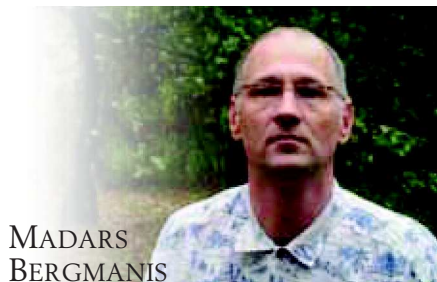


Trīspirkstu dzeņa ekoloģija



MADARS
BERGMANIS

Sugas nosaukumā ietvertā pazīme trīspirkstu dzeni padara unikālu citu Eiropas dzeņu vidū. Ilgu laiku tas tika uzskatīts arī par vienīgo dzeņu sugu, kura sastopama gan Vecajā, gan Jaunajā pasaulē. Ģenētiskie pētījumi tomēr pierādīja, ka te jārunā par divām dažādām sugām (Zink *et al.* 2002). Kopš tā laika izdala Eirāzijas trīspirkstu dzeni *Picoides tridactylus* un Amerikas trīspirkstu dzeni *Picoides dorsalis*.

Būtiskas atšķirības abu sugu dzīvesveidā līdz šim nav atrastas. To pašu var teikt par Eirāzija

sastopamajām pasugām, no kurām plašāk pētītas ir tikai nominālā *P.t.tridactylus* un Centrāleiropas kalnu rajonos sastopamā *P.t.alpinus*. Šajā apskatā, kas veltīts nozīmīgākajiem pētījumiem par trīspirkstu dzeni, esošās ziņas par minētajām sugām un pasugām apvienošu. Tiesa, daži populāciju ekoloģijas jautājumi, kā dispersija pēcligzdošanas sezonā vai partneru maiņa ligzdošanas sezonas gaitā, ir vai nu pārāk nepilnīgi izpētīti, vai nepakļaujas tik konspektīvam izklāstam, kā to šeit esmu centies darīt. Tāpēc tuvāk tiks aplūkotas tikai tās tēmas, kas minētas apakšvirsrakstos.

Barība

Barības sastāva pētījumi izskaidro, kāpēc trīspirkstu dzeņu izplatība visur pasaulē diezgan precīzi sakrīt ar egļu *Picea spp.* izplatību (Bock, Bock 1974). No vasaras beigām līdz nākamajam pavasarim tie barojas gandrīz tikai ar skujkoku mizgraužiem (*Scolytidae*), visvairāk ar tām sugām, kas apdzīvo egles (Fayt 2003a). Mizgrauži ir

viegli pieejami un neligzdošanas laikā tiek izmantoti proporcionāli to sastopamībai (Pechacek, Krištín 2004). Somijā trīspirkstu dzeņu barošanās vietās no marta līdz maijam mizgraužu daudzums mizas paraugos sasniedza 96,9% no visiem kukaiņiem (Fayt 1999). Citos pētījumos mizgraužu īpatsvars ir mazāks, tomēr neatkarīgi no vietas un apstākļiem šī grupa vienmēr bijusi svarīgākā trīspirkstu dzeņu barības sastāvdaļa ziemā un neligzdošanas sezonā kopumā (Hess 1983; Pechacek, Krištín 2004 u.c.).

Ligzdošanas sezonā iegūtie rezultāti nav tik viennozīmīgi. Mizgraužu masveida savairošanās periodā Berhtesgādenes Nacionālajā parkā Vācijā pieaugušo putnu barībā arī vasarā vairāk nekā 80% veidoja mizgrauži. Koksgraužu (*Cerambycidae*) klātbūtne barībā bija niecīga, un zirnekļi (*Araneidea*) netika atrasti vispār (Pechacek, Krištín 1993). Turpretī nākamo piecu gadu laikā, mizgraužu daudzumam strauji sarūkot, pieaugušo putnu barībā ligzdošanas



Trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* tēviņš.

Foto: O. Opermanis

laikā dominēja koksngrauzu kāpuri. Aiz tiem apmēram līdzīgās daļās sekoja mizgrauži un zirnekļi (Pechacek, Krištín 2004). Līdzīgi rezultāti, kas apstiprina koksngrauzu kāpuru īpašo nozīmi trīspirkstu dzeņu barībā ligzdošanas sezonā, iegūti arī citur (Hogstad 1970; Fayt 2003b).

Mazuļu barībā dažkārt vērojamas nozīmīgas atšķirības pat netālu esošās ligzdās vienā un tajā pašā gadā. Detalizēti pētot vienu ligzdojošu pāri turpat Berhtesgādenes NP, tika konstatēts, ka nozīmīgākais barības objekts mazuļiem bija koksngrauzu kāpuri, turklāt izteikti dominēja skujkoku ligzdu koksngrauzis *Rhagium inquisitor*. Nākamie svarīgākie – vilkzirnekļu (*Lycosidae*) un maiszirnekļu (*Clubionidae*) dzimtu zirnekļi. Tie kopā veidoja gandrīz trešdaļu barības. Relatīvi regulāri barībā tika atrasti arī mizgrauži, skudras (*Formicidae*), skrejvaboles (*Carabidae*) un divspārņi (*Diptera*) (Pechacek, Krištín 1996). Vēlāk un plašākā pētījumā (15 ligzdas septiņos gados) tajā pašā vietā svarīgākā grupa mazuļu barībā bija zirnekļi, koksngrauziem paliekot otrajā vietā. Abas šīs taksonomiskās grupas patērētas neproporcionāli daudz, salīdzinot ar to pieejamību dzeņu barošanās vietās (Pechacek, Krištín 2004). Sezonālās atšķirības barības izvēlē skaidrotas ar koksngrauzu kāpuru un zirnekļu izmēriem, kas vidēji vairāk nekā divas reizes pārsniedz mizgraužu un to kāpuru izmērus. Līdz ar izmēriem pieaug arī barības objektu enerģētiskā vērtība (Pechacek, Krištín 1993, 1996, 2004).

Substrāti (egles)

Mizgraužu dzīves cikls ir saistīts tikai ar pašām agrākajām koka bojāejas stadijām. Dažas sugas, t.s. primārie mizgrauži, var būt arī šīs bojāejas izraisītāji pat pilnīgi veselīgiem kokiem. Trīspirkstu dzeņu barības pamatmasu veido egļu mizgrauži un to kāpuri, kurus dzeņi sameklē uz kalstošām un nesen nokaltušām eglēm. Ziemā tās veido 92–99% no izmantotajiem barošanās substrātiem (Hogstad 1976, 1977; Hess 1983; Imbeau, Desrochers 2002a). Vasarā ap 2/3 barošanās novērojumu ir kalstošas un nokaltušas eglēs. Pārējo daļu veido dzīvas egles, citu sugu koki un kritālas (Villard 1994; Pechacek, Krištín 1996; Imbeau, Desrochers 2002a; Gagné *et al.* 2007). Siltajā sezonā trīspirkstu dzeņi visumā barojas vairāk satrupējušos kokos.



Trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* tēviņš.

Foto: M. Varesvo (M. Varesvuo) / birdphoto.fi

Pie tādiem var pieskaitīt arī kritālas, kas daudzviet sugas izplatības areāla robežās ziemā nemaz nav pieejamas sniega segas dēļ. Šajos substrātos attīstās koksngrauzu kāpuri, kuri kalstušos kokos izmanto ilgāk par mizgraužiem (Fayt 2003a). Tāpat senāk nokaltušos skuju kokos zem atlekušas mizas lēkskēm dzīvo daudz zirnekļu (Pechacek, Krištín 1996). Dzīvas egles savukārt noder sulas dzeršanai (Ruge 1968; Imbeau, Desrochers 2002a).

Somijā secināts, ka atbilstoši izmaiņām barības un barošanās substrātu izvēlē mainās arī biotopu izmantošana. Ziemā trīspirkstu dzeņiem piemērotākas ir egļu tīraudzes, bet vasarā meži ar lielāku lapu koku īpatsvaru (Fayt 2003a). Citur iegūtie rezultāti drīzāk liecina par pretējo. Alpos dzeņiem pietika ar izmēros mazāku teritoriju,

ja tajā bija mazāka koku sugu daudzveidība, t.i., vairāk egļu un mazāk citu sugu koku (Pechacek, d'Oleire-Oltmanns 2004). Karpatos koku sugu daudzveidība trīspirkstu dzeņu teritorijās bija mazāka nekā apkārtņē (Kajtoch *et al.* 2013), bet Polijas ziemeļaustrumu daļā tā neietekmēja dzeņu klātbūtni (Stachura-Skierczyńska *et al.* 2009).

Kaltušas un novājinātas egles ir biežāk izmantotais substrāts arī dobumu kalšanai (Ruge 1974; Scherzinger 1982 u.c.). Tomēr mēdz būt izņēmumi. Rietumnorvēģijā visas 15 atrastās ligzdas bija apsēs (Stenberg 1996).

Pavisam maz ir ziņu par koku izvēli bungošanai. Kanādā relatīvi daudz biežāk par valdošo melno egli *Picea mariana* bungošanai izmantoti Banksa



Trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* mātīte, uz koka stumbra redzami kalumi.
Foto: M. Varesvo (M. Varesvuo) / birdphoto.fi

priedes *Pinus banksiana* stubbeņi (Imbeau, Desrochers 2002a).

Mirušās koksnes apjomi

Iepriekš teiktais norāda, cik liela nozīme trīspirkstu dzeņu izdzīvošanā ir nokaltušiem kokiem, īpaši eglēm. Plašākais pētījums par nepieciešamo mirušās koksnes apjomu trīspirkstu dzeņu dzīvotnēs veikts Šveicē. Tā autori iesaka tiekties uz šādiem mirušās koksnes rādītājiem saimnieciskajos mežos – 1,6 m²/ha (šķērsgriezuma laukums pie pamata) jeb 18 m³/ha (kopējais apjoms kokiem ar diametru krūšu augstumā vismaz 10 cm). Tas atbilst 14 kokiem ar diametru krūšu augstumā vismaz 21 cm un aptuveni 5% no kopējā koksnes apjoma uz katru hektāru. Svarīgi, lai šāds daudzums mirušās koksnes tiktu sasniegts platībā, kas atbilst vidējās trīspirkstu dzeņu teritorijas izmēram, t.i. ,100 ha (Bütler *et al.* 2004a).

Salīdzinošs pētījums Šveices un Zviedrijas mežos parādīja, ka trīspirkstu dzeņu klātbūtnes ticamība sasniedz 95%, ja mirušās koksnes apjoms ir 1,3 m²/ha (šķērsgriezums pie pamata) Šveicē un tikai 0,5 m²/ha Zviedrijā. Pirmajā mirklī šie rezultāti vedina domāt, ka dažādām populācijām, un šajā gadījumā arī pasugām, var būt atšķirīgas prasības. Tomēr Šveicē trīspirkstu dzeņu skaits ir stabils vai pat pieaug, bet Zviedrijā tas samazinās. Iespējams, ka populāciju Zviedrijas vidienē, kur iegūti šie dati, uztur imigrācija no ziemeļiem un reģistrētais mirušās koksnes apjoms ir nepietiekams tās ilgstošai pastāvēšanai (Bütler *et al.* 2004b).

Jāuzsver, ka iepriekš minētie skaitļi iegūti, meklējot kompromisu starp dzeņu un mežsaimniecības interesēm. Tos var uzskatīt par “relatīvi drošas iztikas minimumu”. Optimālos biotopos – saimnieciski maz ietekmētos mežos – mirušās koksnes apjomi ir daudz lielāki: Vācijā 30 m³/ha (Pechacek 2004), Somijā 62,7 m³/ha (Fayt 2005) Polijā 68,7 m³/ha (Kajtoch *et al.* 2013).

Apstākļos, kad mirušās koksnes netrūkst, noteicošs ir mežaudzes sastāvs. Belovežas gāršā Polijā pirmatnējā ozolu-skābaržu mežā, kurā sastopamas vismaz 12 koku sugas, arī egle, trīspirkstu dzeņi ligzdo divreiz

retāk nekā slapjos melnalkšņu-ošu-egļu mežos un skujkoku mežos (egle un priede ar bērza piejaukumu).

Lai gan visos minētajos mežu tipos mirušās koksnes apjomi sasniedz 100–150 m³/ha un vairāk (Wesołowski *et al.* 2005). Berhtesgādenes NP 34 m³/ha, kas gandrīz trīskārt pārsniedza fona līmeni apkārtējos saimnieciskajos mežos (<12 m³/ha), bija apjoms, pie kura kaltsu koku daudzums vairs neietekmēja dzeņu teritoriju izmērus (Pechacek, d'Oleire-Oltmanns 2004).

Teritorija

Trīspirkstu dzeņu pāris parasti izmanto lielu platību (ap 100 ha) un katru gadu maina ligzdvieta 300–500 metru attālumā savas teritorijas robežās (Bürkli *et al.* 1975). Dienvidaustrumu Vācijā ar radiotelemetriju palīdzību noteikts teritorijas izmērs 10 pāriem, un mazuļu barošanas laikā tas vidēji bija 86,4 ha (34–287 ha). Dobumu kalšanas un perēšanas laiks šajā pētījumā uzskatīts par pirmsligzdošanas periodu, kad teritorijas bijušas lielākas – 101,8 ha (61–144 ha). Vasaras otrajā pusē trīspirkstu dzeņi izmanto vēl lielāku platību – vidēji 153,7 ha. Kaimiņu

teritorijas pārklājas vidēji par 17,6%, vairāk ligzdošanas perioda vēlākajās stadijās, pēc ligzdošanas un vēl vairāk ziemā (Pechacek 2004). Maza apjoma telemetriju dati par teritoriju izmēriem iegūti vēl tikai Oregonas štatā ASV un Vācijas dienvidrietumos, un tie ir līdzīgi šeit minētajiem.

Daudz biežāk teritoriju aptuvenie izmēri noteikti ar novērojumu kartēšanas metodi, un tikai retos gadījumos tie bijuši mazāki par 100 ha – Bavārijas meža pašās piemērotākajās vietās 64–77 un 59–89 ha (Scherzinger 1982), vecā mežā Somijas dienvidos 20–25 ha (Pakkala *et al.* 2002). Somijas austrumu daļā pa vienam pārim apdzīvoja veca egļu meža fragmentus 65–90 ha platībā, kurus ieskauj jaunāki priežu meži (Fayt 2003b).

Trīspirkstu dzeņiem ir raksturīga spēja koncentrēties vietās ar labvēlīgiem barošanās apstākļiem. Pēc ugunsgrēka, meža applūšanas, vējlauzes vai fitofāgo kukaiņu savairošanās ligzdojošo dzeņu blīvums var būt daudz augstāks (Yeager 1955, Virkkala *et al.* 1991; Fayt 2003b u.c.). Kiti, Somijā, 1992. gadā plānoto 10 ha vietā daļēji nodega 143 ha priežu meža. Nākamajā gadā 70 ha platībā tur



Trīspirkstu dzeņi *Picoides tridactylus* un mizložņa *Certhia familiaris* (pa kreisi), uz koka stumbra redzami tipiski trīspirkstu dzeņa kalumi (lupinājumi).

Foto: D. Drazdovskis / headoutdoors.net



Trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* tēviņš.

Foto: M. Varesvo (M. Varesvuo) / birdphoto.fi



Netipiska trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* mātītes uzvedība – pieķērusies zara apakšai.

Foto: O. Opermanis



Trīspirkstu dzeņa *Picoides tridactylus* tēviņš.

Foto: A. Mankus / ainars.net

tika atrastas septiņas trīspirkstu dzeņu ligzdas, turklāt piecas ligzdas atradās sausā virsējā, kas aizņēma tikai 17 ha. Turpmāk katru gadu ligzdojošo pāru skaits samazinājās – 5, 3, 2, 1 (Fayt 2003b). Plašā apskatā par līdzīgiem gadījumiem secināts, ka dzeņi, atkarībā no sugas un vietējiem faktoriem – laika apstākļiem, veģetācijas tipa un tā, cik postošs bijis ugunsgrēks, pārstāj ligzdot degumos 3–10 gadu laikā pēc ugunsgrēka (Fayt *et al.* 2005).

Apjomīgākās dzeņu koncentrēšanās novērotas rudenī, no augusta līdz decembrim, tātad laikā, kad jaunie putni pamet dzimto vietu (Fayt *et al.* 2005). Pieaugušajiem putniem novērota izteikti

konservatīva uzvedība – 12 gadu periodā neviens no 55 individuāli iezīmētiem trīspirkstu dzeņiem nemainīja savu teritoriju (Pechacek 2006).

Teritoriju robežu precīza noteikšana ir darbietilpīga, bet nepieciešama, lai spriestu par faktoriem, kas ietekmē to izmērus. Noskaidrots, ka trīspirkstu dzeņiem pietiek ar mazāku teritoriju, ja ir vairāk egļu ar diametru krūšu augstumā 30–40 cm un lielāka koku diametru daudzveidība audzē, kas raksturīga mežiem ar dabisku traucējumu režīmu ilgā laika posmā. Lielāka teritorija nepieciešama vietās, kur ir lielāka koku sugu daudzveidība, kas parasti nozīmē

stabilākus vides apstākļus. Egļu audzēs biežāk vērojamas vējgāzes, ko izraisa koku seklā sakņu sistēma, un mirušās koksnes apjoma palielināšanās var notikt straujāk. Šajā pētījumā nav pierādīts, ka teritoriju izmērus ietekmētu mirušās koksnes apjoms (sk. iepriekš) un savstarpējā konkurence, t.i., relatīvais kaimiņu konfliktu daudzums, teritoriju pārklāšanās un “sirojumu” skaits kaimiņu teritorijas centrālajā daļā (Pechacek, d’Oleire-Oltmanns 2004).

Vienlaidu mežs

Trīspirkstu dzeņi apdzīvo tikai lielus meža masīvus. Pētījumi, kas veltīti meža biotopu fragmentācijas un krasi norobežotu meža malu ietekmes noteikšanai, ļauj vismaz daļēji saprast, kāpēc tas tā ir. Virknei mizgraužu sugu izplatību jūtami ietekmē meža malas tuvums. Sevišķi tas sakāms par veca, dabiska egļu meža robežām ar izcirtumiem un jaunaudzēm. Šaurāk specializēto kukaiņu sugu sastopamība pieaug virzienā no malām dziļāk mežaudzes iekšienē (Peltonen *et al.* 1997). No trīspirkstu dzeņu barošanās vietās atrastajiem mizgraužiem 78,5% piederēja šādām specializētām sugām (Fayt 1999, 2003a).

Tīs būtiskas atšķirības potenciālo barības objektu izplatībā konstatētas, salīdzinot izolētus veca egļu meža fragmentus, ko ieskauj purvi, ar tādiem, kas robežojas ar grāvjiem un izcirtumiem. Dzeņiem un kukaiņiem labvēlīgākus apstākļus nodrošina slapja, dabiska apkārtnē ap veco mežu. Mizgraužu sugu kopskaits un arī to mizgraužu sugu skaits, kas dzīvo uz stāvošiem kokiem, nepieaug virzienā no malas uz meža fragmenta vidieni, t.i., tās izplatītas vienmērīgāk līdz pat vecā meža malai. Relatīvais mizgraužu daudzums, kas dzīvo uz stāvošām eglēm (galvenais trīspirkstu dzeņu barošanās substrāts!), tuvu malām ir pat lielāks nekā tālāk no tām. Vienlaikus nav iegūti pierādījumi, ka attālums no mežmalas un apkārtnes mitruma režīms ietekmētu koksgraužu izplatību un mizgraužus, kas dzīvo uz kritālām, saknēm vai celmiem. Tāpat neviens no 14 biežāk sastaptajām mizgraužu sugām izteikti nevairījās no meža malām (Fayt 2004).

Pētījums Kvebekas provincē Kanādā neapstiprināja trīspirkstu dzeņu izvairīšanos no mežmalām un jutīgumu

pret piemērotu biotopu fragmentāciju. Apstākļi bija ļoti pateicīgi salīdzinājumam. 120–125 gadus vecs, saimnieciskās darbības neskaris mežs, kurā valdošā suga ir melnā egle. Un 10 kilometru attālumā līdzīga meža atliekas (<15%), kur atstātas tikai 60–100 metru platas veca meža joslas starp plašiem izcirtumiem (50–250 ha) un vēl šaurākas gar upītēm (Imbeau, Desrochers 2002b). Tomēr jāšaubās, vai tik šaurā meža joslā vairs var salīdzināt barošanās vietu izvēli atkarībā no attāluma līdz malai. Tāpat ar piesardzību jāizturas pret uzvedības novērojumiem tūlīt pēc provocēšanas ar bungošanas un balss ierakstiem.

Jau dažus gadus vēlāk turpat Kvebekas provincē, bet lielākos vecā meža fragmentos (85–100 ha), iegūti atšķirīgi rezultāti. Lai gan piemērotu barošanās koku (nesen nokaltuši, diametrs krūšu augstumā >15 cm) daudzums bija lielāks joslās gar cirsmām, trīspirkstu dzeņi relatīvi vairāk barojās dziļāk mežā, tālāk par 40 metriem no malas. Tāpat dzeņu pārvietošanās trajektorija bija vairāk orientēta paralēli izcirtumu malām (Gagné *et al.* 2007).

Pretrunīgie rezultāti liecina, ka par trīspirkstu dzeņu un to barības objektu ekoloģiju daudz kas vēl nav līdz galam skaidrs. Turklāt vairākums šajā rakstā

pieminēto pētījumu veikti vietās, kur egle ir valdošā koku suga lielās platībās. Daudz mazāk ir zināms par vietām, kur tas tā nav.

Pateicības

Vēlos pateikties saviem kolēģiem LU Zooloģijas muzejā. Aivaram Petriņam par pacietīgu, ilgstošu un korektu spiedienu šāda veida apkopojumu publicēt un Mārim Ciniņim par konsultācijām vaboļu jautājumos.

Autora adrese:
madars.bergmanis@lu.lv

Literatūra

- Bock C.E., Bock J.H. 1974. On the geographical ecology and evolution of the three-toed woodpeckers, *Picoides tridactylus* and *Parcticus*. *Am. Midl. Nat.* 108: 397–405.
- Bürkli W., Juon M., Ruge K. 1975. Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus*. Beobachtungen zur Führungszeit und zur Grösse des Aktionsgebietes. *Orn. Beob.* 72: 23–28.
- Bütler R., Angelstam P., Schlaepfer R. 2004a. Quantitative snag targets for the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ecol. Bulletins* 51: 219–232.
- Bütler R., Angelstam P., Ekelund P., Schlaepfer R. 2004b. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological conservation* 119: 305–318.
- Fayt P. 1999. Available insect prey in bark patches selected by the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* prior to reproduction. *Ornis Fennica* 76: 135–140.
- Fayt P. 2003a. Population ecology of the Three-toed Woodpecker under varying food supplies. PhD. thesis, University of Joensuu, No.21
- Fayt P. 2003b. Insect prey population changes in habitats with declining vs. stable Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* populations. *Ornis Fennica* 80: 182–192.
- Fayt P. 2004. Old-growth boreal forests, three-toed woodpeckers and saproxylic beetles – the importance of landscape management history on local consumer-resource dynamics. *Ecol. Bulletins* 51: 249–258.
- Fayt P., Machmer M.M., Steeger C. 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. *Forest Ecology and Management* 206: 1–14.
- Gagné C., Imbeau L., Drapeau P. 2007. Anthropogenic edges: their influence on the American three-toed woodpecker (*Picoides dorsalis*) foraging behaviour in managed boreal forests of Quebec. *Forest Ecology and Management* 252: 191–200.
- Hess R. 1983. Verbreitung, Siedlungsdichte und Habitat des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus alpinus* im Kanton Schwyz. *Orn. Beob.* 80: 153–182.
- Hogstad O. 1970. On the ecology of the Three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* (L.) outside the breeding season. *Nytt Mag Zool.* 18: 221–227.
- Hogstad O. 1976. Sexual dimorphism and divergence in winter foraging behaviour of the Three-toed Woodpeckers *Picoides tridactylus*. *Ibis* 118: 41–50.
- Hogstad O. 1977. Seasonal change in intersexual niche differentiation of the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ornis Scandinavica* 8: 101–111.
- Imbeau L., Desrochers A. 2002a. Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *Journal of Wildlife Management* 66 (1): 222–231.
- Imbeau L., Desrochers A. 2002b. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. *Forest Ecology and Management* 164: 249–256.
- Kajtoch L., Figarski T., Pelka J. 2013. The role of forest structural elements in determining the occurrence of two specialist woodpecker species in the Carpathians, Poland. *Ornis Fennica* 90: 23–40.
- Pakkala T., Hanski I., Tomppo E. 2002. Spatial ecology of the Three-toed Woodpecker in managed forest landscapes. *Silva Fennica* 36: 279–288.
- Pechacek P. 2004. Spacing behaviour of Eurasian Three-toed woodpeckers (*Picoides tridactylus*) during the breeding season in Germany. *The Auk* 121 (1): 58–67.
- Pechacek P. 2006. Breeding performance, natal dispersal, and nest site fidelity of the three-toed woodpecker in the German Alps. *Ann. Zool. Fennici* 43: 165–176.
- Pechacek P., d'Oleire-Oltmanns W. 2004. Habitat use of the Three-toed woodpecker in central Europe during the breeding period. *Biological Conservation* 116: 333–341.
- Pechacek P., Kristin A. 1993. Nahrung der Spechte im Nationalpark Berchtesgaden. *Die Vogelwelt* 4: 165–177.
- Pechacek P., Kristin A. 1996. Zur Ernährung und Nahrungsökologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus* während der Nestlingsperiode. *Der Ornithologische Beobachter* 93: 259–266.
- Pechacek P., Kristin A. 2004. Comparative diets of adult and young Three-toed woodpeckers in a European alpine forest community. *Journal of Wildlife Management* 68 (3): 683–693.
- Peltonen M., Heliövaara K., Väisänen R. 1997. Forest insects and environmental variation in stand edges. *Silva Fennica* 31 (2): 129–141.
- Ruge K. 1968. Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus* L. Beobachtungsgebiet, Aktionsgebiet, Nahrungserwerb, Tommeln, Pendelbewegungen. *Orn. Beob.* 65: 109–124.
- Ruge K. 1974. Zur Biologie des Dreizehenspechtes *Picoides tridactylus*. Brutbiologische und brutökologische Daten aus der Schweiz. *Orn. Beob.* 71: 303–311.
- Scherzinger W. 1982. Die Spechte im Nationalpark Bayerischer Wald. Schriftenreihe des Bayerischen Staatsministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Heft 9. Neue Presse Verlags-GmbH, Passau.
- Stachura-Skierczyńska K., Tumiel T., Skierczyński M. 2009. Habitat prediction model for three-toed woodpecker and its implications for the conservation of biologically valuable forests. *Forest Ecology and Management* 258: 697–703.
- Stenberg I. 1996. Nest site selection in six woodpecker species. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 19: 21–38.
- Villard P. 1994. Foraging behavior of Black-backed and Three-toed woodpeckers during spring and summer in a Canadian boreal forest. *Can. J. Zool.* 72: 1957–1959.
- Virkkala R., Heinonen M., Routasuo P. 1991. The response of northern taiga birds to storm disturbance in the Koilliskaira National Park, Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 68: 123–126.
- Wesołowski T., Czeszczewik D. and Rowinski P. 2005. Effects of forest management on Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* distribution in the Białowieża Forest (NE Poland): conservation implications. *Acta Ornithologica* 40: 53–60.
- Zink R.M., Rohwer S., Drovetski S., Blackwell-Rago R.C., Farrell S.L. 2002. Holarctic phylogeography and species limits of Three-toed Woodpeckers. *The Condor* 104: 167–170.
- Yeager L.E. 1955. Two woodpecker populations in relation to environmental change. *Condor* 57: 148–153.

Summary

Ecology of the Three-toed woodpecker /Madaras Bergmanis/

A literature review on the ecology of the Eurasian Three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* and closely related American Three-toed woodpecker *Picoides dorsalis*. Current knowledge about food, foraging substrates, requirements of dead wood, territory size and avoidance of forest edges is summarized.