a zároveň horší mikroklima (**Příspěvek V**). To je zajímavé zjištění v souvislosti s faktem, že vznik dutin je úzce svázán s rozkladnými procesy dřeva. Představa, že se dutiny formují pouze v mrtvých či umírajících stromech, by ale byla mylná. Kvalitní hnízdní (nocovací) dutiny vznikají např. lokálním vyhníváním otvoru po vypadlé větvi a současným obrůstáním (zmenšováním) obvodu tohoto otvoru živým pletivem (takto mohou dutiny nakonec i zaniknout; Wesołowski 1995; obr. 7), příp. jsou v živých stromech dlabány datlovitými ptáky. S tím souhlasí některá zjištění vazby dutinohnízdičů spíše na živé než mrtvé doupné stromy (Wesołowski 2002, Loyn & Kennedy 2009). Tím ovšem nechci tvrdit, že mrtvé dřevo nemá pro dutinohnízdiče velký význam. Hnízdní vazbu na mrtvé dřevo vykazují některé druhy primárních dutinohnízdičů (v ČR např. strakapoud prostřední, *Dendrocopos medius*, ale třeba také sýkora lužní, *Poecile montanus*; viz Hudec 1983, Hudec & Šťastný 2005), které si přednostně (nebo výhradně) dlabou dutiny právě v měkkém mrtvém dřevě. Mrtvé dřevo zároveň poskytuje potravní nabídku a umožňuje tak průběžný vznik dutin vydlabaných primárními dutinohnízdiči na dané lokalitě ale třeba v jiných stromech. Ochrana datlovitých ptáků je tedy zároveň ochranou dalších dutinohnízdičů a dutinových organismů (Martin & Eadie 1999). Pro některé druhy sekundárních dutinohnízdičů (např. sýkory) jsou ale strakapoudí dutiny nevhodné (hnízdí spíše v dutinách vzniklých rozkladnými procesy) pravděpodobně proto, že v nich trpí predací ze strany strakapouda velkého (nebo v jiných oblastech dalších druhů datlů; Christman & Dhondt 1997), který je častým predátorem ptačích hnízd dutinových i otevřených (Nilsson 1984, Weidinger 2009).

Také velikost otvoru má shodný vliv na riziko predace i mikroklima. Těsný otvor podstatně určuje kvalitu dutiny pro ptáky (to bývá využíváno např. při výrobě hnízdních budek; Obhlídal 1977, Zasadil 2001, viz výše) a ti si přednostně vybírají dutiny s menšími otvory (Walankiewicz 1991, Dobkin *et al.* 1995). Skutečně těsné otvory jsou ale v přírodě



Obr. 6: Stromové porosty a příklady doupných stromů z vlastních studijních ploch ve východním Polabí (S okolí Lázní Bohdaneč, okres Pardubice, koordináty 50°07'N 15°41'E, nadmořská výška 220 m). V doubravách (A, B) byly častými „producenty“ dutin (zejména strakapoudích) přimíšené odumírající olše (*Alnus* spp.; D) a ponechané staré duby (*Quercus* sp.; C). V teprve několik desítek let starých ale netěžených mokřadních olšinách (E, H) jsem zjistil vysoké hustoty dutin (strakapoudích i vzniklých vyhníváním) i vysokou nabídku mrtvého dřeva, pravděpodobně v důsledku samozreďování v hustém porostu (viz Begon *et al.* 1997), které bývá v hospodářských porostech nahrazeno probírkami. Mimo to byly dutiny (téměř výhradně vzniklé vyhníváním po vypadlé či uřízlé větvi) v otevřené kulturní krajině vázány na staré ovocné aleje a sady (F, G), které ale v poslední době rychle mizí.



Obr. 7: Příklady dutin sice v živých stromech ale vázaných na odumírající či mrtvé části stromu. A-F – dutiny vzniklé vyhníváním, G – strakapoudí dutina. A – jabloň (*Malus* sp.), nocování a hnízdění sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*); B a C – bříza (*Betula* sp.), hnízdění červenky obecné (*Erithacus rubecula*; C – snůška na dně dutiny); D – hrušeň (*Pyrus* sp.), hnízdění sýkory koňadry (*Parus major*); E – jabloň, nocování neurčeného ptáka (pravděpodobně vrabec polní, *Passer montanus*, je vidět nahromaděný trus); F – bříza, nocování (viz trus) a neúspěšný pokus o zahnízdění neurčené sýkory; G – olše (*Alnus* sp.), hnízdění špačka obecného a později obývání neurčenými netopýry. Dutiny A-E vznikly v místě vypadlé větve a u všech je patrné obrůstání otvoru živými pletivy. Dutina F vznikla v „zrcadle“ u paty břízy po poranění provozem po lesní cestě, přičemž není vyloučen podíl strakapouda na vzniku této dutiny. Otvory strakapoudích dutin (G) obvykle neobrustávají živými pletivy.

typické pouze pro primární dutinohnízdiče, kteří si dlabají dutiny sobě přesně na míru, a ze sekundárních dutinohnízdičů pro brhlíky lesní (*Sitta europaea*), kteří si velikost otvoru zmenšují oblepováním otvoru hlínou (Hudec 1983). Většina sekundárních dutinohnízdičů ale často hnízdí v dutinách s relativně (vůči jejich tělu, alespoň v jednom rozměru) velkými otvory, což může nést mnohá rizika (viz výše) a to by mohlo být důvodem jejich uváděné vyšší míry hnízdní predace oproti primárním dutinohnízdičům (Martin & Li 1992, Martin 1995). Tím se lze vrátit k tvrzení, kterým text této disertační práce v podstatě začal: životní projevy dutinohnízdičů v jejich přirozeném hnízdním prostředí jsou velmi variabilní a je potřeba je probádat skrz naskrz, protože stále mnohé nevíme. Předložený text přitom považuji za velmi předběžný. „*Příroda je bytost tak rozlehlá a všeobjímající, že jsme z ní ještě neviděli ani chloupek*“ (Henry David Thoreau).

Literatura

- Adamík P. & Král M. 2008: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185-192.
- Bednarz J. C., Ripper D. & Radley P. M. 2004: Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds: keystone ecological processes. *Condor* 106: 1-4.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend C. R. 1997: *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Beintema A. J. 1996: Inferring nest success from old records. *Ibis* 138: 568-570.
- Beissinger S. R. 1996: On the limited breeding opportunities hypothesis for avian clutch size. *American Naturalist* 147: 655-658.
- Bluebirds Unlimited 2010: <http://bbsun.org/index.html>.
- Bock C. E., Cruz A. & Grant M. C. 1992: Field experimental evidence for diffuse competition among southwestern riparian birds. *American Naturalist* 140: 815-828.
- Busse P. & Olech B. 1968: On some problems of birds spending nights in nestboxes. *Acta Ornithologica* 11:1-26.
- 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.
- Caro T. 2005: *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press, London.

- Cooper S. J. & Swanson D. L. 1994: Seasonal acclimatization of thermoregulation in the Black-capped Chickadee. *Condor* 96: 638-646.
- Cooper S. J. 1999: The thermal and energetic significance of cavity roosting in mountain chickadees and juniper titmice. *Condor* 101: 863-866.
- Cresswell W. 2008: Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3-17.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W., Mitrus C. & Nowakowski W. 1999: Nest-box data of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* may lead to erroneous generalizations. *Vogelwelt* 120, suppl.: 361-365.
- Davis W. H., Kalisz P. J. & Wells R. J. 1994: Eastern Bluebirds prefer boxes containing old nests. *Journal of Field Ornithology* 65: 250-253.
- Dhondt A. A., Blondel J. & Perret P. 2010: Why do Corsican Blue Tits *Cyanistes caeruleus ogliastreae* not use nest boxes for roosting? *Journal of Ornithology* 151: 95-101.
- Dhondt A. A. & Eyckerman R. 1980: Competition between the Great Tit and the Blue Tit outside the breeding season in field experiments. *Ecology* 61: 1291-1296.
- Dobkin D. S., Rich A. C., Pretare J. A. & Pyle W. H. 1995: Nest-site relationships among cavity-nesting birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the Northwestern Great Basin. *Condor* 97: 694-707.
- 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.
- Drent P. J. 1987: The importance of nestboxes for territory settlement, survival and density of the Great Tit. *Ardea* 75: 59-71.
- 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.
- Du Plessis M. A. & Williams J. B. 1994: Communal roosting in Green Woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. *Auk* 111: 292-299.
- Du Plessis M. A., Weathers W. W. & Koenig W. D. 1994: Energetic benefits of communal roosting by Acorn Woodpeckers during the nonbreeding season. *Condor* 96: 631-637.
- Dunn J. C., Hamer K. C. & Benton T. G. 2010: Fear for family has negative consequences: indirect effects of nest predators on chick growth in a farmland bird. *Journal of Applied Ecology* 47: 994-1002.

- Eggers S., Griesser M. & Ekman J. 2005: Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behavioral Ecology* 16: 309–315.
- Eyre T. J., Butler D. W., Kelly A. L. & Wang J. 2010: Effects of forest management on structural features important for biodiversity in mixed-age hardwood forests in Australia's subtropics. *Forest Ecology and Management* 259: 534-546.
- Fisher R. J. & Wiebe K. L. 2006a: Investment in nest defense by Northern Flickers: effects of age and sex. *Wilson Journal of Ornithology* 118: 452-460.
- Fisher R. J. & Wiebe K. L. 2006b: Nest site attributes and temporal patterns of Northern Flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia* 147: 744-753.
- Gaedecke N. & Winkel W. 2005: Bevorzugen Meisen *Parus* spp. und andere in Höhlen brütende Kleinvögel bei der Wahl ihres Brutplatzes die vom Wetter abgewandte Seite? *Vogelwarte* 43: 15-18.
- Gibbons P., Lindenmayer D. B., Barry S. C. & Tanton M. T. 2002: Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. *Biological Conservation* 103: 1-12.
- Gustafsson L. 1988: Inter- and intraspecific competition for nest-holes in a population of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 130: 1-16.
- Gwinner H., Oltrogge M., Trost L. & Nienaber U. 2000: Green plants in Starling nests: effect on nestlings. *Animal Behaviour* 59: 301-309.
- Hansell M. 2000: Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hora J. (ed.) 2000: Směrnice ES o ochraně volně žijících ptáků v České republice. Česká společnost ornitologická, Praha.
- Hudec K. & Šťastný K. (eds) 2005: Fauna ČR, Ptáci 2. Academia, Praha.
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR, Ptáci 3. Academia, Praha.
- Christe P., Oppliger A. & Richner H 1994: Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the Great Tit, *Parus major*. *Animal Behaviour* 47: 895-898.
- Christman B. J. & Dhondt A. A. 1997: Nest predation in Black-capped Chickadees: how safe are cavity nests? *Auk* 114: 769-773.
- Ingold D. J. 1989: Nesting phenology and competition for nest sites among Red-headed and Red-bellied Woodpeckers and European Starlings. *Auk* 106: 209-217.
- Inouye R. S., Huntly N. J. & Inouye D. W. 1981: Non-random orientation of Gila Woodpecker nest entrances in Saguaro Cacti. *Condor* 83: 88-89.

- IUCN 2010: The IUCN red list of threatened species. Version 2010.1.
<http://www.iucnredlist.org>.
- Jackson J. A. & Jackson B. J. S. 2004: Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity trees. *Condor* 106: 37-49.
- Johnson L. S. & Kermott L. H. 1994: Nesting success of cavity-nesting birds using natural tree cavities. *Journal of Field Ornithology* 65: 36-51.
- Karlsson J. & Nilsson S. G. 1977: The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119: 207-211.
- Kendeigh S. C. 1961: Energy of birds conserved by roosting in cavities. *Wilson Bulletin* 73: 140-147.
- Kerpez T. A. & Smith N. S. 1990: Competition between European Starlings and native woodpeckers for nest cavities in saguaros. *Auk* 107: 367-375.
- 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.
- Král M. & Bičík V. 1992: Nest defence by the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) against the Great tit (*Parus major*). *Folia Zoologica* 41: 263-269.
- Lambrechts M. M., Adriaensen F., Ardia D. R., Artemyev A. V., Atiénzar F., Bañbura J., Barba E., Bouvier J.-Ch., Camprodon J., Cooper C. B., Dawson R. D., Eens M., Eeva T., Faivre B., Garamszegi L. Z., Goodenough A. E., Gosler A. G., Grégoire A., Griffith S. C., Gustafsson L., Johnson L. S., Kania W., Keišs O., Llambias P. E., Mainwaring M. C., Mänd R., Massa B., Mazgajski T. D., Møller A. P., Moreno J., Naef-Daenzer B., Nilsson J.-Å., Norte A. C., Orell M., Otter K. A., Park C. R., Perrins C. M., Pinowski J., Porkert J., Potti J., Remeš V., Richner H., Rytönen S., Shiao M.-T., Silverin B., Slagsvold T., Smith H. G., Sorace A., Stenning M. J., Stewart I., Thompson C. F., Tryjanowski P., Török J., Van Noordwijk A. J., Winkler D. W. & Ziane N. 2010: The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica* 45: 1-26.
- Li P. & Martin T. E. 1991: Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405-418.
- Lima S. L. & Bednekoff P. A. 1999: Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649-659.
- Lima S. L. 2002: Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 70-75.

- Lindell C. 1996: Patterns of nest usurpation: when should species converge on nest niches? *Condor* 98: 464-473.
- Lindenmayer D. B., Cunningham R. B., Donnelly C. F., Tanton M. T. & Nix H. A. 1993: The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 60: 77-104.
- Loyn R. H. & Kennedy S. J. 2009: Designing old forest for the future: Old trees as habitat for birds in forests of Mountain Ash *Eucalyptus regnans*. *Forest Ecology and Management* 258: 504-515.
- Mappes T., Mappes J. & Kotiaho J. 1994: Ectoparasites, nest site choice and breeding success in the Pied Flycatcher. *Oecologia* 98: 147-149.
- Martin K. & Eadie J. M. 1999: Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management* 115: 243-257.
- Martin K., Aitken K. E. H., Wiebe K. L. 2004: Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106: 5-19.
- Martin T. E. & Li P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- Martin T. E. 1993: Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *American Naturalist* 142: 937-946.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127.
- Martin T. E., Scott J. & Menge C. 2000: Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 2287-2293.
- Martindale S. 1982: Nest defense and central place foraging: a model and experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 85-89.
- Mayer L., Lustick S. & Battersby B. 1982: The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina Chickadee. *International Journal of Biometeorology* 26: 231-238.
- Mazgajski T. D. 2008: Foreword. *Acta Ornithologica* 43: 1-2.
- Mazgajski T. D., Kędra A. H. & Beal K. G. 2004: The pattern of nest-site cleaning by European Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 146: 175-177.

- McComb W. C. & Nobble R. E. 1981: Microclimates of nest boxes and natural cavities in bottomland hardwoods. *Journal of Wildlife Management* 45: 284-289.
- McGilvrey F. B. & Uhler F. M. 1971: A starling-deterrent wood duck nest box. *Journal of Wildlife Management* 35: 793-797.
- Merilä J. & Wiggins D. A. 1995: Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher. *Condor* 97: 445-450.
- Metcalfe N. B. & Monaghan P. 2001: Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254-260.
- Míchal I. & Petříček V. (eds) 1999: Péče o chráněná území. II. Lesní společenstva. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Miller K. E. 2002: Nesting success of the Great Crested Flycatcher in nest boxes and in tree cavities: are nest boxes safer from nest predation? *Wilson Bulletin* 114: 179-185.
- Mísík J. 2009: Obrana hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) před špačkem obecným (*Sturnus vulgaris*). Diplomová práce, Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci.
- Møller A. P. 1989: Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos* 56: 421-423.
- Moning C. & Müller J. 2008: Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management* 256: 1198-1208.
- Montgomerie R. & Weatherhead P. J. 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63: 167-187.
- Moore A. D. 1945: Winter night habits of birds. *Wilson Bulletin* 57: 253-260.
- Newton I. 1994: The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70: 265-276.
- Nice M. M. 1957: Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305-321.
- Nilsson S. G. 1984: The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- Nilsson S. G. 1986: Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. *Auk* 103: 432-435.
- Nilsson S.G., Johnsson K. & Tjernberg M. 1991: Is avoidance by Black Woodpeckers of old nest holes due to predators? *Animal Behaviour* 41: 439-441.
- Obhlídal F. 1977: Ornitologická příručka. SZN, Praha.
- Olsson K. & Allander K. 1995: Do fleas, and/or old nest material, influence nest-site preference in hole-nesting passerines? *Ethology* 101: 160-170.

- Park O. & Auerbach S. 1954: Further study of the tree-hole complex with emphasis on quantitative aspects of the fauna. *Ecology* 35: 208-222.
- Pravosudov V. V. & Grubb T. C. 1997: Management of fat reserves and food caches in Tufted Titmice (*Parus bicolor*) in relation to unpredictable food supply. *Behavioral Ecology* 8: 332-339.
- Prskavec K., Falta V. & Kneifl V. 2007: Faktory ovlivňující zimní predační aktivitu sýkor (*Parus* spp.) na obaleči jablečném (*Cydia pomonella*). *Panurus* 16: 93-97.
- Purcell K. L., Verner J. & Oring L. W. 1997: A comparison of the breeding ecology of birds nesting in boxes and tree cavities. *Auk* 114: 646-656.
- Radford A. N. & Du Plessis M. A. 2003: The importance of rainfall to a cavity-nesting species. *Ibis* 145: 692-694.
- Reinertsen R. E. & Haftorn S. 1986: Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *Journal of Comparative Physiology* 156: 655-663.
- Remm J., Lõhmus A. & Rosenvald R. 2008: Density and diversity of hole-nesting passerines: dependence on the characteristics of cavities. *Acta Ornithologica* 43: 83-91.
- Rolstad J., Rolstad E. & Saeteren O. 2000: Black woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. *Journal of Wildlife Management* 64: 1053-1066.
- Saab V., Brannon R., Dudley J., Donohoo L., Vanderzanden D., Johnson V. & Lachowski H. 2002: Selection of fire-created snags at two spatial scales by cavity-nesting birds. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-181.
- Scott V. E. 1979: Bird response to snag removal in ponderosa pine. *Journal of Forestry* 77: 26-28.
- Sedgeley J. A. 2001: Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 38: 425-438.
- Schepps J., Lohr S. & Martin T. E. 1999: Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *Auk* 116: 658-665.
- Sládeček J. 2006: Použití miniaturní videokamery pro kontrolu hnízd. *Panurus* 15: 117-118.
- 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.
- Sonerud G. A. 1989: Reduced predation by Pine Martens on nests of Tengmalm's owl in relocated boxes. *Animal Behaviour* 37: 332-343.

- Sorace A., Petrassi F. & Consiglio C. 2004: Long-distance relocation of nestboxes reduces nest predation by Pine marten *Martes martes*. *Bird Study* 51: 119-124.
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice. Aventinum, Praha.
- Thompson F. R. 2007: Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis* 149: 98-109.
- Tomiałowicz L. & Wesołowski T. 2004: Diversity of the Białowieża Forest avifauna in space and time. *Journal of Ornithology* 145: 81-92.
- Tripet F., Glaser M. & Richner H. 2002: Behavioural responses to ectoparasites: time-budget adjustments and what matters to Blue Tits *Parus caeruleus* infested by fleas. *Ibis* 144: 461-469.
- Tyller Z. 2010: Metodická studie zimního nocování sýkory koňadry v lužním lese. Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci.
- Vacek S., Simon J. & Remeš J. (eds) 2007: Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.
- Velký M. & Krištín A. 2007: Strategie přežívání zimy u rezidentních hmyzožravých vtáků: sýkorky velkej (*Parus major*) a brhlíka obyčejného (*Sitta europaea*). *Sylvia* 43: 19-30.
- Velký M., Kaňuch P. & Krištín A. 2010: Selection of winter roosts in the Great Tit *Parus major*: influence of microclimate. *Journal of Ornithology* 151: 147-153.
- Voříšek P., Klvaňová A., Brinke T., Cepák J., Flousek J., Hora J., Reif J., Šťastný K. & Vermouzek Z. 2009: Stav ptactva České republiky 2009. *Sylvia* 45: 1-38.
- Walankiewicz W. 1991: Do secondary cavity-nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a primeval deciduous forest? *Natural Areas Journal* 11: 203-212.
- Walankiewicz W. 2002: Nest predation as a limiting factor to the breeding population size of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica* 37: 91-106.
- Walsberg G. E. 1986: Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk* 103: 1-7.
- Walters E. L. & Miller E. H. 2001: Predation on nesting woodpeckers in British Columbia. *Canadian Field Naturalist* 115: 413-419.

- Webb D. R. & Rogers C. M. 1988: Nocturnal energy expenditure of Dark-eyed Juncos roosting in Indiana during winter. *Condor* 90: 107-112.
- Weidinger K. 2003: Hnízdní úspěšnost – co to je a jak se počítá. *Sylvia* 39: 1-24.
- Weidinger K. 2008: Identification of nest predators: a sampling perspective. *Journal of Avian Biology* 39: 640-646.
- Weidinger K. 2009: Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis* 151: 352-360.
- Wesołowski T. & Stańska M. 2001: High ectoparasite loads in hole-nesting birds – a nestbox bias? *Journal of Avian Biology* 32: 281-285.
- Wesołowski T. 1989: Nest-sites of hole-nesters in a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 25: 321-351.
- Wesołowski T. 1995: The loss of avian cavities by injury compartmentalization in a primeval European forest. *Condor* 97: 256-257.
- Wesołowski T. 2000: What happens to old nests in natural cavities? *Auk* 105: 205-206.
- Wesołowski T. 2002: Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. *Ibis* 144: 593-601.
- Wiebe K. L. 2001: Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in Northern flickers? *Auk* 118: 412-421.
- Wiebe K. L. 2003: Delayed timing as a strategy to avoid nest-site competition: testing a model using data from starlings and flickers. *Oikos* 100: 291-298.
- Wiebe K. L. 2004: Innate and learned components of defence by Flickers against a novel nest competitor, the European Starling. *Ethology* 110: 779-791.
- Wiebe K. L., Koenig W. D. & Martin K. 2006: Evolution of clutch size in cavity-excavating birds: the nest site limitation hypothesis revisited. *American Naturalist* 167: 343-353.
- Zasadil P. (ed.) 2001: Ptačí budky a další způsoby zvyšování hnízdních možností ptáků. ČSOP, Praha.

Příspěvek I

Paclík M. & Reif J. 2005: Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. Sylvia 41: 1–15.

Hnízdění ptáků ve stromových dutinách

The hole-nesting behaviour in birds

Martin Paclík¹ & Jiří Reif^{2,3}

¹Ornitologická laboratoř PřF UP, tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc;
e-mail: martin.paclik@post.sk

²Centrum pro teoretická studia UK a AV ČR, Jilská 1, CZ-110 00 Praha; e-mail: jirireif@yahoo.com

³Přírodovědecká fakulta UK, katedra zoologie, Viničná 7, CZ-128 44 Praha

Paclík M. & Reif J. 2005: Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. *Sylvia* 41: 1–15.

Práce přináší stručný přehled dosavadních poznatků o hnízdění ptáků ve stromových dutinách. Dutinově hnízdící ptáky charakterizujeme spíše volně, s ohledem na rozmanitost jejich životních projevů, neboť taxonomické vymezení této skupiny je problematické. Rozebíráme příklady vlivu (1) omezené nabídky dutin, (2) mezidruhové kompetice, (3) hnízdní predace, (4) zamoření hnízd ektoparazity a (5) fyzikálních faktorů prostředí na hnízdění v dutinách. Skutečné působení těchto činitelů se někdy liší od intuitivních předpokladů, které jindy naopak platí, což obvykle znemožňuje vyvodit jasné obecné závěry. Přesto lze říci, že strategie hnízdění v dutině má kromě výhod také svá rizika, která někdy vedou k zajímavým adaptacím, zatímco jindy je přizpůsobování omezeno. Chování ptáků se navíc může lišit mezi budkami a přirozenými dutinami, což může zkreslovat závěry vyvozené pouze ze studia budkových populací.

We describe the nature of hole-nesting behaviour in birds. This species group, with respect to its high intra-guild variability, is presented here without exact definition. We discuss the ways how the following factors, (1) abundance of cavities, (2) nest competition, (3) predation, (4) ectoparasites, and (5) various physical (abiotic) factors, influence the breeding performance of cavity-nesters. Birds apparently suffer from various risks, which can shape their life histories and behaviour; but the real impact is not clearly predictable. Most studies have been done on nest-boxes, but the differences in breeding performance of birds in cavities and nest-boxes may bias the conclusions. This paper sets out to look at the mentioned problems, with the aim of raising awareness to the wider implications of the cavity-nesting phenomenon.

Keywords: nest-site, cavity, nest-box, availability of cavities, competition, predation, parasitism, abiotic factors

ÚVOD

Ptačí hnízda lze podle způsobu jejich umístění rozdělit do dvou velkých skupin: hnízda v otevřeném prostoru (např. v porostech rostlin, na zemi či na vodní hladině) a hnízda v dutinách (např. ve stromech, v zemi nebo ve skalních štěrbinách; Hansell 2000). Přestože toto dělení je do jisté míry umělé a mezi oběma typy umístění exi-

stuje takřka plynulý přechod, při studiu hnízdní biologie ptáků je výhodné porovnávat právě tyto dvě alternativní strategie a sledovat, jaké specifické adaptace a omezení jsou s každou z nich spojeny. Intuitivně máme sklony považovat hnízdění ve stromových dutinách za výhodné, např. z pohledu rizika predace, naopak určité nevýhody tohoto

typu hnízdění obvykle přisuzujeme omezené nabídce vhodných dutin. Toto jednoduché schéma ale nemusí platit obecně a při podrobnějším studiu vyvstává mnoho dalších otázek, např.: Jsou dutiny opravdu tím hlavním limitujícím faktorem? Nejsou oproti hnízdům ukrytým ve vegetaci příliš nápadné a nevybízí tak predátory, aby se na jejich plenění specializovali? Netrpí mláďata v dutinách působením parazitů?

Společenstva lesních ptáků jsou významně ovlivněna lesnickým hospodařením, přičemž dutinově hnízdící druhy bývají lesnickými zásahy postihovány převážně negativně (např. Scott 1979, Donald et al. 1998). Proto se o biologii hnízdění ptáků ve stromových dutinách zajímá sféra ochrany přírody. Zatímco poznatky z biologie např. lučních nebo vodních ptáků výrazně pronikají do povědomí ochránců přírody a jsou jimi aplikovány v praxi, ochrana dutinově hnízdících druhů je do značné míry intuitivní, nebo je soustředěna jen na vyvěšování budek (viz Aktuální problémy ochrany ptáků a jejich prostředí v ČR; *Sylvia* 36/1). A to i přesto, že hnízdění ptáků ve stromových dutinách je dlouhodobě předmětem intenzivního zájmu přírodovědců a množství publikovaných prací je obrovské. Důležité informace jsou ale rozptýleny ve světové literatuře, takže jejich dostupnost zájemcům bez možnosti specializace je ztížena.

Cílem této práce je proto přinést základní přehled problematiky hnízdění ptáků ve stromových dutinách v podobě, která odráží současný stav chápání tohoto tématu. Protože zvolená forma neumožňuje hluboké rozvedení jednotlivých problémů, předložený text je spíše úvodem k dalšímu studiu, popř. teoretickým minimem pro činnost ochránců přírody.

Kterí ptáci hnízdí v dutinách?

Přestože se s dělením druhů na otevřeně a dutinově hnízdící běžně operuje, odlišení obou skupin ptáků není snadné. Nelze totiž jednoznačně vymezit, co je ještě dutina a co již otevřený prostor, protože mezi těmito krajními možnostmi je plynulý přechod. Pro zjednodušení jej ovšem lze znázornit sledem kategorií dutina-polodutina-výklenek-otevřený prostor. Postavení jednotlivých druhů na tomto gradientu je do určité míry specifické, avšak existuje také vnitrodruhová variabilita. Lejsěk šedý (*Muscicapa striata*) např. osídluje dutiny (zejména výklenky) i otevřený prostor, zatímco brhlík lesní (*Sitta europaea*) obývá výhradně uzavřené dutiny, které navíc ještě více uzavírá oblepováním otvoru hlínou (Hudec 1983). Určení mezníku mezi dutinou a otevřeným prostorem, resp. rozdělení druhů na dutinově a otevřeně hnízdící, proto v některých případech záleží jen na úhlu pohledu, neboť přirozená kritéria neexistují.

Přesto lze říci, že hnízdění ve stromových dutinách se v našich podmínkách vyskytuje u ptáků osmi řádů (vrubozobí, dravci, sovy, kukačky, měkkozobí, srostloprstí, šplhavci a pěvci); ve světě je známo i u dalších (např. papoušků a trogonů). V nich jsou v různém poměru zastoupeny druhy hnízdící v dutinách společně s druhy otevřeně hnízdícími; např. u šplhavců či papoušků hnízdí v dutinách většina zástupců (otevřeně hnízdící papoušek mniší, *Myiopsitta monachus*, je výjimkou ve skupině typické hnízděním v dutinách; Hansell 2000), zatímco mezi vrubozobými či dravci jsou dutinohnízdiči zastoupeni méně. (Pojem dutinohnízdič, tj. doslovný překlad z anglického *cavity nester*, se v dalším textu objevuje vícekrát kvůli úspoře místa. Není oficiálním termínem, ale jeho věcná správnost je dostačující. V úvahu by jinak připadal také starší ter-

mín doupník.) Obě strategie lze nalézt také u různých zástupců stejné čeledi nebo dokonce rodu: např. střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*) staví hnízda v otevřeném prostoru (Hudec 1983), zatímco severoamerický střízlík zahradní (*Troglodytes aedon*) hnízdí v dutinách stromů (O'Brien et al. 2001). Newton (1994) uvádí pro různé světové regiony 55–94 druhů ptáků známých využíváním dutin, přičemž v Evropě je to celkem 60 druhů (z toho 28 druhů pěvců). V ČR podle nás hnízdí 44 druhů dutinohnízdíčů (z toho 20 druhů pěvců).

Různé druhy ptáků se ale liší mírou využívání dutin, kterou lze vyjádřit jako procentuální podíl hnízd v dutinách z celkového počtu zahníždění. Patnáct procent hnízd kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) v ČR je podle toho umístěno v dutinách, zatímco u sýkory koňadry (*Parus major*) je to téměř 100 % hnízd (podle Hudce et al. 1983, 1994). Tyto hodnoty opět tvoří gradient, avšak v praxi je běžnější dělení ptáků na tzv. fakultativní (tj. nevyhraněné) a obligátní (tj. přísné) dutinohnízdíče. Ze 60 evropských dutinově hnízdících druhů je 22 obligátních (Newton 1994), v ČR jich podle nás žije 32 druhů. Z toho je patrné, že obligátnost hníždění v dutinách je vnímána různě. Na druhé straně, nejednotné je také zařazování mezi fakultativní dutinohnízdíče, kam by podle nás měly být řazeny i druhy, využívající stromové dutiny (nebo budky) jen minimálně, např. kos černý (*Turdus merula*) a červenka obecná (*Erithacus rubecula*). Kuriózním příkladem takového druhu je kukačka obecná (*Cuculus canorus*), jejíž parazitická vejce byla zjištěna i v hnízdech dutinových ptáků v budkách (viz Zasadil 2001).

Z pohledu aktivní tvorby dutin jsou odlišováni tzv. primární dutinohnízdíči (z angl. *primary cavity nesters; excavators*), kteří dutiny sami dlabou, od duti-

nohnízdíčů sekundárních (*secondary c. n.*), kteří jsou závislí na dutinách vzniklých jinak (např. Aitken et al. 2002). Téměř každý druh ale dutinu nějakým způsobem upravuje, přičemž ptáci se pouze liší ve schopnosti tak činit. Mezi primární dutinohnízdíče jsou proto nejčastěji řazeny jen druhy, u nichž je tato schopnost nejlépe rozvinuta, tj. většina zástupců čeledi datlovitých. Ptáci v tomto ohledu méně zdatní (avšak stále schopní hnízdní dutinu vydlabat), jako někteří zástupci sýkorovitých nebo brhlíkovitých, jsou obvykle řazeni k sekundárním dutinohnízdíčům, popř. tvoří samostatnou kategorii (*weak cavity excavators*; Aitken et al. 2002). Někdy jsou ovšem řazeni i mezi primární dutinohnízdíče (viz Martin 1995, Christman & Dhondt 1997).

Primární dutinohnízdíči jsou dělníci přetvářející dřevo na dutiny, komoditu žádanou jejich sekundárními uživateli. To udává základ nenáhodnému sledu druhů v dutině, v němž Martin & Eadie (1999) vidí analogii potravních řetězců, tzv. „hnízdni sítě“ (*nest-webs*). V obou případech totiž existuje ústřední zdroj (potrava/dutiny), hierarchie jeho konzumentů (trofické/nidické úrovně) a propojení jednotlivých druhů mezi úrovněmi (přenos energie/hnízd). Tato propojení jsou různá, např. sekundární dutinohnízdíči špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) a salašník horský (*Sialia currucoides*) v Kanadě využívali nejvíce dutiny po datlu zlatém (*Colaptes auratus*), zatímco vlaštovka zelená (*Tachycineta thalassina*) dutiny po datlu rudošijném (*Sphyrapicus nuchalis*). Oba datlové dohromady vytvořili přes 70 % všech dutin v nabídce. V těchto vztazích ovšem nejde jen o množství: ačkoli datel chocholatý (*Dryocopus pileatus*) tamtéž nedlabal příliš mnoho dutin, byl jejich výhradním producentem pro následné hníždění sýce amerického (*Aegolius*

academicus; Martin & Eadie 1999). Podobně je tomu v Evropě, kde špaček obecný a brhlík lesní jsou téměř výhradními uživateli dutin po strakapoudu velkém (*Dendrocopos major*), zatímco např. sýkory využívají spíše dutiny vzniklé jinak (Nilsson 1984, Wesolowski 1989).

Je nabídka dutin limitujícím faktorem?

Někteří dutinovní ptáci jsou velmi početní, jiní vzácní; početnost jednotlivých druhů se navíc liší podle stejného vzoru jako u otevřeně hnízdících druhů (Storch & Reif 2002). Samotné hnízdění v dutinách tedy zřejmě nepředurčuje, jak početný druh bude. Otázkou ovšem zůstává, zda jsou populace sekundárních dutinohnízdíků limitovány nabídkou dutin lokálně. Intuitivně předpokládáme, že tomu tak je; hustota dutin se nejčastěji pohybuje v rozmezí 0–60 dutin/ha, přičemž v hospodářských lesích je nízká oproti porostům, které se vyvíjejí přirozeně (Wesolowski 1989, Newton 1994, Dobkin et al. 1995, Carlson et al. 1998). Taktéž opakované využívání dutiny, které je zejména u sekundárních dutinohnízdíků časté, by mohlo být důsledkem omezené nabídky dutin.

Dobkin et al. (1995) zjistili souvislost mezi počtem dutin a celkovou hustotou primárních i sekundárních dutinohnízdíků v Oregonu; lokální početnost sýkory koňadry ve Velké Británii byla obdobně funkcí počtu vyvěšených budek, ve kterých ptáci hnízdili téměř výhradně (Minot & Perrins 1986). V obou případech byly počty ptáků vyšší tam, kde bylo více dutin (budek), což nasvědčuje limitaci uvedených populací dutinohnízdíků na plochách s nižší nabídkou míst k hnízdění. Při vysokých hustotách dutin se ale přímočará odezva početnosti vytrácela, tj. populace již byly limitovány nějakým dalším faktorem. Tento typ důkazu ale není zcela spolehlivý, ne-

boť je opomenuto hodnocení rozdílné úživnosti jednotlivých ploch. Omyl hrozí zejména tehdy, je-li početnost dutinohnízdíků vysvětlována nabídkou mrtvých stromů namísto dutin (např. Raphael & White 1984), neboť mnohé druhy na nich kromě dutin nacházejí také svou potravu.

Walankiewicz (1991) naopak dokládá nepřítomnost omezujícího vlivu nabídky dutin v přirozeném listnatém lese v Polsku, kde každý pár časně hnízdících ptáků (sýkory a brhlík) má na výběr ze tří volných dutin, později přilétající lejsci bělokrcí (*Ficedula albicollis*) stále ještě ze dvou. Podobně Carlson et al. (1998) uvádějí z neobhospodařovaného lesa ve Švédsku jen 5–10% obsazenost dutin se stejným závěrem, zatímco 90% obsazenost dutin v hospodářském lese v Nizozemí svědčí spíše o opaku (Newton 1994). Při interpretaci hodnot obsazenosti je ale nutno vzít v úvahu fakt, že v porostu obvykle zůstávají některé dutiny volné – nemusí být obsazeny např. proto, že mají nevhodné rozměry, nebo leží v teritoriu soukmenovce (Newton 1994).

Brawn & Balda (1988) v Arizoně experimentálně doložili, že nabídka dutin v částečně vytěžených smíšených porostech byla limitující. Vyvěšení budek totiž vedlo k nárůstu celkové početnosti dutinohnízdíků na těchto plochách oproti kontrolním plochám bez zásahu, ale v zachovalém porostu se početnost ptáků nezvýšila. Různé druhy ptáků reagovaly na zásah různě – zatímco početnost např. vlaštovky zelené po něm stoupla výrazně, odezva brhlíka běloprsého (*Sitta carolinensis*) byla mírnější. Obdobné důkazy přinášejí z Arizony Bock et al. (1992), z Nizozemí Drent (1987), ze Švédska Gustafsson (1988); vyvěšení budek v polském pralese však počet ptáků nezvýšilo (Walankiewicz 1991). Budkami lze zvyšovat početnost ptáků jen na

úroveň, kdy do hry vstoupí jiný limitující faktor – takto lze získat obdobně vyhlížející odezvu jako u vztahu nabídky dutin a hustoty ptáků v pozorovacích studiích (viz výše). Ačkoli experimenty přinášejí poměrně přesvědčivé důkazy, mohou být také zatíženy chybou, protože budky mohou být pro ptáky velice lákavé; ptáci pak dávají přednost studijním plochám před svými původními hnízdišti v okolí (viz kapitola o budkách).

Martin (1993) se domnívá, že omezená nabídka míst k hnízdění významně ovlivnila evoluci velikosti snůšek u dutinově hnízdících ptáků. Míra využití již existujících dutin oproti dlabání vlastních, která je měřítkem limitovanosti druhu dostupností dutin, totiž souvisí s velikostí snůšky dutinohnízdičů Evropy i Severní Ameriky. Pro málo dlabající nebo vůbec nedlabající druhy je výhodnější vychovat najednou větší počet mláďat, protože příležitost k hnízdění se již nemusí v budoucnu opakovat. Sekundární dutinohnízdiči proto mají větší snůšky oproti primárním, zatímco otevřeně hnízdící ptáci, obvykle méně limitovaní nabídkou míst k hnízdění, stojí zhruba mezi nimi (Martin & Li 1992). Vysoká jednorázová investice zdrojů do větší snůšky ale může omezit možnost investovat do dalších rozmnožovacích epizod (Gustafsson & Sutherland 1988), nebo dokonce do přežívání (Gustafsson & Pärt 1990; tzv. cena za reprodukci viz Stearns 1992); sekundární dutinohnízdiči se proto ve srovnání s primárními dutinohnízdiči dožívají v průměru nižšího věku (Martin 1995).

Dochází k mezidruhové kompetici o dutiny?

Některé druhy ptáků obsazují podobné dutiny (např. Dobkin et al. 1995, Martin et al. 2004), jejichž nabídka navíc může být omezená (viz výše). To svádí k do-

mněnce, že kompetice mezi dutinohnízdiči je častá. Pouhá informace, že dva druhy sdílejí stejný zdroj, byť limitní, ale sama o sobě není jejím dokladem, pokud využívání společného zdroje nesnižuje biologickou zdatnost alespoň jednoho z účastníků (Wiens 1989, Storch 1995). Takové negativní ovlivnění je ale obtížné prokázat.

Početnost sýkor modřinek (*Parus caeruleus*) a koňader ve Velké Británii navzájem korelovala – na plochách s hustou nabídkou budek (8 budek/ha) pozitivně, zatímco na plochách s nabídkou řídkou (2 budky/ha) negativně. Při nárůstu početnosti koňader na takových „chudých“ plochách tedy poklesl počet modřinek a naopak, což svědčí o kompetici při nízké nabídce volných míst k hnízdění (Minot & Perrins 1986). Pouhý negativní vztah početnosti dvou druhů bez uvážení dynamiky nabídky dutin by ale nebyl dostatečným dokladem kompetice o ně (Wiens 1989, Storch 1995).

Další příklad je z Norska, kde byly ihned po zahájení hnízdění sýkor pokusně znepřístupněny zbývající volné budky, což anulovalo nabídku míst k hnízdění pro později přilétajícího lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Ačkoli docházelo ke střetům mezi druhy, zejména k útokům lejsků na sýkory, lejsci nebyli až na výjimky schopni sýkory z budek vytlačit (Slagsvold 1978). Opačný pokus ve Švédsku, konkrétně přemístění dospělých sýkor a odstranění jejich rozestavěných hnízd z budek, vedl ke zvýšení obsazenosti těchto budek lejskem bělokrkým (Gustafsson 1988). Oba příklady dokládají, že při omezené nabídce dutin si ptáci mohou konkurovat.

Lejsk ale není bezbranný a dokáže sýkoru vypudit z již obsazené dutiny. Podle Slagsvolda (1975) toho docílí buď opakovanými útoky na ptáka přiletující-

ho k otvoru, nebo rychlým zastavením hnízda, když se jeho majitel zdržuje mimo budku. V Německu tak lejsci zabrali 16 ze 130 hnízd sýkory koňadry, přičemž obsazenost budek sýkorami dosahovala 90 %. Při střetu uvnitř dutiny ale může sýkora lejska zabít: Merilä & Wiggins (1995) ve Švédsku našli během jedné sezóny 23 mrtvých lejsků v hnízdech sýkor (na cca 1000 budek), přičemž jejich počet byl vyšší na plochách, kde byla vyšší obsazenost budek sýkorami. Kompetice při omezené nabídce míst k hnízdění tedy může být příčinou předčasné smrti ptáků.

Někdy dochází ke kompetici jen o určité dutiny, přestože celková nabídka míst k hnízdění není omezená. To platí např. pro špačka obecného, který si přisvojuje dutiny datlovitých ptáků jak ve své původní domovině (Mazgajski 2000), tak i v Severní Americe, kam byl zavlečen (např. Ingold 1989, Kerpez & Smith 1990). Agresivita špačků je největší na začátku hnízdění – proto např. datlům karolínským (*Melanerpes carolinus*) v Mississippi, kteří hnízdí ve stejnou dobu, zabrali špačci 52 % čerstvě vydlabaných dutin. Během sezóny ale riziko ztráty hnízda klesá, později hnízdící datli červenohlaví (*Melanerpes erythrocephalus*) proto přišli již jen o 7 % svých dutin – oddálení počátku hnízdění je tedy výhodné (Ingold 1989). Přílišné oddalování je však omezeno, protože během sezóny klesá plodnost a snižuje se šance na případné náhradní hnízdění (viz také Wiebe 2003). Určité zpoždění začátku hnízdění oproti špačkovi je patrné i u strakapouda velkého v ČR (viz Hudec 1983), kterému špaček obsazuje prázdné dutiny, popř. ničí započaté snůšky (vlastní údaje).

Riziko zabránění hnízda lze snížit i jiným způsobem, např. vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) v Kanadě si z důvodu silné kompetice špačka vybi-

raly k hnízdění dutiny s užšími otvory, protože větší špaček se malým otvorem neprotáhne (Dobkin 1995). Datel zlatý v Kanadě zase projevil schopnost rozlišovat při obraně hnízda různé vetřelce, když útočil na vycpaninu špačka, pokusně instalovanou 1,5 m pod vletovým otvorem hnízdní dutiny, zatímco kontrolní atrapa podobného, ale neškodného vlhovce žlutohlavého (*Xanthocephalus xanthocephalus*) jej nechávala chladným (Wiebe 2004). Někteří ptáci jsou tedy schopni fyzicky bránit hnízdo před vpádem konkurenta (viz také zabíjení lejsků koňadrami).

Jsou dutiny bezpečné před predátory?

Dutiny jsou intuitivně považovány za bezpečné místo k hnízdění, protože hnízda v nich vypadají méně nápadně a nepřístupně. Mezi druhové srovnání ve smíšených lesích Arizony skutečně ukázalo, že úspěšnost hnízdění je vyšší v dutinách než v otevřeném prostoru, přičemž primární dutinohnízdíci trpí ztrátami ještě méně než sekundární (Martin & Li 1992). Stoprocentní bezpečí ale skýtá dutina jen vzácně; míra predace hnízd sýkory babky (*Parus palustris*) v polském listnatém pralese tak např. dosahovala 20 % (Wesołowski 2002), datel černý (*Dryocopus martius*) ve smíšeném hospodářském lese v Norsku kvůli ní přišel o 30 % hnízd (Rolstad et al. 2000) apod. Nízké riziko predace obecně umožňuje kladení větších snůšek (Martin 1995), přičemž velké snůšky dutinohnízdíčů jsou tradičně spojovány právě s bezpečností dutin (diskuse viz Martin 1993, Hansell 2000). Jejich velikost lze ale lépe vysvětlit omezením nabídkou dutin (viz samostatná kapitola), protože primární dutinohnízdíci, ačkoli hnízdí s nejmenším rizikem, mají snůšky malé. Snížené riziko predace nicméně vedlo u dutinových ptáků k pro-

dloužení hnízdní péče o mláďata (Martin 1995).

Predace přesto zůstává nejčastější příčinou neúspěchu hnízdění v dutině, stejně jako v otevřeném prostoru (viz Nilsson 1984, 1986). V některých případech je dokonce velmi intenzivní, např. v polském listnatém pralese bylo během sezóny vypleněno až 69 % hnízd lejska bělokrkého (Walankiewicz 2002b). Většinu z těchto hnízd (80 %) vyplenili savci, nejčastěji hlodavci (myšice lesní, *Apodemus flavicollis*; plch lesní, *Dryomys nitedula* a veverka obecná, *Sciurus vulgaris*) a kuna lesní (*Martes martes*); zbytek hnízd měl na svědomí strakapoud velký (Walankiewicz 2002a). Podobně, v listnatém lese v New Yorku bylo zničeno 62 % hnízd sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*), pravděpodobně užovkami černými (*Elaphe obsoleta*), datly karolínskými, veverkami popelavými (*Sciurus carolinensis*) nebo mývaly severními (*Procyon lotor*; Christman & Dhondt 1997).

Riziko vyplenění hnízda se také liší podle jeho umístění, což umožňuje vyhýbat se nebezpečí výběrem vhodné dutiny. Méně pleněná jsou zejména hnízda umístěná výše nad zemí, jak bylo zjištěno např. u sýkory karolínské (*Parus carolinensis*) v Illinois (Albano 1992), nebo ve Švédsku u několika dalších druhů sekundárních dutinohnízdíčů, např. špačka a sýkory modřinky (Nilsson 1984). Vyšší dutiny jsou predátorům pravděpodobně méně nápadné a hůře dostupné. Přestože ptáci obsazují dutiny v různých výškách (0,3–31 m; Wesolowski 1989), mnohé nasvědčuje upřednostňování těch výše umístěných, o které z tohoto důvodu probíhá kompetice (Nilsson 1984, Carlson et al. 1998). Polští lejscí bělokrčí zase hnízdili úspěšněji v dutinách s menšími otvory, které z tohoto důvodu vyhledávali (Walankiewicz 1991).

Úzký otvor sice omezuje průnik větších predátorů (viz Wesolowski 2002), právě ti ale mohou hnízdo ohrozit násilným zvětšením otvoru nebo probouráním stěn dutiny. Toto riziko je vyšší tehdy, když jsou stěny dutiny měkké; např. sýkory babky v Polsku trpěly častějšími ztrátami v mrtvých stromech, proto přednostně vyhledávali výhodnější dutiny v živých stromech (Wesolowski 2002). Riziko predace se může lišit i mezi různými místy v porostu. Datli černí ve Švédsku upřednostňovali k hnízdění osamoceně stojící stromy na pasekách po těžbě dřeva, přičemž takový výběr prostředí byl doprovázen nižší predací jejich hnízd kunou lesní. Naproti tomu hnízda datlů v zapojených porostech byla pleněna častěji (Rolstad et al. 2000).

Nilsson et al. (1991) uvádějí vyšší míru hnízdní predace datla černého ve starých dutinách oproti dutinám nově vydlabaným. Přemístění budek na jiné stromy zhruba o 100 m, které simulovalo vznik nových dutin, proto očekávaně snížilo riziko predace hnízd sýců rousných (*Aegolius funereus*) v Norsku (Sonerud 1989); obdobné snížení míry predace pěvců v budkách, které byly přemístěny o 800–3000 m, zase popisují v Itálii Sorace et al. (2004). Tyto výsledky nasvědčují tomu, že kuny si pravděpodobně pamatují pozice starších dutin v porostu a každou sezónu je pak navštěvují, zatímco nové dutiny zůstávají po nějakou dobu neodhaleny. Je otázkou, zda se obdobně nechová také strakapoud velký, který ve svém teritoriu sám tvoří dutiny, později obsazované jinými druhy; právě riziko vyplenění hnízda strakapoudem může totiž hypoteticky vést k opomíjení starých strakapoudích dutin např. u sýkory babky (Wesolowski 2002), zatímco špaček obecný a brhlík lesní, kteří jsou silnější a pravděpodobně více schopni se bránit, tyto dutiny

hojně obsazují (Nilsson 1984, Wesolowski 1989). Zajímavý důvod k opomíjení starých dutin má strakapoud kokardový (*Picoides borealis*) v Texasu: během hnízdění opakovaně obnovuje plošky ranek v hnízdním kmeni, aby udržoval tok pryskyřice kvůli obraně hnízda před stromovými užovkami (*Elaphe* spp.); při dlouhodobém využívání ale z ranek vytéká menší množství pryskyřice, čímž je obranná funkce narušena (Conner et al. 1998).

Ptáci se predátorům dokáží bránit také fyzicky, avšak schopnosti a taktika takové obrany se výrazně liší mezi druhy. Brhlík lesní např. dovede agresivně odehnat strakapouda velkého od svého hnízda (vlastní pozorování), zatímco „slabší“ šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) pouze upozorní mláďata na jeho přítomnost a ta ztichnou (Jääntti et al. 2003). Ptáci se navíc liší v ochotě hnízdo bránit, jak ukazují např. reakce dvou druhů brhlíků v Arizoně na přítomnost vycpanin střízlíka zahradního (ničí jejich snůšky) a krahujce amerického (*Accipiter striatus*; loví dospělé). Ochota samců brhlíka krmit inkubující samici v přítomnosti střízlíka, tj. zvyšovat riziko prozrazení a zničení vlastního hnízda, byla výrazně nižší u brhlíka běloprsého než u brhlíka amerického (*Sitta canadensis*); v případě stejné aktivity v přítomnosti krahujce, znamenající ohrožení vlastního života, tomu ale bylo úplně naopak. Rozdílné chování lze vysvětlit různou délkou života a plodností: brhlík americký, který má menší snůšku a žije déle, raději riskuje ztrátu jednoho hnízda než předčasnou ztrátu svého života, neboť má velkou šanci opětovně zahnízdít někdy v budoucnu. Krátkověký brhlík běloprsý na to nemůže spoléhat a svou větší snůšku více brání, přičemž ochotněji podstupuje riziko vlastní smrti (Ghalambor & Martin 2000).

Jsou hnízda v dutinách zamořena parazity?

Negativní vliv parazitismu na dutino-hnízdiče je předpokládán zejména proto, že tyto ptáci mnohdy opakovaně obsazují stejné dutiny, ve kterých se díky tomu mohou hromadit cizopasnici. Vliv parazitů na reprodukční úspěšnost byl doložen např. u sýkory koňadry ve Švýcarsku, kde se z hnízd, která byla v době snášení vajec pokusně zamořena blechami (*Ceratophyllus* sp.), vyvedlo méně mláďat oproti kontrolním hnízdům (Richner et al. 1993). Jiné studie ale takový přímý efekt nepotvrzují; přítomnost blech v budce např. neovlivňovala počet vyvedených mláďat u vlaštovky stromové v Kanadě (Rendell & Verbeek 1996), ani hmotnost nebo počet mláďat lejska černohlavého v budkách ve Finsku (Mappes et al. 1994).

To však nemusí znamenat, že cizopasnici v takových případech ptákům neškodí. Přestože počet mláďat střízlíka zahradního ve Wyomingu zdánlivě nebyl ovlivněn parazitickými larvami much (*Protocalliphora* sp.; Johnson 1996), O'Brien et al. (2001) zjistili, že zamoření mláďat střízlíka parazity snížilo množství hemoglobinu v jejich krvi, ačkoli samotný počet červených krvinek zůstal nezměněn. Weddle (2000) podobně referuje o nižší hmotnosti mláďat vrabce domácího v Oklahomě, která byla více zamořena roztoči (*Pellonyssus* sp.). Napadení hnízda cizopasníky tedy může snižovat kondici mláďat, což se může negativně projevit na jejich přežívání až v období po vyvedení.

Jak již bylo řečeno, napadení parazity bývá spojováno zejména s opakovaným využitím dutiny, proto se předpokládá, že si ptáci budou k hnízdění vybírat doposud nepoužité dutiny. Sýkory koňadry ve Švýcarsku se při výběru budek k nocování neřídily jejich čistotou, dů-

sledně se ale vyhýbaly budkám, které byly pokusně zamořeny blechami, ať už se jednalo o budky se starým hnízdem nebo bez něj (Christe et al. 1994). Zamoření cizopasníky může být nezávislé na přítomnosti starého hnízda i v přírodě, například proto, že parazitické mouchy nezimují v budkách; střízlík zahradní ve Wyomingu z tohoto důvodu nerozlišoval při výběru místa k hnízdění mezi budkami se starou výstelkou nebo bez ní (Johnson 1996).

Lejscí černohlaví ve Švédsku přednostně vybírali dříve použité budky oproti budkám čistým, bez ohledu na přítomnost cizopasníků, zatímco tamní sýkory mezi různými budkami vůbec nerozlišovaly; přesto byla hnízda sýkor zamořena blechami více než hnízda lejsků (Olsson & Allander 1995). Přítomnost starého hnízda zřejmě dává pozdě přilétajícím lejskům informaci o osudu předchozího hnízdění, tj. o riziku predace v dané dutině. Nižší intenzita zamoření jejich hnízd parazity oproti sýkorám byla potom vysvětlována různě, např. specifickým hnízdním materiálem; experiment v ČR ovšem tuto hypotézu nepotvrdil (Remeš & Krist in press).

Různé zamoření hnízd lejska černohlavého cizopasníky, které záviselo na výběru budky, bylo zaznamenáno ve Finsku. Zdejší ptáci, podobně jako ti ve Švédsku (viz výše), upřednostňovali budky se starým hnízdním materiálem, ovšem menší počet blech byl po vyhnízdění nalezen právě v těchto budkách, nikoli v budkách původně čistých (Mappes et al. 1994). Budky se starým hnízdem preferoval i salašník horský v Kentucky; jeho chování je přitom vysvětlováno tím, že zatímco dospělci parazitické mouchy zimují mimo budku, pro ptáka užitečný parazitoid jejich larev, vosička (*Nasonia vitripennis*), přímo v budce (Davis et al. 1994).

Obrana proti parazitům, podobně

jako proti konkurentům či predátorům, může být také vedena aktivně. Špaček obecný např. nosí do svých hnízd čerstvé listy rostlin, z nichž u některých byl v laboratorních podmínkách zjištěn negativní vliv na bakterie a parazity. V Německu sice nebyl prokázán přímý vliv tohoto materiálu na počet parazitů v budce, nicméně jeho přítomnost měla účinek na kondici mláďat, konkrétně větší hmotnost při výletu a vyšší počet červených krvinek (Gwinner et al. 2000). Jiný způsob aktivní obrany proti cizopasníkům byl zjištěn např. u sýkory modřinky ve Švýcarsku: samice pobývající v budkách s pokusně zvýšeným množstvím blech častěji upravovaly hnízdo a své peří, což pravděpodobně svědčí o jejich snaze zabít blechy. Také s vyšší frekvencí krmily mláďata, čímž vyrovnávaly ztráty energie způsobené parazity; hmotnost a tělesná velikost mláďat v době jejich vyvedení se proto nelišila od hnízd bez cizopasníků (Tripet et al. 2002).

Je hnízdění v dutině ovlivňováno fyzikálními faktory prostředí?

Intuitivně předpokládáme, že dutina chrání hnízdo před některými vlivy venkovního prostředí, přičemž zejména uzavřené dutiny by měly být z tohoto pohledu výhodné. Jedenáct procent hnízd dudkovce stromového (*Phoeniculus purpureus*) v Jihoafrické republice přesto zaniklo, protože je při dešti vyplavila voda; míra neúspěchu přitom byla vyšší v sezónách s větším úhrnem srážek. Ačkoli vyplavení hnízda hrozilo zejména v dutinách s otvory mířícími vzhůru, ptáci se těmto nevhodným dutinám nijak nevyhýbali (Radford & du Plessis 2003). Takové chování bylo ovšem potvrzeno u několika sekundárních dutinohnízdičů v Německu, kde měli ptáci na výběr z osmi budek umístěných kolem jednoho kmene. Přitom upřednostňovali přibližně východní ori-

entaci, která v daných podmínkách znamená právě nejmenší vliv větru a deště (Gaedecke & Winkel 2005).

Vysoké teploty v arizonských pouštích vedou datla gilského (*Melanerpes uropygialis*) k tomu, aby otvory svých dutin v kaktusech mířil severním směrem. Taková orientace otvoru vzhledem k pozici slunce je totiž výhodná, neboť zaručuje příznivější (nižší) teplotu uvnitř dutiny (Inouye et al. 1981, Korol & Hutto 1984). Přehřátí hnízda ovšem hrozí také v mírném klimatu, zejména při pozdním hnízdění; naopak, brzy zjara je hnízdění v dutině teplotně příznivější než hnízdění v otevřeném prostoru, dutinová ptáci proto obvykle hnízdí časně (Nilsson 1986). Hnízda v dutinách mohou být vystavena také opačnému působení teplot: nízká teplota v dutině, zapříčiněná severní orientací otvoru, případně dalšími charakteristikami dutiny, vedla u datla zlatého v Kanadě k menším snůškám, počet vyvedených mláďat ale neovlivňovala (Wiebe 2001).

Hnízdo také může být negativně ovlivněno vlastnostmi prostoru dutiny, což lze předpokládat zejména u sekundárních dutinohnízdičů, kteří se musí vždy spokojit jen s dostupnými dutinami. O nejlepší dutiny proto může být vedena kompetice, např. atraktivní větší budky ve Švédsku byly obsazovány jen silnějšími samci lejska bělokrkého, zatímco slabší samci byli odkázáni na budky malé (Gustafsson 1988). Větší dutiny v Kanadě byly s větší frekvencí opakovaně obsazovány (Aitken et al. 2002), což opět svědčí o jejich přitažlivosti. Ptáci upřednostňují k hnízdění prostornější dutiny pravděpodobně proto, že do nich mohou klást větší snůšky. Takové přizpůsobování velikosti snůšky objemu hnízdní budky bylo popsáno např. u sýkory koňadry a lejska černočelého ve Švédsku (Karlsson & Nilsson 1977). Autoři diskutují energetické příčiny toho-

to jevu se závěrem, že relativně malé snůšky, znamenající menší vyplnění objemu dutiny, jsou více ohroženy podchlazením a větší snůšky zase naopak přehřátím (také viz Wiebe & Swift 2001). Velikost přirozených dutin ovšem neovlivňovala velikost snůšky lejska černočelého ve Švédsku (Alatalo et al. 1988), ani datla zlatého v Kanadě (Wiebe & Swift 2001).

Primární dutinohnízdiči se při dlabání dutiny potýkají s fyzikálními vlastnostmi dřeva. Datlové červenobradý (*Sphyrapicus thyroideus*), rudošijný, osikový (*Picooides pubescens*) a americký (*Picooides villosus*) v Arizoně si k tesání dutin v místních topolech osikovitých (*Populus tremuloides*) vybírali kmeny nebo určitá místa na kmeni s měkčím dřevem, přičemž důvodem takového chování jsou zřejmě úspory energie (Scheps et al. 1999). Nejspíše ze stejného důvodu dlabali norští datli černí své dutiny převážně v mrtvých stromech (Rolstad et al. 2000). Příklad nákladnosti tesání dutiny ukazují Wiebe & Swift (2001) v Kanadě, kde nové dutiny datla zlatého byly menší než dutiny opakovaně obsazené. Podle Martina (1993) se ale tyto náklady nepodepisují na reprodukci, neboť větší roli v dlabání dutiny mají samci.

Jsou budky náhradou za dutiny?

V civilizovaných oblastech světa, zejména v Evropě a Severní Americe, bylo díky kladnému vztahu široké veřejnosti k volně žijícím ptákům doposud vyvěšeno obrovské množství budek, jejichž smyslem je nahradit přirozené dutiny. Existují dokonce místa, jako např. britský Wytham Wood, kde téměř všichni jedinci v populaci trvale hnízdí jen v těchto umělých příbytcích (Minot & Perrins 1986). Na poznacích z budek stojí dokonce mnohé teorie; celkem oprávněná je proto otázka: do jaké míry budky odrazejí situaci v dutinách?

V určitých případech, kdy budky motivují ptáky k přesunům na plochy s dostatkem přirozených dutin, může být zkuseno experimentální studium limitace jejich populací nabídkou míst k hnízdění. Při těchto pokusech totiž předpokládáme, že vyvěšení budek umožní zahnízdít původně nehnízdícím jedincům, nikoli přistěhovalcům z okolí. Takový přesun zaznamenal u sýkory koňadry v Nizozemí Drent (1987): vyvěšení budek sice zvýšilo hustotu teritoriálních ptáků, ale někteří zde hnízdící ptáci stále hájili původní teritorium na sousedící ploše bez budek. Neví se, zda je to důsledek nedostatku přirozených dutin v jejich teritoriích, nebo je prostě přílakaly budky (viz např. Walankiewicz 1991). Pro odlišení těchto dvou případů je nutný důkaz přítomnosti nehnízdících jedinců ve společenstvu, pořízený ještě před vyvěšením budek (Newton 1994).

Vyvěšování budek také může měnit mezidruhové vztahy ve společenstvu. Početnost sekundárních dutinohnízdíků v Kanadě byla v negativním vztahu s početností otevřeně hnízdících ptáků (Martin & Eadie 1999), což by samo o sobě mohlo být pouhým důsledkem rozdílných nároků na prostředí. Bock et al. (1992) ale po experimentálním vyvěšení budek v Arizoně zaznamenali nárůst početnosti dutinohnízdíků, který vyústil ve snížení početnosti otevřeně hnízdících ptáků. To už nasvědčuje kompetici mezi těmito skupinami ptáků, ke které ovšem nemusí docházet v přirozeně se vyvíjejících porostech, neboť dutiny jsou v prostoru a čase rozmístěny nestejně a život obou ptačích gild je tak částečně oddělen. Naproti tomu rozmístění budek v prostoru bývá většinou rovnoměrné a budky jsou vyvěšovány i bez ohledu na stáří porostů.

Purcell et al. (1997) objevili u některých druhů v Kalifornii rozdíl v míře predace mezi budkami a dutinami; největší

byl u salašníka západního (*Sialia mexicana*), který měl v budkách 29% míru predace, zatímco v dutinách bylo vypleněno 61 % jeho hnízd. Nižší míra predace svědčí o tom, že i bez speciálních zařízení mohou být budky obtížně přístupné predátorům; klasické tvrzení o nízké hnízdni predaci dutinohnízdíků tak může být částečně artefaktem budek, ze kterých pochází většina poznatků o této skupině ptáků (Møller 1989). Stejný efekt ale není přítomen vždy: zatímco hnízda sýkory koňadry ve Švédsku byla v budkách méně plněna oproti dutinám (5 versus 17 %), u sýkory babky se obě hodnoty nelišily (32 %; Nilsson 1984). Vliv budek na míru predace může být ale i opačný, např. v hospodářském lese v Polsku bylo 55–75 % hnízd lejska černohlavého v budkách ročně vypleněno predátory (Czeszczyk et al. 1999). Pro tento fakt se nabízí vysvětlení, že budky jsou více nápadné, mají delší životnost a pravidelnější prostorové rozmístění než dutiny, což může některým predátorům usnadňovat jejich plnění. Nilsson (1984) např. poukazuje na význam strakapouda velkého, který ve Švédsku vyplenil 48 % hnízd v budkách, ale jen 17 % hnízd v přirozených dutinách.

Kalifornská sýkora šedohnědá (*Parus inornatus*) a střízlík zahradní měli v budkách větší snůšky, zatímco snůšky salašníka západního a tyrana bledohrdlého (*Myiarchus cinerascens*) byly stejné jako v přirozených dutinách (Purcell et al. 1997). Obdobné rozdíly pravděpodobně zapříčinily dlouho přetrvávající názor o velkém rozdílu ve velikosti snůšek mezi dutinohnízdíči a otevřeně hnízdícími ptáky, který sice existuje (Martin & Li 1992), ale není tak velký. Páry sýkor šedohnědých a salašníků západních v budkách navíc zahajovaly hnízdění časněji než ptáci v dutinách (Purcell et al. 1997), což nasvědčuje různě

né „kvalitě“ ptáků, jejíž vliv od přímého vlivu budek lze špatně odlišit.

Zamoření parazity bývá často spojováno se starým hnízdním materiálem, a proto je předpovídáno nižší v budkách, které jsou člověkem čištěny (Møller 1989), zatímco v dutinách se předpokládá hromadění materiálu i cizopasníků. Wesołowski (2000) v Polsku ale překvapivě zjistil, že v naprosté většině dutin, které byly v minulé sezóně obsazené, nebyl na jaře následujícího roku přítomen žádný starý materiál. To nasvědčuje samovolnému tlení nebo vynášení vyplňujícího materiálu, jaké známe např. u špačka obecného (Mazgajski et al. 2004). Otázkou ale zůstává, proč se tak neděje i v budkách? Co se týče skutečného zamoření cizopasníky, hnízda lejsků černohlavých a bělokrkých v přirozených dutinách v polské Białowieži měla ve srovnání s budkami nižší prevalenci a intenzitu napadení blechami (Wesołowski & Stańska 2001). Je také potřeba si uvědomit, že čištění budek nepomáhá od všech parazitů, protože některé druhy, např. mouchy, nezimují ve staré výstelce (např. Davis et al. 1994).

Vliv budek se přes různé faktory projevuje na sezónní produktivitě ptáků; salašník západní, sýkora šedohnědá a střízlík zahradní v Kalifornii proto vyvedli v budkách větší počet mláďat (Purcell et al. 1997). Naopak, polští lejsci černohlaví vyvedli v budkách jen 1,7 mláďat na jeden pár, ačkoli se jejich produktivita obvykle pohybuje okolo 4,5 mláďat na jeden pár (Czeszczewik et al. 1999). Jednotlivé druhy ptáků se liší v míře odpovědi na budky, např. ze čtyř sledovaných druhů v Kalifornii nejvíce profitoval salašník západní (Purcell et al. 1997). Nabízí se tedy závěrečná otázka, na kterou ovšem tento článek záměrně neodpoví: když budkami zvýšíme početnost jednoho druhu, co to udělá s ostatními?

ZÁVĚR

Až na obdobnou volbu místa k hnízdění jsou dutinové ptáci velmi různí, což ztěžuje jejich spolehlivé vyčlenění do jedné skupiny. Nicméně jejich hnízdění je ovlivněno společnými faktory, zejména nabídkou dutin, mezidruhovou kompeticí, hnízdní predací, zamořením hnízd parazity nebo fyzikálními faktory prostředí. Působení těchto činitelů ale není jednoznačné a necháváme na čtenáři, ať si sám udělá předběžný obrázek na podkladě příkladů uvedených v textu. Ty měly poukázat na to, že představovaná problematika je složitější, než se všeobecně předpokládá, přičemž v různých podmínkách mohou být ptáci ovlivněni něčím jiným. Otázky položené v nadpisech jednotlivých kapitol proto nelze jednoznačně zodpovědět, více může objasnit jen podrobné zpracování jednotlivých témat. Náš shrnující text tedy můžeme uzavřít pouze tvrzením, že intuitivní předpoklady o vlivech na hnízdění v dutinách sice mnohdy neplatí, nicméně nejsou ani zcela nesprávné. Hnízdění v dutině, ačkoli je spojeno s mnohými výhodami, má také určitá rizika, kvůli kterým jej nelze považovat za všestranně výhodnou strategii. Poslední kapitola rozebírala příklady, kdy se chování ptáků lišilo mezi budkami a přirozenými dutinami. Jejím cílem nebylo nic více než upozornit na to, že závěry vyvozené pouze ze studia budkových populací mohou být zkresleným obrázkem o životě dutinohnízdičů. Diskusi významu budek v ochraně přírody jsme se přitom záměrně vyhnuli.

PODĚKOVÁNÍ

Děkujeme Karlu Weidingerovi, Davidu Storchovi a oběma anonymním recenzentům za kritické připomínky k textu. Za poskytnutí dočasného pracovního zázemí v době vysokoškolských prázdnin

nin děkujeme Věře Kollárové. Naše práce byla částečně podpořena z prostředků výzkumného záměru CTS MSM 0021620845.

LITERATURA

- Aitken K. E. H., Wiebe K. L. & Martin K. 2002: Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia. *Auk* 119: 391–402.
- Alatalo R. V., Carlson A. & Lundberg A. 1988: Nest cavity size and clutch size of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* breeding in natural tree-holes. *Ornis Scand.* 19: 317–319.
- Albano D. J. 1992: Nesting mortality of Carolina Chickadees breeding in natural cavities. *Condor* 94: 371–382.
- Bock C. E., Cruz A., Grant M. C., Aid C. S. & Strong T. R. 1992: Field experimental evidence for diffuse competition among southwestern riparian birds. *Am. Nat.* 140: 815–828.
- Brawn J. D. & Balda R. P. 1988: Population biology of cavity nesters in northern Arizona: Do nest sites limit breeding densities? *Condor* 90: 61–71.
- 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.
- Conner R. N., Saenz D., Rudolph D. C., Ross W. G. & Kulhavy D. L. 1998: Red-cockaded Woodpecker nest-cavity selection: relationships with cavity age and resin production. *Auk* 115: 447–454.
- Czeszczewik D., Walankiewicz W., Mitrus C. & Nowakowski W. 1999: Nest-box data of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* may lead to erroneous generalizations. *Vogelwelt* 120, Suppl.: 361–365.
- Davis W. H., Kalisz P. J. & Wells R. J. 1994: Eastern Bluebirds prefer boxes containing old nests. *J. Field Ornithol.* 65: 250–253.
- Dobkin D. S., Rich A. C., Pretare J. A. & Pyle W. H. 1995: Nest-site relationships among cavity-nesting birds of riparian and snow-pocket aspen woodlands in the northwestern Great Basin. *Condor* 97: 694–707.
- 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. *Biol. Cons.* 85: 183–197.
- Drent P. J. 1987: The importance of nestboxes for territory settlement, survival and density of the Great Tit. *Ardea* 75: 59–71.
- Gaedecke N. & Winkel W. 2005: Bevorzugen Meisen *Parus* spp. und andere in Höhlen brütende Kleinvögel bei der Wahl ihres Brutplatzes die vom Wetter abgewandte Seite? *Vogelwarte* 43: 15–18.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2000: Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Anim. Behav.* 60: 263–267.
- Gustafsson L. 1988: Inter- and intraspecific competition for nest-holes in a population of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 130: 1–16.
- Gustafsson L. & Pärt T. 1990: Acceleration of senescence in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. *Nature* 347: 279–281.
- Gustafsson L. & Sutherland W. J. 1988: The costs of reproduction in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335: 813–815.
- Gwinner H., Oltrogge M., Trost L. & Nienaber U. 2000: Green plants in starling nests: effects on nestlings. *Anim. Behav.* 59: 301–309.
- Hansell M. 2000: Bird Nests and Construction Behaviour. *Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.*
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR. Ptáci 3. *Academia, Praha.*
- Hudec K. (ed.) 1994: Fauna ČR a SR. Ptáci 1. *Academia, Praha.*
- Christe P., Oppliger A. & Richner H. 1994: Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the Great Tit, *Parus major*. *Anim. Behav.* 47: 895–898.
- Christman B. J. & Dhondt A. A. 1997: Nest predation in Black-capped Chickadees: how safe are cavity nests? *Auk* 114: 769–773.
- Ingold D. J. 1989: Nesting phenology and competition for nest sites among Red-headed and Red-bellied Woodpeckers and European Starlings. *Auk* 106: 209–217.

- Inouye R. S., Huntly N. J. & Inouye D. W. 1981: Non-random orientation of Gila Woodpecker nest entrances in Saguaro cacti. *Condor* 83: 88–89.
- Jääntti A., Suhonen J., Kuitunen M. & Aho T. 2003: Nest defence of Eurasian Treecreeper *Certhia familiaris* against the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*: only one parent is needed. *Ornis Fenn.* 80: 31–37.
- Johnson L. S. 1996: Removal of old nest material from the nesting sites of House Wrens: effects on nest site attractiveness and ectoparasite loads. *J. Field Ornithol.* 67: 212–221.
- Karlsson J. & Nilsson S. G. 1977: The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis* 119: 207–211.
- Kerpez T. A. & Smith N. S. 1990: Competition between European Starlings and native woodpeckers for nest cavities in Saguaro. *Auk* 107: 367–375.
- Korol J. J. & Hutto R. L. 1984: Factors affecting nest site location in Gila Woodpeckers. *Condor* 86: 73–78.
- Mappes T., Mappes J. & Kotiaho J. 1994: Ectoparasites, nest site choice and breeding success in the Pied Flycatcher. *Oecologia* 98: 147–149.
- Martin T. E. 1993: Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *Am. Nat.* 142: 937–946.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Martin K., Aitken K. E. H. & Wiebe K. L. 2004: Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106: 5–19.
- Martin K. & Eadie J. M. 1999: Nest webs: a community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecol. Manage.* 115: 243–257.
- Martin T. E. & Li P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Mazgajski T. D. 2000: Competition for nest sites between the Starling *Sturnus vulgaris* and other cavity nesters – study in forest park. *Acta Ornithol.* 35: 103–107.
- Mazgajski T. D., Kędra A. H. & Beal K. G. 2004: The pattern of nest-site cleaning by European Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 146: 175–177.
- Merilä J. & Wiggins D. A. 1995: Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher. *Condor* 97: 445–450.
- Minot E. O. & Perrins C. M. 1986: Interspecific interference competition – nest sites for Blue and Great Tits. *J. Anim. Ecol.* 55: 331–350.
- Møller A. P. 1989: Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos* 56: 421–423.
- Newton I. 1994: The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Cons.* 70: 265–276.
- Nilsson S. G. 1984: The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15: 167–175.
- Nilsson S. G. 1986: Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. *Auk* 103: 432–435.
- Nilsson S. G., Johnsson K. & Tjernberg M. 1991: Is avoidance by Black Woodpeckers of old nest holes due to predators? *Anim. Behav.* 41: 439–441.
- O'Brien E. L., Morrison B. L. & Johnson L. S. 2001: Assessing the effects of haematophagous ectoparasites on the health of nestling birds: haematocrit vs haemoglobin levels in House Wrens parasitized by Blow Fly larvae. *J. Avian Biol.* 32: 73–76.
- Olsson K. & Allander K. 1995: Do fleas and / or old nest material, influence nest-site preference in hole-nesting passerines? *Ethology* 101: 160–170.
- Purcell K. L., Verner J. & Oring L. W. 1997: A comparison of the breeding ecology of birds nesting in boxes and tree cavities. *Auk* 114: 646–656.
- Radford A. N. & du Plessis M. A. 2003: The importance of rainfall to a cavity-nesting species. *Ibis* 145: 692–694.
- Raphael M. G. & White M. 1984: Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. *Wildlife Monogr.* 86: 1–66.
- Remeš V. & Krist M. (in press): Nest design and the abundance of parasitic Proto-

- calliphora* blow flies in two hole-nesting passerines. *Écoscience*.
- Rendell W. B. & Verbeek N. A. M. 1996: Old nest material in nestboxes of Tree Swallows: effects on reproductive success. *Condor* 98: 142–152.
- Richner H., Oppliger A. & Christe P. 1993: Effect of an ectoparasite on reproduction in Great Tits. *J. Anim. Ecol.* 62: 703–710.
- Rolstad J., Rolstad E. & Saeteren Ø. 2000: Black Woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. *J. Wildlife Manage.* 64: 1053–1066.
- Scott V. E. 1979: Bird response to snag removal in Ponderosa Pine. *J. For.* 77: 26–28.
- Schepps J., Lohr S. & Martin T. E. 1999: Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *Auk* 116: 658–665.
- Slagsvold T. 1975: Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season. *Ornis Scand.* 6: 179–190.
- Slagsvold T. 1978: Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: an experiment. *Ornis Scand.* 9: 46–50.
- Sonerud G. A. 1989: Reduced predation by Pine Martens on nests of Tengmalm's Owl in relocated boxes. *Anim. Behav.* 37: 332–334.
- Sorace A., Petrassi F. & Consiglio C. 2004: Long-distance relocation of nestboxes reduces nest predation by Pine Marten *Martes martes*. *Bird Study* 51: 119–124.
- Stearns S. C. 1992: The Evolution of Life Histories. *Oxford Univ. Press, Oxford, UK*.
- Storch D. 1995: Mezidruhová kompetice u ptáků. *Biol. Listy* 60: 259–273.
- Storch D. & Reif J. 2002: Makroekologie ptáků: co všechno se lze dozvědět z velkoplošných mapování. *Sylvia* 38: 1–18.
- Tripet F., Glaser M. & Richner H. 2002: Behavioural responses to ectoparasites: time-budget adjustments and what matters to Blue Tits *Parus caeruleus* infested by fleas. *Ibis* 144: 461–469.
- Walankiewicz W. 1991: Do secondary cavity-nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a primeval deciduous forest? *Nat. Areas J.* 11: 203–212.
- Walankiewicz W. 2002a: Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). *Acta Ornithol.* 37: 21–26.
- Walankiewicz W. 2002b: Nest predation as a limiting factor to the breeding population size of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* in the Białowieża National Park (NE Poland). *Acta Ornithol.* 37: 91–106.
- Weddle C. B. 2000: Effects of ectoparasites on nestling body mass in the House Sparrow. *Condor* 102: 684–687.
- Wesołowski T. 1989: Nest-sites of hole-nesters in a primeval temperate forest (Białowieża national park, Poland). *Acta Ornithol.* 25: 321–351.
- Wesołowski T. 2000: What happens to old nests in natural cavities? *Auk* 117: 498–500.
- Wesołowski T. 2002: Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. *Ibis* 144: 593–601.
- Wesołowski T. & Stańska M. 2001: High ectoparasite loads in hole-nesting birds – a nestbox bias? *J. Avian Biol.* 32: 281–285.
- Wiebe K. L. 2001: Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in Northern Flickers? *Auk* 118: 412–421.
- Wiebe K. L. 2003: Delayed timing as a strategy to avoid nest-site competition: testing a model using data from starlings and flickers. *Oikos* 100: 291–298.
- Wiebe K. L. 2004: Innate and learned components of defence by Flickers against a novel nest competitor, the European Starling. *Ethology* 110: 779–791.
- Wiebe K. L. & Swift T. L. 2001: Clutch size relative to tree cavity size in Northern Flickers. *J. Avian Biol.* 32: 167–173.
- Wiens J. A. 1989: The Ecology of Bird Communities. Processes and Variations. *Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK*.
- Zasadil P. (ed.) 2001: Ptačí budky a další způsoby zvyšování hnízdních možností ptáků. *ČSOP, Praha*.

Došlo 26. července 2005, přijato 30. září 2005.

Received July 26, 2005; accepted September 30, 2005.

Příspěvek II

Paclík M., Misík J. & Weidinger K. 2009: Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review. *Annales Zoologici Fennici* 46: 361–379.

Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review

Martin Paclík^{1,2,*}, Jan Misík¹ & Karel Weidinger¹

¹ Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University, Tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc, Czech Republic (*e-mail: martin.paclik@post.sk)

² Department of Biology, Faculty of Education, Palacký University, Purkrabská 2, CZ-771 40 Olomouc, Czech Republic

Received 3 Sep. 2008, revised version received 8 Jan. 2009, accepted 13 Jan. 2009

Paclík, M., Misík, J. & Weidinger, K. 2009: Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review. — *Ann. Zool. Fennici* 46: 361–379.

Birds that excavate their own cavities for breeding are traditionally considered to suffer little from nest predation. We reviewed the literature for nest predation rates, nest success, nest predator species and nest defence in European and North American woodpeckers. Predation rate varied from zero to 0.35 (median = 0.13, $n = 33$ populations), while nest success varied from 0.42 to 1.00 (median = 0.80, $n = 84$). Daily nest predation rate increased, while daily nest survival rate did not change with species body weight. This suggests a role of cavity entrance size in passive nest defence and differential causes of nest failure between small and large species. Twenty three predator species preyed upon woodpecker nests. Woodpeckers defended their nests by attacking the predators, blocking the cavity entrance, and by the selection of safe habitat/cavity and timing of breeding. We conclude by discussing gaps in the literature regarding woodpecker nest predation.

Introduction

Predation is generally considered to be the major cause of nest failure in birds, which makes it an important force in shaping bird behaviour and life-histories (Ricklefs 1969, Martin 1993). The risk of nest predation varies considerably among types of nests (Nice 1957, Martin 1993) as nests in cavities are less vulnerable to predation than are nests in open sites (Martin & Li 1992, Wesołowski & Tomiałojć 2005). Moreover, there is considerable variability in nest predation rates within each nesting guild. Among cavity nesters, species excavating their own cavities (primary cavity nesters) are reported to suffer less from

predation than non-excavating species (Martin & Li 1992, Johnson & Kermott 1994).

Woodpeckers (family Picidae, subfamily Picinae) are typical primary cavity nesters as they excavate their own cavities for breeding, using trees, cacti, termitaria or the ground as a substrate (Del Hoyo *et al.* 2002). Woodpecker nests may be protected against predators in various ways. Cavities may physically prevent some predators from entering the nest (Kosinski & Winiecki 2004), and/or various woodpecker behaviours, such as timing of breeding (Ingold 1989), active nest defence (Li & Martin 1991), or habitat selection (Rolstad *et al.* 2000) may lower the risk of predation.

Nest predation in woodpeckers is traditionally considered one of the lowest in birds (Johnson & Kermott 1994, Martin & Li 1992, Martin 1995). However, only few woodpecker species/populations have been included in comparative studies and it is likely that much data have been accumulating in the literature since the mid-1990s. Moreover, woodpeckers represent a diverse group of birds, e.g. in terms of body size, geographical distribution and habitat selection (Del Hoyo *et al.* 2002), which complicates any generalizations about their susceptibility to nest predation. Recently, some vital rates of woodpecker populations (adult survival, nest success, recruitment rate) have been reviewed by Pasinelli (2006) and Wiebe (2006), but the issue of nest predation has received little attention. To better understand the nature of nest predation, the species identity of nest predators and bird responses to these predators need to be considered together with predation rates (Thompson 2007). Data on predators of woodpecker nests and nest defence have not been reviewed until now.

In this review, we collated and explored the published data on nest predation rates, nest success, nest predator species, and nest defence in European and North American woodpeckers. We also aimed to uncover potential weaknesses in the available data and make suggestions for further studies of nest success and predation in woodpeckers.

Material and methods

To obtain a comprehensive dataset, we searched internet databases (ISI Web of Science, Biological abstracts and Zoological record), using keywords such as “woodpecker” and “predation”, and the scientific and English names of the main woodpecker genera. We also consulted the major books on woodpecker biology (Cramp 1985, Del Hoyo *et al.* 2002, Poole 2008). We restricted our search to European and North American woodpeckers.

The most desired variable searched for was predation rate, which is the simple proportion of nests that failed due to predation, taking all active nests with a known outcome as a basis

for the calculation. Predation is defined here in a broader sense as any nest loss due to interactions with other animal species, including competition for cavities leading to nest failure (*see* Walters & Miller 2001). In studies that distinguish between competitive evictions and pure predation events, we used the desired overall predation rate and, separately, eviction rate for another analysis (*see* remarks in Appendix 1). From predation rate, we estimated daily predation rate (DPR) as follows:

$$\text{DPR} = 1 - (1 - \text{PR})^{1/0.5T} \quad (1)$$

Instead of T (the length of the nesting cycle in days), we used a more realistic value of $0.5T$, assuming that nests were found on average in about half of their nesting cycle (Beintema 1996). T values (*see* Table 1) were calculated from midpoints of the intervals for the length of laying + incubation + fledgling periods reported by Del Hoyo *et al.* (2002). An exponent $1/T$ instead of $1/0.5T$ was included into the calculation of the daily predation rate (and daily survival rate, *see* below) in four studies with the majority of nests found during the early stage of the nesting cycle (LaBranche & Walters 1994, Pasinelli 2001, Mazgajski 2002, Fisher & Wiebe 2006a). The above calculation implies unrealistic constant survival probability over the entire nesting cycle (Shaffer & Thompson 2007), because almost all datasets were not sufficient to account for time dependence in nest survival.

Nest success is the proportion of nests producing at least one fledgling from all active nests (the exception was an estimate from DeLotelle & Epting [1992], where the number of cooperatively breeding groups [not number of active nests] was the counting unit). Published values were both the traditional nest success (simple proportion of successful nests/all nest found) and Mayfield nest success, which were treated separately in the database (*see* remarks in Appendix 1). We calculated simple proportions as an alternative to published Mayfield estimates (data by Li & Martin 1991, Conway & Martin 1993, Glue & Boswell 1994, and Smith 2005) to assure consistency across datasets. As a basis for the calculation, we used nests of a known outcome only (the exceptions were two estimates from Smith [2005] with nests of uncertain fate included).

Because the traditional nest success calculation is often biased (Mayfield 1975), we estimated the daily survival rate (DSR) from the traditional nest success values according to Beintema (1996) as follows:

$$\text{DSR} = \text{NS}^{1/0.5T} \quad (2)$$

For the published Mayfield estimates, we present the original daily survival rate calculated by the authors (*see* remarks in Appendix 1), but for analytical purposes, we calculated our own daily survival rate in the same way as in the rest of the studies. We performed a Spearman rank correlation of the published Mayfield daily survival rate estimates and our corrected daily survival rate calculations.

We obtained single estimates of the predation rate, daily predation rate, nest success and daily survival rate per population according to study location and period. If the same population was continually studied for more years, we pooled

data across the years. In certain cases (in which authors did not estimate nest predation rate/nest success or calculated it by Mayfield or other methods different to ours; *see* above), we calculated or recalculated published estimates from the available data (for these calculated values *see* remarks in Appendix 1). Where data on more populations per species were available, we calculated an unweighted average across populations. For each population with an available predation rate and nest success, we estimated the proportion of nest losses caused by predation from all nest losses.

To test if the examined characteristics vary geographically, we compared the mean daily predation rate, daily survival rate, and the proportion of nest losses caused by predation between Europe and North America using the Mann-Whitney *U*-test, where the unweighted average for the species was the dependent variable in these analyses (n = number of species). Using a Spearman rank correlation, we correlated the daily pre-

Table 1. Woodpecker species included in the nest predation rate and nest success analyses in the present review. Nesting cycle lengths and body weights are given. Species from the same continent are shown in a decreasing order of body weight (data from Del Hoyo *et al.* 2002).

Species	Abbreviation	Length of the nesting cycle (days)	Body weight (g)
Europe			
Black woodpecker (<i>Dryocopus martius</i>)	BW	45	310
Eurasian green woodpecker (<i>Picus viridis</i>)	EGW	47	194
White-backed woodpecker (<i>Dendrocopos leucotos</i>)	W-bW	47	106
Great spotted woodpecker (<i>Dendrocopos major</i>)	GSW	39	81
Middle spotted woodpecker (<i>Dendrocopos medius</i>)	MSW	41	68
Eurasian three-toed woodpecker (<i>Picoides tridactylus</i>)	ET-tW	40	64
Lesser spotted woodpecker (<i>Dendrocopos minor</i>)	LSW	36	23
North America			
Pileated woodpecker (<i>Dryocopus pileatus</i>)	PW	45	295
Northern flicker (<i>Colaptes auratus</i>)	NF	45	135
Lewis's woodpecker (<i>Melanerpes lewis</i>)	LW	52	112
Acorn woodpecker (<i>Melanerpes formicivorus</i>)	AW	48	78
Red-headed woodpecker (<i>Melanerpes erythrocephalus</i>)	R-hW	44	77
Black-backed woodpecker (<i>Picoides arcticus</i>)	B-bW	39	75
Red-bellied woodpecker (<i>Melanerpes carolinus</i>)	R-bW	42	74
Hairy woodpecker (<i>Picoides villosus</i>)	HW	47	70
White-headed woodpecker (<i>Picoides albolarvatus</i>)	W-hW	45	65
American three-toed woodpecker (<i>Picoides dorsalis</i>)	AT-tW	41	56
Williamson's sapsucker (<i>Sphyrapicus thyroideus</i>)	WS	50	54
Yellow-bellied sapsucker (<i>Sphyrapicus varius</i>)	Y-bS	45	52
Red-naped sapsucker (<i>Sphyrapicus nuchalis</i>)	R-nS	45	49
Red-cockaded woodpecker (<i>Picoides borealis</i>)	R-cW	42	48

dation rate, daily survival rate, and the proportion of nest losses caused by predation with species body weight. Body weight may influence nest success in both directions — larger species may be more able to defend their nests physically, but they must build larger entrances to their cavities that are more accessible for larger and stronger predators. Body weights (*see* Table 1) were calculated as mid-points from the intervals reported by Del Hoyo *et al.* (2002). Finally, we analyzed the possible effects of the main “research effort” variable, the number of nests in a sample, on daily survival rate using a Spearman rank correlation test (n = number of all populations in all species). We evaluated whether studies based on fewer nests might provide different estimates of the daily survival rate, because smaller samples are associated with a lower precision of estimates (Beintema 1996).

Data on nest predators were divided into several classes according to the type of evidence: (1) predators directly observed or recorded by video while successfully robbing an active nest, and (2) predators identified indirectly from species-specific tracks left at the robbed nest. These signs include marks on the cavity-tree surface (e.g., broken cavity walls, claw and tooth marks), predator hair or feathers, and the appearance of egg and nestling remains (e.g., buried, thrown out, or broken eggs, chewed nestling feathers, partly eaten nestling bodies). We also included (3) predators mentioned in the original studies as “confirmed” but with no description of the predation event (*see* remarks in Appendix 2). We omitted notes on “potential” predators, which were generally defined as animals present at study plots and able to prey upon the nest, but without any direct or indirect evidence of this. We collected information on the prey species and items preyed upon (eggs, nestlings or adults attending the nest).

As a possible nest defence, we treated any behaviour that may potentially lower the risk of nest predation (Caro 2005). Included might be any observations of direct defence such as attacks on the predator or distraction displays, indirect behavioural mechanisms such as the selection of habitat associated with a lower predation risk, timing of breeding, and the role of accessibility of the cavity by predators (e.g.,

failed predation attempts). We did not consider self-defence of the young in nests.

Results and discussion

Nest predation rate and nest success

We gathered 33 estimates of the predation rate and the daily predation rate on 13 woodpecker species, of which six were European and seven North American. The predation rate varied from 0 to 0.35 (median = 0.13, mean = 0.15, SD = 0.11, n = 33; Appendix 1) and the daily predation rate varied from 0 to 0.019 (median = 0.005, mean = 0.007, SD = 0.006, n = 33). We gathered 84 estimates of nest success and the daily survival rate of 21 woodpecker species, of which 7 were European and 14 North American. Nest success varied from 0.42 to 1.00 (median = 0.80, mean = 0.78, SD = 0.13, n = 84; Table 2 and Appendix 1) and the daily survival rate varied from 0.959 to 1.000 (median = 0.990, mean = 0.988, SD = 0.009, n = 84). Our review revealed slightly higher nest predation rates than previous reviews, where the median predation rate varied from 0 to 0.07 (Johnson & Kermott 1994, Martin 1995; data on five woodpecker species). Although we support the view that nest predation is generally low in woodpeckers (*vs.* ≥ 0.5 in most open-nesting songbirds; Martin 1995), we point out that it is more variable than previously reported and rather high in some cases (0.35; Nilsson *et al.* 1991, Saab & Vierling 2001); the highest values of the nest predation rate included in the former reviews were 0.13 and 0.14 (Johnson & Kermott 1994, Martin 1995).

The proportion of nest losses caused by predation varied from 0.09 to 1.00 (median = 0.64, mean = 0.62, SD = 0.29, n = 31). Thus, predation was the principal cause of nest failure in woodpeckers similarly to birds in general (Ricklefs 1969, Martin 1995). For six species, we obtained eight estimates of the eviction rate that varied from 0.02 to 0.27 (median = 0.06, mean = 0.10, SD = 0.10, n = 8; *see* remarks in Appendix 1). The corresponding daily eviction rate varied from 0.001 to 0.015 (median = 0.003, mean = 0.005, SD = 0.006, n = 8). The proportion of nest losses due to eviction varied from 0.04 to 1.00

Table 2. Summary of predation rate (PR), daily predation rate (DPR), proportion of nest losses due to predation (LP), nest success (NS) and daily nest survival rate (DSR); see Material and methods for variable definitions) of European and North American woodpeckers. An unweighted mean across populations, range if available (in parentheses) and numbers of populations are given: n_1 refers to PR/DPR/LP, n_2 to NS/DSR. For species abbreviations see Table 1. Species from the same continent are shown in a decreasing order of body weight.

Species	PR	DPR	LP	n_1	NS	DSR	n_2
Europe							
BW	0.19 (0.02–0.35)	0.010 (0.001–0.019)	0.65 (0.24–1.00)	6	0.79 (0.55–0.96)	0.989 (0.974–0.998)	12
EGW	–	–	–	–	0.92	0.996	1
W-bW	0.27	0.013	0.64	1	0.82 (0.58–0.97)	0.991 (0.977–0.999)	5
GSW	0.14 (0.08–0.29)	0.007 (0.002–0.017)	0.61 (0.50–0.67)	4	0.82 (0.57–0.97)	0.990 (0.972–0.998)	9
MSW	0.07 (0.05–0.09)	0.003 (0.002–0.004)	0.28 (0.09–0.40)	3	0.77 (0.42–0.90)	0.987 (0.959–0.995)	6
ET-tW	0.08	0.004	0.38	1	0.76 (0.75–0.79)	0.987 (0.986–0.988)	3
LSW	0.04	0.002	0.19	1	0.79 (0.74–0.84)	0.987 (0.983–0.990)	3
North America							
PW	–	–	–	–	0.83	0.992	1
NF	0.18 (0.00–0.33)	0.009 (0.000–0.018)	0.84 (0.69–1.00)	6	0.72 (0.50–1.00)	0.985 (0.970–1.000)	10
LW	0.26 (0.16–0.35)	0.012 (0.007–0.016)	0.86 (0.82–0.90)	2	0.75 (0.57–0.85)	0.988 (0.979–0.994)	3
AW	0.18 (0.09–0.27)	0.008 (0.004–0.013)	0.66 (0.32–1.00)	2	0.80 (0.73–0.92)	0.991 (0.987–0.997)	4
R-hW	–	–	–	–	0.76 (0.69–0.80)	0.987 (0.983–0.990)	4
B-bW	–	–	–	–	0.82 (0.69–1.00)	0.989 (0.981–1.000)	4
R-bW	–	–	–	–	0.67 (0.47–0.82)	0.980 (0.965–0.991)	3
HW	0.18 (0.13–0.22)	0.008 (0.006–0.011)	1.00 (1.00–1.00)	2	0.83 (0.78–0.88)	0.992 (0.989–0.995)	2
W-hW	–	–	–	–	0.86 (0.83–0.88)	0.993 (0.992–0.994)	2
AT-tW	–	–	–	–	0.66 (0.53–0.79)	0.982 (0.970–0.994)	2
WS	0.01	0.001	0.50	1	0.98	0.999	1
Y-bS	0.13	0.006	0.25	1	0.60 (0.50–0.70)	0.977 (0.970–0.984)	2
R-nS	0.04 (0.00–0.10)	0.002 (0.000–0.005)	0.49 (0.48–0.50)	3	0.91 (0.80–1.00)	0.996 (0.990–1.000)	3
R-cW	–	–	–	–	0.75 (0.66–0.84)	0.987 (0.980–0.994)	4

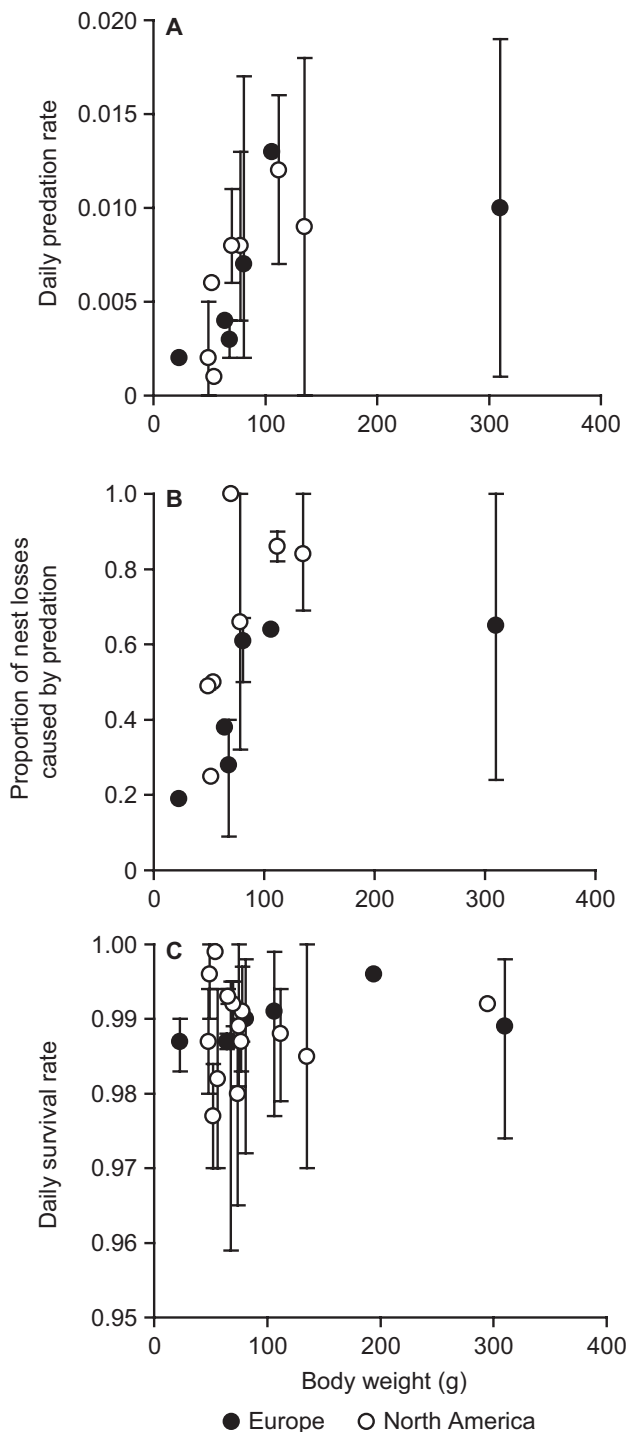


Fig. 1. The effect of body weight on (A) the daily nest predation rate, (B) the proportion of nest losses caused by predators, and (C) the daily nest survival rate. Shown is an unweighted average across populations (circles) and a range of estimates (whiskers) for each species. North American (open circles) and European species (filled circles) are distinguished.

(median = 0.29, mean = 0.39, SD = 0.35, $n = 8$), which suggests that competitive eviction is sometimes more important than pure predation. In this respect, cavities may be safe against predators,

but attractive to other cavity nesting species, suggesting possible contradictory selection pressures on woodpecker breeding (Nilsson 1984).

The literature showed considerable variability in all examined characteristics among species — predation rate, daily predation rate, proportion of nest losses caused by predation, nest success and daily survival rate — yet the amount and sources of this variation are difficult to quantify because of differences in sample sizes (Table 2). Both daily predation rate ($r_s = 0.87$, $p_{\text{exact}} < 0.001$, $n = 13$; Fig. 1A) and proportion of nest losses caused by predation ($r_s = 0.75$, $p_{\text{exact}} = 0.004$, $n = 13$; Fig. 1B) correlated significantly positively with body weight (23 to 310 g), but body weight did not correlate with daily survival rate ($r_s = 0.20$, $p = 0.389$, $n = 21$; Fig. 1C). Larger species suffered more from predation than smaller species, possibly because larger entrances make their cavities accessible to more predator species (*see below*; Wesolowski 2002). Given that daily survival rate did not change with species body weight, our results suggest differential causes of nest failure between small and large species. Daily predation rates, daily survival rates, and proportions of nest losses caused by predation did not differ between the European and North American species (daily predation rate: $p_{\text{exact}} = 0.976$, daily survival rate: $p_{\text{exact}} = 0.868$, proportion of nest losses caused by predation: $p_{\text{exact}} = 0.181$; for data *see* Table 2).

Predators

At least 23 animal species were identified as predators of woodpecker nests, of which 7 were European and 17 North American (including the introduced European starling [*Sturnus vulgaris*]); they comprised 1 reptile, 8 bird and 14 mammal species (Appendix 2). The number of known predators is lower for woodpeckers as compared with that for open nesters (Thompson 2007). This is partly a consequence of a lower sampling effort (Weidinger 2008) in woodpecker studies (number of studied species, small sample sizes). Nevertheless, the number of potential predators is, in fact, lower in cavity nesters, as it is constrained by the size of cavity entrances. From the main classes of predators, arboreal snakes are

regular predators of bird nests in North America rather than in Europe and their importance varies with latitude (Thompson 2007). Birds are competitors of woodpecker nests rather than typical predators, because corvids, the principal avian predators of open nests (Thompson 2007, Weidinger 2009) cannot usually enter cavities. Only one corvid species, the jackdaw (*Corvus monedula*), was recorded to usurp black woodpecker (*Dryocopus martius*) cavities (Nilsson *et al.* 1991). Some woodpecker species regularly prey upon nests of other woodpeckers (present review) as well as upon other cavity (Nilsson 1984, Walankiewicz 2002) and open nests (Hazler *et al.* 2004, Weidinger 2009). Mammals, especially carnivores and rodents, are in general important predators of bird nests (Thompson 2007, Adamík & Král 2008, Weidinger 2009).

The main difference in predator communities between cavity and open nesters is a group of specialised competitors for nest sites, which are not apparently dangerous to open nesters (Lindell 1996). Six species could be classified as nest competitors (that destroy nests) in the present review — the European starling, redstart (*Phoenicurus phoenicurus*), house wren (*Troglodytes aedon*), jackdaw, the European red squirrel (*Sciurus vulgaris*), and the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). These animals did not always eat the nest content (although both squirrel species could do so; Walankiewicz 2002), but usually buried it with material brought to the nest (sticks, leaves) or threw out the nest content and then nest in the usurped cavity (Shelley 1935, Howell 1943, Short 1979, Lange 1996, Walters & Miller 2001, Wiebe 2003). However, it is difficult to clearly distinguish among pure predators and nest competitors, because reasons for destroying nests (food/nest site) seem to be mixed in some species (particularly in non-carnivorous mammals). Only starlings frequently usurp freshly excavated woodpecker cavities before woodpeckers start laying (Ingold 1989).

The literature showed that nests were preyed upon at various stages of a nesting cycle; predators took both eggs and nestlings, but only rarely the incubating or brooding adults (Appendix 2). Qualitative data do not permit the evaluation of whether some predators prefer nests at a certain stage. Of the frequently recorded predators, the

deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) preyed upon only nests with eggs, while carnivores mostly took nestlings (except European species of martens [*Martes* sp.] depredating black woodpecker nests with eggs). In the British Columbian northern flicker population, starlings and squirrels almost exclusively preyed upon eggs (Fisher & Wiebe 2006a, K. L. Wiebe pers. comm.). The red squirrel (Howell 1943) and the European starling (Shelley 1935) were once reported to kill adult woodpeckers, but only carnivores are known to kill adults regularly (Appendix 2).

Predators substantially larger than woodpeckers cannot pass the cavity entrance. To prey upon a nest, they must break cavity walls to reach the nest content and this generally happens in decaying or dead trees. This behaviour was reported for the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*; Tracy 1933, Brown 1976), marten (Misík & Paclík 2007), raccoon (*Procyon lotor*; Kilham 1971), black bear (*Ursus americanus*; DeWeese & Pillmore 1972, Franzreb & Higgins 1975, Walters & Miller 2001) and the domestic cat (*Felis catus*; Dennis 1969).

Nest defence

Woodpeckers may avoid nest predation by selecting a safe habitat at various spatial scales (forest stand, tree, and cavity) as they are not limited by the location of previously existing cavities. However, excavating ability varies among species (Martin 1993) as it is limited by tree hardness (Schepps *et al.* 1999). At the scale of entire forest blocks, Norwegian black woodpeckers selected isolated large trees retained in clear-cuts, where they were less susceptible to predation by pine marten (*Martes martes*) than in contiguous old-growth forest stands (Rolstad *et al.* 2000). In British Columbia, northern flickers (*Colaptes auratus*) faced a trade-off between the risk of predation and competitive eviction, given that cavities associated with conifers were more likely to be preyed upon by mammals but less likely to be usurped by starlings (Fisher & Wiebe 2006a).

For predators, there may be some barriers to locate and/or approach the cavity, e.g. height

above ground. In British Columbia, northern flicker cavities located higher up were less often preyed upon, but height above ground did not influence the probability of eviction (Fisher & Wiebe 2006a). The success of cavity nests often increases with height above ground (Nilsson 1984, Evans *et al.* 2002) and cavity nesters are known to compete for higher cavities (Nilsson 1984). The behaviour of the red-cockaded woodpecker (*Picoides borealis*) is unique — it injures the bark of the nest tree because the fresh resin makes the trunk unsuitable for climbing by snakes (Jackson 1974, Conner *et al.* 2004). Also, concealment may influence the risk of predation: better concealed (by vegetation around the entrance) northern flicker cavities in British Columbia were less preyed upon by mammals (Fisher & Wiebe 2006a). In Sweden, black woodpecker nests in new cavities were less preyed upon than those in old cavities (Nilsson *et al.* 1991), presumably because local predators memorized the location of old cavities, while new cavities had to be discovered first (Sonerud 1989). A similar pattern was reported for northern flickers in British Columbia, but not for three populations of the great spotted woodpecker (twice no effect of cavity age in Poland and Russia, once a reverse pattern in Great Britain; *see* Wiebe *et al.* 2007). Given that woodpecker populations reuse cavities to varying degrees, cavity excavation/reuse may have various benefits and costs that vary according to the ecological context (Wiebe *et al.* 2007). Although switching of nest sites under the outcome of previous breeding or possible encounters with a predator slightly before breeding may be a passive defence, it has not lead to reproductive benefits in the British Columbian population of northern flickers (Fisher & Wiebe 2006c).

Once discovered by a predator, some cavities are still safer from depredation than others due to their internal shape and dimensions. In particular, narrow cavity entrances may prevent large predators from entering the nest. For example, the pine marten could easily enter black woodpecker cavities with an oval entrance of 7×12 cm (Rolstad *et al.* 2000, Nilsson *et al.* 1991), but not great spotted woodpecker cavities with a 4.5 cm diameter entrance (Kosinski & Winiecki 2004, Misík & Paclík 2007). Similarly, the

European starling failed to prey upon nests of the smaller downy woodpecker (*Picoides pubescens*) due to a narrow entrance (Howell 1943). In the present review, we showed that daily predation rate was positively correlated with body size (\sim entrance diameter) across species (*see* above; Fig. 1). To reach the nest without entering the cavity, large predators try to capture nestlings by paws (or break the cavity walls; *see* below). For this reason, the selection of deep cavities by woodpeckers may lower the risk of predation — e.g. large cavities of northern flickers in British Columbia were preyed upon less often than small cavities (Fisher & Wiebe 2006a). In comparison to other cavity nesters, woodpecker cavities are usually deeper and without a nest lining (Del Hoyo *et al.* 2002), which potentially increases nest safety because predators may try to reach the brood by pulling out the nest material (Walankiewicz 2002).

According to the reviewed literature, some large predators repeatedly failed to prey upon woodpecker nests due to inaccessibility, although they were successful in breaking cavity walls in other cases. In British Columbia and California, black bears repeatedly gave up trying to prey upon arctic three-toed woodpecker (*Picoides arcticus*), hairy woodpecker (*Picoides villosus*), yellow-bellied sapsucker (*Sphyrapicus varius*), red-naped sapsucker (*Sphyrapicus nuchalis*) and northern flicker nests (Dixon 1927, Erskine & McLaren 1972, Walters & Miller 2001), while pine martens in Poland were unable to prey upon great spotted woodpecker nests (Kosinski & Winiecki 2004). Low predation by the black bear on the red-naped sapsucker may be due to frequent nesting in living trees, contrary to the northern flicker that often breeds in dead trees and suffers more from predation (Walters & Miller 2001). In New Hampshire, a raccoon failed to prey upon a hairy woodpecker nest in one case (Kilham 1968), but in another case a raccoon captured a brooding adult of the yellow-bellied sapsucker, being apparently unable to reach the nestlings (Kilham 1977b). Thus, selection of living trees with resistant wood may lower the risk of nest predation by physically strong predators.

Proper timing of breeding may act as an indirect nest defence mechanism as nests later

in the season are less vulnerable to eviction by a simultaneously breeding competitor, the European starling (Ingold 1989, Wiebe 2003, Smith 2005). In Mississippi, 52% of fresh empty cavities of the red-bellied woodpeckers, a species that breeds at the same time as the starling, were usurped before egg-laying. In the same-sized but later-breeding red-headed woodpecker, only 7% of cavities were usurped by starlings (Ingold 1989). However, the advantage of delayed breeding is compromised by the lowered fecundity and re-nesting potential of late broods (Ingold 1996, Wiebe 2003), and there may be other reasons of nest failure that does not change with date in the same way (e.g. mammalian predation; Fisher & Wiebe 2006a).

Direct behavioural responses to the presence of a predator in close proximity to the nest included chasing or attacking the intruder (18 published anecdotal events + 2 experimental studies, 11 woodpecker species \times 9 predator species), and entering the nest with increased attentiveness (one anecdotal event [male hairy woodpecker against young red squirrels crawling the nest tree; Kilham 1968] + 2 experimental studies, 2 woodpecker species \times 2 predator species). However, published anecdotal observations of woodpecker behaviour suggest rather than confirm an active nest defence. Only two experiments have been performed to date — in the first, nesting northern flickers in British Columbia presented with models of the European starling and the yellow-headed blackbird (*Xanthocephalus xanthocephalus*) intensively defended against the starling model by dives, direct attacks, and increased nest-attentiveness (Wiebe 2004). Similar behaviours performed against models of the red squirrel were observed in the second experiment, where yellow-headed blackbird and cedar waxwing (*Bombycilla cedrorum*) models were used as controls (Fisher & Wiebe 2006b). Two anecdotal observations from Colorado (Crockett & Hansley 1977) suggest a possible interaction between nest height and efficiency of active nest defence. A higher cavity (10 m above ground) of the Williamson's sapsucker (*Sphyrapicus thyroideus*) was successfully defended against the long-tailed weasel (*Mustela frenata*), but a lower cavity (1.8 m) was not; in both cases birds intensively attacked the

predator. "Blocking" of the cavity entrance by parent hairy woodpeckers in New Hampshire and by northern flickers in British Columbia may also be an example of a combined direct and indirect defence strategy (Kilham 1968, Fisher & Wiebe 2006b). A response to humans (adult pileated woodpecker [*Dryocopus pileatus*] attacked researcher's hand; Hoyt 1957) suggests possible direct defence against large predators.

Methodological considerations

We identified several weaknesses in the reviewed data on woodpecker breeding success, nest predators and nest defence. Generally, the number of studies reporting nest success in woodpeckers is low as compared with other cavity and open nesters, and less than half of these studies provided estimates of predation rate (see Nice 1957, Ricklefs 1969, Johnson & Kermott 1994, Martin 1995, Wesołowski & Tomiałojć 2005). This precludes detailed quantitative comparisons among species, habitats and geographical areas. Taking that the precision of nest success estimates critically depends on sample size, i.e., the number of nests (Beintema 1996), most reviewed studies were based on inadequate sample sizes (from eight to 1303 nests, median = 35, mean = 107, SD = 229, $n = 81$ study populations). We found a significant positive correlation between the number of nests in a sample and daily survival rate estimate ($r_s = 0.23$, $p = 0.041$, $n = 81$; Fig. 2). This may be because daily survival rate estimates based on smaller samples are more sensitive to the number of recorded nest failures that are rare in woodpeckers. Woodpecker populations were studied from 1 to 58 years (median = 6, mean = 10, SD = 13, $n = 54$) and the number of nests studied per year varied from 1 to 156 (median = 9, mean = 17, SD = 28, $n = 54$). Annual estimates of breeding success usually differ (e.g. Pasinelli 2001, Wiktander *et al.* 2001) due to multiple reasons and, therefore, estimates based on single-year data may not be representative of the studied population.

The interpretability of nest success estimates depends on the method of data analysis (Weidinger 2007). Only 17 estimates of nest success (< 21% of the reviewed data) from 9 studies

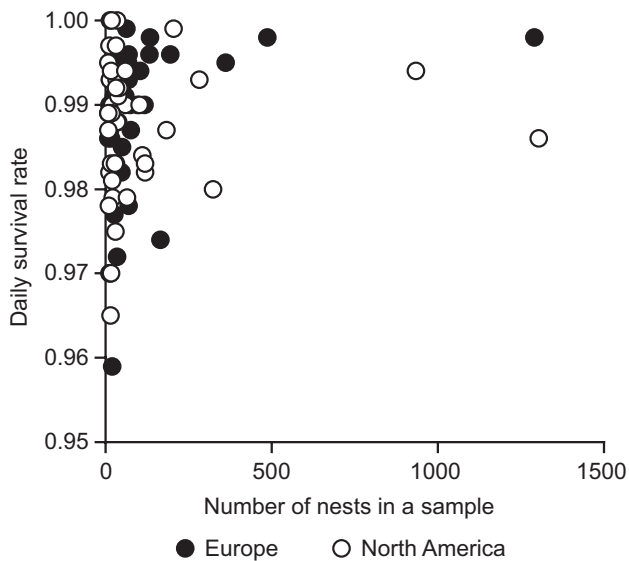


Fig. 2. Correlation between daily survival rate and the number of nests in a sample ($n = 81$ study populations, all species). North American (open circles) and European species (filled circles) are distinguished.

(Li & Martin 1991, Glue & Boswell 1994, LaBranche & Walters 1994, Dobbs *et al.* 1997, Leonard 2001, Saab & Vierling 2001, Smith 2005, Fisher & Wiebe 2006a, Kosinski & Ksit 2006) were based on some variant of the Mayfield method (Mayfield 1975). The remaining studies were based on the traditional method, which often overestimates true nest success. We took this into account and corrected these traditional estimates as suggested by Beintema (1996). The 16 cases of Mayfield daily survival rate estimates were highly correlated with the corrected daily survival rate used by us ($r_s = 0.92$, $p_{\text{exact}} < 0.001$, $n = 16$). Nevertheless, this solution is not ideal, because even Mayfield estimates assume a constant daily survival rate, while nest losses may accumulate in a certain period of the nesting cycle (e.g., laying and incubation; Fisher & Wiebe 2006a). Thus, we urge researchers to implement the recently developed methods of nest survival analysis that account for time-dependent covariates of nest survival (Shaffer & Thompson 2007). To our knowledge, there is only one application of such methods to woodpecker data (Fisher & Wiebe 2006a).

Our list of woodpecker nest predators (Appendix 2) is likely to be incomplete due to a limited sampling effort (Weidinger 2008) and the general difficulty in observing predators in the field. Videotaping is currently the most reli-

able method of nest predator identification and is being routinely used in studies of open passerine nests (Thompson 2007, Weidinger 2008). In contrast, most data on predators of woodpecker nests are based on indirect cues such as the appearance of preyed-upon nests. Nest predators were directly observed (mostly anecdotally) in only eight studies and just a single study implemented video surveillance (Fisher & Wiebe 2006a). We encourage the wider use of video surveillance in woodpecker studies to obtain both qualitative and quantitative data on nest predators. Based on the available indirect data, only tentative conclusions can be drawn about the dominant nest predators in some woodpecker populations — e.g. pine marten *vs.* black woodpecker in Scandinavia (Nilsson *et al.* 1991, Rolstad *et al.* 2000) and European starling *vs.* great spotted woodpecker in Great Britain (Smith 2005).

Published qualitative notes on direct nest defence included mostly reports of chasing and attacking the predator, probably because such behaviour is easy to detect (birds are often calling) and observe. Hiding or attending the nest by parents is much less obvious and the frequency of such behaviour might be underestimated (compared to experimental studies; Wiebe 2004, Fisher & Wiebe 2006b). Li and Martin (1991) suggested that the larger body size of woodpeckers compared with many non-excavating species increases the ability to directly defend the nest. However, while observational studies may not reveal the mechanisms underlying the observed patterns, all but two (Wiebe 2004, Fisher & Wiebe 2006b) experimental studies of nest defence were performed on open or secondary cavity nesters. Experiments on large *vs.* small woodpecker species should be particularly informative, because these two groups differ both in nest defence potential and nest predation rates.

Management implications

European and North American woodpeckers are, in general, not globally threatened (although they may be declining at the national scale; see Mikusiński & Angelstam 1997, Del Hoyo *et al.* 2002) with the exceptions of the ivory-

billed woodpecker (*Campephilus principalis*; critically endangered), red-cockaded woodpecker (vulnerable) and the red-headed woodpecker (near threatened; IUCN 2008). None of these woodpecker species is documented to be threatened by predation (Del Hoyo *et al.* 2002, IUCN 2008). A prime example of suggested, but undocumented, threat is the invasion of the introduced European starling across North America, which was widely expected to have a detrimental effect on native woodpecker populations due to nest evictions. Although starlings negatively affected reproductive success (e.g., red-bellied woodpecker; Ingold 1989) or even caused a local population decline of woodpeckers (gila woodpecker; Kerpez & Smith 1990), long-term population monitoring did not reveal such a negative effect at the continental scale (Koenig 2003). In Great Britain, long-term population decline in the European starling coincided with an increase in great spotted woodpeckers (Smith 2005), but the causality of this relationship remains unclear.

The conservation of woodpeckers mostly deals with habitat management (Conner & Rudolph 1991, Mikusiński & Angelstam 1997, Wesolowski *et al.* 2005, Bull *et al.* 2007). In the red-cockaded woodpecker, competition (not “predation” as defined in the present review) with pileated woodpeckers that frequently enlarge empty red-cockaded woodpecker cavities is taken as a serious threat (IUCN 2008). The exclusion of fire in mature pine forests in the south-eastern United States increased the abundance of dead wood and, consequently, that of pileated woodpeckers (Conner *et al.* 2004). Management involves fitting restrictor plates to cavities or making artificial cavities (Carter *et al.* 1989, Allen 1991, IUCN 2008) but, ultimately, increased competition is linked to habitat change, which should be taken as a priority for management (Conner *et al.* 2004).

Little is known about the demographic consequences of nest predation in general, even in bird species exposed to high predation pressures, and attempts to reduce predation yielded mixed results (*see* Gibbons *et al.* 2007). Because nest predation is comparatively low in woodpeckers, there seems to be low potential for a significant effect of nest predation on woodpecker populations, and, consequently, low potential for the

effective conservation of woodpeckers through management of their nest predators.

Acknowledgements

This work was supported by the Faculty of Education of the Palacký University Olomouc (IGS 11417091), Ministry of Education of the Czech Republic (MSM 6198959212), and by the Czech Science Foundation (GACR 206/07/0483). We would like to thank Peter Adamík, Jiří Reif, Paul Rawsthorne, the reviewers Karen L. Wiebe and Matthew Schlesinger, and the editor Johan Kotze for valuable comments on the manuscript.

References

- Adamík, P. & Král, M. 2008: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). — *Acta Theriologica* 53: 185–192.
- Allen, D. H. 1991: *An insert technique for constructing artificial red-cockaded woodpecker cavities*. — United States Forest Service, General Technical Report SE-73.
- Beintema, A. J. 1996: Inferring nest success from old records. — *Ibis* 138: 568–570.
- Brenowitz, G. L. 1978: Gila woodpecker agonistic behaviour. — *Auk* 95: 49–58.
- Bringeland, R. & Fjære, T. 1981: On the breeding biology of the white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) population. — *Fauna Norvegica ser. C, Cinclus*: 4: 40–46. [In Norwegian with English summary].
- Brown, S. C. 1976: Intended predation of lesser spotted woodpecker nestlings by great spotted woodpecker. — *British Birds* 87: 274–275.
- Bull, E. L., Nielsen-Pincus, N., Wales, B. C. & Hayes, J. L. 2007: The influence of disturbance events on pileated woodpeckers in Northeastern Oregon. — *Forest Ecology and Management* 243: 320–329.
- Caro, T. 2005: *Antipredator defenses in birds and mammals*. — The University of Chicago Press, London.
- Carter, J. H. III, Walters, J. R., Everhart, S. H. & Doerr, P. D. 1989: Restrictors for red-cockaded woodpecker cavities. — *Wildlife Society Bulletin* 17: 68–72.
- Christensen, H. 2002: Dispersal of young black woodpeckers in connection with the immigration to southern Jutland in Denmark. — *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 96: 161–167. [In Danish with English summary].
- Conner, R. N. & Rudolph, D. C. 1991: Forest habitat loss, fragmentation, and red-cockaded woodpecker populations. — *Wilson Bulletin* 103: 446–457.
- Conner, R. N., Saenz, D. & Rudolph, D. C. 2004: The red-cockaded woodpecker: Interactions with fire, snags, fungi, rat snakes and pileated woodpeckers. — *Texas Journal of Science* 56: 415–426.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 1993: Habitat suitability for Williamson’s sapsuckers in mixed-conifer forests. — *Journal of Wildlife Management* 57: 322–328.

- Cramp, S. (ed.) 1985: *The birds of the Western Palearctic, vol. 4: Terns to woodpeckers*. — Oxford University Press, Oxford.
- Crockett, A. B. & Hansley, P. L. 1977: Coition, nesting, and postfledging behavior of Williamson's sapsucker in Colorado. — *Living Bird* 16: 7–19.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (eds.) 2002: *Handbook of the birds of the world, vol. 7: Jacamars to woodpeckers*. — Lynx Edicions, Barcelona.
- DeLotelle, R. S. & Epting, R. J. 1992: Reproduction of the red-cockaded woodpecker in central Florida. — *Wilson Bulletin* 104: 285–294.
- Dennis, J. V. 1969: The yellow-shafted flicker (*Colaptes auratus*) on Nantucket Island, Massachusetts. — *Bird-Banding* 40: 290–308.
- DeWeese, L. R. & Pillmore, R. E. 1972: Bird nests in an aspen tree robbed by black bear. — *Condor* 74: 488.
- Dixon, J. 1927: Black bear tries to gnaw into a woodpecker's nest. — *Condor* 29: 271–272.
- Dixon, R. D. & Saab, V. A. 2000: Black-backed woodpecker (*Picoides arcticus*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/509>, doi:10.2173/bna.509.
- Dobbs, R. C., Martin, T. E. & Conway, C. J. 1997: Williamson's sapsucker (*Sphyrapicus thyroideus*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/285>, doi:10.2173/bna.285.
- Erskine, A. J. & McLaren, W. D. 1972: Sapsucker nest holes and their use by other species. — *Canadian Field-Naturalist* 86: 357–361.
- Evans, M. R., Lank, D. B., Boyd, W. S. & Cooke, F. 2002: A comparison of the characteristics and fate of Barrow's goldeneye and bufflehead nests in nest boxes and natural cavities. — *Condor* 104: 610–619.
- Fisher, R. J. & Wiebe, K. L. 2006a: Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. — *Oecologia* 147: 744–753.
- Fisher, R. J. & Wiebe, K. L. 2006b: Investment in nest defense by northern flickers: effects of age and sex. — *Wilson Journal of Ornithology* 118: 452–460.
- Fisher, R. J. & Wiebe, K. L. 2006c: Breeding dispersal of northern flickers in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. — *Ibis* 148: 772–781.
- Franzreb, K. E. & Higgins, A. E. 1975: Possible bear predation on a yellow-bellied sapsucker nest. — *Auk* 92: 817.
- Garrett, K. L., Raphael, M. G. & Dixon, R. D. 1996: White-headed woodpecker (*Picoides albolarvatus*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/252>, doi:10.2173/bna.252.
- Gibbons, D. W., Amar, A., Anderson, G. Q. A., Bolton, M., Bradbury, R. B., Eaton, M. A., Evans, A. D., Grant, M. C., Gregory, R. D., Hilton, G. M., Hiron, G. J. M., Hughes, J., Johnstone, I., Newbery, P., Peach, W. J., Ratcliffe, N., Smith, K. W., Summers, R. W., Walton, P. & Wilson, J. D. 2007: *The predation of wild birds in the UK: a review of its conservation impact and management*. — RSPB Research Report 23. RSPB, Sandy.
- Glue, D. E. & Boswell, T. 1994: Comparative nesting ecology of the three British breeding woodpeckers. — *British Birds* 87: 253–269.
- Hazler, K. R., Drumtra, D. E. W., Marshall, M. R., Cooper, R. J. & Hamel, P. B. 2004: Common, but commonly overlooked: red-bellied woodpeckers as songbird nest predators. — *Southeastern Naturalist* 3: 467–474.
- Howell, A. B. 1943: Starlings and woodpeckers. — *Auk* 60: 90–91.
- Hoyt, S. F. 1957: The ecology of the pileated woodpecker. — *Ecology* 38: 246–256.
- Ingold, D. J. 1989: Nesting phenology and competition for nest sites among red-headed and red-bellied woodpeckers and European starlings. — *Auk* 106: 209–217.
- Ingold, D. J. 1990: Simultaneous use of nest trees by breeding red-headed and red-bellied woodpeckers and European starlings. — *Condor* 92: 252–253.
- Ingold, D. J. 1996: Delayed nesting decreases reproductive success in northern flickers: Implications for competition with European starlings. — *Journal of Field Ornithology* 67: 321–326.
- IUCN 2008: *IUCN red list of threatened species*. — Available at <http://www.iucnredlist.org>.
- Jackson, J. A. 1970: Predation of a black rat snake on yellow-shafted flicker nestlings. — *Wilson Bulletin* 82: 329–330.
- Jackson, J. A. 1974: Gray rat snakes versus red-cockaded woodpeckers: predator-prey adaptations. — *Auk* 91: 342–347.
- Johansen, B. T. 1989: Population, territory size and breeding success of black woodpeckers in Tisvilde Hegn, northern Zealand, 1977–1986. — *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 83: 113–118. [In Danish with English summary].
- Johnson, L. S. & Kermott, L. H. 1994: Nesting success of cavity-nesting birds using natural tree cavities. — *Journal of Field Ornithology* 65: 36–51.
- Kendeigh, S. C. 1942: Analysis of losses in the nesting of birds. — *Journal of Wildlife Management* 6: 19–26.
- Kerpez, T. A. & Smith, N. S. 1990: Competition between European starlings and native woodpeckers for nest cavities in saguaros. — *Auk* 107: 367–375.
- Kilham, L. 1968: Reproductive behavior of hairy woodpeckers II. Nesting and habitat. — *Wilson Bulletin* 80: 286–305.
- Kilham, L. 1971: Reproductive behavior of yellow-bellied sapsuckers. I. Preference for nesting in *Fomes*-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels, raccoons, and other animals. — *Wilson Bulletin* 83: 159–171.
- Kilham, L. 1977a: Nesting behavior of yellow-bellied sapsuckers. — *Wilson Bulletin* 89: 310–324.
- Kilham, L. 1977b: Altruism in nesting yellow-bellied sapsucker. — *Auk* 94: 613–614.
- Koenig, W. D. 2003: European starlings and their effect on native cavity-nesting birds. — *Conservation Biology* 17: 1134–1140.

- Kosinski, Z. & Ksit, P. 2006: Comparative reproductive biology of middle spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and great spotted woodpeckers *D. major* in a riverine forest. — *Bird Study* 53: 237–246.
- Kosinski, Z. & Winięcki, 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.
- LaBranche, M. S. & Walters, J. R. 1994: Patterns of mortality in nests of red-cockaded woodpeckers in the sandhills of southcentral North Carolina. — *Wilson Bulletin* 106: 258–271.
- Lang, E. & Rost, R. 1990: Breeding activity, breeding success and conservation of the black woodpecker *Dryocopus martius*. — *Vogelwelt* 111: 28–39. [In German with English summary].
- Lange, U. 1996: Breeding phenology, reproductive success and juvenile sex ratio of black woodpecker *Dryocopus martius* in the Ilm district, Thuringia. — *Vogelwelt* 117: 47–56. [In German with English summary].
- Leonard, D. L. Jr. 2001: American three-toed woodpecker (*Picoides dorsalis*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/588>, doi:10.2173/bna.588.
- Li, P. & Martin, T. E. 1991: Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. — *Auk* 108: 405–418.
- Lindell, C. 1996: Patterns of nest usurpation: when should species converge on nest niches? — *Condor* 98: 464–473.
- Martin, T. E. 1993: Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. — *Bioscience* 43: 523–532.
- Martin, T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. — *Ecological Monographs* 65: 101–127.
- Martin, T. E. & Li, P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. — *Ecology* 73: 579–592.
- Mayfield, H. 1975: Suggestions for calculating nest success. — *Wilson Bulletin* 87: 456–466.
- Mazgajski, T. D. 2002: Nesting phenology and breeding success in great spotted woodpecker *Picoides major* near Warsaw (central Poland). — *Acta Ornithologica* 37: 1–5.
- Mazgajski, T. D. & Rejt, L. 2006: The effect of forest patch size on the breeding biology of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. — *Annales Zoologici Fennici* 43: 211–220.
- Michalek, K. G. & Miettinen, J. 2003: *Dendrocopos major* great spotted woodpecker. — *BWP Update* 5: 101–184.
- Mikusiński, G. & Angelstam, P. 1997: European woodpeckers and anthropogenic habitat change: a review. — *Vogelwelt* 118: 277–283.
- Misík, J. & Paclík, M. 2007: Predation on great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) nests by marten (*Martes* sp.). — *Sylvia* 43: 173–178. [In Czech with English summary].
- Nice, M. M. 1957: Nesting success in altricial birds. — *Auk* 74: 305–321.
- Nilsson, S. G. 1984: The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. — *Ornis Scandinavica* 15: 167–175.
- Nilsson, S. G., Johnsson, K. & Tjernberg, M. 1991: Is avoidance by black woodpeckers of old nest holes due to predators? — *Animal Behaviour* 41: 439–441.
- Pasinelli, G. 2001: Breeding performance of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in relation to weather and territory quality. — *Ardea* 89: 353–361.
- Pasinelli, G. 2006: Population biology of European woodpecker species: a review. — *Annales Zoologici Fennici* 43: 96–111.
- 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.
- Pettersson, B. 1985: Extinction of an isolated population of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* (L.) in Sweden and its relation to general theories on extinction. — *Biological Conservation* 32: 335–353.
- Poole, A. (ed.) 2008: *The birds of North America online*. — Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/>.
- Ricklefs, R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. — *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1–48.
- Rolstad, J., Rolstad, E. & Saeteren, O. 2000: Black woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. — *Journal of Wildlife Management* 64: 1053–1066.
- Rudolph, D. C., Conner, R. N. & Turner, J. 1990: Competition for red-cockaded woodpecker roost and nest cavities: effects of resin age and entrance diameter. — *Wilson Bulletin* 102: 23–36.
- Saab, V. A. & Vierling, K. T. 2001: Reproductive success of Lewis's woodpecker in burned pine and cottonwood riparian forests. — *Condor* 103: 491–501.
- Schepps, J., Lohr, S. & Martin, T. E. 1999: Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? — *Auk* 116: 658–665.
- Shaffer, T. L. & Thompson, F. R. 2007: Making meaningful estimates of nest survival with model-based methods. — *Studies in Avian Biology* 34: 84–95.
- Shelley, L. O. 1935: Flickers attacked by starlings. — *Auk* 52: 93.
- Short, L. L. 1979: Burdens of the picid hole-excavating habit. — *Wilson Bulletin* 91: 16–28.
- 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.
- Sonerud, G. A. 1989: Reduced predation by pine martens on nests of Tengmalm's owl in relocated boxes. — *Animal Behaviour* 37: 332–343.
- Stacey, P. B. 1979: Kinship, promiscuity, and communal breeding in the acorn woodpecker. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 53–66.
- Stickel, D. W. 1962: Predation on red-bellied woodpecker nestlings by a black rat snake. — *Auk* 79: 118–119.
- Thompson, F. R. 2007: Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. — *Ibis* 149: 98–109.

- Tjernberg, M., Johnsson, K. & Nilsson, S. G. 1993: Density variation and breeding success of the black woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. — *Ornis Fennica* 70: 155–162.
- Tobalske, B. W. 1992: Evaluating habitat suitability using relative abundance and fledging success of red-naped sapsuckers. — *Condor* 94: 550–553.
- Tobalske, B. W. 1997: Lewis's woodpecker (*Melanerpes lewis*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/284>, doi:10.2173/bna.284.
- Tracy, N. 1933: Some habits of the British woodpeckers. — *British Birds* 27: 117–132.
- Troetschler, R. G. 1976: Acorn woodpecker breeding strategy as affected by starling nest-hole competition. — *Condor* 78: 151–165.
- Vierling, K. T. 1998: Interactions between European starlings and Lewis' woodpeckers at nest cavities. — *Journal of Field Ornithology* 69: 376–379.
- Virkkala, R., Alanko, T., Laine, T. & Tiainen, J. 1993: Population contraction of the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland as a consequence of habitat alteration. — *Biological Conservation* 66: 47–53.
- Von Kühlke, D. 1985: Stock of holes and brood density of black woodpeckers (*Dryocopus martius*), Tengmalm's owls (*Aegolius funereus*) and stock doves (*Columba oenas*). — *Vogelwelt* 106: 81–93. [In German with English summary].
- Von Ruge, K. 1974: Zur biologie des dreizehenspechtes *Picoides tridactylus*. 4. Brutbiologische und brutökologische daten aus der Schweiz. — *Ornithologische Beobachter* 71: 303–311.
- Von Ruge, K., Andris, K. & Gorze, H.-J. 2000: Der dreizehenspecht im Schwarzwald. Stetigkeit der besiedlung, hohlenbaume, bruterfolg. — *Ornithologische Mitteilungen* 52: 301–308.
- Walankiewicz, W. 2002: Breeding losses in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). — *Acta Ornithologica* 37: 21–26.
- Walters, E. L. & Miller, E. H. 2001: Predation on nesting woodpeckers in British Columbia. — *Canadian Field-Naturalist* 115: 413–419.
- Weidinger, K. 2007: Handling of uncertain nest fates and variation in nest survival estimates. — *Journal of Ornithology* 148: 207–213.
- Weidinger, K. 2008: Identification of nest predators: a sampling perspective. — *Journal of Avian Biology* 39: 640–646.
- Weidinger, K. 2009: Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. — *Ibis* 151: 352–360.
- Wesołowski, T. 1995: Ecology and behaviour of white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). — *Vogelwarte* 38: 61–75.
- Wesołowski, T. 2002: Anti-predator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. — *Ibis* 144: 593–601.
- Wesołowski, T. & Tomiało, L. 2005: Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalizations hold? — *Journal of Avian Biology* 36: 361–367.
- Wesołowski, T., Czeszczewik, D. & Rowiński, P. 2005: Effects of forest management on three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* distribution in the Białowieża forest (NE Poland): conservation implications. — *Acta Ornithologica* 40: 53–60.
- Wiebe, K. L. 2003: Delayed timing as a strategy to avoid nest-site competition: testing a model using data from starlings and flickers. — *Oikos* 100: 291–298.
- Wiebe, K. L. 2004: Innate and learned components of defence by flickers against a novel nest competitor, the European starling. — *Ethology* 110: 779–791.
- Wiebe, K. L. 2006: A review of adult survival rates in woodpeckers. — *Annales Zoologici Fennici* 43: 112–117.
- Wiebe, K. L. & Swift, T. L. 2001: Clutch size relative to tree cavity size in northern flickers. — *Journal of Avian Biology* 32: 167–173.
- Wiebe, K. L. & Moore, W. S. 2008: Northern flicker (*Colaptes auratus*). — In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Birds of North America Online at <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/166a>, doi:10.2173/bna.166a.
- Wiebe, K. L., Koenig, W. D. & Martin, K. 2007: Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. — *Annales Zoologici Fennici* 44: 209–217.
- Wiktander, U., Olsson, O. & Nilsson, S. G. 2001: Annual and seasonal reproductive trends in the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor*. — *Ibis* 143: 72–82.
- Wirthmüller, R. 2002: Several pairs of middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*) breeding in alder woods. — *Charadrius* 38: 246–255. [In German with English summary].

Appendix 1. Literature data on nest predation rate and nest success, and calculated data on daily nest predation rate, proportion of nest losses due to predation, and daily nest survival rate in European and North American woodpeckers (for species abbreviations and variable codes see Table 1). Numbers of nests, geographical location, study period and additional data on published Mayfield estimates of nest success and estimates of eviction rates are given. Species from the same continent are shown in a decreasing order of body weight and data on the species are shown in a decreasing order of daily nest survival rate.

Species	PR	DPR	LP	NS	DSR	<i>n</i> (nests)	Location	Period	Source
Europe									
BW				0.96 ^a	0.998	134	Germany	1978–1989	Lang & Rost (1990)
				0.92	0.996	25	France	1966–1981	Pasinelli (2006)
	0.02 ^a	0.001	0.24 ^a	0.91	0.996	194	Germany	1974–1993	Lange (1996)
				0.88	0.994	43	Germany	1977–1978	Lang & Rost (1990)
				0.86	0.993	70	Germany	1976–1978	Pasinelli (2006), Lang & Rost (1990)
	0.15	0.007	1.00 ^a	0.85 ^a	0.993	13	Sweden	1985–1990	Tjernberg <i>et al.</i> (1993)
				0.80 ^a	0.990	117	Denmark	1982–1999	Christensen (2002)
				0.80 ^a	0.990	96	Denmark	1977–1986	Johansen (1989)
	0.29	0.015	1.00 ^a	0.71 ^a	0.985	49	Sweden	1985–1990	Tjernberg <i>et al.</i> (1993)
	0.08 ^a	0.004	0.25	0.67 ^a	0.982	48	Germany	1977–1983	Von Kühlke (1985)
	0.35 ^a	0.019	0.89 ^a	0.61 ^a	0.978	69	Sweden	1986–1988	Nilsson <i>et al.</i> (1991)
	0.03 ^{a,c}	0.001 ^c	0.07 ^{a,c}						
	0.24 ^a	0.012	0.53 ^a	0.55 ^a	0.974	165	Norway	1990–1995	Rolstad <i>et al.</i> (2000)
EGW				0.92 ^a	0.996	132	G. Britain	1939–1989	Glue & Boswell (1994)
				0.85 ^b	0.996 ^{a,b}	252			
W-bW				0.97 ^a	0.999	62	Finland	1970–1991	Virkkala <i>et al.</i> (1993)
				0.91	0.996	70	Norway	1988–1994	Pasinelli (2006)
				0.84	0.993	30	France		Pasinelli (2006)
				0.78 ^a	0.989	9	Norway	1966–1979	Bringeland & Fjære (1981)
GSW	0.27 ^a	0.013	0.64 ^a	0.58 ^a	0.977	26	Poland	1990–1991	Wesołowski (1995)
				0.97 ^a	0.998	487	G. Britain	1984–2003	Smith (2005)
				0.91 ^{a,b}	0.998 ^{a,b}				
				0.97 ^a	0.998	1290	G. Britain	1943–2000	Smith (2005)
				0.86 ^{a,b}	0.996 ^{a,b}				
				0.91 ^a	0.995	361	G. Britain	1939–1989	Glue & Boswell (1994)
				0.84 ^b	0.996 ^{a,b}	732			
	0.09 ^a	0.002 [*]	0.60 ^a	0.81	0.995 [*]	32	Poland	1996–1998	Mazgajski (2002)
	0.08 ^a	0.004	0.67	0.89	0.994	104	Poland	2002–2004	Kosinski & Ksit (2006)
	0.08 ^{a,c}	0.004 ^c	0.67 ^c						
0.08 ^a	0.004	0.50 ^a	0.82 ^b	0.995 ^b	88				
			0.84 ^a	0.991	25	Poland	2002–2004	Mazgajski & Rejt (2006)	
			0.78	0.987	14	Sweden		Pasinelli (2006)	
			0.64	0.977		Russia		Michalek & Miettinen (2003)	
0.29 ^a	0.017	0.67 ^a	0.57	0.972	35	G. Britain		Michalek & Miettinen (2003)	
0.26 ^{a,c}	0.015 ^c	0.60 ^{a,c}							
MSW				0.90	0.995	38	Austria		Pasinelli (2006)
				0.90	0.995	68	Russia		Pasinelli (2006)
	0.09 ^a	0.002 [*]	0.34 ^a	0.74	0.993 [*]	35	Switzerland	1992–1996	Pasinelli (2001)
	0.07 ^a	0.004	0.40	0.83	0.991	59	Poland	2002–2004	Kosinski & Ksit (2006)
	0.07 ^{a,c}	0.004 ^c	0.40 ^c						
			0.69 ^b	0.991 ^b	50				
			0.82 ^a	0.990	11	Germany	1998–2001	Wirthmüller (2002)	
0.05 ^a	0.002	0.09 ^a	0.42	0.959	19	Sweden	1975–1982	Pettersson (1985)	
ET-tW	0.08 ^a	0.004	0.38 ^a	0.79	0.988	38	Germany	1993–2004	Pechacek (2006)

continued

Appendix 1. Continued.

Species	PR	DPR	LP	NS	DSR	<i>n</i> (nests)	Location	Period	Source
				0.75 ^a	0.986	16	Switzerland	1966, 1969–1970	Von Ruge (1974)
LSW				0.75 ^a	0.986	8	Switzerland	1991–1998	Von Ruge <i>et al.</i> (2000)
				0.84 ^a	0.990	74	G. Britain	1939–1989	Glue & Boswell (1994)
				0.83 ^b	0.995 ^{a,b}	129			
	0.04 ^a	0.002	0.19 ^a	0.79 ^a	0.987	76	Sweden	1989–1998	Wiktander <i>et al.</i> (2001)
			0.74	0.983	31	Germany		Pasinelli (2006)	
North America									
PW				0.83	0.992		Oregon		Martin (1995)
NF	0.00 ^a	0.000	-	1.00 ^a	1.000	34	Arizona	1987–1989	Li & Martin (1991)
				1.00 ^b	1.000 ^b				
	0.14	0.007	1.00	0.86	0.993	14	Wisconsin		Johnson & Kermott (1994)
	0.13 ^a	0.006	0.75 ^a	0.83 ^a	0.992	48	Massachusetts	1960, 1969	Dennis (1969)
	0.02 ^c	0.001 ^c	0.13 ^{a,c}						
				0.79 ^a	0.990	19	Ohio	1921-39	Kendeigh (1942)
	0.20	0.005 [*]	0.75 ^a	0.73	0.986 [*]	1303	B. Columbia	1998–2007	K. L. Wiebe pers. comm.
	0.05 ^c	0.002 ^c	0.17 ^{a,c}						
				0.51 ^{a,b}	0.985 ^b	662	B. Columbia		Fisher & Wiebe (2006a)
				0.67 ^a	0.982	119			Wiebe & Moore (2008)
	0.33	0.018	1.00	0.67	0.982	12	Wisconsin		Wiebe & Moore (2008)
				0.62	0.979	21	B. Columbia	1958–1959	Johnson & Kermott (1994)
	0.30 ^a	0.016	0.69 ^a	0.57 ^a	0.975	30	B. Columbia	1989–1994	Walters & Miller (2001)
				0.50	0.970	12	Colorado		Johnson & Kermott (1994)
LW				0.85	0.994		Wyoming		Tobalske (1997)
	0.16	0.007	0.90	0.83 ^a	0.993	283	Idaho	1994–1997	Saab & Vierling (2001)
				0.78 ^b	0.995 ^b				
	0.35 ^a	0.016	0.82 ^a	0.57 ^a	0.979	65	Colorado	1992–1993	Saab & Vierling (2001)
	0.02 ^c	0.001 ^c	0.04 ^{a,c}	0.46 ^b	0.985 ^b				
AW				0.92 ^a	0.997	12	Arizona	1987–1989	Li & Martin (1991)
				0.88 ^b	0.997 ^b				
				0.82 ^a	0.992	45	N. Mexico	1975–1977	Stacey (1979)
	0.27 ^a	0.013	1.00 ^a	0.74 ^a	0.988	34	California	1968–1974	Troetschler (1976)
	0.27 ^c	0.013 ^c	1.00 ^{a,c}						
	0.09 ^a	0.004	0.32 ^a	0.73	0.987	183	California		Johnson & Kermott (1994)
R-hW				0.80 ^a	0.990	59	Mississippi	1985–1987	Ingold (1989)
				0.78	0.989	18	Mississippi		Johnson & Kermott (1994)
				0.75	0.987	8	Colorado		Johnson & Kermott (1994)
B-bW				0.69	0.983	16	Mississippi	1984–1987	Ingold (1990)
				1.00	1.000	14	Wyoming		Dixon & Saab (2000)
				0.87	0.993	33	Idaho		Dixon & Saab (2000)
				0.71 ^a	0.983	28	Montana		Dixon & Saab (2000)
				0.69	0.981	19	Oregon		Dixon & Saab (2000)
R-bW				0.82	0.991	38	Mississippi		Johnson & Kermott (1994), Martin (1995)
				0.71 ^a	0.984	110	Mississippi	1985–1987	Ingold (1989)
				0.47	0.965	15	Illinois		Johnson & Kermott (1994)

continued

Appendix 1. Continued.

Species	PR	DPR	LP	NS	DSR	<i>n</i> (nests)	Location	Period	Source
HW	0.13	0.006	1.00 ^a	0.88 ^a 0.76 ^b	0.995 0.993 ^b	8	Arizona	1987–1989	Li & Martin (1991), Martin (1995)
W-hW	0.22 ^a	0.011	1.00 ^a	0.78 ^a 0.88 0.83	0.989 0.994 0.992	9 16 41	B. Columbia Oregon Oregon	1989–1994	Walters & Miller (2001) Garrett <i>et al.</i> (1996) Garrett <i>et al.</i> (1996)
AT-tW				0.79 ^b 0.53	0.994 ^b 0.970	60 15	Montana, Idaho Oregon		Leonard (2001) Leonard (2001)
WS	0.01 ^a	0.001	0.50 ^a	0.98 ^a 0.96 ^b	0.999 0.999 ^b	204	Arizona		Li & Martin (1991), Martin (1995), Dobbs <i>et al.</i> (1997)
Y-bS	0.13 ^a	0.006	0.25 ^a	0.70 ^a 0.50 ^a	0.978 0.970	10 16	N. Hampshire N. Brunswick	1967	Kilham (1971) Erskine & McLaren (1972)
R-nS	0.00 ^a	0.000	-	1.00 ^a 1.00 ^b	1.000 1.000 ^b	18	Arizona	1987–1989	Li & Martin (1991)
R-cW	0.03 ^a 0.10 ^a	0.001 0.005	0.50 ^a 0.48 ^a	0.94 ^a 0.80 ^a 0.78 ^a 0.73 ^b 0.84 ^a	0.997 0.990 0.994* 0.994 ^b 0.992	31 103 934 31	Montana B. Columbia N. Carolina Florida	1990–1991 1989–1994 1980–1985 1980–1987	Tobalske (1992) Walters & Miller (2001) LaBranche & Walters (1994) DeLotelle & Epting (1992)
				0.70 0.66	0.983 0.980	118 324	S. Carolina Georgia		Johnson & Kermott (1994) Johnson & Kermott (1994)

^a Own calculation according to variable definitions in this review (see Material and methods). All “traditional” DSR/ DPR estimates (not denoted) were calculated as $DPR = 1 - (1 - PR)^{1/0.5T}$ and $DSR = NS^{1/0.5T}$ (T = the length of the nesting cycle; for data see Table 1). A different exponent $1/T$ (instead of $1/0.5T$) was included in the calculation of DPR/DSR in four studies with the majority of nests found in the early stage of the nesting cycle (denoted by asterisks).

^b Mayfield estimate of NS/DSR.

^c Eviction rate/daily eviction rate/proportion of nest losses due to eviction.

Appendix 2. Literature data on nest predators in European and North American woodpeckers. Prey species: GiW: gila woodpecker (*Melanerpes uropygialis*), for other abbreviations see Table 1. Prey type: e = eggs, n = nestlings, a = adults in the nest. Predator species from the same continent are shown in systematic order.

Predator species	Prey species	Prey type	Location	Source
Europe				
Great spotted woodpecker (<i>Dendrocopos major</i>)	LSW	n	G. Britain	Tracy (1933) ¹ , Brown (1976) ¹
Unspec. woodpecker	MSW	n	Switzerland	Pasinelli (2001) ²
Redstart (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	GSW	e, n	G. Britain	Michalek & Miettinen (2003) ³
European starling (<i>Sturnus vulgaris</i>)	GSW	e, n	G. Britain	Michalek & Miettinen (2003) ³ , Smith (2005) ³ , Kosinski & Ksit (2006) ³
Jackdaw (<i>Corvus monedula</i>)	BW		Sweden	Nilsson et al. (1991) ³
European red squirrel (<i>Sciurus vulgaris</i>)	BW	e	Germany	Lange (1996) ²
Martens (<i>Martes martes</i> , <i>M. foina</i>)	BW	e, n	Sweden, Norway, Germany	Nilsson et al. (1991) ² , Lange (1996) ² , Rolstad et al. (2000) ² , Del Hoyo et al. (2002) ³
Unspec. carnivorous mammal	GSW W-bW MSW	n n n	Czech Rep. Poland Switzerland	Misik & Paclík (2007) ² Wesolowski (1995) ² Pasinelli (2001) ²
North America				
Black rat snake (<i>Eiapha obsoleta</i>)	NF	n	Iowa	Jackson (1970) ¹
Unspec. snake	R-bW	e, n	Illinois	Stickel (1962) ¹
Red-headed woodpecker (<i>Melanerpes erythrocephalus</i>)	R-bW, R-hW, R-nS, Y-bS R-bW, R-cW		N. Carolina	Del Hoyo et al. (2002) ³ LaBranche & Walters (1994) ³ , Del Hoyo et al. (2002) ³
Red-bellied woodpecker (<i>Melanerpes carolinus</i>)	R-cW	n	Texas, Mississippi, N. Carolina	LaBranche & Walters (1994) ³ , Rudolph et al. (1990) ³ , Hazler et al. (2004) ³
Pileated woodpecker (<i>Dryocopus pileatus</i>)	R-bW	e, n	B. Columbia	Del Hoyo et al. (2002) ³
House wren (<i>Troglodytes aedon</i>)	R-nS	a, e, n	Virginia, Maryland, Massachusetts, B. Columbia	Walters & Miller (2001) ² Shelley (1935) ² , Howell (1943) ¹ , Dennis (1969) ³ , Short (1979) ³ , Wiebe & Swift (2001) ³ , Wiebe (2003) ² , Del Hoyo et al. (2002) ³
European starling (<i>Sturnus vulgaris</i>)	NF			Vierling (1998) ² , Saab & Vierling (2001) ³ Brenowitz (1978) ²
Deer mouse (<i>Peromyscus maniculatus</i>)	LW	e	Colorado	
Red squirrel (<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>)	GiW R-bW R-nS, NF NF	n e a	N. Mexico B. Columbia B. Columbia	Del Hoyo et al. (2002) ³ Walters & Miller (2001) ¹ Howell (1943) ³ , Wiebe & Swift (2001) ³ , Fisher & Wiebe (2006a) ¹ Erskine & McLaren (1972) ³
	Y-bS		N. Brunswick	

Southern flying squirrel (<i>Glaucomys volans</i>)	R-cW	e	N. Carolina	LaBranche & Walters (1994) ³
Northern flying squirrel (<i>Glaucomys sabrinus</i>)	B-bW		Oregon	Dixon & Saab (2000) ³
Unspec. squirrel (<i>Tamiasciurus</i> sp.)	R-nS			Del Hoyo <i>et al.</i> (2002) ³
Unspec. squirrel (family Sciuridae)				Short (1979) ³
American marten (<i>Martes americana</i>)	NF		B. Columbia	Fisher & Wiebe (2006a) ¹
American mink (<i>Mustela vison</i>)	NF		B. Columbia	Wiebe & Swift (2001) ³
Fisher (<i>Martes pennanti</i>)	NF		B. Columbia	Wiebe & Swift (2001) ³
Long-tailed weasel (<i>Mustela frenata</i>)	NF		B. Columbia	Fisher & Wiebe (2006a) ¹ , Wiebe & Swift (2001) ³
Unspec. mustelid (<i>Mustela</i> sp.)	WS	a, n	Colorado	Crockett & Hansley (1977) ¹
	R-nS		B. Columbia	Walters & Miller (2001) ² , Del Hoyo <i>et al.</i> (2002) ³
	NF, HW, Y-bS	a, n	B. Columbia, N. Brunswick, N. Hampshire	Erskine & McLaren (1972) ³ , Kilham (1977a) ² , Walters & Miller (2001) ²
Raccoon (<i>Procyon lotor</i>)	Y-bS	a, n	N. Hampshire	Kilham (1971, 1977b) ²
Black bear (<i>Ursus americanus</i>)	NF	a, n	Colorado, B. Columbia, N. Brunswick	DeWeese & Pillmore (1972) ² , Erskine & McLaren (1972) ³ , Walters & Miller (2001) ² , Wiebe & Swift (2001) ³
	Y-bS	n	Arizona, N. Brunswick	Wiebe & Swift (2001) ³ , Fisher & Wiebe (2006a) ³
	WS	a	B. Columbia	Franzreb & Higgins (1975) ² , Erskine & McLaren (1972) ³
Domestic cat (<i>Felis catus</i>)	NF	n	Massachusetts	Walters & Miller (2001) ² Dennis (1969) ²

¹ Directly observed or videotaped predators (* predation attempt interrupted by an observer).

² Predators confirmed indirectly from tracks at the robbed nest.

³ Predators stated as confirmed in the literature without description.

Příspěvek III

**Misík J. & Paclík M. 2007: Predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*)
kunou (*Martes* sp.). *Sylvia* 43: 173–178.**

Predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) kunou (*Martes* sp.)

Predation on Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) nests by Marten (Martes sp.)

Jan Misík¹ & Martin Paclík^{1, 2}

¹ Přírodovědecká fakulta UP, katedra zoologie a ornitologická laboratoř, tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc; e-mail: honzamisik@seznam.cz

² Pedagogická fakulta UP, katedra biologie, Purkrabská 2, CZ-771 40 Olomouc; e-mail: martin.paclik@post.sk

Misík J. & Paclík M. 2007: Predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) kunou (*Martes* sp.). *Sylvia* 43: 173–178.

Datloví ptáci jsou relativně málo postiženi hnízdní predací a počet možných predátorů je u nich omezen kvůli hnízdění v dutinách. Kuny (*Martes* spp.), v Evropě častí predátoři ptačích hnízd, nebyly doposud uváděny jako predátoři hnízd datlovitých ptáků, kromě největšího z nich – datla černého (*Dryocopus martius*). V tomto příspěvku popisujeme dva případy predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) kunou, které jsme zaznamenali na Pardubicku v hnízdní sezóně 2006.

Woodpeckers suffer only little from nest predation and they have only a few nest predators due to specific cavity-nesting behaviour. Martens (Martes spp.), frequent nest predators in Europe, have not been reported as nest predators of woodpeckers before, except the largest species – the Black Woodpecker (Dryocopus martius). In this paper, we present two cases of nest predation by martens on Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) nests that were observed in Pardubice region (eastern Bohemia, Czech Republic) in 2006.

Keywords: Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major*, Marten, *Martes* sp., nest predation

Predace je u ptáků obvykle nejčastější příčinou neúspěchu hnízdění (Nilsson 1984, Martin 1995). Míra hnízdní predace však není u všech skupin ptáků stejná a liší se mimo jiné podle umístění hnízda (Martin & Li 1992, Martin 1995, Wesolowski & Tomiałojć 2005). Z tohoto pohledu jsou nejméně ohroženi dutinovití hnízdiči, a to zejména ty druhy, které si dutiny samy dlabou – tzv. primární dutinohnízdiči (terminologie viz Paclík & Reif 2004). V ČR patří mezi primární dutinohnízdiče především zástupci

čeledi datlovitých (Picidae) kromě kru-tihlava obecného (*Jynx torquilla*; Hudec & Šťastný 2005). Literární rešerše ukázala, že míra hnízdní predace u datlovitých ptáků činí 0–38 %, ale většinou nepřesahuje 10 %. Počet možných predátorů je oproti hnízdům v otevřeném prostoru omezen (Misík 2006, Paclík & Misík in prep.).

V evropských lesích plení hnízda v dutinách nejčastěji drobní hlodavci a šelmy (Walankiewicz 2002). Z literatury jsou nám známy tři druhy predátorů



Obr. 1. Stopy po drápech kuny (*Martes* sp.) na kůře u vypleněné hnízdní dutiny strakapouda velkého (*Dendrocopos major*). Vzdálenost mezi otisky drápů je cca 8 mm (foto J. Misík).

Fig. 1. Claw marks of a marten (*Martes* sp.) on the bark at a depredated Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) nest. Distance between the marks ca. 8 mm (photo by J. Misík).



Obr. 2. Letky mladého strakapouda velkého s překousanými stvoly, které byly nalezeny pod hnízdním stromem (foto J. Misík).

Fig. 2. Flight feathers of a Great Spotted Woodpecker nestling with chewed quills, found on the ground near the base of the nest tree (photo by J. Misík).



Obr. 3. Otvor o rozměrech 51 × 100 mm do dutiny strakapouda velkého, který si vytvořila kuna a pronikla jím dovnitř. Zevnitř prosvítá původní otvor do dutiny (foto J. Misík).

Fig. 3. New entrance (51 × 100 mm) made by a marten to reach the content of the Great Spotted Woodpecker nest cavity. The original entrance is visible from the cavity interior (photo by J. Misík).

hnízd datlovitých ptáků: Špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) ničí snůšky a malá mláďata strakapouda velkého ve snaze získat dutinu k hnízdění (Smith 2005, vlastní pozorování) a strakapoud velký byl několikrát zaznamenán při plenění hnízd strakapouda malého *Dendrocopos minor* (Tracy 1933, Brown 1976, Wiktander et al. 2001). Kuna lesní (*Martes martes*) často plení hnízda datla černého (Nilsson et al. 1991, Rolstad et al. 2000), ke kterým snadno pronikne vletovým otvorem o velikosti cca

7 × 12 cm. Hnízda menších druhů datlovitých jsou považována za bezpečná vůči kuně, neboť vletový otvor o průměru 4,5 cm je příliš malý na to, aby jím pronikla do dutiny (Nyholm 1970, Kosinski & Winiecki 2004). Tento příspěvek popisuje minimálně dva úspěšné případy predace hnízd strakapouda velkého kunou.

Pozorování byla pořízena v lesích mezi obcemi Dolany a Hrádek u Pardubic (východní Čechy, 50°05'N 15°42'E, nadmořská výška 220 m). Území pokrývají pozůstatky lužních porostů s druhot-

ně pozměněnou skladbou, přičemž hlavními dřevinami jsou dub letní (*Quercus robur*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a smrk ztepilý (*Picea abies*). Převažují listnaté porosty. Na popsaném území provádíme od roku 2005 intenzivní výzkum populační biologie šplhavců. Území o celkové rozloze cca 4 km² je kontrolováno alespoň jednou týdně od dubna do června. Výzkum zahrnuje sčítání hnízdících ptáků, vyhledávání a pravidelné kontroly hnízd s cílem určit jejich osud.

V hnízdní sezóně 2006 jsme zaznamenali dva případy predace hnízd strakapouda velkého, které přisuzujeme kuně. První vypleněné hnízdo se nacházelo v dutině ve vrcholku ztrouchnivělého pahýlu břízy asi 6 m nad zemí. Dne 22. 5. byla ještě v dutině mláďata, při kontrole 3. 6. již bylo hnízdo prázdné. V okolí vletového otvoru jsme objevili srst a stopy po drápech (obr. 1). Na zemi pod hnízdním stromem jsme našli ruční letky asi čtrnáctidenních mláďat, jejichž stvoly byly překousané a měly roztržené okraje (obr. 2). Predátor nevnikl do dutiny vletovým otvorem o průměru 45 mm, ale probořil ztrouchnivělý strop dutiny, čímž vznikl otvor o rozměrech 51 × 100 mm (obr. 3).

Druhý případ jsme zaznamenali ve stejnou dobu asi 1 km od místa prvního vypleněného hnízda. Hnízdo bylo umístěno v odumírajícím dubu asi 5 m nad zemí. Dne 23. 5. byla ještě v dutině mláďata, 30. 5. bylo již hnízdo prázdné. Původní vletový otvor o průměru 45 mm byl zvětšen na průměr 60 mm. U paty stromu se jako v prvním případě nacházely letky mláďat. V jiné dutině ve stejném stromě zřejmě došlo k vyplenění hnízda strakapouda stejným způsobem i v roce 2005, protože otvor byl taktéž zvětšen. Okolí stromu a dutiny však v loňském roce nebylo prohledáno,

a proto nemáme přesvědčivé známky predace kunou.

Ačkoli samotné vyplenění hnízda nebylo přímo pozorováno nebo zachyceno nahrávací technikou, podle typických znaků byla za predátora celkem přesvědčivě určena kuna. Výška vypleněných dutin nad zemí ukazuje na dobře šplhající druh. Chlupy na čerstvě odřených plochách u dutiny byly vizuálně velmi podobné chlupům kuny ze zajetí, jejich podrobnější analýza však nebyla provedena. Překousané letky mláďat s roztrženými okraji ukazují na predaci šelmou a škrábance na kmeni se vzdáleností 8 mm mezi drápy ukazují přesvědčivě na kunu (Walankiewicz 2002). Probourané stěny dutiny svědčí o tom, že šlo o silné větší zvíře, které se do dutiny neprotáhlo vletovým otvorem. Nevíme, o který druh kuny se jednalo. Na základě přímých pozorování na lokalitě je ale pravděpodobnější kuna lesní.

Kuna nevnikla do dutiny původním vletovým otvorem, ale až po jeho zvětšení nebo vytvoření nového. Tento destruktivní způsob plenění dutin je ve světě znám u větších druhů savců (a také samotných datlovitých ptáků; LaBranche & Walters 1994), kteří se neprotáhnou vletovým otvorem. V Severní Americe takto plení hnízda datlů zlatých (*Colaptes auratus*) a datlů rudohrdých (*Sphyrapicus varius*) medvěd baribal (*Ursus americanus*; Walters & Miller 2001, Fisher & Wiebe 2006). Hnízda datlů rudohrdých jsou podobně pleněna mývalem severním (*Procyon lotor*; Kilham 1971). Tito predátoři jsou schopni ohrozit jen hnízda ve stromech v pokročilém stupni rozkladu, který umožňuje zvětšení otvoru pomocí drápů a zubů. Taktéž oba námi prezentované případy predace se odehrály v dutinách vydlabaných ve ztrouchnivělém dřevě. Dřevo bylo přesto pevné a rozhodně nešlo např. rozebírat rukou.

Tato pozorování představují první

publikované případy predace hnízd strakapouda velkého kunou. Kuna je zřejmě pouze příležitostným predátorem hnízd strakapoudů, jejichž dutiny jsou pro ni špatně přístupné (Nyholm 1970). Každopádně se o vyplnění hnízd strakapoudů pokouší, což dokládají Kosinski & Winiecki (2004) přímým pozorováním čtyř neúspěšných pokusů kuny vyplnit hnízdo strakapouda velkého. Námi uváděné dva až tři případy predace kunou lesní připadaly na zhruba 100 sledovaných hnízd strakapouda velkého v letech 2005 a 2006. Skutečná míra hnízdní predace může ale být vyšší, protože většina námi studovaných hnízd byla objevena až ve stadiu vyspělejších mláďat a případy vyplnění hnízd v dřívějších fázích hnízdění tak nemohly být objeveny.

PODĚKOVÁNÍ

Studie byla podpořena grantem MŠMT 6198959212 a IGS 11417091. Děkujeme Karlu Weidingerovi a anonymním recenzentům za připomínky k rukopisu.

SUMMARY

The nest predation rate in woodpeckers is usually lower than 10% and the number of potential nest predators is limited due to their specific cavity-nesting behaviour (Misík 2006, Paclík & Misík in prep.). In Europe, only three species of woodpecker nest predators were confirmed to our knowledge: the European Starling (Sturnus vulgaris) as a predator of Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) nests (Smith 2005), the Great Spotted Woodpecker as a predator of Lesser Spotted Woodpecker (Dendrocopos minor) nests (Tracy 1933, Brown 1976, Wiktander et al. 2001) and the Pine Marten (Martes martes) as a regular predator of Black Woodpecker (Dryocopus martius)

nests (Nilsson et al. 1991, Rolstad et al. 2000). Nests of smaller woodpeckers (e.g., Great Spotted) are considered safe from Pine Marten, because the 45-mm (or smaller) entrance prevents martens from squeezing through (Nyholm 1970, Kosinski & Winiecki 2004). In this paper, we describe two cases of successful predation by marten (Martes sp.) on Great Spotted Woodpecker nests in forests between villages Dolany and Hrádek u Pardubic, Czech Republic (50°05'N 15°42'E, altitude 220 m).

The first robbed nest was located at the top of a dead stub of a Silver Birch (Betula pendula), approximately 6 m above the ground. On May 22, 2006; nestlings were still present. On June 3, the nest was found empty. On the bark around the cavity, typical hair and claw marks of a marten were found (Fig. 1). On the ground near the base of the nest tree, nestling flight feathers with chewed quills were found (Fig. 2). The marten did not squeeze through the original 45-mm diameter entrance, but made a new one of the size 51 × 100 mm through the decayed cavity wall (Fig. 3). The second robbed nest was located in the middle of the trunk of a dying Pedunculate Oak (Quercus robur), approximately 5 m above the ground. On May 23, 2006, nestlings were still present. On May 30, the nest was found empty. The original 45-mm diameter entrance was enlarged to 60 mm. As in the first case, chewed nestling primaries were found at the base of the nest tree.

These have been the first published observations of the predation on the Great Spotted Woodpecker nests by martens. Earlier, Kosinski & Winiecki (2004) observed four unsuccessful predation attempts by a marten in this species. Although our predation events were not directly observed or recorded using a camera, typical signs (chewed feathers,

claw marks, hair, and broken cavity walls) made us sure in the identification of a marten (unknown species) as the predator. However, martens seem to be only accidental predators of Great Spotted Woodpeckers and similar-sized species.

LITERATURA

- Brown S. C. 1976: Intended predation of Lesser Spotted Woodpecker nestlings by Great Spotted Woodpecker. *Brit. Birds* 87: 274–275.
- Fisher R. J. & Wiebe K. L. 2006: Nest site attributes and temporal patterns of Northern Flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia* 147: 744–753.
- Hudec K. & Štastný K. (eds) 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/II. *Academia, Praha*.
- Kilham L. 1971: Reproductive behavior of Yellow-bellied Sapsuckers. I. Preference for nesting in Fomes-infected aspens and nest hole interrelations with Flying Squirrels, Raccoons, and other animals. *Wilson Bull.* 83: 159–171.
- 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 Fenn.* 81: 145–156.
- La Branche M. S. & Walters J. R. 1994: Patterns of mortality in nests of Red-cockaded Woodpeckers in the sandhills of south-central North Carolina. *Wilson Bull.* 106: 258–271.
- Martin T. E. & Li P. 1992: Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579–592.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101–127.
- Misík J. 2006: Hnízdění ztráty u ptáků z čeledi datlovitých (Picidae) v důsledku interakce s jinými živočichy. *Bakalářská práce, UP Olomouc*.
- Nilsson S. G. 1984: The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15: 167–175.
- Nilsson S. G., Johnsson K. & Tjernberg M. 1991: Is avoidance by Black Woodpeckers of old nest holes due to predators? *Anim. Behav.* 41: 439–441.
- Nyholm E. S. 1970: On the ecology of the Pine Marten (*Martes martes*) in eastern and northern Finland. *Suomen Riista* 22: 105–118.
- Paclík M. & Reif J. 2005: Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. *Sylvia.* 41: 1–15.
- Rolstad J., Rolstad E. & Saeteren O. 2000: Black Woodpecker nest sites: characteristics, selection, and reproductive success. *J. Wildlife Manage.* 64: 1053–1066.
- 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.
- Tracy N. 1933: Some habits of the British woodpeckers. *Brit. Birds* 27: 117–132.
- Walankiewicz W. 2002: Breeding losses in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* caused by nest predators in the Białowieża National Park (Poland). *Acta Ornithol.* 37: 21–26.
- Walters E. L. & Miller E. H. 2001: Predation on nesting woodpeckers in British Columbia. *Can. Field Nat.* 115: 413–419.
- Wesołowski T. L. & Tomiałojć L. 2005: Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold? *J. Avian Biol.* 36: 361–367.
- Wiktander U., Olsson O. & Nilsson S. G. 2001: Annual and seasonal reproductive trends in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *Ibis* 143: 72–82.

Došlo 27. června 2007, přijato 27. září 2007.

Received June 27, 2007; accepted September 27, 2007.

Příspěvek IV

Paclík M., Misík J. & Weidinger K. (*in prep.*): Compensation for predator-induced reduction in nestling feeding rate in the Great Spotted Woodpecker. Podmíněně přijato v Journal of Ethology.

Compensation for predator-induced reduction in nestling feeding rate in the Great Spotted Woodpecker

Martin Paclík^{1,2,*}, Jan Misík² and Karel Weidinger²

¹Department of Biology, Faculty of Education, Palacký University, Purkrabská 2, CZ-771 40 Olomouc, Czech Republic (*e-mail: martin.paclik@post.sk)

²Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University, tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc, Czech Republic

Abstract

Parent birds make effort to prevent the immediate costs of predation through plastic behavioural responses to the actual predation risk, but this may incur future costs for offspring due to reduced parental care. However, the temporary nature of predator encounters suggests that nestling feeding reduced during the risky periods may be later compensated for by an increased feeding effort (the predation risk allocation hypothesis). We tested this prediction in the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) confronted with its major nest predator/competitor, the European Starling (*Sturnus vulgaris*). A brief encounter with a live starling was followed by reduction in the nestling feeding rate, but the lost feedings were subsequently compensated for by an increased feeding rate. This compensatory effect was higher in older nestlings that are highly demanding in terms of energy requirements and fitness value from the parents' perspective. Thus, birds are potentially able to respond not only to the immediate risk of nest predation by nest defence, but also compensate for the potential costs of nest defence in terms of unfulfilled nestling demands. However, as we did not deal with the amount of food, it is not clear to which degree parents truly compensated for lost feeding and another role of increased feeding frequency, the nest guarding/monitoring, is possible.

Keywords: parental care, predation risk allocation hypothesis, nest defence, nestling feeding, compensation, *Dendrocopos major*, *Sturnus vulgaris*

Introduction

Predation is an important cause of nest failure in birds. Apart from adjusting their life histories (Fontaine and Martin 2006; Martin and Briskie 2009) and nest-site selection (Martin 1993; Lima 2009), birds lower the potential costs of predation through plastic behavioural responses to the actual risk (Caro 2005; Lima 2009; Martin and Briskie 2009). However, in an effort to do this, indirect effects of predation may arise as antipredator behaviour, although immediately beneficial in terms of nest survival, may incur future costs, particularly for offspring (Metcalf and Monaghan 2001; Cresswell 2008; Lima 2009). Ultimately, these so called non-lethal effects of predation may be more important than predation itself (Cresswell 2008).

Altricial birds vary in ability to defend their nests against predators. Both direct (e.g., chasing the predator) and indirect nest defence (e.g., preventing nest disclosure by the reduction of visits; see Martin et al. 2000; Caro 2005) may have similar non-lethal effects in terms of unfulfilled nestling demands due to reduced parental care (Cresswell 2008). Ultimately, less food delivered to the nest or cooling may affect nestling growth (Scheuerlein and Gwinner 2006; Dunn et al. 2010) and their future survival and reproductive chances (Rytönen et al. 1995; Metcalf and Monaghan 2001). The conflicting immediate and future effects of predation suggest a need for flexible decision-making under the actual predation risk (Martin 1992; Cresswell 2008; Lima 2009). Resulting plastic predator-induced behavioural adjustments further interact with such environmental factors as nest concealment (Remeš 2005; Eggers et al. 2008), food availability (Eggers et al. 2008; Dunn et al. 2010), and/or predator density or temporal activity patterns (Eggers et al. 2005; 2008).

While it is always necessary to defend the nest instantly at the time of predator presence, the temporary nature of predator encounters suggests that nestling feeding may be reduced in periods of increased predation risk but later compensated for (the predation risk allocation hypothesis; Lima and Bednekoff 1999; Eggers et al. 2005). As nests are likely exposed to predation risk repeatedly during a single breeding attempt, the existence of such compensatory behaviour is expected, because cumulative effect of repeatedly reduced parental care would otherwise be fatal (Cresswell 2008; Dunn et al. 2010). Further, as potential reduction of parental care is constrained to some degree by nestling requirements (Dale et al. 1996; Caro 2005), the need for compensation is expected to increase with rising requirements, particularly with brood age due to the increasing rate of feeding (Grundel 1987; Rossmanith et al. 2009; Dunn et al. 2010) and of nest defence (Caro 2005).

Here we analyze the effect of experimentally induced nest defence behaviour on the feeding behaviour in the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*). Woodpeckers were presented with a live European Starling (*Sturnus vulgaris*), the species that (apart from competition for cavities yet without a woodpecker clutch) plunders the woodpecker eggs and young nestlings (laying and incubation periods are the most risky), but provides nearly no risk to adults (Michalek & Miettinen 2003; Paclík et al. 2009). We suppose that parental feeding visits do not increase predation risk by the Starling (sensu Martin et al. 2000) as woodpecker cavities are easy to detect by this predator/competitor; more likely the frequent feeding visits (~ increased nest attendance) may serve as preventive nest guarding. Accordingly, woodpeckers directly defend the nest against the Starling by blocking the cavity entrance or by aerial attacks, during and for some time even after which they usually reduce (interrupt) the feeding of young. The intensity of thus defined nest defence increases during the nesting cycle regardless the starling could not harm old nestlings (Misík 2009; Paclík et al. 2009). We predict that (1) among the breeding pairs, the more the feeding rate of young is reduced in favour of nest defence, the more it should increase later to compensate for this reduction. As the feeding rate (Michalek & Miettinen 2003) and nest defence intensity (Misík 2009) increases with brood age, we predict that (2) on average, the nest defence would cause greater reduction in the feeding rate in older nestlings and the compensatory effect should be thus more apparent in the late nesting stage.

Methods

This study was carried out in managed deciduous forests composed mainly of Pedunculate Oak (*Quercus robur*; for details see Misík 2009) near Pardubice town (eastern Bohemia, Czech Republic, 50°07'N 15°45'E, altitude 220 m) in 2008. The Great Spotted Woodpecker is an abundant medium-sized European woodpecker that is socially and genetically monogamous with equally shared care of the nest by both parents (Michalek and Miettinen 2003). The complete clutch in the studied population contains mostly five eggs and usually four young fledge after c. 22 days, mainly at the beginning of July (Misík 2009). As reviewed by Paclík et al. (2009), nest eviction, mainly by the European Starling, is frequent (8–26%), causing c. 65% of total nest losses. Woodpecker cavities included in the present study (0.5–7 m above ground) were inspected twice a week by telescopic mini-camera or were observed from a distance of ca. 15 m (nestling stage) to check if nest is surviving.

Breeding woodpeckers were presented with a live European Starling – a tame individual cared for by the accredited centre for handicapped wildlife (Jaro-Jaroměř wildlife

rescue station). Despite the bird was captive, it showed no appreciable differences from typical Starling appearance and behaviour. To minimize starling's stress, we conducted only one or two experiments per day (separated by c. 3-hour time interval) and the length of exposure to woodpeckers per one experiment was set to 5 min. During the experiment the starling was placed in an experimental inconspicuously coloured cage (30×30×25 cm). Skeleton of the cage prevented any injury caused by approaching woodpeckers while soft inside netting prevented a self-injury. For the rest of the time (transport to and from study plot, the period between occasional two exposures per day) the starling was housed in a cage covered by light breathable fabric and supplied with water and food ad libitum. Even immediately after exposure, the starling showed no marks of discomfort or stress. All procedures were approved and supervised by the Ethical Committee of Palacký University.

The experiment was carried out twice on each of 15 woodpecker nests, in the stage of young (day 1-8 post hatch, median = 4) and old nestlings (day 14-18 post hatch, median = 16), respectively. In total, 29 different adult woodpeckers responded (14 pairs plus one single male). The experimental schedule included a preparatory phase and two experimental phases (before/after starling exposure).

In the preparatory phase (10-20 min), we installed and masked a temporary shelter about 15 m from the nest tree, a cable-railway between the shelter and the nest tree (fixed 1 m below the cavity entrance), and two video cameras positioned and masked on the ground 5-7 m from the nest tree and focused on the cavity entrance and c. 3 m wide area around the cavity. Finally, we turned on the cameras and left the territory. From the onset the cameras worked continually until the end of experiment. Undisturbed feeding behaviour ("before") was video-recorded for 75 min, but only the last 60 min were used for the analyses (first 15 min were left for calming down the woodpeckers after preparatory phase; see Discussion). Then, the observer (J. M. in all cases) with starling in the experimental cage quietly entered the shelter and at the right moment when no birds were visible outside the nest (e.g., interval between feeding visits, or a bird deep inside the cavity) he transported the cage by the railway to the cavity tree. Starling exposure to woodpeckers (= the time of interaction between the two species) lasted exactly 5 min from the first detection by woodpeckers (approach to the nest tree; mostly < 1 min from the erection of the starling, maximum = 8 min). Direct nest defence behaviour (not described here) exhibited by woodpeckers in most of the 30 experiments (15 nests × 2 repeated experiments) included blocking the cavity entrance and chasing the intruder by dives and strikes. In cases when both parents acted together during the starling exposure (18 of 30 experiments; for details see Misík 2009), the two behaviours were

usually performed simultaneously. After exposure the cage was pulled back to the shelter. Further, after 5-10 min of waiting for the right moment the observer with starling quietly left the shelter and the territory with special respect to keep the woodpeckers undisturbed. Video-recording of disturbed feeding behaviour ("after") continued for 60 min from the end of starling exposure. At the end, the whole experimental setup was dismantled and carried away. Recordings were done between 07–19 h CEST (earliest start to latest end; median [start of the starling exposure, i.e., the middle of the experiment] = 13 h) in young and 08–16 h CEST (median = 11 h) in old nestlings.

For both experimental periods (before/after starling exposure) we determined from the video recordings three behavioural response variables. The latency to feed is defined as the time from the start of the 60-min recording period (before) or from the end of starling exposure (after) to the first feeding. The gross feeding rate is defined as the number of feedings per 60-min recording period, including the latency to feed. The net feeding rate is defined as the number of feedings from the first feeding to the end of the 60-min period (i.e., excluding the latency to feed), extrapolated to a complete 60-min period. The variables refer to the situation at the “whole” nest as individual differences between parents were not taken into account (both parents shared feeding duties in 14 and 9 [of 15] nests with young and old nestlings, respectively).

To analyze the effect of predator disturbance on feeding rate we examined the relationship across individual nests between the change in latency to feed (after minus before) and the change in gross/net feeding rate (after minus before) by means of simple linear regression. We used analysis of covariance to check whether the relationship is consistent between nestling age groups (see Results). Because the two experiments at each of the 15 nests were separated by 8–14 days (median = 13) and the two repeated measurements of parental feeding behaviour were uncorrelated ($r_{14} = -0.29$ to 0.12 , all $p > 0.28$), we performed the above analyses on a pooled sample of 30 measurements from young and old nestlings. All numerical results were corroborated by a mixed model analysis that accounted for repeated measurements (results not reported).

We compared behaviour before vs. after starling presentation and during young vs. old nestling stage within individual nests by means of paired t-test. Paired design of our comparisons and analysis of within-nest changes rather than of absolute values minimized confounding effects of potential covariates (e.g., brood size and exact age, parental and territory quality, timing of the experiment within a day). Because of limited sample size, we validated results of parametric analyses by means of nonparametric alternatives (Wilcoxon

matched-pair test and Spearman rank correlation). The latter analyses led to qualitatively the same conclusions (direction and statistical significance of the effects) so the results are not reported.

Results

The latency to feed prolonged in response to presented starling was subsequently compensated for by an increase in net feeding rate ($r_{29} = 0.45$, $F_{1,28} = 7.11$, $p = 0.013$, net feeding = $-0.24[\pm 1.00SE] + 0.24[\pm 0.09]*\text{latency}$; Fig. 1a), but was unrelated to the change in gross feeding rate ($r_{29} = -0.10$, $F_{1,28} = 0.29$, $p = 0.593$, gross feeding = $-0.65[\pm 0.96] - 0.05[\pm 0.09]*\text{latency}$; Fig. 1b). Non-significant intercepts in both cases support the expectation that unchanged latency to feed should not induce any change in feeding rate. The above relationships were consistent between nestling age groups (Fig. 1), which was further supported by non-significant interaction effect (change in latency \times age group) on net feeding rate ($F_{1,26} = 0.01$, $p = 0.909$) and gross feeding rate ($F_{1,26} = 1.36$, $p = 0.254$).

As the gross feeding rate in the undisturbed period before starling exposure was, on average, about two-fold higher in the stage of old nestlings compared to young nestlings (paired $t_{14} = 4.48$, $p < 0.001$; Table 1), the corresponding mean latency to feed was naturally lower in the stage of old nestlings than of young nestlings (paired $t_{14} = -2.96$, $p = 0.010$; Table 1). However, the response of the woodpeckers towards the starling, as reflected in latency to feed after disturbance, did not differ between stages of young and old nestlings (paired $t_{14} = 0.10$, $p = 0.924$; Table 1). Disturbance by the starling caused neither an increase in the latency to feed nor the change in subsequent net feeding rate in the stage of young nestlings (Table 1). Contrary, disturbance by the starling induced more than a four-fold increase in latency to feed in the stage of old nestlings that was subsequently compensated for by an increased net feeding rate (Table 1). The resulting gross feeding rate after disturbance remained, on average, unchanged in both the young and old nestlings (Table 1).

Discussion

A brief encounter of Great Spotted Woodpeckers with their major nest predator, the European Starling, caused a temporary reduction in the nestling feeding rate but this was subsequently compensated for by increased feeding rate. In addition, the compensatory effect increased with nestling age.

The level of nest predation risk is mainly inherent to nest-site and the breeding habitat (Martin 1993; Martin et al. 2000; Fontaine et al. 2007), but to some degree also to parental behaviour, which in particular shapes and is shaped by predation risk (Martin et al. 2000; Ghalambor and Martin 2002; Weidinger 2002; Remeš 2005; reviewed in Martin 1992; Lima 2009). The Great Spotted Woodpecker ranks within a guild of primary cavity nesters typical of low nest predation rates (Martin 1995; Fontaine et al. 2007), but intensive competition for cavities from secondary cavity nesters (Ingold 1989) is responsible for significant nest losses (treated here as predation; see Paclík et al. 2009). This exerts a selection pressure on woodpecker antipredator behaviour, both the direct nest defence and subsequent nest guarding, that incurs cost of reduced feeding. However, woodpeckers reduce feeding rather because it competes with the time necessary for nest defence (guarding) than purposely to reduce the chance of nest disclosure (cf. Ghalambor and Martin 2002; Eggers et al. 2005; 2008; Dunn et al. 2010).

The allocation of effort to nest defence against other types of parental care in risky situations varies among individuals and species (Ghalambor and Martin 2002; this study; reviewed in Martin 1992; Caro 2005) and depends on two principal factors, the willingness and ability to defend the nest (e.g., parent residual reproductive value or physical abilities, value of offspring, nest safety or concealment; reviewed in Caro 2005), and nutritional or thermal requirements of nestlings (e.g., condition, age and number of young; Grundel 1987; Dale et al. 1996; Rossmannith et al. 2009; Dunn et al. 2010). Because the predation risk may change temporarily, parents can allocate more antipredator effort to high-risk periods and more feeding effort to low-risk periods as predicted by predation risk allocation hypothesis (Lima and Bednekoff 1999; Eggers et al. 2005). Our results are concordant with the above hypothesis. First, we found that feeding visits that were lost due to nest defence and subsequent guarding were compensated for by an increased feeding rate. Second, we found stronger compensatory effect in older broods that are highly demanding in terms of energy requirements (Grundel 1987; Rossmannith et al. 2009; Dunn et al. 2010) and have higher fitness value from parents' perspective (Caro 2005).

However, our conclusions are valid as far as the particular measure of food provisioning, the feeding rate, is considered. As we did not deal with the amount of food delivered per feeding trip, it is not clear to which degree the increased feeding rate truly (i.e., energetically) compensated for lost feeding opportunities in terms of total food delivery. Concurrently, the increased feeding rate, when achieved by shortening the foraging distance and reducing loads per one feeding trip (according to the marginal value theorem), may partly

serve as preventive nest guarding/monitoring strategy (~ increased nest attendance) grouped with maintenance feeding in a risky situation (Martindale 1982). Although data of the present study does not allow drawing the final conclusion, there are several indications speaking in favour of compensation. First, Great Spotted Woodpecker is mostly a foliage-gleaning forager at the time of breeding (Michalek and Miettinen 2003) and its prey is plentiful and homogeneously distributed in the studied habitats. Second, small territories (Michalek and Miettinen 2003, own data) do not allow foraging so far from the nest (usually just 100-200 m). Therefore, the potential for differential foraging strategies close and far from the nest is rather low. Nevertheless, future studies should consider, apart from feeding rate, data on amount and quality of food, as well as frequency of natural predator encounters, because non-lethal costs of reduced feeding and thus required compensatory effort vary with encounter frequency and length (Lima and Bednekoff 1999; Eggers et al. 2005).

We designed the experiment to simulate a short starling encounter to woodpecker cavity, the situation that frequently happens in our study system (own observations) or elsewhere (e.g. Ingold 1989). We suppose that observed woodpecker responses were close to natural because we used a live predator and minimized overall human disturbance. Yet, we identified two potential problems inherent to the present experimental design. First, the comparison of parental behaviour after vs. before starling presentation might have been confounded by varying level of observer disturbance between these two stages of the experiment (observer's retreat from the shelter after the starling exposure). Nevertheless, the latency to feed due to human disturbance in the preparatory phase of the experiment (taken from the first 15 min of video recording not included into analyses; see Methods) reached comparatively low values of 3.9 ± 1.0 min (mean \pm SE) in young and 5.6 ± 0.8 min in old nestlings (compare with Table 1: "After"). This suggests that even an observer activity (arrangement of experimental setup) much more disturbing than the silent retreat from the distant shelter would not delay the subsequent feeding much above natural level and is unlikely to raise the observed difference in behaviour after vs. before starling exposure. Second, we recorded parental behaviour during only 60 min period before/after predator presentation (but see Dunn et al. 2010). While this short recording time might confound an existing pattern through high measurement variance, it is unlikely to produce by chance the consistent pattern that was detected. Because feeding frequency in this particular species is comparatively high (e.g., Eggers et al. 2005), we believe that the recording time period was adequate.

Summing up, this study demonstrated the potential for behavioural compensation in avian parental care. Our results support the view that birds respond not only to the immediate risk of nest predation by engaging in nest defence (Martin et al. 2000; Weidinger 2002; reviewed in Caro 2005; Lima 2009), but also compensate for the potential cost of nest defence behaviour in terms of unfulfilled nestling demands (when feeding frequency is considered) and the parental behaviour can be altered in the progress of nestling periods. Future studies should distinguish between the two possible interpretations of increased feeding frequency – true compensation of lost feedings (increased amount of food brought to the nest) and preventive guarding/monitoring.

Acknowledgements – This study was supported by the Ministry of Education of the Czech Republic (MSM 6198959212), and by the Faculty of Education, Palacký University (PdF_2011_047). We thank to L. Novotný for help with field work and D. Číp for care of the Starling. We are grateful to P. Adamík and B. Matysioková for comments on the manuscript and S. Morris for language correction.

References

- Caro TM (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago
- Cresswell W (2008) Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150:3–17
- Dale S, Gustavsen R, Slagsvold T (1996) Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to pied flycatcher. *Behav Ecol Sociobiol* 39:31–42
- Dunn JC, Hamer KC, Benton TG (2010) Fear for family has negative consequences: indirect effects of nest predators on chick growth in a farmland bird. *J Appl Ecol* 47:994–1002
- Eggers S, Griesser M, Ekman J (2005) Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav Ecol* 16:309–315
- Eggers S, Griesser M, Ekman J (2008) Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability. *Behav Ecol* 19:1056–1062
- Fontaine JJ, Martin TE (2006) Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol Lett* 9:428–434
- Fontaine JJ, Martel M, Markland HM, Niklison AM, Decker KL, Martin TE (2007) Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos* 116:1887–1894
- Ghalambor CK, Martin TE (2002) Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav Ecol* 13:101–108

- Grundel R (1987) Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *Condor* 89:319–328
- Ingold DJ (1989): Nesting phenology and competition for nest sites among red-headed and red-bellied woodpeckers and European starlings. *Auk* 106:209–217
- Lima SL (2009) Predators and the breeding bird: behavioural and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol Rev* 84:485–513
- Lima SL, Bednekoff PA (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *Am Nat* 153:649–659
- Martin TE (1992) Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. In: Power DM (ed). *Current Ornithology* Vol. 9, Plenum Press, New York, pp 163–197.
- Martin TE (1993) Nest predation and nest sites: New perspectives and old patterns. *BioScience* 43:523–532
- Martin TE (1995) Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol Monogr* 65:101–127
- Martin TE, Briskie JV (2009) Predation on dependent offspring. A review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Ann N Y Acad Sci* 1168:201–217
- Martin TE, Scott J, Menge C (2000) Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc R Soc B* 267:2287–2293
- Martindale S (1982) Nest defense and central place foraging: a model and experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 10:85–89
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol Evol* 16:254–260
- Michalek KG, Miettinen J (2003) *Dendrocopos major* Great Spotted Woodpecker. *BWP Update* 5:101–184
- Misík J (2009) Nest defence in the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) against the European Starling (*Sturnus vulgaris*). MSc Thesis, Dept of Zoology and Lab of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University, Olomouc (in Czech, English summary)
- Paclík M, Misík J, Weidinger K (2009) Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review. *Ann Zool Fenn* 46:361–379

- Remeš V (2005) Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* 58:326–333
- Rossmann E, Blaum N, Höntsch K, Jeltsch F (2009) Sex-related parental care strategies in the lesser spotted woodpecker *Picoides minor*: of flexible mothers and dependable fathers. *J Avian Biol* 40:28–33
- Rytkönen S, Orell M, Koivula K, Soppela M (1995) Correlation between two components of parental investment: nest defence intensity and nestling provisioning effort of willow tits. *Oecologia* 104:386–393
- Scheuerlein A, Gwinner E (2006) Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. *Ibis* 148:468–476
- Weidinger K (2002) Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J Anim Ecol* 71:424–437

Table 1: Response of Great Spotted Woodpecker parents to the experimental starling exposure (5 min, periods before and after the exposure are compared) in terms of feeding young (1-9 days after hatching) or old (14-18 days after hatching) nestlings.

Variable	Before ^a	After ^a	Difference ^b	<i>p</i> ^c
Young nestlings				
Latency to feed ^d	8.2±1.5 (1–22)	11.3±2.1 (1–32)	3.1±2.7	0.262
Net feeding rate ^e	10.7±1.2 (3.1–18.2)	10.1±1.4 (4.3–20.0)	–0.6±1.3	0.675
Gross feeding rate ^f	9.3±1.1 (3–17)	8.1±1.2 (4–18)	–1.2±1.1	0.287
Old nestlings				
Latency to feed	2.6±0.8 (0–9)	11.6±2.0 (2–27)	9.0±2.0	<0.001
Net feeding rate	19.4±1.7 (7.9–31.5)	22.4±1.4 (15.8–31.2)	3.0±1.2	0.025
Gross feeding rate	18.7±1.7 (7–31)	18.0±1.3 (11–27)	–0.7±1.2	0.589

^a Overall mean±SE (range); n = 15.

^b Mean±SE within-pair difference.

^c Paired t-test; df = 14.

^d Latency (min) to the first feeding from the start of 60 min recording period.

^e Number of feeding trips per 60 min, excluding the latency to the first feeding.

^f Number of feeding trips per 60 min, including the latency to the first feeding.

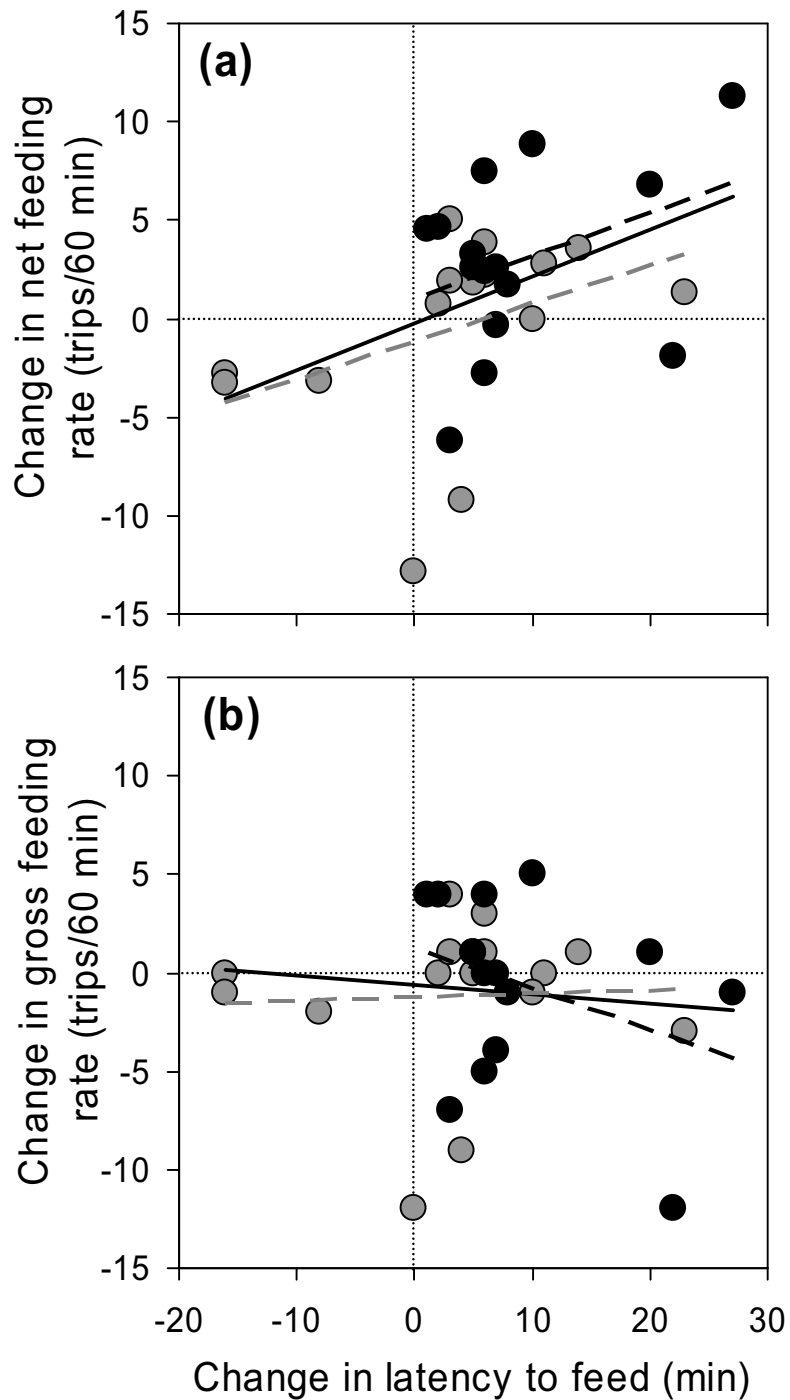


Fig. 1: The effect of experimentally changed latency to the first feeding on the net feeding rate (a) and the gross feeding rate (b) in 15 Great Spotted Woodpecker nests with young (grey dots, grey dashed line) and old (black dots, black dashed line) nestlings and pooled age groups (solid black line). Values >0 indicate prolonged latency to feed and increased feeding rate after the starling exposure compared to that before the starling exposure. See Table 1 for other details.

Příspěvek V

Paclík M. & Weidinger K. 2007: Microclimate of tree cavities during winter nights: implications for roost-site selection in birds. *International Journal of Biometeorology* 51: 287–293.

Microclimate of tree cavities during winter nights—implications for roost site selection in birds

Martin Pačlík · Karel Weidinger

Received: 9 June 2006 / Revised: 12 September 2006 / Accepted: 13 September 2006 / Published online: 9 January 2007
© ISB 2007

Abstract We examined the relationships between cavity temperature, ambient temperature outside the cavity and structural characteristics of 70 cavities measured for 1 night to determine if cavity roosting birds may potentially select warmer tree cavities for wintertime roosting. The mean temperature increment of the cavity (=cavity-ambient temperature) varied from -2.4 to 4.9°C and increased with higher day-to-night fluctuations in the ambient temperature, smaller cavity entrance and better health status of the cavity tree. Cavities in healthy trees were warmer than those in dead trees, but this difference disappeared with rising mean ambient temperatures. This interaction between the effects of tree health status and mean ambient temperature, as well as the effect of day-to-night fluctuations in the ambient temperature, were supported by the analysis of repeated measurements of temperature taken on 12 consecutive nights in five cavities. The variability in cavity microclimates makes the selection of warmer roost sites possible, and the predictors of microclimate may provide indirect cues to prospecting birds.

Keywords Winter · Temperature · Tree cavities · Birds · Roosting

Introduction

Winter is a critical period for the survival of animals that inhabit northern latitudes, mainly because of restricted food,

long nights and cold ambient temperatures. In such conditions, diurnal birds spend much time roosting, during which they experience depressed nighttime temperatures. Then, because they cannot feed, individuals should minimize their nocturnal energy expenditure in order to increase fasting endurance. Mechanisms of such energy saving include the selection of favourable roost sites (Mayer et al. 1982; Walsberg 1986; Webb and Rogers 1988; Cooper 1999), nocturnal hypothermia (Mayer et al. 1982; Reinertsen and Haftorn 1986) or communal roosting (Du Plessis and Williams 1994; Du Plessis et al. 1994).

Cavities are considered better for roosting purposes than open sites (Kendeigh 1961; Mayer et al. 1982; Cooper 1999). This may be why cavity nesting birds, such as woodpeckers (*Dendrocopos* spp.), tits (*Parus* spp.) and nuthatches (*Sitta europaea*), utilize tree cavities also as winter roost sites (Busse and Olech 1968; Mazgajski 2002). However, the energy savings due to cavity roosting vary from zero to tens of percent and they increase with severe ambient weather (Kendeigh 1961; Mayer et al. 1982; Cooper 1999). The advantage of cavity roosting was ascribed mainly to the reduction of wind speed (Moore 1945; Cooper 1999; Mayer et al. 1982), but this is not an exclusive feature of cavity roosting, because also non-cavity roost sites (e.g. dense vegetation) may protect birds against wind (Walsberg 1986; Webb and Rogers 1988). Moreover, cavities help to conserve metabolic heat generated by a bird, which finally increases the temperature at the roost site (Du Plessis and Williams 1994; Du Plessis et al. 1994; Cooper 1999). The same is not generally true for non-cavity roosts (Walsberg 1986; Webb and Rogers 1988).

Even when unoccupied by a bird, a cavity itself provides a microclimate different from the ambient one (McComb and Nobble 1981; Du Plessis et al. 1994; Sedgely 2001; Wiebe 2001). Moreover, the microclimate may differ

M. Pačlík (✉) · K. Weidinger
Laboratory of Ornithology, Palacký University,
Tř. Svobody 26,
771 46 Olomouc, Czech Republic
e-mail: martin.paclik@post.sk

among cavities simply because of the variation in their structural characteristics (Sedgeley 2001; Wiebe 2001), and it may depend on the ambient weather (Du Plessis and Williams 1994; Du Plessis et al. 1994). However, little is known about the factors influencing cavity microclimate. Studies of cavity microclimate are often based on small sample sizes (Du Plessis and Williams 1994; Sedgeley 2001; McComb and Nobble 1981), which limit the detectability of significant patterns. Recently, Wiebe (2001) recorded temperature profiles of 86 woodpecker nest cavities and found the tree health, the diameter of the trunk at cavity height and the entrance orientation to be significant predictors of cavity temperature. No similar study has yet focused on the nighttime temperature of winter cavity roosts.

Here we report on the correlates of nighttime temperature inside tree cavities in winter. We examined the relationships between cavity temperature, ambient temperature and structural characteristics of cavities. Our aim was to examine whether thermal properties of tree cavities are predictable from cues that are available to prospecting birds. Finally, we discuss some implications for temperature-dependent roost site selection in birds.

Materials and methods

Study area and tree cavities

The fieldwork was carried out near the village of Dolany (50°07'N, 15°41'E; altitude 220 m), the Czech Republic, during two winter periods—January to February 2004 and December 2004 to February 2005. The local flat landscape encompasses a mixture of managed forests, fields, meadows and scattered tree stands such as alleys and groves. The remnants of native lowland deciduous forests are dominated by pedunculate oak (*Quercus robur*), European ash (*Fraxinus excelsior*) and black alder (*Alnus glutinosa*). Long-term means of winter daily temperature are -0.3°C for December, -2.1°C for January and -0.2°C for February (meteorological station Hradec Králové; 50°10'N, 15°50'E; altitude 278 m).

We searched for tree cavities that were potentially available for roosting (entrance diameter ≥ 2 cm, internal dimensions sufficient at least for a small passerine, dry). Potential roost cavities need not be suitable for nesting, because they include also sites such as shallow niches. We restricted our search to cavities located up to 7 m above ground. We measured 70 cavities located in 60 trees of the following species: willow (*Salix* spp., 14), grey alder (*Alnus incana*, 12), black alder (10), apple tree (*Malus domestica*, 6), silver birch (*Betula pendula*, 5), white pine (*Pinus strobus*, 5), European ash (3), black elder (*Sambucus nigra*,

1), pedunculate oak (1), alder buckthorn (*Frangula alnus*, 1) and small-leaved linden (*Tilia cordata*, 1). Birds potentially roosting in the cavities included woodpeckers, tits, nuthatches and tree sparrows (*Passer montanus*). We confirmed roosting in two cases (great tit *Parus major*, and tree sparrow) and assumed it in eight other cavities on the basis of droppings.

Measurements

We used two-channel HOBO temperature data loggers (H8 Temp/External, Onset Computer Corp., Pocasset, MA, USA) for measurements of temperature. We inserted the temperature probe on an extension cable through the cavity entrance close to the cavity floor, where birds usually roost. The probe (25 mm tip of the cable) was placed inside a wire basket (20 mm diameter) to prevent it from contact with cavity walls. The second probe was a fixed part of the data logger and it measured an ambient temperature outside the cavity. The data logger was housed in a 6×6×6 cm plastic box and attached to the northern side of the trunk at cavity height. This location shaded the temperature probe during the day and controlled for the effect of wind on the probe. Data loggers took paired temperature readings (inside and outside the cavity) every 1.5 min during at least 1 day and night at each cavity. Moreover, we recorded the temperature during 12 consecutive days (in 5-min intervals) in five cavities selected to represent the tree health classes (see below). We blocked the cavity entrance by wire mesh during temperature recording to prevent possible visits by animals, which would otherwise increase the cavity temperature (Kendeigh 1961; Stains 1961; Havera 1979).

We recorded structural characteristics of individual cavities and supporting trees. The description of cavities included the two largest perpendicular diameters of cavity entrance, number of entrances, orientation, height above ground, and the total vertical and horizontal cavity depths. In the analyses, we used an entrance area estimated as an ellipse from the entrance diameters. In the case of more than one entrance (19 of 70 cavities had from two to seven entrances), we summed the areas of all entrances and used the orientation of the largest entrance. If the cavity entrance faced upward (one case), we set the orientation to 180°. The description of trees included the diameter of trunk at cavity height, health status and location of the tree within a forest. We estimated the tree health in four categories: 1=healthy (less than 1/3 of the crown dead), 2=intermediate (from 1/3 to 2/3 crown dead), 3=dying (more than 2/3 crown dead) and 4=completely dead tree. We categorized the trees as edge/interior according to their proximity to the forest-field edge. We assumed that trees in the edge line were more exposed to the weather of open space than trees in the forest interior.

Statistical analysis

The dependent variable was the mean nighttime cavity temperature calculated for the period from sunset to sunrise the next day. It accounted for different night lengths, which varied from 13.0 to 15.9 h. The orientations of cavity entrances were transformed as the deviances in degrees (0–180) from a northerly direction, regardless of east or west declination. This transformation made the orientation a linear rather than a circular variable, which seems to be valid according to the native north-south gradient of the solar irradiance (see also Wiebe 2001). The entrance areas were log-transformed because of their right-skewed distribution, although the analyses of raw data (not shown) led to qualitatively similar conclusions.

We first regressed the cavity temperature on single cavity characteristics, each time controlling for the two ambient temperature covariates, the mean nighttime temperature and the difference between daytime maximum and subsequent nighttime minimum temperature, to take into account both mean and variability of ambient temperature. We expected that cavity temperature is positively influenced by ambient temperature and that temperature increment of the cavity is positively influenced by day-to-night fluctuations in ambient temperature.

Next, we regressed the cavity temperature on multiple cavity characteristics considered simultaneously. Because cavity characteristics were intercorrelated (i.e. partly redundant, Table 1) and because we tried to avoid an excessive data dredging, we included only three a priori selected variables (entrance area, orientation, health class) into this analysis. We excluded height above ground and proximity to the edge, because these two variables were controlled for by the paired design of temperature measurements (cavity vs ambient), which was supported by the simple regression analyses. We excluded diameter and both cavity depths because of their correlation with entrance area—the

variable that showed the most marked effect in the simple regression analyses. As covariates, we again included the two characteristics of ambient temperature (see above). Finally, we evaluated a significance of two-way interactions between the cavity characteristics and the covariates, entered in the model one at a time.

All the aforementioned analyses are cross-sectional as they use composite data on 70 different cavities measured during 1 night (one data point per cavity). To evaluate whether similar patterns as those found across cavities would be observed within individual cavities, we conducted longitudinal analysis by fitting a general linear mixed model (Proc Mixed; SAS Institute 2005) to repeated measurements taken on 12 consecutive nights in the subset of five cavities. We modelled a random intercept for each cavity (to account for individual properties) by entering cavity identity as a random effect, assuming the autoregressive (lag=1) covariance structure. Given the low number of cavities ($n=5$), we included as fixed effect predictors only those cavity characteristics that showed significant interaction with the ambient temperature covariates in the cross-sectional analysis (i.e. tree health class).

Results

The mean nighttime cavity temperature measured in 70 cavities during 1 night (cross-sectional data) varied from -10.8 to 5.5°C (mean= -1.2 , SD= 3.6 , $n=70$), and the corresponding mean ambient temperature varied from -15.1 to 5.1°C (mean= -2.3 , SD= 4.1). The drop of ambient temperature from daytime maximum to the nighttime minimum varied from 1.1 to 18.5°C (mean= 7.5 , SD= 4.2). Cavities were on average warmer than the ambient environment as the temperature increment of cavities varied from -2.4 to 4.9°C (mean= 1.1 , SD= 1.6).

Table 1 Simple Pearson correlations among structural characteristics of tree cavities ($n=70$)

Variable	Vertical depth	Horizontal depth	Entrance area	Orientation	Health class	Proximity to edge	Height above ground
Diameter at cavity height	0.01	0.49	0.24	-0.13	0.11	0.39	-0.20
Vertical depth		0.10	0.49	-0.04	0.05	0.07	-0.11
Horizontal depth			0.29	-0.14	0.07	0.08	-0.16
Entrance area				-0.12	0.22	0.04	-0.27
Orientation ^a					-0.13	0.01	-0.24
Health class ^b						-0.15	-0.30
Proximity to edge ^c							-0.15

Significant coefficients ($P<0.05$) are in bold

^a Linearised variable (see “Methods”)

^b Categorical variable with four levels (decreasing health status) treated as continuous in this analysis

^c Categorical variable with two levels (1=interior, 2=edge) treated as continuous in this analysis

The entrance areas (or sum of areas) varied from 5.0 to 596.6 cm² (mean=78.2, SD=113.1, $n=70$) and cavity entrances were almost equally distributed among the cardinal directions: N=18, E=14, S=20, W=18. Cavities were situated at a height varying from 0.15 to 5.0 m (mean=2.0, SD=1.2). The vertical depth varied from 4.3 to 100.0 cm (mean=30.3, SD=19.4), and the horizontal depth varied from 4.0 to 45.0 cm (mean=13.8, SD=8.1). The diameter of the trunk at cavity height varied from 9.0 to 150.0 cm (mean=38.1, SD=31.6). Of the cavity trees, 13 were healthy, 21 intermediate, 17 dying and 19 were dead; 31 cavity trees were located at the forest edge and 39 in the forest interior. Correlations between the cavity structural characteristics were generally low (all $r<0.5$), although significant in some cases (Table 1).

The separate regression analyses controlling for the ambient temperature covariates (the nighttime mean and the difference between daytime maximum and subsequent nighttime minimum; both significant in all cases) showed that the cavity temperature decreased with the diameter of the trunk at cavity height, vertical depth of the cavity, entrance area, and with decreasing health status of the cavity tree (Table 2). Moreover, the cavity temperature tended to decrease with a northerly orientation of the entrance (Table 2).

The multiple regression analysis supported the negative effects of entrance area and decreasing tree health status on the cavity temperature. Furthermore, a significant interaction between the effects of tree health status and the ambient temperature showed that the temperature increment of the cavity decreased with higher ambient temperature

Table 2 Results of separate linear regressions of the mean nighttime cavity temperature on the single cavity characteristics

Effect	Estimate	SE	<i>P</i>
Diameter at cavity height	-0.012	0.004	0.008
Vertical depth	-0.020	0.007	0.009
Horizontal depth	-0.025	0.018	0.172
Log (entrance area)	-1.303	0.281	<0.001
Orientation ^a	0.005	0.003	0.052
Height above ground	<0.001	0.001	0.885
Proximity to edge (interior) ^b	-0.064	0.148	0.667
Health (healthy) ^c	0.948	0.253	<0.001
Health (intermediate) ^c	0.046	0.219	0.836
Health (dying) ^c	-0.257	0.233	0.273

^a Linearised variable (see “Methods”)

^b Categorical variable, reference category=edge

^c Categorical variable, reference category=dead, overall effect $P<0.001$

The mean nighttime ambient temperature and the difference between daytime maximum and subsequent nighttime minimum were entered as covariates (both positive effects, $P<0.001$ in all cases). The analysis is based on cross-sectional data from 70 cavities, each measured for 1 day. *P* values <0.05 in bold

relatively more in healthy trees than in dead ones (Table 3, Fig. 1) and became negative on warm nights ($>0^{\circ}\text{C}$; Fig. 1). The temperature increment increased with larger day-to-night fluctuations in the ambient temperature (Table 3).

The longitudinal analysis of repeated measurements of temperature in five cavities revealed the same pattern as the cross-sectional analysis, namely the interaction between the effects of tree health status and the ambient temperature, as well as the effects of two ambient temperature covariates (Table 4, Fig. 1).

Discussion

Cavity microclimate

This study shows that the nighttime temperature increment of tree cavities depends on the ambient temperature as well as on the cavity structural characteristics. The temperature increment of the cavity increased with higher day-to-night fluctuations in the ambient temperature, smaller cavity entrance and better health status of the cavity tree. The effect of tree health status interacted with the effect of mean ambient temperature as the temperature increment of the cavity decreased with higher ambient temperature relatively more in healthy trees than in dead ones.

We suggest that day-to-night fluctuations in ambient temperature were more important for cavity temperature

Table 3 Multiple linear regression of the mean nighttime cavity temperature on the cavity characteristics (entrance area, orientation and tree health)

Effect	Estimate	SE	<i>P</i>
Intercept	1.109	0.560	0.052
Tmean	0.847	0.037	<0.001
Tdiff	0.149	0.034	<0.001
Log (entrance area)	-1.020	0.266	<0.001
Orientation ^a	0.002	0.002	0.377
Health (healthy) ^b	0.341	0.268	0.208
Health (intermediate) ^b	0.067	0.211	0.752
Health (dying) ^b	-0.141	0.234	0.550
Tmean × health (healthy) ^c	-0.166	0.070	0.022
Tmean × health (intermediate) ^c	-0.041	0.046	0.377
Tmean × health (dying) ^c	0.110	0.066	0.103

^a Linearised variable (see “Methods”)

^b Categorical variable, reference category=dead, overall effect $P=0.469$

^c Overall effect of the interaction: $P=0.021$

The mean nighttime ambient temperature (*Tmean*), and the difference between daytime maximum and subsequent nighttime minimum (*Tdiff*), were entered as covariates. All two-way interactions between cavity characteristics and covariates were examined, but only the significant interaction was retained in the model. Analysis is based on cross-sectional data from 70 cavities measured for 1 day. *P* values <0.05 in bold

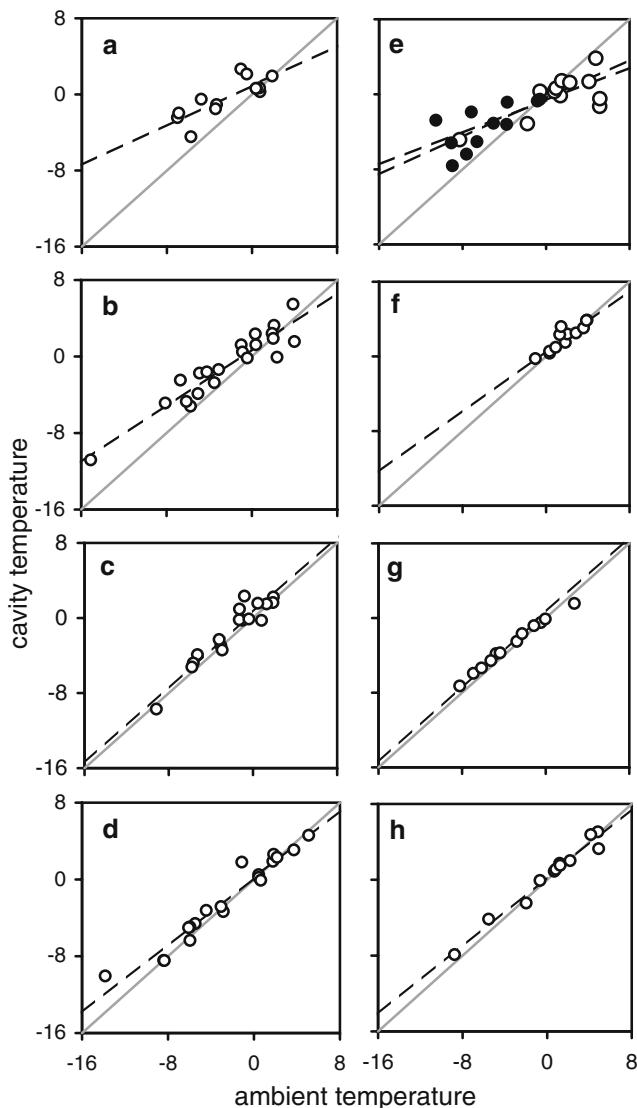


Fig. 1 Regressions of the mean nighttime cavity temperature on the mean nighttime ambient temperature for different tree health classes and different types of data. Reference 1:1 lines (*solid*) and estimated regression lines (*dashed*) are given. *Left*: cross-sectional data (one measurement per cavity, 70 cavities); **a** healthy trees ($n=13$), **b** trees of intermediate health ($n=21$), **c** dying trees ($n=17$), **d** dead trees ($n=19$). *Right*: longitudinal data (repeated measurements from 12 consecutive nights, 5 cavities); **e** two cavities in healthy trees, **f** one cavity in the tree of intermediate health, **g** one cavity in dying tree, **h** one cavity in dead tree

than nighttime means. Because such fluctuations in ambient temperature are often present, this may explain why cavities are generally warmer than ambient environment during the night (McComb and Nobble 1981; Du Plessis and Williams 1994; Du Plessis et al. 1994; Sedgeley 2001; Wiebe 2001). Fluctuations in ambient temperature together with a delayed response of cavity temperature (Stains 1961; Havera 1979; McComb and Nobble 1981; Sedgeley 2001; Wiebe 2001) may explain why cavities were warmer than ambient environment also in warm climates (Du Plessis and

Williams 1994) and even on summer nights (Sedgeley 2001; Wiebe 2001). In contrast, at stable ambient temperatures the cavity temperature would ultimately become the same. Hence, the reported effects of mean ambient temperature (Du Plessis and Williams 1994; Du Plessis et al. 1994) may partly be a statistical artefact resulting from its correlation with ambient temperature fluctuations (this study: $r=-0.53$, $P<0.001$). Surprisingly, the effect of day-to-night fluctuations in the ambient temperature on the temperature increment of the cavity had not been quantified before, although it could be inferred from the papers that figure the pattern of daily fluctuations in cavity versus ambient temperature (McComb and Nobble 1981; Sedgeley 2001; Wiebe 2001).

The effect of cavity structural characteristics on the cavity microclimate has been rarely quantified (Wiebe 2001). The effects of entrance area and tree health were the most important in this study. Our finding that smaller entrances reduce heat loss agrees with the conclusion of Sedgeley (2001), who reported the trunk hollows of large entrances to be cooler at night than smaller knotholes with narrow entrances. Nevertheless, the intensity of heat exchange through an entrance may depend also on the cavity volume, expecting the deeper cavities to be warmer (see Wiebe 2001). In our study, the cavity temperature decreased with vertical depth (i.e. a characteristic of cavity volume). Such an inverse effect probably resulted from the correlation of vertical depth with entrance area.

Cavities in healthy trees were, on average, warmer than those in dead trees, but this difference disappeared with rising ambient temperature (Fig. 1). Already Wiebe (2001) and Hooge et al. (1999) found the effect of tree health, but

Table 4 Mixed model analysis of the nighttime temperature within individual cavities, based on repeated measurements taken during 12 consecutive nights in five cavities (longitudinal data)

Fixed effect	Estimate	SE	P
Intercept	-0.303	1.024	0.792
Tmean	0.958	0.067	<0.001
Tdiff	0.137	0.043	0.002
Health (healthy) ^a	-0.495	1.240	0.725
Health (intermediate) ^a	0.237	1.436	0.882
Health (dying) ^a	-0.186	1.497	0.910
Tmean × health (healthy) ^b	-0.485	0.079	<0.001
Tmean × health (intermediate) ^b	-0.030	0.165	0.857
Tmean × health (dying) ^b	-0.075	0.123	0.547

^a Categorical variable, reference category=dead, overall effect $P=0.937$

^b Overall effect of the interaction: $P<0.001$

The mean nighttime ambient temperature (*Tmean*), and the difference between daytime maximum and subsequent nighttime minimum (*Tdiff*), were entered as covariates. Cavity identity was entered as a random effect, assuming autoregressive (lag=1) covariance structure (estimate=0.84, SE=0.10). P values <0.05 in bold

neither recognized its interaction with the effect of ambient temperature. Mechanisms through which the tree health influences cavity temperature are poorly understood. Presumably, the stage of decay correlates with traits such as wood structure, saturation with water or presence of bark, which in turn may influence the thermal properties of wood. For example, water content in cavity walls may affect the cavity temperature due to latent heat (McComb and Nobble 1981) and the thermal properties of tree bark may be important as well (Nicolai 1986), given that dying or dead trees are often barkless.

Contrary to the previous studies (Sedgeley 2001; Wiebe 2001), we found the cavity temperature to decrease (not increase) with trunk diameter, which is likely a result of the correlation between trunk diameter and entrance area. Nevertheless, the trunk diameter itself may also be important because of the daily fluctuation in deep wood temperature—the interior of the trunk becomes considerably warmer than its surface during the night (Derby and Gates 1966). The cavity temperature tended to decrease with northerly orientation of the cavity entrance. However, the orientation was previously shown to be important for daytime rather than for the nighttime temperatures (Wiebe 2001; Hooge et al. 1999).

Implications for roosting birds

Temperature is an important feature of the roosting environment, because it directly determines how much energy a bird expends during the night (Mayer et al. 1982; Du Plessis and Williams 1994). Our results suggest that the advantage of cavity roosting (Kendeigh 1961; Mayer et al. 1982; Cooper 1999) diminishes with smaller fluctuations in the ambient temperature and (in dead trees) with increasing nighttime ambient temperature. Hence, roosting at open sites may be a superior strategy to the cavity roosting during periods of such weather, as indicated by fewer birds spending nights in nest boxes when winter temperatures increased (Busse and Olech 1968). The advantage of cavity roosting may be prolonged, because the presence of an endothermic animal may elevate the cavity temperature above the ambient one. Nevertheless, the temperature increment of occupied cavities similarly to empty ones still decreases with rising ambient temperature (Kendeigh 1961; Havera 1979; Du Plessis and Williams 1994).

The variability among cavities in their thermal properties makes the selection of warmer sites for wintertime roosting possible and structural characteristics provide indirect cues available to prospecting birds. Based on our conclusions, cavity roosting birds should select cavities with smaller entrances and located in healthy trees to save their energy. For example, most of the woodpecker roost cavities in Poland were situated in living trees (Mazgajski 2002), but this might

be a result of low availability of dead trees on the study plot (Mazgajski 1998). Clear evidence for temperature-based roost cavity selection in birds is missing. Some evidence exists for non-cavity roosting species, which select mainly wind-protected roost sites within vegetation cover (Buttemer 1985; Walsberg 1986; Webb and Rogers 1988). Of the other vertebrates, bats select warmer cavities for summer roosting, which is especially important for juveniles that may suffer from nighttime cold (Sedgeley 2001).

Implications of cavity temperature for roosting birds remain unclear, because we do not know how large differences in temperature are important for and/or recognizable by birds when deciding where to roost. Moreover, other factors may influence the selection of a roost site, namely the presence of ectoparasites (Christe et al. 1994), predation risk (Ligon et al. 1988) or competition for cavities (Kempnaers and Dhondt 1991). Hence, future studies should focus on the adaptive significance and principal factors of cavity roost site selection in birds spending winter in the temperate and boreal regions.

Acknowledgements This study was supported by the Ministry of Education of the Czech Republic (grant no. MSM 6198959212). We thank also P. Adamik, P. Rawsthorne and referees for helpful comments on the manuscript.

References

- Busse P, Olech B (1968) On some problems of birds spending nights in nestboxes. *Acta Ornithol* 11:1–26
- Buttemer WA (1985) Energy relations of winter roost-site utilization by American goldfinches (*Carduelis tristis*). *Oecologia* 68:126–132
- Christe P, Oppliger A, Richner H (1994) Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the great tit, *Parus major*. *Anim Behav* 47:895–898
- Cooper SJ (1999) The thermal and energetic significance of cavity roosting in mountain chickadees and juniper titmice. *Condor* 101:863–866
- Derby RW, Gates DM (1966) The temperature of tree trunks—calculated and observed. *Am J Bot* 53:580–587
- Du Plessis MA, Williams JB (1994) Communal roosting in green woodhoopoes: consequences for energy expenditure and the seasonal pattern of mortality. *Auk* 111:292–299
- Du Plessis MA, Weathers WW, Koenig WD (1994) Energetic benefits of communal roosting by acorn woodpeckers during the nonbreeding season. *Condor* 96:631–637
- Havera SP (1979) Temperature variation in a fox squirrel nest box. *J Wildl Manage* 43:251–253
- Hooge PN, Stanback MT, Koenig WD (1999) Nest-site selection in the acorn woodpecker. *Auk* 116:45–54
- Kempnaers B, Dhondt AA (1991) Competition between blue and great tit for roosting sites in winter: an aviary experiment. *Orn Scand* 22:73–75
- Kendeigh SC (1961) Energy of birds conserved by roosting in cavities. *Wilson Bull* 73:140–147
- Ligon JD, Carey C, Ligon SH (1988) Cavity roosting, philopatry, and cooperative breeding in the green woodhoopoe may reflect a physiological trait. *Auk* 105:123–127

- Mayer L, Lustick S, Battersby B (1982) The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina chickadee. *Int J Biometeorol* 26:231–238
- Mazgajski TD (1998) Nest-site characteristic of great spotted woodpecker *Dendrocopos major* in central Poland. *Pol J Ecol* 46:33–41
- Mazgajski TD (2002) Does the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* select holes for roosting? *Pol J Ecol* 50:99–103
- McComb WC, Nobble RE (1981) Microclimates of nest boxes and natural cavities in bottomland hardwoods. *J Wildl Manage* 45:284–289
- Moore AD (1945) Winter night habits of birds. *Wilson Bull* 57:253–260
- Nicolai V (1986) The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia* 69:148–160
- Reinertsen RE, Haftorn S (1986) Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *J Comp Physiol B* 156:655–663
- SAS Institute (2005) SAS OnLine Doc. SAS Institute, Cary, NC
- Sedgeley JA (2001) Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *J Appl Ecol* 38:425–438
- Stains HJ (1961) Comparison of temperatures inside and outside two tree dens used by racoons. *Ecology* 42:410–413
- Walsberg GE (1986) Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *Auk* 103:1–7
- Webb DR, Rogers CM (1988) Nocturnal energy expenditure of dark-eyed juncos roosting in Indiana during winter. *Condor* 90:107–112
- Wiebe KL (2001) Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in northern flickers? *Auk* 118:412–421

Curriculum vitae – Martin Paclík

Narozen

21.3.1979 v Pardubicích, Česká republika

Vzdělání

2003–2011: Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Univerzita Palackého v Olomouci

doktorský studijní program, obor Zoologie

1997–2003: Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie a ochrany životního prostředí, Univerzita Palackého v Olomouci

magisterský studijní program, obor Ochrana a tvorba životního prostředí (diplomová práce: Sezónní dynamika početnosti vodních ptáků na rybnících u Lázní Bohdaneč – je sčítání na lokalitách vhodný přístup ke studiu sezónní dynamiky?)

program celoživotního vzdělávání – pedagogické minimum

1993–1997: Střední zemědělská škola Antonína Švehly, Hradec Králové
obor Veterinární prevence

Publikace

Mezinárodní impaktované

Paclík M., Misík J. & Weidinger K. 2009: Nest predation and nest defence in European and North American woodpeckers: a review. *Annales Zoologici Fennici* 46: 361-379. IF (2009): 0,772, počet citací na WOS (k 25.8.2011): 0

Paclík M. & Weidinger K. 2007: Microclimate of tree cavities during winter nights: implications for roost-site selection in birds. *International Journal of Biometeorology* 51: 287-293. IF: (2007) 1,562, počet citací na WOS (k 25.8.2011): 9

Tuzemské recenzované

Koleček J., Paclík M., Reif J. & Weidinger K. 2010: Početnost a druhové bohatství ptáků ve dvou lužních lesích střední Moravy – možnosti analýzy bodových sčítacích dat. *Sylvia* 46: 71–85.

- Paclík M. 2007: Výskyt vodních ptáků na Bohdanečském rybníce během roku. *Panurus* 16: 3-25.
- Misík J. & Paclík M. 2007: Predace hnízd strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) kunou (*Martes* sp.). *Sylvia* 43: 173-178.
- Paclík M. & Reif J. 2005: Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. *Sylvia* 41: 1-15.
- Paclík M. 2004: Spolehlivost hladinového sčítání při studiu sezónní dynamiky početnosti vodních ptáků na rybnících – kolik druhů a jedinců zaznamenáme v biotopech s měnící se přehledností? *Sylvia* 40: 99-109.
- Paclík M., Holub A., Krausová H. & Hampl R. 2003: Stav poznání avifauny Bohdanečského rybníka v letech 1995 až 2002 – byl dosavadní výzkum dostačující? *Sylvia* 39: 53-66.

Tuzemské

- Paclík M. 2005: Ptáci lokality Olšiny u Dolan a návrh jejich ochrany. *Východočeský Sborník Přírodovědný – Práce a Studie* 12: 163-172.
- Paclík M. & Valášek M. 2005: Metoda druhových záznamů – jednoduchá metoda lokálního monitoringu početnosti ptáků. *Zprávy ČSO* 60: 66-69.
- Paclík M., Bárta F. & Veselý J. 2002: Bohdanečský rybník. In: Hora J., Marhoul P., Urban T. (eds): *Natura 2000 v České Republice – Návrh Ptačích Oblastí*: 12/1-12/2.
- Paclík M. 1998: Zajímavý nález mrtvého samce motáka pilicha (*Circus cyaneus*). *Panurus* 9: 116.
- Václavek J. & Paclík M. 2000: Pravděpodobné zahníždění hohola severního (*Bucephala clangula*) na Bohdanečsku v roce 1999. *Panurus* 10: 139.
- Paclík M. 1998: Smíšená snůška sýkor koňadry (*Parus major*) a modřinky (*P. caeruleus*) v budce. *Panurus* 9: 117-119.
- Paclík M. 1998: Zajímavé hnízdění pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) na Bohdanečsku. *Panurus* 9: 115.

Účast na konferencích

Zahraníční

Paclík M., Adamík P. & Weidinger K. 2007: Hole- vs. open-roosting during winter nights in the Great Tit (*Parus major*). Hole-breeding Passerines Conference, 7-12 September, Białowieża, Poland (poster).

Tyller Z., Paclík M. & Remeš V. 2007: Metodická studie zimního nocování sýkory koňadry (*Parus major*) v budkách v lužním lese. 13. Feriancove dni, 22.11.2007, Bratislava, Slovensko (poster).

Paclík M. & Misík J. 2006: Hnízdní predace a antipredační chování u datlovitých ptáků (Picidae). 12. Feriancove dni, 23.-24.11.2006, Bratislava, Slovensko (přednáška).

Tuzemské

Koleček J. & Paclík M. 2008: Aplikace standardní sčítací metody při výzkumu zimní ekologie sýkory koňadry (*Parus major*) v lužním lese. Zoologické dny, 14.-15.2. 2008, České Budějovice (poster).

M. Paclík 2005: Ovlivňuje teplota ve stromových dutinách výběr místa k zimnímu nocování ptáků? Metody a výsledky výzkumů ptačích populací III., 7.-9.10.2005, Česká Skalice (přednáška).

Další odborná činnost

2008 – doposud: Univerzita Palackého v Olomouci, Pedagogická fakulta, Katedra biologie
učitel a odborný asistent pro zoologii

2007 – doposud: Východočeská pobočka České společnosti ornitologické
šéfredaktor ornitologického časopisu Panurus (ISSN 1211-6424)