

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Variabilita reprodukčních parametrů vybraných druhů sov

Bakalářská práce

Andrea Tomešová

Školitel: doc. Mgr. Jan Riegert, Ph.D.

České Budějovice 2020

Tomešová, A. 2020. Variabilita reprodukčních parametrů vybraných druhů sov. [Variability of reproductive parameters of chosen owl species. Bc. Thesis, in Czech] – 38 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

This bachelor thesis is focused on reproductive parameters of three owl species: Long-eared owl (*Asio otus*), Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) and Tawny owl (*Strix aluco*). The main goal is to find information about breeding of this species, compare their reproductive parameters and find out if longitude, latitude and main habitat type have some impact on their reproductive parameters.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 7. 12. 2020

Andrea Tomešová

Poděkování

Děkuji svému školiteli doc. Mgr. Janu Riegertovi, Ph. D. za pomoc a připomínky při psaní bakalářské práce, zejména za pomoc se statistickým zpracováním.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Vliv faktorů na reprodukční úspěšnost.....	1
1.2 Adaptace sov (Strigiformes).....	3
2. Cíle práce	4
3. Metodika	4
3.1 Kalous ušatý (<i>Asio otus</i>)	4
3.2 Sýc rousný (<i>Aegolius funereus</i>).....	5
3.3 Puštík obecný (<i>Strix aluco</i>)	6
3.4 Literární zdroje	7
3.5 Statistická analýza dat	9
4. Výsledky	10
4.1 Počet vajec.....	10
4.2 Počet mláďat.....	16
5. Diskuse	21
6. Závěry	24
7. Literatura.....	25
8. Přílohy	35

1. Úvod

1.1 Vliv faktorů na reprodukční úspěšnost

Reprodukční úspěšnost sov ovlivňuje řada faktorů. Jedním z nejdůležitějších je dostatečná a vhodná potravní nabídka (např. Zvářal 2006, Karaska 2007). Většina našich sov je závislá na dostupnosti drobných savců, jejichž výskyt je pro úspěšné vyhnízdění sov zásadní. Úspěšnost hnízdění těchto druhů obvykle závisí na fázi populačního cyklu drobných savců. Tato závislost byla zaznamenána například u puštíka obecného. V letech gradace výskytu hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) měli puštíci výrazně vyšší úspěšnost (2,58 mlád'at na hnízdo, Petty 1989) než v letech jejich nedostatku (0,20 mlád'at na hnízdo, Petty 1989). Dostupnost potravy souvisí také s pestrostí krajiny. V homogenní krajině sovy obvykle nenacházejí dostatek potravy a musí za potravou létat delší vzdálenost, což je pro ně energeticky náročné. Například pro sýčka obecného je důležitý výskyt krátkostébelných lučních porostů v blízkosti hnízdiště (Šálek 2018).

Stejně důležitý jako potrava je dostatek hnízdních příležitostí. V některých případech lze nedostatek přirozených míst vhodných k zahnízdění kompenzovat vyvěšováním budek (Drdáková 2003) nebo například v případě kalouse ušatého (*Asio otus*) připravit hnízdní koše (Charter et al. 2012, Garner and Milne 1997). Přitom je zásadní, aby budky měly vhodné parametry vyhovující druhům, pro které jsou určeny. Například pro puštíky obecné jsou vhodné spíše polobudky větších rozměrů – v menších budkách je vysoká pravděpodobnost, že starší mlád'ata ušlapou později vylíhnutá mlád'ata (Karaska 2007). Některé druhy (např. sova pálená, sýček obecný) už ve volné přírodě téměř nehnízdí a přizpůsobili se životu v blízkosti člověka. Bohužel těmto sovám dnes také ubývají hnízdní příležitosti, protože současné domy pro ně nejsou vhodné (nejsou zde žádné výklenky ani jiné vhodné skrýše). Také na starých budovách jejich hnízdiště často zanikají, protože je jim například znemožněn přístup do těchto prostor kvůli rekonstrukci (Diviš 2018). Tyto druhy ale neohrožuje pouze nedostatek hnízdních příležitostí. Důležitým faktorem jejich úbytku je také současné hospodaření v zemědělství. Nevyhovují jim velké plochy monokulturních plodin (řepky, kukuřice), kde nemají dostatek potravy a špatně se jim zde loví (Diviš 2018).

Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím hnízdní úspěšnost je predace. V našich podmínkách jsou nejčastějšími predátory sov kuny a dravci. U sýce rousného preduje hnízda nejčastěji kuna (Vacík 1991, Poprach 2009). Vysoký podíl mlád'at bývá predován až po

vylétnutí z hnízda – v tomto období jsou pro sýce nebezpeční zejména výr velký (*Bubo bubo*) a jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*, Vacík 1991). Podobná situace byla zjištěna také u puštíka obecného (*Strix aluco*), kdy predace kunou může představovat až 85,7 % všech predovaných hnízd (Vučanović 2007). Jako další predátory autor uvádí jestřába lesního a puštíka bělavého (*Strix uralensis*). Pro kalouse ušatého, který nehnízdí v dutinách, ale v otevřených hnízdech, představují větší nebezpečí ptáci, zejména dravci (Accipitriformes a Falconiformes) a krkavcovití (Corvidae). Tome (2003) uvádí, že predace na hnízdech kalousů byla nejčastěji způsobena ptáky, pravděpodobně krkavcovitými, a představovala 70% neúspěšných hnízdění.

Dalšími významnými faktory, které mohou ovlivňovat reprodukční úspěšnost, jsou klimatické poměry a aktuální počasí. Vliv klimatu na reprodukční úspěšnost sovy pálené (*Tyto alba*) studoval Chausson et al. (2014) ve Švýcarsku. Autoři uvádí, že zvýšení srážek v období 2 – 4 týdny před snášením vajec má pozitivní vliv na velikost snůšky. Hnízdni úspěšnost v hnízdni sezóně může být také ovlivněna průběhem zimy. V hnízdni sezóně v Utahu, která následovala po zimě s nízkou teplotou a více dny s vysokou sněhovou pokrývkou, hnízdil nižší počet párů se sníženou hnízdni úspěšností (Marti 1994). Úspěšnost hnízdění může ovlivnit také konkurence. Konkurovat si ptáci mohou o různé zdroje – například o potravu a také o místa vhodná k hnízdění. O hnízdni dutiny si sovy konkurují také s mnoha jinými živočichy. Dutiny využívají například různí pěvci (např. brhlík lesní *Sitta europaea*, sýkory Paridae), kuny, hlodavci (veverky, plši), hmyz (včely, vosy, čmeláci); (Korpimäki and Hakkarainen 2012). Byly zaznamenány případy, kdy brhlík zazdil vchod do hnízdni dutiny v době, kdy samice sýce rousného seděla na vejcích nebo zahřívala mláďata, a zůstala tak uvězněná v dutině (Korpimäki and Hakkarainen 2012). Zda určitý druh na dané lokalitě zahnízdí, ovlivňuje také přítomnost ostatních druhů. Hakkarainen and Korpimäki (1996) zjišťovali, jaký vliv má na hnízdění sýce rousného přítomnost puštíka bělavého a výra velkého. Oba tyto druhy loví, stejně jako sýc, drobné savce, oba ale mohou pro sýce představovat predátora. Bylo zjištěno, že v místech, kde se vyskytuje puštík bělavý, sýci rousní méně často obsazují budky, zatímco v přítomnosti výra velkého obsazovali budky podobně jako v místech bez obou těchto predátorů. Puštík bělavý představuje pro sýce větší riziko než výr velký, který naopak někdy puštíky vyhání ze svého teritoria, čímž někdy sýcům naopak pomůže.

Hnízdni úspěšnost ovlivňuje také zbarvení jedinců. U sovy pálené má zbarvení samce vliv na velikost mláďat při vylétnutí. To je pravděpodobně způsobeno odlišnou investicí do reprodukce. Více hnědí samci vychovali více mláďat, protože je častěji krmili. U sov pálených také platí, že světlejší samice hnízdí dříve (Roulin et al 2001). Zbarvením samic

puštíka obecného se dále zabýval Grašyte et al. (2017). Samice s přechodným zbarvením měly více mláďat než samice hnědé a šedé formy. Jejich vyšší úspěšnost v reprodukci byla pravděpodobně klíčovým faktorem rozšíření této formy v populaci během doby trvání studie.

Variabilitu v hnízdní úspěšnosti ovlivňuje také geografická poloha. Obecně platí pravidlo, že směrem na sever se u ptáků snůšky zvětšují (Jetz et al. 2008). Variabilitě ve velikosti snůšky v závislosti na geografické poloze se podrobněji zabývá Murray (1976). Studoval sedm severoamerických druhů sov, z nichž šest vykazovalo trend zvětšování snůšky směrem na sever. U některých druhů se velikost snůšky zvětšuje také směrem na západ. Evans et al. (2009) udává, že velikost snůšky u puštíka obecného negativně koreluje s délkou dne, zatímco u denních druhů ptáků má délka dne pozitivní vliv na velikost snůšky.

1.2 Adaptační sovy (Strigiformes)

Sovy jsou draví ptáci, obvykle s noční nebo soumráknou aktivitou. Mají výborný sluch, díky kterému se mohou orientovat i ve tmě. K jejich výbornému sluchu přispívá tzv. faciální disk. Tvoří jej drobná pírka kolem očí, která pomáhají zvukové vlny nasměrovat k uším. Uši jsou také nesouměrně postavené – jedno ucho je výš a druhé níž, někdy mají uši rozdílnou velikost a tvar (Coles and Guppy 1988). To umožňuje sovám lépe zaměřit kořist. Mají velké oči, které jsou přizpůsobené na lov při malém množství světla. Oči směřují dopředu a nemohou s nimi pohybovat, mohou ale otáčet hlavu v rozsahu až 270 stupňů (Thiede 2007). Sovy vidí barevně, ale nedokážou tak dobře rozlišovat barvy jako ostatní ptáci. Vidí výborně na dálku, ale špatně zaostřují nablízko. Proto při porcování kořisti nepoužívají zrak, ale hmat. K tomu jim slouží drobná pírka (vibrisy) kolem zobáku, která mají hmatovou funkci (Šťastný 2017).

Sovy mají opeřené nohy (někdy i prsty) a pohyblivý vratiprst. Mají měkké opeření a pilovitou strukturu na vnějších praporech ručních letek, díky které je jejich let neslyšný. Jejich zobák je od kořene zahnutý, uzpůsobený k trhání kořisti (König and Weick 2008). Potravu polykají obvykle v celku nebo roztrhanou na větší kusy. Nestrávené zbytky poté vyvrhují v podobě vývržků, kde se nachází kosti kořisti nebo například krovky u brouků (Klvaňová and Šálek 2018). Z vývržků lze poměrně snadno zjistit, čím se daný druh živí. Během hnízdění si některé sovy v hnízdní dutině ukládají potravu do zásoby. Zásoby si vytvářejí také v zimě, kdy potrava déle vydrží – třeba i několik týdnů (Šťastný 2017). V našich podmínkách byla u sýce rousného zaznamenána nejdelší doba skladování potravy

3 dny v hnízdním období, zatímco v zimním období byla potrava skladována i déle než měsíc (Vacík 1991).

Sovy nestaví vlastní hnízda, k hnízdění využívají hnízda jiných ptáků, různé dutiny, lidská obydlí, nebo hnízdí na zemi. Některé druhy hnízdící v dutinách využívají i hnízdní budky. Sovy jsou během hnízdění závislé na potravě. V letech, kdy je nedostatek jejich hlavní potravy, nemusí část populace vůbec zahnízdit (Zvářal 2006). Většina sov je monogamních, u některých druhů se ale vyskytuje i polygamie. Nejčastěji se jedná o bigynii. Vzácná je postupná polyandrie, která byla zaznamenána u sýce rousného (Šťastný 2017, Šindelář et al. 2015). Přestože sovy obývají rozmanitá prostředí, přibližně 95% druhů obývá lesní biotopy (König and Weick 2008).

2. Cíle práce

Cílem mé bakalářské práce bylo nashromáždit co nejvíce literárních pramenů týkajících se reprodukčních parametrů vybraných druhů sov (počet vajec, počet vylíhlých mláďat, počet vyvedených mláďat). Pomocí meta-analýzy dat jsem porovnála reprodukční potenciál jednotlivých druhů a otestovala vliv vybraných faktorů na reprodukční parametry (zeměpisná šířka a délka, primární biotop).

3. Metodika

Do řádu sov (Strigiformes) patří dvě čeledi: sovovití (*Tytonidae*) a puštíkovití (*Strigidae*). Na celém světě existuje 25 rodů a 189 druhů sov (Šťastný 2017). V rámci své bakalářské práce jsem se soustředila na tři následující druhy sov z čeledi puštíkovitých.

3.1 Kalous ušatý (*Asio otus*)

Kalous ušatý je sova s holarktickým typem rozšíření (Hudec et al. 2005). Většina populace je stálá, ale v severnějších oblastech mohou migrovat v závislosti na aktuální potravní nabídce (Hudec et al. 2005). Tato sova velikosti puštíka se snadno rozezná podle výrazných pernatých oušek a žlutých až oranžových očí. Zbarvení je nenápadné a poměrně variabilní – od bělavě žlutošedé po téměř žlutohnědou (Hudec et al. 2005). Během dne často sedává na větvích stromů, v zimě se shlukují do velkých skupin, kdy na jednom nebo několika

stromech posedává i několik desítek jedinců (Škorpíková et al. 2005). Společně s puštíkem obecným je to naše nejběžnější sova vyskytující se převážně v nižších a středních polohách (Hudec et al. 2005). Preferuje pestré prostředí, kde se střídají otevřené plochy s lesy nebo skupinami stromů (Block 2009). Z 56 pozorovaných hnízd byla více než polovina v lesních remízcích (Hudec et al. 2005). Stejně jako ostatní sovy si kalous nestaví vlastní hnízdo, ani je nijak neupravuje (Hudec et al. 2005). K hnízdění nejčastěji využívá stará hnízda jiných ptáků, nejčastěji dravců a krkavcovitých, někdy i holubů, veverek nebo třeba volavek (Glue 1977). Výjimečně zahnízdí na zemi nebo v dutině (Glue 1977). Na vejcích sedí pouze samice ihned po snesení prvního vejce a samec jí nosí potravu (Hudec et al. 2005). Mláďata se líhnou postupně, z hnízda vylétávají ještě v době, kdy neumí létat a pohybují se na větvích v blízkosti hnízda (Šťastný 2017).

Hlavní složku potravy tvoří hraboš polní (*Microtus arvalis*), na které je závislý (Riegert et al. 2009). Sergio et al. (2008) udává podíl hrabošů v potravě v době hnízdění 80%, hraboš polní zaujímá 68% potravy. Dále se kalousi živí převážně ostatními druhy hlodavců, loví například myš (*Mus*, Charter et al. 2012), myšice (*Apodemus*), a jiné drobné savce (např. rejsky rodu *Sorex*). Za nedostatku hrabošů roste v potravě podíl ostatních složek potravy podle aktuální nabídky. V různé míře se mohou v potravě vyskytovat ptáci. Například v městském prostředí v Itálii na nocovišti zimujících kalousů tvořili ptáci 63% potravy (Galli et al. 2015). V Izraeli byla studována potrava kalousů hnízdících v polopouštních oblastech a byli zde zaznamenáni i zástupci bezobratlých, z nichž nejvyšší podíl zastupovaly krtonožky (*Gryllotalpa* sp.), které tvořily 0,51 % potravy (Charter et al. 2012). Podobný podíl krtonožek v potravě zaznamenal také Sergio et al. (2008) v Itálii.

3.2 Sýc rousný (*Aegolius funereus*)

Sýc rousný patří také do čeledi puštíkovití, má cirkumpolární holarktický typ rozšíření. Obývá tajgu a jednotlivá izolovaná území. Je to stálý menší druh, vzhledově je sýc podobný sýčkovi obecnému. Má světle žlutý zobák a zářivě žluté oči, nohy jsou opeřené až k drápům (Šťastný 2017).

V České republice je to pravidelně hnízdící druh. Ještě ve 20. století byl ale považován za vzácný druh, který se vyskytoval hlavně v pohraničních horách (Drdáková 2003). V 80. letech se začal šířit do vnitrozemí (Drdáková 2003). Obývá převážně jehličnaté lesy (zejména ve vyšších polohách), vyskytuje se však i ve smíšených nebo listnatých lesích (Hudec et al. 2005). Hnízdí v dutině (obvykle po datlu černém *Dryocopus martius* a žlunách

Picus sp.) nebo v budce, výjimečně ve skalní dutině. V Severní Americe využívá dutiny po datlech chocholatých (*Dryocopus pileatus*) a datlech zlatých (*Colaptes auratus*, Korpimäki and Hakkarainen 2012). Jeho výskyt je závislý na vhodné nabídce hnízdních příležitostí. Dutiny po datlech jsou pro ně zásadní – menší dutiny (např. po strakapoudech) neobsazuje (Korpimäki and Hakkarainen 2012). Často obsazuje vhodné hnízdní budky, díky kterým je možné efektivně zvýšit jeho hnízdní denzitu (Korpimäki 1984).

Živí se drobnými savci, v menší míře ptáky, výjimečně se v potravě objevuje hmyz (Pokorný 2000). Hlavní složku potravy obvykle tvoří hraboši rodu *Microtus* a myšice rodu *Apodemus* (Zárybnická et al. 2013, Vacík 1991). Dále se v potravě často objevují rejsci rodu *Sorex*. Z ptáků loví nejčastěji drobné pěvce, jako jsou drozdi, pěnkavy, červenky, budničci, strnadi a sýkory (Zárybnická et al. 2013). Někdy tvoří velkou část potravy norníci. Jäderholm (1987) uvádí norníky (*Clethrionomys glareolus/rutilus*) jako nejpočetnější složku potravy. Podle váhy ale převažuje v potravě hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*). Loví z posedu, na kořist číhá ve výšce 1,7 až 3,3 m nad zemí (Thiede 2007).

3.3 Puštík obecný (*Strix aluco*)

Puštík obecný je sova z čeledi puštíkovití s palearktickým typem rozšíření. Patří mezi stálé druhy, někteří jedinci provádí menší potulky v rozmezí několika kilometrů, výjimečně několik desítek kilometrů (Hudec et al. 2005). Je to středně velká zavalitá sova s tmavými očima. Rozlišují se dvě barevné formy – hnědá a šedá, existují však i různé přechody. Patří mezi naše nejběžnější sovy, vyskytuje se od nížin až do hor, v horách je však méně početný. Obývá rozmanitá prostředí, můžeme ho zastihnout v lesích, alejích, zahradách nebo parcích (Hudec et al. 2005). Hnízdí převážně v dutinách, někdy v budkách, na půdách nebo ve výklencích domů (Hudec et al. 2005). Na vejcích sedí pouze samice, samec jí přináší potravu. Mláďata se líhnou postupně a jsou krmena samicí, která jim ze začátku trhá potravu přinesenou samcem (Hudec et al. 2005). Při obraně hnízda je schopen napadnout i člověka (Karaska 2007). Puštíci žijí v párech, které jsou dlouhodobé (Hudec et al. 2005).

V potravě převládají hlodavci, zejména hraboš, oproti kalousům je ale jeho potrava pestřejší. Dokáže se také lépe přizpůsobit aktuální nabídce. V potravě jsou zastoupeni ptáci, plazi, obojživelníci, ryby i bezobratlí (Petty 1999). Například v Anglii v potravě dominuje hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*, Petty 1999). Běžně se v potravě puštíka vyskytují norníci rodu *Myodes*. Směrem k jihu jejich množství v potravě klesá (Riegert 2018). Z hmyzožravců se často v potravě objevují rejsci rodu *Sorex*, výjimečně uloví i krtka (*Talpa europaea*, Petty

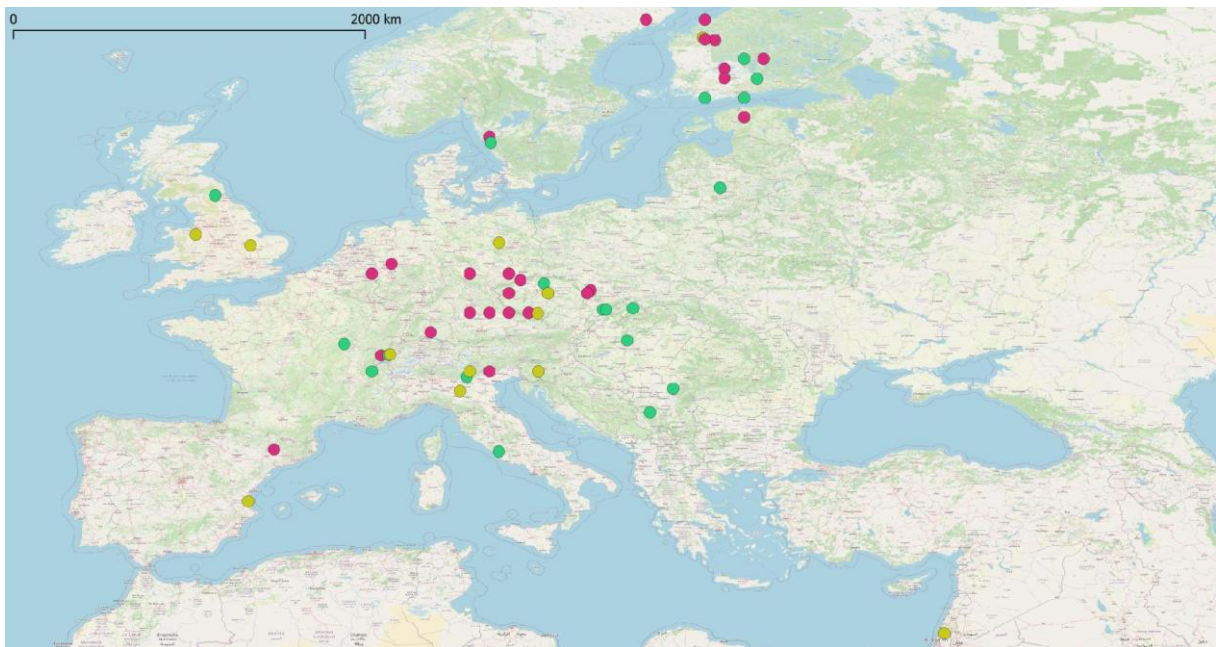
1999). V některých prostředích může být v potravě hojně zastoupen plch velký (*Glis glis*, Marchesi et al. 2006). V některých populacích se mohou v potravě puštíka objevit dokonce slimáci (Obuch 2011) nebo netopýři (Zvářal 2006).

3.4 Literární zdroje

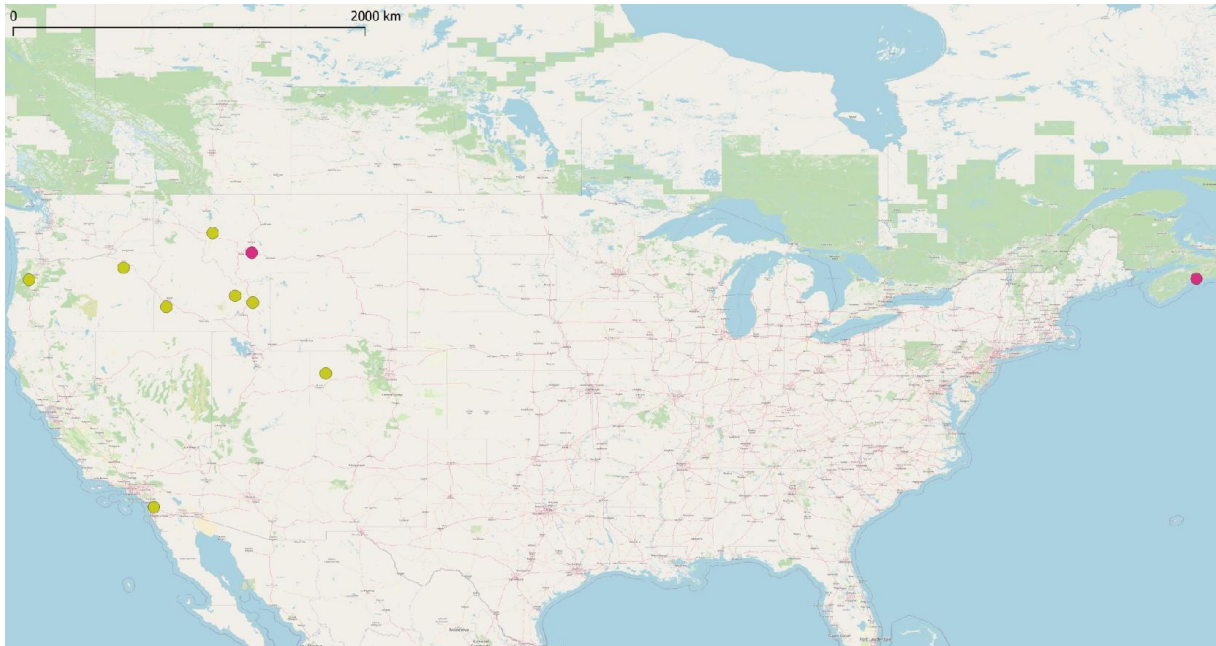
Pro tuto bakalářskou práci byly vybrány tři druhy sov: kalous ušatý, puštík obecný a sýc rousný. Kalous ušatý zastupuje specialisty (loví především hraboše rodu *Microtus*, Village 1981), puštík obecný je potravním generalistou (Zvářal 2006) a sýc rousný je zde brán jako částečný specialista (v potravě převažují drobní savci, ale je lépe přizpůsobivý než kalous, Riegert 2018).

Pomocí Google.cz a Web of Science jsem vyhledávala články o těchto druzích, které se zabývaly jejich hnízděním. Z těchto článků jsem zaznamenávala údaje do tabulky v programu Microsoft Excel. Zaznamenávala jsem lokalitu, zeměpisnou šířku a délku, biotop, dobu, po kterou výzkum trval, typ hnízda, průměrný počet vajec a vyvedených mláďat. Zeměpisnou polohu jsem vyhledala v programu Google Earth Pro (pokud nebyla uvedena v článku) a všechny údaje jsem převedla do formátu s desetinnou čárkou. Celkově jsem prohledala 71 publikací. Průměrná doba trvání studie (průměr \pm s.d.) činila $12,2 \pm 13,8$ roku. Lze tedy usuzovat, že studie pokrývaly dostatečnou dobu pro pokrytí celých cyklů drobných savců (3-5 let, Riegert 2018). Pro účely statistických analýz bohužel nebylo možné vždy použít všechny literární zdroje kvůli chybějícím údajům. V publikacích často nebyl uveden typ hnízda (uveden byl v 73% publikací). Také prostředí, ve kterém ptáci hnízdí, není vždy detailně uvedeno a je těžké prostředí zařadit do přesné kategorie. Často se vyskytují na hranicích různých biotopů, nebo se pohybují v mozaikovitě krajině, kde se střídá mnoho prostředí. U některých biotopů (např. město) jsem měla k dispozici minimum lokalit ($n = 3$). Díky výše uvedeným omezením jsem pro analýzy použila jen část datového souboru a členění do biotopů jsem zvolila na hrubé škále (les, otevřený terén, mozaika lesa a otevřeného terénu). Nedostatek údajů byl patrný také u počtu mláďat na hnízdě. Často jsou zaznamenávány pouze počty vajec a počty vyvedených mláďat. To je dáno zřejmě hlavně tím, že hnízda jsou často na špatně přístupných místech. Například kalousi ušatí často hnízdí v hnízdech krkavcovitých ptáků, která se nacházejí vysoko v korunách stromů a jsou pro kontrolu nedostupná (Lövy 2007). Sýci rousní zase hnízdí v dutinách stromů s obtížným přístupem. Výjimku tvoří páry hnízdící v budkách, které je možné pravidelně kontrolovat (Zárybnická et al. 2017).

Data pocházejí v různém množství z různých států. Například sýc rousný byl studován nejčastěji na Skandinávském poloostrově (zejména Finsko a Švédsko), dále ve větším množství například v Německu nebo v České republice. Jednotlivé studie probíhaly i v jiných zemích Evropy, např. v Itálii nebo Španělsku, několik studií pochází také ze Severní Ameriky. Oproti tomu údaje o hnízdění kalouse ušatého ze Skandinávie prakticky neexistují (pouze jeden údaj z Finska). Oproti sýcům je ale více dat ze Severní Ameriky. Z Evropy údaje pochází například z Velké Británie, Slovinska a Izraeli. Zahrnují tedy rozmanitá prostředí, od bažin až po polopouště. Údaje o puštíkovci obecném jsou více méně rovnoměrně rozloženy po celé Evropě. Více dat pochází například z Finska, Itálie, České republiky nebo Švýcarska, jednotlivé studie potom z Maďarska, Lotyšska, Francie nebo Srbska (příloha 1). Rozmístění lokalit, odkud pocházejí data, je znázorněno na obrázku 1 a 2.



Obr. 1: Rozmístění lokalit v rámci Evropy (červená – *Aegolius funereus*, žlutá – *Asio otus*, zelená – *Strix aluco*).



Obr. 2: Rozmístění lokalit v rámci Severní Ameriky (červená – *Aegolius funereus*, žlutá – *Asio otus*).

3.5 Statistická analýza dat

Distribuce závislých proměnných velikost snůšky a počet vyvedených mláďat se signifikantně nelišily od normálního rozdělení (Kolmogorov-Smirnov test, min $P = 0.569$) Mezdruhové rozdíly ve velikosti snůšky a počtu vyvedených mláďat byly zjištěny pomocí jednocestné ANOVy v programu Statistika 13 (TIBCO Software Inc. 2017). Pokud byl výsledek této analýzy statisticky průkazný, zjišťovala jsem rozdíly mezi jednotlivými druhy pomocí Tukey-HSD testu v programu Statistika 13. Vliv zeměpisné šířky a délky v interakci s druhem sovy na počet vajec a vyvedených mláďat jsem zjišťovala pomocí zobecněných lineárních modelů funkcí glm v programu R 4.0.2 (R Core Team 2020). Díky normálnímu rozdělení dat závislých proměnných byla použita identity link funkce. U sýce rousného byly provedeny také doplňkové analýzy bez dvou lokalit v Severní Americe (Hayward et al. 1993, Lauff 2009). Rozdíly v počtu vajec a vyvedených mláďat pro jednotlivé druhy sov mezi primárními typy biotopů jsem počítala pomocí jednocestné ANOVy v programu Statistika 13. Další analýzy (např. vliv typu hnízda) nebyly provedeny kvůli nedostatku dat.

4. Výsledky

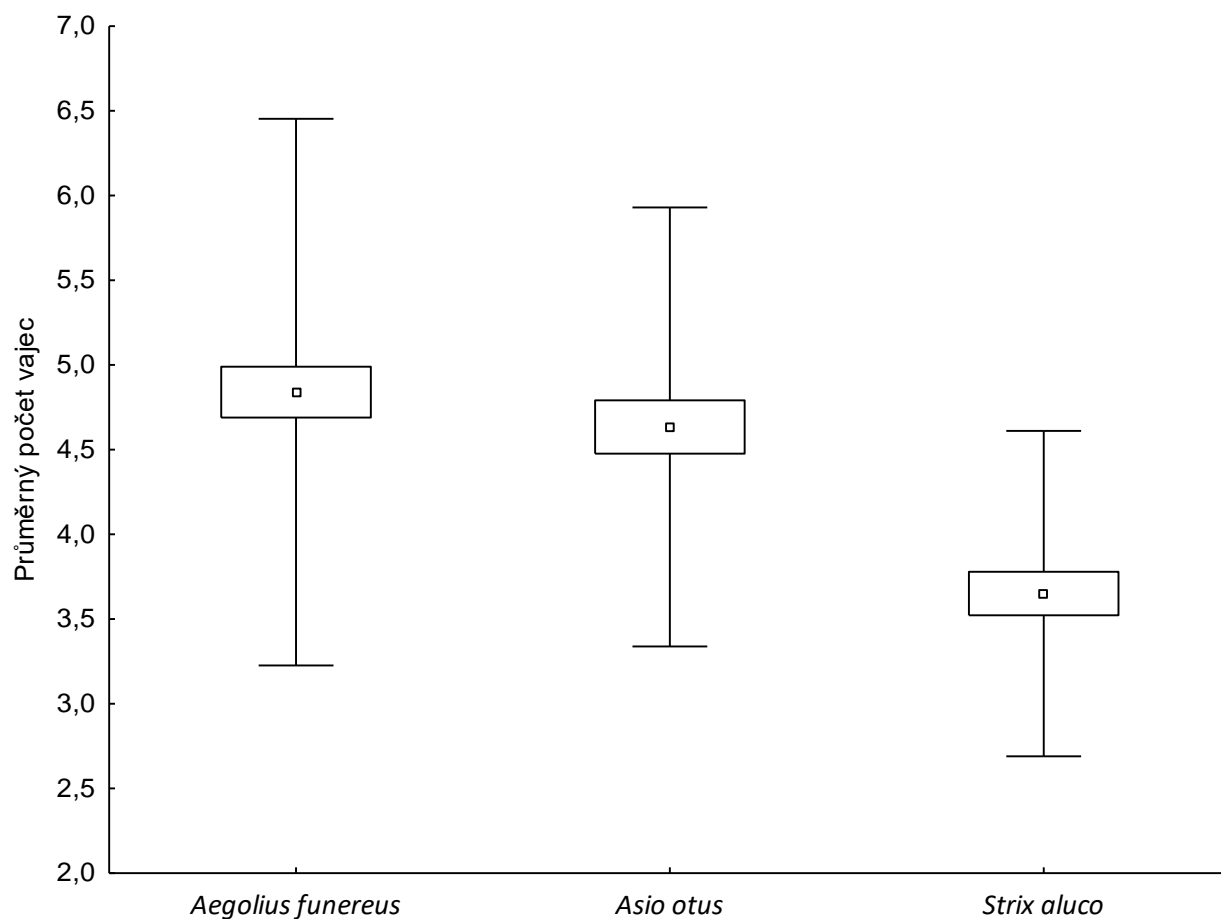
4.1 Počet vajec

Průměrný počet vajec se u kalouse ušatého pohyboval v rozmezí 3,4 – 5,7 ($n = 17$), u sýce rousného v rozmezí 2,4 – 5,8 ($n = 29$) a u puštíka obecného byla průměrná snůška 2,59 – 4,5 vajec ($n = 14$). Průměrný počet vajec se statisticky průkazně lišil mezi jednotlivými druhy (ANOVA, $F = 2133,6$, $P < 0,001$). Velikost snůšky byla u puštíka obecného statisticky průkazně nižší než u kalouse ušatého a sýce rousného (tab. 1, obr. 3).

Vliv zeměpisné šířky na průměrnou velikost snůšky se mezidruhově liší. Se zeměpisnou šířkou se průměrná snůška u sýce rousného statisticky průkazně zvyšuje. U puštíka obecného byl také zjištěn rostoucí trend (obr. 4), ale tento vztah nebyl statisticky průkazný (tab. 2). U kalouse ušatého je zřejmý spíše opačný trend, kdy průměrný počet vajec s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá (obr. 4). Tento vztah však také nebyl statisticky průkazný (tab. 2). Zeměpisná délka měla statisticky průkazný pozitivní vliv na průměrnou velikost snůšky pouze u sýce rousného (tab. 2, obr. 6). Oproti tomu u kalouse ušatého a puštíka obecného nemá zeměpisná délka na velikost snůšky žádný vliv (tab. 2). U puštíka obecného měla zeměpisná délka zanedbatelný rozsah (4 až 26 stupňů). Vzhledem k tomu, že údaje o sýci ze Severní Ameriky byly pouze ze dvou lokalit, otestovala jsem vliv zeměpisné polohy u sýce ještě jednou, a to pouze v rámci Evropy. I po odstranění dat ze Severní Ameriky byly tyto vztahy průkazné. Směrem na sever (obr. 5) i směrem na východ (obr. 7) se průměrný počet vajec ve snůšce u sýce zvyšoval. Jednotlivé biotopy byly rozděleny do tří skupin (les, otevřený terén, a střídání lesa s otevřeným terénem) a byla provedena analýza pomocí ANOVy. Při porovnání počtu vajec v závislosti na prostředí nebyly u žádného druhu průkazné rozdíly (tab. 3, obr. 8).

Tab. 1: Statistická průkaznost pro mezidruhové rozdíly ve velikosti snůšky (Tukey post-hoc test).

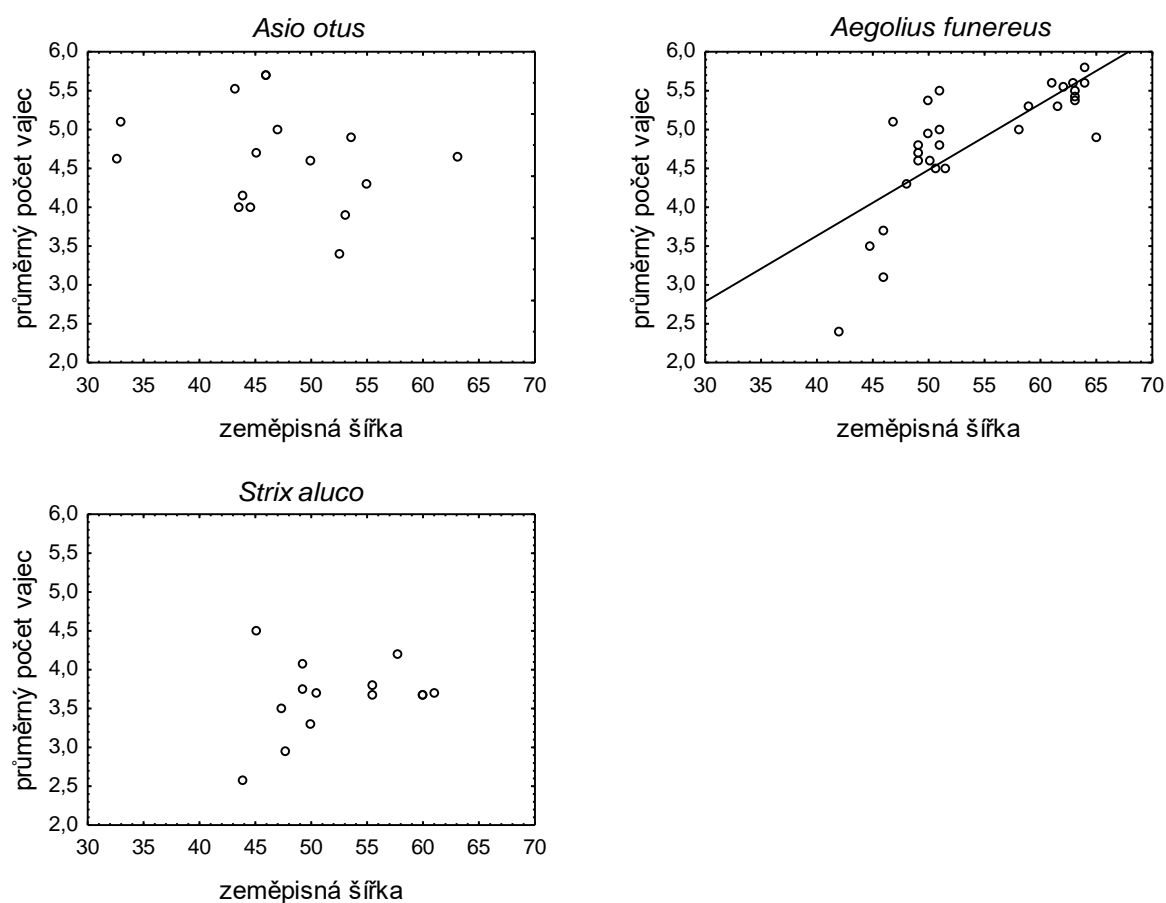
	<i>Asio otus</i>	<i>Aegolius funereus</i>
<i>Asio otus</i>		
<i>Aegolius funereus</i>	0,604	
<i>Strix aluco</i>	0,001	< 0,001



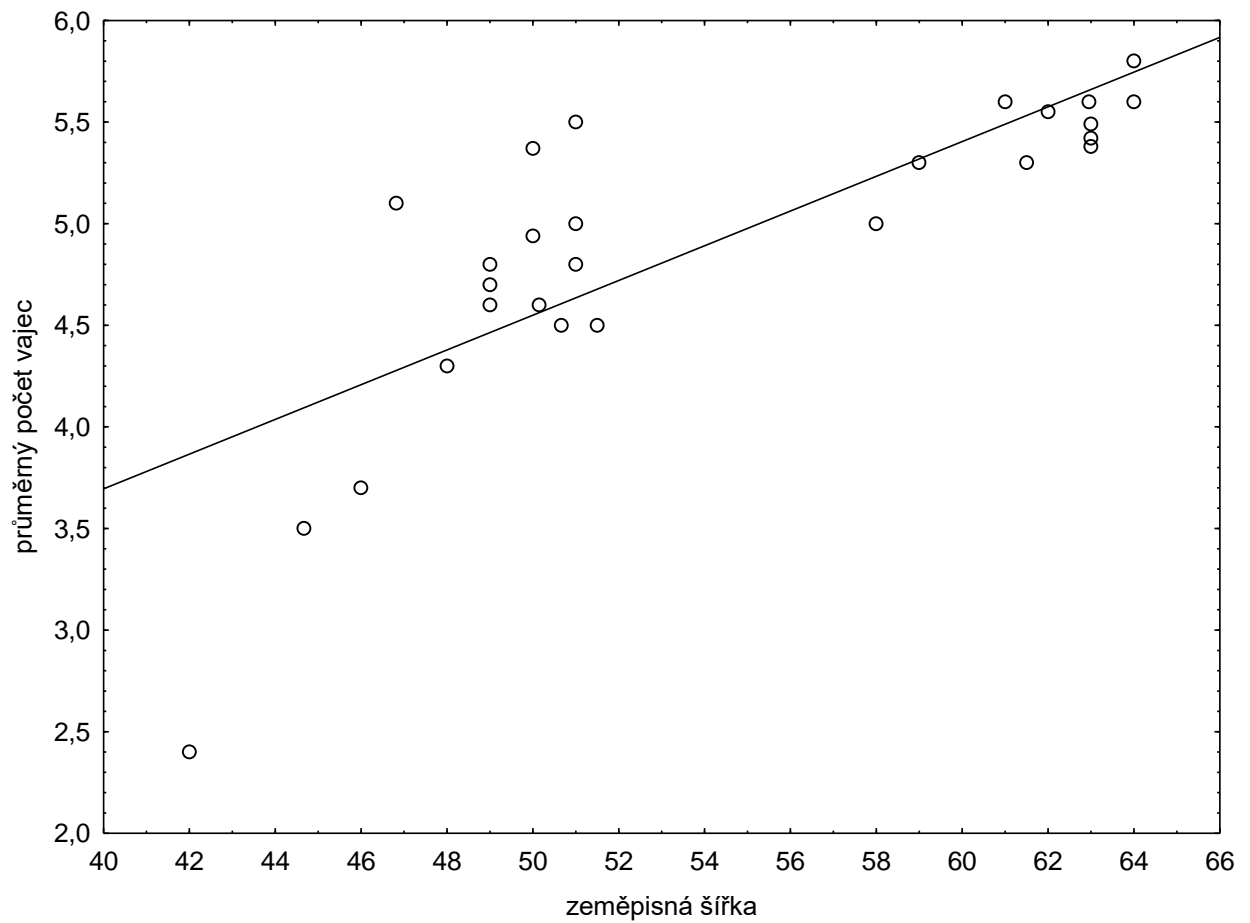
Obr. 3: Průměrný počet vajec u jednotlivých druhů. Průměr \pm s.d., rozsah hodnot $- 2 \times$ s.d.

Tab. 2: Závislost počtu vajec jednotlivých druhů na zeměpisné poloze (GLM analýzy).

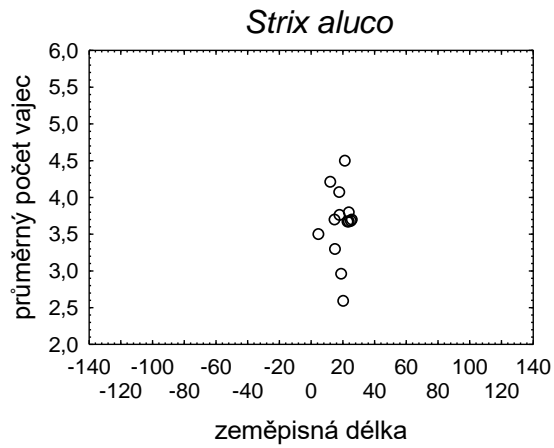
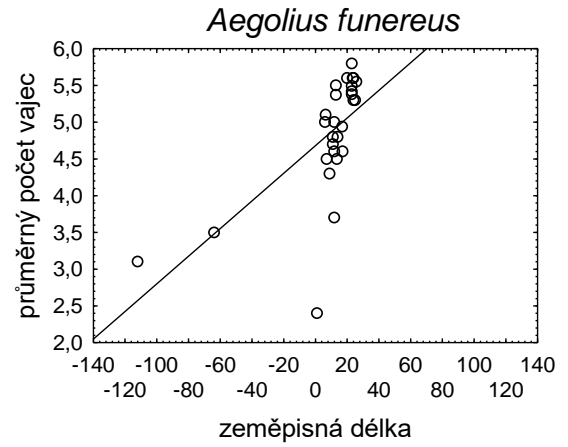
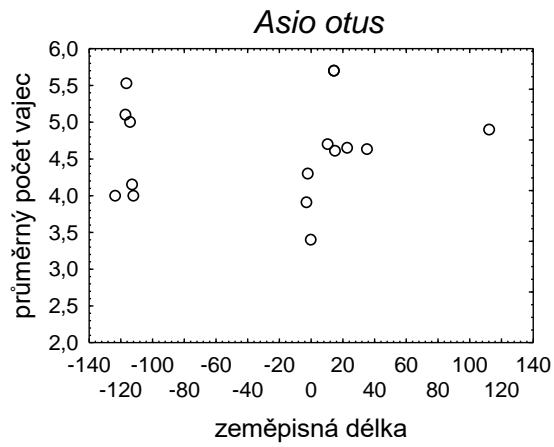
druh	nezávislá proměnná	Počet lokalit	R ²	β	F	p
<i>Asio otus</i>	zem. šířka	16	0,06	-0,240	0,86	0,369
<i>Aegolius funereus</i>	zem. šířka	29	0,58	0,761	37,11	0,000
<i>Aegolius funereus</i> Evropa	zem. šířka	27	0,62	0,790	40,90	<0,001
<i>Strix aluco</i>	zem. šířka	14	0,08	0,282	1,03	0,330
<i>Asio otus</i>	zem. délka	16	0,01	0,097	0,13	0,721
<i>Aegolius funereus</i>	zem. délka	28	0,43	0,658	19,90	0,000
<i>Aegolius funereus</i> Evropa	zem. délka	27	0,373	0,611	14,92	<0,001
<i>Strix aluco</i>	zem. délka	14	0,00	0,027	0,01	0,927



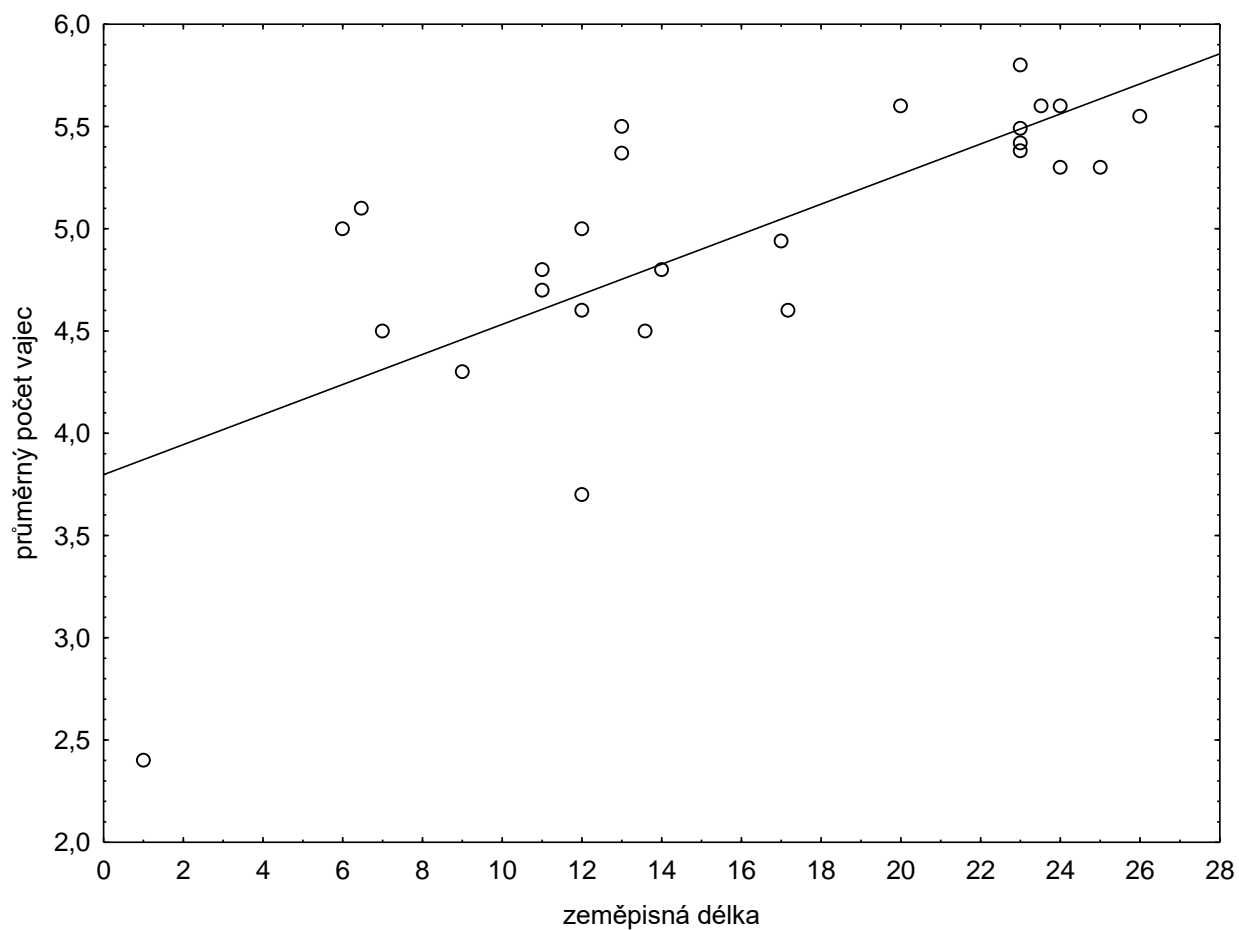
Obr. 4: Závislost průměrného počtu vajec ve snůšce na zeměpisné šířce u jednotlivých druhů. Statisticky průkazné vztahy jsou proloženy přímkou.



Obr. 5: Závislost průměrného počtu vajec ve snůšce u sýce rousného na zeměpisné šířce v Evropě.



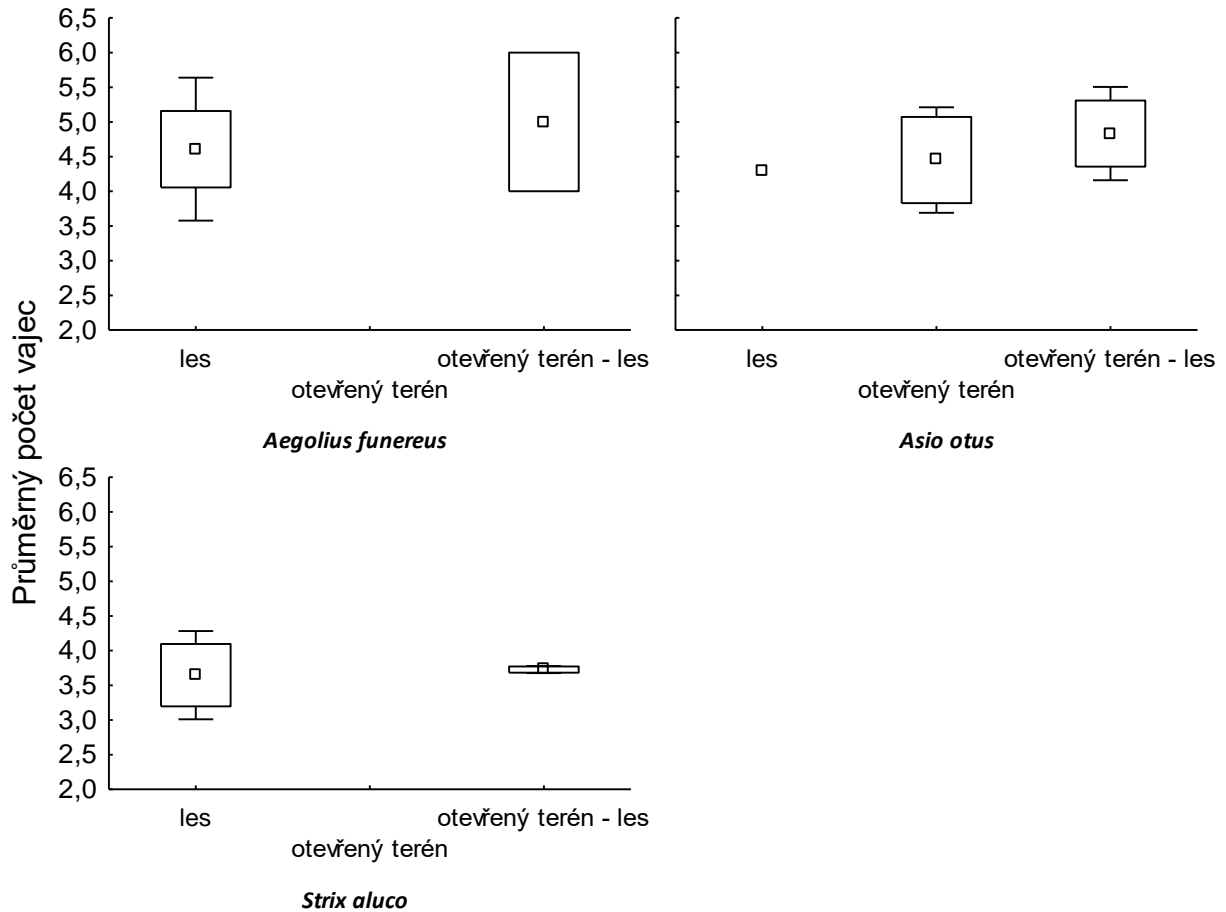
Obr. 6: Závislost průměrného počtu vajec ve snůšce na zeměpisné délce u jednotlivých druhů. Statisticky průkazné vztahy jsou proloženy přímkou.



Obr. 7: Závislost průměrného počtu vajec ve snůšce u sýce rousného na zeměpisné délce v Evropě.

Tab. 3: Porovnání průměrného počtu vajec mezi jednotlivými biotopy u jednotlivých druhů (ANOVA).

druh	n	d.f.	F	P
<i>Asio otus</i>	17	2	0,617	0,556
<i>Aegolius funereus</i>	29	1	0,263	0,616
<i>Strix aluco</i>	14	1	0,079	0,783



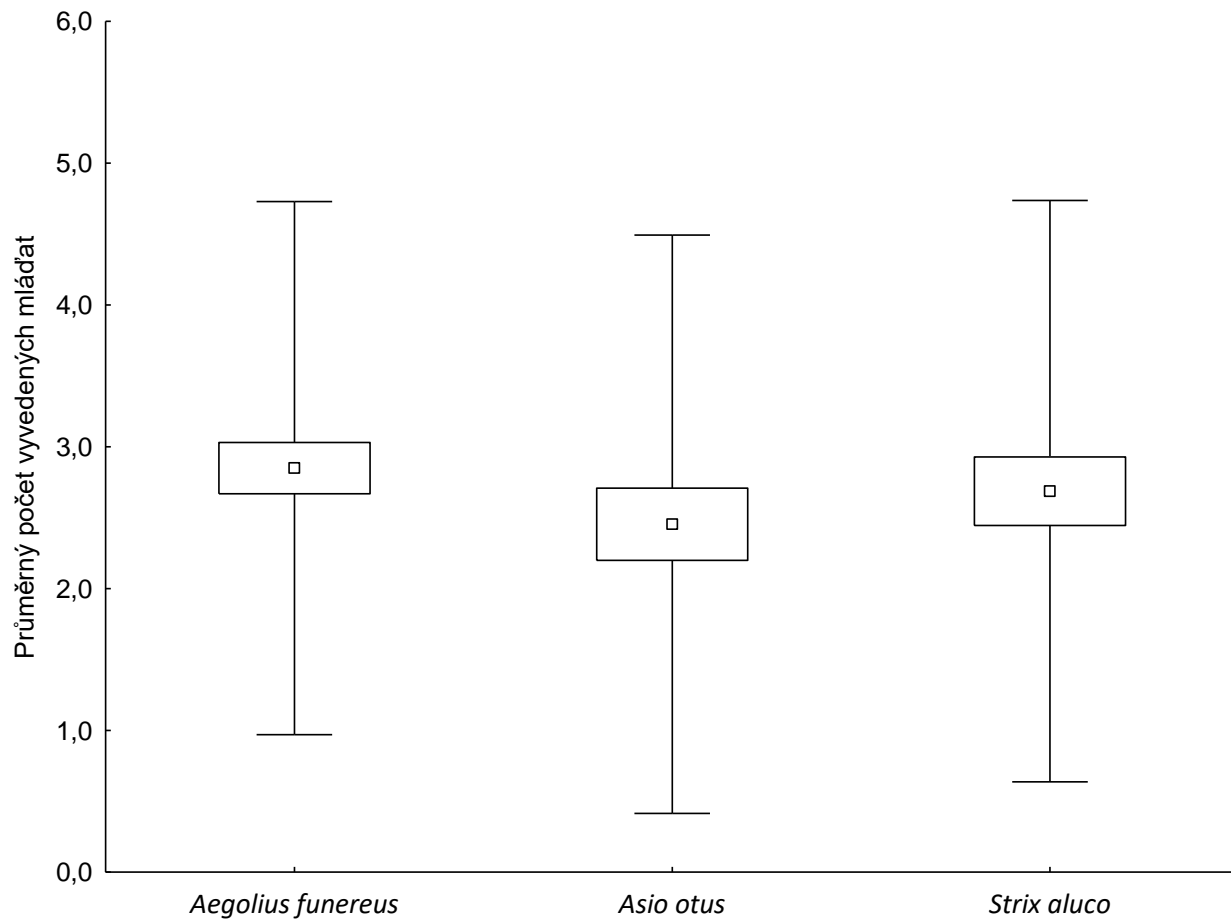
Obr. 8: Průměrný počet vajec v jednotlivých biotopech.

4.2 Počet mláďat

Průměrný počet vyvedených mláďat se u kalouse ušatého pohyboval v rozmezí 0,95 a 4,64 mláďat na hnízdo ($n = 16$), u sýce rousného v rozmezí 0,9 a 4,9 mláďat na hnízdo ($n = 27$) a u puštíka obecného 0,8 a 4,33 mláďat na hnízdo ($n = 18$). Průměrný počet mláďat se mezi jednotlivými druhy statisticky nelišil (ANOVA, $F = 0,8$, $P = 0,450$, obr. 9).

Statisticky průkazný pozitivní vliv zeměpisné šířky na průměrný počet mláďat na hnízdě byl zjištěn pouze u sýce rousného (tab. 4, obr. 10). U puštíka obecného byl tento vztah také pozitivní, ale nebyl statisticky průkazný (tab. 4). U kalouse ušatého je patrný negativní vliv zeměpisné šířky na průměrný počet vyvedených mláďat (obr. 10), tento vztah však také není statisticky průkazný (tab. 4). Stejně jako u počtu vajec jsem provedla analýzu u sýce rousného pouze v rámci Evropy. Směrem na sever se průměrný počet vyvedených mláďat statisticky průkazně zvyšoval (obr. 11). U zeměpisné délky vztah nevyšel statisticky průkazný, proto zde neuvádím graf závislosti. U sýce rousného a puštíka obecného má na počet mláďat vliv také zeměpisná délka – směrem na východ počet mláďat u těchto druhů

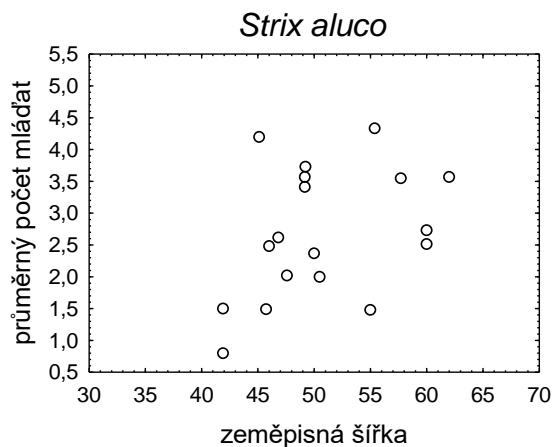
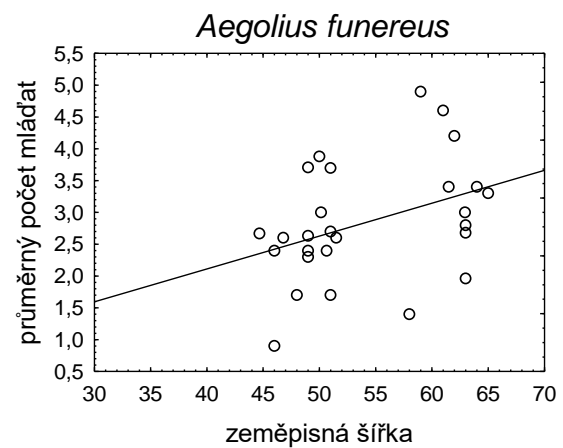
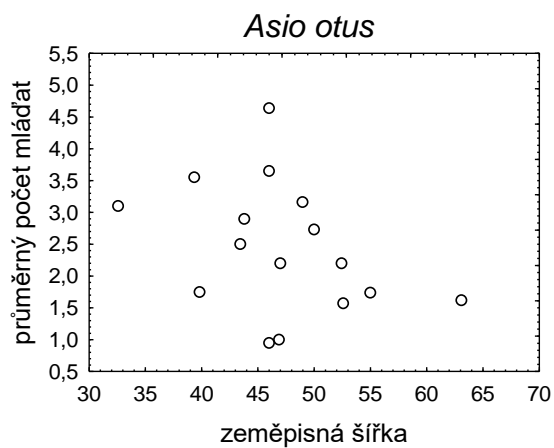
statisticky průkazně roste (tab. 4, obr. 12). U kalouse ušatého není tento vztah statisticky průkazný (tab. 4). Stejně jako u počtu vajec nebyly ani v počtu mlád'at v závislosti na prostředí zjištěny průkazné rozdíly (tab. 5, obr. 13).



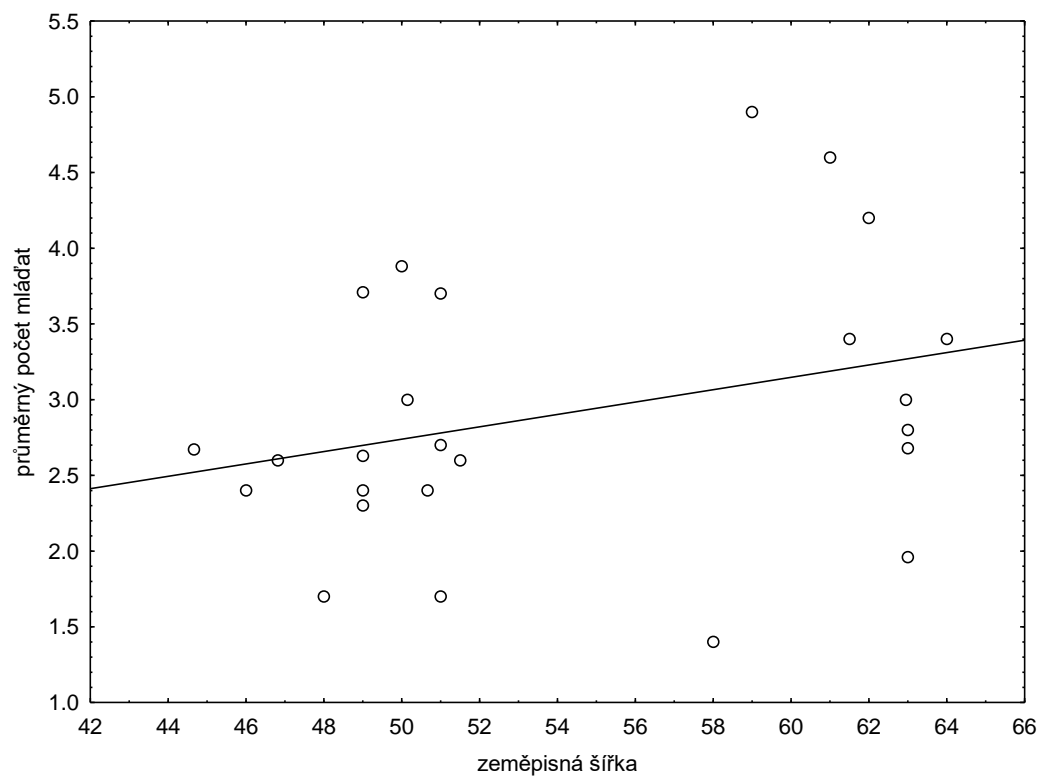
Obr. 9: Průměrný počet vyvedených mlád'at u jednotlivých druhů. Průměr \pm s.d., rozsah hodnot $- 2 \times$ s.d.

Tab. 4: Závislost počtu mláďat jednotlivých druhů na zeměpisné poloze (GLM analýzy).

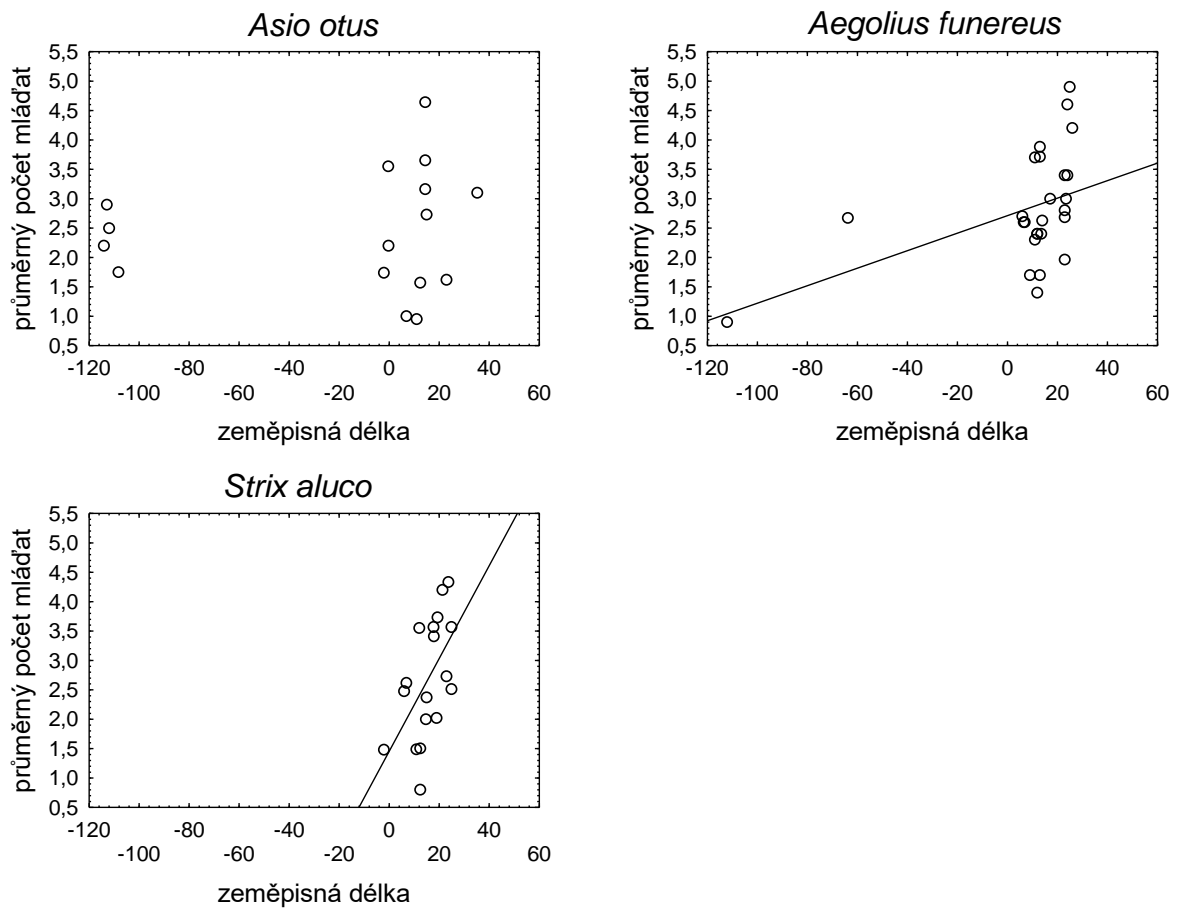
druh	nezávislá proměnná	počet lokalit	R ²	β	F	p
<i>Asio otus</i>	zem. šířka	16	0,13	-0,360	2,15	0,165
<i>Aegolius funereus</i>	zem. šířka	27	0,14	0,378	4,17	0,052
<i>Aegolius funereus</i> Evropa	zem. šířka	25	0,29	0,420	12,34	0,091
<i>Strix aluco</i>	zem. šířka	18	0,15	0,384	2,77	0,116
<i>Asio otus</i>	zem. délka	16	0,01	0,093	0,12	0,731
<i>Aegolius funereus</i>	zem. délka	26	0,22	0,464	6,59	0,017
<i>Aegolius funereus</i> Evropa	zem. délka	25	0,06	0,240	1,41	0,247
<i>Strix aluco</i>	zem. délka	18	0,31	0,561	7,34	0,015



Obr. 10: Závislost průměrného počtu vyvedených mláďat na zeměpisné šířce u jednotlivých druhů. Statisticky průkazné vztahy jsou proloženy přímkou.



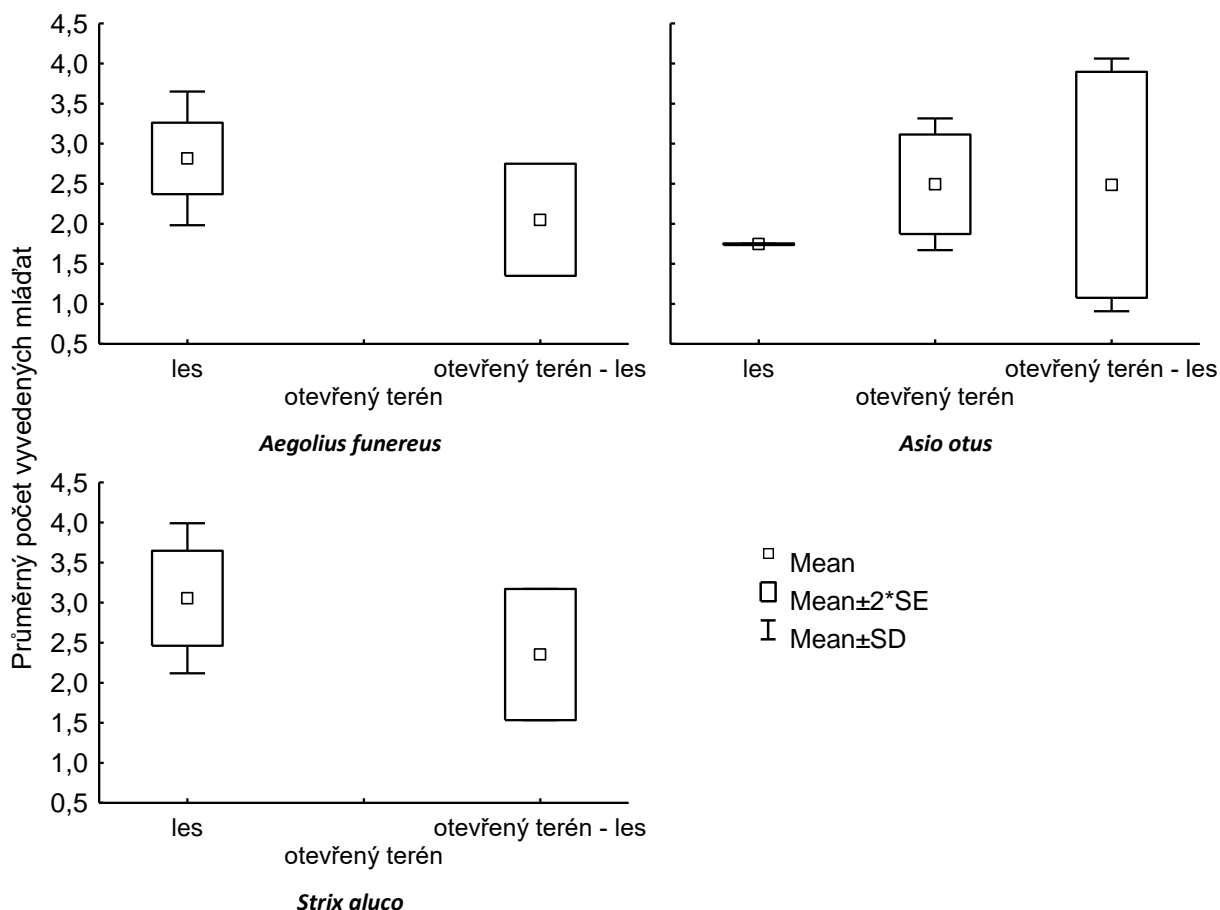
Obr. 11: Závislost průměrného počtu vyvedených mláďat u sýce rousného na zeměpisné šířce v Evropě.



Obr. 12: Závislost průměrného počtu vyvedených mláďat na zeměpisné délce u jednotlivých druhů. Statisticky průkazné vztahy jsou proloženy přímkou.

Tab. 5: Porovnání průměrného počtu vyvedených mláďat mezi jednotlivými biotopy u jednotlivých druhů (ANOVA).

druh	n	d.f.	F	P
<i>Asio otus</i>	16	1	0,394	0,558
<i>Aegolius funereus</i>	27	1	1,546	0,234
<i>Strix aluco</i>	18	1	1,709	0,216



Obr. 13: Průměrný počet vyvedených mláďat v jednotlivých biotopech.

5. Diskuse

Průměrný počet vajec ve snůšce byl u puštíka obecného průkazně nižší než u kalouse ušatého a sýce rousného. Oproti tomu se průměrný počet mláďat mezi druhy nelišil. To by mohlo být způsobeno tím, že puštík obecný je potravním generalistou, který se lépe přizpůsobí aktuální potravní nabídce (Zváral 2006). Díky tomu je pravděpodobně schopen kompenzovat nedostatek hlavních zdrojů a dokáže tak eliminovat mortalitu mláďat způsobenou nedostatkem hlavní kořisti. Naproti tomu více specializované druhy (sýc rousný, kalous ušatý) mají pravděpodobně více omezené možnosti kompenzace nedostatku hlavní kořisti.

U kalouse ušatého jsem nejnížší snůšku zaznamenala v Anglii (3,4 vajec; Garner and Milne 1997) a nejvyšší ve Slovinsku (5,7 vajec; Tome 2003). To by ukazovalo na to, že kalousům vyhovuje více pestré prostředí. Lokalitu v Anglii tvořily převážně mokřiny, kde dominovaly vrby, zatímco na Slovinsku se lokalita nachází v zemědělské oblasti s loukami,

poli a pastvinami (některé jsou pravidelně zaplavovány) a menšími lesy a křovinami. U sýce rousného byla nejnižší průměrná snůška v Pyrenejích ve Španělsku (2,4 vajec; Lopez et al. 2010) a nejvyšší ve Finsku (5,8 vajec; Vikström 2009). Tyto dvě lokality představují nejnižnější a nejsevernější údaje v rámci Evropy. Variabilitou ve velikosti snůšky se podrobně zabýval Jetz et al. (2008). V této publikaci je zahrnuto více než 5000 druhů ptáků z celého světa a ukazuje zde jasný gradient ve velikosti snůšky od tropů směrem na sever. Autoři také udávají, že druhy hnízdící v dutinách mají větší snůšky než druhy hnízdící v otevřených hnízdech. U puštíka obecného byla nejnižší i nejvyšší průměrná snůška zaznamenána v Srbsku (2,59 Ružić 2013; 4,5 vajec Vučanović 2007). Nejnižší počet vyvedených mlád'at u kalouse ušatého jsem zaznamenala v Alpách v Itálii (0,95 mlád'at; Sergio et al. 2008) a nejvyšší ve Slovinsku (4,64 mlád'at; Tome 2011). U sýce rousného byl nejnižší počet mlád'at v Idahu v USA (0,9 mlád'at; Hayward et al. 1993) a nejvyšší v Estonsku (4,9 mlád'at; Randla 1976; Maasikamäe 1978). Puštík měl nejnižší počet mlád'at v Římě v suburbánním prostředí (0,8 mlád'at; Ranazzi et al. 2000) a nejvyšší v Litvě (4,33 mlád'at; Grašyte et al. 2017).

Na průměrný počet vajec měla u některých druhů průkazný vliv zeměpisná šířka. U sýce rousného měla statisticky průkazný pozitivní vliv, a to v rámci všech lokalit i lokalit jen na území Evropy. Částečný pozitivní trend byl zaznamenán také u puštíka obecného, ale tato závislost nebyla statisticky průkazná. Mírný neprůkazný negativní vliv měla zeměpisná šířka na velikost snůšky u kalouse. To může být dáno tím, že kalous ušatý je během hnízdění závislý na nabídce hrabošů na lovištích (Village 1981). Ve vyšších zeměpisných šířkách jsou populační cykly hlodavců více výrazné a rozdíly jejich dostupnosti mezi jednotlivými roky jsou větší (např. Zárybnická et al. 2015). To výrazně ztěžuje hnízdění v letech s nedostatkem hrabošů a může snižovat i dlouhodobou úspěšnost reprodukce. Stejně vztahy byly zjištěny také mezi zeměpisnou šířkou a průměrným počtem vyvedených mlád'at. U sýce rousného a puštíka obecného měla zeměpisná šířka pozitivní vliv, statisticky průkazný byl pouze u sýce rousného. U kalouse ušatého byl trend vlivu negativní, nebyl však statisticky průkazný. Pěvci mají ve vyšších zeměpisných šířkách vyšší snůšky kvůli delším dnům v hnízdní sezóně, díky kterým mají více času na shánění potravy (Jetz et al. 2008). Tato teorie ale nemůže být aplikována u sov, které jsou aktivní v noci a v severních oblastech jsou naopak noci kratší nebo po část roku ve vysokých zeměpisných šířkách zcela chybí. U sov je pravděpodobně tato závislost spíše způsobena dostupností potravy – drobných savců, jejichž početnost je ve vyšších zeměpisných šířkách vyšší (Korpimäki and Hakkarainen 2012).

Zeměpisná délka má také vliv na velikost snůšky u sýce rousného. Směrem na východ se počet vajec ve snůšce zvyšuje. Také u puštíka obecného jsem zaznamenala trend pozitivního vlivu zeměpisné délky na velikost snůšky, tento vztah však nebyl statisticky průkazný. Na počet mláďat měla zeměpisná délka vliv také u puštíka obecného. U sýce rousného i puštíka obecného se směrem na východ zvyšuje počet vyvedených mláďat. Oba trendy by mohly být způsobeny změnami v potravní nabídce, kdy se směrem na východ zvyšuje početnost drobných savců (Tkadlec and Stenseth 2001). U kalouse ušatého neměla zeměpisná délka signifikantní vliv na velikost snůšky ani na počet vyvedených mláďat. Geografickou variabilitou ve velikosti snůšky u kalouse ušatého se v Severní Americe zabýval Murray (1976). V rámci Severní Ameriky bylo zjištěno, že velikost snůšky se směrem na sever a na západ zvětšuje. Rozdíl výsledků lze tedy vysvětlit rozlohou studované oblasti. V mé práci jsem měla u kalouse ušatého do analýzy zahrnuté lokality z Evropy i Severní Ameriky.

Biotopy, ve kterých se nacházela hnízda, jsem rozdělila do tří skupin – les, otevřený terén a mozaiku lesa a otevřeného terénu. U žádného druhu nebyl mezi biotopy průkazný rozdíl v počtu vajec ani v počtu vyvedených mláďat. V budoucnu by ale bylo vhodné provést podrobnější analýzu biotopů například pomocí geografického informačního systému (GIS). Hnízdění puštíka v různých prostředích porovnává např. Zvářal (2006). Porovnával zde dvě trojice párů hnízdící v odlišném prostředí (smíšený les a členitá krajina). Reprodukční ukazatele byly v obou prostředích podobné, ale výrazně se lišilo složení potravy donášené na hnízdo. Zatímco v členité krajině dominoval v potravě hraboš polní, v souvislém lese dominovala myšice lesní (*Apodemus flavicollis*). Složení potravy se ale liší i mezi lokalitami v rámci jednoho biotopu. Například většina netopýrů (Chiroptera) pochází z jedné lokality. Ranazzi et al. (2000) srovnávali hnízdění puštíků obecných v urbánním a suburbánním prostředí v Římě. Zde také nebyly průkazné rozdíly mezi studovanými habitaty.

6. Závěry

1) Vyhledávala jsem články týkající se hnízdění tří vybraných druhů sov (kalouse ušatého, sýce rousného a puštíka obecného) a údaje jsem zaznamenávala do tabulky. Poté jsem pomocí meta-analýzy porovnávala jejich reprodukční potenciál a otestovala vliv zeměpisné šířky a délky a biotopu na reprodukční parametry. Data pocházela z Evropy i Severní Ameriky, u sýce rousného jsem provedla ještě dodatečnou analýzu pouze pro data z Evropy.

2) U puštíka obecného byla průměrná velikost snůšky nižší než u kalouse ušatého a sýce rousného. Počet vyvedených mláďat se ale mezi těmito druhy nelišil. To může být způsobeno tím, že puštík obecný je potravním generalistou a v letech nedostatku hlavní kořisti může mít výrazně pestřejší složení potravy než ostatní druhy sov. U specialistů, jakým je například kalous ušatý, je náhrada hlavní kořisti v období jejího nedostatku méně pravděpodobná.

3) Všechny vztahy na geografické škále byly průkazné pouze u sýce rousného a ve většině případů i jen v rámci Evropy. Počet vajec ve snůšce i počet vyvedených mláďat se zvyšuje směrem na sever a na východ.

4) Pozitivní vliv měla zeměpisná šířka také na počet vajec a počet mláďat u puštíka obecného, tyto vztahy však nebyly statisticky průkazné. Zeměpisná délka neměla u puštíka obecného vliv na počet vajec, ale na počet mláďat měla statisticky průkazný pozitivní vliv – směrem na východ se průměrný počet vyvedených mláďat zvyšuje.

5) U kalouse ušatého měla zeměpisná šířka mírný negativní vliv na počet vajec i počet mláďat, tyto vztahy však nebyly statisticky průkazné. Zeměpisná délka neměla u kalouse ušatého žádný vliv na průměrný počet vajec ani počet vyvedených mláďat.

6) Hlavní biotop neměl vliv u žádného druhu ani na počet vajec ve snůšce, ani na počet vyvedených mláďat.

7. Literatura

BAUDVIN, H. and JOUAIRE, S. 2003. Breeding biology of the Tawny Owl *Strix aluco* in the forests of Burgundy. *Vogelwelt* 124: 289-294.

BLOCK, B. 2009. Long-term trends in population density and reproductive success of Long-eared Owls *Asio otus* in Brandenburg, Germany. *Ardea* 97(4): 439-443.

BLOOM, P. H. 1994. The Biology and Current Status of the Long-eared Owl in Coastal Southern California. *Southern California Academy of Sciences* 93(1): 1-12.

BULL, E. L., WRIGHT A. L. and HENJUM, M. G. 1989. Nesting and diet of long-eared owls in conifer forests, Oregon. *The Condor* 91: 908-912.

COLES, R. B. and GUPPY, A. 1988. Directional hearing in the barn owl (*Tyto alba*). *Journal of Comparative Physiology* 163: 117-133.

CRAIG, E. H., CRAIG, T. H. and POWERS, L. R. 1988. Activity patterns and home-range use of nesting long-eared owls. *Wilson Bulletin* 100(2): 204-213.

CRAIG, T. H. and C. H. TROST. 1979. The biology and nesting density of breeding American Kestrels and Long-eared Owls on the Big Lost River, southeastern Idaho. *Wilson Bulletin* 91 (1): 50-61.

DIVIŠ, T. 2018. Sova (na)pálená. *Ptačí svět. Pták roku 2018*. 22-23.

DRDÁKOVÁ, M. 2003: Hnízdní biologie sýce rousného (*Aegolius funereus*) v imisních oblastech Krušných hor. *Sylvia* 39: 35-51.

EVANS, K. L., LEECH, D. I., CRICK, H. Q. P., GREENWOOD, J. J. D. and GASTON, K. J. 2009. Latitudinal and seasonal patterns in clutch size of some single-brooded British birds. *Bird Study* 56(1): 75-85.

FRANZ, A., MEBS, T. and SEIBT, E. 1984. Zur Populationsbiologie des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*) im südlichen Westfalen und in angrenzenden Gebieten anhand von Beringungsergebnissen. *Die Vogelwarte* 32: 260—269.

GALEOTTI, P., TAVECCHIA, G. and BONETTI, A. 2000. Parental defence in Long-eared Owls *Asio otus*: effects of breeding stage, parent sex and human persecution. *Journal of Avian Biology* 31: 431–440.

GALLI, L., BARONI, D., GELLI, I., LAUNA, S., PUPPO, C. and ROSSI, R. 2015. Data about Long-eared owl *Asio otus* diet in a winter roost in Imperia (Western Liguria, North Italy) and notes on their daily activity. *Bollettino dei Musei e Degli Istituti Biologici dell'Università di Genova* 77: 72-83.

GARNER, D. J. and MILNE, B. S. 1997. A study of the Long-eared Owl *Asio otus* using wicker nesting baskets. *Bird Study* 45(1): 62-67.

GLUE, D. E. 1977. Breeding biology of Long-eared Owls. *British Birds* 70: 318–331.

GRAŠYTĖ, G., RUMBUTIS, S., DAGYS, M. and TREINYS, R. 2016. Breeding performance, apparent survival, nesting location and diet in a local population of the Tawny Owl *Strix aluco* in Central Lithuania over the long-term. *Acta Ornithologica* 51: 163–174.

GRAŠYTĖ, G., RUMBUTIS, S., DAGYS, M., VAITKUVIENĖ, D. and TREINYS, R. 2017. Tawny Owl females of intermediate colour morph reproduce better and increase in a local polymorphic population. *Ornis Fennica* 94: 33–44.

HAKKARAINEN, H. and KORPIMÄKI, E. 1996. Competitive and Predatory Interactions among Raptors: An Observational and Experimental Study. *Ecology* 77(4): 1134-1142.

HAKKARAINEN, H., ILMONEN, P., KOIVUNEN, V. and KORPIMÄKI, E. 2000. Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia* 126: 355–359.

HAYWARD, G. D., HAYWARD, P. H. and GARTON, E. O. 1993. Ecology of boreal owls in the Northern Rocky Mountains, USA. *Wildlife Monographs* 124: 1-59.

HENRIOUX, F. 2002. Nest-site selection of the Long-eared Owl *Asio otus* in northwestern Switzerland, *Bird Study* 49(3): 250-257.

HÖRNFELDT, B. and EKLUND, U. 1990. The effect of food on laying date and clutch size in Tengmalm's owl. *Ibis* 132: 395-406.

HUDEEC, K. et al 1983: Fauna ČSSR. Ptáci 3/I. Academia, Praha.

HUDEEC, K., ŠŤASTNÝ, K., a kol. 2005. Fauna ČR – Ptáci 2/II. Academia, Praha.

CHARTER, M., IZHAKI, I., LESHEM, Y. and ROULIN, A. 2012. Diet and breeding success of long-eared owls in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments* 85: 142-144.

CHAUSSON, A., HENRY, I., ALMASI, B., and ROULIN, A. 2014. Barn Owl (*Tyto alba*) breeding biology in relation to breeding season climate. *Journal of Ornithology* 155(1): 273-281.

JÄDERHOLM, K. 1987. Diets of the Tengmalm's owl *Aegolius funereus* and the ural owl *Strix uralensis* in central Finland. *Ornis Fennica* 64(4): 149-153.

JETZ, W., SEKERCIOGLU, C. H. and BÖHNING-GAESE, K. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biol* 6(12): 2650-2657.

KARASKA, D. 2007. Large numbers of young in nests of Tawny Owls (*Strix aluco*). *Slovak Raptor Journal* 1: 53-56.

KEKKONEN, J., KOLONEN, H., PIETIÄINEN, H., KARELL, P. and BROMMER, J. E. 2008. Tawny owl reproduction and offspring sex ratios under variable food conditions. *Journal of Ornithology* 149: 59-66.

KLVAŇOVÁ, A. and ŠÁLEK, M. 2018. Sýček obecný – pták roku 2018. *Živa* 2/2018: 103-105.

KÖNIG, C. 1969. Sechsjährige Untersuchungen an einer Population des Rauhfusskauzes *Aegolius funereus*. *Journal of Ornithology* 110: 133-147.

KÖNIG, C. and WEICK, F. 2008. *Owls of the world*. Christopher Helm, London.

KORPIMÄKI, E., HAKKARAINEN, H. 2012. *The Boreal Owl. Ecology, behaviour and conservation of a forest dwelling predator*. Cambridge University Press, Cambridge.

KORPIMÄKI, E. 1984. Clutch size and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in natural cavities and nest-boxes. *Ornis Fennica* 61: 80-83.

KORPIMÄKI, E. 1987. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypotheses. *Ornis Scandinavica* 18: 277-284.

KORPIMÄKI, E. 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of Long-eared Owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2373-2381.

KOUBA, M., BARTOŠ, L., ŠINDELÁŘ, J. and ŠŤASTNÝ, K. 2017. Alloparental care and adoption in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *Journal of Ornithology* 158: 185–191.

LAGERSTRÖM, M. 1980. Helmipöllön populaatiodynamiikasta ja pesimisbiologiasta Pirkanmaalla 1961-1980. *Lintuviesti* 5: 149-160.

LAUFF, R. F. 2009. First nest records of the Boreal Owl *Aegolius funereus* in Nova Scotia, Canada. *Ardea* 97(4): 497–502.

LINKOLA, P. and MYLLYMÄKI, A. 1969. Der Einfluss der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger kleinsäugerfressender Vögel im südlichen Häme, Mittelfinnland 1952-1966. *Ornis Fennica* 46: 45-78.

LÓPEZ, B. C., POTRONY, D., LÓPEZ, A., BADOSA, E., BONADA, A. and SALÓ, R. 2010. Nest-box use by boreal owls (*Aegolius funereus*) in the Pyrenees mountains in Spain. *Journal of Raptor Research* 44(1): 40–49.

LÖVY, M. Potravní chování a složení potravy kalouse ušatého (*Asio otus*) v městském prostředí. České Budějovice, 2007.

LUKA, V. and RIEGERT, J. 2018. *Apodemus* mice as the main prey that determines reproductive output of tawny owl (*Strix aluco*) in Central Europe. *Population Ecology* 60(3): 237-249.

MAASIKAMÄE, R. 1978. Vaatlusi karvasjalg-kaku (*Aegolius funereus*) pesä juures. *Loodusvatlusi 1977*: 119-123.

MARCHESI, L., SERGIO, F. and PEDRINI, P. 2006. Implications of temporal changes in forest dynamics on density, nest-site selection, diet and productivity of Tawny Owls *Strix aluco* in the Alps. *Bird Study* 53: 310-318.

MARKS, J. S. and YENSEN, E. 1980. Nest Sites and Food Habits of Long-eared Owls in Southwestern Idaho. *The Murrelet* 61(3): 86-91.

MARTI, C. D. 1994. Barn owl reproduction: patterns and variation near the limit of the species' distribution. *The Condor* 96: 468-484.

MEYER, H. GLEIXNER, K. H. and RUDROFF, S. 1998. Untersuchungen zu Populationsentwicklung, Brutbiologie und Verhalten des Rauhfußkauzes *Aegolius funereus* bei Hof und München. *Om. Anz.* 37: 81-107.

MEZZAVILLA, F., LOMBARDO, S. and SPERTI, M. T. 1994. First data on biology and breeding success of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in Cansiglio. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino.* 325-334.

MONFILS, M. J. 2010. Special animal abstract for *Asio otus* (long-eared owl). Michigan Natural Features Inventory, Lansing, MI. 5 pp.

MURRAY, G. A. Geographic variation in the clutch sizes of seven owl species. *The Auk* 93: 602-613.

NORBERG, Å. 1964. Studies on the ecology and ethology of Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*). *Vår Fågelvärld* 23: 228–244.

OBUCH, J. 2011. Spatial and temporal diversity of the diet of the tawny owl (*Strix aluco*). *Slovak Raptor Journal* 5: 1-120.

PERSSON, M. 2003. Habitat quality, breeding success and density in Tawny Owl *Strix aluco*. *Ornis Svecica* 13: 137–143.

PETTY, S. J. 1989. Productivity and density of tawny owls *Strix aluco* in relation to the structure of a spruce forest in Britain. *Annales Zoologici Fennici* 26: 227-233.

PETTY, S. J. 1999. Diet of tawny owls (*Strix aluco*) in relation to field vole (*Microtus agrestis*) abundance in a conifer forest in northern England. *Journal of Zoology, London* 248: 451-465.

POKORNÝ, J. 2000. Potrava sýce rousného (*Aegolius funereus*) v imisemi poškozených oblastech Jizerských hor a Krkonoš. *Buteo* 11: 107-114.

POPRACH, K. 2009. Sýc rousný (*Aegolius funereus*) v CHKO Jeseníky. *Campanula*, 87-97.

PRIESTLEY, L. T. and PRIESTLEY, CH. 2013. Long-eared owl nesting phenology and habitat in Central Alberta. *Blue Jay* 71 (3): 124-131.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RANAZZI, L., MANGANARO, A. and SALVATI, L. 2000. The breeding success of Tawny Owls (*Strix aluco*) in a mediterranean area: a long-term study in urban Rome. *Raptor Research* 34(4): 322-326.

RANDLA, T. 1976. Eesti Röövlinnud. Valgus, Tallinn.

RAVUSSIN, P. A., TROLLIET, D., BÉGUIN, D., WILLENEGGER, L. and MATALON, G. 2001. Observations et remarques sur la biologie de la Chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dans le massif du Jura suite à l'invasion du printemps 2000. Nos Oiseaux 48: 235-246.

REYNOLDS, R. T. 1970. Nest observations of the long-eared owl (*Asio otus*) in Benton county, Oregon, with notes on their food habits. Murrelet 51: 8-9.

RIEGERT, J. 2018. Ekologie vybraných ptačích predátorů v závislosti na potravní nabídce. Habilitační práce, PřF JU v Českých Budějovicích.

RIEGERT, J., LÖVY, M., FAISOVÁ, D. 2009: Diet composition of Common Kestrels *Falco tinnunculus* and Long-eared Owls *Asio otus* coexisting in an urban environment. Ornis Fennica 86(4): 123-130

RITTER, F., HEIDRICH, M. and ZIENERT, W. 1978. Statistische Daten zur Brutbiologie Thüringer Rauhfußkäuze, *Aegolius funereus* (L.). Thüring. Orn. Mitt. 24: 37-45.

RODRÍGUEZ, A., GARCÍA, A. M., CERVERA, F. and PALACIOS, V. 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus*. Ibis 148: 133–145.

ROULIN, A., DIJKSTRA, C., RIOLS, C. and DUCREST, A.-L. 2001. Female- and male-specific signals of quality in the barn owl. Journal of Evolutionary Biology 14: 255-266.

ROULIN, A., DUCRET, B., RAVUSSIN, P. A. and ALTWEGG, R. 2003. Female colour polymorphism covaries with reproductive strategies in the tawny owl *Strix aluco*. Journal of Avian Biology 34: 393–401.

RUŽIĆ, M. and NIKOLIĆ, G. 2013. Monitoring of the Tawny Owl *Strix aluco* (Linnaeus, 1758) breeding in nest-boxes in the Ovčar-Kabljar Gorge during 2009–2013. *Beležnik Ovčarsko-kablarske klisure*. 4 (1): 69-77.

SASVÁRI, L. and HEGYI, Z. 2005. Effects of breeding experience on nest-site choice and the reproductive performance of Tawny Owls (*Strix aluco*). *Journal of Raptor Research* 39(1): 26-35.

SAUROLA, P. and FRANCIS, CH. 2018. Towards integrated population monitoring based on the fieldwork of volunteer ringers: productivity, survival and population change of Tawny Owls *Strix aluco* and Ural Owls *Strix uralensis* in Finland, *Bird Study* 65(supplement): 63-76.

SEIDENSTICKER, M. T., FLOCKHART, D. T. T., HOLT, D. W. and GRAY, K. 2006. Growth and plumage development of nestling long-eared owls. *The Condor* 108:981–985.

SERGIO, F., MARCHESI, L., PEDRINI, P. 2008. Density, diet and productivity of Long-eared Owls *Asio otus* in the Italian Alps: the importance of *Microtus voles*. *Bird Study* 55: 321–328.

SCHÄFFER, N., MERTEL, A. and ROST, R. 1991. Siedlungsdichte, Bruterfolg und Brutverluste des Rauhfusskauzes *Aegolius funereus* in Nordostbayern. *Vogelwelt* 112: 216-225.

SCHEUREN, F. 1970. Übersicht über die Brutten des Rauhfusskauzes (*Aegolius funereus*) in den belgischen Ostkantonen Eupen-Malmedy-St. Vith. *Charadrius* 6: 1-6.

SMITHERS, B. L. 2013. Cooper's Hawk and Long-Eared Owl Nest Occupancy and Productivity in Piceance Basin, Colorado. Technical Note 442. Bureau of Land Management, White River Field Office, Meeker, CO.

SOLONEN, T. 2005. Breeding of the Tawny Owl *Strix aluco* in Finland: responses of a southern colonist to the highly variable environment of the North. *Ornis Fennica* 82: 97-106.

SOLONEN, T. and URSIN, K. 2008. Breeding of Tawny Owls *Strix aluco* in rural and urban habitats in southern Finland. *Bird Study* 55(2): 216-221.

ŠÁLEK, M. 2018. Sýček se představuje. Ptačí svět. Pták roku 2018. 3-8.

ŠINDELÁŘ, J., KUBIZŇÁK, P. and ZÁRYBNICKÁ, M. 2015. Sequential polyandry in female Tengmalm's owl (*Aegolius funereus*) during a poor rodent year. *Folia Zoologica* 64(2): 123-128.

ŠKORPÍKOVÁ, V., ZAŇÁT, J., KLEJDUS, J. and BERKA, P. 2005. Kalous ušatý (*Asio otus*) a jeho zimní shromaždiště na jižní Moravě. *Crex* 25: 9-26.

ŠŤASTNÝ, K. 2017. Dravci, sokoli & sovy. AVENTINUM s. r. o. Praha.

THIEDE, W. 2007. Poznáváme dravce a sovy. Vydavatelství VÍKEND. Přeložil RNDr. Karel Hudec.

TIBCO Software Inc. (2017). Statistica (data analysis software system), version 13. <http://statistica.io>.

TKADLEC, E. and STENSETH, N. C. 2001. A new geographical gradient in vole population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268: 1547–1552.

TOME, D. 2003. Nest site selection and predation driven despotic distribution of breeding long-eared owls *Asio otus*. *Journal of Avian Biology* 34: 150–154.

TOME, D. 2011. Post-fledging survival and dynamics of dispersal in Long-eared Owls *Asio otus*. *Bird Study* 58(2): 193-199.

VACÍK, R. 1991. Hnízdění biologie sýce rousného, *Aegolius funereus*, v Čechách a na Moravě. *Sylvia* 28: 95-113.

VALKAMA, J., KORPIMÄKI, E., HOLM, A. and HAKKARAINEN, H. 2002. Hatching asynchrony and brood reduction in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*: the role of temporal and spatial variation in food abundance. *Oecologia* 133: 334–341.

VIKSTRÖM, S. 2009. Keski-pohjalaisen helmipöllökannan tulevaisuudennäkymät. Rengastajan Vuosikirja 2009: 27-28.

VILLAGE, A. 1981. The diet and breeding of Long-eared Owls in relation to vole numbers, *Bird Study* 28(3): 214-224.

VUČANOVIĆ, M. 2007: Ekologija šumske sove *Strix aluco* u periodu gnežđenja na Vršačkim planinama. *Ciconia* 16: 12-18.

ZÁRYBNICKÁ, M. 2009. Parental investment of female Tengmalm's Owls *Aegolius funereus*: correlation with varying food abundance and reproductive success. *Acta Ornithologica* 44: 81–88.

ZÁRYBNICKÁ, M., RIEGERT, J. and ŠŤASTNÝ, K. 2013: The role of *Apodemus* mice and *Microtus* voles in the diet of Tengmalm's owl in Central Europe. *Population Ecology* 55(2): 353-361.

ZÁRYBNICKÁ, M., RIEGERT, J., KLOUBEC, B. and OBUCH, J. 2017. The effect of elevation and habitat cover on nest box occupancy and diet composition of Boreal Owls *Aegolius funereus*, *Bird Study* 64(2): 222-231.

ZÁRYBNICKÁ, M., SEDLÁČEK, O., SALO, P., ŠŤASTNÝ, K., KORPIMÄKI, E. 2015. Reproductive responses of temperate and boreal Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* populations to spatial and temporal variation in prey availability. *Ibis* 157: 369-383.

ZVÁŘAL, K. 2006. Potravní ekologie dvou trojic sousedních párů puštíka obecného (*Strix aluco*) v průběhu šesti let. *Panurus* 15: 47-56.

8. Přílohy

Příloha 1: Hnízdění studovaných druhů – data použitá do meta-analýzy (*Af* = *Aegolius funereus*; *Ao* = *Asio otus*; *Sa* = *Strix aluco*).

pořadí	druh	stát	N	E	biotop	počet let	počet hnízd	počet vajec	počet mláďat	citace
1	<i>Af</i>	Česká republika	50,6667	13,5833	otevřený terén - les	2	32	4,50	2,40	Drdáková, 2003
2	<i>Af</i>	Finsko	63,0000	23,0000	les	6	106	5,42	1,96	Hakkarainen et al., 2000
3	<i>Af</i>	Finsko	63,0000	23,0000	les	17	287	5,38	2,68	Korpimäki, 1984
4	<i>Af</i>	Finsko	62,9525	23,5208	les	13	750	5,60	3,00	Korpimäki, 1987
5	<i>Af</i>	Česká republika	50,0000	13,0000	les	4		5,37	3,88	Kouba et al., 2017
6	<i>Af</i>	Finsko	64,0000	23,0000				5,80	3,40	Vikström, 2009
7	<i>Af</i>	Finsko	61,5000	24,0000				5,30	3,40	Lagerström, 1980
8	<i>Af</i>	Finsko	61,0000	24,0000		15		5,60	4,60	Linkola and Myllymäki, 1969
9	<i>Af</i>	Švédsko	64,0000	20,0000		2		5,60		Hörnfeldt and Eklund, 1990
10	<i>Af</i>	Švédsko	58,0000	12,0000		4	19	5,00	1,40	Norberg, 1964
11	<i>Af</i>	Estonsko	59,0000	25,0000				5,30	4,90	Randla, 1976; Maasikamäe, 1978
12	<i>Af</i>	Česká republika	51,0000	13,0000	otevřený terén - les	2	12	5,50	1,70	Zárybnická, 2009
13	<i>Af</i>	Německo	51,5000	7,0000		23		4,50	2,60	Franz et al., 1984
14	<i>Af</i>	Německo	51,0000	11,0000				4,80	3,70	Ritter et al., 1978
15	<i>Af</i>	Německo	49,0000	12,0000				4,60	2,40	Schäffer et al., 1991
16	<i>Af</i>	Německo	48,0000	9,0000				4,30	1,70	König, 1969
17	<i>Af</i>	Německo	49,0000	11,0000	les			4,70	2,30	Meyer et al., 1998
18	<i>Af</i>	Belgie	51,0000	6,0000				5,00	2,70	Scheuren, 1970
19	<i>Af</i>	Švýcarsko	46,8167	6,4667				5,10	2,60	Ravussin et al., 2001
20	<i>Af</i>	Itálie	46,0000	12,0000	les			3,70	2,40	Mezzavilla et al., 1994
21	<i>Af</i>	Idaho, USA	46,0000	-112,0000	les	5		3,10	0,90	Hayward et al., 1993
22	<i>Af</i>	Česká republika	49,0000	14,0000	les	3	214	4,80	2,63	Vacik, 1991
23	<i>Af</i>	Finsko	63,0000	23,0000	les	14		5,49	2,80	Valkama et al., 2002
24	<i>Af</i>	Česká republika	49,0000	13,0000	les	22	316		3,71	Zárybnická et al., 2017
25	<i>Af</i>	Finsko	62,0000	26,0000	les	6	29	5,55	4,20	Hakkarainen and Korpimäki, 1996
26	<i>Af</i>	Česká republika	50,1500	17,1667	les	11	117	4,60	3,00	Poprach, 2009

27	<i>Af</i>	Kanada	44,6667	-63,7333	les	2	4	3,50	2,67	Lauff, 2009
28	<i>Af</i>	Španělsko	42,0000	1,0000	les			2,40		Lopez et al., 2010
29	<i>Af</i>	ČSSR	50,0000	17,0000				4,94		Hudec et al., 1983
30	<i>Ao</i>	Oregon	45,2317	-118,5514	otevřený terén - les	2	20			Bull et al., 1989
31	<i>Ao</i>	Idaho	43,7967	-112,8500	otevřený terén	2	19	4,15	2,90	Craig and Trost, 1979
32	<i>Ao</i>	Itálie	45,0003	10,5003	otevřený terén - les	3	29	4,70		Galeotti et al., 2000
33	<i>Ao</i>	V. Británie, Irsko	53,0000	-3,0000	otevřený terén - les	70	329	3,91		Glue, 1977
34	<i>Ao</i>	Finsko	63,0833	22,9167	otevřený terén - les	13	92	4,65	1,62	Korpimaki, 1992
35	<i>Ao</i>	Španělsko	39,3500	-0,3167	otevřený terén	8	22		3,55	Rodríguez et al., 2006
36	<i>Ao</i>	Itálie	46,0000	11,0000	otevřený terén - les	6	32		0,95	Sergio et al., 2008
37	<i>Ao</i>	Slovinsko	46,0000	14,5000	otevřený terén - les	13	106	5,70	3,65	Tome, 2003
38	<i>Ao</i>	Slovinsko	46,0000	14,5000	otevřený terén - les	4	57	5,70	4,64	Tome, 2011
39	<i>Ao</i>	V. Británie	55,0000	-2,0000	les	5	53	4,30	1,74	Village., 1981
40	<i>Ao</i>	California, USA	33,0000	-117,0000	otevřený terén - les	72	79	5,10		Bloom, 1994
41	<i>Ao</i>	California, USA	33,0000	-117,0000	les	24	40			Bloom, 1994
42	<i>Ao</i>	Švýcarsko	46,8667	6,9333	otevřený terén	5	24		1,00	Henrioux, 2002
43	<i>Ao</i>	Anglie	52,4500	-0,2000	otevřený terén	16	71	3,40	2,20	Garner and Milne, 1997
44	<i>Ao</i>	Idaho	43,4500	-111,9500	otevřený terén	1		4,00	2,50	Craig et al., 1988
45	<i>Ao</i>	Kanada	53,5500	112,3500	otevřený terén - les	25	59	4,90		Priestley and Priestley, 2013
46	<i>Ao</i>	Oregon	44,6167	-123,3833	otevřený terén - les	1	1	4,00		Reynolds, 1970
47	<i>Ao</i>	Montana	47,0000	-114,0000	otevřený terén		15	5,00	2,20	Seidensticker et al., 2006
48	<i>Ao</i>	Colorado	39,8333	-108,2167	les	2	76		1,75	Smithers, 2013
49	<i>Ao</i>	Idaho	43,2333	-116,3667	otevřený terén	1	15	5,53		Marks and Yensen, 1980
50	<i>Ao</i>	Německo	52,5833	12,5000	otevřený terén - les	24	867		1,57	Block, 2009
51	<i>Ao</i>	Izrael	32,6000	35,2167	otevřený terén	4		4,63	3,10	Charter et al., 2012
52	<i>Ao</i>	Česká republika	50,0000	15,0000		17		4,61	2,73	Hudec et al., 2005
53	<i>Ao</i>	Česká republika	48,9667	14,4667		3			3,16	Lövy, 2007
54	<i>Sa</i>	Finsko	60,9683	25,6672	otevřený terén - les	9	127	3,70		Kekkonen et al., 2008
55	<i>Sa</i>	Česká republika	50,5000	14,7833	otevřený terén - les	7	57	3,70	2,00	Luka and Riegert, 2018

56	Sa	Itálie	45,7300	10,8483	otevřený terén - les	3	44		1,49	Marchesi et al., 2006
57	Sa	Itálie	41,9000	12,4833		16	200		1,50	Ranazzi et al., 2000
58	Sa	Itálie	41,9000	12,4833		16	111		0,80	Ranazzi et al., 2000
59	Sa	Švýcarsko	46,0000	6,0000	les	14			2,48	Roulin et al., 2003
60	Sa	Švýcarsko	46,8333	6,8500	les	3			2,62	Roulin et al., 2003
61	Sa	Maďarsko	47,5833	19,0333	les	13	175	2,96	2,02	Sasvári and Hegyi, 2005
62	Sa	Finsko	60,0000	23,0000	les	15		3,67	2,73	Solonen, 2005
63	Sa	Finsko	60,0000	25,0000	otevřený terén - les	13	270	3,68	2,51	Solonen and Ursin, 2008
64	Sa	Srbsko	43,9000	20,2000	les	5	65	2,59		Ruzic and Nikolic 2013
65	Sa	Litva	55,3908	23,7736	les	30		3,67	4,33	Grašyte et al., 2017
66	Sa	Finsko	62,0000	25,0000	les	35			3,57	Saurola and Francis, 2018
67	Sa	Srbsko	45,1167	21,3833	les	9	29	4,50	4,20	Vučanović, 2007
68	Sa	Anglie	55,0000	-2,0000	les	7			1,48	Petty, 1989
69	Sa	Švédsko	57,7000	12,0667	les	6		4,21	3,55	Persson, 2003
70	Sa	Slovensko	49,2333	19,3333		1	15		3,73	Karaska, 2007
71	Sa	Česká republika	49,1667	17,8000	les	6		4,07	3,57	Zvářal, 2006
72	Sa	Česká republika	49,1667	17,9667	otevřený terén - les	6		3,76	3,41	Zvářal, 2006
73	Sa	Litva	55,3908	23,7736	otevřený terén - les	37		3,80		Grasyte et al., 2016
74	Sa	Česká republika	50,0000	15,0000		17		3,30	2,37	Hudec et al., 2005
75	Sa	Francie	47,4000	4,5833	les	21		3,50		Baudvin and Jouaire, 2003