

## Ďatle ako konzumenti imág lykožrúta smrekového (*Ips typographus*) počas zrelostného žeru: prípadová štúdia

### *Woodpeckers as consumers of adult European Spruce Bark Beetles (*Ips typographus*) during maturation feeding: a case study*

Štefan PAVLÍK

Výskum ekologických procesov, Cesta armády 235/7, 962 63 Pliešovce, Slovensko;  
e-mail: spavlik235@gmail.com

**Abstract.** *At least 10 woodpeckers of 4 species excavated bark beetle imagoes during their maturation feeding within a 0.25 ha forest spot with 6 Norway spruces trees (*Picea abies*) infested by the European spruce bark beetle (*Ips typographus*) near Zvolen (central Slovakia) during one day of continuous observations (12 September 2015, from 6:00 a.m. to 7:00 p.m. of CEST): 2 males, 3 females and 1 young of *Dendrocopos major*, 1 female of *D. medius*, 1 female of *D. leucotos*, and 1 male and 1 female of *Dryocopus martius*. Up to 4–6 woodpeckers excavate simultaneously within the infested spot. Woodpeckers excavating *I. typographus* spent on one tree continuously 4–84 min (28 min in average). From the total time spent by individual woodpeckers by excavation (951 “woodpecker-minutes”), 17% of excavating activity was associated with *D. major* males, 55% with *D. major* females, 8% with *D. major* young, 2% with *D. medius* female, 9% with *D. leucotos* female, 7% with *D. martius* male and 2% with *D. martius* female woodpeckers. At least one excavating woodpecker was observed within the infested spot in 57% of the total time of observations. Excavation of bark beetles by woodpeckers peaked between 5:00 and 6:00 p.m. Woodpeckers excavated bark beetles on a trunk singly in 34 cases. In 27 cases, 2–3 woodpeckers excavated simultaneously on the same trunk, but only in 9 cases an aggressive encounter was observed resulting in driving away of one woodpecker from a trunk. *D. major* consumed approximately 9 bark beetle imagoes per one minute of excavation, averagely 1122 imagoes per day. A mean predation rate for bark beetle imagoes was estimated to be 47% (95% confidence interval 32–67%). The number of bark beetles predated by *D. major* would be able to attack potentially on average further 15–67 spruces in the next year depending on their physiological state.*

**Key words:** *woodpeckers, Ips typographus, predation, spruce forests*

## Úvod

Ďatle sú všeobecne považované za významných predátorov pod kôrou sa vyvíjajúcich chrobákov podčeľade podkôrníkovité (Scolytinae) (Inozemce 1965, Jamnický 1982, Pechacek 1995, Kenis et al. 2004, Wermelinger 2004, Fayt et al. 2005). Z nich medzi najvýznamnejších deštruentov lesných ekosystémov v Európe patrí lykožrút smrekový (*Ips typographus*), ktorý hlavne po vetrových kalamitách a dlhodobom suchu môže spôsobiť veľkoplošné odumieranie

smrekových lesov najmä v horských oblastiach (Wermelinger 2004).

Hoci v literatúre nájdeme veľa zmienok o konzumácii pod kôrou a v dreve žijúceho hmyzu d'atľami (napr. Cramp et al. 1994), len málo prác kvantifikuje mieru predácie a jej efekt na populačnú dynamiku podkôrníkovitých (Pechacek 1995, Wermelinger 2004), čo súvisí so značnými metodologickými problémami pri kvantifikácii (Koplin 1972). Prevažná väčšina takýchto prác pochádza zo Severnej Ameriky, kde sa tejto problematike venovala oveľa väčšia

pozornosť najmä v súvislosti s pandemickými premoženiami lykokazov rodu *Dendroctonus* (Kenis et al. 2004, Fayt et al. 2005). Koplín (1972) predložil deterministický model energetickej bilancie d'atľov *Picoides tridactylus*, *Dendrocopos pubescens* a *D. villosus* z hľadiska intenzity metabolizmu a počtu skonzumovaných lariev lykokaza *Dendroctonus obesus* v závislosti od potravných nárokov týchto d'atľov, priemerného počtu skonzumovaných lariev v žalúdkoch, populačnej hustoty d'atľov a teploty vzduchu, na základe ktorého možno odhadnúť množstvo lariev skonzumovaných d'atľami a ich vplyv na populáciu lykokaza pri endemickej, epidemickej a pandemickej úrovni výskytu. V rámci Európy podobné štúdie týkajúce sa lykožrúta smrekového ako najvýznamnejšieho deštruenta smrekových lesov sú známe len z Nemecka, kde v Národnom parku Berchtesgaden hodnotili podiel lykožrúta smrekového v potrave d'atľov a ich význam z hľadiska jeho predácie Pechacek (1995) a Pechacek & Krištín (1993, 1996, 2004), a z Bavorského národného parku, kde sledoval reakciu d'atľov na premoženie lykožrúta smrekového Scherzinger (1993). O konzumácii lykožrúta smrekového d'atľami v Tatranskom národnom parku pojednáva Wasilewski (1969) a Jamnický (1982).

V tejto práci zhŕňam poznatky, ku ktorým som dospel pri jednodennom sledovaní d'atľov konzumujúcich v ohnisku napadnutia imága lykožrúta smrekového pri zrelostnom žere s ohľadom na (1) druhové zloženie a početnosť vytesávajúcich d'atľov, (2) čas strávený pri vytesávaní lykožrútov, (3) využívanie napadnutých smrekov a častí kmeňa vytesávajúcimi d'atľami a (4) množstvo lykožrútov skonzumovaných d'atľom veľkým (*Dendrocopos major*) a percento predácie.

## Materiál a metódy

Ďatle vytesávajúce lykožrútov pri zrelostnom žere som sledoval dňa 12. 9. 2015 v smrekovej enkláve v hrabovo-dubových lesoch na Bakovej jame pri Zvolene (N 48°35', E 19°10', štvorec DFS 7480, nadmorská výška 360 m n. m.).

Smreková enkláva s rozlohou približne 0,25 ha sa nachádza na južnom okraji dielca 40a (VŠLPTU Zvolen). Je tvorená smrekmi (*Picea abies*) vo veku 110 – 120 rokov (47 %) so 41% primiešaním borovice sosny (*Pinus sylvestris*) a 12% primiešaním duba zimného (*Quercus petraea*). Zápoj porastu je medzernatý v dôsledku sanitárnej ťažby smrekov napadnutých lykožrútom. V čase pozorovania bola lykožrútom napadnutá skupina 6 stojacich smrekov v ohnisku s priemerom asi 30 m. Hrúbka smrekov napadnutých lykožrútmí v prsnej výške  $d_{1,3}$  bola 30 – 44 cm, výška 27 – 28 m a defoliácia koruny 90 – 98 %. Smrekové boli napadnuté druhou (letnou) generáciou lykožrúta smrekového a v čase pozorovania vyliahnuté imága tretej generácie, ešte nevyfarbené (žlté) a pohlavne nedospelé, vykonávali v lyku tzv. zrelostný žer, pri ktorom pohlavne dospievajú, vyfarbujú sa do čiernohneda a následne sa roja (Zahradník & Knížek 2007). Na základe analýzy vzoriek kôry opadanej z kmeňov bola hustota vyliahnutých imág odhadnutá podľa počtu chodieb zrelostného žeru v požerkoch v priemere na 2929 imág.m<sup>-2</sup> kôry kmeňa ( $s_x = \pm 230$  imág.m<sup>-2</sup>,  $n = 18$  vzoriek).

Ďatle pri vytesávaní imág na 6 chrobačiaroch som sledoval z úkrytu vzdialenom približne 10 – 20 m od jednotlivých chrobačiarov pomocou binokulárneho ďalekohľadu Nikon 10–20x50. Pozorovania vytesávajúcich d'atľov som vykonával kontinuálne v čase od 6:00 do 19:00 hod. SELČ (polooblačno, 10 – 25 °C, východ Slnka nad horizont o 6:30 hod., západ Slnka za horizont o 18:50 hod.), tzn. celkový súhrnný čas pozorovania bol 780 minút. Pri každom prílete/prelete d'atľa na niektorý zo 6 sledovaných chrobačiarov som zaznamenával druh d'atľa, pohlavie, číslo chrobačiara (1 – 6), časť kmeňa, kde vytesával imága (dolná, stredná a horná tretina kmeňa) a čas (zaokrúhlený na minúty), kedy na chrobačiar priletel a kedy odletel, resp. preletel na iný chrobačiar, kde som v pozorovaní pokračoval.

Okrem toho som v prípade d'atľa veľkého priebežne zaznamenával (ak to svetelné a iné optické podmienky dovoľovali) aj koľkokrát počas vytesávania vysunul jazyk (čo som

považoval za znak skonzumovania jedného lykožrúta) v priebehu určitého časového intervalu (1 – 4 minúty). Tento údaj slúžil ďalej na odhad priemerného množstva lykožrútov skonzumovaných d'atľom veľkým za minútu a následne, po zosumarizovaní celkového času stráveného jednotlivými jedincami d'atľa veľkého pri vytesávaní lykožrútov v priebehu dňa, na odhad celkového priemerného množstva lykožrútov skonzumovaných jedincami d'atľa veľkého v priebehu dňa. Na základe celkovej dĺžky trvania zrelostného žeru pri lykožrútovej smrekovom (2 – 3 týždne, Zahradník & Knížek 2007) som odhadol celkové priemerné množstvo lykožrútov skonzumovaných počas zrelostného žeru jedincami d'atľa veľkého a na základe toho priemerné percento predácie imág lykožrúta d'atľom veľkým z odhadnutého celkového priemerného počtu vyliahnutých imág lykožrúta na všetkých 6 chrobačiaroch stanoveného z priemernej hustoty vyliahnutých imág a celkovej plochy kmeňov obsadenej lykožrútom všetkých 6 chrobačiarov odhadnutej ako plocha plášťa zrezaného kužeľa

$$P = \pi \times (r_1 + r_2) \times \sqrt{((r_2 - r_1) \times (v - 1,3) / r_2)^2 + (r_2 - r_1)^2},$$

kde  $P$  je povrch kôry kmeňa v  $m^2$  osídlenej lykožrútom,  $r_1 = 0,05$  m (pretože časti kmeňa tenšie ako 10 cm lykožrút zvyčajne neobsadzuje – Zahradník & Knížek 2007),  $r_2$  je polovica hrúbky kmeňa  $d_{1,3}$  v m (územkovú časť kmeňa lykožrút zvyčajne neobsadzuje – Zahradník & Knížek 2007) a  $v$  je výška kmeňa v m zmenšená o 1,3 m územku.

Pri výpočte intervalových odhadov pre percento predácie imág lykožrúta d'atľom veľkým pri rôznej dĺžke zrelostného žeru imág a rôznom počte vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch som vychádzal z 95% intervalu spoľahlivosti (IS) pre priemerný počet vysunutí jazyka zo zobáka počas minúty tesania do kôry (95% IS = 7,8 – 10,2 vysunutí/min., čo po prepočte na 748 minút tesania pri d'atľovi veľkom počas dňa vychádza na minimálne 5834 a maximálne 7630 imág lykožrúta skonzumovaných d'atľom veľkým za deň) a 95% IS pre priemerný počet vyliahnutých imág na  $m^2$  kôry (95% IS = 2822

– 3036 imág/ $m^2$ , čo po prepočte na 84,4  $m^2$  povrchu kôry 6 napadnutých smrekov vychádza na minimálne 238 177 a maximálne 256 238 imág, v priemere 247 208 imág na 6 chrobačiaroch). Dolnú hranicu intervalového odhadu pre percento predácie (%  $PRED_{min}$ ) som potom určil podľa vzorca

$$\% PRED_{min} = (KON_{min} \times T_{zrel}) / A_{min(priem, max)} \times 100$$

a hornú hranicu (%  $PRED_{max}$ ) podľa vzorca

$$\% PRED_{max} = (KON_{max} \times T_{zrel}) / A_{min(priem, max)} \times 100,$$

kde  $KON_{min}$  a  $KON_{max}$  = minimálny a maximálny počet imág lykožrúta skonzumovaných d'atľom veľkým za deň,  $T_{zrel}$  = dĺžka zrelostného žeru imág (14, 17 alebo 21 dní) a  $A_{min(priem, max)}$  = minimálna (resp. priemerná alebo maximálna) početnosť vyliahnutých imág lykožrúta na všetkých 6 chrobačiaroch. Celkový rozsah percenta predácie v rámci rôznej dĺžky zrelostného žeru, resp. rôznej početnosti vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch som určil ako minimálnu a maximálnu hodnotu v rámci jednotlivých intervalových odhadov pre percento predácie a priemerné percento predácie v rámci rôznej dĺžky zrelostného žeru, resp. početnosti vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch ako priemer stredných hodnôt jednotlivých intervalových odhadov pre percento predácie v rámci rôznej dĺžky zrelostného žeru, resp. početnosti vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch.

Na základe celkového súhrnného času stráveného jednotlivými jedincami d'atľov pri vytesávaní lykožrútov v ohnisku (tzv. „d'atľominúty“) som stanovil aj významnosť jednotlivých druhov d'atľov pri konzumácii lykožrútov, ako aj mieru využívania jednotlivých chrobačiarov a častí kmeňa vytesávajúcimi d'atľami. Pri výpočte základných štatistických charakteristík (aritmetický priemer, smerodajná odchýlka, 95 %-ný interval spoľahlivosti pre aritmetický priemer) som použil štatistický softvér STATISTICA 7.0.

## Výsledky

### *Druhové zloženie a početnosť d'atľov vytesávajúcich lykožrúty*

Imága lykožrúta vytesávalo v ohnisku napadnutia celkovo 10 d'atľov (rôzne jedince toho istého druhu a pohlavia sa nedali navzájom odlišiť napr. podľa individuálneho sfarbenia a pod., preto pri odhade počtu jedincov som vychádzal z maximálneho súčasne pozorovaného počtu jedincov) 4 druhov: 1 samec a 1 samica tesára čierneho (*Dryocopus martius*), 2 samce, 3 samice a 1 mláďa d'atľa veľkého, 1 samica d'atľa prostredného (*Dendrocopos medius*) a 1 samica d'atľa bielochrbtého (*D. leucotos*).

Celkovo zo 41 záznamov vytesávajúcich d'atľov pripadalo na samcov d'atľa veľkého 10 záznamov (24,4 %), na samice d'atľa veľkého 20 záznamov (48,8 %), na mláďa d'atľa veľkého 4 záznamy (9,8 %), na samicu d'atľa prostredného 1 záznam (2,4 %), na samicu d'atľa bielochrbtého 3 záznamy (7,3 %), na samca tesára čierneho 2 záznamy (4,9 %) a na samicu tesára čierneho 1 záznam (2,4 %).

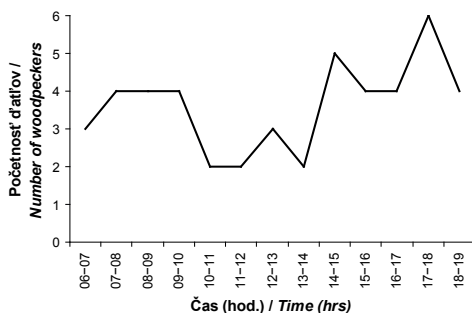
Počet spoločne vytesávajúcich d'atľov kulinovoval medzi 7:00 – 10:00 hod. (4 jedince) a medzi 14:00 – 19:00 hod. (4 – 6 jedincov) s minimom medzi 10:00 – 14:00 hod. (2 – 3 jedince) (obr. 1). Medzi 7:00 – 10:00 hod. boli súčasne pri vytesávaní zistené najviac 4 d'atle (6:58 – 7:02 hod.: 3 samice d'atľa veľkého a 1 samica d'atľa bielochrbtého), medzi 14:00 – 19:00 hod. najviac 5 d'atľov (14:18 – 14:49 hod.: 3 samice d'atľa veľkého, 1 samec a 1 samica tesára čierneho), resp. 6 d'atľov (17:02 – 17:34

hod.: 1 samec, 3 samice a 1 mláďa d'atľa veľkého a 1 samica d'atľa bielochrbtého).

### *Čas strávený d'atľami pri vytesávaní lykožrútov*

D'atle na strome jednorazovo strávili pri vytesávaní 4 – 84 minút (v priemere 22,7 minút), pričom v priemere najdlhšie na jednom strome vytesával samec tesára čierneho (33 minút) a samica d'atľa bielochrbtého (28 minút), avšak aj samice d'atľa veľkého v porovnaní so samcami alebo mláďaťom vytesávali na strome dlhšie (v priemere 26 minút, jedna dokonca až 84 minút) (tab. 1, obr. 2).

Celkovo počas celého pozorovania strávili d'atle pri vytesávaní lykožrútov 931 d'atľominút, pričom najväčší podiel pripadal na d'atľa veľkého (748 d'atľominút – 80,3 %), potom nasledovali d'ateľ bielochrbtý (83 d'atľominút – 8,9 %) a tesár čierny (81 d'atľominút – 8,7



Obr. 1. Početnosť d'atľov vytesávajúcich lykožrúty na 6 chrobačiach počas dňa.

Fig. 1. The number of woodpeckers excavating bark beetles on 6 infested spruces during the day.

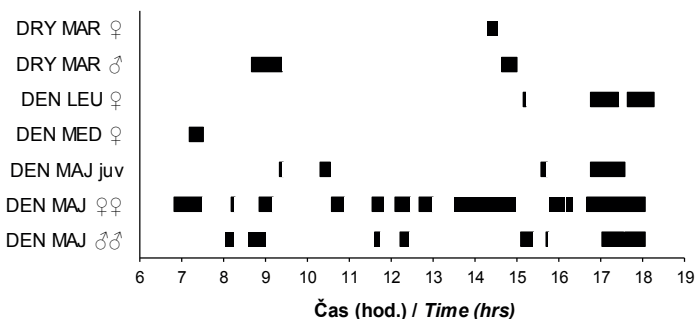
Tab. 1. Čas (v minútach) strávený jednotlivými d'atľami pri jednorazovom vytesávaní lykožrútov. Skratky druhov sú zložené z prvých troch písmen rodového a druhového vedeckého názvu.

Table 1. Time (in minutes) spent by individual woodpeckers by continuous excavation of bark beetles. Species names' abbreviations are composed from the first three characters of their genus and species names.

| D'atle / Woodpeckers | Min. a max. dĺžka vytesávania / Min. and max. span of excavation | Počet záznamov / Number of observations | Priemerná dĺžka vytesávania ± sx / Mean time span of excavation ± s.d. |
|----------------------|--|---|--|
| DEN MAJ ♂♂           | 4 – 32   | 10                                      | 15,9 ± 10,1  |
| DEN MAJ ♀♀           | 4 – 84   | 20                                      | 25,7 ± 19,7  |
| DEN MAJ juv          | 4 – 49   | 4                                       | 19,0 ± 20,4  |
| DEN MED ♀            | 19   | 1                                       | 19,0   |
| DEN LEU ♀            | 4 – 40   | 3                                       | 27,7 ± 20,5  |
| DRY MAR ♂            | 22 – 44  | 2                                       | 33,0 ± 15,6  |
| DRY MAR ♀            | 15   | 1                                       | 15,0   |

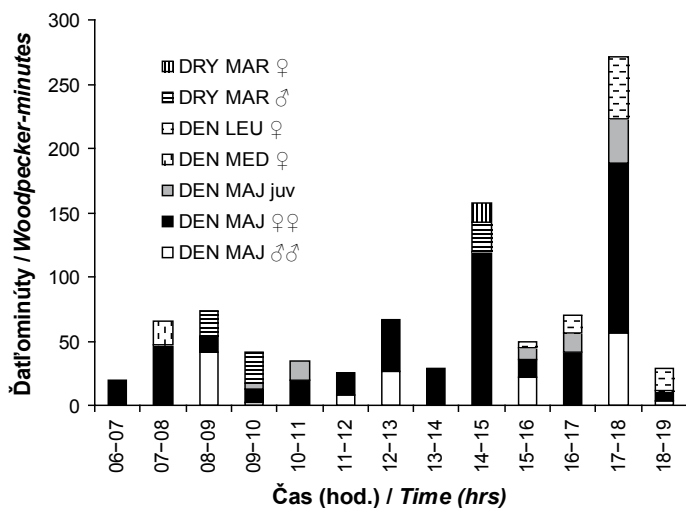
**Obr. 2.** Priebeh vytesávania lykožrúto-  
tov jednotlivými d'atľami počas dňa  
(skrátky druhov sú zložené z prvých  
troch písmen rodového a druhového  
vedeckého názvu).

**Fig. 2.** Dynamics of bark beetle ex-  
cavation by individual woodpeckers  
during the day (species names' ab-  
breviations are composed from the  
first three characters of their genus  
and species names).



**Obr. 3.** Súhrmný čas (v d'atľominútach)  
strávený jednotlivými jedincami d'atľov  
pri vytesávaní lykožrúto-  
tov počas dňa (skrátky druhov sú zložené z prvých  
troch písmen rodového a druhového  
vedeckého názvu).

**Fig. 3.** Total time (in woodpecker-  
minutes) spent by individual wood-  
peckers by excavation of bark beetles  
during the day (species names' ab-  
breviations are composed from the  
first three characters of their genus  
and species names).



%) a najmenší podiel mal d'ateľ prostredný (19 d'atľominút – 2,0 %) (tab. 2). Z celkového času pozorovania bol aspoň jeden vytesávajúci d'ateľ v ohnisku zaznamenaný v 56,7 % času, pričom opäť výrazne v prítomnosti prevažoval d'ateľ veľký (53,6 % celkového času pozorovania) nasledovaný d'ateľom bielochrbtým (10,6 % času) a tesárom čiernym (10,4 % času) (tab. 2). Až v 94,5 % času, keď bol v ohnisku prítomný aspoň jeden vytesávajúci d'ateľ, išlo o d'atľa veľkého a v 18 – 19 % času o d'atľa bielochrbtého alebo tesára čierneho (tab. 2).

Intenzita vytesávania lykožrúto-  
v d'atľami vrcholila v poobedňajších hodinách medzi 14:00 – 15:00 hod. a najmä v podvečerných hodinách medzi 17:00 – 18:00 hod. s nevýrazným zvýšením aj v raňajších hodinách medzi

7:00 – 9:00 hod. (obr. 3). Na vytesávaní sa významnou mierou podieľali hlavne samice d'atľa veľkého, pri raňajšom a podvečernom maxime aj samce d'atľa veľkého, resp. aj samica d'atľa bielochrbtého (obr. 3).

#### *Využívanie jednotlivých smrekov a časti kmeňa d'atľami pri vytesávaní lykožrúto- v*

Jednotlivé napadnuté smrekové stromy neboli vytesá-  
vajúcimi d'atľami využívané v rovnakej miere (tab. 3). Samce d'atľa veľkého využívali hlavne smrek č. 5 (35,8 % d'atľominút), samice smrek č. 1 a 4 (56,5 % d'atľominút) a mladý d'ateľ veľký smrek č. 3 (72,4 % d'atľominút). Samica d'atľa prostredného strávila až 94,7 % času vytesávania na smreku č. 2 a samica

ďatľa bielochrbtého 95,2 % času konzumácie na smreku č. 1 alebo 4. Samec tesára čierneho vytesával len na smreku č. 5, samica len na smreku č. 4. Celkovo boli smreký č. 1, 3, 4 a 5 využívané ďatľami pri vytesávaní približne rovnako (19,4–26,7 % celkového počtu ďatľominút), zatiaľ čo smreký č. 2 a 6 ďatle využívali výrazne menej (3,5 %, resp. 5,5 % celkového počtu ďatľominút). Na základe získaných údajov o napadnutých smrekoch (výška, hrúbka, defoliácia) nie je možné vysvetliť pozorovanú

skutočnosť, v každom prípade to však poukazuje na horizontálnu diferenciáciu potravných ník tesajúcich ďatľov v ohnisku napadnutia.

Ďatle veľké vytesávali lykožrúty hlavne v strednej tretine kmeňa, menej v spodnej tretine a najmenej v hornej tretine. Samica ďatľa prostredného vytesávala v jednotlivých tretinách približne rovnako a samica ďatľa bielochrbtého výrazne preferovala strednú tretinu kmeňa. Samec aj samica tesára čierneho vytesávali lykožrúty len v spodnej tretine kmeňa.

**Tab. 2.** Celkový súhrnný čas strávený jednotlivými ďatľami pri vytesávaní lykožrútov. Skratky druhov sú zložené z prvých troch písmen rodového a druhového vedeckého názvu.

**Table 2.** Total time spent by individual woodpeckers by bark beetle excavation. Species names' abbreviations are composed from the first three characters of their genus and species names.

| Ďatle /<br>Woodpeckers                       | Ďatľominúty /<br>Woodpecker-<br>minutes | %     | Percento z celkového<br>času pozorovania /<br>Percentage from<br>the total time<br>of observations<br>( $\Sigma$ 780 min.) | Percento z času vytesávania ďatľov /<br>Percentage from the time<br>of woodpecker excavation<br>( $\Sigma$ 442 min.) |
|--|---|-------|--|--|
| DEN MAJ ♂♂                                   | 159                                     | 17,1  | 18,1   | 32,1   |
| DEN MAJ ♀♀                                   | 513                                     | 55,1  | 44,4   | 78,3   |
| DEN MAJ juv                                  | 76                                      | 8,2   | 9,7  | 17,2   |
| DEN MAJ $\Sigma$                             | 748                                     | 80,3  | 53,6   | 94,5   |
| DEN MED ♀                                    | 19                                      | 2,0   | 2,4  | 4,3  |
| DEN LEU ♀                                    | 83                                      | 8,9   | 10,6   | 18,8   |
| DRY MAR ♂                                    | 66                                      | 7,1   | 8,5  | 14,9   |
| DRY MAR ♀                                    | 15                                      | 1,6   | 1,9  | 3,4  |
| DRY MAR $\Sigma$                             | 81                                      | 8,7   | 10,4   | 18,3   |
| Spolu všetky ďatle /<br>Woodpeckers in total | 931                                     | 100,0 | 56,7   | 100,0  |

**Tab. 3.** Čas v ďatľominútach (a percentuálny podiel) strávený ďatľami pri vytesávaní lykožrútov na jednotlivých smrekoch (d<sub>1,3</sub> – hrúbka stromu v prsnej výške). Skratky druhov sú zložené z prvých troch písmen rodového a druhového vedeckého názvu.

**Table 3.** Time in woodpecker-minutes (and percentage) spent by woodpeckers by excavation of bark beetles on particular infested spruces (dbh – diameter of a tree at breast-height). Species names' abbreviations are composed from the first three characters of their genus and species names.

| Ďatle /<br>Woodpeckers                       | Smrek č. / Spruce No.        |       |      |       |       |       |      |
|--|------------------------------|-------|------|-------|-------|-------|------|
|  |                              | 1     | 2    | 3     | 4     | 5     | 6    |
|  | d <sub>1,3</sub> / DBH (cm)  | 40    | 44   | 30    | 39    | 36    | 37   |
|  | defoliácia / defoliation (%) | 90    | 95   | 95    | 98    | 95    | 90   |
| DEN MAJ ♂♂                                   | minúty / minutes             | 38,0  |      | 17,0  | 40,0  | 57,0  | 7,0  |
|  | %                            | 23,9  |      | 10,7  | 25,2  | 35,8  | 4,4  |
| DEN MAJ ♀♀                                   | minúty / minutes             | 149,0 | 15,0 | 109,0 | 141,0 | 55,0  | 44,0 |
|  | %                            | 29,0  | 2,9  | 21,2  | 27,5  | 10,7  | 8,6  |
| DEN MAJ juv                                  | minúty / minutes             | 1,0   |      | 55,0  | 14,0  | 6,0   |      |
|  | %                            | 1,3   |      | 72,4  | 18,4  | 7,9   |      |
| DEN MAJ $\Sigma$                             | minúty / minutes             | 188,0 | 15,0 | 181,0 | 195,0 | 118,0 | 51,0 |
|  | %                            | 25,1  | 2,0  | 94,7  | 26,1  | 15,8  | 6,8  |
| DEN MED ♀                                    | minúty / minutes             |       | 18,0 |       |       | 1     |      |
|  | %                            |       | 94,7 |       |       | 5,3   |      |
| DEN LEU ♀                                    | minúty / minutes             | 40,0  |      |       | 39,0  | 4,0   |      |
|  | %                            | 48,2  |      |       | 47,0  | 4,8   |      |
| DRY MAR ♂                                    | minúty / minutes             |       |      |       |       | 66,0  |      |
|  | %                            |       |      |       |       | 100,0 |      |
| DRY MAR ♀                                    | minúty / minutes             |       |      |       | 15,0  |       |      |
|  | %                            |       |      |       | 100,0 |       |      |
| DRY MAR $\Sigma$                             | minúty / minutes             |       |      |       | 15,0  | 66,0  |      |
|  | %                            |       |      |       | 18,5  | 81,5  |      |
| Spolu všetky ďatle /<br>Woodpeckers in total | minúty / minutes             | 228,0 | 33,0 | 181,0 | 249,0 | 189,0 | 51,0 |
|  | %                            | 24,5  | 3,5  | 19,4  | 26,7  | 20,3  | 5,5  |

Celkovo takmer polovicu času vytesávali d'atle v strednej tretine kmeňa, viac ako tretinu v spodnej a len približne pätinu v hornej tretine kmeňa (tab. 4). To svedčí aj o vertikálnej diferenciacii potravých ník tesajúcich d'atľov.

V 34 prípadoch (55,7 %) d'atle vytesávali lykožrúty na kmeni jednotlivo, v 27 prípadoch (44,3 %) vytesávali na jednom kmeni 2 – 3 d'atle súčasne, z toho len v 9 prípadoch (33,3 %) došlo medzi nimi k agresívnym stretom a vyhnaníu jedného z d'atľov z kmeňa. V 4 prípadoch (z 9) to bolo stretnutie dvoch samíc d'atľa veľkého (v 2 prípadoch na smreku č. 2, ktorý bol pritom d'atľami pri vytesávaní najmenej využívaný, a v 2 prípadoch na smreku č. 4, ktorý bol naopak vytesávajúcimi samicami d'atľa veľkého často využívaný). Pri stretnutí dvoch samcov na jednom kmeni (2 prípady) alebo samca a samice (7 prípadov) d'atľa veľkého však k agresívnym stretom nedošlo, a to ani na smrekoch preferovaných samcami (smrek č. 1 v 4 prípadoch), ani na smrekoch preferovaných samicami (na smreku č. 1 v 3 prípadoch). Pri jednom stretnutí samice d'atľa prostredného ako aj samice d'atľa bielochrbtého so samicou d'atľa veľkého ich táto odohnala (hoci v prípade smreka č. 1 to bol smrek preferovaný pri vytesávaní práve samicou d'atľa bielochrbtého). Takisto samec d'atľa veľkého odohnal pri 1 stretnutí na smreku č. 5 (preferovanom samcami d'atľa veľkého) samicu d'atľa bielochrbtého a tiež mladého d'atľa veľkého na smreku č. 3, zatiaľ

čo pri 2 stretnutiach samice a mladého d'atľa veľkého ho táto neodohnala (tiež na smreku č. 3). Mladého d'atľa veľkého odohnala zo smreka č. 1 aj samica d'atľa bielochrbtého (ktorá tento smrek pri vytesávaní preferovala). Pri jednom stretnutí samca tesára čierneho so samcom d'atľa veľkého na smreku č. 5 a jednom stretnutí samice tesára čierneho so samicou d'atľa veľkého na smreku č. 4 k agresívnemu stretu nedošlo. Na druhej strane v 2 prípadoch na jednom kmeni vytesávali lykožrúty až 3 d'atle veľké súčasne bez vzájomnej agresie: na smreku č. 3 dve samice a mláďa (17:20 – 17:34 hod.) a na smreku č. 1 dve samice a samec (17:39 – 18:04 hod.). Takisto na jednom z pňov po spílených smrekoch, obsadenom larvami fuzáča *Rhagium inquisitor*, o 9:15 hod. vytesával samec tesára čierneho, neskôr priletela aj samica a vzápätí aj samica d'atľa bielochrbtého a vytesávali larvy spoločne (každý z inej strany pňa) bez nejakej vzájomnej agresie počas 22 minút.

#### *Množstvo lykožrútov skonzumovaných d'atľom veľkým a percento predácie*

D'atle veľké vysunuli jazyk zo zobáka počas tesania do kôry v priemere 9-krát za minútu (tab. 5), čo zodpovedá v priemere približne 9 skonzumovaným imágam lykožrúta za minútu (mladý d'ateľ veľký v priemere len 8,4-krát, kým samce a samice 10-, resp. 9-krát za minútu – tab. 5). Pri celkovom čase strávenom počas dňa jednotlivými jedincami d'atľa veľkého pri

**Tab. 4.** Percento času vytesávania stráveného d'atľami v jednotlivých tretinách kmeňa. Skratky druhov sú zložené z prvých troch písmen rodového a druhového vedeckého názvu.

**Table 4.** Proportion of time (in percentages) spent by excavating woodpeckers in particular third of a trunk. Species names' abbreviations are composed from the first three characters of their genus and species names.

| D'atle /<br>Woodpeckers                       | Tretina kmeňa / Third of a trunk |                     |                  |
|---|----------------------------------|---------------------|------------------|
|   | spodná /<br>lower                | stredná /<br>middle | horná /<br>upper |
| DEN MAJ ♂♂                                    | 37,1                             | 51,6                | 11,3             |
| DEN MAJ ♀♀                                    | 35,3                             | 40,3                | 24,3             |
| DEN MAJ juv                                   | 23,7                             | 36,8                | 39,5             |
| DEN MAJ Σ                                     | 34,5                             | 42,4                | 23,1             |
| DEN MED ♀                                     | 36,8                             | 31,6                | 31,6             |
| DEN LEU ♀                                     | 0,0                              | 75,9                | 24,1             |
| DRY MAR ♂                                     | 100,0                            | 0,0                 | 0,0              |
| DRY MAR ♀                                     | 100,0                            | 0,0                 | 0,0              |
| DRY MAR Σ                                     | 100,0                            | 0,0                 | 0,0              |
| Spolu všetky d'atle /<br>Woodpeckers in total | 37,2                             | 41,4                | 21,4             |

**Tab. 5.** Priemerný počet vysunutí jazyka zo zobáka za minútu pri d'atľovi veľkom počas tesania do kôry ako odhad počtu imág lykožrúta skonzumovaných za jednu minútu tesania. Skratky druhov sú zložené z prvých troch písmen rodového a druhového vedeckého názvu.

**Table 5.** Mean number of tongue exerting from a bill per minute in D. major during bark excavation as an estimate of the number of bark beetle imagoes consumed per one minute of excavation. Species names' abbreviations are composed from the first three characters of their genus and species names.

| D'atle /<br>Woodpeckers | Priemer ±<br>sx / |             | Počet pozorovaní<br>(minúty) /<br>Number of observations<br>(minutes) |
|-------------------------|-------------------|-------------|---|
|                         | Min – Max         | Mean ± s.d. |   |
| DEN MAJ ♂♂              | 8,9 – 11,0        | 10,0 ± 1,5  | 2 (3,80)  |
| DEN MAJ ♀♀              | 4,0 – 13,5        | 9,0 ± 2,8   | 11 (26,85)  |
| DEN MAJ juv             | 6,5 – 10,0        | 8,4 ± 1,8   | 3 (7,75)  |
| DEN MAJ Σ               | 4,0 – 13,5        | 9,0 ± 2,5   | 16 (38,40)  |

**Tab. 6.** Intervalový odhad percenta predácie imág lykožrúta ďatľom veľkým pri zohľadnení 95% intervalu spoľahlivosti (IS) pre priemerný počet vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch a priemerný počet imág skonzumovaných za 1 deň (5834 – 7630 imág) pri rôznej dĺžke trvania zrelostného žeru.

**Table 6.** Interval estimation of percentage of predation rate of bark beetle imagoes by *D. major* with 95% confidence interval (CI) applied for the mean number of newly emerged imagoes on 6 infested spruces and mean number of imagoes consumed per day (5834 – 7630 imagoes) at different time span of maturation feeding.

| Dĺžka zrelostného žeru /<br>Time span<br>of maturation feeding | Počet vykuklených imág /<br>Number of emerged imagoes                      |  | Priemer <sup>2</sup> /<br>Mean <sup>2</sup> | Horná hranica <sup>3</sup> / Celkovo /<br>Upper interval <sup>3</sup> Total<br>95% IS / CI |             | Priemer /<br>Mean |
|--|--|--|---|--|-------------|-------------------|
|  | Dolná hranica <sup>1</sup> /<br>Lower interval <sup>1</sup><br>95% IS / CI |  |   |  |             |                   |
| 14 dní / days  | 34,3 – 44,8  |  | 33,0 – 43,2                                 | 31,9 – 41,7  | 31,9 – 44,8 | 38,2              |
| 17 dní / days  | 41,6 – 54,5  |  | 40,1 – 52,5                                 | 38,7 – 50,6  | 38,7 – 54,5 | 46,3              |
| 21 dní / days  | 51,4 – 67,3  |  | 49,6 – 64,8                                 | 47,8 – 62,5  | 47,8 – 67,3 | 57,2              |
| Celkovo / Total  | 34,3 – 67,3  |  | 33,0 – 64,8                                 | 31,9 – 62,5  | 31,9 – 67,3 | 49,6              |
| Priemer / Mean   | 49,0   |  | 47,2  | 45,5   | 47,5        | 47,2              |

<sup>1</sup>)  $\Sigma$  238 177 imág / imagoes

<sup>2</sup>)  $\Sigma$  247 208 imág / imagoes

<sup>3</sup>)  $\Sigma$  256 238 imág / imagoes

tesaní (tj. 748 ďatľomínút – tab. 2) to predstavuje za deň celkovo v priemere 6732 skonzumovaných imág (tzn. v priemere na jedinca približne 1122 imág za deň, ale len 638 imág za deň pre mláďa, 795 imág za deň na jedného samca a až 1539 imág za deň na jednu samicu). Pri strednej dĺžke zrelostného žeru imág 17 dní to predstavuje celkovo v priemere 114 444 imág skonzumovaných ďatľami veľkými počas celého zrelostného žeru. Pri priemernom počte 2929 vyliahnutých imág lykožrúta na 1 m<sup>2</sup> kôry kmeňa to predstavuje pri celkovom povrchu kôry kmeňov všetkých 6 chrobačiarov 84,40 m<sup>2</sup> v priemere okolo 247 208 imág lykožrúta zúčastňujúcich sa na zrelostnom žere. Priemerné percento predácie imág lykožrúta ďatľom veľkým ako najvýznamnejším konzumentom tak vychádza na 46,3 %.

Zohľadniac 95% interval spoľahlivosti pre priemerný počet vyliahnutých imág na 6 chrobačiaroch (238 177 – 256 238 imág) a priemerný počet imág skonzumovaných jednotlivými ďatľami veľkými za jeden deň (5834 – 7630 imág) pri rôznej dĺžke trvania zrelostného žeru (14, 17 alebo 21 dní) vychádza 95% interval spoľahlivosti pre odhad priemerného percenta predácie imág lykožrúta ďatľom veľkým v pomerne širokom rozpätí 31,9 – 67,3 % (v priemere 47,2 %). Pri rôznom priemernom dennom počte skonzumovaných imág (5834 – 7630 imág) a rôznej dĺžke trvania zrelostného žeru (14 – 21 dní) sa priemerné percento predácie pohybuje v rozpätí 38,2 – 57,2 %, v závislosti

od celkového priemerného počtu vykuklených imág (238 177 – 256 238 imág) v rozpätí 45,5 – 49,0 % (tab. 6).

## Diskusia

Ďateľ veľký, tesár čierny aj ďateľ bielochrbtý patria medzi typické tesajúce ďatle, u ktorých pod kôrou a v dreve žijúci hmyz tvorí významnú súčasť potravy (Pechacek & Krištín 1993, Cramp et al. 1994, Pechacek 1995, Michalek & Miettinen 2003). Medzi nimi ďateľ veľký má najširšie potravné spektrum a je považovaný za potravného oportunistu prispôsobujúceho sa aktuálnej potravnjej ponuke (Michalek & Miettinen 2003). Pod kôrou a v dreve žijúci hmyz vytesáva hlavne v mimohniezdnom období (Michalek & Miettinen 2003). Vo vzorkách trusu z Národného parku Berchtesgaden (Nemecko) v živočíšnej potrave prevládali mravce rodu *Formica* (20 %) a lykožrút smrekový (9 %) (Pechacek & Krištín (1993, Pechacek 1995). Podkôrníkovité tvorili významnú súčasť potravy tohto ďatľa aj v tatranských smrečinách hlavne po skončení hniezdenia (Jamnický 1982). V potrave tesára čierneho celoročne prevládajú predovšetkým mravce, avšak významnú časť potravy tvoria aj pod kôrou a v dreve žijúce chrobáky včítane podkôrníkovitých (Cramp et al. 1994). V Národnom parku Berchtesgaden tvorili mravce 76 % a lykožrút smrekový 14 % potravy (Pechacek & Krištín 1993, Pechacek 1995). V Tatrách ho Jamnický



(1982) pravidelne pozoroval pri vytesávaní na smrekoch napadnutých lykožrútom smrekovým, aj keď najmenej 70 % potravy tvorili mravce hlavne rodu *Camponotus*. Ďateľ bielochrbtý preferuje pri vyhľadávaní potravy odumreté listnaté dreviny, hlavne buky, len výnimočne smrek (Cramp et al. 1994). V Národnom parku Berchtesgaden však v značnej miere využíval aj smrek a lykožrút smrekový tvoril až 27 % potravy (Pechacek & Krištín 1993, Pechacek 1995). Vyšší podiel lykožrúta smrekového v potrave tohto d'atľa zistil aj Nejfel'd (1958) v južnej Karélii (imága aj larvy zistené v 20 % žalúdkov, hlavne v letnom a jesennom období). Napriek tomu, že d'ateľ bielochrbtý lokálne hniezdi na Slovensku aj v starých dubových lesoch (Pavlík 1999), v širšej oblasti Bakovej jamy pri Zvolene od začiatku pravidelného výskumu d'ateľov v roku 1999 nebol doteraz zistený, hoci Ferienc (1979) ho spomína ako hniezdiča z neďalekého Sliača. Ďateľ prostredný patrí medzi málo tesajúce d'atle s potravnou väzbou hlavne na konáre a kmene dubov (Jenni 1983, Pasinelli 2003), a aj keď pri zbere potravy využíva hlavne v zime mŕtve drevo (Jenni 1983), väčšinou ide o odumreté konáre žijúcich stromov a odumreté stromy využíva len zriedkavo (Pasinelli & Hegelbach 1997). V potrave tohto d'atľa sa pod kôrou a v dreve žijúci hmyz vyskytuje len v malej miere (hlavne larvy Buprestidae a Cerambycidae), pričom konzumácia lykožrúta smrekového nie je v literatúre zaznamenaná (Cramp et al. 1994, Pasinelli 2003). Ďateľ malý (*Dendrocopos minor*) tiež získava významnú časť potravy vytesávaním, hlavne v zimnom období, pričom pod kôrou a v dreve žijúce chrobáky čeľade Cerambycidae, Scolytidae a Buprestidae tvoria významnú zložku potravy (Cramp et al. 1994), ktorú získava aj na odumretých smrekoch (Hogstad 1978). Aj keď v okolitých hrabovo-dubových lesoch d'ateľ malý pravidelne v niekoľkých pároch hniezdi, do enklávy lykožrútom napadnutých smrekov nezaletoval. Pre porovnanie s frekvenciou výskytu d'ateľov pri tesaní v ohnisku, v širšom okolí lokality bola priemerná početnosť d'atľa veľkého v auguste až septembri 2009 – 2011 na tranzekte dlhom 6200 m a 100 m širokom (11

sčítaní) 2,4 ex./km (75 %), d'atľa prostredného 0,5 ex./km (16 %), d'atľa malého 0,2 ex./km (6 %) a tesára čierneho 0,1 ex./km (3 %).

Jednotlivé vývinové štádiá lykožrútov (larvy, kukly, imága) majú výrazne rozdielnu kalorickú hodnotu, a tým aj rozdielnu profitaibilitu pre d'atle. Imága podkôrníkovitých s tvrdým chitinizovaným telom sú v potrave d'ateľov málo preferovanou potravou v porovnaní s larvami s mäkkým telom (Pynnönen 1943, Nejfel'd (1958, Sevast'janov 1959, Fayt 2003), avšak záleží aj na momentálnej ponuke potravy. Napr. Turček (1953) našiel v žalúdku d'ubníka zastreleného na Poľane koncom septembra 37 imág lykožrúta smrekového a Jamnický (1982) v jednom žalúdku z Čierneho Balogu v júli 34 imág a 5 lariev lykožrútov, ale v máji 26 lariev a len 1 imágo spolu s 12 larvami fuzáčov. Vytesávanie imág lykožrúta smrekového v ohnisku napadnutia počas zrelostného žeru bolo zrejme dôsledkom práve prispôsobenia sa d'ateľov momentálnej lokálnej ponuke potravy. Otázne je v tejto súvislosti, do akej miery využívali d'atle napadnuté smrekky počas vývinu lariev v lete.

Agregačná a funkčná odpoveď d'ateľov na zvýšenú početnosť lykožrútov v zmysle koncentrácie d'ateľov v miestach napadnutia a zvýšenia počtu lykožrútov skonzumovaných jedným d'ateľom patria medzi typické reakcie d'ateľov ako predátorov lykožrútov (Koplin 1969, 1972). Hoci zvýšený podiel lykožrútov v potrave d'ateľov nemohol byť v skúmanom ohnisku dokumentovaný pomocou analýz trusu, pretože v pomerne hustej prízemnej vegetácii sa mi nepodarilo nájsť väčšie množstvo analyzovateľných vzoriek trusu, koncentrácia tesajúcich d'ateľov v ohnisku napadnutia bola očividná a na ploche približne 0,25 ha niekedy spoločne vytesávalo 4 – 6 d'ateľov (obr. 1 a 2). Koplin (1969) v subalpínskych smrečinách v Colorade (USA) napadnutých lykokazom *Dendroctonus obesus* zistil, že v porastoch menších ako 4 ha dochádzalo v dôsledku koncentrácie d'ateľov až k 50-násobnému zvýšeniu ich hustoty, pričom priemerný počet lykokazov v jednom žalúdku d'ubníka trojprstého kolísal od 2 (endemická úroveň napadnutia) až po 52 (pandemická

úroveň napadnutia). V Bavorskom národnom parku (Nemecko) sa v miestach premnoženia lykožrúta smrekového zvýšila populačná hustota d'ubníka trojprstého 17,4-násobne, pri tesárovi čiernom 17,8-násobne a pri d'atľovi veľkom 4,8-násobne (Scherzinger 1993). V kantone Schwyz vo Švajčiarsku bolo v porastoch napadnutých lykožrútom zistených v lete 1994 lokálne až 14 – 16 d'ubníkov trojprstých na hektár (Bütler & Wermelinger 2014). Aj v Tatrách pozoroval Jamnický (1982) zlietanie sa d'ubníkov trojprstých a d'atľov veľkých do lykožrútových ohnísk, ale tesár čierny sa v ohniskách nesústredoval vo väčšom počte. V 50. rokoch 20. storočia v oblasti Podbanského nebolo zriedkavé koncom leta, v jeseni a v zime zastihnúť v jednom ohnisku aj 5 – 8 d'ubníkov trojprstých. Wasilewski (1969) uvádza z poľskej strany Tatier pri spoločnom vytesávaní lykožrúta v jednom ohnisku asi 14 d'ubníkov, 2 d'atle veľké a 1 tesára, inde 8 a 9 d'ubníkov spoločne. Podľa Fayta (2003) agregáčna reakcia d'atľov na zvýšenú početnosť lykožrútov značne varíuje v závislosti od ročného obdobia. Najväčšia je od augusta do decembra, zrejme ako dôsledok vylietania mlád'at z hniezda. V predhniezdom a hniezdom období je agregácia d'atľov v miestach zvýšeného výskytu podkôrníkov limitovaná teritorialitou d'atľov (Koplin 1972), ako aj prechodom na ľahšie získateľné a kaloricky hodnotnejšie druhy potravy (Cramp et. al. 1994, Pechacek & Krištín 1996, 2004).

V sledovanom lykožrútovom ohnisku bol najpočetnejším a z časového hľadiska najviac tesajúcim d'atľom d'ateľ veľký, ktorý strávil v ohnisku počas dňa takmer 7 hodín v celkovom počte 1 – 5 jedincov (obr. 2). Ide zároveň o najpočetnejšieho d'atľa v okolitých lesoch, ktorý sa pravidelne v mimohniezdom období koncentruje v lykožrútových ohniskách, aj keď nie v takej miere ako d'ubník trojprstý (Wasilewski 1969, Jamnický 1982, Scherzinger 1993, Pechacek 1995). Za ním nasledoval d'ateľ bielochrbtý a tesár čierny, ktorí v ohnisku strávili počas dňa zhodne 1,4 hodiny. Jamnický (1982) pozoroval tesára v tatranských smrečinách niekoľkokrát pri vytesávaní na smrekoch napadnutých lykožrútom, nikdy

však nepozoroval zlietnutie tesárov do ohnísk a dlhšie zdržiavanie sa v ohnisku, ako tomu bolo často pri d'ubníkovi alebo d'atľovi veľkom, ktorí mali tendenciu zdržiavať sa na stromoch napadnutých lykožrútom dlhšie a požíerať aj 15 – 30 dní rôzne vývinové štádiá dovtedy, kým sa vyskytovali v dostatočnom množstve. Tesár vždy po 20 – 30 minútach vytesávania odletel a nasledujúce 2 – 3 hodiny sa už do ohnísk nevrátil, čo sa v podstate zhoduje so správaním tesára v sledovanom ohnisku. Podobne d'ateľ bielochrbtý môže na jednom mieste vytesávať až polhodiny (Ruge & Weber 1974) a silne napadnuté stromy môže navštevovať deň po dni (Nejfel'd 1958), čo takisto viac-menej zodpovedá situácii v sledovanom ohnisku. Zaujímavé je, že z celkového času stráveného jednotlivými d'atľami pri vytesávaní imág lykožrúta pripadalo až 68 % na samice a len 24 % na samce (tzn. 2,8-krát viac, pri d'atľovi veľkom dokonca 3,2-krát viac).

Konzumácia imág lykožrúta vrcholila z hľadiska počtu súčasne vytesávajúcich d'atľov, ako aj z hľadiska času stráveného jednotlivými d'atľami pri vytesávaní 1 – 2 hodiny pred západom Slnka za horizont (obr. 1 a 3). V tomto čase zrejme d'atle dopĺňali energetické zásoby na prenocovanie. V ranných hodinách sa intenzita konzumácie imág zvýšila len nevýrazne (obr. 3), hoci sa na nej podieľalo viacero jedincov (obr. 1). Po prenocovaní si zrejme d'atle dopĺňali energetické zásoby iným spôsobom ako vytesávaním imág lykožrúta a ich potravná aktivita nebola obmedzená na lykožrútové ohnisko ako v podvečerných hodinách (obr. 2 a 3).

Jednotlivé kmene a tretiny kmeňa napadnutých smrekov neboli d'atľami pri vytesávaní lykožrútov rovnako využívané. Môže to súvisieť aj s rozdielmi v hustote obsadenia kmeňov imágami lykožrúta, ako aj s tendenciou d'atľov minimalizovať vnútrodruhovú aj medzidruhovú kompetíciu pri využívaní rovnakého zdroja potravy. D'atle pri vytesávaní preferujú najhustejšie obsadené kmene alebo časti kmeňov kvôli maximalizácii energetického zisku pri tak energetickejšom náročnom spôsobe získavania potravy, akým je vytesávanie koristi spod kôry (Pavlík 2004). Z tohto hľadiska smreký č. 1, 3, 4 a 5, ktoré

boli d'atľami pri vytesávaní najviac využívané, zrejme poskytovali d'atľom väčšiu potravnú zásobu v porovnaní so smrekmi č. 2 a 6, ktoré boli d'atľami využívané len príležitostne (tab. 3). Lykožrút smrekový najhustejšie obsadzuje podkorunovú, strednú časť kmeňa, menej spodnú časť a najmenej vrchnú časť kmeňa (Záhradník & Knížek 2007), preto d'atle pri vytesávaní využívali hlavne strednú tretinu kmeňa (tab. 4), kde bolo najviac imág. Tesár čierny všeobecne pri vytesávaní preferuje spodnú tretinu kmeňov (Cramp et al. 1994), čo do určitej miery súvisí aj s jeho veľkosťou a tiež výskytom potravy (xylofilné mravce rodu *Camponotus*, larvy fúzáčov a pod.). V sledovanom ohnisku však imága lykožrúta smrekového predstavovali v ponuke potravy pre d'atle absolútne dominantnú zložku v porovnaní s inými druhmi/skupinami pod kôrou žijúcich bezstavovcov.

Pri využívaní jednotlivých smrekov boli najmä v prípade d'atľa veľkého pozorované rozdiely v preferencii jednotlivých kmeňov pri vytesávaní – samce preferovali smrek č. 5, samice smrek č. 1 a 4 a mladý d'ateľ smrek č. 3. Podobne samec a samica tesára čierneho využívali pri vytesávaní imág rozdielne smrek (tab. 3). To poukazuje na tendenciu minimalizovať potravnú kompetíciu jedincov rôzneho pohlavia na tých istých stromoch. Podobný jav pozoroval napr. Hogstad (1971) pri d'ubníkovi trojprstom, kedy samice zvyčajne vytesávali na strome vyššie ako samce, alebo Jenni (1983) pri d'atľovi veľkom v zime s rovnakou tendenciou.

Skutočnosť, že na jednom kmeni môže v ohnisku napadnutia vytesávať súčasne niekoľko d'atľov aj rôznych druhov, je v literatúre známa (Fayt et al. 2005). Napr. Baldwin (1960) a Koplín (1972) zistili 2 – 12 d'atľov tesajúcich spoločne na jednom strome, čo poukazuje na to, že teritoriálne správanie d'atľov je po skončení hniezdenia v ohniskách napadnutia úplne potlačené (Koplín 1972). V skúmanom ohnisku na jednom kmeni vytesávali súčasne len 2 – 3 d'atle, pričom v tretine prípadov medzi nimi došlo k agresívnym stretom a vyhnaniam jedného z d'atľov z kmeňa. Najväčšou mierou sa na agresívnych stretoch podieľali d'atle veľké, predovšetkým pri stretnutí dvoch samíc. D'atle

veľké sú väčšinou solitérne a vnútrodruhovú agresia je namierená hlavne voči jedincom rovnakého pohlavia (Michalek & Miettinen 2003). Z 9 stretnutí samíc na jednom kmeni v 4 došlo k agresívnemu stretu, kým pri 7 stretnutiach samice so samcom k žiadnej agresii nedošlo. Voči ostatným druhom d'atľov je d'ateľ veľký za normálnych okolností menej agresívny (Michalek & Miettinen 2003). Konflikty s d'atľom prostredným v mimohniezdnom období sú väčšinou vzácné (Jenni 1983, Michalek & Miettinen 2003, Pasinelli 2003) a vedú k odohňaniu d'atľa prostredného z potravného stanoviska (Rademacher 1987), ako tomu bolo aj pri jednom stretnutí samice d'atľa veľkého a prostredného v sledovanom ohnisku. Agresívne správanie pri stretnutí s d'atľom bielochrbtým je častejšie a d'ateľ veľký je v mimohniezdnom období zvyčajne dominantný (Virkkunen 1967, Cramp et al. 1994), hoci Scherzinger (1990) uvádza ako dominantného d'atľa bielochrbtého, čo môže súvisieť aj s optimálnosťou habitatu (Frank 2003). V oboch prípadoch stretnutia samca a samice d'atľa veľkého so samicou d'atľa bielochrbtého na jednom kmeni bola táto odohňaná. Mladý d'ateľ veľký zaujímal v sledovanom ohnisku očividne subordináčne postavenie voči ostatným d'atľom, čo sa prejavovalo výrazne kratším časom zdržiavania sa v ohnisku (tab. 2) a využívaním smreka č. 3, ktorý nebol ostatnými d'atľami preferovaný (tab. 3). Samice aj samce d'atľa veľkého odháňali ostatné d'atle predovšetkým pri spoločnom stretnutí na nimi preferovaných smrekoch, ostatné d'atle na okolitých smrekoch si väčšinou nevšímali, čo pripomínalo správanie d'atľov veľkých v malých krdľoch do 5 jedincov pozorovaných koncom septembra vo Fínsku, keď napriek občasným potýckam za letu alebo na stromoch nedošlo k rozpadu krdľa (Pulliainen 1963). Tesár čierny napriek svojej veľkosti nebol k ostatným d'atľom agresívny a toleroval ich aj pri spoločnom stretnutí na jednom kmeni, resp. aj v bezprostrednej blízkosti pri vytesávaní na pni. Podľa Crampa et al. (1994) partneri sú k sebe tolerantní v území s nocovacími dutinami, avšak pri stretnutí mimo tohto územia na jeseň môžu reagovať agresívne, na druhej strane však

boli zaznamenané spoločne pri kŕmení na mraveniskách, podobne ako v sledovanom ohnisku pri vytesávaní na dvoch susedných smrekoch, resp. spoločne na pni spolu so samicou d'atľa bielochrbtého.

Odhad celkového počtu vyliahnutých imág lykožrúta a počtu imág skonzumovaných d'atľom veľkým (a tým aj výsledného percenta predácie) môže byť ovplyvnený (1) nerovnomerným obsadením jednotlivých smrekov a častí kmeňov vyliahnutými imágami, (2) rôznou mierou využívania ohniska pri vytesávaní lykožrútov jednotlivými d'atľami v priebehu 2 – 3 týždňov zrelostného žeru (sledovanie vytesávania imág d'atľami v ohnisku malo charakter jednorazového pozorovania ku koncu zrelostného žeru a bralo sa ako náhodná vzorka časovej aktivity tesajúcich d'atľov) a hlavne (3) vizuálnym odhadom počtu d'atľom skonzumovaných imág za určitú časovú jednotku na základe počtu vysunutí jazyka zo zobáka počas tesania do kôry, pretože nie pri každom vysunutí jazyka muselo dôjsť k skonzumovaniu imága a naopak, pri jednom vysunutí jazyka mohlo dôjsť k skonzumovaniu aj viacerých imág, a preto uvažovaný pomer jedno vysunutie jazyka sa rovná jedno skonzumované imágo lykožrúta je len približným priemerným odhadom skutočnej situácie. Výsledný odhad celkového počtu imág skonzumovaných d'atľom veľkým v priebehu dňa (v priemere 1122 imág) však celkom dobre korešponduje s množstvom lykožrútov skonzumovaných počas dňa jedným d'ubníkom (okolo 1200 imág za deň – Otvos & Stark 1985, Pechacek 1994, Kenis et al. 2004) a aj odhadnutý počet vyliahnutých imág v priemere na jeden napadnutý smrek (41 201 imág) vcelku zodpovedá údajom v literatúre (v priemere 11 – 34 tisíc imág v horskom prírodnom lese – Pavlík 2005).

Výsledné priemerné percento predácie imág d'atľom veľkým (47%) treba preto z uvedených dôvodov brať len ako odhad skutočného stavu a pri zohľadnení ďalších činiteľov majúcich potenciálny vplyv na variabilitu percenta predácie (početnosť vyliahnutých imág pod kôrou, počet imág skonzumovaných za deň jedným d'atľom, dĺžka trvania zrelostného žeru) vychádza

celkový odhad priemerného percenta predácie v relatívne širokom rozpätí 32 – 67 %. Okrem toho do celkového percenta predácie neboli zahrnuté ďalšie druhy d'atľov, predovšetkým d'ateľ bielochrbtý a tesár čierny, ktoré tiež intenzívne vytesávali imága lykožrúta, aj keď len v desatine času oproti d'atľovi veľkému (tab. 2). V prípade samice d'atľa bielochrbtého nebolo k dispozícii pre štatistické vyhodnotenie dostatočné množstvo záznamov počtu vysunutí jazyka zo zobáka počas tesania do kôry, ale z 5 záznamov vyplýva približne rovnaká frekvencia ako pri samcoch d'atľa veľkého (v priemere 11,1 vysunutí za minútu), čo by zodpovedalo celkovému priemernému percentu predácie okolo 8 %. Pri tesárovi čiernom nebolo možné uvedený spôsob odhadu počtu skonzumovaných imág použiť, pretože pri vytesávaní šikmými údermi zobáka z boku pod kôru odlupoval postupne celé pláty kôry, z ktorých dlhým jazykom zlizoval odkryté imága lykožrúta (ostatné d'atle zobákom odesávali z kmeňa len malé šupiny kôry a vyberali odkryté imága). Pritom veľká časť lykožrútov ostala v opadaných plátoch kôry pod stromom, ale na rozdiel od lariev a kukiel tu imága dokážu prežiť, dokončiť zrelostný žer a úspešne vyletieť (Wermelinger 2004).

Prevažná väčšina autorov konštatuje, že d'atle napriek intenzívnej tesacej činnosti a koncentrácii v ohniskách napadnutia nemajú významný vplyv na mortalitu populácie podkôrníkovitých (Koplin 1972, Scherzinger 1993, Fayt et al. 2005). Odhadované percento predácie v literatúre varíruje v rozpätí 19 – 99 % v závislosti od druhu a početnosti d'atľa, početnosti a druhu koristi a porastových charakteristík (Fayt et al. 2005). Mortalita spôsobená d'atľami však môže byť vysoká v rámci jednotlivých stromov (Kenis et al. 2004), resp. v plošne malých ohniskách alebo územiach premnoženia (Koplin 1972). Významnosť d'atľov ako predátorov podkôrníkovitých výrazne vzrastá hlavne pri endemickej úrovni napadnutia na lokálnej úrovni (Koplin 1972, Otvos 1979). Pri epidemickej úrovni premnoženia môže predačná činnosť d'atľov len v malej miere limitovať spolu s ostatnými prírodnými činiteľmi populáciu podkôrníkovitých (Koplin 1972).

Podľa niektorých autorov môže byť oveľa významnejšia ako priama predácia mortalita spôsobená nepriamo tesacou činnosťou d'atľov, tzn. odtesávaním kusov kôry, ktoré padajú na zem, larvy a kukly podkôrníkovitých strácajú vhodné podmienky pre vývin a v dôsledku vysychania hynú (Inozemcev 1965, Moore 1972, Otvos 1979, Pechacek 1995), čo môže viesť v prípade lykožrúta smrekového až k 70% mortalite v rámci požerkov (Scherzinger 1993). Imága pri zrelostnom žere však prežívajú aj v odlúpnuťej kôre a dokážu vyletieť (Wermelinger 2004).

V sledovanom ohnisku išlo len o lokálne napadnutie niekoľkých smrekov lykožrútom smrekovým. Preto odhadnuté priemerné percento lykožrútov skonzumovaných d'atľom veľkým ako najvýznamnejším predátorom bolo pomerne vysoké. Z praktického hľadiska tento počet zodpovedá približne počtu lykožrúťich samcov (pri pomere pohlavia vyliahnutých imág 1:1), ktoré by boli schopné po vyrojení potenciálne napadnúť v priemere ďalších 15 – 67 smrekov v závislosti od ich fyziologického stavu, ak na prekonanie ich obranných mechanizmov je potrebný podľa viacerých autorov nálet v priemere 850 – 3700 samcov (Pavlík 2005). Na druhej strane aj napriek intenzívnej predácii d'atľami sa podarí úspešne vyletieť približne polovici imág lykožrúťov, ktoré sú schopné potenciálne napadnúť ďalších 18 – 78 smrekov v okolí a založiť tak nové ohniská napadnutia. Napriek tomu pokladám predáčnú činnosť d'atľov v tomto prípade za významnú z hľadiska regulácie početnosti rojaciach sa imág lykožrúta smrekového a považujem ju za oveľa významnejšiu ako predáciu lariev a kukiel, pretože práve percento prežívajúcich rojaciach sa imág je rozhodujúce z hľadiska ďalšieho šírenia napadnutia v okolitých porastoch (Stadelmann et al. 2013).

#### Pod'akovanie

Ďakujem obom recenzentom za podnetné pripomienky a komentáre k prvej verzii rukopisu.

## Literatúra

- BALDWIN P. H. 1960: Overwintering of woodpeckers in bark-beetle infested spruce-fir forests in Colorado. — Pp.: 71–84. In: Proceedings of the 12<sup>th</sup> International Ornithological Congress, Helsinki.
- BÜTLER R. & WERMELINGER B. 2014: Borkenkäfer aufpasst: Dreizehenspecht. — Bündner Wall 3: 49–53.
- CRAMP S. et al. 1994: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. IV. Terns to Woodpeckers. — Oxford University Press, Oxford.
- FAYT P. 2003: Time of natal dispersal and reproductive decisions of the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* under varying food conditions. — Pp.: 35–48. In: PECHACEK P. & D'OLEIRE-OLTMANN W. (eds.): International Woodpecker Symposium. Forschungsbericht 48, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden.
- FAYT P., MACHMER M. M. & STEEGER CH. 2005: Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. — Forest Ecology and Management 206: 1–14.
- FERIANC O. 1979: Vtáky Slovenska 2. — VEDA, Bratislava.
- FRANK G. 2003: Brutzeitliche Einnischung des Weissrückenspechtes (*Dendrocopos leucotos*) im Vergleich zum Buntspecht (*Dendrocopos major*) in montanen Mischwäldern der nördlichen Kalkalpen. — Vogelwelt 123: 225–239.
- HOGSTAD O. 1971: Stratification in winter feeding of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* and the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. — Ornis Scandinavica 2: 143–146.
- HOGSTAD O. 1978: Sexual dimorphism in relation to winter foraging and territorial behaviour of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) and the *Dendrocopos* species. — Ibis 120: 198–203.
- INOZEMCEV A. A. 1965: Značeniye vysokospecializirovannykh ptic – drevolazov v lesnom biocenoze. — Ornitologija 7: 416–436.
- JAMNICKÝ J. 1982: Ďatľovitité (Picidae) lesov Tatranského národného parku. – Zborník prác o Tatranskom národnom parku 23: 123–152.
- JENNI L. 1983: Habitatnutzung, Nahrungserwerb und Nahrung von Mittel- und Buntspecht (*Dendrocopos medius* und *D. major*) sowie Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte des Mittelspechts. — Der Ornithologische Beobachter 80: 29–57.
- KENIS M., WERMELINGER B. & GRÉGOIRE, J.-C. 2004: Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. — Pp. 237–290. In: LIEUTIER F., DAY K.

- R., BATTISTI A., GREGOIRE J. C. & EVANS H. F. (eds.): Bark and wood boring insects in living trees in Europe. A synthesis. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- KOPLIN J. R. 1969: The numerical response of woodpeckers to insect prey in a subalpine forest in Colorado. — *Condor* 71: 436–438.
- KOPLIN J. R. 1972: Measuring predator impact of woodpeckers on spruce beetles. — *Journal of Wildlife Management* 36: 308–320.
- MICHALEK K. G. & MIETTINEN J. 2003: *Dendrocopos major*: Great Spotted Woodpecker. — *BWP Update* 5: 101–184.
- MOORE G. 1972: Southern pine beetle mortality in North Carolina caused by parasites and predators. — *Environmental Entomology* 1: 58–65.
- NEJFELD I. A. 1958: Pitanije nekotrych lesnych ptic južnoj Karelii. — *Zoologičeskij žurnal* 37: 11–18.
- OTVOS I. S. 1979: The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: an evaluation. — Pp.: 341–374. In: DICKSON J. G., CONNER R. N., FLEET R. R., KROLL J. C. & JACKSON J. A. (eds.): *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. Academic Press Inc., New York.
- OTVOS I. S. & STARK R. W. 1985: Arthropod food of some forest-inhabiting birds. — *Canadian Entomology* 117: 971–990.
- PASINELLI G. 2003: *Dendrocopos medius* Middle Spotted Woodpecker. — *BWP Update* 5: 49–99.
- PASINELLI G. & HEGELBACH J. 1997: Characteristics of trees preferred by foraging Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* in northern Switzerland. — *Ardea* 85: 203–209.
- PAVLÍK Š. 1999: Breeding ecology of the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in an oak forest. — *Biologia* 54: 187–194.
- PAVLÍK Š. 2004: Preferujú d'atle pri vytesávaní podkôrníkov najhustejšie obsadené časti? — Pp.: 11–12. In KROPIĽ R. (ed.): *Zborník abstraktov zo 16. stredoslovenskej ornitologickej konferencie s medzinárodnou účasťou Aplikovaná ornitológia 2004*. Technická univerzita, Zvolen.
- PAVLÍK Š. 2005: Koľko lykožrútov smrekových (*Ips typographus* L.) vyletí z chrobačiara v smrekovom prírodnom lese? — *Acta Facultatis Forestalis Zvolen* 49: 31–42.
- PECHACEK P. 1994: Reaktion des Dreizehenspechts auf eine Borkenkäfergradation. — *Allgemeine Forst Zeitschrift* 49: 661.
- PECHACEK P. 1995: Spechte (Picidae) im Nationalpark Berchtesgaden. Habitatwahl, Nahrungsökologie, Populationsdichte. — *Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht* 31.
- PECHACEK P. & KRIŠTÍN A. 1993: Nahrung der Spechte im Nationalpark Berchtesgaden. — *Vogelwelt* 114: 165–177.
- PECHACEK P. & KRIŠTÍN A. 1996: Zur Ernährung und Nahrungsökologie des Dreizehenspechts *Picooides tridactylus* während der Nestlingsperiode. — *Der Ornithologische Beobachter* 93: 259–266.
- PECHACEK P. & KRIŠTÍN A. 2004: Comparative diets of adult and young three-toed woodpeckers in an European alpine forest community. — *Journal of Wildlife Management* 68: 683–693.
- PULLIAINEN E. 1963: Observations on the autumnal territorial behaviour of Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* (L.). — *Ornis Fennica* 40: 132–139.
- PYNNÖNEN A. 1943: Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte II. Die Nahrung. — *Annales Societas zoologica-botanica Fennica Vanamo*. 9: 1–59.
- RADEMACHER W. 1987: Beobachtungen am Mittelspecht (*Picooides medius*) im Bergischen Land. — *Charadrius* 23: 58–61.
- RUGE K. & WEBER W. 1974: Biotopwahl und Nahrungserwerb beim Weissrückenspecht (*Dendrocopos leucotos*) in den Alpen. — *Vogelwelt* 95: 138–147.
- SEVAŠTJANOV G. N. 1959: Materialy po pitaniju djatlov v Archangelskoj oblasti. — *Zoologičeskij žurnal* 38: 589–595.
- SCHERZINGER W. 1990: Is competition by the Great Spotted Woodpecker the cause for White-backed Woodpeckers rarity in Bavarian Forest National Park? — Pp.: 81–91. In: CARLSON A. & AULÉN G. (eds): *Conservation and Management of Woodpecker Populations*. Swed. Univ. Agricult. Sci., Dept of Wildlife Ecology, Report 17, Uppsala.
- SCHERZINGER W. 1993: Reaktion der Spechte (Picidae) auf eine Borkenkäfer-Kalamität im Nationalpark Bayerischer Wald (BR-Deutschland). — Pp.: 77–85. In: SANIGA M. & KORPEL Š. (eds): *Symposium über die Urwälder*. Technická univerzita, Zvolen.
- STADELMANN G., BUGMANN H., WERMELINGER B., MEIER F. & BIGLER CH. 2013: A predictive framework to assess spatio-temporal variability of infestations by the European spruce bark beetle. — *Ecography* 36: 1208–1217.
- TURČEK F. J. 1953: Ekologická analýza vtákov a savcov prirodzeného lesa na Poľane (Slovensko). — *Rozpravy*

- II. tr. České akademie 62: 1–51.
- VIRKKUNEN I. 1967: Ethological observations on wintering woodpeckers, with special reference on the interactions between different species. — *Ornis Fennica* 44: 73–77.
- WASILEWSKI J. 1969: Dziecioly na wiatrolomach Tatrzańskiego Parku Narodowego. — *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 25: 18–23.
- WERMELINGER B. 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. — *Forest Ecology and Management* 202: 67–82.
- ZAHRADNÍK P. & KNIŽEK M. 2007: Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.). — *Lesnická práce* 4, příloha: 1–8.

*Došlo: 6. 6. 2016*

*Prijaté: 5. 9. 2016*

*Online: 16. 9. 2016*