

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Adaptace kosa černého na urbanizované prostředí

Bakalářská práce

Autor: **Karel Gern**

T12480 – Tělesná výchova - Biologie
prezenční studium

Vedoucí práce: prof. **RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.**

Konzultant: **Mgr. Josef Heryán**

Olomouc 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením prof. RNDr. Tomáše Grima, Ph.D. a veškeré použité zdroje jsem uvedl v seznamu literatury.

V Olomouci dne

Podpis autora:

Poděkování :

Rád bych v první řadě poděkoval vedoucímu mé práce prof. RNDr. Tomáši Grimovi, Ph.D. za mnoho cenných rad, doporučení a literatury. Dále také chci poděkovat konzultantovi Mgr. Josefu Heryánovi za čas věnovaný konzultacím, a pomoc při zpracování a úpravě této práce.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení autora: Karel Gern

Název práce: Adaptace kosa černého na urbanizované prostředí

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: prof. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2015

Abstrakt

Jedním z ústředních témat současné behaviorální ekologie jsou změny v chování populací různých druhů v důsledku přežívání v neustále se rozpínajícím městském prostředí. Urbanizace je proces, při kterém dochází k osidlování a přestavbě krajiny a životního prostředí člověkem v obytné nebo tovární zástavby. V takto pozměněném prostředí jsou schopny přežít jen některé druhy. Vzhledem k tomu, že kos černý (*Turdus merula*) se během zhruba 200 let stal v evropském urbánním prostředí jedním z nejběžnějších ptáků, je velmi vhodným modelovým druhem pro studium adaptací spojených s urbanizací. Dokonce i v introdukovaných populacích (např. Nový Zéland) patří k nejběžnějším městským ptákům. Ve své bakalářské práci shrnuji formou literární rešerše základní adaptace kosa černého, které mohly vést k tak úspěšnému přežívání tohoto druhu ve městech. Tlak městského prostředí je natolik silný, že během poměrně krátkého období došlo k odlišení městských a ne-městských populací kosa černého v mnoha aspektech. Kos si vyvinul nové životní strategie, přizpůsobil se životu v zastavěných oblastech a s tím spjatými problémy s hnízděním, silnému ruchu, který se v tomto prostředí vyskytuje, stresu, tlaku jiného společenstva predátorů, dostupností a nižší kvalitou potravních zdrojů nebo odlišnému mikroklimatu. V současnosti má kos černý díky novým adaptacím ve městech natolik vhodné prostředí, že oproti původním ne-městským populacím má větší reprodukční úspěch, populační hustotu a z původně migrujícího druhu se stal druhem částečně migrujícím. Prohlubující se rozdíly mezi městskými a ne-městskými populacemi kosů mohou vést až ke genetické izolaci obou typů populací. Pro studium rozdílů mezi populacemi je důležité sledovat i sousední ne-městské populace.

Klíčová slova: adaptace, kos černý, městská populace, *Turdus merula*, urbanizace

Počet stran: 37

Počet příloh: 0

Jazyk: český

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

Autor's first name and surname: Karel Gern

Title: Adaptations of the common blackbird to urban environment

Type of thesis: Bachelor thesis

Department: Department of zoology

Supervisor: prof. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

The year of presentation: 2015

Abstract

One major topic in contemporary behavioral ecology examines how species' behavior changes as their landscapes become urbanized. The process of urbanization begins with human colonization of pristine habitats and proceeds as that landscape is converted by humans, such that residential houses and factories are predominant features. Only some species have adapted to these altered environments, while most other species have been unable to cope with these radical changes to speciose environments. The blackbird (*Turdus merula*) has become one of the most common birds in urban environments during the past 200 years; therefore, it is a suitable model for the study of adaptations associated with urbanization. I will summarize basic adaptations of the blackbird in my bachelor thesis which is written as literal research. The pressure of urban environments is so strong that during a relatively short period urban and rural populations differ in many aspects of their life history. To survive in urban areas, blackbirds have had to cope with a range of novel challenges, including the problems of nesting, different predators, availability and quality of food sources of different microclimates which are connected with it. Currently, blackbird populations have been highly successful in the urban habitats due to their ability to cope with selection pressures that differ from those found in their original rural populations. As a result urban blackbirds have greater reproductive success, higher population density, and have become non-migratory. Differences between urban and rural populations can lead to genetic isolation so it is important to observe also neighboring rural populations for relevant results

Key words: adaptation, blackbird, *Turdus merula*, urban population, urbanization

Number of pages: 37

Number of supplementary materials: 0

Language: Czech

Obsah

1. Úvod	9
2. Hlasové adaptace	12
2.1. Obecné trendy	12
2.2. Kos černý	13
3. Změny v migračním chování	14
3.1. Obecné trendy	14
3.2. Kos černý	14
4. Rozptyl	16
4.1. Obecné trendy	16
4.2. Kos černý	17
5. Adaptace spojené s anti-predačním chováním	18
5.1. Obecné trendy	18
5.2. Kos černý	19
6. Hnízdní adaptace	21
6.1 Rozdíly v načasování hnízdění	21
6.1.1. Obecné trendy	21
6.1.2. Kos černý	21
6.2 Výběr místa ke stavbě hnízda a ukrytí hnízda	24
6.2.1. Obecné trendy	24
6.2.2. Kos černý	25
6.3 . Obsazování a obhajoba domovských okrsků	26
6.3.1. Obecné trendy	26
6.3.2. Kos černý	26
7. Závěr a směry dalšího výzkumu	28
8. Literatura	29

1. Úvod

Urbanizace je proces, při kterém člověk obydluje, ovlivňuje a mění životní prostředí a krajinu v obytné čtvrti, především během posledního století (Vitousek a kol. 1997). Urbanizace je jednou z nejextrémnějších forem přeměn území, která má obvykle za následek úplnou obměnu vegetace a druhového složení (Miller a Hobbs 2002).

Městské plochy jsou v celosvětovém měřítku nejrychleji rostoucím typem krajinného pokryvu (Evans a kol. 2009b). V současné době jsou městské zástavby velice rozšířeny a dále se rozšiřují. Zatímco v roce 1900 bylo obyvatel městského prostředí pouze 10 % z celkové světové populace, v dnešní době tato hodnota přesáhla hranici 50 % (v roce 2010) obyvatel z celkové světové populace lidí a dle prognóz se tato hranice bude v následujících 50 letech dále navyšovat (United Nations Population Division 2006, Grimm a kol. 2008). Za poslední století se plocha měst rozrostla o další 3 % celosvětového zemského povrchu a globální dopad je masivní. Využívání vody v domácnostech dosahuje 60 % a 76 % produkce dřeva pro průmyslové účely je využíváno na stavbu měst (Brown 2001).

Jelikož je většina zásahů do prostředí způsobena lidmi, je pro úspěšné přežití druhů schopnost soužití a přizpůsobení se lidskému prostředí zásadní (Møller a kol. 2015). Obecně platí, že změna prostředí má negativní dopad na vzácné a specializované druhy, což má za následek, že tyto druhy daný prostor opouštějí (Sol a kol. 2014), zatímco druhy ekologicky všestranné a flexibilní se v těchto podmínkách úspěšně uplatňují (Møller 2009) a nacházejí zde lepší podmínky pro život (Sol a kol. 2013). Urbanizace má zásadní vliv na životní prostředí všech druhů živočichů včetně ptáků. Proces urbanizace vede k radikálním změnám v prostředí a pouze některé druhy ptáků jsou schopny v takovém prostředí přežít (Evans a kol. 2011). Evans a kol. (2010) dělí proces urbanizace na tři etapy: příchod, přizpůsobení a šíření.

Proces kolonizace městského prostředí lze rozdělit do dvou základních modelů. Jsou to modely nezávislé kolonizace a skokové kolonizace. Modelem nezávislé kolonizace se označuje proces urbanizace ptáků z lesního prostředí, probíhající nezávisle na jiných městských populacích. Model skokové kolonizace je alternativní hypotézou a popisuje, že následující rozšiřování ptačích populací do dalších městských oblastí bylo způsobeno jedinci kteří již byli urbanizováni (Evans a kol. 2009a).

Důsledkem urbanizace je zmenšování, fragmentace a znečišťování životního prostředí. Výsledné změny krajiny vedou ke změnám, zmenšování, izolaci a degradaci ptačích stanovišť nejen v místním, ale i v celosvětovém měřítku (Marzluff 2001). Ptáci, kteří již déle žijí v městském prostředí, jako jsou vrabci domácí (*Passer domesticus*) nebo kos černý, se přizpůsobili natolik, že to má za následek vyšší hustoty jejich městských populací oproti populacím žijícím ve venkovských oblastech (Partecke a kol. 2006b). Díky urbanizaci se naskýtá příležitost pro studium rychlé evoluce životních strategií ptáků, protože změny v životním prostředí vyvolané urbanizací mají vliv na selekční tlaky působící na ptáky (Shochat a kol. 2006).

S pojmem urbanizace úzce souvisí i pojmy synurbanizace a synantropizace. Pojem „synurbanizace“ definoval Andrzejewski a kol. (1978) jako obdobný pojem k synantropizaci. Za pojem synantropizace se považuje přizpůsobení se volně žijících druhů zvířat k životu obecně v blízkosti člověka, zatímco synurbanizace je přizpůsobení se volně žijících druhů specificky urbanizovanému prostředí (Zeman 2014). Celkově se tedy dá synurbanizace chápat jako synantropizace probíhající v podmínkách urbanizace (Luniak 2004). Na druhé straně řada dnešních autorů používá termíny urbanizace nejen pro popis změny prostředí, ale i pro přizpůsobení živých organismů městskému prostředí (Evans a kol. 2009c, Ibáñez-Álamo a Soler 2010, Møller a kol. 2010).

Hlavním modelovým druhem pro studium urbanizace se v poslední době v Evropě stal kos černý (Evans a kol. 2010, 2012, Samaš a kol. 2013). Kos je v současné době právě jedním z nejčastějších druhů ptáků obývajících středoevropská města (Partecke a kol. 2006b). Zajímavým faktem je, že kos se stal i jedním z nejběžnějších městských druhů na opačném konci světa (např. na Novém Zélandu), kam byl v minulosti uměle zavlečen z Velké Británie (Samaš a kol. 2013b). Dalšími často studovanými druhy městského prostředí jsou např. sýkora koňadra (*Parus major*; Bjorklund a kol. 2009) nebo holub hřivnáč (*Columba palumbus*; Fey a kol. 2015).

V poslední době také dochází k intenzivní urbanizaci hnízdních predátorů, jako jsou sojka obecná (*Garrulus glandarius*) a straka obecná (*Pica pica*). Větší hustota ptáků ve městě je také větší potravní nabídkou pro jejich typické predátory, jako je např. krahujec obecný (*Accipiter nisus*; Díaz a kol. 2012). Přesto je kos černý zdaleka nejlépe prozkoumaným městským ptákem, proto je mu věnována i tato práce.

Cílem práce je nejprve na základě literární rešerše sumarizovat základní adaptace, které napomáhají přežívání ptáků v městském prostředí. Na základě této rešerše se pak budu věnovat adaptacím a rozdílům v chování populací kosa černého, které zvyšují jeho možnosti přežití a rozmnožení v urbánním (městském) a rurálním (ne-městském) prostředí. Závěrem navrhu další směry výzkumu, které by mohly přispět k poznání působení urbanizace na ptačí populace.

Tabulka 1. Rozdíly v podmínkách mezi městským a ne-městským prostředím.

<i>Podmínky prostředí</i>		<i>Město</i>
Mikroklima	Teplota	vyšší
	Srážky	vyšší
Znečištění		vysoké
Disturbance		vysoká
Dostupnost potravy	Zimní období	vysoká
	Hnízdní sezóna	nízká
Druhové složení		nízké
Hustota obyvatel		vysoká
Predace	Hustota predátorů	vysoká
	Intenzita predace	nízká

Tabulka 2. Rozdíly v adaptacích mezi městskými a ne-městskými populacemi.

<i>Adaptace</i>		<i>Město</i>
Hlasová komunikace		vyšší frekvence
Migrace		částečná
Rozptyl		nízký
Anti-predační chování	Akustické signály	časté
	Stav strnulosti	delší
	Agresivní chování	méně časté
	Obrana pouštěním peří	méně častá
Hnízdní sezóna		delší
Domovský okrsek		malý

2. Hlasová adaptace

2.1 Obecné trendy

Když ptáci začali kolonizovat města, museli se přizpůsobovat novému prostředí fyziologicky, morfologicky a také chováním. Jedny z prvních změn v chování byly pravděpodobně změny v akustickém dorozumívání, které ptáci využívají pro komunikaci mezi sebou, k obraně sebe i hnízd či pro lákání samic k páření (Nemeth a Brumm 2009). Ptáci si musejí často vybrat strategii akustické komunikace, kterou v daném území budou preferovat. Mezi tyto strategie patří kompromis (angl. trade-off) mezi efektivitou přijímání zvuku a vyhnutí se odposlechu ze strany predátorů (McGregor a Dabelsteen 1996).

Jednou z nejvýznamnějších ekologických překážek, které zároveň hrají jednu z rolí v hlasových adaptacích a brání přenosu a příjmu signálu je okolní hluk (Ryan a Brenowitz 1985). Strategii, které jsou ptáky využívány pro adaptaci na okolní hluk, aby nedošlo k zamaskování zpěvu v okolním šumu, je mnoho. Patří zde např. síla akustických signálů, jejich načasování a změna struktury zpěvu (Brumm a Slabbekoorn 2005).

Ve městech ptáci využívají hlasitějšího zpěvu a vyšších frekvencí v porovnání s jejich příbuznými z lesních lokalit (Nemeth a kol. 2013), jelikož města se vyznačují vysokým nízkofrekvenčním ruchem zvuků z dopravy a průmyslu. Přizpůsobení na nízkofrekvenční ruch může napomáhat maskování zpěvu před predátory (Nemeth a Brumm 2009).

Ne-městské populace využívají nejen nižších frekvencí, ale také delší intervaly mezi jednotlivými slokami. Tato adaptace zpěvu v lesních porostech je důležitá pro přenos zvuku přes hustou vegetaci, která se v něm nachází. Hustá vegetace má za následek tlumení přenášených zvuků (Wiley a Richards 1978), ale také dokáže v závislosti na akustické struktuře zvuku jeho hlasitost zvyšovat (Slabbekoorn a kol. 2002). Je to přizpůsobení pro zvuk pohlcující prostředí (Morton 1975, Wiley a Richards 1978). V nelesních plochách využívají ptáci hlavně širokopásmové zvuky se zrychlenou frekvencí (Morton 1975). V těchto otevřených stanovištích přenos zvuku ovlivňují hlavně atmosférické turbulence (Wiley a Richards 1978).

Důvodem pro rozdílnost zpěvu u městských ptáků od jejich příbuzných z ne-městského prostředí může být i vyšší hustota jedinců v městských oblastech. To by mohlo způsobovat vyšší počet sociálních interakcí se sousedními ptáky (Snow 1958). Hustota populace by mohla ovlivnit přenos zvuku dvěma způsoby: za prvé, mohla by vést ke zvýšení

početnosti samců na určitém území a tím i ke zvýšení jejich interakcí mezi sebou, což vede ke zvýšení pěvecké aktivity a zmnožení počtu jednotlivých prvků obsažených ve zpěvu (Goretskaia 2004). Za druhé by mohla zkracovat vzdálenost přenosu zvuků mezi sousedními samci a tím i usnadnit akustickou komunikaci. Mělo by docházet k menšímu útlumu a degradaci signálů (Nemeth a Brumm 2009).

2.2 Kos černý

Kosi černí v městském prostředí vydávají melodie s úzkou šířkou pásma a poměrně dlouhými tóny. Ty jsou vhodné právě hlavně pro komunikaci na dlouhé vzdálenosti v uzavřených stanovištích, ve kterých často dochází k ozvěnám (Dabelsteen a kol. 1993). Kos černý využívá ve zpěvu hlavně nižších frekvencí (Nemeth a Brumm 2009).

U městských populací kosů jsou ty nejhlasitější frekvence výrazně vyšší než u lesních populací. Městské populace také zpívají výrazně kratší písně s menším počtem prvků. Může to být způsobeno maskováním od hluku dopravy, nebo to také může znamenat, že ve městech již ptáci nejsou omezeni v přenosu zvuku lesním prostředím (Nemeth a Brumm 2009). V lesním prostředí ptáci zpívají na nižší frekvenci, aby optimalizovali přenos zvuku do prostředí kde vznikají ozvěny a které více pohlcuje zvuky o vyšších frekvencích (Morton 1975). Ve stresu mohou kosi v lesních biotopech zpívat na vyšších frekvencích a kratší písně (Dabelsteen a Pedersen 1985).

Struktura písní městských a lesních kosů se tedy liší jak ve spektrální, tak i časové charakteristice (Nemeth a Brumm 2009). Adaptivní reakce na akustické vlastnosti okolí může být pouze jen jedním z několika možných vysvětlení (Dabelsteen a Pedersen 1985).

3. Změny v migračním chování vyvolané urbanizací

3.1 Obecné trendy

Urbanizace může snižovat intenzitu migrace u řady druhů městských ptáků (Partecke & Gwinner 2007). Mezi městy a ne-městskými oblastmi jsou rozdíly ve faktorech, které jsou hnací silou migračního chování. Prvním z faktorů je únik kosů před klimatem, které není pro jejich život v zimním období příliš příznivý (Newton 2008).

Collier (2006) zjistil, že teplotní faktor je ve městech příznivější. Ve městech byly v průběhu roku běžně naměřeny teploty o 2-3 °C vyšší než v okolních ne-městských oblastech. Maximální rozdíl teplot mezi těmito oblastmi byl až 10 °C. Převážně teplejší zimy umožňují ve městech přežití nemigrujících ptáků v obdobích, kdy je pro ně v ne-městských oblastech životu nepříznivé klima (Møller a kol. 2014).

Mezi další faktor se řadí sezónní dostupnost potravy. Ptáci, kteří migrují, se efektivně vyhýbají oblastem s omezenou sezónní hojností potravy (Newton 2008). Ve městech se nachází dostatek potravy i v zimních měsících nejen díky odpadkům jako jsou zbytky pečiva, těstovin, obilnin a dalších produktů, ale i v důsledku příkrmování lidmi sypáním různých druhů semen do uměle vytvořených krmítek (Dyrzc 1963, Tryjanowski a kol. 2015). Kromě těchto faktorů existují také důkazy, že migrační chování řady druhů pěvců je podmíněno geneticky (Berthold a kol. 1992).

3.2 Kos Černý

U kosů může teplotní rozdíl prostředí usnadnit přechod od migračního chování k chování sedentárnímu a jejich obývání jedné lokality po čas celého roku (Møller a kol. 2014). Potlačení migrace snižuje náklady kosů na přípravu na migraci, což vede k vyšší hustotě populace kosů v městských oblastech než u populací stejného druhu v ne-městských oblastech (Møller a kol. 2012). Hustota populace se také zvyšuje s dobou, kdy došlo k osídlení městského prostředí danou populací - to znamená, že kosi žijící v urbanizovaném prostředí déle vykazují vyšší populační hustoty (Møller a kol. 2012). Dále snížení migračního chování zlepšuje adaptivní schopnosti kosů na městské prostředí a také zvyšuje jejich reprodukci (Kokko 1999).

Skutečnost, že lidé v zimním období příkrmují ptáky, vede kosí populace k pobytu v

blízkosti lidských obydlí (Dyrzcz 1963) a ke snížení jejich strachu z lidské přítomnosti (Møller 2010). Díky tomuto a dalším zmíněným faktorům městské oblasti poskytují kvalitní prostředí pro přežití kosů v zimních obdobích než oblasti ne-městské.

Fudickar a Partecke (2012) porovnávali morfologické znaky spojené s migrací, jako je špičatost křídel a délka ocasu v poměru s křídly, u migrujících a sedentárních evropských kosů černých, pocházejících z jedné, částečně migrující, populace. I když předpokládali, že migrující kosi budou mít špičatější křídla a kratší ocas, neobjevili žádný rozdíl v těchto znacích.

4. Rozptyl

4.1. Obecné trendy

Rozptyl (angl. *dispersal*) je definován jako pohyb jedinců z místa narození do místa jejich nadcházející reprodukce (Shield 1982, Newton 2008). Rozptyl může záviset na několika faktorech, jako jsou věk, pohlaví, vnitřní faktory jedince, únikové strategie ptáků či délka běháku (Greenwood a Harvey 1977, Heryán 2013).

Zdá se, že rozptyl je hlavně řízen vnitřními faktory jedinců (Berthold 2001). Nejspíše se jedná o působení steroidního hormonu kortikosteronu. Zvýšení jeho hladiny v těle může působit na zvýšení pohybové aktivity a tím i na rozptyl (Gyllenberg a kol. 2011). Vzhledem k věku byl zaznamenán rozptyl do větších vzdáleností u mladších jedinců (Gyllenberg a kol. 2011, Heryán 2013). To odpovídá tvrzení, že u jedinců, kteří se čerstvě osamostatní, rozptyl probíhá nejvíce (Dingemanse a kol. 2003). V rámci pohlaví u mladších samic dochází k tendencím většího rozptylu (Newton 2008). Stejně tak u samic starších byl zaznamenán větší rozptyl (Greenwood a Harvey 1977). Jiné rozdíly v rozptylu z hlediska pohlaví mohou pravděpodobně souviset s jinými faktory, jakými mohou být dostupnost zdrojů (Gowaty 1993), ztráta partnera (Andreu a Barba 2006) či poměr mezi pohlavími v dané lokalitě (Michler a kol. 2011).

Z behaviorálních znaků má průkazný vliv na rozptyl pouze úniková strategie jedinců. Jedinci, kteří využívají strategii úniku po zemi, což se dá považovat za určitý akt nebojácnosti, mají menší rozptylovou vzdálenost (Heryán 2013). U těchto nebojácných nebo agresivních jedinců se předpokládá, že mají menší rozptylovou vzdálenost, jelikož dokáží donutit slabší jedince opustit jejich původní stanoviště (Dingemanse a kol. 2003).

Z fenotypového vlivu na rozptyl měla ze všech měřených znaků vliv pouze délka běháku. Ti jedinci, kteří disponují delším běhákem, mají menší rozptyl oproti jedincům s běhákem menším. To je v souladu s predikcí, že větší jedinci jsou více konkurenceschopní (Heryán 2013).

U městských ptáků také hustota populace může souviset s menšími rozptylovými vzdálenostmi během jedné hnízdní sezóny (Wysocki a kol. 2004b). Nemůžeme opomenout také fakt, že konkurence o teritoria hraje ve velikostech rozptylu také svou zásadní roli a ovlivňuje je sezónně (Berthold 2001).

4.2. Kos černý

Møller a kol. (2009) uvádí, že jedinci vyskytující se ve městech mají tendence k vyššímu rozptylu oproti jejich ne-městským protějškům. Samaš a kol. (2013) zjistili, že u městských populací byla rozptylová vzdálenost kosů významně vyšší u mladších jedinců (~500 m) než u dospělých (~100 m). Jedinci ne-městské populace na rozdíl od městských vykazovaly až pětkrát větší rozptylové vzdálenosti. U městských populací kosů byly naměřeny velice nízké rozptylové vzdálenosti, což by mohlo souviset i se sedentárním chováním městských populací (Heryán 2013, Samaš a kol. 2013).

U kosa se na začátku hnízdního období objevuje snaha o obhajobu spíše většího teritoria, až později menšího. Dominantnější jedinci mají větší úspěšnost obhajoby kvalitního hnízdního teritoria a tím zvyšují své šance na úspěšné hnízdění. Kosi s menším teritoriem se snaží měnit teritorium v průběhu sezóny na rozdíl od kosů s větším teritoriem (Wysocki a kol. 2004b). Morfologické a behaviorální znaky, které zvyšují schopnost čelit konkurenci, mohou také ovlivňovat rozptyl (Heryán 2013).

5. Adaptační spojené s anti-predačným chováním

5.1 Obecné trendy

Predace je dalším z důležitých faktorů, které ovlivňují kolonizaci městských oblastí (Haskell a kol. 2001). Stejně tak, jako jsou ve městech odlišné podmínky, které ovlivňují migrační chování ptáků, tak zde žijí i odlišná společenstva predátorů (jak z řad ptáků tak savců). Studie naznačují, že městské prostředí má nižší riziko predace oproti ne-městskému prostředí (Møller a Ibáñez-Álamo 2012). Městské oblasti vykazují vyšší hustotu predátorů (Richner 1989), ale naproti tomu v ne-městských oblastech se obecně vyskytuje mnohem více druhů predátorů, kteří představují pro ptačí populace hrozbu (Sorace 2002). Skutečnost, že se ve městech vyskytuje vyšší počet predátorů, ale výskyt predací je nižší, je nazývána jako „predátorský paradox“ (Stracey 2011). Tento paradox může ovlivňovat anti-predační chování ptáků (Møller & Ibáñez-Álamo 2012).

Za největší a nejvýznamnější predátory ptáků ve městech a jejich hnízda se považují ptačí predátoři jako jsou krkavcovití (Corvidae), sojky obecné a straky obecné (např. Osborne a Osborne 1980, Groom 1993). Prvními ptačími predátory byly sojky, které pronikly do městských parků a měly za následek přesunutí kosů z parků do zastavěných oblastí měst (Fuchs a kol. 2003), jelikož predace snižovala jejich hnízdní úspěšnost. Po sojkách do měst pronikly straky, ty však nepronikaly jen do parků, ale také do zastavěných oblastí (Marchant a Whittington 1990). Toto může být i následkem toho, že hnízda v těchto oblastech jsou mnohem snáze viditelná a nejsou tak maskovaná jako v parcích a ptačí predátoři jsou považováni za predátory orientující se opticky (Weidinger 2001).

Ve městských oblastech je také velice hojná predace z řad savců (Baker a kol. 2008). Kočky jsou ve městech v mnohem hojnějším počtu a jejich hustoty převažují hustotu ostatních predátorů žijících v ne-městských oblastech (Møller a Ibáñez-Álamo 2012). Vyšší hustota populace kočky domácí však zcela neznamena, že riziko a procento predace je vyšší než v ne-městských oblastech. Důvod, proč jsou ptáci mnohem více loveni v oblastech ne-městských kočkou domácí, je ten, že kočky ve městě mnohem více spoléhají na potravní zdroje poskytované lidmi (van Heezik a kol. 2010). Většina koček je chována jako domácí mazlíček. Z tohoto důvodu mají kočky zajištěn stálý přísun potravy a nejsou nuceny se oddávat lovu či predaci ptačích hnízd (Møller a Ibáñez-Álamo 2012).

Ptáci se vyznačují několika typy útěkového neboli anti-predačního chování. Řadíme sem klování, stresové volání, varovné signály, míra bojovnosti při chycení, nehybnost či ztrátu peří (Møller a Ibáñez-Álamo 2012). Ptáci obývající městské oblasti využívají anti-predační chování hlavně v podobě varovných a stresových akustických signálů, které mohou být chápány jako varovné signály naznačující blížící se nebezpečí i pro ostatní jedince v okolí (Rutkowskia a kol. 2005).

Dalším jevem, který snižuje úspěšnost hnízdění ve městech je i zvýšená dezerce z nově postavených hnízd. Ta nemusí být vyvolána na základě přítomnosti predátorů, ale také v důsledku hnízdění v blízkosti budov kde může docházet k rušení rodičů lidmi (Osborne a Osborne 1980).

V přítomnosti lidí ptáci vykazují méně agresivního chování a převažuje stav strnulosti před akustickými signály a obranými pohyby či klováním (Møller a Ibáñez-Álamo, 2012). Do doby než nedojde k bezprostřednímu přiblížení či kontaktu člověka s hnízdem. Poté ve většině případů hnízdo opouštějí alespoň do doby, než se člověk vzdálí na dostatečnou vzdálenost, aby nemohl ohrozit ptáka (Møller a Ibáñez-Álamo, 2012).

V ne-městských oblastech převažuje predace dravci, mezi které patří krahujec obecný (*Accipiter nisus*; Díaz a kol. 2013; viz také Stracey 2011). Krahujci jsou jedním z nejčastějších druhů, které byly v souvislosti s predací zkoumány. Může tomu napovídat fakt, že krahujců mimo městské prostředí je více, protože tito predátoři k lovu potřebují otevřený prostor, například pláně, pole, louky a podobně, který se v městském prostředí nenacházejí (Møller a Ibáñez-Álamo 2012). Ne-městské populace ptáků si v závislosti na predaci v podobě ptačích predátorů vyvinuli anti-predační útěkové chování jako je obranné klování a s ním i zvýšená agrese.

5.2 Kos Černý

Intenzita predace ovlivňuje u kosů útěkové chování, které pomáhá včas uniknout kosům před predátory. Útěkové chování v populaci městských kosů s porovnáním s populacemi ne-městskými se změnilo v závislosti na době urbanizace a tím i jejich postupné adaptaci na predaci, která se v urbanizovaném prostředí vyskytuje (Møller a Ibáñez-Álamo, 2012). Útěkové chování v podobě klování či agrese se nevyskytuje v městských oblastech tak často, jako v oblastech ne-městských. Potlačení chování tohoto typu by mělo být následkem

přizpůsobení se tlaku městských predátorů a vyvinutí nejvhodnější obranné strategie (Møller a Ibáñez-Álamo, 2012).

Dále kosi obývající městská stanoviště více využívají stav strnulosti neboli nehybnost (Boissy 1995).) Lidská přítomnost podle Luniaka (1981) městským kosům příliš nevádí a dokážou se jí přizpůsobit. Osborne a Osborne (1980) došli k výsledkům, že u hnízd, která jsou postavena do 7 m od lidských příbytků, mají nižší procento predace jelikož ruch, který lidé vytváří, vadí potenciálním predátorům.

Ne-městské populace kosa černého využívají stresové volání a varovné signály zřídka, zřejmě aby neupozorňovali na svou přítomnost jiné druhy predátorů, kteří se v ne-městských lokalitách mohou vyskytovat (Møller a Ibáñez-Álamo 2012). Ztráta peří je zde častější než u městských protějšků. Autoři to vysvětlují tím, že v ne-městských lokalitách se mnohem častěji vyskytují dravci, jako je krahujec a právě ztráta peří je jednou z adaptací na únik před tímto typem predátora (Møller a kol. 2010). Zatímco u městských protějšků převažovalo anti-predační chování v podobě alarmních signálů a stresového volání, což se dá vysvětlit jako behaviorální adaptace (Møller a Ibáñez-Álamo 2012).

6. Hnízdní adaptace

6.1. Rozdíly v načasování hnízdění

6.1.1 Obecné trendy

Zahájení dlouhodobého přizpůsobování se faktorům, které jsou často používány pro načasování fyziologických procesů jakým je například fotoperioda, je nutné v předstihu před obdobím reprodukce (Farner a Lewis 1971). Rozdíly v přesném načasování reprodukce zajišťují i jiné faktory prostředí. Ty mohou být buď důsledkem genetických rozdílů nebo fenotypické plasticity, neboli prostředím vyvolané fenotypové změny (Endler 1986).

Rozdíl v načasování reprodukce může být také mezi populacemi obývajícími různé zeměpisné šířky, které se liší zejména množstvím dostupné potravy. U ptáků dochází k reprodukci právě v době, kdy je zásoba potravy nejvhodnější pro přežití jak obou rodičů, tak i jejich potomků (Thomson 1950). Z těchto důvodů je jejich reprodukce přesně načasována a probíhá pod silným tlakem přirozeného výběru, jelikož období příznivých podmínek je zpravidla krátké (Murton a Westwood 1977). Městské mikroklima je obvykle teplejší než mikroklima přilehlých lesních stanovišť (Klausnitzer 1989). Teplejší mikroklima v městském prostředí může vyvolat dřívější zvýšení hojnosti přirozené potravy ve srovnání s lesním prostředím. Kromě toho městští ptáci mohou využívat antropogenní zdroje potravy v krmítkách v zimním, ale i jarním období, také musíme zohlednit výhodu zdrojů potravy v městském odpadu (Svensson 1995).

Dále jsou městští ptáci, na rozdíl od jejich ne-městských protějšků, vystaveni v průběhu celého roku značnému množství umělého osvětlení, které může být velice intenzivní a svým působením ovlivňuje chování ptáků (Farner a kol. 1983). Umělé osvětlení ovlivňuje fyziologické procesy a důležité biologické rytmy jako je právě načasování reprodukce (Dominoni a kol. 2013b).

6.1.2. Kos Černý

Městské populace kosů žijí na rozdíl od populací ne-městských v umělém prostředí, které se liší z hlediska životního prostředí oproti původnímu lesnímu biotopu v mnoha aspektech, které ovlivňují načasování reprodukce a to tak, že ve městech zpravidla začíná hnízdění dříve

než v ne-městských oblastech.

Existuje řada pokusů týkajících se hnízdních a reprodukčních strategií u kosů s ohledem na urbanizaci. Jedinci městské a ne-městské populace kosa byli drženi ve stejných podmínkách. Ukázalo se, že změny v načasování hnízdění mezi populacemi jsou především důsledkem fenotypové plasticity. U samců z městské populace byl v první sezóně pozorován začátek sekrece luteinizačního hormonu (LH) a testikulární rozvoj dříve než u ne-městských populací (Partecke a kol. 2004). Zahájení sekrece LH a testikulárního vývoje bylo přibližně o 3 týdny dříve (Luniak a kol. 1990). Naproti tomu byl zaznamenán dřívější pokles velikosti folikulů u samic městských populací ke konci hnízdní sezóny, což naznačuje, že genetické rozdíly mezi městskými a ne-městskými populacemi přispívají ke změnám v načasování hnízdění jak ve městech, tak i v načasování v ne-městském prostředí (Partecke a kol. 2004).

U obou skupin Partecke a kol. (2004) zjistili, že plazmatické hodnoty LH klesly současně během května a nejnižší hodnoty byly naměřeny v červenci a srpnu. U samic obou populací došlo k růstu folikulů téměř synchronně, avšak u městských samic nedosahovaly hladiny LH, koncentrace ani velikosti folikulů takových hodnot jako u samic ne-městských. Tyto výsledky naznačují rozdíly v míře pohlavní aktivity během roku mezi populacemi. Ve druhém roce byly výsledky oproti roku prvnímu zcela odlišné. Ve druhém roce nebyly rozdíly mezi populacemi samců již téměř žádné a to ani u koncentrací a velikostí folikul samic. To jen prokazuje, že na načasování hnízdění má především vliv fenotypová plasticita v důsledku různých podmínek prostředí, ve kterém kosi žijí (Partecke a kol. 2004). Rozdíly v načasování reprodukčního období evropských kosů mezi městskými a lesními populacemi lze přičíst tedy hlavně k fenotypové plasticitě. Nicméně časové rozdíly ve vývoji varlat během prvního roku a folikulární regrese v obou experimentálních letech poukazují na možnost, že genetické rozdíly hrají také svou určitou roli (Partecke a kol. 2004). Malá rozdílnost v následujícím roce může být také vysvětlena sociální synchronizací populací nebo změn v časovém uspořádání po sobě jdoucích ročních událostí, jako je například migrace či reprodukce. Ve střední Evropě, je totiž evropský kos částečný migrant (Stephan 1999).

Na aktivaci hypotalamo-hypofyzární osy má inhibiční vliv migrace. Potlačuje plazmovou LH sekreci a testikulární vývoj u migrantů (Schwablová a kol. 1984). Experimentální městská populace měla snížené migrační dispozice ve srovnání s jejich lesními protějšky během prvního roku, přičemž obě skupiny vykazovaly podobné migrační chování v následujícím roce (Partecke a kol. 2004). Proto pro zmizení časového rozdílu v

testikulárním růstu v průběhu druhého roku by mohl mít za následek fakt, že v následujícím roce se snížil rozdíl v migračním chování obou populací na minimum a dřívější nástup rozmnožování městských populací může být pouze důsledkem skutečnosti, že většinou jsou ve městech ne-migrující populace. Ty mohou svou reprodukci začít dříve (Partecke a kol. 2004). Nicméně, jiné druhy ptáků vykazují podobné rozdíly v načasování rozmnožování mezi městskými a ne-městskými populacemi, i když jsou obě populace nemigrující (Bowman a kol. 1998). To znamená, že obecný jev dřívějšího hnízdění v městském prostředí nelze vysvětlit sníženou migrační dispozicí (Partecke a kol. 2004).

Existují i jiné faktory, které mohou mít za následek prodloužení reprodukčního období u městských kosů. Z důvodu vyšší hustoty městské populace jsou mezi sousedními jedinci menší vzdálenosti (Stephan 1999). Z toho důvodu může docházet k vyšší frekvenci sociální stimulace, která může působit na aktivaci reprodukčního systému (Immelmann 1971). Dominoni a kol. (2015) experimentálně došli k závěru, že sociální stimuly výrazně nepřispívají k dřívějšímu nástupu reprodukce u městských populací kosa černého v Evropě.

U kosů černých byly také měřeny reprodukční funkce v závislosti na nočním umělém osvětlení a to tak, že se měřila produkce hormonu testosteronu a testikulární rozvoj u dvou skupin kosů během dvou let. V prvním roce nastal reprodukční rozvoj u skupiny kosů vystavené nízké intenzitě osvětlení přes noc o měsíc dříve, v druhém roce však skupina nevykazovala žádné známky reprodukční aktivity. Experiment ukázal, že vystavení nízkým intenzitám umělého nočního osvětlení po delší dobu výrazně narušuje reprodukční cyklus (Dominoni a kol. 2013a).

Hodně teorií mluvilo o genetické diferenciaci kosů mezi městskými a venkovskými druhy, avšak Partecke a kol. (2006a) prokázali, že v náhodně vybraných genetických markerech se městské populace kosů od populací venkovských o moc neliší. Tyto výsledky podpořili studii i Evans a kol. (2009a), při které zjistili pouze mírné snížení genetické rozmanitosti u městských populací. Nicméně některé odlišnosti, jako je načasování rozmnožovacího cyklu či pelichání, mohou být spojena s genetickou diferenciací (Partecke a kol. 2006a).

6.2. Výběr místa ke stavbě hnízda a ukrytí hnízda

6.2.1 Obecné Trendy

Mezi faktory, které působí na výběr lokality pro stavbu hnízda, patří tlak predátorů (Wysocki 2005), nebo struktura vegetace v dané lokalitě kolonizovaného území (Vogrin 2000). Vzhledem k těmto faktorům se kos vyznačuje se vysokou plasticitou při výběru hnízdišť (Glutz von Blockheim a kol. 1982).

Přítomnost predátorů může způsobit nejen změny ve výběru míst ke hnízdění u jedinců, kteří mají dlouhodobé zkušenosti s využíváním pro hnízdění právě jehličnatých stromů (Newton 1998), ale i u mladších jedinců (Fortmeister a Weiss 2004). Podobné změny ve výběru hnízdišť v důsledku hnízdní predace byl pozorován u strnádky růžovozobé (*Spizella pusilla*; Best 1987).

Změny v preferenci rostlin pro stavbu hnízd mohou být vysvětleny také nedostatkem dostupných míst pro hnízdění. Několik případů bigamie pozorované v experimentálních parcích (Wysocki 2004) a dokonce i dva hnízdící páry v jednom hnízdě (Wysocki a Walasz 2004) potvrzují hypotézu nedostatku hnízdišť. V první polovině hnízdní sezóny je mnoho hnízd postaveno v jehličnanech, které zajišťují dobrý úkryt, avšak v druhé polovině sezóny je většina hnízd umístěna do listnatých stromů, kde jsou dobře skrytá. Podle Ludwiga a spol. (1995), důvodem pro změnu preferencí je růst listnatých stromů a tudíž i větší příležitost k ochraně hnízda. Studie o hnízdění na zemědělských půdách (Møller 1988) ukázala, že místa s hnízdy umístěnými v jehličnanech měly větší úspěšnost hnízdění než ty, které byly postaveny na listnatých dřevinách. Kratší doba využití jehličnanů je pravděpodobně v důsledku selektivního pronikání predátorů, což snižuje četnost stavby hnízd po dobu rozmnožování a to navzdory skutečnosti, že poskytují lepší maskování pro hnízda (Wysocki 2005). Přejít k opadavým rostlinám je také spojován s rozvojem koruny listnáčů a tím i možností úkrytu. Zároveň s rozvojem listů se hnízda začínají stavět na větvích ve větších vzdálenostech od kmene (Wysocki 2005).

Výzkumy ukazují, že i výška, ve které ptáci staví svá hnízda se s postupným rozvojem listů a korun stromů zvyšuje (Wysocki 2005). Vogrin (2000) uvádí pozitivní korelaci mezi výškou místa, kde je hnízdo postaveno a výškou stromů a keřů v dané oblasti. Tímto faktem si však vzhledem k nedostatečným údajům z důvodu, že v dané oblasti nebylo dostatek

vhodných míst pro stavbu hnízda v nižších polohách, nemůžeme být zcela jistí. Podle Tomiaľojće (1993) stavba hnízd v městských oblastech ve větších výškách je způsobena absencí rozvinutého křovinného porostu a také zvýšenou disturbancí v podobě chodců. Rozdíly ve výšce hnízdišť pozorovaných mezi parky v průběhu prvního období rozmnožování závisely především na pravidelnější distribuci jehličnatých stromů a keřů v parku (Wysocki 2005).

6.2.2 Kos Černý

Výběr lokality pro hnízdo byl zkoumán ve Štětíně od roku 1997 do roku 2003 ve dvou parcích, které byly věkovou strukturou a pokrytím stromů, porostů, keřů a dále také skladbou predátorů velice podobné (Wysocki 2005). Na začátku hnízdní sezóny v dubnu (Partecke a kol. 2005, Evans a kol. 2012), kosi nejčastěji pro stavbu hnízd využívají jehličnaté stromy. Důvodem je pozdější začátek růstu listů u opadavých stromů. Jehličnany zajišťují dobrý úkryt hnízda a jeho maskování. Během tohoto období často staví hnízda v blízkosti kmenů (Wysocki 2005). Využívání jehličnanů k začátku sezóny a pozdější přechod na stromy listnaté může být ovlivněn hlavně přítomností predátorů, kteří postupně začnou pronikat právě do jehličnatých stromů (Wysocki 2005).

V případě vysokého tlaku predátorů, kteří selektivně pronikají na taková místa, kosi musejí změnit své preference a zvolit jiná stanoviště jako jsou právě opadavé rostliny, které nabízejí sice horší úkryt, ale hnízda v nich postavená jsou méně napadána predátory z důvodu, že predátoři méně pronikají do opadavých stromů než do jehličnanů (Wysocki 2005).

Většina párů kosa černého se rozhodla postavit své první hnízdo v jehličnanech (Wysocki, 2005). Starší samice využívají jehličnany ke stavbě hnízd častěji pravděpodobně z toho důvodu, že zabírají svá hnízdní teritoria dříve než samice mladší (Schwablová 1983) a mnohem častěji obsazují území s větším počtem jehličnanů, který nabízí lepší ochranu pro hnízda a umístění v nižších výškách. Ludwig a kol. (1995) pozorovali postupný nárůst výšky, ve které kosi stavěli svá hnízda v průběhu celého rozmnožovacího období.

6.3. Obsazování a obhajoba domovských okrsků

6.3.1 Obecné trendy

Hoelzel (1989) zjistil u červenky obecné (*Erithacus rubecula*), že rozhodujícím faktorem pro přilákání samice může být velikost a kvalita území, které samec ovládá. S největší pravděpodobností obsazují starší samci větší území, protože jsou zkušenější a nebo fyzicky zdatnější (Desrochers 1992, Cresswell 1998). Kromě toho nelze vyloučit možnost, že o velikosti území u některých případů rozhoduje individuální velikost jedinců, jelikož mladí samci jsou menší než ti staří (Wysocki 2002). Behaviorální pozorování ukazuje, že čas od času, když samec přijde o své území, se samice rozhodne změnit okrsek, a to je někdy doprovázeno i změnou partnera. Pokud však k tomuto dojde, je nově získané území ve většině případů malé. Naproti tomu tyto malé území již jen zřídka nebývají ubráněny (Wysocki a kol. 2004a).

Dalším důležitým faktorem je doba, jakou ptáci mají na obsazení určitého území. Území obsazené v různých časových obdobích se lišily velikostí. Okrsky, které ptáci získali později, byly mnohem menší než ty, které obsadili v dané hnízdní sezóně dříve. Dalším důvodem, proč jsou později obsazená území velikostně menší, je silný tlak ptáku z okolních obsazených okrsků, do kterých může nový okrsek zasahovat (Wysocki a kol. 2004a).

6.3.2. Kos černý

Kosi patří k těm druhům ptáků, jejichž teritoriální chování se zdá být poměrně dobře prostudované (Wysocki a kol. 2004a). Populační hustota kosů, stejně jako načasování hnízdění, ovlivňuje velikost jejich domovských okrsků. Bylo zaznamenáno výrazné snížení velikosti domovského okrsku s rostoucími parky a rostoucí hustotou kosí populace (Wysocki a kol. 2004a).

Samice kosa jsou jen zřídka přitahovány k mladým samcům, kteří hájí velmi malé území (Snow, 1958). Podle Schwablové (1983) mají samci, kteří nemigrují na zimní období, možnost dřívějšího výběru a obsazení území, a proto mohou vybrat optimální místa.

U kosů a dalších druhů ptáků hraje klíčovou roli v regulaci agrese a tím i obrany získaného území hormon testosteron (Wingfield a kol. 1990). Mezi hladinami testosteronu mladých a starých kosích samců však není žádný rozdíl (Schwablová 1983).

Karlsson a Källander (1977) zjistil, že dostupnost keřů ve městech je u populací kosů ve Švédsku nejdůležitější determinantou kvality území, dokonce se stala důležitější než dostupnosti potravy. Tato tvrzení byla také potvrzena Landmanem (1991). Ti samci, kteří území obsadili poslední, měli mnohem méně keřů ve svém teritoriu. Snížení počtu stromů v teritoriích, které byly získány později, nemusí být v důsledku bránění samců ze sousedních území, ale mohou být také výsledkem nedostatečné adaptace kosích populací na rostoucí tlak ze strany predátorů, kteří se ještě donedávna vyhýbali velkým městům (Marchant a kol. 1990, Wysocki 2001).

7. Závěr a směry dalšího výzkumu

Tato práce shrnuje formou literární rešerše adaptace a změny chování kosa černého v urbanizovaném prostředí a porovnává rozdíly mezi městskými a původními ne-městskými populacemi. Shrnujím hlavní faktory urbanizovaného prostředí působící na ptačí populace, které v takovémto prostředí žijí s důrazem na kosa černého.

Zástupci tohoto druhu se přizpůsobili ruchu ve městech zpěvem na vyšších frekvencích. Dále u nich bylo pozorováno snížení migračního chování hlavně díky trvalému zvýšení teploty prostředí ve městech a dostatku antropogenních zdrojů potravy v zimním období. U kosů ve městech došlo také ke snížení rozptylových vzdáleností v důsledku vyšší hustoty populace a nižšího počtu vhodných míst ke hnízdění. Jelikož v městském prostředí převládají jiné druhy predace, změnilo se i anti-predační chování. Převažují zde akustické signály a stav strnulosti nad agresivním chováním a pouštěním peří. V městském prostředí došlo k dřívějšímu nástupu a prodloužení hnízdní sezóny a díky vyšší populační hustotě se výrazně zmenšily domovské okrsky. Kos černý je jako nejpočetnější a nejprizpůsobivější městský druh ideálním modelem i pro budoucí výzkumy, týkající se vlivu urbanizace.

Současné trendy výzkumů zabývajících se městskými populacemi ptáků jsou zaměřeny na pochopení fyziologických změn spojených s akustickými a světelnými podmínkami ve městech. Další směr výzkumu zahrnuje celou škálu projevů chování, které patří k prvním přizpůsobením při vstupu do nového typu prostředí.

8. Literatura

- Andreu J. a Barba E. (2006). Breeding dispersal of great tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea* 94, 45-58.
- Andrzejewski R., Babinskawerka J., Gliwicz J., Goszczynski J. (1978). Synurbization processes in a population of *Apodemus agrarius*. *Acta Theriol* 23, 341-358.
- Baker P. J., Molony S. E., Stone E., Cuthill I. C. a Harris S. (2008). Cats about town: is predation by free-ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? *Ibis* 150, 86-99.
- Berthold P., Helbig A. J., Mohr G. a Querner U. (1992). Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360, 668-670.
- Berthold P. (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press, New York.
- Best L. B. (1978). Field Sparrow reproductive success and nesting ecology. *Auk* 95, 9-22.
- Björklund M., Ruiz I. a Senar J. C. (2010). Genetic differentiation in the urban habitat: the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society* 99, 9-19.
- Boissy A. (1995). Fear and fearfulness in animals. *Quarterly Review of Biology*, 165-191.
- Bowman R., Woolfenden G. E. a Fitzpatrick J. W. (1998). Timing of breeding and clutch size in the Florida scrub-jay *Aphelocoma coerulescens*. *Ostrich* 69, 316.
- Brown L. R. (2001). *Eco-economy*. W. W. Norton and Company, New York, USA.
- Brumm H. a Slabbekoorn H. (2005). Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behaviour* 35, 151-209.
- Collier C. G. (2006). The impact of urban areas on weather. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 132, 1-25.
- Cresswell W. (1998). Diurnal and seasonal mass variation in blackbirds *Turdus merula*: consequences for mass-dependent predation risk. *Journal of Animal Ecology* 67, 78-90.
- Dabelsteen T. a Pedersen S. B. (1985). Correspondence between messages in the full song of the blackbird *Turdus merula* and meanings to territorial males, as inferred from

- responses to computerized modifications of natural song. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 149–165.
- Dabelsteen T., Larsen O. N. a Pedersen S. B. (1993). Habitat-induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location of blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *Journal of the Acoustical Society of America* 93, 2206–2220.
- Desrochers A. (1992). Age and foraging success in European Blackbirds: variation within and among individuals. *Animal Behaviour* 43, 885-894.
- Dingemanse N. J., Both C., Van Noordwijk A. J., Rutten A. L. a Drent, P. J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 741-747.
- Díaz M., Møller A. P., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Markó G. a Tryjanowski P. (2013). The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. *PLoS ONE* 8: e64634. (doi: 10.1371/journal.pone.0064634).
- Dominoni D. M., Goymann W., Helm B. a Partecke J. (2013). Urban-like night illumination reduces melatonin release in European blackbirds (*Turdus merula*): implications of city life for biological time-keeping of songbirds. *Frontiers in zoology*, 10, 60.
- Dominoni D. M., Quetting M. a Partecke J. (2013). Long-term effects of chronic light pollution on seasonal functions of European blackbirds (*Turdus merula*). *PLoS ONE* 8, e85069. (doi: 10.1371/journal.pone.0085069).
- Dominoni D. M. Van't Hof T. J. a Partecke J. (2015). Social cues are unlikely to be the single cause for early reproduction in urban European blackbirds (*Turdus merula*). *Physiology & Behavior* 142, 14-19.
- Dyrce A. (1963). Comparative studies on the avifauna of wood and park. *Acta ornithologica*, 12, 177-208.
- Endler J. A. (1986). *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Evans K. L., Gaston K. J., Frantz A. C., Simeoni M., Sharp S. P., McGowan A., Dawson D. A., Walasz K., Partecke J., Burke T. a Hatchwell B. J. (2009). Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276, 2403-2410.

- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. a Hatchwell B. J. (2009). The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos* 118, 251-259.
- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A., Simeoni M. & Hatchwell B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos* 118, 774-782.
- Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M. a Gaston K. J. (2010). A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews* 85, 643-667.
- Evans K. L., Chamberlain D. E., Hatchwell B. J., Gregory R. D. a Gaston K. J. (2011). What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17, 32-44.
- Evans K. L., Newton J., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. a Hatchwell B. J. (2012). Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos* 121, 634-640.
- Farner D. S. a Lewis R. A. (1971). Photoperiodism and reproductive cycles in birds. *Photophysiology* 6, 325-370.
- Farner D. S., Donham R. S., Matt K. S., Mattocks P. W. J., Moore M. C. a Wingfield J. C. (1983). The nature of photorefractoriness. In *Avian endocrinology: environmental and eco-logical perspectives* (ed. S. Mikami, K. Homma a M. Wada), pp. 149-166. Japan Science Society Press/Springer, Tokyo/Berlin.
- Fey K., Vuorisalo T, Lehtikainen A. a Seonen V. (2015). Urbanisation of the wood pigeon (*Columba palumbus*) in Finland. *Landscape and urban Planning* 134, 188-194.
- Forstmeister W. a Weiss I. (2004). Adaptive plasticity in the nest- site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104, 487-499.
- Fudickar A. M. a Partecke J. (2012). The flight apparatus of migratory and sedentary individuals of a partially migratory songbird species. *PLoS ONE* 7, e51920. (doi: 10.1371/journal.pone.00519220).
- Fuchs R., Škopek J., Formánek J. a Exnerová A. (2002). Atlas hnízdního rozšíření ptáků Prahy. Česká společnost ornitologická, Praha.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K., (eds), (1982). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Aula, Wiesbaden, Germany.

- Goretskaia M. I. (2004). Song structure and singing behaviour of willow warbler *Phylloscopus trochilus acredula* in populations of low and high density. *Bioacoustics* 14, 183-195.
- Gowaty P. A. (1993). Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *American Naturalist*, 263-280.
- Greenwood P. J. a Harvey P. H. (1977). Feeding strategies and dispersal of territorial passerines: a comparative study of the blackbird *Turdus merula* and the greenfinch *Carduelis chloris*. *Ibis* 119, 528-531.
- Grimm N. B., Faeth S. H., Golubiewski N. E., Redman C. L., Wu J., Bai X. a Briggs J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science* 319, 756-760.
- Groom D. W. (1993). Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird Study* 40, 55-62.
- Gyllenberg M., Kisdi É. a Utz M. (2011). Body condition dependent dispersal in a heterogenous environment. *Theoretical Population Biology* 79, 139-154.
- Haskell D. G., Knupp A. M. a Schneider M. C. (2001). Nest predator abundance and urbanization. In *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*, pp. 243-258, Springer US.
- van Heezik Y., Smyth A., Adams A. a Gordon J. (2010). Do domestic cats impose an unsustainable harvest on urban bird populations?. *Biological Conservation* 143, 121-130.
- Hoelzel A. (1989). Territorial behaviour of the Robin *Erithacus rubecula*: the importance of vegetation density. *Ibis* 131, 432-436.
- Heryán J. (2013). Vliv morfologických a behaviorálních charakteristik kosa černého na rozptylové vzdálenosti v městském prostředí. Diplomová práce, Univerzita Palackého, Olomouc.
- Ibáñez-Álamo J. D. a Soler, M. (2010). Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biological Journal of the Linnean Society* 101, 759-766.
- Immelmann K. (1971). Ecological aspects of periodic reproduction. *Avian biology* 1, 341-389.
- Karlsson J. a Källander H. (1977). Fluctuations and density of suburban populations of the Blackbird *Turdus merula*. *Ornis Scandinavica* 8, 139-144.

- Klausnitzer B. (1989). Verstadterung von Tieren. Die Neue Brehm-Bucherei, Wittenberg, Lutherstadt.
- Kokko H. (1999). Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68, 940-950.
- Landmann A. (1991). Habitatpräferenz, Dynamik der Raumnutzung und Bestandstruktur bei Dorfamseln (*Turdus merula*). *Journal of Ornithology* 132, 303-318.
- Ludvig E. (1995). The effect of nest-height on the seasonal pattern of breeding success in blackbirds *Turdus merula*. *Ardea* 83, 411-418.
- Luniak M. (1981). The birds of the park habitats in Warsaw. *Acta ornithologica* 18, 335-370.
- Luniak M., Mulsow, R. a Walasz K. (1990). Urbanization of the European blackbird expansion and adaptations of urban population. In *Urban ecological studies in central and eastern Europe* (ed. Luniak M.), pp. 187-198, International Symposium Warszaw, Polish Academy of Science, Warszaw, Poland.
- Luniak M. (2004). Synurbanization — adaptation of animal wildlife to urban development. In: *Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation* (eds Shaw WW, Harris LK, Vandruff L), pp. 50–55. Tucson, AZ.
- Marchant J., Hudson R., Carter S. P. a Whittington P. (1990). *Population Trends in British Breeding Birds*, British Trust for Ornithology, Tring, Hertfordshire, UK.
- Marchant J. a Whittington P. (1990). Common birds census: 1988-1989 Index report. *BTO News* 171, 9-12.
- Marzluff J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In *Avian ecology and conservation in an urbanizing World* (eds. Marzluff J. M., Bowman R. a Donnelly R.), pp. 331-364, Springer Science and Business Media, New York, US.
- McGregor P. K. a Dabelsteen T. (1996). Communication networks. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*.(ed. Kroodsma D. E. a Miller E. H.), pp. 409-425, Ithaca, New York, Comstock.
- Michler S. P., Nicolaus M., Ubels R., van der Velde M., Komdeur J., Both C. a Tinbergen J. M. (2011). Sex-specific effects of the local social environment on juvenile post-fledging dispersal in great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 1975-1986.
- Miller J. R. a Hobbs R. J. (2002). Conservation where people live and work. *Conservation biology* 16, 330-337.

- Møller A. P. (1988). Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos* 53, 215-221.
- Møller A. P. (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159, 849-858.
- Møller A. P. (2010). Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology* 21, 365-371.
- Møller A. P., Erritzøe J. a Nielsen J. T. (2010). Causes of interspecific variation in susceptibility to cat predation on birds. *Chinese Birds* 1, 97-111.
- Møller A. P., Diaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. a Tryjanowski P. (2012). High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia* 170, 867-875.
- Møller A. P. a Ibáñez-Álamo J. D. (2012). Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization. *Animal Behaviour* 84, 341-348.
- Møller A. P., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Markó G. a Tryjanowski P. (2013). Change in flight initiation distance between urban and rural habitats following a cold winter. *Behavioral Ecology* 24, 1211–1217.
- Møller A. P., Diaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. a Tryjanowski P. (2015). Urbanized birds have superior establishment success in novel environments. *Oecologia* 178, 943–950.
- Morton E. S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109, 17-34.
- Murton R. K. a Westwood N. J. (1977). *Avian breeding cycles*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Nemeth E. a Brumm H. (2009). Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal behaviour* 78, 637-641.
- Nemeth E., Pieretti N., Zollinger S. A., Geberzahn N., Partecke J., Miranda A. C. a Brumm H. (2013). Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280, 2012-2798.
- Newton I. (2008). *The migration ecology of birds*. Elsevier, London, UK.
- Osborne P. a Osborne L. (1980). The contribution of nest site characteristic to breeding-success among blackbirds *Turdus merula*. *Ibis* 122, 512-517.

- Partecke J., Van't Hof T. a Gwinner E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences?. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 271, 1995-2001.
- Partecke J., Van't Hof T. a Gwinner E. (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology* 36, 295-305.
- Partecke J., Gwinner E. a Bensch S. (2006). Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology* 147, 549-552.
- Partecke J., Schwabl I. a Gwinner, E. (2006). Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology* 87, 1945-1952.
- Partecke J. a Gwinner E. (2007). Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology* 88, 882-890.
- Richner H. (1989). Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology* 58, 427-440.
- Rutkowski R., Rejt Ł., Gryczyńska-Sięmiątkowska A. a Jagólkowska P. (2005). Urbanization gradient and genetic variability of birds: example of kestrels in Warsaw. *Berkut* 14, 130-136.
- Ryan M. J. a Brenowitz E. A. (1985). The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126, 87-100.
- Samaš P., Heryán J. a Grim T. (2013). Jak urbanizace ovlivňuje rozptylové chování kosa černého (*Turdus merula*)? *Sylvia* 49, 21–38.
- Samaš P., Grim T., Hauber M. E., Cassey P., Weidinger K., Evans K. L. (2013b). Ecological predictors of reduced avian reproductive investment in the southern hemisphere. *Ecography* 36, 809–818.
- Shields W. M. (1982). *Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex*. State University of New York Press, Albany, New York.
- Shochat E., Warren P. S., Faeth S. H., McIntyre N. E. a Hope D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology a Evolution* 21, 186-191.

- Schwabl H. (1983). Ausprägung und Bedeutung des Teilzugverhaltens einer südwestdeutschen Population der Amsel *Turdus merula*. *Journal für Ornithologie* 124, 101-116.
- Schwabl H., Schwabl-Benzinger I. a Farner D. S. (1984). Relationship between migratory disposition and plasma levels of gonadotrophins and steroid hormones in the European blackbird. *Naturwissenschaften* 71, 329-331.
- Slabbekoorn H., Ellers J. a Smith T. B. (2002). Birdsong and sound transmission: The benefitsof reverberations. *The Condor* 104, 564-573.
- Snow D. W. (1958). *A study of blackbirds*. British Museum, London.
- Sol D., Lapiedra O. a González-Lagos C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85, 1101-1112.
- Sol D., González-Lagos C., Moreira D., Maspons J. a Lapiedra O. (2014). Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology letters* 17, 942-950.
- Sorace A. (2002). High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. *Ornis Fennica* 79, 60-71.
- Stephan B. (1999). *Die Amsel: die Neue Brehm-Bücherei Bd. 95*. Westarp Wissenschaften: Hohenwarsleben.
- Stracey C. M. (2011). Resolving the urban nest predator paradox: the role of alternative foods for nest predators. *Biological Conservation* 144, 1545-1552.
- Svensson E. (1995). Avian reproductive timing: when should parents be prudent? *Animal Behaviour* 49, 1569-1575.
- Thomson A. L. (1950). Factors determining the breeding seasons of birds: an introductory review. *Ibis* 92, 173-184.
- Tomiałojć L. (1993). Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primeval forest of Białowieża (Poland). Part 1. Breeding numbers, distribution and nest sites. *Acta Ornithologica* 27, 131–157.
- Tryjanowski P., Sparks T. H., Biadun W., Brauze T., Hetmanski T., Martyka R., Skórka P., Indykiewicz P., Myczko L., Kunysz P., Kawa P., Czyz S., Czechowski P., Polakowski M., Zduniak P., Jerzak L., Janiszewski T., Gołowski A., Dudu L., Nowakowski J. J., Wuczynski A. a Wysocki D. (2015). Winter bird assemblages in rural and urban environments: A national survey. *PLoS ONE* 10, e0130299 (doi: 10.1371/journal.pone.0130299).

- United Nations Population Division. (2006). World Urbanization Prospects: The 2005 Revision. United Nations, New York.
- Vitousek P. M., Mooney H. A. Lubchenco J. a Melillo J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Vogrin M. (2000). Nest height and nesting losses of rural and urban Blackbirds *Turdus merula*. *Ornis Svecica* 10, 149-154.
- Weidinger K. (2001). Does egg colour affect predation rate on open passerine nests? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49, 456-464.
- Wiley R. H. a Richards D. G. (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3, 69-94.
- Wingfield J. C., Hegner R. E., Dufty Jr. A. M. a Ball G. F. (1990). The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136, 829-846.
- Wysocki D. (2001). Breeding avifauna of the Zeromski Park in Szczecin. In: Indykiewicz P., Barczak T. a Kaczorowski G (eds.) Biodiversity and ecology of animal populations in urban environments. NICE, Bydgoszcz, pp. 197-200.
- Wysocki D. (2002). Biometrical analysis of an urban population of the blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin in Poland. *Ring* 24, 69-76.
- Wysocki D., Adamowicz J., Koñciów R., Ęmietana P. (2004). Breeding territory in an urban population of European Blackbird *Turdus merula*. *Ornis Fennica* 81, 1-12.
- Wysocki D., Adamowicz J., Kosciow R. a Smietana P. (2004). The size of breeding territory in an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland). *Ornis Fennica* 81, 1-12.
- Wysocki D. a Walasz K. (2004). Two Blackbird females sharing the same nest. *Acta Ornithologica* 39, 47-49.
- Wysocki D. (2004). Alternative mating strategies in the urban population of the European Blackbird *Turdus merula* in Szczecin (NW Poland). *Ardea* 92, 103-107.
- Wysocki D. (2005). Nest site selection in the urban population of Blackbirds *Turdus merula* of Szczecin (NW Poland). *Acta ornithologica* 40, 61-69.
- Zeman V. (2014). Vliv synurbanizace na ptačí populace. Bakalářská práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta.