

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Interakce mezi mrchožravostí a predací u ptáků a savců**

Bakalářská práce

Marie Kopecká

Biologie a ekologie

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Olomouc 2023

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Interakce mezi mrchožravostí a predací u ptáků a savců vypracovala samostatně a pouze za použití citované literatury.

V Olomouci dne 2. 5. 2023

Podpis:.....

Ráda bych poděkovala svému školiteli Doc. Mgr. Karlu Weidingerovi, Dr. za navržení zajímavého tématu ke zpracování a za jeho rady, které mi poskytl během konzultací. Také bych ráda poděkovala své rodině a přátelům, kteří mi při psaní práce byli oporou.

## **Bibliografická identifikace**

Jméno a příjmení autora: Marie Kopecká

Název práce: Interakce mezi mrchožravostí a predací u ptáků a savců

Typ práce: Bakalářská

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Rok obhajoby: 2023

### **Abstrakt:**

Do nedávné doby se mrchožravost s predací nespojovala. Technologický vývoj ale umožnil pozorovat oba jevy v přirozeném prostředí a identifikovat druhy zvířat, které mezi nimi tvoří pojítka. Lidská činnost zvyšuje přísun mršin do prostředí. Takto zvýšená dostupnost potravy může mít vliv na populační dynamiku řady druhů. V posledních letech vznikají práce zkoumající nepřímý vliv mršin na predaci hnízd. Tato bakalářská práce formou rešerše shrnuje současné poznatky o mrchožravosti a o vlivu mršiny na chování hnízdních predátorů. Shrnuta je i současná situace mrchožroutů ve střední Evropě. Tato práce také představuje metody, které jsou v terénním výzkumu používány a upozorňuje na faktory, které by při designu studie měly být brány v potaz.

**Klíčová slova:** mršina, fakultativní mrchožrout, metody výzkumu, predací tlak



## **Bibliographical identification**

Author's name: Marie Kopecká

Title of the thesis: Interaction between scavenging and predation in birds and mammals

Type of thesis: Bachelor's thesis

Supervisor: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

The year of presentation: 2023

### **Abstract:**

Until recently, scavenging was not associated with predation. However, technological development has made it possible to observe both phenomena in the natural environment and to identify the species that form the connecting-link. Human activity increases the supply of carrion in the environment. This increased food availability can affect the population dynamics of a number of species. In recent years, works researching the indirect effect of carrion on nest predation have been created. This bachelor's thesis summarizes current knowledge about scavenging and the influence of carrion on the behavior of nest predators. The current situation of scavengers in Central Europe is also summarized. This work also presents the methods used in field research and highlights factors that should be considered in study design.

**Keywords:** carcass, facultative scavenger, research methods, predation pressure

## Obsah

Úvod .....	1
1 Mrchožravost.....	2
1.1 Složení gildy mrchožroutů.....	2
1.2 Výskyt mršiny a její detekce.....	3
2 Terénní metody používané ke studiu mrchožravosti a predace hnízd.....	5
2.1 Monitorování mršin v přírodě.....	5
2.2 Stanovení počtu mršin na silnicích .....	6
2.3 Porovnání výzkumu predace hnízd s výzkumem mrchožravosti.....	7
2.4 Metody studia hnízdní predace .....	7
3 Interakce mezi mrchožravostí a predací hnízd .....	10
3.1 Vliv mrchožravosti na ostatní trofické úrovně.....	10
3.2 Lovecké zbytky a krmné stanice.....	11
3.3 Dopravní komunikace .....	12
3.4 Invazivní druhy fakultativních mrchožroutů .....	13
4 Mrchožravost ve střední Evropě .....	14
4.1 Vliv na predaci hnízd .....	14
4.2 Mrchožravost a africký mor prasat .....	14
Závěr.....	15
Literatura .....	16

## Úvod

Mrchožravost je způsob získávání potravy prostřednictvím konzumace těl mrtvých živočichů (mršin). Mršina je nutričně bohatý zdroj potravy, který může být během svého přetrvávání v prostředí využit řadou živočichů. Živočich konzumující mršinu zvířete, které on sám nezabil, je označován jako mrchožrout. Na rozdíl od predátora, nemusí mrchožrout svou potravu aktivně lovit, čímž snižuje svůj energetický výdej při shánění potravy.

Mnohé druhy predátorů mršiny příležitostně konzumují a mohou je i cíleně vyhledávat. Přítomnost mršiny by tak mohla ovlivnit dynamiku místního společenstva a mít vliv na nižší trofické úrovně (konzumenty 1. řádu a producenty). Tato skutečnost byla do nedávné doby opomíjena. Teprve v posledních dvou dekadách je věnována pozornost potenciálnímu vlivu mrchožravosti na predaci. Ačkoli je mršina v přírodě vzácná a její výskyt se nedá předvídat, existují místa, kde je zvýšený počet mršin v okolí. Lidskou činností se do přírody dostává dodatečné množství mršin a jejich zbytků, a to by mohlo mít vliv na výskyt mrchožroutů. Vliv člověka by tak mohl nepřímo zesílit vztah mezi mrchožravostí a predací.

Hlavním cílem této práce je formou rešerše shrnout mrchožravost jako takovou a zjistit, jaký vliv má mrchožravost na predaci ptačích hnízd. Dále představit terénní metody, které se používají k výzkumu této problematiky. A v neposlední řadě zjistit, jak je tomu s mrchožravostí v kontextu střední Evropy.

# 1 Mrchožravost

Potrava v podobě mršiny přináší jistá rizika. Mrchožrouti jsou při konzumaci mrtvých zvířat vystaveni zvýšenému riziku přenosu nemocí a riziku otravy způsobené toxiny (například botulotoxin), které vznikají činností mikroorganismů. Mrchožrouti tedy musí být schopni se s tímto rizikem vypořádat. Existuje několik způsobů, jak riziko eliminovat. Například supi (čeleď Accipitridae) mají zdokonalenou vrozenou imunitu. U některých druhů supů mohou být patogeny eliminovány i střevním mikrobiomem. U dalších druhů mrchožroutů zajišťuje eliminaci patogenů především nízké pH žaludeční šťávy. Mrchožrouti se také vyhýbají shnilému masu a upřednostňují konzumaci čerstvých mršin (Blumstein et al., 2017).

## 1.1 Složení gildy mrchožroutů

Mrchožravé druhy mohou být specializované na různý typ mršiny. To jim umožňuje plnit rozličné role v rámci společenstva a zajišťuje konkurenceschopnost (DeVault et al., 2003; Wilson a Wolkovich, 2011). Ukázkovým příkladem specializace mrchožroutů mohou být supi. Různé druhy těchto mrchožravých ptáků se specializují na konzumaci jiných typů mršin, případně částí mršin. Zatímco sup bělohlavý (*Gyps fulvus*) se živi na mršinách velkých zvířat, orlosup bradatý (*Gypaetus barbatus*) je specialista na konzumaci kostí a sup hnědý (*Aegypius monachus*) konzumuje mršiny malých i velkých zvířat (Donazar, 1993 cit. podle Bassi et al., 2021).

Uvnitř gildy (funkční skupiny) mrchožroutů jsou rozlišovány 2 kategorie. Mrchožrouti žijící se striktně na mršinách jsou označováni jako obligátní (povinní). Obligátní mrchožrouti jsou závislí na dostatečném přísunu mršin po celý rok. V rámci suchozemských obratlovců patří mezi obligátní mrchožrouty pouze supi. Jejich ekosystémová role je nepostradatelná, jelikož zajišťují rychlé odstranění mršiny a zamezují tak přenosu nemocí. Význam supů pro ekosystém je v posledních letech čím dál zřetelnější. Například v Indii populace supů již dlouhodobě klesá. Jedna z příčin tohoto poklesu je otrava způsobená lékem Diklofenak. Jedná se o nesteroidní protizánětlivý lék, který byl běžně podáván dobytku v Indii, Pákistánu a Nepálu (Green et al., 2004). Po konzumaci mršiny dobytka, kterému byl Diklofenak podán, dochází u supů bengálských (*Gyps bengalensis*) k selhání ledvin (Oaks et al., 2004). Ačkoli byla výroba Diklofenaku pro veterinární použití v roce 2006 v těchto zemích zakázána, zůstává určité množství tohoto léku v těle dobytka a nadále způsobuje úbytek supů (Cuthbert et al., 2011). V oblastech, kde supi funkčně zanikli (tzn. již nejsou schopni vykonávat svou funkci v ekosystému), se zvedla abundance (početnost) divokých psů. Jelikož zde nebyl dostatečný počet supů, kteří by zajistili rychlé odstranění mršin, docházelo ke zvýšenému počtu interakcí mezi psi u mršiny. Tím se zvýšilo šíření vztekliny mezi psy a také i riziko jejího přenosu na lidi (Markandya et al., 2008).

Řada zvířat využívá mršinu pouze jako alternativní zdroj potravy. Většina mrchožroutů patří mezi potravní generalisty (tzn. konzumuje různorodý typ potravy) a v ekosystému plní i roli predátora. Tito mrchožrouti jsou označováni jako fakultativní

(příležitostní). Mezi fakultativní mrchožrouty patří masožravci jako je vlk obecný (*Canis lupus*; Wilmers et al., 2003b), lev pustinný (*Panthera leo*), hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*; Amoros et al., 2020), všežravci jako prase divoké (*Sus scrofa*) nebo jezevec lesní (*Meles meles*; Tobajas et al., 2021), a také řada ptáků (především z čeledi Corvidae, Accipitridae, Laridae a Falconidae; Buechley a Sekercioglu, 2016). V oblastech, kde se žádní obligátní mrchožrouti nevyskytují (např. severní Evropa), zajišťují odstranění mršiny z ekosystému právě fakultativní mrchožrouti (DeVault et al., 2003; Moleón et al., 2014a; Inger et al., 2016).

Složení a druhová bohatost gildy mrchožroutů se liší napříč biotopy (Sebastián-González et al., 2020). Mršinu využívá celá řada živočichů, kteří se spolu mohou u mršiny setkat. Vzniká tak komplexní síť vztahů (Oro et al., 2013; Moleón et al., 2014). Může tak dojít i k interakcím mezi živočichy, kteří by se za jiných okolností vzájemně vyhýbali, což v některých případech může vyústit k smrtelným střetům o mršinu (Waggershauser et al., 2021). Mršina není pouze zdrojem potravy pro obratlovce. Během různých fází rozkladu poskytuje mršina útočiště a výživu pro nespočet druhů hmyzu, pavouků, stejnonožců, stonožek, roztočů a červů. Některé druhy hmyzu jsou obligátní a specializují se na části mršiny jako jsou kosti, peří či kůže. Tím dochází ke kompletnímu rozkladu mršiny a navrácení všech živin do koloběhu (Gu et al., 2014).

Velké mršiny mají větší biomasu, na které se pak může živit více živočichů. Větší množství dostupné potravy má vliv na druhovou bohatost gildy mrchožroutů a na jejich aktivitu v okolí (Moleón et al., 2015; Turner et al., 2017). Pokud se z ekosystému odstraní dominantní druhy mrchožroutů, může se výrazně zpomalit rychlost konzumace mršiny, čímž se doba jejího přetrvání v prostředí prodlouží. K mršině se tak dostane řada mrchožroutů a rozkladačů (dekompozitorů), kteří by se k ní za normálních podmínek nedostali. Tak tomu bylo například ve studii provedené v prostředí středozemního tvrdolistého lesa. Vyloučení dominantních druhů mrchožroutů (lišky obecné *Vulpes vulpes*, jezevce lesního a prasete divokého) z pokusné oblasti vedlo ke zvýšené míře konzumace mršiny malými druhy šelem (především Promykou ichneumon *Herpestes ichneumon*). Rychlost konzumace se zpomalila a malé šelmy se na mršině mohly živit delší dobu (Tobajas et al., 2021). Ovšem vyloučení dominantní druhů mrchožroutů snižuje celkovou efektivitu gildy mrchožroutů (Olson et al., 2012; Cunningham et al., 2018) a delší přetrvávání mršiny může zvýšit pravděpodobnost přenosu nemocí (McColl et al., 2002; Markandya et al., 2008; Vidal et al., 2013).

## 1.2 Výskyt mršiny a její detekce

Mršina je pomíjivý potrava a její výskyt je relativně nepředvídatelný. To znamená, že úspěšnost mrchožrouta při hledání potravy je závislá na jeho schopnosti pohybu v prostředí a schopnosti nalezení mršiny. Významným faktorem, který ovlivňuje dostupnost mršin, je produktivita prostředí. V přírodě je mršina výsledkem přirozeného úhynu zvířete (stáří, nemoc či podvýživa), následkem přírodních katastrof (sucho, povodně, požáry apod.) nebo se jedná o zbytky kořisti ulovené predátorem (DeVault et al., 2003; Pereira et al., 2014).

Populace herbivorů (býložravců) jsou regulovány především dostupností potravy. Prudce klesají během jejího nedostatku nebo při propuknutí nemoci (Forsyth a Caley, 2006; White et al., 2007). Jelikož dostupnost mršin je v průběhu roku rozdílná, je většina fakultativních mrchožroutů přizpůsobena k využívání různých zdrojů potravy (Pereira et al., 2014). V málo produktivních ekosystémech, kde je dostupnost potravy omezená (např. vysokohorské ekosystémy), či během nepříznivého ročního období se může mršina stát klíčovým faktorem rozhodujícím o přežití jedinců (Needham et al., 2014; Pereira et al., 2014; Carricondo-Sanchez et al., 2016). Například kratší období s vysokou sněhovou pokrývkou v Yellowstonském národním parku mají za následek menší počet kopytníků uhynulých hladem. Pokles počtu mršin v zimě má negativní dopad na vlky, kteří v tomto období spoléhají na dostupnost mršin (Wilmers a Getz, 2005).

Jelikož je trvanlivost mršiny v přírodě krátká, musí živočichové rychle reagovat, chtějí-li tento zdroj potravy efektivně využít. Pokud není mršina využita mrchožrouty záhy, dochází brzy k rozkladným procesům, které mršinu znehodnocují. Rychlost rozkladných procesů je ovlivněna především teplotou. V teplých klimatech a teplých ročních obdobích začínají rozkladné procesy mnohem rychleji (DeVault et al., 2003; Beasley et al., 2012). Vyšší teploty by mohly v některých prostředích usnadnit detekci mršiny. Pach tlejícího masa je rychleji zaznamenán živočichy, kteří se při hledání potravy spoléhají na čich (DeVault a Rhodes, 2002; Selva et al., 2005). To bylo zaznamenáno například ve studii zkoumající problematiku mrchožravosti v lesích mírného pásma, kterou v Japonsku provedl Inagaki et al. (2022) během léta a podzimu. Teplota zde byla důležitým faktorem, který ovlivnil detekční dobu mršiny. Vyšší teplota zvýhodnila místní savčí mrchožrouty, kteří se při hledání potravy spoléhají především na čich.

Také krajina může mít vliv na úspěšnost při hledání potravy. Omezená průhlednost způsobena vegetačním pokryvem snižuje dohlednost a vyžaduje používání čichu při hledání potravy (Ruxton a Houston, 2004). Pochopení chování mrchožroutů v krajinách s rozdílným vegetačním pokryvem je zásadní pro stanovení správného postupu při managementu obnovy krajiny. Například v Pyreneích byla provedena studie zkoumající vliv pasivního managementu agroekosystémů na místní mrchožrouty. V otevřené krajině (pastviny, louky) se na odstraňování mršin podíleli převážně supi a další mrchožraví ptáci, zatímco v křovinné vegetaci a v lesích dominovali savci. V otevřené krajině byla mršina nalezena a zkonzumována mnohem rychleji. Čas potřebný pro nalezení mršiny se zvyšoval spolu s hustotou vegetace i pro ptačí mrchožrouty (Oliva-Vidal et al., 2022). Šíření křovin v otevřené krajině následkem pasivního managementu tedy může ovlivnit složení místní gildy mrchožroutů.

## 2 Terénní metody používané ke studiu mrchožravosti a predace hnízd

### 2.1 Monitorování mršin v přírodě

Pro porozumění mrchožravosti a jejího významu pro potravní síť je potřeba zjistit, v jaké míře se mršiny v přírodě vyskytují a jak dlouho trvá, než jsou odstraněny. Většina studií zabývajících se mrchožravostí používá experimentálně umístěné mršiny. Tyto mršiny mohou být získány z jatek, z vozovek silnic, po odstřelu či po utracení zvířat. Použití experimentálních mršin je výhodné, protože umožňuje získat důležité informace o mršině (druh mršiny, stáří, velikost apod.) před začátkem experimentu. Vědci tak mají k dispozici větší vzorek a mohou kontrolovat čas a místo umístění (ze stejného důvodu jsou ve studiích predace hnízd používána umělá hnízda, více viz dále). Při umístění mršin je důležité zvolit dostatečnou vzdálenost mezi jednotlivými pokusnými plochami. Například Spencer et al. (2021) připouští, že vzdálenost ~500 m mezi plochou s mršinou a plochou bez mršiny nemusí být pro mrchožrouty s velkým teritoriem dostatečná a získané výsledky tak mohou být zkreslené.

Při umístění je třeba mršinu uvázat či jinak zajistit, aby nedošlo k jejímu odvezení z místa. Mrchožrouti jako je liška obecná nebo prase divoké mohou roztroustit části mršin do značné vzdálenosti od původního místa umístění. Studie provedená ve Velké Británii zjistila, že průměrná vzdálenost odvezených kostí mršin od původního umístění byla 18,13 m. Většina částí mršin byla nalezena v okruhu 45 m od původního umístění, ovšem některé malé kosti byly nalezeny až ve vzdálenosti 103 m. Po porovnání těchto výsledků s případy některých vražd, se mrchožrouti ukazují jako významný faktor při forenzním vyšetřování (Young et al., 2015).

Vývoj fotopastí, které mohou po spuštění vyfotit sérii fotografií či natočit video, umožnil vědcům pozorovat průběh rozkladu mršiny a identifikovat jednotlivé druhy zvířat, která se na mršině živí. Mršinu lze monitorovat 24 h denně bez vyrušení zvířat při krmení. Tato spolehlivá a neinvazivní metoda výzkumu se stala velice oblíbenou metodou v posledních dvou dekadách, obzvláště díky lepší cenové dostupnosti záznamové techniky (Rovero et al., 2013). Použití fotopastí a kamer umožňuje vědcům nejen identifikovat mrchožrouty na mršině, ale také poskytuje cenné informace o času detekce mršiny, o chování mrchožroutů a o době potřebné k úplnému zkonsumování mršiny. Například v Japonsku, kde se nevyskytují žádní obligátní mrchožrouti, byla provedena studie zkoumající rychlost detekce a délku „přežívání“ mršin jelena siky (*Cervus nippon*) v prostředí opadavých listnatých a jehličnatých lesů. Za využití fotopastí, které po spuštění nahrávaly krátké video, bylo zjištěno, že mršinu nejčastěji jako první detekoval psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonoides*). Průměrně trvalo 7 dní, než byla mršina zcela zkonsumována (Inagaki et al., 2022). Studie provedená v Jižní Karolíně porovnávala vliv přítomnosti mršin na místní druhy mrchožroutů podél lineárních struktur v krajině (silnice, dráty vysokého napětí), kde je zvýšená dostupnost mršin následkem umělé mortality. Experimentálně umístěné mršiny králíků byly monitorovány fotopastmi nastavenými na vyfocení snímků. Výsledky neukázaly žádné

rozdíly v čase detekce mezi jednotlivými místy. Nebyl zaznamenán žádný druh, který by dorazil k mršině u silnici rychleji než k mršinám pod dráty vysokého napětí nebo ke kontrolním mršinám v lese (Hill et al., 2018).

Studie zabývající se složením gildy mrchožroutů často využívají pouze jeden druh mršiny. Ukázalo se, že velikost mršiny může ovlivnit druh mrchožrouta, který se na mršině bude živit. Pokud není přítomen mrchožrout, který je schopný velkou mršinu naporcovat a otevřít, nejsou některé druhy mrchožroutů tento zdroj potravy schopny využít (Moleón et al., 2014b; Kane a Kendall, 2017). Například Inagaki et al. (2020) zaznamenal pouze jeden případ konzumace mršiny velkého kopytníka ovíječem maskovaným (*Paguma larvata*), ačkoli dle jiných studií jde o častého návštěvníka mršin v Japonsku (Sugiura et al., 2013). Tento druh tedy pravděpodobně preferuje malé mršiny. Proto by velikost mršiny měla být v designu studie brána v potaz (Turner et al., 2017). Druh mršiny může být také významným faktorem. Ačkoli rychlost detekce mršin není nijak ovlivněna, mršiny masožravců přetrvávají v krajině značně déle než mršiny býložravců (Moléon et al., 2017) a všežravců (Butler-Valverde et al., 2022). Jejich konzumaci se vyhýbají hlavně savčí mrchožrouti, pravděpodobně kvůli zvýšenému riziku přenosu nemocí a parazitů. Ani experimentálně upravený vzhled mršin (stáhnutí z kůže, odříznutí končetin a hlavy) nemá vliv na rychlost jejich konzumace. Jelikož se savčí mrchožrouti spoléhají na čich, je pravděpodobné, že pach je významným faktorem v konzumaci mršiny (Moléon et al., 2017).

## 2.2 Stanovení počtu mršin na silnicích

Silnice jsou zdrojem velkého počtu mršin v prostředí. Studie, které zkoumají početnost mršin na silnicích a dobu jejich přetrvání, nejčastěji využívají dva způsoby průzkumu. Pěší průzkum se ukazuje jako více spolehlivý, protože lze lépe postřehnout menší mršiny a mršiny nacházející se na okrajích silnic nebo v trávě. Ovšem tento způsob vyhodnocování je fyzicky a časově náročný, a nelze pokrýt velké vzdálenosti. Naproti tomu průzkumy z vozidla umožňují pokrytí velké vzdálenosti za krátký čas (Clevenger et al., 2003; Collinson et al., 2014; Delgado et al., 2019). Hlavní nevýhodou je menší úspěšnost v zaznamenávání malých mršin. Minimální rychlost, kterou se vozidlo musí na silnici pohybovat, může zhoršit detekci a zkreslit tak výsledky (Guinard et al., 2012; Loss et al., 2014).

Pro správné vyhodnocení početnosti mršin na silnici je důležitý design studie. Pokud je cílem studie stanovit počet všech druhů mršin obratlovců na vozovce, je ideální provádět každodenní monitorování. Ukázalo se, že monitorování silnic jednou za týden (či po delších intervalech) značně podhodnocuje počty mršin malých zvířat (hlodavci, obojživelníci, plazi apod.). Ty tvoří téměř 80 % všech mršin na silnicích (Carvalho a Mira, 2011; Santos et al. 2011). Velké mršiny sice na vozovce přetrvávají déle, ale většina malých mršin z vozovky zmizí během 24 h. Početnost malých mršin na silnicích tak může být silně podhodnocena (Teixeira et al., 2013). Také čas provedení průzkumu by měl být brán v potaz. Na dálnicích je míra odstranění mršin z vozovky nejvyšší během dne, a to převážně ptáky. Na polních cestách odstraňují většinu mršin savčí mrchožrouti



a největší míra odstranění je v noci (Ratton et al., 2014). Na trvanlivost mršiny na silnici má vliv i počasí a intenzita dopravy (Santos et al., 2011).

### 2.3 Porovnání výzkumu predace hnízd s výzkumem mrchožravosti

Výzkum mrchožravosti a predace ptačích hnízd se často týká stejných druhů, jelikož většina hnízdních predátorů patří zároveň mezi fakultativní mrchožrouty. Častými predátory hnízd jsou např. krkavcovití (Söderström et al., 1998), psík mývalovitý (Dahl a Ahlen, 2019) či krysa obecná (*Rattus rattus*, Banko et al., 2019). K výzkumu tak lze použít obdobné terénní metody (viz dále). Hnízdo si je s mršinou v některých aspektech velmi podobné. V obou případech se jedná o nepohyblivý zdroj potravy, který je dostupný po omezenou dobu. Na rozdíl od mrchožravosti hnízdní predace přímo ovlivňuje reprodukční úspěch ptáků (Martin, 1992). Jelikož se jedná o hlavní příčinu úmrtnosti ptáků na hnízdech, předpokládá se, že má vliv na výběr místa hnízdění ve snaze minimalizovat riziko predace (Sieving a Willson, 1998). Pokud byl předešlý pokus o hnízdění neúspěšný, vrací se ptáci na stejné místo v nižší míře, než úspěšně hnízdící ptáci (Haas, 1998). Predace tak může ovlivnit i celé ptačí společenstvo na daném místě (Martin, 1988).

Významným faktorem, který má vliv na detekci mršiny i hnízda, je prostředí. Například míra predace hnízd umístěných na zemi je v porovnání s hnízdy na stromech větší (García et al., 2005). Ptáci hnízdící na zemi jsou zvláště zranitelní a ohroženi zvýšeným predaním tlakem, který vyvíjejí predátoři jako je liška obecná nebo kočka domácí (*Felis catus*; Smith et al., 1994; Woinarski et al., 2017). Samotné umístění hnízda tedy může ovlivnit šanci potomstva na přežití. Také struktura krajiny může snížit hnízdní úspěšnost na daném místě (Hartley a Hunter, 1998; Warner, 1994; Robinson et al., 1995). To také platí pro detekci mršiny, která je ovlivněna především strukturou krajiny a vegetačním pokryvem. S rozvojem zemědělství došlo nejen k fragmentaci krajiny, ale i k pravidelným disturbancím (dočasným narušením), které mohou mít negativní vliv především na ptačí druhy hnízdící na zemi. Fragmentace má za následek ztrátu biotopů a s tím spojený pokles počtu hnízdních ptáků. Jedním z nejkoumanějších fenoménů je tzv. „okrajový efekt“. Okraje vzniklé fragmentací mohou mít pozitivní vliv na predátory jako je například mýval severní (*Procyon lotor*; Bergin et al., 2000), kteří dokážou hnízda snadněji nalézt a následně predovat (Warner, 1994; Yahner a Mehan, 1997). Zvýšená predace hnízd spojována s okrajovým efektem je ovšem některými studii zpochybňována (Lahti, 2001). Další faktor mající vliv na detekci hnízd je vegetační pokryv či samotný typ hnízda. Hnízda, která „skrývají“ vejce (např. kupolová hnízda), obvykle vykazují sníženou míru predace (Hausmann et al., 2005; Noske et al., 2008; Newmark a Stanley, 2011).

### 2.4 Metody studia hnízdní predace

Ke zkoumání predace a faktorů, které se mohou podílet na míře predace, jsou používána přirozená hnízda. Ta musí být nejdříve lokalizována v terénu, což je časově náročné a jejich umístění nejde ovlivnit. Proto jsou často používána umělá hnízda, která

umožňují zajistit dostatečný počet vzorků a dávají vědcům plnou kontrolu nad jejich umístěním. Velkou nevýhodou umělých hnízd jsou částečně zkreslené výsledky, neboť je nelze porovnat s přirozenými hnízdy (Leimgruber et al., 1994; Zanette 2002; Moore a Robinson, 2004). Přirozená hnízda mohou poskytnout lepší kamufláž a nejsou tak snadno detekovatelná. Navíc mohou být vejce chráněna rodičem, který vejce inkubuje (Major a Kendall, 1996; Wilson et al., 1998; Burke et al., 2004).

Výběr umístění umělých hnízd se nedá srovnat s výběrem místa hnízdění ptáky a může míru predace podhodnocovat či přeceňovat v závislosti na uspořádání experimentu a složení místní gildy predátorů (Willebrand a Marcstrom, 1988; Zanette, 2002; Thompson a Burhans, 2004). Ačkoli predace hnízd může být oportunistická (Schmidt, 2004), predátoři si mohou polohu hnízda pamatovat z předešlých zkušeností (například hnízdo v dutině stromu; Sonerud a Fjeld, 1987; Pelech et al., 2010). Při umístění umělého hnízda je potřeba zajistit, aby v okolí nebyl žádný predátor, který by umístění hnízda viděl (např. Cortés-Avizanda et al., 2009a).

Vědci, kteří používají umělá hnízda k výzkumu, usilují o co nejpřesnější napodobení hnízd ptačích druhů, které jsou předmětem studia. Jako vejce jsou nejčastěji používaná vejce křepelky japonské (*Coturnix japonica*; např. Cortés-Avizanda et al., 2009a) či vejce z modelovací hlíny (např. Miller a Hobbs, 2000; Latif et al., 2012). Ovšem používání křepelčích vajec může mít vliv na druh predátora. Bylo prokázáno, že kvůli velikosti těchto vajec a tloušťce jejich skořápky, nejsou někteří savčí predátoři schopni předvat (Roper, 1992; Haskell, 1995; DeGraaf a Maier, 1996; Rangen et al., 2000). Někteří hnízdní predátoři (např. krysa obecná) používají k nalezení hnízd čich (Price a Banks, 2012). Jelikož pach může být významným faktorem v detekci hnízda, používají se často při manipulaci s hnízdem latexové rukavice a do hnízd se může dát peří a ptačí trus, aby se minimalizoval lidský pach (např. Anderson et al., 2016; Dahl a Ahlen, 2019; Spencer et al., 2021).

Identifikace predátorů hnízd je také potřebná k plnému pochopení hnízdní predace (Benson et al., 2010; Reidy a Thompson, 2012; Chiavacci et al., 2014). Například invazivní krysa obecná je významným hnízdním predátorem. Preduje jak vejce, tak i malé pčve, a dokonce může napadnout i inkubující ptáky (Nour et al., 1993; DeGraaf a Maier, 1996; Bayne a Hobson, 1997; Maier a DeGraaf, 2000, 2001; Donald, 2007). Obzvláště devastující je krysa obecná pro ostrovní populace ptáků. Studie, kterou provedl Banko et al. (2019) na ostrově Havaj v mezickém horském prostředí, prokázala, že snížení počtu invazivní krysy pomocí rodenticidu má pozitivní účinek na denní míru přežití hnízd a celkový hnízdní úspěch lejskovce havajského (*Chasiempis sandwichensis*). Znalost hnízdních predátorů je tedy důležitá pro management a ochranu ohrožených druhů ptáků.

Využití fotopastí a kamer s kontinuálním záznamem se rychle stalo populární metodou ke studiu hnízdní predace (O'Brien a Kinnaird, 2008; Cox et al., 2012). Tato metoda umožňuje monitorovat hnízda 24 h denně a spolehlivě identifikovat hnízdní

predátory (Weidinger, 2008; Benson et al., 2010). Díky fotopastem a kamerám je kromě identity predátora možné získat informace o čase predace a její frekvenci (Richardson et al., 2009) i o chování predátora v hnízdě (Benson et al., 2010). Přítomnost monitorovacího vybavení by neměla mít vliv na průběh hnízdění (Richardson et al., 2009), ačkoli v některých případech může dojít k opuštění hnízda během instalace. Ovšem kamery by také mohly mít negativní vliv na míru predace, neboť jejich přítomnost může odstrašovat predátory. Stále se ale jedná o metodu, jejíž použití způsobuje menší míru predace, než je tomu ve studiích, kde jsou hnízda pravidelně kontrolována (Richardson et al. 2009). Fotopasti a kamery mají své limity v ceně a velikosti vzorku (Weidinger, 2008). Další nevýhodou je možné zakrytí zorného pole vegetací. Spuštění fotopasti pohybem vegetace může rychle zaplnit paměťovou kartu nebo rychleji vybit baterii. Fotopast také může během studie selhat z neznámých důvodů (např. Probst et al., 2017; Rees et al., 2020). I přes tyto nevýhody, se jedná o velice spolehlivou a přímou metodu identifikace predátorů.

Nepřímé metody identifikace používají otisky zubů na umělých vejcích nebo jiné stopy predace zanechané v hnízdě. Ačkoli otisky zubů predátora na vejci z modelovací hlíny mohou být rozpoznatelné (např. řezáky hlodavců; Latif et al., 2012), určení hnízdního predátora nepřímou metodou je nespolehlivé (Miller a Hobbs, 2000; Williams a Wood, 2002; Thompson a Burhans, 2004). To prokázal Brown et al. (1998) za použití kamery s kontinuálním záznamem. Na videozáznamu ptáci v některých případech odstranili zbytky skořápek a těl ptáčat a vzhled predovaného hnízda pozměnili. Pokud by byl stav hnízda vyhodnocován nepřímou metodou, došlo by ke špatné identifikaci predátora, a tudíž i ke špatnému závěru.

### 3 Interakce mezi mrchožravostí a predací hnízd

#### 3.1 Vliv mrchožravosti na ostatní trofické úrovně

Dostupnost mršiny může ovlivnit distribuci mrchožroutů, jejich diverzitu a potravní návyky (DeVault et al., 2003; Newsome et al., 2015). Ačkoli konzumace mršiny nemá přímé dopady na populace konzumentů 1. řádu (býložravci) a producenty (výrobci organických látek, především zelené rostliny), málo pozornosti bylo věnováno nepřímým účinkům mrchožravosti na tyto trofické úrovně. Zvýšená aktivita konzumentů mršin v okolí může spustit změny napříč trofickými úrovněmi. Převážná část mrchožroutů se řadí mezi generalisty a své stravovací návyky může měnit v reakci na aktuální situaci (Wilson a Wolkovich, 2011). Pulzní dodání potravy v podobě mršiny by tak mohlo v její okolí zvýšit predační tlak na populace místní kořisti. V rámci managementu ochrany přírody je však jejich vliv často přehlížen.

Výskyt mršin může mít vliv na aktivitu predátorů v dané oblasti a následně může zvýšit šanci na setkání predátora s kořistí. Změnu v abundanci mrchožroutů spojenou s výskytem mršiny pozoroval například Frank et al. (2020) v Norsku. Přirozený úhyn kopytníků zde vedl k lokálně zvýšené aktivitě krkavce velkého (*Corvus corax*) a vrány šedé (*Corvus cornix*), což mělo za následek sníženou aktivitu místních hlodavců. Přítomnost mršiny by tak mohla pro některé druhy kořisti vytvářet tzv. krajinu strachu („the landscape of fear“). Stejný efekt pozoroval i Rees et al. (2020) v aridní části Austrálie, kde zvýšená početnost krkavcovitých a dravců u mršiny, způsobila poklesl frekvence výskytu drobných pěvců. Také Cortés-Avizanda et al. (2009b) v Bělověžském pralese (Polsko) zaznamenal sníženou aktivitu zajíce polního (*Lepus europaeus*) a veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) v oblastech, kde byla přítomna mršina.

Fakultativní mrchožrouti mění své stravovací návyky dle dostupných zdrojů potravy. Například v australských aridních oblastech se mršina ukázala jako vyhledávaný zdroj potravy, ke kterému se shromažďují fakultativní mrchožrouti (Read a Wilson, 2004). Aktivita většiny druhů mrchožroutů může být ovlivněna i ročním obdobím. Fakultativní mrchožrouti mohou v zimním období profitovat z nutričně bohatých mršin, které jim mohou pomoci přežít zimu a udržet jejich vysoký počet i přes toto nepříznivé období (Wikenros et al., 2013; Mateo-Tomás et al., 2015; Carricondo-Sanchez et al., 2016). Silná vrstva sněhu v zimě ale znemožňuje mnohým mrchožroutům nalezení mršiny. Obzvláště ptačím mrchožroutům, kteří se při hledání potravy spoléhají na zrak. V těchto podmínkách jsou zvýhodněni savčí mrchožrouti, kteří mohou zaznamenat pach mršiny pod sněhem a jsou tak úspěšnější v jejím nalezení. Zvýšené vyhledávání a využívání mršin jako zdroje potravy by mohlo být zapříčiněno nedostatkem primární potravy (Koike a Masaki, 2019; Inagaki et al., 2020), ale i lidskou činností a urbanizací, které zvyšují výskyt mršin a živočišných zbytků v přírodě. Toto obohacení může změnit chování predátorů v okolí a následně ovlivnit celou potravní síť (Wilmers et al., 2003a, 2003b; Wilmers a Getz, 2004; Forsyth et al., 2014).

### 3.2 Lovecké zbytky a krmné stanice

Hnízdní predace je přirozený typ mortality. Ale zvýšená početnost mrchožroutů může účinky predace umocnit. Druhy mrchožroutů patřící mezi generalisty konzumují nejrozličnější druhy potravy jako jsou lesní plody, maso či lidské odpadky. Lidská činnost může ovlivnit distribuci mrchožroutů a jejich početnost, neboť poskytuje alternativní zdroje potravy.

Studie, kterou provedl Jahren et al. (2020) v norských jehličnatých lesích, ukázala pozitivní vztah mezi abundancí lišky obecné s hustotou lidského osídlení a hustotou zanechaných zbytků vnitřností losa evropského (*Alces alces*) na místě odstřelu. Takto zanechané zbytky vnitřností zvířat během lovecké sezóny (podzim, zima) mohou posloužit jako pulzní zdroj potravy (Cagnacci et al., 2003; DeVault et al., 2003; Needham et al., 2014). Zbytky, které zanechají lovci v přírodě po odstřelu zvěře, tak mohou ovlivnit strukturu společenstva (Selva a Fortuna, 2007). Například v Pyreneích byl zaznamenán výrazný pokles populace tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) v letech, kdy rostla početnost a odlov kopytníků (Tobajas et al., 2022). Pokusné mršiny zde byly konzumovány především liškou obecnou, prasetem divokým a kunou. Zatímco nebyla zaznamenána žádná predace hnízd prasetem, lišky a kuny byly hlavními predátory hnízd tetřeva hlušce. Dodání mršin v zimě může přispět k udržení početné populace těchto druhů a tím pádem zvýšit predační tlak na populaci tetřeva hlušce. Druhy, které predovaly hnízda (liška a kuna) byly také druhy, které nejčastěji využily mršinu v zimním období (Tobajas et al., 2022).

V Austrálii zkoumal Rees et al. (2015) možný vliv rybích mršin a zbytků, které po sobě zanechávají rekreační rybáři, na ptáky hnízdící na pláži. Ačkoli se jednalo o malý a pomíjivý zdroj potravy (jeden losos na pokusnou plochu), přítomnost rybí mršiny způsobila zvýšenou hnízdní predaci. Po 72 hodinách bylo predováno 96 % umělých hnízd umístěných na experimentální ploše s mršinou, zatímco v kontrolních plochách predace dosahovala pouze 30 %. Za 80 % všech predovaných hnízd byl zodpovědný krkavec australský (*Corvus coronoides*), jehož zvýšená predační aktivita byla zaznamenána až do vzdálenosti 80 m od mršiny. Největší aktivita hnízdních predátorů byla ve vzdálenosti 0–20 m od mršiny. I malá mršina tedy může významně ovlivnit predaci hnízd.

Programy usilující o záchranu supů dodávají mršiny na tzv. krmné stanice. Tyto stanice jsou velice významné pro udržení místních populací supů a jsou klíčové pro úspěšnost jejich reintrodukce. Dostupnost takto dodaných mršin, ale nepodporuje pouze populace supů. Pomocí experimentu s umělými hnízdy bylo prokázáno, že tyto krmné stanice lákají i druhy fakultativních mrchožroutů. Ti se v nejbližším okolí stanic (v okruhu cca 500 m) shromažďovali a predovali umělá hnízda. Při výběru umístění krmných stanic je tedy důležité zohlednit i necílové druhy. Jednak druhy, které zvýšená dostupnost mršin může přilákat a posílit, a jednak druhy, na které může mít negativní dopad (Cortés-Avizanda et al., 2009a).

### 3.3 Dopravní komunikace

Dopravní komunikace rozbíjejí konektivitu krajiny a mohou přerušovat přirozené zvířecí koridory. Na většinu zvířat mají negativní dopad, ať už přímý (srážka s vozidlem, migrační bariéra) či nepřímý (např. okrajový efekt). Nejvíce viditelným dopadem je úmrtnost zvířat po srážce s vozidlem. Méně pozornosti je věnováno osudu mršiny a jejímu potenciálnímu vlivu na potravní síť, ačkoli silnice produkují značné množství mršin po celé své délce. Nejčastěji ke srážkám se zvířeti dochází v noci (Caro et al., 2000). Mršiny zvířat sražených vozidlem mohou být využity jako zdroj potravy pouze tehdy, jsou-li včas nalezeny a zkonsumovány, neboť silniční provoz mršinu rychle znehodnocuje (Marr et al., 1995; Blumstein et al., 2005; Blumstein, 2006; Lambertucci et al., 2009). Někteří mrchožrouti využívají mršiny na silnici jako snadný zdroj potravy, ačkoli i jim hrozí srážka s vozidlem (Lambertucci et al., 2009; Cook a Blumstein, 2014). Samotná poloha mršiny na vozovce ovlivňuje rychlost detekce a rychlost odstranění. Mrchožrouti rychleji detekují a odstraní mršiny nacházející se ve středu silnice než mršiny umístěné na kraji vozovky (Antworth et al., 2005).

Většina savčích mrchožroutů nevyhledává svou potravu na silnicích s hustou dopravou. Může se však podél komunikací přesouvat a prohledávat jejich okraje (Small a Hunter, 1988; Forman a Alexander, 1998; Meunier et al., 1999; Depalma a Mermoz, 2019). Silnice jsou využívány jako migrační koridory, a to především kvůli minimální vegetaci a snadnému pohybu podél nich (Shepard et al., 2013). Zatímco některé druhy predátorů se zdráhají přiblížit k silnicím, další druhy mohou využít nových zdrojů potravy, které silnice poskytují, a dokonce je upřednostňovat před svým přirozeným habitatem (Lambertucci et al., 2009). Například liška šedá (*Urocyon cinereoargenteus*) je druh všežravce, jehož výběr biotopu je, mimo jiné, ovlivněn i početností hlodavců a další malé kořisti v okolí (Chamberlain a Leopold, 2000). Při studiu konzumace experimentálních mršin podél lineárních struktur (silnice a dráty vysokého napětí) v zimním období bylo zjištěno, že liška šedá jako jediná ze všech pozorovaných druhů mrchožroutů konzumovala pouze mršiny podél silnic a pod dráty vysokého napětí. Žádný případ konzumace mršiny liškou nebyl zaznamenán v lese. Je tedy možné, že liška šedá v tomto ročním období vyhledává potravu spíše podél lineárních struktur, kde je přísun potravy v podobě mršin (Hill et al., 2018).

Savci jsou nejčastějšími predátory hnízd umístěných na zemi (Söderström et al., 1998; Colombelli-Negrel a Kleindorfer, 2009), a proto může mít výskyt mršin v otevřených biotopech vliv na predaci. Je pravděpodobné, že právě zvýšená dostupnost mršin na silnicích láká fakultativní mrchožrouty a ovlivňuje míru predace hnízd v okolí (Downing et al., 2015). Vegetační pokryv krajů silnic může mít vliv na populace hnízdících ptáků. Se zvyšující se hustotou vegetační pokrývky se snižuje viditelnost ptačího hnízda pro hnízdní predátory (Weidinger, 2002; Conover et al., 2011). Predace hnízd je vyšší v místech, kde je silný kontrast mezi vegetační strukturou (např. silnice na pomezí lesů a polí; Schneider et al., 2012). Také počet ptáků hnízdících na zemi či v nižších vegetačních patrech roste se vzdáleností od silnice (Polak et al., 2013).

Predace způsobená převážně savci by mohla vysvětlit vztah mezi vzdáleností hnízda od silnice a pravděpodobností jeho predace (Benítez-López et al., 2010). Hnízdní predace se snižuje se vzdáleností od vozovky (Depalma a Mermoz, 2019). Predátoři jsou obezřetnější na silnicích s hustší dopravou a mohou se tomuto prostředí zcela vyhýbat. Ve Španělsku bylo experimentálně zjištěno, že pravděpodobnost predace byla snížena u hnízd, která byla umístěna do vzdálenosti 25 m od silnice s hustou dopravou. Predátoři tak využívají spíše silnice s nižší hustotou dopravy. Hnízda, která byla umístěna v blízkosti silnic s nižší hustotou dopravy, měla vyšší míru predace než hnízda umístěná ve větší vzdálenosti od kraje silnice (Pescador a Peris, 2007).

### **3.4 Invazivní druhy fakultativních mrchožroutů**

Zavlečení nepůvodních predátorů může mít katastrofické následky pro populace původních druhů. Zavlečené druhy predátorů jsou často generalisté a způsobují tzv. aditivní (přidavnou) predaci (Courchamp et al., 2003). Populace invazivních fakultativních mrchožroutů mohou být díky dostupnosti mršin posíleny. Negativní vliv invazivních savčích druhů na biodiverzitu ostrovních systémů byl zaznamenán u suchozemských (Atkinson 2001; Blackburn et al. 2004) a mořských ptáků (Hartman a Eastman, 1999). Negativní dopad mohou mít i na původní druhy savců (Burbidge a Manly, 2002; Banks et al., 2008). Invazivní druhy jako je například krysa obecná jsou zvláště nebezpečné pro malé ostrovní populace ptáků. Krysy jsou generalisté a jejich zvýšená početnost může mít drtivé dopady na původní ptačí druhy (Banko et al., 2019). Například na Azorských ostrovech představují invazivní druhy savců a jimi způsobená predace hnízd největší hrozbu pro původní druhy mořských ptáků (Monteiro et al., 1996).

Mršiny klokanů v aridních oblastech Austrálie se mohou stát centry aktivity jak původních, tak invazivních druhů fakultativních mrchožroutů (Read a Wilson, 2004). Liška obecná je rozšířeným invazivním druhem v Austrálii a jí způsobená predace má dopady na populace mnohých původních druhů. V aridních oblastech, kde je hnízdní úspěšnost sama o sobě nízká, může mít aktivita lišky drastické dopady na pouštní druhy ptáků. Studie zkoumající vliv přítomnosti mršiny na predaci hnízd zjistila, že přítomnost mršiny může značně zvýšit aktivitu lišky v okolí. Přítomnost mršiny má tedy nepřímý vliv na hnízdní neúspěch (Spencer et al., 2021).

## 4 Mrchožravost ve střední Evropě

### 4.1 Vliv na predaci hnízd

Vliv mrchožravosti na predaci hnízd v podmínkách střední Evropy není moc dobře prostudován. V lesích mírného pásma se nevyskytují obligátní mrchožrouti a mršiny jsou zde celkově konzumovány méně druhy. Výskyt mršiny může významně zvýšit pravděpodobnost výskytu fakultativních mrchožroutů jako je například krkavec velký, sojka obecná (*Garrulus glandarius*) či liška obecná, čímž se může zvýšit predáční tlak vyvíjený na jejich kořist (Cortés-Avizanda et al., 2009b). V Evropě patří i vlci mezi významné fakultativní mrchožrouty. V Bělověžském pralese po sobě zanechávají vlci zbytky kořisti, ke kterým pak mají přístup i menší druhy mrchožroutů. Tím může být ovlivněna jejich místní početnost (Smietana a Klimek, 1993, Selva et al., 2003).

Populace tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) jsou v celé Evropě na ústupu (Storch, 2007; Jahren et al., 2016; Kämmerle et al., 2017). Významným faktorem je nízká reprodukční úspěšnost, zejména kvůli fragmentaci krajiny, ztrátě habitatu a zvýšené predaci. Přisun mršin a absence vrcholových predátorů v některých částech střední Evropy by mohly mít pozitivní vliv na predátory tetřeva hlušce (Kurki et al., 1998; Selas a Vik, 2006; Jahren et al., 2020). Liška obecná je významným hnízdním predátorem tetřeva hlušce a bylo prokázáno, že v zimním období jsou mršiny důležitou složkou její potravy. Mršiny lišce pomáhají udržet si vysokou početnost i přes nepříznivé podmínky, a to může mít dopad na predaci hnízd v další hnízdní sezoně (Cagnacci et al., 2003; Selva et al., 2005; Needham et al., 2014; Tobajas et al., 2022).

### 4.2 Mrchožravost a africký mor prasat

Střední Evropa je oblast, kde se nachází několik ohnisek afrického moru prasat (dále jen „AMP“). Toto zavlečené onemocnění se šíří napříč Evropou a postihuje divoká i domácí prasata. Některá divoká prasata se k nakaženým mršinám přibližují a může dojít i k přímému kontaktu zvířete s mršinou. To prokázala studie v Německu, kterou provedl Probst et al. (2017). Ačkoli se prasata nepřibližovala k čerstvým mršinám, fotopasti zaznamenali divoká prasata, jak ke starším mršinám (po 15 dnech od umístění) čichají, strkají do nich, rypákem ryjí pod zbytky mršiny, či žvýkají kosti zbylé po rozložení mršiny. Kanibalismus na mršinách byl pozorován v České republice (Cukor et al., 2020). K přímému kontaktu s mršinou došlo v 81 % všech zaznamenaných návštěv prasetem divokým a kanibalismus byl zaznamenán v 9,8 %. K prvnímu případu konzumace mršiny došlo po 35 dnech od jejího umístění. Jelikož AMP přetrvává v tkáních mrtvých zvířat po několik měsíců (Gavier-Widen et al., 2015), je nutný management počtu divokých prasat a odstranění mršin nemocných zvířat, aby se zabránilo potencionálnímu dalšímu šíření tohoto onemocnění.



## Závěr

Mrchožrouti zajišťují důležité ekosystémové služby a jejich úloha v ekosystému je nepostradatelná. Ačkoli mrchožravost nemá přímé dopady na populaci druhu, ke kterému mršina náleží, máme stále málo poznatků o nepřímých vlivech na ostatní druhy živočichů. Mrchožravost a predace jsou často vnímány jako dvě na sobě nezávislé potravní strategie. Toto černobílé nahlížení je však nesprávné. Řada predátorů patří mezi fakultativní mrchožrouty a jejich zdroj potravy se může měnit v reakci na aktuální podmínky.

Mršina může ovlivnit abundanci a aktivitu predátorů. Pulzní dodání mršin do prostředí, ať už přirozené či v důsledku lidské činnosti, může mít následky pro celý ekosystém. I přes to je mrchožravost a její potenciální vliv na dynamiku společenstva často opomíjena. Teprve v posledních letech se začaly objevovat práce, které zkoumají možnou spojitost mezi mrchožravostí a predací. Díky technologickému vývoji je nyní možné sledovat celý proces rozkladu mršiny a identifikovat všechny živočichy, kteří mršinu konzumují. Tím lze zjistit i více o složení potravy mnohých predátorů a zjistit tak více o vztahu mezi mrchožravostí a predací. Byl prokázán významný vliv přítomnosti mršiny na aktivitu a abundanci predátorů v okolí. Z přítomnosti mršiny tak mohou mít prospěch i fakultativní mrchožrouti. Ti poté vyvíjejí zvýšený predační tlak na svou kořist, čímž mohou ovlivnit dynamiku místního společenstva. Tento poznatek by měl být brán v úvahu při managementu stavu predátorů, zejména invazivních druhů, pro které se může mršina stát významným zdrojem potravy v nepříznivých podmínkách.

Vztah mezi mrchožravostí a predací se začal pozorněji zkoumat teprve v posledních dvou dekadách. Jedná se tedy stále o nové téma, kterému se zatím nevěnuje moc pozornosti. Převážná část studií zatím pochází z tropických a subtropických oblastí či ostrovů. Málo se toho ví o situaci v mírném pásmu. Studie, které se zabývají vlivem přítomnosti mršiny na predaci ptačích hnízd, zkoumají pouze zdali má mršina nepřímý vliv na zvýšenou predaci hnízd. Vzdálenost, do které je zvýšená aktivita predátorů zaznamenána, již nebývá hlavním předmětem studia. Bylo by vhodné, aby se budoucí studie této problematiky zaměřily na tento faktor. Studie zkoumající predaci hnízd používají převážně umělá hnízda. Použití umělých hnízd zajišťuje velký vzorek a umožňuje úplnou kontrolu nad umístěním hnízda. Nesmí se ale zapomínat, že umělá hnízda mohou míru predace zkreslovat. Je proto potřeba, aby studium vlivu tohoto fenoménu bylo rozšířeno i na přirozená hnízda.

## Literatura

- Amoros, M., Gil-Sanchez, J.M., Lopez-Pastor, B.D., Moleon, M., 2020. Hyaenas and lions: how the largest African carnivores interact at carcasses. *Oikos* 129, 1820–1832.
- Anderson, C.J., Hostetler, M.E., Sieving, K.E., Johnson, S.A., 2016. Predation of artificial nests by introduced rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Florida, USA. *Biological Invasions* 18, 2783–2789.
- Antworth, R.L., Pike, D.A., Stevens, E.E., 2005. Hit and run: Effects of scavenging on estimates of roadkilled vertebrates. *Southeastern Naturalist* 4, 647–656.
- Atkinson, I.A.E., 2001. Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* 99, 81–96.
- Banko, P.C., Jaenecke, K.A., Peck, R.W., Brinck, K.W., 2019. Increased nesting success of Hawaii Elepaio in response to the removal of invasive black rats. *Condor* 121, 1–12.
- Banks, P.B., Nordstrom, M., Ahola, M., Salo, P., Fey, K., Korpimaki, E., 2008. Impacts of alien mink predation on island vertebrate communities of the Baltic Sea Archipelago: review of a long-term experimental study. *Boreal Environment Research* 13, 3–16.
- Bassi, E., Facoetti, R., Ferloni, M., Pastorino, A., Bianchi, A., Fedrizzi, G., Bertoletti, I., Andreotti, A., 2021. Lead contamination in tissues of large avian scavengers in south-central Europe. *Science of the Total Environment* 778, 146130.
- Bayne, E.M., Hobson, K.A., 1997. Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on predation of artificial nests. *Conservation Biology* 11, 1418–1429.
- Beasley, J.C., Olson, Z.H., DeVault, T.L., 2012. Carrion cycling in food webs: comparisons among terrestrial and marine ecosystems. *Oikos* 121, 1021–1026.
- Benitez-Lopez, A., Alkemade, R., Verweij, P.A., 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 143, 1307–1316.
- Benson, T.J., Brown, J.D., Bednarz, J.C., 2010. Identifying predators clarifies predictors of nest success in a temperate passerine. *Journal of Animal Ecology* 79, 225–234.
- Bergin, T.M., Best, L.B., Freemark, K.E., Koehler, K.J., 2000. Effects of landscape structure on nest predation in roadsides of a midwestern agroecosystem: a multiscale analysis. *Landscape Ecology* 15, 131–143.
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Duncan, R.P., Evans, K.L., Gaston, K.J., 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305, 1955–1958.
- Blumstein, D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P.A., Garity, S.C., 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42, 943–953.

- Blumstein, D.T., Rangchi, T.N., Briggs, T., De Andrade, F.S., Natterson-Horowitz, B., 2017. A Systematic Review of Carrion Eaters' Adaptations to Avoid Sickness. *Journal of Wildlife Diseases* 53, 577–581.
- Brown, K.P., Moller, H., Innes, J., Jansen, P., 1998. Identifying predators at nests of small birds in a New Zealand forest. *Ibis* 140, 274–279.
- Buechley, E.R., Sekercioglu, C.H., 2016. The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation* 198, 220–228.
- Burbidge, A.A., Manly, B.F.J., 2002. Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *Journal of Biogeography* 29, 465–473.
- Burke, D.M., Eliliott, K., Moore, L., Dunford, W., Nol, E., Phillips, J., Holmes, S., Freemark, K., 2004. Patterns of nest predation on artificial and natural nests in forests. *Conservation Biology* 18, 381–388.
- Butler-Valverde, M.J., DeVault, T.L., Rhodes, O.E., Beasley, J.C., 2022. Carcass appearance does not influence scavenger avoidance of carnivore carrion. *Scientific Reports* 12, 18842.
- Cagnacci, F., Lovari, S., Meriggi, A., 2003. Carrion dependence and food habits of the red fox in an Alpine area. *Italian Journal of Zoology* 70, 31–38.
- Caro, T.M., Shargel, J.A., Stoner, C.J., 2000. Frequency of medium-sized mammal road kills in an agricultural landscape in California. *American Midland Naturalist* 144, 362–369.
- Carricondo-Sanchez, D., Samelius, G., Odden, M., Willebrand, T., 2016. Spatial and temporal variation in the distribution and abundance of red foxes in the tundra and taiga of northern Sweden. *European Journal of Wildlife Research* 62, 211–218.
- Carvalho, F., Mira, A., 2011. Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in Mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research* 57, 157–174.
- Chamberlain, M.J., Leopold, B.D., 2000. Spatial use patterns, seasonal habitat selection, and interactions among adult gray foxes in Mississippi. *Journal of Wildlife Management* 64, 742–751.
- Chiavacci, S.J., Bader, T.J., Bednarz, J.C., 2014. Preferred Nest Site Characteristics Reduce Predator-Specific Predation Risk in a Canopy-Nesting Raptor. *Journal of Wildlife Management* 78, 1022–1032.
- Clevenger, A.P., Chruszc, B., Gunson, K.E., 2003. Spatial patterns and factors influencing small vertebrate fauna road-kill aggregations. *Biological Conservation* 109, 15–26.
- Collinson, W.J., Parker, D.M., Bernard, R.T.F., Reilly, B.K., Davies-Mostert, H.T., 2014. Wildlife road traffic accidents: a standardized protocol for counting flattened fauna. *Ecology and Evolution* 4, 3060–3071.

- Colombelli-Negrel, D., Kleindorfer, S., 2009. Nest height, nest concealment, and predator type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological Research* 24, 921–928.
- Conover, R.R., Dinsmore, S.J., Burger, L.W., 2011. Effects of conservation practices on bird nest density and survival in intensive agriculture. *Agriculture Ecosystems & Environment* 141, 126–132.
- Cook, T.C., Blumstein, D.T., 2013. The omnivore's dilemma: Diet explains variation in vulnerability to vehicle collision mortality. *Biological Conservation* 167, 310–315.
- Cortes-Avizanda, A., Carrete, M., Serrano, D., Donazar, J.A., 2009a. Carcasses increase the probability of predation of ground-nesting birds: a caveat regarding the conservation value of vulture restaurants. *Animal Conservation* 12, 85–88.
- Cortes-Avizanda, A., Selva, N., Carrete, M., Donazar, J.A., 2009b. Effects of carrion resources on herbivore spatial distribution are mediated by facultative scavengers. *Basic and Applied Ecology* 10, 265–272.
- Courchamp, F., Chapuis, J.L., Pascal, M., 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78, 347–383.
- Cox, W.A., Pruett, M.S., Benson, T.J., Chiavacci, S.J., Thompson, F.R., 2012. Development of Camera Technology for Monitoring Nests. *Video Surveillance of Nesting Birds*, 185–198.
- Cukor, J., Linda, R., Vaclavek, P., Mahlerova, K., Satran, P., Havranek, F., 2020. Confirmed cannibalism in wild boar and its possible role in African swine fever transmission. *Transboundary and Emerging Diseases* 67, 1068–1073.
- Cunningham, C.X., Johnson, C.N., Barmuta, L.A., Hollings, T., Woehler, E.J., Jones, M.E., 2018. Top carnivore decline has cascading effects on scavengers and carrion persistence. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 285, 20181582.
- Cuthbert, R., Taggart, M.A., Prakash, V., Saini, M., Swarup, D., Upreti, S., Mateo, R., Chakraborty, S.S., Deori, P., Green, R.E., 2011. Effectiveness of Action in India to Reduce Exposure of Gyps Vultures to the Toxic Veterinary Drug Diclofenac. *Plos One* 6, e19069.
- Dahl, F., Ahlen, P.A., 2019. Nest predation by raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in the archipelago of northern Sweden. *Biological Invasions* 21, 743–755.
- DeGraaf, R.M., Maier, T.J., 1996. Effect of egg size on predation by white-footed mice. *Wilson Bulletin* 108, 535–539.
- Delgado, J.D., Humia, J.D., Pereiras, A.R., Rosal, A., Palenzuela, M.D., Morelli, F., Hernandez, N.L.A., Sanchez, J.R., 2019. The spatial distribution of animal casualties within a road corridor: Implications for roadkill monitoring in the southern Iberian rangelands. *Transportation Research Part D-Transport and Environment* 67, 119–130.

- Depalma, D.M., Mermoz, M.E., 2019. Ground nesting birds in roadside borders of the Argentine Pampas: habitat use and predation risk of artificial nests. *Revista Brasileira De Ornitologia* 27, 261–274.
- DeVault, T.L., Rhodes, O.E., 2002. Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. *Acta Theriologica* 47, 185–192.
- DeVault, T.L., Rhodes, O.E., Shivik, J.A., 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102, 225–234.
- Donald, P.F., 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis* 149, 671–692.
- Downing, R.J., Rytwinski, T., Fahrig, L., 2015. Positive effects of roads on small mammals: a test of the predation release hypothesis. *Ecological Research* 30, 651–662.
- Enari, H., Enari, H.S., 2021. Not avian but mammalian scavengers efficiently consume carcasses under heavy snowfall conditions: a case from northern Japan. *Mammalian Biology* 101, 419–428.
- Forman, R.T.T., Alexander, L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 207–231.
- Forsyth, D.M., Caley, P., 2006. Testing the irruptive paradigm of large-herbivore dynamics. *Ecology* 87, 297–303.
- Forsyth, D.M., Woodford, L., Moloney, P.D., Hampton, J.O., Woolnough, A.P., Tucker, M., 2014. How Does a Carnivore Guild Utilise a Substantial but Unpredictable Anthropogenic Food Source? Scavenging on Hunter-Shot Ungulate Carcasses by Wild Dogs/Dingoes, Red Foxes and Feral Cats in South-Eastern Australia Revealed by Camera Traps. *Plos One* 9, e97937.
- Frank, S.C., Blaaid, R., Mayer, M., Zedrosser, A., Steyaert, S., 2020. Fear the reaper: ungulate carcasses may generate an ephemeral landscape of fear for rodents. *Royal Society Open Science* 7, 191644.
- Garcia, J.D.D., Arevalo, J.R., Fernandez-Palacios, J.M., 2005. Patterns of artificial avian nest predation by introduced rats in a fragmented laurel forest (Tenerife, Canary Islands). *Journal of Natural History* 39, 2661–2669.
- Green, R.E., Newton, I., Shultz, S., Cunningham, A.A., Gilbert, M., Pain, D.J., Prakash, V., 2004. Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology* 41, 793–800.
- Gu X, Haelewaters D, Krawczynski R, Vanpoucke S, Wagner H-G, Wiegleb G., 2014. Carcass ecology—more than just beetles. *Entomologische Berichten* 74, 68–74.
- Guinard, E., Julliard, R., Barbraud, C., 2012. Motorways and bird traffic casualties: Carcasses surveys and scavenging bias. *Biological Conservation* 147, 40–51.

- Haas, C.A., 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach. *Auk* 115, 929–936.
- Hartley, M.J., Hunter, M.L., 1998. A meta-analysis of forest cover, edge effects, and artificial nest predation rates. *Conservation Biology* 12, 465–469.
- Hartman, L.H., Eastman, D.S., 1999. Distribution of introduced raccoons *Procyon lotor* on the Queen Charlotte Islands: implications for burrow-nesting seabirds. *Biological Conservation* 88, 1–13.
- Haskell, D.G., 1995. Forest fragmentation and nest predation: Are experiments with Japanese quail eggs misleading? *Auk* 112, 767–770.
- Hausmann, F., Catterall, C.P., Piper, S.D., 2005. Effects of edge habitat and nest characteristics on depredation of artificial nests in fragmented Australian tropical rainforest. *Biodiversity and Conservation* 14, 2331–2345.
- Hill, J.E., DeVault, T.L., Beasley, J.C., Rhodes, O.E., Belant, J.L., 2018. Roads do not increase carrion use by a vertebrate scavenging community. *Scientific Reports* 8, 16331.
- Inagaki, A., Allen, M.L., Maruyama, T., Yamazaki, K., Tochigi, K., Naganuma, T., Koike, S., 2020. Vertebrate scavenger guild composition and utilization of carrion in an East Asian temperate forest. *Ecology and Evolution* 10, 1223–1232.
- Inagaki, A., Allen, M.L., Maruyama, T., Yamazaki, K., Tochigi, K., Naganuma, T., Koike, S., 2022. Carcass detection and consumption by facultative scavengers in forest ecosystem highlights the value of their ecosystem services. *Scientific Reports* 12, 16451.
- Inger, R., Cox, D.T.C., Per, E., Norton, B.A., Gaston, K.J., 2016. Ecological role of vertebrate scavengers in urban ecosystems in the UK. *Ecology and Evolution* 6, 7015–7023.
- Jahren, T., Odden, M., Linnell, J.D.C., Panzacchi, M., 2020. The impact of human land use and landscape productivity on population dynamics of red fox in southeastern Norway. *Mammal Research* 65, 503–516.
- Jahren, T., Storaas, T., Willebrand, T., Moa, P.F., Hagen, B.R., 2016. Declining reproductive output in capercaillie and black grouse-16 countries and 80 years. *Animal Biology* 66, 363–400.
- Kammerle, J.L., Coppes, J., Ciuti, S., Suchant, R., Storch, I., 2017. Range loss of a threatened grouse species is related to the relative abundance of a mesopredator. *Ecosphere* 8, e01934.
- Kane, A., Healy, K., Guillaume, T., Ruxton, G.D., Jackson, A.L., 2017. A recipe for scavenging in vertebrates - the natural history of a behaviour. *Ecography* 40, 324–334.
- Koike, S., Masaki, T., 2019. Characteristics of fruits consumed by mammalian frugivores in Japanese temperate forest. *Ecological Research* 34, 246–254.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P., Linden, H., 1998. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* 67, 874–886.

- Lahti, D.C., 2001. The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99, 365–374.
- Lambertucci, S.A., Speziale, K.L., Rogers, T.E., Morales, J.M., 2009. How do roads affect the habitat use of an assemblage of scavenging raptors? *Biodiversity and Conservation* 18, 2063–2074.
- Latif, Q.S., Heath, S.K., Rotenberry, J.T., 2012. How avian nest site selection responds to predation risk: testing an adaptive peak hypothesis'. *Journal of Animal Ecology* 81, 127–138.
- Leimgruber, P., McShea, W.J., Rappole, J.H., 1994. Predation on artificial nests in large forest blocks. *Journal of Wildlife Management* 58, 254–260.
- Loss, S.R., Will, T., Marra, P.P., 2014. Estimation of bird-vehicle collision mortality on US roads. *Journal of Wildlife Management* 78, 763–771.
- Maier, T.J., DeGraaf, R.M., 2000. Predation on Japanese Quail vs. House Sparrow eggs in artificial nests: Small eggs reveal small predators. *Condor* 102, 325–332.
- Major, R.E., Kendal, C.E., 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. *Ibis* 138, 298–307.
- Markandya, A., Taylor, T., Longo, A., Murty, M.N., Murty, S., Dhavala, K., 2008. Counting the cost of vulture decline – An appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological Economics* 67, 194–204.
- Marr, N.V., Edge, W.D., Anthony, R.G., Valburg, R., 1995. Sheep carcass availability and use by bald eagles. *Wilson Bulletin* 107, 251–257.
- Martin, T.E., 1988. Habitat and area effects in forest bird assemblages – Is nest predation an influence. *Ecology* 69, 74–84.
- Martin, T.E., 1992. Breeding productivity considerations – what are the appropriate habitat features for management. *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*, 455–473.
- Mateo-Tomas, P., Olea, P.P., Moleon, M., Vicente, J., Botella, F., Selva, N., Vinuela, J., Sanchez-Zapata, J.A., 2015. From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting. *Diversity and Distributions* 21, 913–924.
- McColl, K.A., Morrissy, C.J., Collins, B.J., Westbury, H.A., 2002. Persistence of rabbit haemorrhagic disease virus in decomposing rabbit carcasses. *Australian Veterinary Journal* 80, 298–299.
- McGregor, R.L., Bender, D.J., Fahrig, L., 2008. Do small mammals avoid roads because of the traffic? *Journal of Applied Ecology* 45, 117–123.
- Meunier, F.D., Verheyden, C., Jouventin, P., 1999. Bird communities of highway verges: Influence of adjacent habitat and roadside management. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 20, 1–13.

- Miller, J.R., Hobbs, N.T., 2000. Recreational trails, human activity, and nest predation in lowland riparian areas. *Landscape and Urban Planning* 50, 227–236.
- Moleon, M., Martinez-Carrasco, C., Muellerklein, O.C., Getz, W.M., Munoz-Lozano, C., Sanchez-Zapata, J.A., 2017. Carnivore carcasses are avoided by carnivores. *Journal of Animal Ecology* 86, 1179–1191.
- Moleon, M., Sanchez-Zapata, J.A., Margalida, A., Carrete, M., Owen-Smith, N., Donazar, J.A., 2014a. Humans and Scavengers: The Evolution of Interactions and Ecosystem Services. *Bioscience* 64, 394–403.
- Moleon, M., Sanchez-Zapata, J.A., Sebastian-Gonzalez, E., Owen-Smith, N., 2015. Carcass size shapes the structure and functioning of an African scavenging assemblage. *Oikos* 124, 1391–1403.
- Moleon, M., Sanchez-Zapata, J.A., Selva, N., Donazar, J.A., Owen-Smith, N., 2014b. Inter-specific interactions linking predation and scavenging in terrestrial vertebrate assemblages. *Biological Reviews* 89, 1042–1054.
- Monteiro, L.R., Ramos, J.A., Furness, R.W., 1996. Past and present status and conservation of the seabirds breeding in the Azores Archipelago. *Biological Conservation* 78, 319–328.
- Moore, R.P., Robinson, W.D., 2004. Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology* 85, 1562–1567.
- Morales-Reyes, Z., Sanchez-Zapata, J.A., Sebastian-Gonzalez, E., Botella, F., Carrete, M., Moleon, M., 2017. Scavenging efficiency and red fox abundance in Mediterranean mountains with and without vultures. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 79, 81–88.
- Needham, R., Odden, M., Lundstadsveen, S.K., Wegge, P., 2014. Seasonal diets of red foxes in a boreal forest with a dense population of moose: the importance of winter scavenging. *Acta Theriologica* 59, 391–398.
- Newmark, W.D., Stanley, T.R., 2011. Habitat fragmentation reduces nest survival in an Afrotropical bird community in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 11488–11493.
- Newsome, T.M., Dellinger, J.A., Pavey, C.R., Ripple, W.J., Shores, C.R., Wirsing, A.J., Dickman, C.R., 2015. The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1–11.
- Noske, R.A., Fischer, S., Brook, B.W., 2008. Artificial nest predation rates vary among habitats in the Australian monsoon tropics. *Ecological Research* 23, 519–527.
- Nour, N., Matthysen, E., Dhondt, A.A., 1993. Artificial nest predation and habitat fragmentation – different trends in bird and mammal predators. *Ecography* 16, 111–116.
- O'Brien, T.G., Kinnaird, M.F., 2008. A picture is worth a thousand words: the application of camera trapping to the study of birds. *Bird Conservation International* 18, S144–S162.



- Oaks, J.L., Gilbert, M., Virani, M.Z., Watson, R.T., Meteyer, C.U., Rideout, B.A., Shivaprasad, H.L., Ahmed, S., Chaudhry, M.J.I., Arshad, M., Mahmood, S., Ali, A., Khan, A.A., 2004. Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature* 427, 630–633.
- Oliva-Vidal, P., Sebastian-Gonzalez, E., Margalida, A., 2022. Scavenging in changing environments: woody encroachment shapes rural scavenger assemblages in Europe. *Oikos* 2022, e09310.
- Olson, Z.H., Beasley, J.C., DeVault, T.L., Rhodes, O.E., 2012. Scavenger community response to the removal of a dominant scavenger. *Oikos* 121, 77–84.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M.S., Martinez-Abrain, A., 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters* 16, 1501–1514.
- Pelech, S.A., Smith, J.N.M., Boutin, S., 2010. A predator's perspective of nest predation: predation by red squirrels is learned, not incidental. *Oikos* 119, 841–851.
- Pereira, L.M., Owen-Smith, N., Moleon, M., 2014. Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: seasonal, regional and intra-guild comparisons. *Mammal Review* 44, 44–55.
- Pescador, M., Peris, S., 2007. Influence of roads on bird nest predation: An experimental study in the Iberian Peninsula. *Landscape and Urban Planning* 82, 66–71.
- Polak, M., Wiacek, J., Kucharczyk, M., Orzechowski, R., 2013. The effect of road traffic on a breeding community of woodland birds. *European Journal of Forest Research* 132, 931–941.
- Price, C.J., Banks, P.B., 2012. Exploiting olfactory learning in alien rats to protect birds' eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 19304–19309.
- Probst, C., Globig, A., Knoll, B., Conraths, F.J., Depner, K., 2017. Behaviour of free ranging wild boar towards their dead fellows: potential implications for the transmission of African swine fever. *Royal Society Open Science* 4, 170054.
- Rangen, S.A., Clark, R.G., Hobson, K.A., 2000. Visual and olfactory attributes of artificial nests. *Auk* 117, 136–146.
- Ratton, P., Secco, H., da Rosa, C.A., 2014. Carcass permanency time and its implications to the roadkill data. *European Journal of Wildlife Research* 60, 543–546.
- Read, J.L., Wilson, D., 2004. Scavengers and detritivores of kangaroo harvest offcuts in arid Australia. *Wildlife Research* 31, 51–56.
- Rees, J.D., Crowther, M.S., Kingsford, R.T., Letnic, M., 2020. Direct and indirect effects of carrion subsidies in an arid rangeland: Carrion has positive effects on facultative scavengers and negative effects on a small songbird. *Journal of Arid Environments* 179, 104174.

- Rees, J.D., Webb, J.K., Crowther, M.S., Letnic, M., 2015. Carrion subsidies provided by fishermen increase predation of beach-nesting bird nests by facultative scavengers. *Animal Conservation* 18, 44–49.
- Reidy, J.L., Thompson, F.R., 2012. Predatory Identity Can Explain Nest Predation Patterns. *Video Surveillance of Nesting Birds*, 135–148.
- Richardson, T.W., Gardali, T., Jenkins, S.H., 2009. Review and Meta-Analysis of Camera Effects on Avian Nest Success. *Journal of Wildlife Management* 73, 287–293.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., Faaborg, J., 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267, 1987–1990.
- Roper, J.J., 1992. Nest predation experiments with quail eggs –Too much to swallow. *Oikos* 65, 528–530.
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D., Meek, P., 2013. "Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy* 24, 148–156.
- Ruxton, G.D., Houston, D.C., 2004. Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology* 228, 431–436.
- Santos, S.M., Carvalho, F., Mira, A., 2011. How Long Do the Dead Survive on the Road? Carcass Persistence Probability and Implications for Road-Kill Monitoring Surveys. *Plos One* 6, e25383.
- Schmidt, K.A., 2004. Incidental predation, enemy-free space and the coexistence of incidental prey. *Oikos* 106, 335–343.
- Schneider, N.A., Low, M., Arlt, D., Part, T., 2012. Contrast in Edge Vegetation Structure Modifies the Predation Risk of Natural Ground Nests in an Agricultural Landscape. *Plos One* 7, e31517.
- Selas, V., Vik, J.O., 2006. Possible impact of snow depth and ungulate carcasses on red fox (*Vulpes vulpes*) populations in Norway, 1897-1976. *Journal of Zoology* 269, 299–308.
- Selva, N., Fortuna, M.A., 2007. The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1101–1108.
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Wajrak, A., 2003. Scavenging on European bison carcasses in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland). *Ecoscience* 10, 303–311.
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., Wajrak, A., 2005. Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology* 83, 1590–1601.
- Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Rees, W.G., Grundy, E., Lambertucci, S.A., Vosper, S.B., 2013. Energy Landscapes Shape Animal Movement Ecology. *American Naturalist* 182, 298–312.

- Sieving, K.E., Willson, M.F., 1998. Nest predation and avian species diversity in northwestern forest understory. *Ecology* 79, 2391–2402.
- Small, M.F., Hunter, M.L., 1988. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia* 76, 62–64.
- Smietana, W., Klimek, A., 1993. Diet of wolves in the Bieszczady Mountain, Poland. *Acta Theriologica* 38, 245–251.
- Soderstrom, B., Part, T., Ryden, J., 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia* 117, 108–118.
- Sonerud, G.A., Fjeld, P.E., 1987. Long-term memory in egg predators – an experiment with a hooded crow. *Ornis Scandinavica* 18, 323–325.
- Spencer, E.E., Dickman, C.R., Greenville, A., Crowther, M.S., Kutt, A., Newsome, T.M., 2021. Carcasses attract invasive species and increase artificial nest predation in a desert environment. *Global Ecology and Conservation* 27, e01588.
- Storch, I., 2007. Conservation status of grouse worldwide: an update. *Wildlife Biology* 13, 5–12.
- Sugiura, S., Tanaka, R., Taki, H., Kanzaki, N., 2013. Differential responses of scavenging arthropods and vertebrates to forest loss maintain ecosystem function in a heterogeneous landscape. *Biological Conservation* 159, 206–213.
- Teixeira, F.Z., Coelho, A.V.P., Esperandio, I.B., Kindel, A., 2013. Vertebrate road mortality estimates: Effects of sampling methods and carcass removal. *Biological Conservation* 157, 317–323.
- Thompson, F.R., Burhans, D.E., 2004. Differences in predators of artificial and real songbird nests: Evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology* 18, 373–380.
- Tobajas, J., Descalzo, E., Ferreras, P., Mateo, R., Margalida, A., 2021. Effects on carrion consumption in a mammalian scavenger community when dominant species are excluded. *Mammalian Biology* 101, 851–859.
- Tobajas, J., Oliva-Vidal, P., Pique, J., Afonso-Jordana, I., Garcia-Ferre, D., Moreno-Opo, R., Margalida, A., 2022. Scavenging patterns of generalist predators in forested areas: The potential implications of increase in carrion availability on a threatened capercaillie population. *Animal Conservation* 25, 259–272.
- Turner, K.L., Abernethy, E.F., Conner, L.M., Olin, E., Beasley, J.C., 2017. Abiotic and biotic factors modulate carrion fate and vertebrate scavenging communities. *Ecology* 98, 2413–2424.
- Vidal, D., Anza, I., Taggart, M.A., Perez-Ramrez, E., Crespo, E., Hofle, U., Mateo, R., 2013. Environmental Factors Influencing the Prevalence of a *Clostridium botulinum* Type C/D Mosaic Strain in Nonpermanent Mediterranean Wetlands. *Applied and Environmental Microbiology* 79, 4264–4271.

- Waggershauser, C.N., Ruffino, L., Kortland, K., Lambin, X., 2021. Lethal interactions among forest-grouse predators are numerous, motivated by hunger and carcasses, and their impacts determined by the demographic value of the victims. *Ecology and Evolution* 11, 7164–7186.
- Warner, R.E., 1994. Agricultural land-use and grassland habitat in Illinois - future-shock for midwestern birds. *Conservation Biology* 8, 147–156.
- Weidinger, K., 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71, 424–437.
- Weidinger, K., 2008. Identification of nest predators: a sampling perspective. *Journal of Avian Biology* 39, 640–646.
- White, P.J., Bruggeman, J.E., Garrott, R.A., 2007. Irruptive population dynamics in yellowstone pronghorn. *Ecological Applications* 17, 1598–1606.
- Wikenros, C., Sand, H., Ahlqvist, P., Liberg, O., 2013. Biomass Flow and Scavengers Use of Carcasses after Re-Colonization of an Apex Predator. *Plos One* 8, e77373.
- Willebrand, T., Marcstrom, V., 1988. On the danger of using dummy nests to study predation. *Auk* 105, 378–379.
- Williams, G.E., Wood, P.B., 2002. Are traditional methods of determining nest predators and nest fates reliable? An experiment with wood thrushes (*Hylocichla mustelina*) using miniature video cameras. *Auk* 119, 1126–1132.
- Wilmers, C.C., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Murphy, K.M., Getz, W.M., 2003a. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72, 909–916.
- Wilmers, C.C., Getz, W.M., 2005. Gray wolves as climate change buffers in Yellowstone. *Plos Biology* 3, 571–576.
- Wilmers, C.C., Stahler, D.R., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Getz, W.M., 2003b. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters* 6, 996–1003.
- Wilson, E.E., Wolkovich, E.M., 2011. Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 129–135.
- Wilson, G.R., Brittingham, M.C., Goodrich, L.J., 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* 100, 357–364.
- Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Legge, S.M., Garnett, S.T., Lawes, M.J., Comer, S., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Paton, D., Palmer, R., Woolley, L.A., 2017. How many birds are killed by cats in Australia? *Biological Conservation* 214, 76–87.
- Yahner, R.H., Mahan, C.G., 1997. Effects of logging roads on depredation of artificial ground nests in a forested landscape. *Wildlife Society Bulletin* 25, 158–162.

Young, A., Marquez-Grant, N., Stillman, R., Smith, M.J., Korstjens, A.H., 2015. An Investigation of Red Fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian Badger (*Meles meles*) Scavenging, Scattering, and Removal of Deer Remains: Forensic Implications and Applications. *Journal of Forensic Sciences* 60, S39–S55.

Zanette, L., 2002. What do artificial nests tells us about nest predation? *Biological Conservation* 103, 323–329.