

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Mezidruhová interakce strakapouda prostředního (*Leiopicus
medius*) a strakapouda velkého (*Dendrocopos major*)**

Bakalářská práce

Lucie Radová

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2022

Radová Lucie (2022) Mezidruhová interakce strakapouda prostředního (*Leiopicus medius*) a strakapouda velkého (*Dendrocopos major*). [Interspecific interaction of middle spotted woodpecker (*Leiopicus medius*) and great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*). Bc. Thesis, in Czech.] – 66 p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

I examined interspecific behaviour of middle and great spotted woodpecker after the middle spotted woodpecker dispersed his area in South Bohemia. I tested their reciprocal aggression using playback experiments, and I further described the structure of tree community in their territories.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 11. 4. 2022

Lucie Radová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli Petru Veselému za trpělivost, cenné připomínky, doporučení a pomoc jednak při pokusech, tak i v průběhu celého zpracování. Děkuji také Míše Syrové za pomoc s experimenty v terénu. Další poděkování patří všem, kteří mi jakkoli pomohli, poradili nebo mě podpořili.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Mezidruhová kompetice u ptáků	1
1.1.1	Vliv na populaci	2
1.1.2	Vliv na reprodukci	3
1.2	Datlovití (Picidae) jako dobrý model pro studium mezidruhové kompetice	4
1.2.1	Kompetice o území.....	6
1.2.2	Kompetice o hnízdní příležitosti	7
1.2.2.1	Kompetice amerických datlovitých.....	7
1.2.2.2	Kompetice evropských datlovitých.....	9
1.2.3	Kompetice o potravu	10
1.3	Strakapoud prostřední.....	12
1.3.1	Popis	12
1.3.2	Hlas	13
1.3.3	Areál	13
1.3.4	Biotop	13
1.3.5	Potrava	14
1.3.6	Hnízdění	14
1.4	Strakapoud velký	15
1.4.1	Popis	15
1.4.2	Hlas	15
1.4.3	Areál	16
1.4.4	Biotop	16
1.4.5	Potrava	16
1.4.6	Hnízdění	17
1.5	Srovnání nik obou druhů	17
1.5.1	Stanoviště	17

1.5.1.1	Rozloha.....	18
1.5.1.2	Typ lesa a druhy stromů	18
1.5.1.3	Stáří, stav a kůra stromů	19
1.5.2	Hnízdní stromy	19
1.5.2.1	Druh stromu.....	20
1.5.2.2	Stav stromu.....	20
1.5.2.3	Průměr stromu v prsní výšce (DBH) a ve výšce hnízdni dutiny	22
1.5.2.4	Stáří hnízdni dutiny a opětovné použití.....	22
1.5.2.5	Umístění hnízdni dutiny	23
1.5.2.6	Prostor v hnízdni dutině	24
1.5.3	Potrava	24
1.5.3.1	Charakteristika potravních míst	25
1.5.3.2	Technika sběru a potravní chování.....	28
2	Cíle práce	31
3	Metodika	32
3.1	Studované lokality	32
3.1.1	Nové Hrady	32
3.1.2	Hojná Voda.....	32
3.1.3	Nadějská rybníční soustava	33
3.1.4	Mokré	33
3.1.5	Čejkovice	33
3.2	Vyhledání teritoria	33
3.3	Experiment	34
3.4	Atrapy	35
3.5	Hlasové nahrávky	35
3.6	Sledované chování.....	36
3.7	Statistické zpracování	36

4	Výsledky	39
4.1	Druhé složení stromů v teritoriích obou druhů.....	39
4.2	První kanonická osa.....	40
4.3	Druhá kanonická osa	42
5	Diskuze	44
6	Závěr.....	49
8	Literatura.....	50
9	Přílohy	54

1 Úvod

1.1 Mezidruhová kompetice u ptáků

Mezidruhová kompetice je vztah mezi dvěma nebo více druhy využívajícími stejný zdroj v důsledku, kterého dochází ke zmenšení velikosti populace, poklesu rychlosti růstu populace a snížení fitness jedinců. Kompetici můžeme rozdělit na dva typy – scramble (exploatační) a contest (interferenční). Při scramble kompetici neboli vykořisťování jedinec užíváním společného zdroje snižuje jeho dostupnost pro ostatní jedince. Při contest (soutěžní) kompetici jedinec teritoriálně omezuje druhé ve využívání zdroje. U ptáků se vyskytují oba typy. Většina experimentů s dutinovými ptáky zahrnuje teritorialitu a agresivitu, tedy interferenční (contest) konkurenci (Dhondt 2012).

Abychom mohli uvažovat o existenci mezidruhové konkurence, je třeba splnit podmínku omezeného zdroje, vnitrodruhové konkurence a překryvu využití zdrojů mezi potenciálními konkurenty (Dhondt 2012). Dalšími průvodními znaky mezidruhové konkurence je agrese a stejné teritoriální chování (Winkler 1973). Konkurence je mezi různými druhy ptáků s překrývajícími se zdroji velmi častá. Nejvíce byla studována na sýkorách (např. Alatalo et al. 1985, Brawn et al. 1987, Dhondt 2012, Christman & Dhondt 1997, Merilä & Wiggins 1995). Limitující zdroje jsou především potrava, prostor a hnízdiště (dutiny) (Dhondt 2012).

Vzhledem k tomu, že teritoria druhů se mnohdy překrývají a že je velké množství ptáků teritoriálních, se dá předpokládat, že mezi nimi bude docházet k mezidruhové agresi. Navzdory tomu je ve většině studií mezidruhová agrese popsána vzácně. Avšak několik prací ukazuje, že příbuzné druhy v sympatrii jsou vůči sobě agresivní a že to může vést až k vyloučení z území jednoho z druhů (např. Williams & Batzli 1979). Pokud jeden nebo oba druhy na sebe reagují agresivně je příčinou mezidruhová konkurence. Ověření lze provést pomocí experimentů s přehráváním ptačí vokalizace. Mezidruhová agrese se vyskytuje u široké škály taxonů. Pokud různé druhy, využívající podobné zdroje, agresivně reagují nejen na vnitrodruhové ale také na přehrávání mezidruhové vokalizace, naznačuje to, že by mohlo jít o mezidruhovou konkurenci. Konkurence však může být odlišná na různých lokalitách, ať už jde o zdroje nebo o biotop. Její intenzita roste se snižující se kvalitou stanoviště a nižší hustotou populace. Naopak menší vliv má u vysoce kvalitních habitatů s vysokou populační

hustotou. Lišit se může také v čase, jak v průběhu roku, tak při srovnání mezi sezónami (Dhondt 2012). Tyto faktory mohou také ovlivnit výsledky týkající se dostatku zdrojů, predace a dalších projevů kompetice (Alatalo et al. 1985).

1.1.1 Vliv na populaci

Mezidruhov^á teritorialita má vliv na velikost populací obou zúčastněných druhů nebo pouze na populaci jednoho podřízeného druhu, je tedy asymetrická. Mezidruhov^á konkurence ovlivňuje uspořádání populace i celého společenstva. Omezuje míru reprodukce a tím pádem i rychlost růstu populace. Snižuje přežití a počet imigrantů, a naopak zvyšuje emigraci a úmrtnost. Vytváří selekční tlak způsobující rychlé evoluční změny. Jedná se hlavně o změny chování související s hledáním potravy nebo habitatovou nikou, ale také o změny ve velikosti snůšky. Jinými slovy dochází tedy k posunu niky, snižuje se fitness jedinců a rozšíření a/nebo početnost druhu (Dhondt 2012).

Posun znaků u sympatrických druhů je mechanismem ke snížení mezidruhov^é konkurence. Déle trvající posun znaků může v konečném důsledku dovolit soužití obou druhů na všech lokalitách, tedy i na místech, kde se původně vyskytovaly druhy alopatricky. V případech, kdy spolu druhy se stejnými nároky koexistují a dochází k jejich překryvu, se snižuje hustota populace. Malá velikost populace omezuje její schopnost přizpůsobit se novým podmínkám (Case & Taper 2000). Pokud mají různé druhy stejnou preferenci stanovišť, může také dojít k ekologickému uvolnění, kdy jeden z kompetitorů vymizí (Dhondt 2012).

Merilä a Wiggins (1995) zjistili, že výrazná úmrtnost lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*, až 17 %) je způsobena mezidruhov^{ou} konkurencí o hnízdiště se sýkorami (*Parus* spp.). Na švédském ostrově Gotland začínají sýkory i další druhy (vrabci, brhlíci) hnízdit dříve než lejsci, kteří se vrací ze svých zimovišť v Africe. Tyto druhy tudíž zaberou lejskům hnízdní dutiny. Sýkory v jejich experimentech zabily celkem 23 lejsků v 18 různých hnízdech za jednu sezónu. Nejvíce úmrtí proběhlo po přiletu prvních lejsků ze zimovišť. Čím více budek na pokusné ploše bylo obsazeno sýkorami, tím vyšší byl úhyn lejsků. Naopak pokud byl dostatek budek, úmrtnost lejska byla nižší. Oběti tedy souvisí nejspíš s nedostatkem hnízdišť, což podporuje fakt, že četnost rozmnožování sýkor nesouvisí s počtem obětí lejsků. Paclík a Reif (2005) došli ke stejnému závěru, že pokud jsou místa k hnízdění nedostatečným zdrojem, může konkurence o ně vést k předčasnému úhynu ptáků.

Výše bylo zmíněno, že mezidruhová konkurence má vliv na posun potravní niky. Příkladem je změna ve výběru místa krmení u sýkory uhelníčka (*Periparus ater*) a králíčka obecného (*Regulus regulus*). Oba druhy běžně shání potravu na krajních větvích jehličnatých stromů a na jehličí. Naopak sýkora lužní (*Poecile montanus*) a sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*) sbírají potravu blíže ke kmeni a u vrcholu stromu. V experimentu, kde se nevyskytovaly sýkory lužní a parukářky, hledali sýkora uhelníček a králíček obecný potravu blíže ke kmeni (až třikrát více). To ukazuje, že králíček obecný a sýkora uhelníček reagují na snížení počtu sýkory lužní a parukářky rozšířením jejich potravní niky (Alatalo et al. 1985).

Existují také náznaky, že podobnost hnízdiště strakapouda prostředního (*Leiopicus medius*) a strakapouda velkého (*Dendrocopos major*) by mohla být důvodem potenciální mezidruhové konkurence mezi nimi (Pasinelli 2007). Je pravdou, že nedostatek vhodných hnízdních stromů, způsobený např. těžbou dřeva (zejména silných stromů), může způsobit kompetici (Dhondt 2012) a negativně ovlivnit populační parametry, např. hustotu populace a počet hnízdicích ptáků jednoho nebo obou druhů (Kosiński et al. 2006).

1.1.2 Vliv na reprodukci

Při vyšších hustotách ptačí populace může konkurence o prostor a potravu snížit intenzitu a úspěšnost reprodukce. Samice má v takové populaci méně potravy, snižuje se její investice do reprodukce i početnost snůšky. Tím klesá reprodukční rychlost dané populace. Důsledkem kompetice o potravu během hnízdní sezóny je snížená hmotnost, nižší kondice, menší počet a velikost mláďat – tyto faktory mohou dále ovlivňovat přežití mladých jedinců i po jejich osamostatnění (Dhondt 2012).

Vliv na reprodukci má také konkurence o hnízdní dutiny v době rozmnožování. Brawn s kolegy (1987) nenašli žádnou kompetici o potravu mezi několika druhy pěvců hnízdicích v dutinách s ptáky hnízdicími volně. Nicméně v rámci dutinových pěvců existuje kompetice o hnízdiště, protože po navýšení počtu hnízdních budek stoupla míra jejich reprodukce.

Velký dopad na reprodukci a hnízdní úspěšnost má predace, která se projevuje velmi často, přestože se dutinová hnízda považují za bezpečnější (Paclík & Reif 2005). Kupříkladu kvůli konkurenci špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) bylo 14,5 % hnízd brhlíků lesních (*Sitta europaea*) neúspěšných (predovaných). Kompetice se zintenzivňuje s vyšší hustotou populace brhlíka. Po uzurpaci jejich hnízd špačky si jen tři páry ze 13 našly novou dutinu. Dále bylo

zjištěno, že strakapoud velký a pravděpodobně i datel černý (*Dryocopus martius*) byli hlavní příčinou neúspěšného hnízdění sýkor. Strakapoudi predovali převážně hnízda v budkách, ale mnohdy vyhledávali i hnízda v přírodních dutinách. Predace hnízda byla hojněji zaznamenána u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) a sýkor babek (*Poecile palustris*). Je to nejspíš způsobeno tím, že sýkory koňadry (*Parus major*) se brání efektivněji, jejich hnízdní dutiny mají větší hloubku a hlasy jejich mláďat nejsou tak slyšitelné (Nilsson 1984).

Početnost snůšek u strakapouda velkého ovlivňuje konkurence o hnízdní dutiny, jejich predace a velikost stanoviště. Strakapoudi, kteří obývají habitat s větší rozlohou (nad 120 ha) mají mnohdy dřívější snůšky s vyšším počtem vajec, kdežto na malých územích (2–55 ha) snáší samice později a menší snůšku. Vysvětlením je množství potravních zdrojů, které na malých územích bývá nižší a nejspíš také ohroženější konkurencí o hnízdiště. To naznačuje, že menší rozloha stanoviště má tedy negativní vliv na načasování snůšky, což by mohlo později ovlivnit dospělé i mláďata nebo celou populaci (Mazgajski & Rejt 2006).

1.2 Datlovití (Picidae) jako dobrý model pro studium mezidruhové kompetice

Mezidruhová kompetice sekundárních dutinových hnízdičů, kteří si dutiny sami netesají, je velmi dobře popsáným fenoménem (např. Alatalo et al. 1985, Brawn et al. 1987, Dhondt 2012, Humlová 2014, Christman & Dhondt 1997, Merilä & Wiggins 1995). Naproti tomu práci na mezidruhovou kompetici primárních hnízdičů – datlovitých, která je řízena jinými selekčními mechanismy, je velmi málo, zejména jedná-li se o ptáky evropské (např. Bachmann & Pasinelli 2002, Cehláriková 2004, Mazgajski 2000, Mazgajski & Rejt 2006, Winkler 1973). Datlovití jsou poměrně úzce specializovanou skupinou, vázanou na stromy z důvodu hnízdění a sběru potravy. Jako jediní jsou schopni vytvořit dutinu ve zdravém rostoucím stromě. I přes svůj silný zobák, je pro ně tesání náročné na čas a energii. Proto mohou někdy obsadit již vytvořené dutiny (Dhondt 2012, Paclík & Reif 2005). Hnízdění v dutinách ovlivňuje mnoho faktorů, včetně mezidruhové kompetice, která se u specializovanějších druhů předpokládá intenzivnější. Výhodou dutin je nižší riziko predace, protože dutiny jsou oproti otevřeným hnízdům méně přístupné. Dalším kladem je ochrana před nepříznivým počasím. Naopak nevýhodou je omezený počet vhodných hnízdních stromů (Paclík & Reif 2005). Dále mají menší velikost snůšky, obvykle jen jednu snůšku za sezónu (Martin 1993). Výběr vhodných stanovišť a hnízdišť s dostatkem potravních zdrojů je pro

datlovité klíčový. Upřednostňují mrtvé a tlející stromy napadené houbami. Avšak takové stromy se v dnešních obhospodařovaných lesích nachází v nedostatečném množství (Kosiński et al. 2018, Pasinelli 2007), proto je možné, že jsou limitujícím zdrojem, o nějž si jednotlivé druhy konkurují.

Strakapoud prostřední a s. velký jsou příbuzné druhy, jež jsou si morfologicky a ekologicky podobné a které využívají obdobné zdroje. Z toho důvodu u nich lze očekávat mezidruhovou konkurenci, a to jak přímou (interferenční), tak nepřímou (exploatační) (Bachmann & Pasinelli 2002). Tyto druhy často žijí sympatricky, což by naznačovalo, že se jejich habitatové, hnízdní a potravní niky nějakým způsobem liší (Pasinelli 2007). Následky mezidruhové konkurence u koexistujících druhů ptáků s podobnou ekologií, se obvykle různí. Rozdílné výsledky experimentů na mezidruhovou kompetici lze vysvětlit odlišnostmi mezi lokalitami anebo nízkou mírou konkurence. Ve většině playbackových pokusů u ptáků se objevuje asymetrická kompetice, kdy dominantní generalisté vytlačují specializované druhy (Dhondt 2012). S. prostřední je označován za specialistu na biotop (Pettersson 1983), kdežto s. velký bývá jeho potenciálním konkurentem (Pasinelli 2000). To naznačuje asymetrickou kompetici, kdy s. velký uzurpuje s. prostředního (Bachmann & Pasinelli 2002). Velká schopnost s. velkého přizpůsobit se dostupným zdrojům je asi největší ze všech evropských datlovitých a vysvětluje mnohdy opačné výsledky různých studií (Pasinelli 2007).

V hnízdním období se mezidruhová agrese může projevit i obráceně. Experiment Gebauera a jeho kolegů (1984) s vycpanou atrapou s. velkého, na níž opakovaně útočil pár s. prostředního, potvrzuje existenci mezidruhové kompetice. Avšak stejný pokus na konci období rozmnožování, kdy už strakapoudi reagovali méně, přinesl opačný výsledek. Intenzita konkurence je tedy během sezóny (utváření teritorií, rozmnožování, hnízdění) rozdílná. Mezi jedinci obou druhů byly pozorovány interakce zahrnující vokalizaci, odehnání i pronásledování z místa krmení či hnízdění, přičemž dominoval s. prostřední. Pronásledování by mohlo naznačovat vznik mezidruhových území (Gebauer et al. 1984). Přestože závěry podobných experimentů jsou často odlišné, neznamená to, že konkurence mezi oběma druhy není. Je pravdou, že důkazů o její existenci u datlovitých je minimum. Na druhou stranu ale není zcela vyloučena. Je proto zajímavé zkoumat výsledky studií zaměřujících se na interakce datlovitých a porovnávat jejich rozdíly.

1.2.1 Kompetice o území

Datlovití mají velmi podobné a překrývající se niky, které jsou předpokladem pro konkurenci druhů žijících na stejném území. Například v polském Bělověžském pralese hnízdí několik druhů datlovitých na stejném území (Wesołowski & Tomiałojć 1986). Mezi datlovitými se mezidruhová teritorialita objevuje např. u strakapouda jižního (*Dendrocopos syriacus*), s. prostředního a s. velkého. Především s. jižní a s. velký často vyhledávají stejné biotopy, avšak jejich teritoria se kvůli jejich agresivitě nepřekrývají. Mezi s. velkým a s. prostředním se konkurence o území nepředpokládá, protože s. prostřední není tak teritoriální (Winkler 1973). Naopak Bachmann a Pasinelli (2002) uvádí, že domovské okrsky s. prostředního a s. velkého se mohou překrývat úplně, čímž naznačují výskyt mezidruhové konkurence. Dokonce byla zaznamenána i hnízda obou druhů ve vrbách vzdálených pět metrů (Kosiński & Winiecki 2004). Avšak využití prostoru oběma strakapoudy na sympatrických územích je málo prostudováno. I když Bachmann a Pasinelli (2002) zaznamenali mnohdy vnitrodruhovou konkurenci, zejména mezi s. velkými, mezidruhovou kompetici v podobě souboje zpozorovali pouze dvakrát v období rozmnožování. Interakce byly tedy nejčastější na jaře, naopak v zimě byly nejslabší v porovnání s jarem a s obdobím rozmnožování.

Pasinelli (2000) studoval, zda velikost domovského okrsku s. prostředního nesouvisí s hustotou populace s. velkého. Mezidruhovou konkurenci odhadl na základě počtu hnízd s. velkého v teritoriích s. prostředního. Nicméně ta nebyla prokázána, jelikož, jak Pasinelli připouští, zvolil nevhodnou metodu odhadu konkurenčních tlaků. Mazgajski a Rejt (2006) uvádí, že hnízdní úspěšnost s. velkého bývá vysoká, bez ohledu na velikost území. Další studie nastiňují možnost, že populace s. prostředního by se mohla zvyšovat, ale neděje se tak, z důvodu nárůstu počtu s. velkého (Bachmann & Pasinelli 2002). Na druhou stranu se zdá, že s. prostřední je náchylný na vlivy počasí, což dokazuje vyhynutí jeho populace ve Švédsku. Je možné, že v důsledku několika velmi chladných zim, došlo k úhynu několika jedinců a v následujícím období rozmnožování k poklesu reprodukce. Naopak teplé zimy naznačují drobný nárůst populace (Pettersson 1985). Nicméně Wesołowski a Tomiałojć nezjistili korelaci mezi hustotou populace potenciálních konkurentů s. prostředního a s. velkého. Na početnost s. prostředního nejspíš neměly velmi chladné zimy žádný vliv (1986).

1.2.2 Kompetice o hnízdní příležitosti

1.2.2.1 Kompetice amerických datlovitých

Velmi úspěšnými konkurenty datlovitých jsou špačci obecní, kteří jsou v Severní Americe nepůvodní a často se chovají invazně. Špačci uzurpují dutiny primárních i sekundárních hnízdičů (Martin et al. 2004). Vybírají si převážně dutiny datlovitých, přičemž mnohdy dochází ke kompetici (Mazgajski 2000). Využívají také podobná stanoviště (Frei et al. 2015). Jejich agrese je nejvyšší na počátku hnízdního období a postupně se snižuje. Například špačci začínají hnízdit ve stejnou dobu jako datli karolínští (*Melanerpes carolinus*), proto je největší míra konkurence právě mezi těmito druhy. Pokud by datli příliš oddalovali začátek hnízdění, aby se vyhnuli konkurenci se špačky, zvýšili by riziko kompetice s jinými datlovitými (např. datlem červenohlavým – *Melanerpes erythrocephalus*) (Ingold 1989, 1994). Tou dobou už také nemusí být dostatek potravy a negativní vliv by mohly mít též vyšší teploty. Znevýhodněná by byla i později vylíhlá mláďata (Ingold 1994). Navíc velikost pozdější snůšky je menší, stejně jako počet mláďat (Ingold 1989).

Vůči konkurentům je datel karolínský méně agresivní oproti jiným datlovitým (Ingold 1989, 1994). Většina interakcí probíhala v blízkosti hnízdních dutin (Ingold 1989). Špačci obsadili 39 % jeho hnízd, z čehož si 61 % párů datlů opatřilo novou dutinu, ale jen 36 % z nich vyvedlo mláďata (Ingold 1994). V Ingoldově dřívější studii byl zjištěn ještě vyšší podíl uzurpace dutin špačky (52 %) zejména začátkem hnízdění. Došlo též k vysokému poklesu velikosti snůšky a počtu mláďat. Páry, u nichž zaznamenal mezidruhovou konkurenci a které zdárně vyvedly mláďata, se jen jednou pokusily o druhou snůšku, avšak neúspěšně. Kdežto páry, které nebyly vystaveny konkurenci, odchovaly celkově větší počet mláďat a některé dokonce i druhé potomstvo (Ingold 1989). Tři dutiny byly uzurpovány také datlem zlatým (*Colaptes auratus*) a jedna vrabci domácími (*Passer domesticus*). Celkem polovina jeho hnízd byla zabrána jinými druhy (Ingold 1994). Zjištěna byla také interakce d. karolínského s d. červenohlavým, která byla nejobvyklejší opět začátkem hnízdění, přičemž d. červenohlavý byl agresorem častěji (Ingold 1989).

Datel zlatý a d. červenohlavý brání dutiny před špačky agresivněji než d. karolínský. D. zlatý hnízdí o něco později, kdy už je kompetice se špačky nižší. Přesto se období inkubace, hnízdění a péče o mláďata se špačky ještě částečně překrývá. Právě během inkubace vajec začínají špačci hnízdit podruhé a v té době také probíhá nejvíce interakcí. Vzhledem k tomu, že je méně útočný, obsadili špačci, i přes jeho větší velikost, sedm hnízd z celkových 51.

Z toho tři páry vytvořily nové hnízdo, z nichž jen jedno bylo úspěšné. Další dvě dutiny d. zlatého si zabral d. červenohlavý (Ingold 1994).

D. červenohlavý začíná hnízdit nejpozději. Tou dobou už se špačci starají o svá mláďata a nevyhledávají hnízdní dutiny. Přesto stejně jako u d. karolínského, u něho dochází k nejvíce interakcím na začátku hnízdění (Frei et al. 2015, Ingold 1989, 1994). Špačci se opakovaně pokouší vstoupit do ještě nedokončené dutiny nebo do hotového hnízda během snůšky či inkubace vajec. Jsou napadeni a pronásledováni jedním nebo oběma rodiči (Frei et al. 2015). D. červenohlavý však reaguje stejně nebo agresivněji než špaček a dokáže jej zahnat (Ingold 1989, 1994). Přesto je špačky obsazeno 15 % jeho dutin. Z toho si tři čtvrtiny párů vytesá nové hnízdo, z nichž dvě třetiny vyvedou mláďata. Další dvě dutiny si uzurpuje vrabec domácí (Ingold 1994). V jiné práci jsou datli více agresivní, takže špačci zabírají jen 7 % hnízd a mláďata vyvede minimálně 31 % párů. Avšak není zjištěn negativní vliv kompetice na velikost snůšky (Ingold 1989). Novější studie zaznamenává 73 % úspěšných hnízd. Vyplenění nebo opuštění hnízd v důsledku konkurence špačků nastává minimálně v 37,5 % případů. Zpozorován je také silný negativní vliv špačků na hnízdní úspěšnost. U dutin, v jejichž blízkosti jsou špačci pozorováni, je až čtyřikrát větší pravděpodobnost neúspěšného hnízdění (43 %). Naopak páry, které začínají hnízdit později, mají vyšší hnízdní úspěšnost. Je možné, že v důsledku konkurence špačků se snižuje početnost populace tohoto druhu. Úspěšnost hnízd je u d. červenohlavých pravděpodobně vyšší na místech s dostatkem mrtvých a polámaných větví. Takové lokality nejspíše nabízejí větší množství potravy, takže pár stráví jejím hledáním méně času a může lépe bránit hnízdo (Frei et al. 2015).

Je možné, že datlovití se vyhýbají místům s vysokou hustotou populace špačků, kteří preferují dutiny datlovitých více než ty přirozené (Ingold 1994). Parametry hnízdních dutin datlů pravděpodobně ovlivňují výběr hnízd špačků. D. karolínský preferuje spíše spojitý les s přízemní vegetací. Mívá dutiny v živém stromě s kůrou, ve větvi se sklonem k zemi a s menším vstupním otvorem. Naopak dutiny d. červenohlavého jsou na mrtvých stromech bez kůry, kolmo k zemi a častokrát na otevřených plochách s nízkou přízemní vegetací. Dutiny, které špačci uzurpovali d. červenohlavým, se svými vlastnostmi mnohokrát podobaly hnízdům d. karolínských, jejichž hnízdiště špačci zabírali nejčastěji (Ingold 1989). Freiová a její kolegové také pozorovali špačky hojněji v otevřenějších lesích. To naznačuje, že datli jsou v takových lesích více ohroženi kompeticí (2015).

Na území severní Floridy se často objevuje kompetice o hnízdní dutiny, definovaná také jako dutinový kleptoparazitismus. Mnohdy zde dochází k uzurpaci hnízdní dutiny ohroženého strakapouda kokardového (*Leuconotopicus borealis*). Agresory jsou převážně d. karolínský a poletuška asapan (*Glaucmys volans*). S. kokardový je pak nucen hnízdit mimo dutinu a je tak vystaven nepříznivému počasí a nebezpečí predátorů. Při obsazení všech dutin jinými druhy, nemají ani jeho mláďata, kde nocovat poté co opustí hnízdo (Kappes 1997).

1.2.2.2 Kompetice evropských datlovitých

Stejně tak jako u amerických datlovitých je i u evropských druhů hojná agrese se špačky. U s. jižního a špačků dochází k silné konkurenci o hnízdiště. Špačci ohrožují jeho populaci uzurpací hnízd, přičemž strakapoudi většinou dutinu ztratí a jsou nuceni si založit novou. O tu mohou ovšem také přijít, jelikož počet špačků je téměř pětkrát vyšší (Winkler 1973).

Období hnízdění špačka se překrývá s hnízděním s. prostředního i s. velkého (Paclík & Reif 2005). Pettersson (1983, 1985) zaznamenal konkurenci s. prostředního o hnízdní dutiny se špačkem. Špačci vyplenili čtyři hnízda v době líhnutí jeho mláďat. Jen v jednom případě si pak s. prostřední opatřil nové hnízdiště. Stejně tak Gebauer a jeho kolegové zjistili vyplenění hnízda s. prostředního špačky (1984). Obzvláště často špačci obsazují dutiny s. velkého (Mazgajski 2000, Paclík & Reif 2005), přičemž mohou zničit jeho snůšku (Paclík & Reif 2005). Zabírají si také jeho loňské dutiny. Vyšší kompetiční tlak špačků, zejména v lesích s menší rozlohou, nutí strakapouda k tesání nových dutin. I když k uzurpaci hnízdní dutiny častokrát nedochází (Mazgajski & Rejt 2006), konkurenční tlak nutí strakapoudy hlídat hnízda, což může způsobit zpoždění vykladení snůšky (Ingold 1994). V lesích s menší rozlohou je kompetiční tlak špačků vyšší než na velkých lesních plochách (Mazgajski & Rejt 2006). Aby se s. velký vyhnul konkurenci, začíná hnízdit o něco později než špačci (Paclík & Reif 2005). Naopak studie Mazgajského nepotvrzuje vliv konkurence o hnízdiště se špačky na rozmnožování obou strakapoudů. Vysvětluje to tím, že na rozdíl od amerických datlovitých, mají evropští ptáci již vyvinuté mechanismy ke snížení konkurence. Ale jeho výsledky také naznačují, že i když je dutin dostatek, špačci si přesto mohou vybrat už strakapoudem obsazená hnízda, která mají vhodnější podmínky (2000).

Mezi datlovitými se mezidruhová agrese o hnízdiště vyskytuje např. u s. jižního a s. velkého, kteří mají podobné umístění dutin. Nejvíce útoční jsou na jaře v období

rozmnožování. Avšak agresivní reakce se nevyskytují často a příliš intenzivně (Winkler 1973). Období hnízdění se u datlovitých mnohdy překrývá, u s. velkého, s. prostředního a s. malého dokonce úplně. Tudíž potravu pro mláďata shání všechny tři druhy ve stejnou dobu. To by mohlo ukazovat, že se datlovití nesnaží o odlišení nik a tím i snížení kompetice, což by naznačovalo, že mezi nimi kompetice v současnosti není (Wesołowski & Tomiałojć 1986). Mohla však existovat v minulosti nebo může být pouze přechodná (Dhondt 2012).

Bachmann a Pasinelli se domnívají, že důvodem ke konkurenci s. prostředního a s. velkého jsou hnízdní dutiny. Zaznamenali, že s. velký převzal hnízdní dutinu s. prostřednímu (2002). Pettersson také spatřil konkurenci na začátku hnízdního období o hnízdní stromy (1985). Avšak Kosiński a jeho kolegové naznačují, že dostupnost vhodných hnízdišť a potravy nejspíš nemá vliv na hustotu populace ani u jednoho z obou druhů (2018). Výsledky několika prací také naznačují, že hnízdní niky obou druhů se dostatečně odlišují (např. Cehláriková 2004, Kosiński & Winiecki 2004, 2005, Kosiński et al. 2006, Kosiński & Ksit 2007, Kosiński et al. 2018, Pasinelli 2000, 2007, Török 1990, Wesołowski & Tomiałojć 1986).

1.2.3 Kompetice o potravu

Kompetici o potravu ovlivňuje její dostupnost během sezóny. V období mimo hnízdění má množství potravy vliv na přežití a schopnost další reprodukce. Touto dobou je potrava často limitující. Největší konkurence o potravu však bývá před hnízdní sezónou (Dhondt 2012). Pokud je jí nedostatek, snižuje se hnízdní úspěšnost (menší snůška, opoždění snůšky, nevylíhnutí mláďat, zvýšená úmrtnost, snížení přežití a kondice mláďat i rodičů) (Dhondt 2012, Martin 1993). V období rozmnožování pak bývá potravy nejvíce. Hojnost potravy ovlivňuje jak mláďata, tak rodiče, kteří mohou v případě nepříznivých podmínek zvolit vlastní přežití na úkor mláďat. Dostupnost potravy je ovlivněna dalšími podmínkami jako je počasí, sezóna, lokalita, predační tlak a množství přirozené potravy (Dhondt 2012).

Mezidruhová konkurence o potravu mezi jednotlivými datlovitými je omezena tím, že každý druh využívá k obživě jiné druhy stromů, vyhledává stromy s odlišnými vlastnostmi nebo sbírá potravu jiným způsobem (Stański et al. 2020). Přítomnost jednoho druhu může zapříčinit posun v potravní nicy jiného druhu. Potravní niky jsou užší, když je potravy nedostatek. Ptáci jsou však flexibilní a dokáží změnit stravu (Dhondt 2012). A to včetně podřízených druhů, které by měly po příchodu dominantnějšího druhu, rozšířit svou

realizovanou nikou, tedy pokud nejsou omezeny množstvím konkrétního zdroje (Williams & Batzli 1979).

V Severní Americe si v zimě o potravu konkurují datel červenohlavý s datlem karolínským, strakapoudem osikovým (*Picoides pubescens*) a brhlíkem běloprsým (*Sitta carolinensis*) (Williams & Batzli 1979). Potravní niky všech druhů se silně překrývají, zejména d. červenohlavého a d. karolínského. D. červenohlavý je dominantní a silně mezidruhově teritoriální. Pokud se tento druh vyskytuje v pahorkatinách, je d. karolínský nucen obývat oblasti v nížinách. D. karolínský má nejspíš základní niku širší než d. červenohlavý. Díky tomu, že se v zimě živí větším množstvím členovců, je nejspíše schopen obývat i nížiny s nedostatkem semen. Pahorkatiny využívá d. karolínský jen pokud se tam neobjevuje d. červenohlavý. Podobně je tomu u s. osikového, který si v přítomnosti d. červenohlavého shání potravu na nižších místech stromu. Pokud se ale d. červenohlavý nevyskytuje, s. osikový využívá spíše větve v korunách stromů, kde je více členovců. D. červenohlavý a s. osikový preferují jako potravní stromy živé duby a jejich potravní chování je podobné. Přesto s. osikový využívá častěji menší větve a sběr vyhledáváním a tesáním. D. červenohlavý je potravním konkurentem také pro brhlíka běloprsého. Ten je, stejně jako d. karolínský, limitován rostlinnou potravou, které v nižších úrovních stromů není tolik. V nepřítomnosti d. červenohlavého, brhlík obývá pahorkatiny i když původně se vyskytoval jen v nížinách. Mnohdy je také pozorováno pronásledování d. červenohlavým. D. červenohlavý tedy odhání mezidruhové konkurenty ze stanoviště v pahorkatinách, aby nevyužívali jeho potravní zdroje, ti jsou však schopni přežít i po jeho obsazení vyšších částí stromů. Zdá se tedy, že podřízené druhy mají ve skutečnosti větší základní niku než dominantní d. červenohlavý. Studie však nezjistila zvýšení početnosti d. karolínského, s. osikového ani brhlíka běloprsého (Williams & Batzli 1979).

Evropští datloví mají také podobné potravní niky. Například s. jižní se svými ekologickými nároky podobá s. prostřednímu a s. velkému. Tvoří mezistupeň mezi oběma druhy, a to jak technikou sběru potravy, tak potravním místem na stromě. S. jižní se stejně jako s. velký živí ve větší míře rostlinnou potravou, zejména v zimě (Winkler 1973). Důkazem, že je potrava u datlovitých v zimě omezující, by mohlo být pozorování Petterssona. V pokusu byl s. prostředním nabízen lůj po celý rok, avšak ptáci jej využívali jen v zimě, i když byl umístěn blízko hnízdních stromů. Bohužel vliv dostupnosti potravních zdrojů na velikost snůšky nebyl v této studii sledován (1985). V období hnízdění má s. prostřední potravy zpravidla dostatek (Pettersson 1983). Přizpůsobení datlovitých na zimní zdroje

potravy potvrzuje i Török (1990). Nedostatek potravy, zapříčiněný vlivem špatného počasí během sezóny, tak může způsobit vyšší úmrtnost jedinců (Pettersson 1983). To by mohlo vyvolat potenciální kompetici o potravu mezi zmíněnými druhy v zimním období.

Je možné, že v zimě by mohlo u s. velkého docházet ke konkurenci o potravu s jinými druhy, jelikož kompetice už existuje mezi samcem a samicí, přičemž samec bývá dominantnější. Osiejuk (1998) zaznamenává, že samci jsou při nedostatku potravy teritoriálnější a agresivnější v porovnání se zimou, kdy je potravy dostatek. Samice jsou pak nuceny shánět potravu na jiných místech a jejich potrava je tak rozmanitější (Hogstad 1976). Potravní niky obou pohlaví jsou tedy nepatrně rozdílné (Osiejuk 1998, Stański et al. 2020). Tato teritorialita je však už nejspíše adaptací ke snížení kompetice (Osiejuk 1998). Hogstad poznamenává, že u datlovitých se objevuje pohlavní dimorfismus v odlišné velikosti zobáku, který je spjat se způsobem shánění potravy a nejspíš má snížit konkurenci mezi oběma pohlavími (1976).

Winkler nepředpokládá existenci konkurence o potravu mezi s. velkým a s. prostředním, protože s. prostřední upřednostňuje jiná potravní místa (1973). Naopak Pettersson se domnívá, že specializace s. prostředního na území tvořená z velké části duby je ovlivněna kompeticí o potravu s jinými ptáky, kteří sbírají členovce z povrchu stromů (1983).

1.3 Strakapoud prostřední

1.3.1 Popis

S. prostřední je s délkou těla 19–22 cm a rozpětím křídel 33–34 cm o trochu menší než s. velký (Příloha 1) (Anděra & Sovák 2018). Drobná hlava je opatřena kratším a slabším šedivým zobákem (Bonniers 2004). Samci mívají zobák dlouhý 25–28 mm a samice 24–27 mm (Hudec & Šťastný 2005). Hmotnost se pohybuje v rozsahu od 52 do 80 g (Anděra & Sovák 2018). Lze jej bezpečně poznat podle méně sytých růžových podcasních krovek, které přechází do žluta až vysoko na břicho. Břicho je bělavé s tmavými podélnými čárkami na bocích. Dále má vždy jasně červené temeno hlavy. Samice má temeno zbarvené červeně v nepatrně menším rozsahu a směrem k týlu se mění v oranžovou až žlutou. Dalším dobrým rozpoznávacím znakem s. prostředního je černý pruh, který začíná pod okem a nespojuje se

s černou týlní částí. Má užší bílé ramenní skvrny. Zbarvení mlád'at je méně výrazné. Mladí ptáci mají žluté boky s výraznějšími a širšími skvrnami (Hudec & Šťastný 2005).

1.3.2 Hlas

Při vábení se ozývá „gik“ nebo „gek“. V rychlé řadě za sebou má hlas níže, přičemž ale první slabika bývá vyšší (Hudec & Šťastný 2005). Na jaře samec označuje teritorium 4–8 naříkavými táhlými tóny „uéúéúéúéúé“ nebo „kvayk kvay“ v pomalém rytmu (dvakrát za sekundu) s klesající nebo naopak se stoupající tendencí. Bubnuje málokdy (Bonniers 2004, Hudec & Šťastný 2005).

1.3.3 Areál

Oproti s. velkému má areál menší, jak ukazuje Příloha 2. Obývá zejména východní Evropu až po Kavkazské pohoří. Zasahuje na Balkán a okrajově také do Malé Asie. V západní Evropě se objevuje řidčeji. Místy se vyskytuje v severním Španělsku a ve střední Itálii. Severní Evropu neobývá. Jeho početnost se však celkově snižuje kvůli nahrazování listnatých lesů jehličnatými (BirdLife International 2018, Hudec & Šťastný 2005), fragmentaci dubových lesů a odstraňování starých hniјících stromů (BirdLife International 2018).

U nás je rozšířený na většině území, ale častěji se vyskytuje lokálně (Příloha 3). Ve vhodných podmínkách dubových lužních lesů může dokonce jeho početnost převyšovat počet ostatních šplhaviců. Jeho přítomnost se váže na nadmořskou výšku. Nad 500 m n. m. se objevuje málo (Hudec & Šťastný 2005). I když Pykal (2020) zaznamenal výskyt i v 720 m n. m. Na Moravě je hojnější než v Čechách. Největší rozšíření má v lužních lesích dolního Podyjí a Pomoraví. Je běžný v nížinách Dyjsko-svrateckého, Dolnomoravského a Hornomoravského úvalu. Početné populace se nalézají na hrázích jihočeských rybníků se starými duby (Hudec & Šťastný 2005), nejvíce na Třeboňsku a Hlubocku (Pykal 2020). Dále se vyskytuje v okolí Prahy, v Povltaví, v Polabí, v Pooohří, na Rakovnicku a Plzeňsku. Naopak chybí v části jihozápadních, západních, severních a východních Čech (Hudec & Šťastný 2005).

1.3.4 Biotop

Vyhledává listnaté lesy, méně pak smíšené lesy v nížinách a pahorkatinách. Nejvíce mu vyhovují teplé doubravy a lužní lesy (Hudec & Šťastný 2005) s mozaikou mýtin, pastvin

a hustších částí (Bonniers 2004). Na jeho stanovištích mohou být i jehličnaté stromy, které nevyužívá. Zcela jehličnatým lesům se vyhýbá (Kosiński & Wienicky 2005). Je stálý, avšak v době mimo hnízdění se pravděpodobně potuluje po okolí a může se tak vyskytovat i v rozlehlejších parcích, zahradách, ale také ve větších městech (Hudec & Šťastný 2005). To že s. prostřední v zimě nehájí žádné teritorium naznačuje i Bachmann a Pasinelli (2002). V jejich studii se jádrové zóny a domovské okrsky s. prostředních s blízcím jarem postupně zmenšovaly.

1.3.5 Potrava

Potrava je z větší části živočišná. Rostlinnou potravu vyhledává méně než s. velký. Živí se hlavně brouky a mravenci ve vrchní části dřeva. Hmyz požírá ve všech vývojových stádiích. Většinu potravy však sbírá na povrchu, ve skulinách nebo pod kůrou stromů. Málokdy tesá do dřeva, v takovém případě bývá narušené nebo tlející. Na jaře sbírá na zemi bukvice a v menším množství také žaludy (Hudec & Šťastný 2005). V březnu vyhledává stromy produkující mizu jako např. javor mléč, lípu nebo břízu (Pettersson 1983) a tzv. kroužkuje stromy, kdy do nich vytesá otvor a pak olizuje vytékající mizu. Mlád'ata krmí tiplicemi, larvami motýlů (Hudec & Šťastný 2005) jako např. obalečem dubovým nebo píďalkou podzimní a hmyzem ze skupiny stejnokřídlí (zejména mšice), širopasími, chrostíky a vážkami (Pettersson 1983). Oproti s. velkému jsou mlád'ata krmena větším množstvím larev motýlů (Török 1990). Složení potravy mlád'at se liší na různých lokalitách a také sezónně. Potrava pro mlád'ata je sbírána přibližně 100–150 m od hnízda (Pettersson 1983). Uvádí se maximum 200 m od hnízda (Gabauer et al. 1984). Dospělý jedinec se živí nejčastěji pavouky, brouky, třásnokřídlými a chvostoskoky. V menším množství vyhledává mnohonožky, roztoče, pisivky, polokřídlé, síťokřídlé, dvoukřídlé a blanokřídlé (Pettersson 1983). Během léta konzumuje semena lípy a habru. Občas mu slouží jako potrava také ovoce (jablka, hrušky, švestky a třešně). Ze země následně sbírá i ovocné pecky, které pak ve štěrbinách kůry nebo stromu otevírá. Na podzim se živí též ořechy. V zimě přilétá na krmítka se semeny a tukem (Hudec & Šťastný 2005).

1.3.6 Hnízdění

Tok začíná v polovině února, kdy samec vydává nařikavé „úúúúúúúú“. K páření dochází na větvi. Hnízdí v dutině stromu, v budce jen výjimečně. Dutina bývá ve kmeni nebo

méně často v postranní větvi. Jedná se o silně nahnílé nebo suché kmeny. Využívá též dutiny z minulé sezóny, ale převážně vytesává novou. Dutinu tesá samec i samice. Na rozdíl od s. velkého, samec začíná přespávat v dutině ještě před začátkem hnízdění. Samice snáší 5–8 vajec od dubna do května. Sezení probíhá 11–12 dní, přičemž se samice a samec střídají. Mláďata jsou krmena oběma rodiči. Po 22–23 dnech mláďata hnízdo opouští (Hudec & Šťastný 2005).

1.4 Strakapoud velký

1.4.1 Popis

S. velký velikostí přibližně odpovídá drozdovi a je celkově nepatrně větší než s. prostřední (Příloha 4) (Hudec & Šťastný 2005). Délka těla se pohybuje mezi 23–26 cm. Rozpětí křídel je 38–44 cm a hmotnost 70–100 g (Anděra & Sovák 2018).

Na rozdíl od s. prostředního má výrazně červené podocasní krovky. Dalším poznávacím znakem je černý pruh vycházející ze šije, který se větví na pruh táhnoucí se k zobáku a na pruh jdoucí k prsům. Hřbet, temeno hlavy a křídla jsou černá s velkou bílou skvrnou na lopatkách. Letky má bíle skvrnitě. Čelo a spodina těla je bílá. Samec má na rozdíl od samice v týle červenou skvrnu. Mladí ptáci mají celé temeno červené a černý týl. Od podobných mláďat s. prostředního se liší bělavými boky břicha bez zřetelných podélných čárek. Šedý zobák s. velkého je trochu delší, než u s. prostředního (samec 25–30 mm, samice 22–27 mm). Jako všichni strakapoudi má i s. velký vlnkovitý slyšitelný let, který spočívá ve střídání fáze, v níž mává křídly s fází, kdy křídla drží u těla. Je pro něho typické držet se jen na kmenech a větvích stromů (Hudec & Šťastný 2005).

1.4.2 Hlas

Ozývá se krátkým vysokým „kik“ nebo „kix“, někdy i v dlouhé řadě, nebo 2–8 slabičným „gigigi“ (Hudec & Šťastný 2005) nebo „kikiki“ (Anděra & Sovák 2018). Při soubojích vydává drsné „gregregre“. Z jara, ale někdy už koncem zimy, začíná bubnovat (Hudec & Šťastný 2005). Jedná se o velmi rychlé klepání zobákem do rezonujících větví, které probíhá v krátkých 0,4–0,8sekundových intervalech. Nelze od sebe odlišit jednotlivé údery a pak náhle končí (Bonniers 2004).

1.4.3 Areál

Je rozšířen na většině území Palearktidy. Obývá celou Evropu kromě Islandu a Irsku (Příloha 5). Zasahuje i na okraj severozápadní Afriky a Malé Asie. Severoevropské populace v sezóně, kdy nemají dostatek potravy, podnikají invaze do západní a střední Evropy (Hudec & Šťastný 2005).

U nás se jedná o nejhojnějšího šplhavce. Vyskytuje se na celém území České republiky (Příloha 6). Je stálý, ale mimo hnízdní období přeletuje. Dokáže překonat i nezalesněnou krajinu a pravidelně osidluje i velká města. Starší ptáci bývají usedlí v lokalitě svého hnízdění. Naopak mladí se více vzdalují, přičemž mohou zdolat velké vzdálenosti (Hudec & Šťastný 2005).

1.4.4 Biotop

Jde o generalistu, kterému vyhovují všechny druhy lesů. Vyhledává místa se smrkem a borovicemi, jejichž semena tvoří jeho potravu v zimě (Bonniers 2004). Vyskytuje se od nížin až po horní hranici lesa. V zimě se též potuluje ve větších parcích a zahradách (Hudec & Šťastný 2005).

1.4.5 Potrava

Na rozdíl od s. prostředního se živí zejména rostlinnou potravou, ale vyhledává i živočišnou složku (Stanski et al. 2020). Na jaře představuje jeho potravu hlavně hmyz a larvy – různé brouci, motýli, mravenci. Od března do dubna často kroužkuje stromy více než s. prostřední. V květnu a červnu požírá v koruně osik kambium a dřevní běl. Od července do března konzumuje převážně semena stromů, nejvíce jehličnanů (smrk, borovice, modřín). Pokud je semen jehličnanů nedostatek, sbírá semena listnatých stromů – především habru a buku, méně také javoru, dubu a lípy (Hudec & Šťastný 2005). Šišku si odnáší k tzv. kovadlině (Bonniers 2004), což je škvíra v kůře nebo mezi větvemi, kde si šišku zasekne a vyzobe z ní semena. Zvládne ji zpracovat i na silnější vodorovné větvi, kde si ji přidržuje nohou. V létě se živí také bobulemi, ale též dužinou ovoce (jablka, hrušky, třešně, švestky). Z hmyzu v létě (od července do září) požírá převážně mšice. Je schopen sežrat dokonce vejce nebo mláďata drobných ptáků v budkách nebo dutinách, která někdy přináší mladým jako potravu. Svě potomky krmí mšicemi a hmyzem, který je zrovna dostupný ve velkém množství, například larvami obaleče dubového, tiplicemi, chroustem obecným (Hudec & Šťastný 2005).

Obvyklou potravou mláďat bývají larvy motýlů (např. píďalky podzimní) stejně jako u s prostředního. Oproti němu jsou mláďata krmena častěji dvoukřídlym hmyzem a členovci ze skupiny Phalangiidae (Török 1990). Potravu pro ptáčata sbírá v okruhu 100–200 m od hnízda. Na podzim se živí také ořechy. Vyhledává i krmítka, kde je k dispozici lůj (Hudec & Šťastný 2005).

1.4.6 Hnízdění

Tok je podobný jako u s. prostředního. Samec se ozývá a bubnuje od února. Pak v letu pronásleduje samici a šplhá za ní po kmenu. Někdy také rozevívají křídla a syčí. Páření se odehrává na větvi. Hnízdí v dutinách stromů, které si sami tesají. Mnohdy využívají i hnízda z předchozího roku. Dutiny tesá samec i samice (samec o něco více), přibližně 2–3 týdny. Mívají válcovitý nebo vakovitý tvar. Vstupní otvor je kulatý nebo svisle oválný. Hnízdění probíhá od dubna do června. Mají 4–7 vajec (nejčastěji 5–6). Na vejcích začínají sedět většinou před ukončením snůšky. Zahřívají je oba partneři, avšak v noci vždy jen samec. Samec nocuje v dutině zhruba od začátku snášení až do vyvedení mláďat. Sezení trvá 10–13 dní. Mláďata se líhnou postupně, jsou krmena oběma rodiči a dutinu opouští 21.–23. den (Hudec & Šťastný 2005).

1.5 Srovnání nik obou druhů

Ekologické niky jsou ovlivněny přítomností konkurujících si druhů (Dhondt 2012). Rozdíly v jejich nikách mohou být výsledkem konkurence (Bachmann & Pasinelli 2002). Je pravděpodobné, že se v jednotlivých studiích stanoviště odlišují, i když lesy ve většině experimentů jsou tvořeny z větší části duby. Tyto rozdíly vedou v některých případech k odlišným výsledkům. Zároveň ale mohou částečně vysvětlovat variabilitu nik obou druhů. Převažují práce, které ukazují, že se niky obou druhů liší, což by mohlo naznačovat mezidruhovou konkurenci o hnízdiště.

1.5.1 Stanoviště

Výskyt obou strakapoudů souvisí s typem lesa, jeho stářím a s poškozením stromů. U každého z nich je přítomnost korelována jinými faktory a odlišuje se i způsob využívání stanoviště (Kosiński 2006). Nejdříve si strakapoudi vybírají teritorium, až potom hnízdiště

(Kosiński & Winiecki 2004). Volba stanoviště je sama o sobě ovlivněna mezidruhovou konkurencí (Kosiński et al. 2006).

1.5.1.1 Rozloha

S. prostřední může osidlovat území větší než 15 ha. To nasvědčuje, že velikost teritoria je pro něho důležitá (Kosiński 2006). Podle Pasinelliho, který strakapoudy studoval v severošvýcarské oblasti Niderholz (47°37'N 8°37'E, 380 m n. m.), má průměrné teritorium 8,9 ha a je tvořeno 63 silnými duby a 26 potenciálními hnízdními stromy na jeden hektar lesa. Velikost teritoria tedy klesá se zvyšujícím se počtem silných dubů a případných dutinových stromů. Duby s vysokým DBH (průměr kmene v prsní výšce) nejspíš slouží jako měřítko dostupnosti potravy a určují tak velikost území. Rozloha teritoria také pravděpodobně roste se zvyšujícím se počtem stromů s brázditou kůrou, dírami po větvích, starými dutinami nebo napadených dřevokaznými houbami. Velikost teritoria se mění v průběhu sezóny, od zimy do konce jara je rozloha menší (Pasinelli 2000). Množství vhodných hnízdních stromů v teritoriích je mírně vyšší, než u s. velkého (13 stromů/ha) (Kosiński & Winiecki 2004). Zdá se, že s. prostřední není schopen tak dalekého rozptylu a kolonizace nových území jako s. velký (Pettersson 1985).

S. velký má menší velikost území (Kosiński 2006). Počet vhodných hnízdních stromů v teritoriích je odhadnut na 11 stromů na jeden hektar (Kosiński & Winiecki 2004). Samci jsou teritoriální minimálně od zimy do období rozmnožování, samice od jara. Jádrové zóny samců mají po celý rok stejnou velikost a téměř nemění polohu ani tvar. Naopak samice v zimě nemají žádné teritorium a pohybují se až do vzdálenosti 1,8 km. Po páření už zůstávají víceméně na samcově území. Samec nevyhledává samici, to nasvědčuje tomu, že samec nevybírání teritorium pro odchov mláďat. Samice si tedy samce volí buď podle jeho kvality nebo podle kvality jeho teritoria (Bachmann & Pasinelli 2002). Na malých územích je výskyt konkurence více pravděpodobný a v důsledku toho může mít negativní vliv na reprodukci (velikost snůšky, počet mláďat, hnízdní úspěšnost) (Mazgajski & Rejt 2006).

1.5.1.2 Typ lesa a druhy stromů

S. prostřední upřednostňuje dubohabřiny, dubové lužní lesy s jasanem a jilmem a teplomilné acidofilní doubravy (Kosiński 2006, Kosiński & Wienicky 2005). Jeho teritoria jsou minimálně z jedné čtvrtiny tvořeny duby (Pykal 2020). Objevuje se i v jiných listnatých lesích s výskytem buků (Kosiński & Wienicky 2005). Zcela se vyhýbá jednodruhovým

bukovým lesům, stejně jako s. velký (Kosiński 2006). V jeho habitatu mohou být i jehličnaté stromy, které nevyužívá (Kosiński & Wienicky 2005, Wesołowski & Tomiałojć 1986). Avšak bylo zjištěno, že se vyskytuje i v lužních lesích, kde duby nejsou. Zdá se tedy, že specializace na dubové porosty je důsledkem zničení lužních lesů, jakožto jeho původního biotopu (Wesołowski & Tomiałojć 1986). Dubové lesy, které nejvíce obývá jsou ohroženy dnešním způsobem obhospodařování (Pasinelli 2000).

S. velký preferuje lesy s převahou dubů, nejčastěji dubohabřiny a acidofilní doubravy. Naopak se vyhýbá bukovým a lužním lesům tvořených zejména mokřadními olšinami, méně jilmem a vrbotopolovými luhy (Kosiński 2006).

Zápoj korun stromů nehraje roli ve výběru teritoria ani u jednoho z obou druhů (Cehláriková 2004).

1.5.1.3 Stáří, stav a kůra stromů

Oba využívají starší stromy (Kosiński 2006) s brázditou a rozpukanou kůrou, obzvláště s. prostřední (Kosiński & Wienicky 2005, Kosiński 2006). Ten mívá v teritoriích více starých a poškozených stromů (Cehláriková 2004). Upřednostňuje velmi staré stromy, starší než 120 let. Méně obývá středně staré porosty 41–80 let s hladkou kůrou (Kosiński 2006). Podle Pykala (2020) si vybírá stanoviště, kde se vyskytují alespoň 80 let staré listnaté stromy. S. velký má v teritoriích častěji stromy mladé a zdravé (Cehláriková 2004). Ale jiné zdroje uvádí, že nevyhledává lesy tvořené mladými stromy do 40. let (Kosiński 2006).

1.5.2 Hnízdní stromy

Vhodné dutiny a hnízdní stromy jsou omezujícím zdrojem, o něž si ptáci konkurují. Pro výzkum mezidruhové kompetice je důležité znát přesné parametry dutin a stromů, které si ptáci vybírají. Pokud je během období rozmnožování nedostatek hnízdišť, může nastat přechodná konkurence, která může snížit velikost rozmnožující se populace (Dhondt 2012). Hlavním ukazatelem překryvu hnízdních dutin jako zdroje je velikost těla ptáků (Martin et al. 2004). Ptáci hnízdící v dutinách si obvykle vybrané dutiny ještě upravují, aby vyhovovaly jejich velikosti a potřebám (Paclík & Reif 2005). Obecně si ptáci hnízdící v dutinách vybírají živé stromy s větším průměrem, které začínají odumírat nebo už odumřely. Primární hnízdiči si obvykle volí spíš méně rozpadlé stromy (Martin et al. 2004).

1.5.2.1 Druh stromu

Oba strakapoudi si většinou vybírají jako hnízdní stromy duby. Například v Pasinelliho studii si s. prostřední z celkem 57 stromů zvolil dub v 52 případech a s. velký si ze 139 stromů vyhledal dub 137krát (Pasinelli 2007). Smrk k hnízdění nevyužívá ani jeden z obou druhů. Zdá se, že se mu vyhýbá většina datlovitých, kromě datlíka tříprstého (*Picoides tridactylus*) (Wesołowski & Tomiałojć 1986).

Kromě dubů si s. prostřední vybírá jako hnízdiště zejména jasanu (Kosiński et al. 2006, Kosiński et al. 2018). V obhospodařovaných lesích hnízdí v jasanu méně, protože většina stromů je mladší než 80 let. Vzácněji si vybírá také vrby. Počet hnízdních dutin v jasanech u s. prostředního se v různých letech výrazně odlišuje, což naznačuje, že se výběr hnízdních stromů může v různých sezónách lišit (Kosiński et al. 2006). Gebauer a jeho kolegové (1984) v Německu zaznamenali hnízda také v břízách. Druh hnízdního stromu je odlišný v různých biotopech. V lužních lesích v Polsku měl hnízdo nejčastěji v olších (68 %), avšak v dubohabřinách využíval dostupné habry (41 %) a duby (31 %) (Wesołowski & Tomiałojć 1986).

S. velký preferuje jako hnízdní stromy duby, olše (Kosiński & Winiecki 2004) a jasanu. V dubech hnízdí zejména v přirozených lesích (Kosiński et al. 2006). Dále využívá stromy, jejichž dřevo je měkké, jako je bříza, osika, vrba nebo lípa (Kosiński et al. 2018). V dubohabřinách si vybírá zvláště osiky (40 %) a habry (24 %), i když je osik nedostatek (Wesołowski & Tomiałojć 1986). Naproti tomu podle výsledků Cehlárikové (2004) neupřednostňuje žádný druh hnízdního stromu.

Oba strakapoudi hnízdí na území s vyšší druhovou diverzitou stromů. Souvislost s potravní nabídkou, je nepravděpodobná, jelikož v experimentu strakapoudi nesháněli potravu v okolí hnízdiště. Z toho plyne, že si vhodné hnízdní stromy vybírají nezávisle na okolních stromech. To je zřejmě způsobeno tím, že v teritoriu byl často pouze jeden vhodný hnízdní strom (Kosiński & Winiecki 2004).

1.5.2.2 Stav stromu

Většina hnízd obou druhů se nachází v neživých částech stromů (Kosiński & Winiecki 2004), podobně jako u dalších druhů strakapoudů (Wesołowski & Tomiałojć 1986). Když je nedostatek mrtvých stromů, volí si především stromy už s vyhloubenými dutinami, stromy

napadenými dřevokaznými houbami nebo stromy s dírami po větvích. Ale hloubí i ve stromech bez těchto vad (Kosiński & Winiecki 2004).

S. prostřední mívá hnízda častěji v neživých stromech nebo v jejich mrtvých částech (v 90 %). Mrtvé stojící listnaté stromy jsou pro něho zásadní (Kosiński & Winiecki 2004), ačkoli vliv na početnost populace zatím nebyl jednoznačně prokázán. Pravděpodobně si raději volí mrtvé stromy než živé s rozpadlými nebo mrtvými větvemi a s poraněními (Cehláriková 2004, Kosiński et al. 2018). Jeho dutiny jsou oproti s. velkému obvykle v blízkosti plodnice dřevokazných hub (troudnatec kopitovitý, sírovec žlutooranžový, ohňovec). Takové dřevo bývá měkčí a dutina se v něm snadněji hloubí. Je tedy možné, že plodnice hub slouží jako ukazatel vhodných míst pro dutiny (Pasinelli 2007). Ovšem Kosiński a jeho kolegové se domnívají, že tomu tak není (2018). Ale další studie ukázala, že si jako hnízdiště volí stromy jak živé, tak mrtvé (Kosiński et al. 2006). Bylo dokonce zaznamenáno, že většina (přes 90 %) potenciálních hnízdních stromů s. prostředního byla živá. Avšak to bylo s největší pravděpodobností způsobeno intenzivním lesním hospodářstvím v dané oblasti, které ponechávalo převážně velmi mladé stromy (Pasinelli 2000).

S. velký je schopen si vytesat dutiny v živých i mrtvých stromech. Oproti s. prostřednímu má více hnízd v živých stromech, které však bývají poraněné nebo poškozené (Cehláriková 2004, Kosiński et al. 2018). V mrtvých částech stromu si staví hnízda méně než s. prostřední. Uvádí se 26–74 % u s. velkého a 53–90 % pro s. prostředního (Kosiński & Winiecki 2004, Wesołowski & Tomiałojć 1986). Přesto se většina jeho hnízd stále nachází v mrtvých částech (Kosiński & Winiecki 2004). Hlavně v obhospodařovaných lesích si vybírá mrtvé stromy, kterých ovšem není dostatek (Kosiński et al. 2006).

Z výše uvedeného, je vidět, že výsledky různých studií ohledně preference mrtvých nebo živých stromů se u obou strakapoudů často rozcházejí. To je dáno tím, že experimenty probíhaly na různých lokalitách a v lesích s odlišným obhospodařováním. Oba druhy totiž upřednostňují mrtvé stromy s plodnicemi hub rozkládajícími dřevo. Takové stromy jsou pro oba strakapoudy důležitým zdrojem. Avšak na většině míst je množství mrtvých stromů a stromů napadených houbami velmi malé. Strakapoudi jsou tedy nuceni vytvořit si hnízdní dutinu v živém stromě. Ale vzhledem k tomu, že mrtvé stromy bývají houbami napadeny vždy, je možné, že strakapoudi se v první řadě zabývají přítomností dřevokazných hub, než stavem stromu (mrtvý či živý) (Pasinelli 2007). Preference mrtvých stromů pro tesání dutiny

tedy spočívá nejspíš v nižší energetické a časové náročnosti. Studie zabývající se vlivem na reprodukci nebyly dosud provedeny (Kosiński et al. 2018).

Stáří stromu je pro s. prostředního zásadní. Starší stromy nejspíše poskytují více vhodných míst pro hloubení dutin (Kosiński & Winiecki 2004). Nicméně bylo zaznamenáno, že hnízdil i v mladých stromech (Kosiński & Wienicky 2005). Oproti s. prostřednímu si s. velký vybíral stromy mladší než 80 let (Kosiński et al. 2006).

Oba strakapoudi preferují hnízdní stromy s brázditou kůrou. Vysvětlením pro výběr hnízdních stromů s brázditou kůrou (dub letní, olše lepkavá) je, že mají izolační vlastnosti, které brání přehřívání hnízdní dutiny v teplých dnech. Naopak stromy s hladkou nebo tenkou odlupující se kůrou (borovice lesní, topol kanadský, modřín opadavý) tuto vlastnost nemají. Dal by se sem zařadit i buk lesní, jehož kůra absorbuje až 80 % slunečního záření. Bříza bělokorá má střední izolační schopnost a díky bílé barvě kůry se nepřehřívá (Nicolai 1986). Přítomnost stromů s hladkou kůrou nejspíš snižuje počet hnízdicích strakapoudů, jak zjistili Kosiński a Winiecki (2005) u s. prostředních.

1.5.2.3 Průměr stromu v prsní výšce (DBH) a ve výšce hnízdní dutiny

Oba druhy strakapoudů si vybírají stromy s podobným DBH. Průměrný DBH hnízdního stromu s. prostředního je 62,1 cm. Hnízdní strom s. velkého má nejčastěji DBH 57,9 cm (Kosiński et al. 2006). Oba si volí k hnízdění stromy s větší DBH, než je průměrná hodnota na daném území (Kosiński & Winiecki 2004, Pasinelli 2007). V neobhospodařovaných lesích hnízdí oba druhy dvakrát více ve stromech s větším průměrem (zejména v dubech a jasaněch) (Kosiński et al. 2006). Stromy s velkým průměrem jsou pravděpodobně důležitějším kritériem pro výběr hnízdiště než druh stromu (Pasinelli 2007). Silnější stromy mohou příznivě ovlivnit mikroklima hnízdní dutiny a mít pozitivní vliv na velikost snůšky (Kosiński & Winiecki 2004). Průměr stromu ve výšce hnízda je u obou druhů podobný (s. velký 42,7 cm, s. prostřední 38,2 cm) (Kosiński & Ksit 2007).

1.5.2.4 Stáří hnízdní dutiny a opětovné použití

Tesání dutin je náročné na čas a energii (Mazgajski & Rejt 2006). S. prostřední hnízdí spíše v nově vytesaných dutinách (Kosiński et al 2018, Pasinelli 2007). Každý rok si vyhloubí alespoň jednu dutinu (Martin 1993, Pasinelli 2000). Opakované hnízdění na stejném stromě (ale v jiné dutině) bylo zaznamenáno ojediněle. S. velký naopak využívá hnízdní dutiny z předchozích let častěji (Kosiński et al. 2018, Martin 1993, Pasinelli 2007), zejména v lesích

s větší rozlohou (Mazgajski & Rejt 2006). Také více vyhledává totožné hnízdní stromy, v nichž si tesá novou dutinu (Pasinelli 2007). Každoroční tesání nových dutin u s. prostředního by mohlo být způsobeno mezidruhovou konkurencí, kdy jsou jeho dutiny následující rok zabrány s. velkým nebo špačky. Druhým možným vysvětlením je nižší životnost dutin v důsledku tesání v mrtvých stromech (Kosiński et al. 2018).

1.5.2.5 Umístění hnízdní dutiny

Umístění hnízd obou druhů se liší. S. prostřední si mnohdy volí hnízdní stromy na hrázích rybníků (Cehláriková 2004). Hnízdí spíše poblíž nebo přímo na okraji lesa (Kosiński & Winiecki 2004, Kosiński et al. 2018). Je to nejspíš z důvodu dostupnosti potravy (Kosiński & Winiecki 2004). Naopak s. velký hnízdí častěji v souvislém lese (nad 25 m od okraje lesa) (Cehláriková 2004, Kosiński & Winiecki 2004, Kosiński et al. 2018). To je dáno pravděpodobně tím, že si své teritorium vybírá podle vhodných hnízdišť (Kosiński & Winiecki 2004).

Oba strakapoudi hnízdí více ve kmenech než ve větvích (Kosiński & Winiecki 2004). Hnízdní dutiny s. prostředního jsou ve srovnání se s. velkým častěji ve větvích (Kosiński & Winiecki 2004, Kosiński et al. 2006, Kosiński & Ksit 2007, Kosiński et al. 2018). Vyhovují mu vedlejší větve a většinou hnízdí v horní třetí čtvrtině stromu (Cehláriková 2004). Hnízda umístěná výše mají menší riziko predace, díky nižší nápadnosti a horší dostupnosti (Nilsson 1984, Paclík & Reif 2005). S. velký mívá naopak dutiny především ve kmenech (Kosiński & Winiecki 2004, Kosiński et al. 2006) a využívá buď dolní nebo horní čtvrtinu stromu (Cehláriková 2004).

Dutinová hnízdička zpravidla preferují výše umístěné dutiny (Nilsson 1984). Výška, ve které se nachází hnízdní dutina, je u obou strakapoudů podobná. Ovlivňuje ji průměr stromu v prsní výšce. Hnízdní dutiny s. prostředního jsou průměrně v 11,3 m (Kosiński et al. 2006). Oproti s. velkému má hnízda o 2–3 metry výše (Kosiński & Winiecki 2004). Je pozoruhodné, že v jasaněch jsou jeho hnízdní dutiny výše než v dubech. Důvodem může být to, že jasan roste rychleji než duby. Hnízdní dutiny s. velkého jsou umístěny průměrně ve výšce 10,0 m. Zajímavé je, že v obhospodařovaných lesích oba hnízdili dvakrát výše než v neobhospodařovaných lesích. To nejspíše zapříčinily rozdíly ve stáří stromů v obou typech lesa a tím i v průměrech stromů (Kosiński et al. 2006).

Malé rozdíly se objevily ve výšce vstupního otvoru hnízda a jeho ploše (s. velký 49,2 mm, 17,8 cm², s. prostřední 44,9 mm, 16,2 cm²). U s. prostředních byly otvory spíše kruhové, kdežto u s. velkých byly protáhlé vertikálně. Plocha vstupního otvoru s. velkého byla průměrně o 1,6 cm² větší, což je ale nejspíš zapříčiněno rozdílem ve velikosti těla. Přesto na základě podobné velikosti vstupních otvorů hnízdních dutin není pravděpodobné, že by si tyto dva druhy konkurovaly o hnízdiště (Kosiński & Ksit 2007).

Výsledky pozorování orientace vstupních otvorů vůči světovým stranám se liší. Zatímco Wesołowski & Tomiałojć (1986) prokázali odlišnost v orientaci dutin obou druhů, Cehláriková (2004) nic takového nezjistila. Hnízdní dutiny s. prostředního jsou většinou orientovány na jih, kdežto hnízda s. velkého směřují stejně často jižním i severním směrem (Wesołowski & Tomiałojć 1986).

1.5.2.6 *Prostor v hnízdní dutině*

Celkový vnitřní prostor dutin se neodlišuje, i přes to, že s. prostřední je velikostně o něco menší a jeho dutiny jsou mnohdy ve větvích, kde je pro dutinu méně místa. Tyto dutiny mají však jen slabší stěny. Je překvapivé, že silné stěny s. prostředních nejspíš nejsou adaptací k zabránění predace jejich hnízda s. velkými (Kosiński & Ksit 2007). Potřeba dutiny podobně rozměrné jako má s. velký, by se dala vysvětlit buď tím, že s. velký mívá dutiny převážně ve kmenech (Kosiński & Winiecki 2004, Kosiński et al. 2006), nebo malým rozdílem ve velikosti těla nebo větším počtem mláďat (Kosiński & Ksit 2007). To že velikost dutiny je důležitým kritériem podporuje i fakt, že vnitřní rozměry mají vliv na reprodukční úspěšnost. Dutiny s větší hloubkou také snižují riziko, že se predátor natáhne pro mláďata. Z toho plyne, že nejideálnější hnízdní dutina má malý vstupní otvor a velký prostor uvnitř (Martin et al. 2004).

1.5.3 *Potrava*

Složení potravy je u obou druhů podobné. S. prostřední se z větší části živí členovci (Hudec & Šťastný 2005), kteří jsou v zimě hůře dostupní než semena jehličnanů (Bachmann & Pasinelli 2002), které požívá především s. velký (Stański et al. 2020). Tato rozdílnost ve složení zimní potravy může objasňovat jejich odlišné využití prostoru (Bachmann & Pasinelli 2002).

Dostupnost potravy se v průběhu roku mění, proto se i využití dřevin jako potravních substrátů během sezóny liší. Navíc strava mláďat a dospělých bývá rozdílná (Stański et al.

2021). V období rozmnožování je živočišné kořisti nejvíce, převažují ploštice, pavouci, brouci a mravenci. Naopak chybí mšice a larvy. Mláďata jsou nejčastěji krmena mšicemi a larvami motýlů, dále dvoukřídlými (zejména tiplicemi), mravenci a pavouky. Překvapivě mezi zimou a jarem není v množství členovců tak veliký rozdíl (Török 1990).

Výběr potravních míst a shánění potravy nejsou u *S.* prostředního ustáleny, jak by se mohlo na první pohled zdát. *S.* prostřední je tak spíše potravním generalistou, který je však specializován na určitý typ stanovišť (Pettersson 1983). Potravu vyhledává na místech se silnými duby, mrtvými stojícími i spadány stromy a mrtvými větvemi v korunách (Pasinelli 2000). *S.* velký je též potravním generalistou (Török 1990), který si ale přes svou širokou potravní niku, vybírá ke krmění určitá místa, aby snížil vnitrodruhovou a mezidruhovou kompetici o potravu (Staňski et al. 2020).

1.5.3.1 Charakteristika potravních míst

Druh stromu

S. prostřední v obou sezónách nejčastěji vyhledává jako potravní substrát duby (Pettersson 1983, Staňski et al. 2021), na nichž žije velké množství členovců (Nicolai 1986), jimiž se krmí po celý rok (Pasinelli 2000). Smrky a jasanů využívá málo (Pettersson 1983). V období rozmnožování (duben–červen) se živí především na habru obecném, dále na dubu, lípě a javoru mléči. Upřednostňuje také osiky, i když jich na lokalitě není mnoho. Naopak se vyhýbá smrkům (Staňski et al. 2021). Petterssonovy výsledky ukázaly, že v dubnu sbírá poměrně velkou část potravy také na olši. Během dubna a května preferuje dub. V červnu shání nejvíce potravy na dubech a lípách (1983). Bylo zaznamenáno i shánění potravy na buku (Gebauer et al. 1984). V období mimo hnízdění (červenec–březen) tráví čas zejména na dubech, lípách, smrcích, javorech mléčích a na habru. Je zajímavé, že v tomto období sbírá potravu na habru dvakrát méně, a naopak dvakrát více shání potravu na smrku (Staňski et al. 2021). Jiné zdroje naopak uvádějí, že smrky nevyužívá (Kosiński & Wienicky 2005). V této době hledá potravu déle na jednom stromě než v období rozmnožování. To naznačuje, že během chladného období využívá raději jeden potravní strom než přelétávání mezi několika stromy (Staňski et al. 2021). V listopadu až únoru je to opět dub. V březnu (v některých sezónách i v dubnu) navštěvuje nejhojněji javor mléč, z jehož větví sají mízu (Pettersson 1983).

S. velký oproti s. prostřednímu vyhledává zejména jehličnaté stromy, jejichž semeny se živí hlavně v zimě. Jedná se o smrk a borovici (Hogstad 1976, Staňski et al. 2020). Smrky mu však poskytují i živočišnou složku – bezobratlé. Využívá také osiky, habry, lípy, javory a duby, okrajově olše, jasany, břízy a jilmy (Staňski et al. 2020). Během května až června využívá stejně jako s. prostřední nejhojněji duby (Török 1990).

Stav stromu

V obou sezónách hledá s. prostřední potravu stejně dlouho na živých i mrtvých stromech, ale je velmi pravděpodobné, že preferuje spíše mrtvé stromy (Staňski et al. 2021) s konci zlomených větví. Během zimy se krmí častěji na mrtvém substrátu než na jaře, což je pravděpodobně způsobeno tím, že mrtvé části mají více brázditou kůru, která vyhovuje bezobratlým (Pettersson 1983). To naznačuje, že v mimohnízdním období jsou zdroje více omezené a tím pádem musí prohledat větší území, aby našel stejné množství potravy jako v období hnízdění. Mnohdy se pak pohybuje od spodu stromu vzhůru tak, aby urazil větší vzdálenost (Staňski et al. 2021).

S. velký se v zimě živí nejvíce na mrtvých, popřípadě ztrouchnivělých stromech (Hogstad 1976). Podobně jako s. prostřední, na nich hledá potravu déle (Staňski et al. 2020). Avšak během května až června bylo u obou strakapoudů zaznamenáno hledání převážně na živých stromech (Török 1990).

Kůra stromu

S. prostřední upřednostňuje stromy s brázditou kůrou a s množstvím štěrbin a prasklin (Pettersson 1983). Takové stromy mají až dvojnásobně vyšší druhovou diverzitu členovců oproti stromům s hladkou kůrou (např. buk). Poskytuje jim vhodné podmínky (úkryt), v nichž dosahují vyšších počtů. Některým druhům pavouků příznivé mikroklima dovoluje rozmnožování dvakrát za sezónu, čímž je zajištěna živočišná potrava pro strakapoudy po dobu celého roku. Stromy s brázditou kůrou mají také větší plochu (dub letní o 20 %, vrba bílá a jilm drsný o 25 %) (Nicolai 1986), která nejvíce ovlivňuje délku sběru potravy (Staňski et al. 2021).

S. prostřední vyhledává též stromy s kůrou, která se odlupuje od dřeva. V dubnu a květnu shání potravu i na větvích porostlých mechem (Pettersson 1983). V mechu se mohou nacházet chvostoskoci a pisivky, jež často požírá (Nicolai 1986). Potravu ale sbírá také na

stromech s hladkou kůrou, například na javoru (Pettersson 1983). Nenalezla jsem, že by s. velký měl preference stromů s určitým typem kůry.

Průměr stromu (DBH)

Na stromech s větším průměrem bývá více štěrbin a prasklin, ve kterých se ukrývá nejvíce členovců, a jsou tak strakapoudy preferovány (Winkler 1973). Během celého roku upřednostňuje s. prostřední stromy se širokým průměrem kmene nad 60 cm. Stromům s DBH do 20 cm se většinou vyhýbá, i když bylo zaznamenáno hledání potravy i na stromě s DBH 2,5 cm. Na stromech s větším průměrem (15–30 cm a >30 cm) shání potravu také mnohem déle, než na stromech s nízkým DBH (<15 cm) (Staňski et al. 2021).

Výška potravního místa

S. prostřední na jaře (duben–květen) vyhledává potravu především v nižších patrech stromů. Hledání potravy se liší u jednotlivě stojících stromů a ve spojitém lesním porostu. Shánění potravy v dolní polovině stromu se děje v 70 % případů na stromech v otevřeném prostoru, kdežto u stromů v souvislém porostu jen v 38 %. To je ovlivněno tím, že na otevřených stanovištích sníh kolem dolního okraje kmene odtaje dříve než u stromů v lesním porostu (Pettersson 1983). Během období hnízdění se pohybuje převážně ve vyšších úrovních stromů (Török 1990). V červnu pátrá po potravě zejména ve druhé a ve třetí čtvrtině stromu (Pettersson 1983). Mimo hnízdní období (červenec–březen) vyhledává potravu hlavně ve vyšších úrovních stromů (Staňski et al. 2021). To potvrzuje i Pettersson (1983), který v zimě zaznamenal většinu krmení v horní polovině stromu.

S. velký hledá potravu déle ve vyšších úrovních stromu. Častější shánění potravy ve výšce, které se objevuje u obou strakapoudů, souvisí s větším množstvím slunečního záření oproti nižším patřům stromu. Na vyšších místech bude pravděpodobně větší množství potravy (Staňski et al. 2020). Ovšem jiná studie uvádí převahu sběru potravy spíše ve spodnějších částech stromu (Török 1990). Podle Hogstada v zimě nepreferuje žádnou výšku krmného místa a pohybuje se prakticky po celém stromě (5–20 m). Převážně se živí na stromech vysokých 15–20 m (1976).

Část stromu

Sběr potravy u s. prostředního je častější na kmenech než na větvích (Staňski et al. 2021), což odporuje výsledkům Winklera (1973), které ukazují stejnou míru preference korun stromů a kmene. Pettersson však zjistil, že místo shánění potravy se v průběhu sezóny různí.

Od listopadu do března se živí většinou na větvích, ale od dubna do června upřednostňuje kmeny a hlavní větve (1983). Török (1990) však v této době zaznamenal opačné výsledky, kdy s. prostřední preferuje větve, zejména o průměru 3–5 cm. U dubů a olší sbírá potravu ve spodní polovině stromu, tedy na kmenech a hlavních větvích. U javoru a břízy naopak na větvích v horní polovině – v koruně stromu (Pettersson 1983).

S. velký sbírá potravu nejčastěji na kmenech stromů (Osiejuk 1998, Török 1990). Naopak Winkler (1973) pozoroval, že se nejvíce živí v korunách stromů. Avšak tenkým větvičkám (méně než 1 cm) se vyhýbá (Török 1990). Preferuje substrát o průměru 5–20 cm (Stański et al. 2020). V zimě upřednostňuje průměr krmného místa větší než 15 cm, případně také větší než 11 cm (Hogstad 1976).

1.5.3.2 *Technika sběru a potravní chování*

U obou druhů se způsob získávání potravy odlišuje, jak v období rozmnožování (Török 1990) tak v zimě, což může být způsobeno mezidruhovou konkurencí (Osiejuk 1996). S. prostřední převážně sbírá potravu z povrchu kůry (Pettersson 1983, Stański et al. 2021, Winkler 1973). I když v práci Osiejuka (1996) se objevuje povrch kůry jako potravní substrát v méně případech. Po stromě se pohybuje rychle s velmi krátkými zastaveními (obvykle do 10 sekund), kdy se krmí (Pettersson 1983). Sbíráni bývá spojeno s vyhledáváním členovců, přičemž používá zobák a jazyk, jímž prohledává a získává potravu ze štěrbin (Pettersson 1983, Stański et al. 2021). Bylo zjištěno, že oproti s. velkému má delší jazyk s ostny umístěnými hlavně na špičce, což mu umožňuje lépe detekovat členovce ukryté ve škvírách (Winkler 1973). V období hnízdění využívá tento způsob častěji než sbírání z povrchu substrátu (Török 1990). V zimě byl naopak tento způsob zaznamenán méně. Mezi stromy přeletuje téměř dvakrát více než s. velký (Osiejuk 1996). Přilétá na spodní část kmene odkud šplhá přibližně spirálovitě na horní část kmene. Odtud se pak přemístí k dalšímu kmene (Gebauer et al. 1984).

Sběr potravy z povrchu substrátu není pro datlovité zrovna charakteristický. Tuto techniku využívají také sýkory, šoupálci a brhlíci. Tyto druhy však mají na rozdíl od s. prostředního krátké zobáky a nemohou se tak dostat do hlubokých štěrbin v kůře starých dubů. Z toho plyne, že jeho potravními konkurenty mohou být jen jiné druhy datlovitých, a to jen v dubových biotopech. Na lokalitách, kde chybí brázditá kůra se štěrbinami, by si mohl konkurovat i s druhy s kratším zobákem (Pettersson 1983). To ukazuje i Osiejukova práce (1996), v níž tyto ptáci částečně využívají zdroje podobně jako oba strakapoudi, zejména pak s. prostřední.

S. prostřední využívá méně klovaní do kůry a její olupování (Stański et al. 2021, Török 1990). Pettersson (1983) uvádí toto chování asi v 10–15 % případů. V zimě však byla technika olupování kůry zpozorována nejčastěji. V pětině případů bylo také zaznamenáno tesání do dřeva (Osiejuk 1996). Nejvíce tesá v březnu, zejména při sběru javorové mízy (Pettersson 1983). Tesání lze zpozorovat i v období hnízdění (Gebauer et al. 1984, Török 1990). Do dřeva však celkově klove velmi málo (Pettersson 1983, Winkler 1973). Zdroj jeho potravy je tím pádem mnohem více závislý na počasí než u jiných datlovitých, kteří častěji vyzobávají členovce ze dřeva, jenž v něm přecházejí nepříznivé podmínky. Pokud vlivem chladného počasí není členovců dostatek, může se projevit zvýšená úmrtnost koncem zimy a začátkem jara. Výhodami sběru členovců z povrchu substrátu je nižší energetická náročnost a její každoroční obnovitelnost, díky čemuž může setrvat delší čas na stejné lokalitě. Kdežto druhy získávající členovce ze dřeva stromů, mají potravu časově omezenou a po nějaké době jsou nuceny vyhledat nová území s napadenými stromy. Oproti první potravní strategii bývá substrát zničen a už ho nelze znovu využít (Pettersson 1983).

S. prostřední byl také spařen při sběru tiplic a housenek z listů a větviček (Gebauer et al. 1984). Vyhledává zde také mšice. Množství potravy na listech je pravděpodobně větší než na kmenech. Strakapoud přitom nepoužívá jeho charakteristickou techniku sběru potravy, která je podle Töröka využívána málo (1990). Bylo také zaznamenáno shánění potravy na zemi, kde hledá ořechy nebo žaludy, které pak otevírá (Pettersson 1983). Török (1990) zpozoroval i odchyt hmyzu za letu.

S. velký shání potravu na jednom místě stromu mnohem déle než s. prostřední (Osiejuk 1996, Török 1990). Bylo zaznamenáno dokonce souvislé 12minutové krmení (Osiejuk 1996). Takto lépe využije hmyz vyskytující se ve větším počtu na jednom místě jako mšice nebo mravence (Török 1990). Délka krmení je ovlivněna způsobem krmení, přičemž tesání do dřeva je časově náročnější než prohledávání štěrbin v kůře a olupování kůry. Po kmeni či větvích se pohybuje málo oproti s. prostřednímu. Potravu sbírá na jednom místě v 84,2 % případů (s. prostřední v 30–40 % případů). Přeletuje delší vzdálenosti mezi stromy, ale zato méně často (27krát za hodinu). Méně přeletů by mohlo snižovat riziko predace (např. jestřábem lesním – *Accipiter gentilis*) (Osiejuk 1996).

S. velký používá větší množství technik shánění potravy (sběr na povrchu kůry, prohledávání štěrbin v kůře, olupování kůry z odumřelých částí stromu, tesání ve dřevě, sběr šišek a vyzobávání jejich semen, sběr na zemi) (Osiejuk 1996). Od prosince do února

převažuje sběr šišek a klování jejich semen. Významný podíl tvoří tesání ve dřevě, sběr z povrchu kůry a odlupování kůry. Málo využívá prohledávání štěrbin v kůře a sběr na zemi (Osiejuk 1996, Winkler 1973). Během období hnízdění (květen–červen) nejčastěji vyhledává a sbírá členovce na kůře stromů, protože jich obsahuje v tomto období dostatek. Méně pak odlupuje kůru a tesá do dřeva (Török 1990). Byl zaznamenány i odchty letícího hmyzu (Winkler 1973).

2 Cíle práce

- 1) Charakterizovat míru vzájemné agrese obou druhů strakapoudů pomocí playbackového experimentu.
- 2) Popsat složení stromů v teritoriích obou druhů.
- 3) Porovnat získané údaje s prací Cehlárikové (2004) a zhodnotit, zda se vztah obou druhů změnil poté, co se s. prostřední více rozšířil v Jižních Čechách.

3 Metodika

3.1 Studované lokality

Experimenty probíhaly na pěti místech v Jižních Čechách – Nové Hrady, Hojná Voda, Nadějská rybníční soustava, Mokré a Čejkovice (Příloha 7). Lesy u pokusných oblastí byly obklopeny lehce obydlenými oblastmi a většinou i zemědělskou půdou.

3.1.1 Nové Hrady

V Nových Hradech šlo konkrétně o území zámeckého lesoparku V NPP Terčino údolí (mezi souřadnicemi 48°47'00.9"N 14°46'04.3"E a 48°46'58.0"N 14°45'35.7"E). Oblast má charakter doliny v nadmořské výšce 488–495 m n. m. Lokalita je tvořena stromy různého stáří, rostoucími jednotlivě, ve shlucích i v souvislém lesním porostu. Jedná se o smíšené lesy. Převažují lípy, dále javory, duby a olše, ale nachází se zde i smrk. *S. velký* se tady vyskytuje hojně ve všech typech lesních porostů. Veselý (2012) odhadl jeho početnost na celém území NPP na 20–25 hnízdících párů. *S. prostřední* se tu objevuje přibližně od 80. let (Pykal 2020). Zatímco Veselý (2012) nepozoroval žádného *s. prostředního*, Pykal (2020) o osm let později odhalil již čtyři volající samce. Lze předpokládat, že populace *s. prostředních* na území NPP Terčino údolí roste. V této oblasti jsem provedla pokusy ve dvou teritoriích *s. prostředních* (Příloha 8).

3.1.2 Hojná Voda

Les u Hojné Vody je situován do prudkého svahu s kamennými poli a skalními útvary (území mezi body 48°43'48.3"N 14°43'33.4"E a 48°44'22.5"N 14°43'12.2"E). Téměř celý je tvořen smrkovou monokulturou s občasným výskytem břízy. Nadmořská výška odpovídá rozpětí 780–820 m n. m. Tuto lokalitu jsem vybrala, protože, zde nebyl nikdy zaznamenán výskyt *s. prostředního* (Pykal 2020), zatímco zejména *s. velký* je tady hojným druhem. Na této lokalitě jsem uskutečnila pokusy ve dvou teritoriích *s. velkých* (Příloha 9).

3.1.3 Nadějská rybníční soustava

Hráze Nadějských rybníků (49°06'47.6"N 14°44'48.4"E) jsou porostlé starými dubovými alejemi. V přilehlých převážně listnatých lesích rostou zejména duby, olše, vrby a břízy. Jedná se o rovinatý terén s rašeliništi a se zbytky lužních lesů v nadmořské výšce 419–424 m n. m. Oba druhy strakapoudů jsou tady hojné. S. prostřední se zde pravidelně vyskytuje od 70. let a jedná se o jednu z hlavních oblastí výskytu tohoto druhu v Jižních Čechách (Pykal 2020). V této lokalitě jsem realizovala pokusy v osmi teritoriích s. prostředních a devíti teritoriích s. velkých. Teritoria obou druhů se však často překrývala (Příloha 10).

3.1.4 Mokré

Les u obce Mokré je smíšený. Nachází se mezi souřadnicemi 48°57'32.8"N 14°23'59.2"E a 48°58'11.3"N 14°24'10.2"E. Jde o rovinatou lokalitu v nadmořské výšce 419–429 m n. m. Nejvíce je zde zastoupena borovice, dále také smrk, bříza a dub. S. velký je tady hojný, zatímco výskyt s. prostředního nebyl nikdy doložen (Pykal 2020). Na tomto místě jsem provedla pokusy ve dvou teritoriích s. velkých (Příloha 11).

3.1.5 Čejkovice

V lese u obce Čejkovice (oblast mezi body 48°59'51.4"N 14°22'41.8"E a 49°00'17.4"N 14°22'41.0"E) se podobně jako u Nadějských rybníků nejvíce objevují stromy listnaté. Nejčastěji se zde nachází dub, ale i smrk, lípa a olše. Je to rovinatá oblast mezi rybníky s nadmořskou výškou 390–393 m n. m. Oba druhy strakapoudů se tu hojně vyskytují (Pykal 2020). V této lokalitě jsem uskutečnila pokusy ve dvou teritoriích s. prostředních a čtyřech teritoriích s. velkých. Teritoria obou druhů se však mnohdy překrývala (Příloha 12).

3.2 Vyhledání teritoria

Pokusy probíhaly na počátku jara 2021 v období od 25. března do 1. dubna. Tedy v čase, kdy se u obou druhů strakapoudů již ustanovily páry a samice zpravidla již zasedly na vejce (Hudec & Šťastný 2005). Tuto dobu jsem vybrala, abych částečně odfiltrovala epigamní projevy samců bránících své neoplozené samice a sledovala především ekologicky motivovanou teritorialitu. Cehláriková (2004) prokázala, že se v průběhu hnízdní sezóny může

intenzita teritoriální agresivity obou studovaných strakapoudů výrazně měnit, proto jsem se snažila provést všechny pokusy v co nejkratším období.

Nejdříve bylo pozorováním přirozeného chování jedince či jedinců nalezeno teritorium daného druhu. Po jeho důkladném zmapování, bylo uprostřed vybráno místo pro experiment. Sledování jedinců bylo prováděno dalekohledem. Pomocí GPS byly zaznamenány souřadnice daného území. Jedinci nebyli barevně značeni, aby nedošlo k ovlivnění jejich přirozeného chování odchylem. Teritoria v rámci druhu byla zpravidla dostatečně vzdálená, aby šance na záměnu jedinců mezi nimi byla malá. Naopak na lokalitách, kde se vyskytovaly oba druhy společně byl překryv teritorií velmi výrazný, což samo o sobě naznačuje velkou míru tolerance mezi oběma druhy. Na území každého teritoria byly změřeny průměry kmenů všech stromů v prsní výšce. Měření nebyly stromy s DBH pod 10 cm, které jsou pro strakapoudy nevyužitelné jako potravní nebo hnízdní habitat.

3.3 Experiment

Poté proběhl atrapový a playbackový experiment, kdy byla prezentována vycpanina spojená s přehráváním patřičného hlasu. Reproduktor byl umístěn k patě stromu, atrapa na 1,5 m vysoké tyči hned vedle něj. Sledování pokusů probíhalo ze vzdálenosti 30 m, aby se zabránilo nechtěnému vyrušení zkoumaných jedinců a tím i narušení pokusu. Z každého experimentu byl pořízen 15minutový kamerový záznam doplňovaný slovními komentáři o pozorovaném chování. Mezi jednotlivými pokusy byla udělána hodinová pauza, aby vyrušení ptáci měli čas se zklidnit a nebyl ovlivněn následující pokus.

Veškeré chování bylo sledováno pro každého jedince vyskytujícího se během pokusu v okolí. Pokud bylo možné určit pohlaví, tak jsem ho zapsala, jinak jsem jedince označovala jako A a B. V některých pokusech se objevilo dokonce více jedinců od jednoho druhu. Mohlo se jednat o sousední páry nebo neteritoriální jedince (mladé). I pro ně jsem zaznamenávala chování. Celkem jsem získala data pro 39 s. velkých v 19 teritoriích (14 teritorií s. velkých a 5 teritorií s. prostředních) a pro 28 s. prostředních ve 12 teritoriích.

3.4 Atrapy

V každém teritoriu byly prezentovány čtyři vycpané atrapy – s. velký, s. prostřední, žluna šedá (*Picus canus*) a budníček lesní (*Phylloscopus sibilatrix*). Atrapy s. velkého a s. prostředního byly vybrány jako vzájemní potenciální kompetitoři. Žluna šedá jako málo pravděpodobný konkurent s podobnými ekologickými nároky jako oba druhy strakapoudů, který ale téměř výhradně sbírá potravu na zemi (Hudec & Šťastný 2005). Budníček lesní byl použit jako kontrola s rozdílnými ekologickými nároky. Všechny vycpaniny byly v pozici v sedu se složenými křídly. Při pokusu byly atrapy přenášeny pod látkou, aby nevznikla u ptáků asociace mezi atrapou a člověkem. Pořadí prezentace jednotlivých atrap bylo vždy náhodné.

3.5 Hlasové nahrávky

Při experimentech byl používán reproduktor MIPRO MA-202A se standardizovanou hlasitostí (ověřena měřením decibel metrem) napodobující přirozenou hlasitost ptáků. Použila jsem nahrávky ze dvou zdrojů. Volání žluny šedé (ve dvou provedeních) a zpěv budníčka lesního pocházely z komerčně prodávané databáze hlasů (Schulze et al. 2003). Jednalo se o nahrávky jedinců z území Německa. Nahrávky strakapoudů byly staženy z volně dostupné webové databáze xeno-canto.org (Tab. 1).

Tab. 1 – Přehled nahrávek stažených z databáze xeno-canto.org.

Nahrávka číslo	Druh	Typ zvuku	Lokace
XC72869	Strakapoud prostřední	volání	Německo
XC123406	Strakapoud prostřední	volání	Německo
XC153943	Strakapoud prostřední	volání	Polsko
XC314203	Strakapoud prostřední	volání	Rakousko
XC314369	Strakapoud prostřední	volání	Rakousko
XC92468	Strakapoud velký	volání	Polsko
XC530002	Strakapoud velký	volání	Německo
XC611454	Strakapoud velký	volání	Rakousko

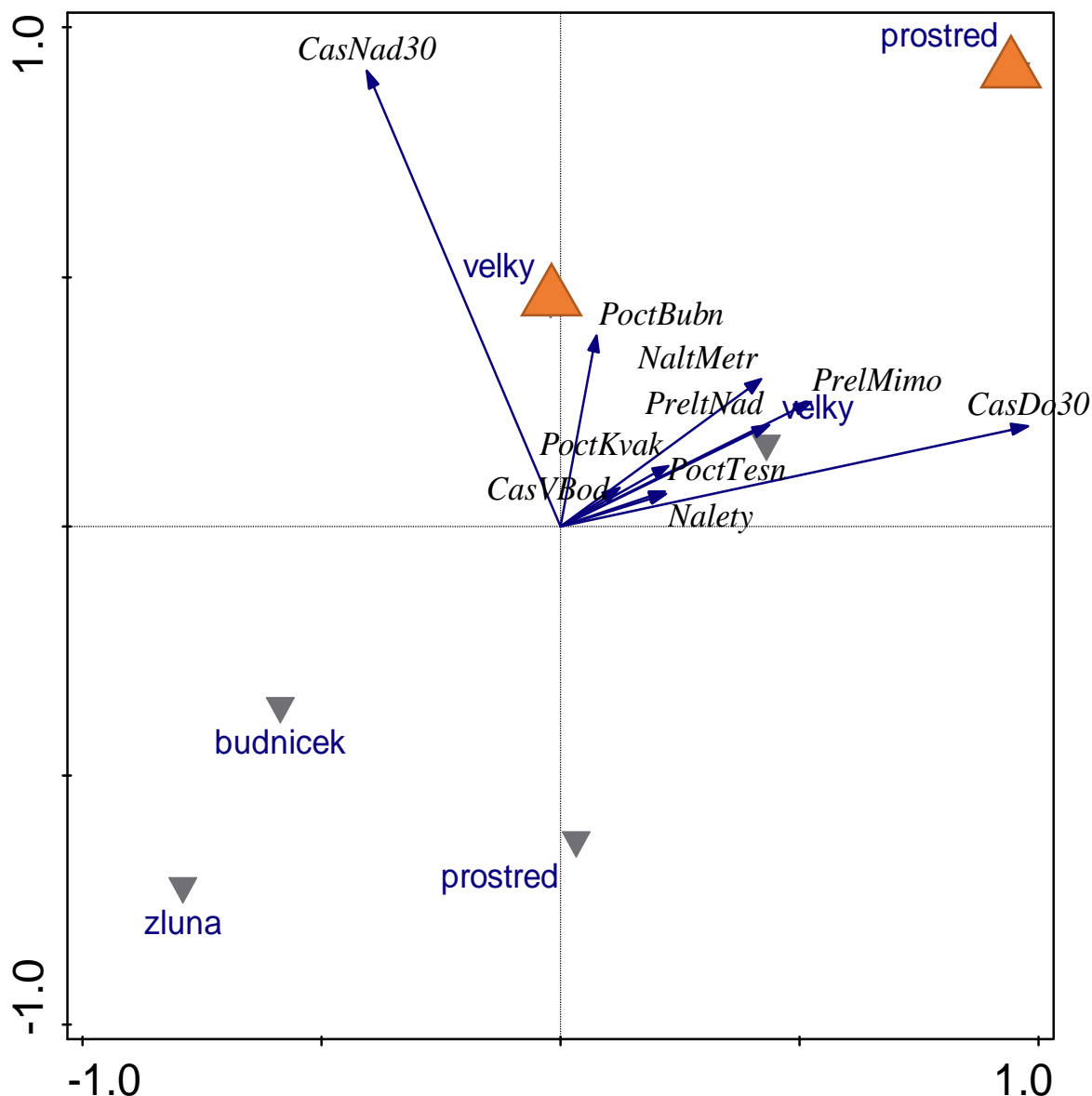
Experimentální playbacky byly připraveny do smyčky nepřetržitě opakující volání nebo zpěv jednotlivých druhů v časovém rozložení odpovídajícím přirozenému projevu.

3.6 Sledované chování

Při pokusu bylo vyhodnocováno deset typů chování. Celkový čas strávený ve vzdálenosti nad 30 m byl použit jako míra nezájmu o podnět. Celková doba strávená ve vzdálenosti do 30 m, ale mimo strom, u něž byla instalována atrapa s reproduktorem, byla použita jako středně silný zájem. Celkový čas strávený přímo na stromě, u něž byla prezentována atrapa a reproduktor, byl použit jako míra nejvyššího zájmu. Dále byly zaznamenávány přelety, které mohly být mimo atrapu nebo nad atrapou. Hlavním projevem agrese vůči stimulu byl nálet, při němž strakapoud letěl směrem k atrapě se zjevným úmyslem ji napadnout. Toto chování má sloužit k zahánění domnělého vetřelce nebo alespoň k vyvolání honičky. Nikdy jsem nezaznamenala fyzický kontakt s atrapou. Dále byla změřena celková vzdálenost v metrech nalétaná během experimentu, což byla míra aktivity daného strakapouda během pokusu. Kromě těchto projevů jsem zaznamenávala dva typy vokalizace, bubnování (nebylo nikdy pozorováno u s. prostředního) a volání (kvákání v případě s. prostředního a kikání v případě s. velkého). Posledním sledovaným chováním bylo tesání do dřeva, které bylo projevem klidného, nevzrušeného potravního chování.

3.7 Statistické zpracování

Nejdříve jsem provedla mnohorozměrnou analýzu všech sledovaných chování (Principal component analysis, PCA v programu Canoco 5.0). Ta jednak zobrazila, jak jsou jednotlivá chování korelována a pak nadefinovala kanonické osy, které jednotlivá chování popisují. První osa vysvětlovala 38,9 % variability a v kladných hodnotách korelovala především s časem stráveným ve vzdálenosti do 30 m od stimulu s počty obou typů přeletů a s nalétanými metry. Druhá osa vysvětlovala 18,6 % variability a v kladných hodnotách korelovala s časem stráveným ve vzdálenosti nad 30 m a v případě s. velkého s počtem bubnování.



Obr. 1 – Výsledky mnohorozměrné analýzy (PCA). Oranžové trojúhelníky odkazují na pokusovaný druh, šedé obrácené trojúhelníky na prezentovaný stimulus. Jednotlivá chování vstupující do analýzy: CasNad30 – čas strávený ve vzdálenosti větší než 30 m od stimulu, CasDo30 – čas strávený ve vzdálenosti do 30 m od stimulu, CasVBod – čas strávený na stromě, u něž byl stimulus prezentován, PoctKvak – počet vokalizací (kváknutí nebo kiknutí), PoctBubn – počet zabubnování, PoctTesn – počet tesání do dřeva, NaltMetr – celková vzdálenost nalétaná během pokusu, PrelMimo – počet přeletů mimo stimulus, PreltNad – počet přeletů nad stimulem, Nalety – počet náletů na stimulus.

Pro další analýzy jsem použila skóry na prvních dvou kanonických osách. Tato data svým rozdělením odpovídala Gaussovskému rozdělení dat, proto jsem pro analýzu vlivu

jednotlivých prediktorů použila lineární model (příkaz `lm` v programu R 3.6.3). Jako jediný prediktor jsem do obou modelů (pro první i druhou kanonickou osu) zahrnula interakci prezentovaného stimulu a pokusovaného druhu. Model zahrnující tuto interakci byl porovnán s nulovým modelem pomocí likelihood ratio testu (F test). Poté jsem provedla Tukeyho HSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnání (příkaz `glht` v package `multcomp` v programu R 3.6.3), abych posoudila rozdíly mezi jednotlivými kombinacemi druhu a stimulu.

4 Výsledky

4.1 Druhové složení stromů v teritoriích obou druhů

V teritoriích, kde se s. prostřední vyskytoval alopatricky byly nejvíce zastoupeny duby (33 %), jak dokládá Příloha 13. Dále se objevovaly olše (21 %), lípy (19 %) a borovice (18 %). V menší míře se vyskytoval smrk (5 %) a jen ojediněle bříza (2 %), třešeň (1 %), akát, jasan nebo vrba (dohromady 1 %). Ve všech teritoriích s. prostředního, tedy včetně teritorií společných se s. velkým, se výrazně méně objevovaly borovice než v teritoriích, kde se s. prostřední vyskytoval alopatricky (Příloha 14 a 15). Dále byl ve všech jeho teritoriích větší počet dubů než v alopatrii (44 % vs. 33 %).

V alopatrických teritoriích s. prostředního byly průměry kmenů jednotlivých druhů stromů relativně rozdílné (Příloha 16), přibližně v rozsahu 10–75 cm. U dubů měly průměry kmenů převážně hodnotu 55–74 cm. Následovaly smrky s průměrem mezi 25–53 cm a olše s 15–40 cm. Borovice dosahovaly nižších průměrů a to mezi 20–30 cm a podobně i lípy a břízy, jejichž průměr se nejčastěji pohyboval přibližně v rozmezí 15–30 cm.

V teritoriích, kde se alopatricky vyskytoval s. velký, se objevovaly nejhojněji smrky (48 %), dále borovice (32 %), duby (11 %) a břízy (8 %) (Příloha 17). Jen jednou jsem zaznamenala buk, olši a osiku (dohromady 1 %). Ve všech teritoriích s. velkého, tedy včetně teritorií sdílených se s. prostředním, se ve velkém množství objevovaly duby (39 %). Relativně hojně se vyskytovaly i další druhy listnatých stromů, které se v alopatrických teritoriích nenacházely. Jednalo se o lípy (14 %) a olše (11 %), méně o osiky (2 %) a akáty (2 %). Rozdíl mezi druhovým složením stromů s. velkého v alopatrii a ve všech teritoriích jsou poměrně velké (Příloha 18 a 19). Pokud se s. velký vyskytoval samostatně, byl v jeho teritoriích mnohem větší podíl smrků (48 % vs. 14 %), borovic (32 % vs. 11 %) a také bříz (8 % vs. 3 %). Naopak dubů bylo méně (11 % vs. 39 %).

V alopatrických teritoriích s. velkého se průměry kmenů stromů pohybovaly nejčastěji v rozsahu od 15 do 45 cm (Příloha 20). Nejvíce byly zaznamenány smrky s průměrem 15–40 cm, přičemž velmi silné smrky byly spíše vzácnější. U břízy a dubu se průměr kmene pohyboval v rozmezí 25–35 cm a podobně jako u smrku se objevovalo méně stromů s velkým průměrem kmene. Borovice měla kmeny s největší šířkou kmenů od 35 do 45 cm.

V teritoriích, kde se vyskytoval pouze s. prostřední, byla druhová skladba stromů mírně bohatší (10 druhů) než v teritoriích, ve kterých se nacházel jen s. velký (7 druhů). Některé druhy stromů, jako smrk, borovice, dub a méně také bříza, se objevovaly na alopatrických územích obou druhů. S. velký, preferoval stanoviště, kde převládaly smrky a borovice s občasným výskytem dubů a bříz. Naopak s. prostřední dával přednost spíše dubům, olším, lípám a borovicím, méně pak smrkům. Podíl stromů se v alopatrických teritoriích obou druhů výrazně lišil. U s. velkého se objevovalo markantně více smrků než u s. prostředního (48 % vs. 5 %). Menší rozdíl byl u borovic (32 % vs. 18 %) a bříz (8 % vs. 2 %). U s. prostředního v alopatrii bylo nápadně větší množství olší (21 % vs. 0,3 %) a dubů (33 % vs. 11 %).

Druhová skladba stromů ve všech teritoriích s. prostředního a s. velkého (tzn. jak ve sdílených, tak alopatrických teritoriích) byla i přes menší odlišnosti obdobná (Příloha 14 a 18). Ve všech teritoriích obou druhů bylo podobné množství dubů (s. prostřední 44 %, s. velký 39 %), lip (19 % vs. 14 %), akátů (u obou 2 %), osik (u obou 2 %), bříz (1 % vs. 3 %), javorů klenů (2 % vs. 0 %), javorů mléčů (1 % vs. 0 %), vrb (0 % vs. 1 %) a střemch (2 % vs. 0 %). Větší rozdíl se objevil u smrku (3 % vs. 14 %) a borovice (4 % vs. 11 %), které se vyskytovaly častěji ve všech teritoriích s. velkého. Olše byly hojnější ve všech teritoriích s. prostředního (19 % vs. 11 %).

Na samostatných územích s. prostředního a s. velkého se nejčtenější šířka kmene značně lišila. S. prostřední měl ve svých teritoriích více stromů s větší DBH. Jednalo se o duby (s. prostřední 55–74 cm, s. velký 25–35 cm) a o smrky (s. prostřední 25–53 cm, s. velký 15–40 cm). U borovice to bylo naopak – s. prostřední upřednostňoval stromy s menším průměrem (20–30 cm), kdežto s. velký borovice s větším průměrem kmene (35–45 cm).

4.2 První kanonická osa

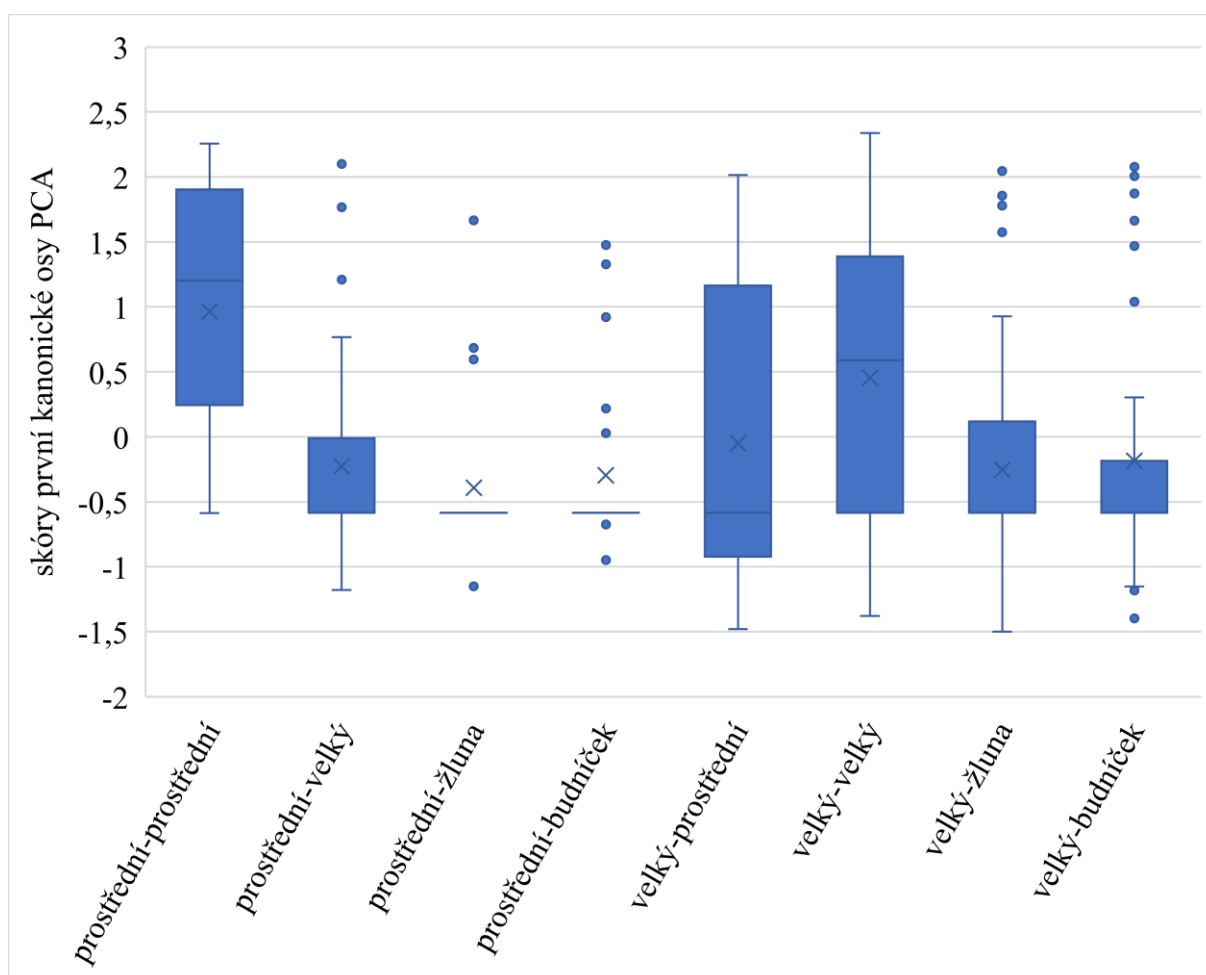
Prokázala jsem vliv interakce testovaného druhu a prezentovaného stimulu na variabilitu skóre první kanonické osy, která popisuje aktivitu sledovaného strakapouda, jeho ochotu se přiblížit ke stimulu, pohybovat se v jeho okolí a naletovat na něj (LM, $F = 7,738$, $P < 0,001$).

Post hoc analýza ukázala, že s. prostřední reagoval nejsilněji na svou vlastní nahrávku (Obr. 2), průkazně více než na prezentaci s. velkého ($t = 4,826$, $P < 0,001$), žluny šedé

($t = 5,500$, $P < 0,001$) i budnička lesního ($t = 5,112$, $P < 0,001$). Reakce s. prostředního na s. velkého, žlunu i budnička se navzájem nelišily (t menší než 0,7, P větší než 0,9).

S. velký také reagoval nejsilněji na stimul svého vlastního druhu (Obr. 2), průkazně silněji ve srovnání s reakcí na žlunu ($t = 3,374$, $P = 0,019$) a na hranici průkaznosti i s reakcí na budnička ($t = 3,044$, $P = 0,051$). Reakce s. velkého na svůj vlastní druh se ale nelišila od reakce na s. prostředního ($t = 2,406$, $P = 0,242$). Reakce s. velkého na s. prostředního, žlunu a budnička se navzájem také nelišily (t menší než 1, P větší než 0,98).

S. velký reagoval na s. prostředního prokazatelně slaběji než s. prostřední ($t = 4,439$, $P < 0,001$). Na hranici průkaznosti reagoval i s. velký silněji na s. velkého než s. prostřední ($t = 2,968$, $P = 0,064$). Na žlunu ($t = 0,610$, $P = 0,999$) i budnička ($t = 0,494$, $P = 0,999$) reagovaly oba druhy stejně.



Obr. 2 – Vliv prezentovaných stimů a testovaného druhu na variabilitu ve skórech první kanonické osy PCA popisující míru aktivity, ochoty přibližovat se ke stimulu a naletovat na něj.

4.3 Druhá kanonická osa

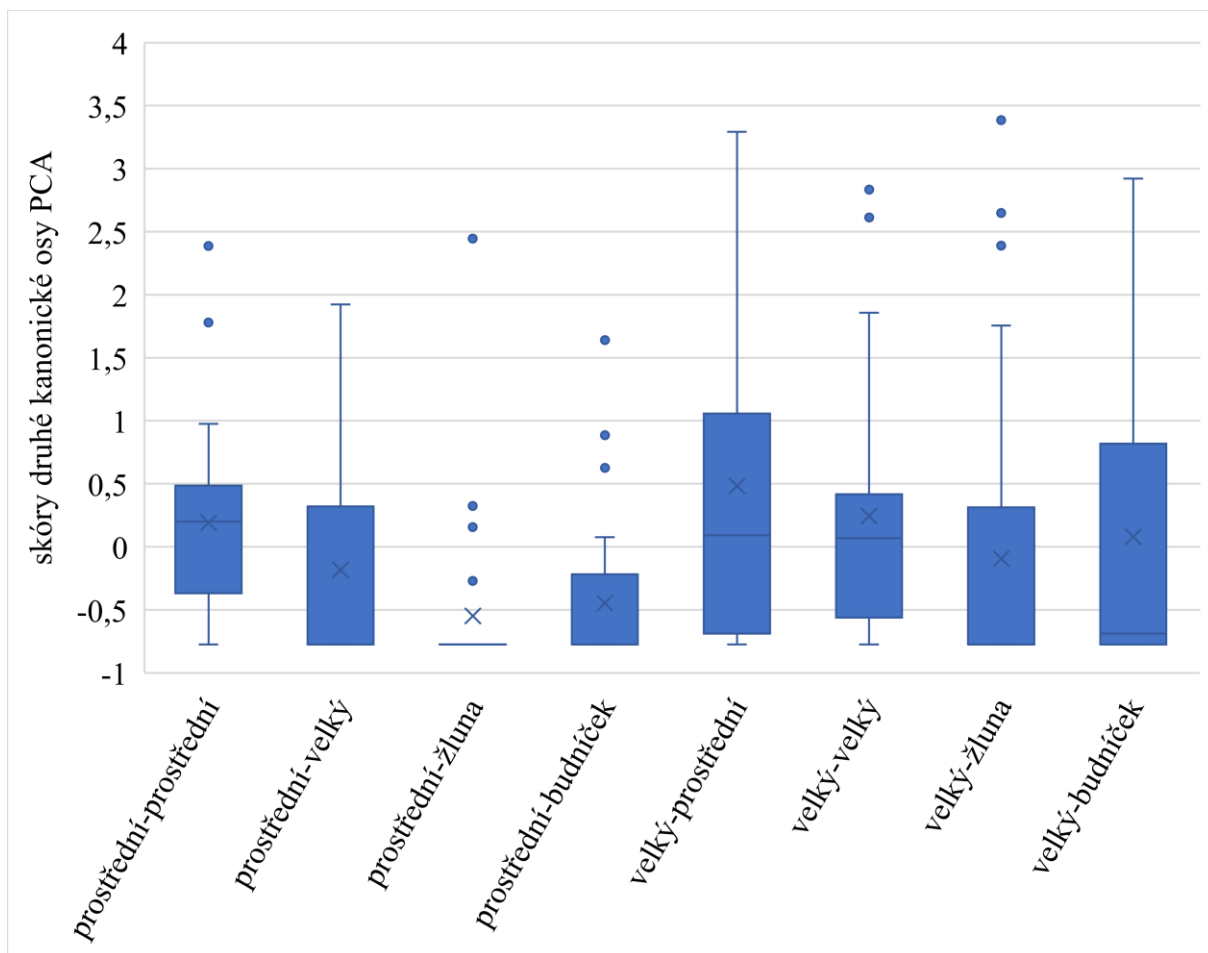
Byl prokázán také vliv interakce testovaného druhu a prezentovaného stimulu na variabilitu skóre druhé kanonické osy, která popisuje dobu strávenou ve vzdálenosti nad 30 m a počet bubnování s. velkého (LM, $F = 4,325$, $P < 0,001$).

Výsledky post hoc analýzy ukázaly, že s. prostřední reagoval nejsilněji na svůj vlastní druh (Obr. 3), nicméně tato reakce byla odlišná od reakce na žlunu šedou na hranici průkaznosti ($t = 0,288$, $P = 0,080$) a od reakce na s. velkého ($t = 1,453$, $P = 0,831$) a budníčka lesního ($t = 2,486$, $P = 0,205$) se nelišila. Reakce s. prostředního na s. velkého, žlunu a budníčka se navzájem nelišila (t menší než 1,5, P větší než 0,8).

S. velký reagoval na s. prostředního ($t = 1,097$, $P = 0,957$), na žlunu šedou ($t = 1,545$, $P = 0,781$) i na budníčka lesního ($t = 0,758$, $P = 0,995$) stejně silně jako na svůj vlastní druh (Obr. 3). Reakce s. velkého na s. prostředního, žlunu a budníčka se navzájem také nelišily (t menší než 2,7, P větší než 0,99).

S. prostřední reagoval na s. velkého stejně silně jako s. velký na svůj druh ($t = 1,790$, $P = 0,626$). Podobně i s. velký reagoval na s. prostředního stejně silně jako s. prostřední ($t = 1,225$, $P = 0,923$). Reakce s. velkého a s. prostředního na žlunu ($t = 1,916$, $P = 0,539$) a budníčka se nelišila ($t = 2,212$, $P = 0,347$).

Lze tedy obecně konstatovat, že variabilita skóre druhé kanonické osy je vysvětlena interakcí testovaného druhu a prezentovaného stimulu jen slabě.



Obr. 3 – Vliv prezentovaných stimulů a testovaného druhu na variabilitu ve skórech druhé kanonické osy PCA, která popisuje dobu strávenou ve vzdálenosti nad 30 m a počet bubnování s. velkého.

5 Diskuze

Nejzásadnějším výsledkem mé práce je, že s. prostřední reaguje na s. velkého slaběji než na svůj vlastní druh. Naopak s. velký reaguje na vlastní druh i na s. prostředního stejně intenzivně. To může být způsobeno buď příliš silnou vnitrodruhovou reakcí s. prostředního, nebo silnou mezidruhovou reakcí s. velkého. Moje výsledky ukazují, že druhá varianta je blíže pravdě. Oba druhy reagovaly na vnitrodruhovou nahrávku silněji, ale mezidruhová reakce byla silnější u s. velkého. To naznačuje jistou asymetrii v ekologických vztazích těchto dvou druhů.

Podobné experimenty studující agresivitu s. prostředního a s. velkého provedla také Cehláriková (2004). Sledovala obdobné reakce: nálet, přelet nad atrapou, přiblížení (výskyt do 20 m od atrapy) a hlasové projevy (výskyt do 20 m od atrapy s vokalizací). Z chování poté Cehláriková vyhodnocovala frekvenci reakcí (počet náletů, přeletů a přemístění), dále rychlost reakcí (přiblížení, přelet a nálet), délku reakce a index agrese, který spojuje všechny typy reakcí. Index agrese určila jako sumu veškerého chování (přiblížení, přelet a nálet), kterou vydělila podílem stráveného času a vzdáleností od atrapy. Tento index by mohl nejlépe odpovídat skórum kanonických os v mé práci.

Cehláriková prováděla pozorování ve dvou obdobích – od poloviny března do dubna (první polovina hnízdního období), kam spadají i mé pokusy a potom od května do června (druhá polovina hnízdního období). V první polovině hnízdního období, kdy oba strakapoudi nejvíce obhajují svá teritoria, zaznamenala vnitrodruhovou agresi nejhojněji, a to sice v podobě přiblížení, přeletů (s. prostřední 79 %, s. velký 59 %) a náletů (s. prostřední 60 %, s. velký 31 %). Nálety byly také rychlejší (60 % s. prostředních a 10 % s. velkých nalétávalo do 200 sekund od začátku pokusu). I když zájem s. velkého o vlastní atrapu trval déle než zájem s. prostředního. Podle indexu agresivity je patrné, že vnitrodruhově reagoval více s. prostřední než s. velký. Jeho reakce (nálety, přelety, přiblížení) na prezentaci vlastního druhu byly též častější a rychlejší (během prvních 100 sekund pokusu reaguje 50 % jedinců). To je ve shodě s mými výsledky. Naopak na mezidruhový stimul v tomto období odpovídal více s. prostřední (nálety, přelety a přiblížení) než s. velký. V přeletech a přiblíženích reagoval s. prostřední na s. velkého také rychleji než naopak (40 % s. prostředních a 20 % s. velkých reagovalo do 200 s od začátku pokusu). Mezidruhový index agresivity byl vyšší u s. prostředního. To je v rozporu s mými výsledky.

V druhé polovině hnízdního období se počet vnitrodruhových náletů u obou druhů průkazně nelišil. I když se snížil u s. prostředního, který měl signifikantně rychlejší

vnitrodruhové reakce, ale jen v přeletech. Oproti první polovině hnízdního období narostla mezidruhová agrese s. velkého vůči s. prostřednímu. S. velký se na hranici průkaznosti častěji přibližoval k mezidruhové atrapě. Přesto jeho reakce na vlastní druh byla nadále agresivnější (ve všech chováních) a rychlejší (přelet, přiblížení). V této době klesla agrese s. prostředního vůči s. velkému a tím pádem vnitrodruhová a mezidruhová agrese s. prostředního byla stejná.

Moje výsledky jsou tedy s Cehlárikovou ve zřejmém rozporu. V jejích experimentech v prvním období, které odpovídá mým pokusům, oba strakapoudi reagovali průkazně více na svůj druh než mezidruhově. Mezidruhová reakce byla silnější u s. prostředního než u s. velkého. Naopak v mých pokusech byla vnitrodruhová i mezidruhová odpověď s. velkého stejná. Tato větší agresivita s. prostředního v pokusech Cehlárikové by se dala vysvětlit jeho menší ekologickou plasticitou. S. velký je považován za generalistu, jak při výběru stanoviště, tak ve složení potravy a jejím sběru (Török 1990, Osiejuk 1996). Naopak s. prostřední je s ohledem na své nároky na stanoviště pokládán za specialistu (Pettersson, 1983). Specialisté se vyskytují více v populacích tvořených jinými specialisty a generalisté jsou častěji v přítomnosti dalších generalistů. Je možné, že specialisté upřednostňují stabilní podmínky prostředí, kdežto generalisté nestabilní, ať už jsou způsobeny člověkem nebo přírodními poměry. Úspěch generalistů na takových místech je pravděpodobně způsoben uvolněním se z konkurence se specialisty (Julliard et al. 2006). Pro s. prostředního je uhájení území existenčně důležité. Silnější agresivita s. prostředního vůči s. velkému by se tedy dala vysvětlit tím, že s. prostřední by po konkurenčním vyloučení neměl dostatek vhodných stanovišť, kde by nemusel čelit vnitrodruhové kompetici.

Podobným pokusům se věnovala také Humlová (2014), která se zabývala agresivitou šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*) a šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*). Přestože studovala odlišné druhy, metodika jejího pokusu byla srovnatelná. Během hnízdní sezóny (březen a duben) prováděla playbackové experimenty, v nichž prezentovala oba druhy šoupálků, brhlíka lesního a červenku obecnou (*Erithacus rubecula*). V každém pokusu zaznamenávala vzdálenost a výšku od atrapy, přesuny mezi stromy a vokalizační projev (zpěv a vzrušené volání). Poté analyzovala čas strávený v určité vzdálenosti od atrapy (0 m, v prostoru 5 x 5 m a prostoru větším než 15 x 15 m), počet přesunů ze stromu na strom, počet zpěvů a varovných volání.

Její experimenty naznačují, že š. dlouhoprstý a š. krátkoprstý reagují nejagresivněji vnitrodruhově. Ale š. krátkoprstý je na svůj druh stejně agresivní jako na š. dlouhoprstého. Agresivita š. dlouhoprstého na š. krátkoprstého je obdobná jako na oba kontrolní druhy.

Humlová dospěla k závěru, že š. dlouhoprstý, jakožto generalista s širší nikou, není nucen k obhajování teritoria proti š. krátkoprstému. Proto nejspíš toleruje specializovanějšího š. krátkoprstého, což umožňuje překryv jejich teritorií. Specializovaný š. krátkoprstý naopak ve snaze zbavit se potravní konkurence, vyhání š. dlouhoprstého ze svého teritoria.

Moje výsledky ukazují asymetrii v mezidruhových reakcích, ale na rozdíl od Humlové a Cehlárikové, nastiňují přesně opačný trend, kdy je generalistický druh – s. velký agresivnější a teritoriálnější vůči specializovanému s. prostřednímu. Možným vysvětlením je, že se v posledních desetiletích role obou druhů strakapoudů změnily. S. prostřední se na mnoha územích střední Evropy silně šíří a může tak měnit své ekologické nároky. Dhondt (2012) poukazuje, že výsledky stejných experimentů se nemusí shodovat, jelikož zdroje a početnost populace se liší v čase a prostoru. Kosiński zpozoroval během několika let posun s. prostředního od starých dubových lesů s brázditou kůrou k okrajům lesů se zastoupením jiných listnatých stromů. Dnes se s. prostřední nachází i ve vrbotopolových luzích a mokřadních olšinách, kde má dostatek možností pro tesání hnízda (Kosiński 2006). Šíření s. prostředního dokládá mapa jeho výskytu v ČR (Příloha 3). Bylo zaznamenáno obsazování nových lokalit, a také zvyšování hustoty populací v jiných zemích střední a západní Evropy (Pykal 2020). Je tedy možné, že se od doby pokusů Cehlárikové přizpůsobil kompetičnímu tlaku s. velkého a už není tak úzce vázán na konkrétní prostředí.

To dokumentuje i moje analýza zastoupení dřevin v teritoriích obou druhů strakapoudů. Na alopatrických územích se strakapoudi odlišují, přesto oba mají poměrně širokou a silně se překrývající niku. Překryv se objevuje i u jejich teritorií, což se shoduje s prací Bachmanna a Pasinelliho z roku 2002, kteří sledovali velikost a využití teritorií těchto druhů v dubohabrovém lese Niderholz. Pokusy probíhaly v lese o rozloze 760 hektarů, u obcí Rheinau a Marthalen v severním Švýcarsku. Šlo o částečně obhospodařovaný výmladkový les. Nejvíce zde byly zastoupeny staré duby, které porůstaly asi jednu třetinu lesa. Zbývající dvě třetiny byly tvořeny převážně smrkem, borovicí lesní, bukem a dalšími listnatými stromy. Niderholz je významným hnízdištěm s. prostředního. K určení jádrové oblasti a domovských okrsků použili metodu minimálního konvexního polygonu. Zaznamenávali také vnitrodruhové i mezidruhové chování jedinců (pozorování/vokalizace, vzletnutí bez boje, boj). V jejich experimentech se domovské okrsky a jádrové oblasti s. prostředních v zimě (11. ledna – 28. února) překrývaly s domovskými okrsky a jádrovými zónami s. velkých místy až stoprocentně. Na jaře (1. března – začátek hnízdění) se jádrové zóny obou druhů zcela

překrývaly. Na rozdíl od mých lokalit, nenalezli Bachmann a Pasinelli žádné teritorium, kde by se vyskytoval jen jeden z obou strakapoudů.

Stejně jako v mých pokusech, byly vnitrodruhové interakce mezi s. velkými mnohem častější než mezi s. prostředními. Bachmann a Pasinelli dále popisují, že tyto interakce mnohdy končily bojem, což jsem ve svých experimentech nezaznamenala. Na bojích o území a o obranu hnízdní dutiny se u Bachmanna a Pasinelliho ve stejné míře podílely obě pohlaví. Z mezidruhových interakcí převažovala vokalizace, občas bylo spatřeno i vzletnutí bez boje. Podle autorů je ale mezidruhová konkurence těchto druhů velmi malá (Bachmann & Pasinelli 2002).

Cehláriková na rybníčních hrázích v CHKO Třeboňsko (Rožmberk, Opatovický a Novořecký rybník) ukázala, že se biotopové preference obou druhů výrazně liší. S. velký měl tendenci vyhýbat se lesům s velmi širokým DBH a mrtvým stromům, což byl naopak preferovaný habitat s. prostředního. U s. prostředního se objevují nejčastěji staré a poškozené stromy, ale u s. velkého spíše stromy mladé a zdravé (Cehláriková 2004). Kosiński (2006), který studoval vztah mezi velikostí teritoria, typem a stářím lesa a rozmnožováním s. velkého a s. prostředního, došel k podobnému zjištění. S. velký se podle něj vyhýbal bukovým a lužním lesům tvořených zejména mokřadními olšinami, méně pak jilmem a vrbotopolovými luhy. To může být podle Bachmanna a Pasinelliho (2002) zapříčiněno nepřímou nadměrnou konkurencí nebo snahou o její snížení. Dále se Cehláriková zabývala i preferencí hnízdních stromů. S. prostřední mívá dutiny většinou v neživé části starých nemocných dubů, které mají jen několik živých větví. Navíc pravděpodobně preferuje hnízdní dutiny na hrázích rybníků. Naopak s. velký neupřednostňuje žádný druh stromu a dutiny staví obvykle v živých částech stromů mnohdy v souvislém lesním porostu (Cehláriková 2004). Je pravděpodobné, že si vybírá hnízdiště podle dostupnosti hnízdních stromů, a ne podle potravní nabídky (Kosiński & Wienicki 2004).

Naopak v mých teritoriích docházelo často k překryvu obou druhů. V alopatrické situaci byla druhová skladba i velikostní rozložení jednotlivých druhů stromů odlišná, ale když se porovnají všechna teritoria obou druhů jsou rozdíly minimální. V mnou sledovaných teritoriích s. prostředního nebyla zjevná žádná preference pro velmi silné duby jako v práci Cehlárikové. Naopak mnohdy se i v alopatrických teritoriích vyskytovaly borovice a olše. V mých pokusech jsem nicméně našla tři teritoria s. prostředního na Nadějských rybnících, kde se pravděpodobně nevyskytoval s. velký. Tato teritoria obsahovala mnoho velmi silných dubů, což odpovídá tomu, co našla Cehláriková.

Lze nicméně konstatovat, že ekologická nika s. prostředního se během posledních 20 let výrazně rozšířila. S. velký tak vidí ve s. prostředním významnějšího konkurenta než dříve, to se projevuje i v jeho teritoriální agresi vůči němu. Reakce s. velkého na s. prostředního byla však velmi variabilní. Někteří jedinci na něj reagovali silněji než na vlastní druh, jiní naopak nereagovali prakticky vůbec. Je zjevné, že síla mezidruhové reakce s. velkého je ovlivněna tím, nakolik s ním sdílí teritorium, resp. nakolik se vůbec mohou potkat (s. velcí z podhorských oblastí reagovali velmi slabě). Množství provedených pokusů v mé práci nicméně neumožňuje zhodnocení tohoto efektu. Bude nutné provést další experimenty se s. velkými z různých habitatů, aby bylo možné zhodnotit význam tohoto efektu. Další výzkum by bylo potřeba věnovat mikrohabitatovým preferencím obou druhů. Je očividné, že oba druhy dokáží sdílet teritoria. Je tedy nezbytné, aby se naučily území využívat odlišně, sbírat potravu na jiných místech (na zemi, na kmenech, na větvích, ze dřeva, z kůry, z povrchu), nebo shánět odlišnou potravu (mravence, larvy).

6 Závěr

- S. prostřední je vnitrodruhově agresivnější než s. velký, což se shoduje s prací Cehlárikové (2004).
- Mezidruhová reakce s. prostředního je však silnější než u s. velkého, což je výsledek opačný než u Cehlárikové. S. prostřední má v současné době mnohem širší niku než mezi lety 2002 a 2003, kdy prováděla své pokusy Cehláriková. To naznačuje, že s. velký už pro s. prostředního představuje menšího konkurenta než naopak.
- Teritoria s. prostředního a s. velkého se velmi často překrývají (minimálně v 7 z 19 případů).
- Oba druhy strakapoudů preferují podobné druhové složení lesa.
- S. velcí z různých habitatů reagují pravděpodobně na s. prostředního odlišně. Je nicméně potřeba tyto rozdíly dále studovat.
- Další výzkum by se mohl zaměřit také na to, jak jsou oba druhy segregovány na mikrohabitatové a potravní úrovni.

8 Literatura

1. **Alatalo R V, Gustafsson L, Linden M & Lundberg A (1985)** Interspecific Competition and Niche Shifts in Tits and the Goldcrest: An Experiment. *Journal of Animal Ecology*, 54 (3): 977–984.
2. **Anděra M & Sovák J (2018)** Atlas fauny České republiky. Academia, Praha.
3. **AOPK ČR (2022)** Nálezová databáze ochrany přírody. [on-line elektronická georeferencovaná databáze; portal.nature.cz]. Verze 2011. Praha. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. [citováno 2022-2-22]. Výskyt a rozšíření druhů živočichů, rostlin a hub na území ČR.
4. **Bachmann S & Pasinelli G (2002)** Raumnutzung syntop vorkommender Buntspechte *Dendrocopos major* und Mittelspechte *D. medius* und Bemerkungen zur Konkurrenzsituation. *Der Ornithologische Beobachter*, 99: 33–48.
5. **BirdLife International (2016)** *Dendrocopos major*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22681124A87323054. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22681124A87323054.en>. Accessed on 07 March 2022.
6. **BirdLife International (2018)** *Leiopicus medius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22681114A132055069. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22681114A132055069.en>. Accessed on 07 March 2022.
7. **Bonniers A (2004)** Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu. Svojtka & Co., Praha.
8. **Brawn J D, Boecklen W J & Balda R P (1987)** Investigations of density interactions among breeding birds in ponderosa pine forests: correlative and experimental evidence. *Oecologia*, 72: 348–357.
9. **Case T J & Taper M L (2000)** Interspecific Competition, Environmental Gradients, Gene Flow, and the Coevolution of Species' Borders. *The American Naturalist*, 155 (5): 583–605.
10. **Cehláriková P (2004)** Agresivní chování strakapouda prostředního (*Picoides medius*) a strakapouda velkého (*Picoides major*). Magisterská diplomová práce. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
11. **Dhondt A A (2012)** Interspecific Competition in Birds. Oxford University Press, New York.
12. **Frei B, Nocera J J & Fyles J W (2015)** Interspecific competition and nest survival of the threatened Red-headed Woodpecker. *Journal of Ornithology* 156, 743–753.

- 13. Gebauer A, Kaiser M & Wallschläger D (1984)** Beobachtungen zum Verhalten und zur Lautgebung des Mittelspechts (*Dendrocopos medius*) während der Nestlingszeit. Teil I: Brutbiologische Daten und Verhalten. Beiträge zur Vogelkunde, 30: 115–137.
- 14. Hogstad O (1976)** Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* and three *Dendrocopos* species. Ibis, 120 (2): 198–203.
- 15. Hudec K & Št'astný K (2005)** Fauna ČR. Ptáci 2/ I Academia, Praha.
- 16. Humlová A (2014)** Mezidruhová agrese šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) a šoupálka krátkoprstého (*C. brachydactyla*). Bakalářská práce. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- 17. Christman B J & Dhondt A A (1997)** Nest Predation in Black-Capped Chickadees: How Safe Are Cavity Nests? The Auk, 114 (4): 769–773.
- 18. Ingold D J (1989)** Nesting Phenology and Competition for Nest Sites among Red-Headed and Red-Bellied Woodpeckers and European Starlings. The Auk, 106 (2): 209–217.
- 19. Ingold D J (1994)** Influence of Nest-Site Competition between European Starlings and Woodpeckers. The Wilson Bulletin, 106 (2): 227–241.
- 20. Julliard R, Clavel J, Devictor V, Jiguet F & Couvet D (2006)** Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. Ecology Letters, 9: 1237–1244.
- 21. Kappes J J Jr. (1997)** Defining Cavity-Associated Interactions between Red-Cockaded Woodpeckers and Other Cavity-Dependent Species: Interspecific Competition or Cavity Kleptoparasitism? The Auk, 114 (4): 778–780.
- 22. Kosiński Z & Winiecki A (2004)** Nest-site selection and niche partitioning among the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in riverine forest of Central Europe. Ornis Fennica, 81: 145–156.
- 23. Kosiński Z & Winiecki A (2005)** Factors affecting the density of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius*: a macrohabitat approach. Journal of Ornithology, 146 (3): 263–270.
- 24. Kosiński Z (2006)** Factors affecting the occurrence of middle spotted and great spotted woodpeckers in deciduous forests – a case study from Poland. Annales Zoologici Fennici, 43 (2): 198–210.
- 25. Kosiński Z, Ksit P & Winiecki A (2006)** Nest sites of Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpeckers *Dendrocopos medius* in Near-Natural and Managed Riverine Forests. Acta Ornithologica, 41 (1): 21–32.

- 26. Kosiński Z & Ksit P (2007)** Nest Holes of Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major* and Middle Spotted Woodpeckers *D. medius*: Do they Really Differ in Size? *Acta Ornithologica*, 42 (1): 45–52.
- 27. Kosiński Z, Pluta M, Ulanowska A, Walczak Ł, Winiecki A & Zarebski M (2018)** Do increases in the availability of standing dead trees affect the abundance, nest-site use, and niche partitioning of great spotted and middle spotted woodpeckers in riverine forests? *Biodiversity and Conservation*, 27.
- 28. Martin T E (1993)** Evolutionary Determinants of Clutch Size in Cavity-Nesting Birds: Nest Predation or Limited Breeding Opportunities? *The American Naturalist*, 142 (6): 937–946.
- 29. 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. *The Condor*, 106 (1): 5–19.
- 30. Mazgajski T D (2000)** Competition for nest sites between the Starling *Sturnus vulgaris* and other cavity nesters – study in forest park. *Acta Ornithologica*, 35 (1): 103–107.
- 31. Mazgajski T D & Rejt Ł. (2006)** The effect of forest patch size on the breeding biology of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*. *Annales Zoologici Fennici*, 43 (2): 211–220.
- 32. Merilä J & Wiggins D A (1995)** Interspecific Competition for Nest Holes Causes Adult Mortality in the Collared Flycatcher. *The Condor*, 97 (2): 445–450.
- 33. Nicolai V (1986)** The Bark of Trees: Thermal Properties, Microclimate and Fauna. *Oecologia*, 69 (1): 148–160.
- 34. Nilsson S G (1984)** The Evolution of Nest-Site Selection among Hole-Nesting Birds: The Importance of Nest Predation and Competition. *Ornis Scandinavica*, 15 (3): 167–175.
- 35. Osiejuk T S (1996)** Locomotion patterns in wintering bark-foraging birds. *Ornis Fennica*, 73: 157–167.
- 36. Osiejuk T S (1998)** Study on the intersexual differentiation of foraging niche in relation to abundance of winter food in Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Acta Ornithologica*, 33 (3): 135–141.
- 37. Paclík M & Reif J (2005)** Hnízdění ptáků ve stromových dutinách. *Sylvia*, 41: 1–15.
- 38. Pasinelli G (2000)** Oaks (*Quercus* sp.) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation*, 93: 227–235.

- 39. Pasinelli G (2007)** Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*: implications for forest management and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1283–1298.
- 40. Pettersson B (1983)** Foraging Behaviour of the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos Medius* in Sweden. *Holarctic Ecology*, 6 (3): 263–269.
- 41. 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.
- 42. Pykal J (2020)** Strakapoud prostřední (*Dendrocopos medius*) v jižních Čechách: historie a současnost. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy*, 60: 106–115.
- 43. Schulze A, Roché JC, Chappuis C, Dingler KH, Werle A (2003)** Die Vogelstimmen Europas, Nordafrikas und Vorderasiens. 819 Vogelarten auf 17 Audio-CDs, zvukové CD – audiokniha.
- 44. Stański T, Czeszczewik D, Stańska M & Walankiewicz W (2020)** Foraging behaviour of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in relation to sex in primeval stands of the Białowieża National Park. *Acta Ornithologica*, 55 (1): 120–128.
- 45. Stański T, Stańska M, Gołowski A & Czeszczewik D (2021)** Foraging Site Selection of the Middle Spotted Woodpecker (*Leiopicus medius* L.) in Primeval Oak-Lime-Hornbeam Forest of the Białowieża National Park: Comparison of Breeding and Non-Breeding Seasons. *Forests*, 12: 837–848.
- 46. Török J (1990)** Resource Partitioning among Three Woodpecker Species *Dendrocopos* spp. during the Breeding Season. *Holarctic Ecology*, 13 (4): 257–264.
- 47. Veselý P (2012)** Inventarizační průzkum NPP Terčino údolí. AOPK ČR.
- 48. Wesolowski T & Tomiałojć L (1986)** The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primeval forest – preliminary data. *Acta Ornithologica*, 22: 1–21.
- 49. Williams J B & Batzli G O (1979)** Competition among Bark-Foraging Birds in Central Illinois: Experimental Evidence. *The Condor*, 81 (2): 122–132.
- 50. Winkler H (1973)** Nahrungserwerb und Konkurrenz des Blutspechts, *Picooides* (*Dendrocopos*) *syriacus*. *Oecologia*, 12: 193–208.

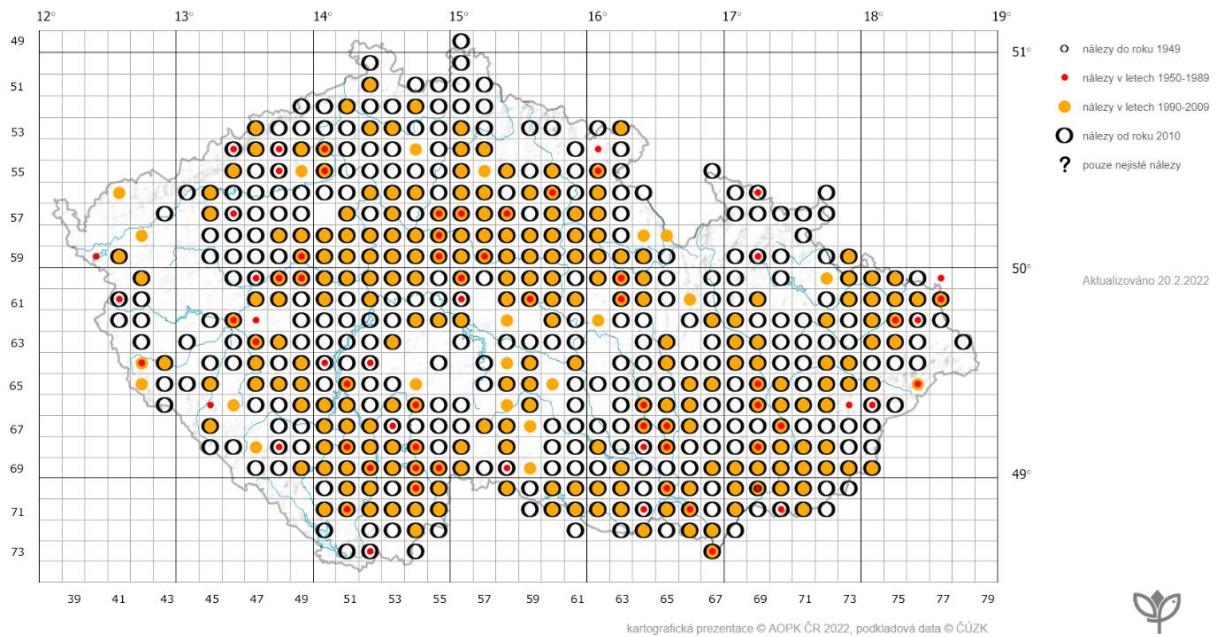
9 Přílohy



Příloha 1 – Strakapoud prostřední (*Leiopicus medius*), dospělý samec. Autor: Lubomír Doubek.



Příloha 2 – Mapa celosvětového areálu výskytu strakapouda prostředního (BirdLife International 2018).



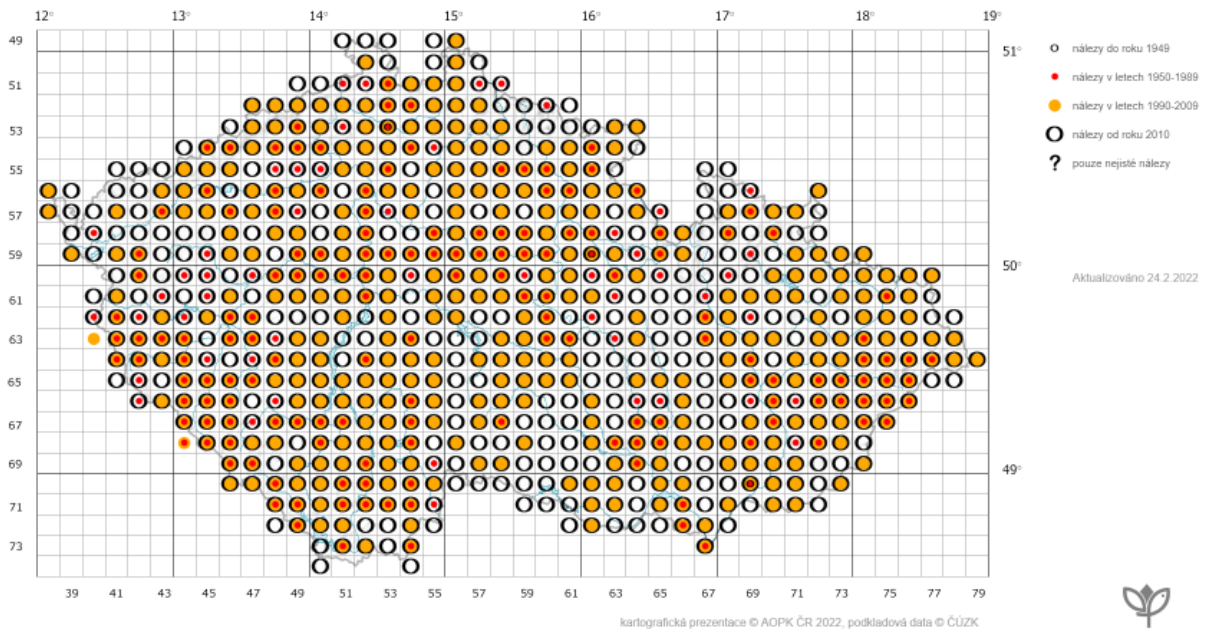
Příloha 3 – Rozšíření strakapouda prostředního v České republice v průběhu posledních 80. let (AOPK ČR 2022).



Příloha 4 – Strakapoud velký (*Dendrocopos major*), dospělý samec. Autor: Lubomír Doubek.



Příloha 5 – Mapa celosvětového areálu výskytu strakapouda velkého (BirdLife International 2016).



Příloha 6 – Rozšíření strakapouda velkého v České republice v průběhu posledních 80. let (AOPK ČR 2022).



Příloha 7 – Přehled pokusných lokalit.



Příloha 8 – Teritoria strakapouďů prostředních na lokalitě Nové Hrady.



Příloha 9 – Teritoria strakapouďů velkých na lokalitě Hojná Voda.



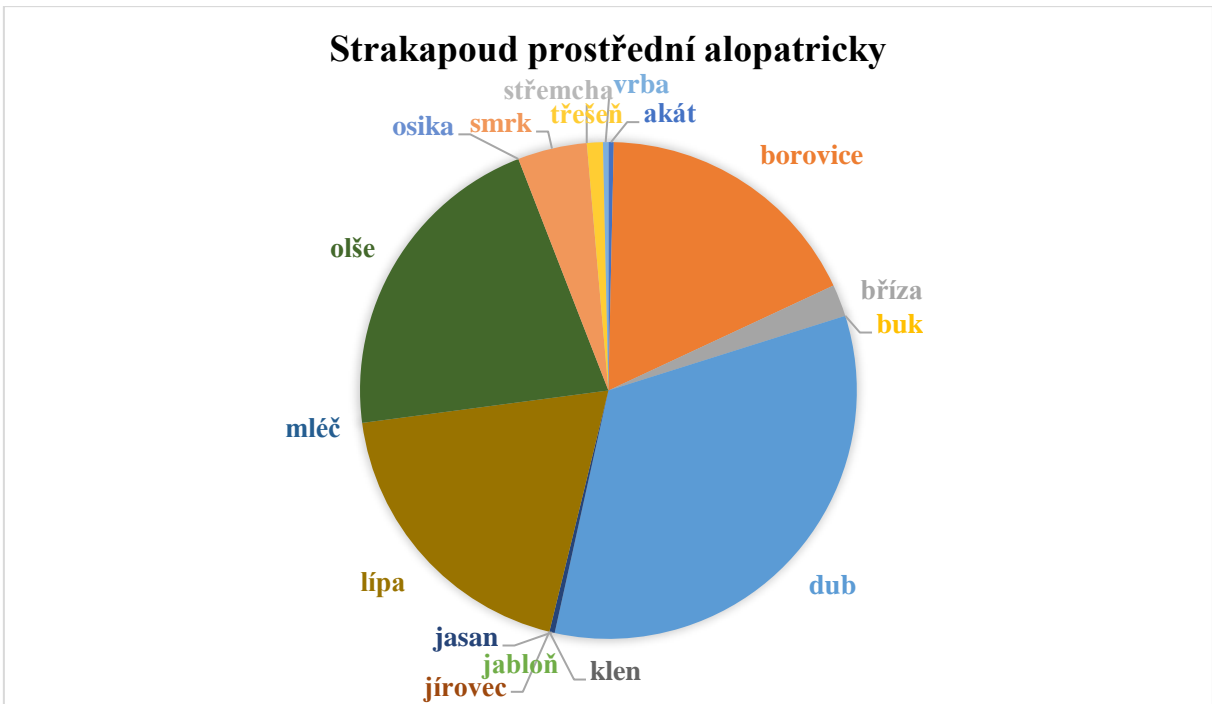
Příloha 10 – Teritoria strakapouďů velkých (žlutě) a prostředních (červeně) na lokalitě Nadějská rybniční soustava.



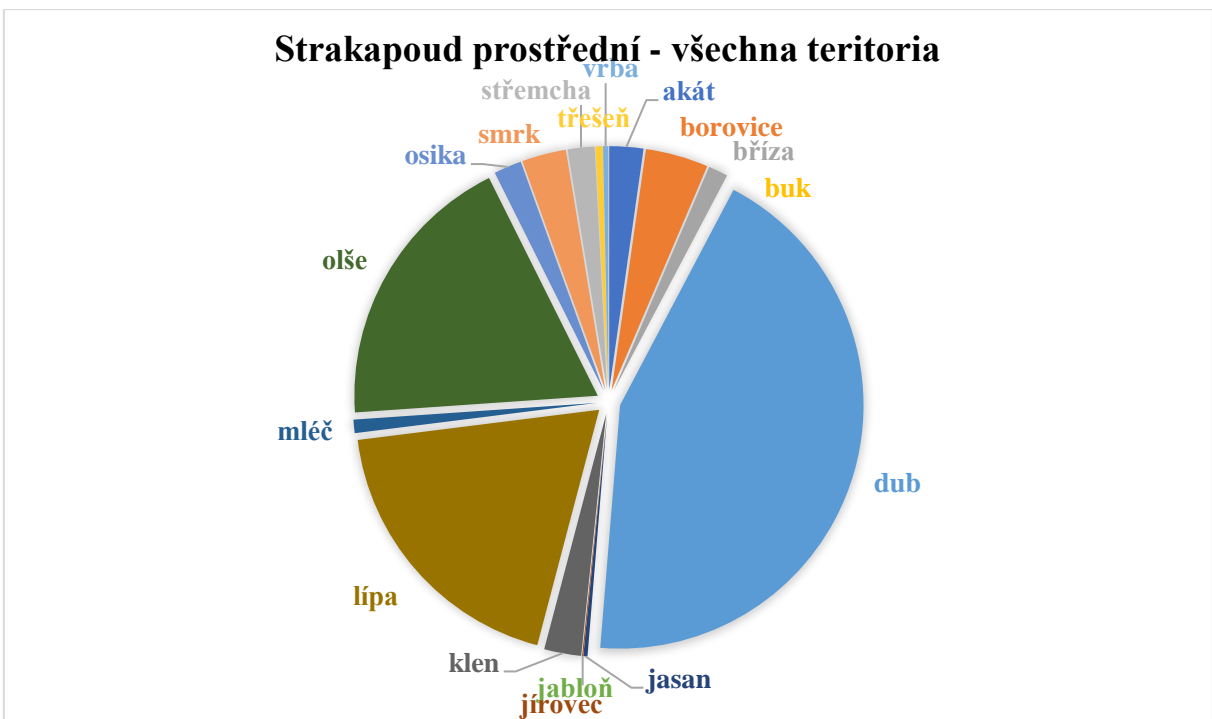
Příloha 11 – Teritoria strakapoudů velkých na lokalitě Mokré.



Příloha 12 – Teritoria strakapoudů velkých (žlutě) a prostředních (červeně) na lokalitě Čejkovice.



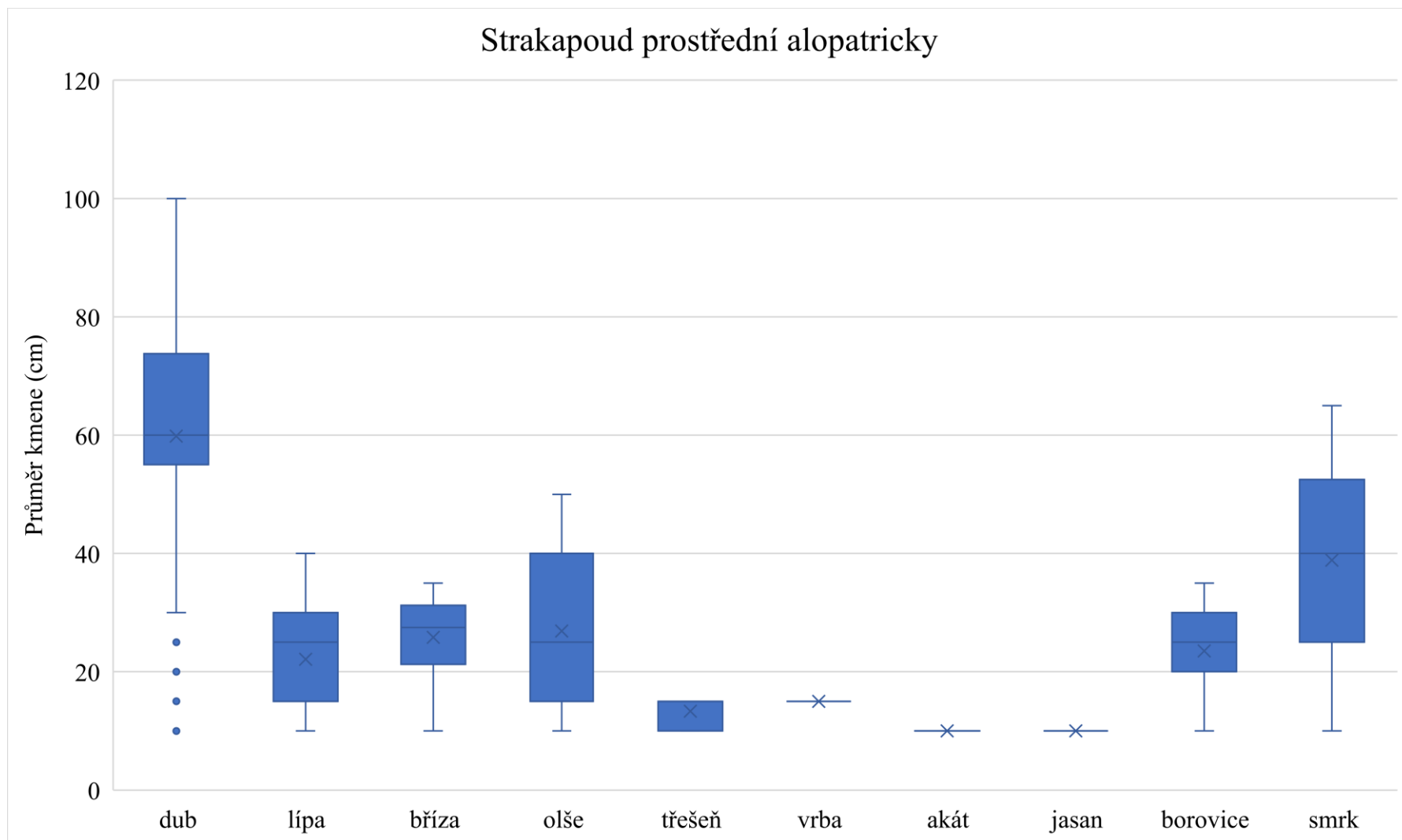
Příloha 13 – Zastoupení druhů stromů v teritoriích strakapouda prostředního, kde se nevyskytoval strakapoud velký.



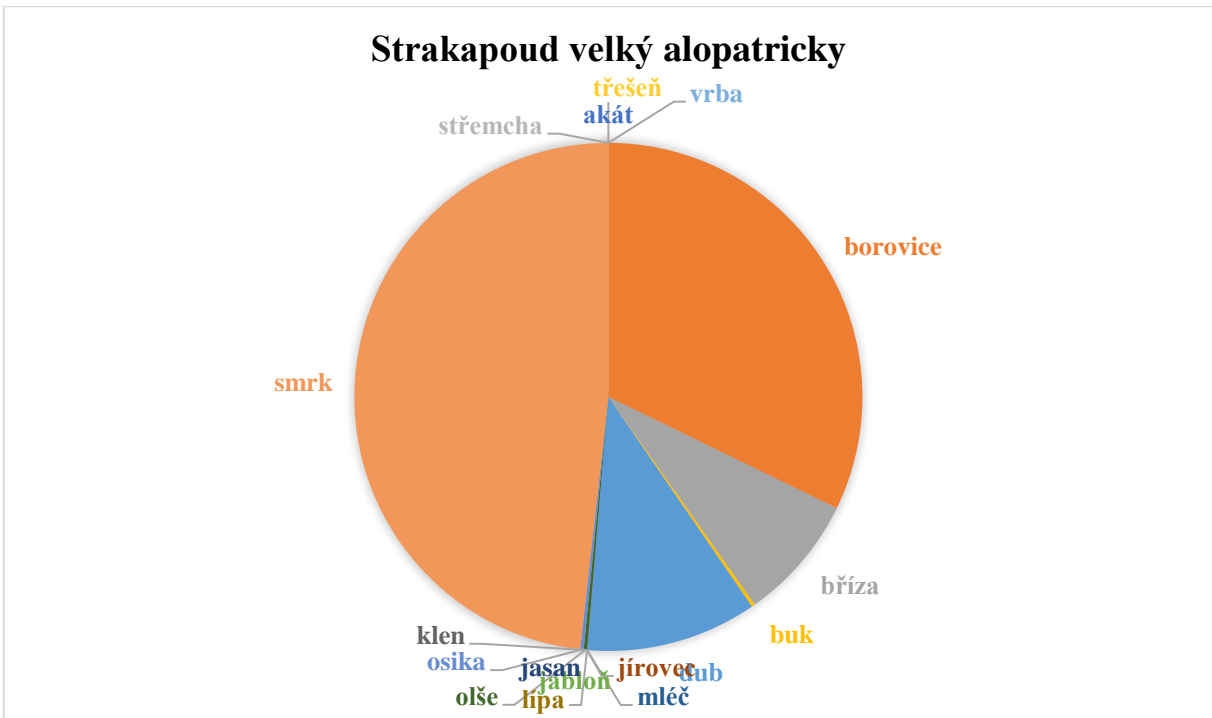
Příloha 14 – Zastoupení druhů stromů ve všech teritoriích strakapouda prostředního, kde se vyskytoval alopaticky i sympaticky se strakapoudem velkým.

Latinský název	Český název	Lokalita a teritorium											
		Nové Hrady		Nadějská rybníční soustava								Čejkovice	
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12
<i>Pinus sylvestris</i>	borovice lesní	0	2	1	0	5	1	1	0	51	0	0	0
<i>Betula pendula</i>	bříza bělokorá	0	0	7	0	0	2	3	0	6	0	1	0
<i>Quercus robur/petraeus</i>	dub letní/zimní	1	12	145	46	31	43	90	28	36	32	107	67
<i>Fraxinus excelsior</i>	jasan ztepilý	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	javor klen	13	17	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	javor mléč	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aesculus hippocastanum</i>	jírovec maďal	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia sp.</i>	lípa	44	17	0	0	19	4	38	53	0	2	24	76
<i>Alnus sp.</i>	olše	18	1	19	58	54	60	3	14	11	36	0	0
<i>Picea abies</i>	smrk ztepilý	2	7	2	0	2	3	0	13	0	0	5	9
<i>Prunus padus</i>	střemcha obecná	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	topol osika	0	0	13	2	1	1	6	0	0	0	4	0
<i>Robinia pseudoacacia</i>	trnovník akát	1	0	0	0	3	0	28	0	0	1	0	0
<i>Prunus avium</i>	třešeň ptačí	0	0	1	1	2	0	0	1	2	0	0	0
<i>Salix sp.</i>	vrba	0	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0
Počet stromů celkem:		96	57	188	136	117	114	175	109	107	72	141	152

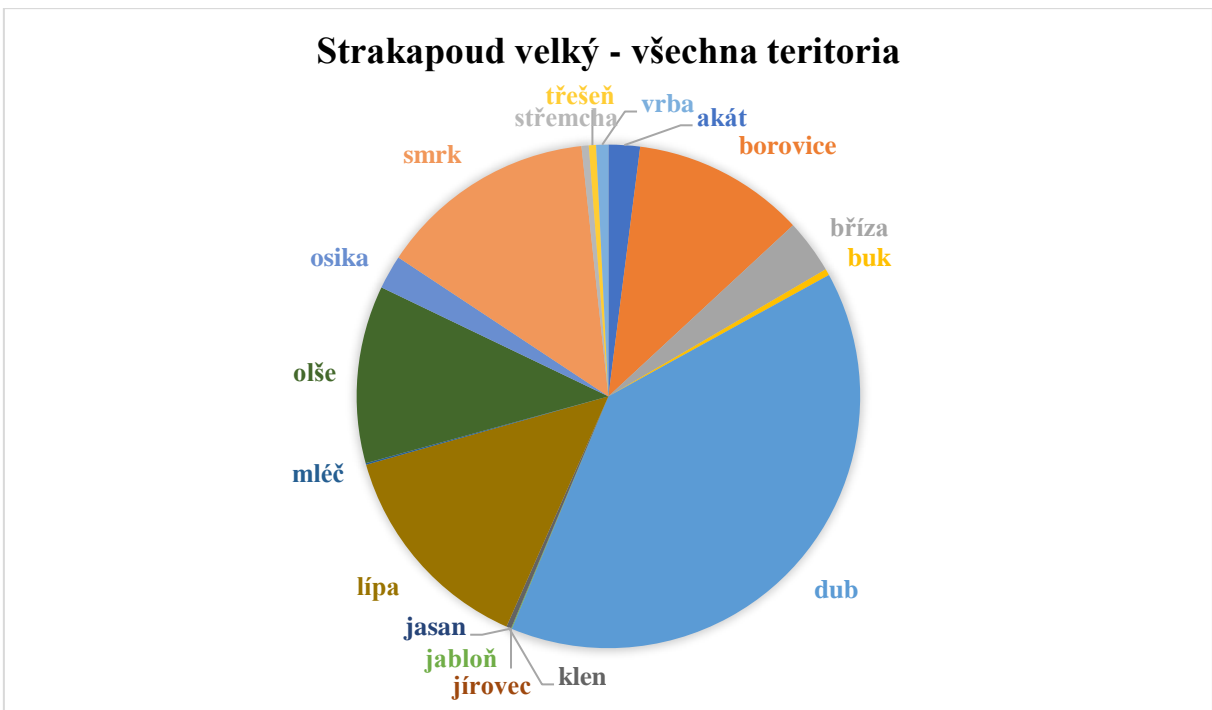
Příloha 15 – Počet jednotlivých druhů stromů v teritoriích strakapouda prostředního. Písmeno P označuje sledovaná teritoria.



Příloha 16 – Rozložení průměrů kmenů jednotlivých druhů stromů vyskytujících se v teritoriích strakapouda prostředního, v nichž se nevyskytoval strakapoud velký.



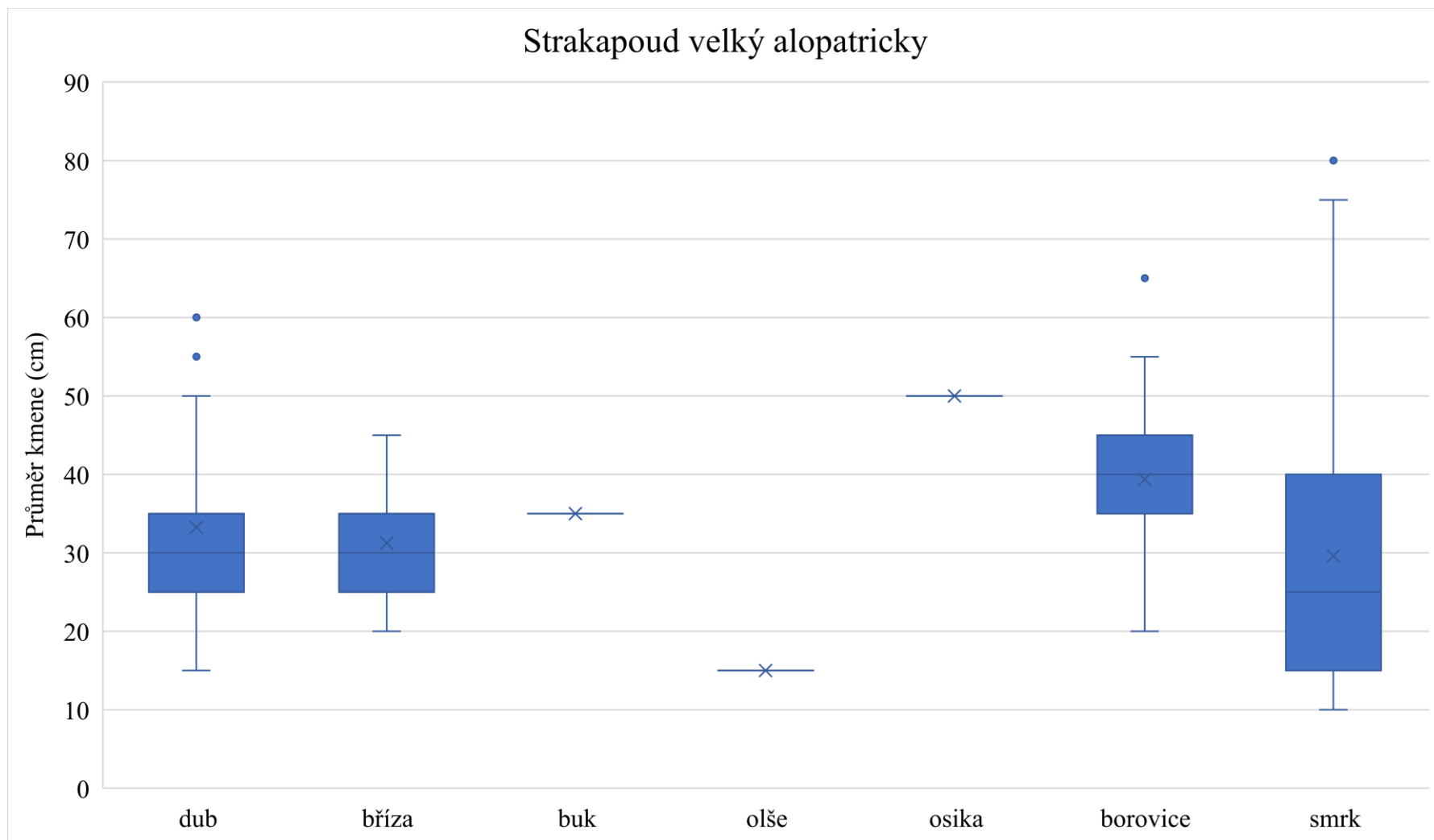
Příloha 17 – Zastoupení druhů stromů v teritoriích strakapouda velkého, kde se nevyskytoval strakapoud prostřední.



Příloha 18 – Zastoupení druhů stromů ve všech teritoriích strakapouda velkého, kde se vyskytoval alopatricky i sympatricky se strakapoudem prostředním.

Latinský název	Český název	Lokalita a teritorium													
		Hojná Voda		Nadějská rybníční soustava						Mokré		Čejkovice			
		V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12	V13	V14
<i>Pinus sylvestris</i>	borovice lesní	0	1	1	6	5	1	1	54	76	68	0	0	1	0
<i>Betula pendula</i>	bříza bělokorá	2	8	7	1	0	2	3	16	23	3	1	0	1	0
<i>Fagus sylvatica</i>	buk lesní	0	1	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus robur/petraeus</i>	dub letní/zimní	0	0	145	46	31	43	90	86	0	49	107	67	32	62
<i>Malus sylvestris</i>	jabloň lesní	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	javor klen	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i>	javor mléč	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia sp.</i>	lípa	0	0	0	0	19	4	38	7	0	0	24	76	26	76
<i>Alnus sp.</i>	olše	0	0	19	36	54	60	3	12	1	0	0	0	35	0
<i>Picea abies</i>	smrk ztepilý	68	72	2	0	2	3	0	17	16	61	5	9	10	5
<i>Prunus padus</i>	střemcha obecná	0	0	0	7	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Populus tremula</i>	topol osika	0	0	13	2	1	1	6	14	1	0	4	0	0	0
<i>Robinia pseudoacacia</i>	trnovník akát	0	0	0	0	3	0	28	3	0	0	0	0	5	0
<i>Prunus avium</i>	třešeň ptačí	0	0	1	5	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Salix sp.</i>	vrba	0	0	0	4	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
Počet stromů celkem:		70	82	188	109	117	114	175	231	117	181	141	152	110	143

Příloha 19 – Počet jednotlivých druhů stromů v teritoriích strakapouda velkého. Písmeno V označuje sledovaná teritoria.



Příloha 20 – Rozložení průměrů kmenů jednotlivých druhů stromů vyskytujících se v teritoriích strakapouda velkého na územích, kde se strakapoud prostřední nevyskytuje (Hojná Voda, Mokré).