

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie**



**Vliv morfologických a behaviorálních charakteristik kosa černého  
na rozptylové vzdálenosti v městském prostředí**

Diplomová práce

**Autor: Josef Heryán**

N1051 – Zoologie  
prezenční studium

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

Olomouc 2013

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou prací vypracoval samostatně pod vedením Doc. RNDr. Tomáše Grima, Ph.D. za použití uvedených zdrojů a literatury.

V Olomouci dne:

Podpis autora:

## **Poděkování**

Přednostně chci poděkovat vedoucímu práce Tomáši Grimovi za čas věnovaný konzultacím, pomoc v terénu a mnoho cenných rad ohledně zpracování a formálních úprav této práce. Velký dík patří také Peteru Samašovi a Tomáši Koutnému za velkou pomoc v terénu a mnoho rad o metodice a statistickém zpracování. Za pomoc s chytáním a kroužkováním patří dík Aleně Dvorské, Milanu Fictumovi, Anežce Gazárkové, Jindrovi Sedláčkovi, Lucii Turčokové a Janě Weiszensteinové. Svými pozorováními okroužkovaných kosů přispěli následující pozorovatelé: Laďa Holec, Martin Jurečka, Ilona Jurečková, Petr Kafka, Jaroslav Koleček, Vratislav Pauček, Luděk Petrilák, Kateřina Ševčíková, Šárka Zehnalová. Dvě zpětná pozorování poskytla Kroužkovácí stanice Národního muzea Praha. Děkuji magistrátu města Olomouc za povolení k výzkumu (SmOI/ŽP/55/6181 b/2009/Př). Děkuji také za finanční podporu ze studentských projektů 2012/018 a 2013/018 Univerzity Palackého.

## BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

**Jméno a příjmení autora:** Josef Heryán

**Název práce:** Vliv morfologických a behaviorálních charakteristik kosa černého na rozptylové vzdálenosti v městském prostředí

**Typ práce:** Diplomová práce

**Pracoviště:** Katedra zoologie

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

**Rok obhajoby práce:** 2013

### Abstrakt

Stále více ptačích druhů se přizpůsobuje rostoucím člověkem osídleným oblastem. Jedním z vhodných modelových druhů ptáků pro studium vlivu urbanizace na ptačí biologii a ekologii je kos černý (*Turdus merula*). Zhruba 200 let, tj. několik desítek generací, trvající urbanizační proces stačil k tomu, aby se městské a neměstské populace kosů stačily odlišit fyziologicky, chováním i hnízdní biologii. Úspěšná kolonizace městského prostředí původními přírodními populacemi může být usnadněna lokálními adaptacemi a fenotypovou nebo genotypovou divergencí od zdrojové populace. Tyto procesy jsou dále podpořeny omezeným rozptylem do a z nového biotopu. U mnoha druhů pěvců je známa vyšší rozptylová aktivita u mladých jedinců a u samic, které hledají kvalitnější teritoria, zatímco starší samci mají tendenci zůstat a obhajovat původní teritoria. Studoval jsem, zda v městské populaci kosa černého existují rozdíly v rozptylové aktivitě mezi pohlavími a věkovými třídami a dále zda rozptyl souvisí s fenotypem jedinců nebo s jejich chováním. Ke studii jsem využil 480 (242 juv., 238 ad.) individuálně značených jedinců, u kterých jsem zjišťoval rozptylové vzdálenosti. Kosi celkově vykazovali výraznou sedentárnost (průměrný rozptyl ~100 m). Rozdíl v rozptylech mezi pohlavími nebyl průkazný, ale mladší jedinci dispergovali statisticky významně více než staří. Z měřených morfologických znaků pouze délka tarsu negativně korelovala s rozptylem. Zdá se, že morfologické znaky u městských kosů, kteří jsou tak vysoce sedentární, nejsou významné pro vysvětlení rozptylových vzdáleností. Z behaviorálních znaků jsem větší rozptyl zjistil u ptáků, kteří používali jako únikovou strategii odlet oproti útěku, což naznačuje menší pohyblivost u nebojácnějších jedinců, kteří jsou pro městskou populaci typičtí.

**Klíčová slova:** rozptyl, morfologické znaky, behaviorální znaky, urbanizace, městská populace, kos černý, *Turdus merula*

**Počet stran:** 34

**Počet příloh:** 0

**Jazyk:** Český

## **BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION**

**Autor's first name and surname:** Josef Heryán

**Title:** Influence of morphological and behavioural traits on blackbird dispersal in urban environment

**Type of thesis:** Diploma thesis

**Department:** Department of Zoology

**Supervisor:** Doc. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

**The year of presentation:** 2013

### **Abstract**

There is an increasing number of bird species that adapt to growing areas inhabited by humans. The blackbird (*Turdus merula*) is one of the suitable avian model species for the study of the influence of the urbanization process on bird populations. The urbanization process lasting approximately 200 years, i.e. several dozens of generations, provided plenty of time to rural and urban populations of the Blackbird to differentiate in terms of physiology, behaviour or nesting biology. Successful colonization of urban environments by the former natural populations can be made easier by local adaptations and phenotypic or genotypic divergence from source populations. Those processes are further supported by the limited dispersal to and from the new habitat. Many song-bird species show a higher dispersal of juvenile birds or females who are seeking better quality territories while the adult males have a tendency to stay and defend the former territory. I studied an urban Blackbird population to test these general patterns of dispersal activity among sexes and age classes and, further, whether the dispersal is related to the individual bird's phenotype or its behaviour. In the present study, I analyzed dispersal distances of 480 individually banded birds (242 juv., 238 ad.). The Blackbirds generally showed strong sedentariness (the average dispersal ~100 m). The differences in dispersal between sexes were not statistically significant but the juvenile birds dispersed more than old birds. Within the suite of the measured morphological traits, only the tarsus length negatively correlated with dispersal. Thus, morphological traits do not seem to be important to explain variation in the dispersal of urban Blackbirds, perhaps due to this species' high sedentariness. Regarding the behavioural traits, I found that birds using fly-off instead of run-off escape strategy have a higher rate of dispersal. This suggests the role of lower mobility of the less timid individuals typical for the urban population.

**Key words:** dispersal, morphological traits, behavioural traits, urbanization, urban population, blackbird, *Turdus merula*

**Number of lists:** 34

**Number of attachments:** 0

**Language:** Czech

## Obsah

1. Úvod .....	8
1.1. Definice rozptylu .....	8
1.2. Příčiny rozptylu .....	8
1.3. Důsledky rozptylu.....	11
1.4. Urbanizace a její vliv na kosa černého .....	12
1.5. Cíle práce a hypotézy .....	14
2. Metodika .....	15
2.2. Měření.....	15
2.3. Hodnocení rozptylu a analýza dat.....	17
3. Výsledky.....	19
3.1. Rozptylové vzdálenosti a rozdíly v typech rozptylu .....	19
3.2. Vliv věku, pohlaví a času na rozptyl .....	20
3.3. Vliv morfologických znaků na rozptyl.....	20
3.4. Vliv behaviorálních znaků na rozptyl.....	22
4. Diskuze .....	23
4.1. Rozptyl kosa černého v městském prostředí .....	23
4.2. Rozdíly v typech rozptylu .....	23
4.3. Vliv věku, pohlaví a času na rozptyl .....	24
4.4. Vliv morfologických znaků na rozptyl.....	25
4.5. Vliv behaviorálních znaků na rozptyl.....	26
Závěr.....	28
Literatura.....	29

# 1. Úvod

## 1.1. Definice rozptylu

Pohyb jedinců a jejich následná věrnost či nevěrnost místu rozmnožování je jedním z nejdůležitějších ekologických parametrů a je důležitým tématem nejen v ekologii, ale také v ochraně přírody nebo evoluční biologii (Dobson 2013). Je také zásadní pro chápání dynamiky metapopulací (Dawideit et al. 2009). Ačkoli většina ekologických podmínek, které vedou k rozptylu je dobře prostudována, příčiny individuální variability v rozptylových schopnostech jsou méně známé (Quinn et al. 2011). Proto jsem se tomuto tématu věnoval ve své práci.

Rozptyl („*dispersal*“) je definován jako jednosměrný pohyb jedinců z jejich místa narození nebo vylíhnutí na místo, kde se reprodukují (Greenwood & Harvey 1982, Shields 1982, Newton 2008). Pokud jedinec zůstává na místě nebo v blízkosti místa narození či vylíhnutí, jedná se o filopatii („*philopatry*“; Shields 1982). U rozptylu ptáků se rozlišuje stav, kdy se jedinec vyskytuje na stejném hnízdišti ve dvou po sobě následujících hnízdních sezónách, v tomto případě se jedná se o věrnost místu hnízdění („*site-fidelity*“). Mezi věrností k místu hnízdění a rozptylem ale neexistuje ostrá hranice (Newton 2008). Studie zaměřené na rozptyl a věrnost k místu hnízdění ptáků používají definici rozptylu podle toho, jaké věkové třídy se týká (Newton 2008). Rozptyl juvenilních jedinců je pohyb mladých jedinců z místa vylíhnutí na místo první reprodukce („*natal dispersal*“). Hnízdní rozptyl je definován jako pohyb starých jedinců mezi hnízdními obdobími („*breeding dispersal*“). Rozptyl mimo hnízdní období („*non-breeding dispersal*“, „*wintering dispersal*“) je definován jako rozptyl ze zimoviště na zimoviště v dalších letech (Newton 2008). Rozptyl je vyjadřován buď jako vzdálenost, kterou jedinec urazí nebo jako proporce emigrovaných jedinců z populace (Clarke et al. 1997).

## 1.2. Příčiny rozptylu

Usazení se v místě narození či vylíhnutí bez rozptylu není příliš časté. Ovšem rozptylové vzdálenosti u juvenilních jedinců nejsou zpravidla příliš velké a závisí na konkrétním druhu (Berthold 2001). Např. u pěvců řada studií prokázala nízké rozptylové vzdálenosti u juvenilních jedinců navzdory vyššímu riziku příbuzenského křížení (Weatherhead & Forbes 1994). Rozptylová aktivita juvenilních jedinců může záviset na tom, zda se jedná o populaci migrující nebo nemigrující. U migrujících pěvců je znám nižší rozptyl mladých jedinců než u pěvců sedentárních (Weatherhead & Forbes 1994).

Nejvyšší je intenzita rozptylu prvních několik týdnů až měsíců po vylétnutí z hnízda („*post-fledging exploration*“; Baker 1993). U nemigrujících druhů může být rozptylová aktivita posunuta i



do první zimy i následující hnízdní sezóny (Baker 1993, Berthold 2001). U některých druhů pěvců bylo zjištěno, že mladí ptáci začínají vyhledávat budoucí místa k hnízdění již po ukončení rodičovské péče (Baker 1993). Rozptylová aktivita je pravděpodobně řízena hlavně vnitřními faktory, které jsou stále málo známé (Berthold 2001). Pravděpodobně se jedná o kombinaci působení steroidního hormonu kortikosteronu, jehož zvýšená hladina společně s tělesnou kondicí a sociálními faktory zvyšuje pohybovou aktivitu a rozptylové chování (Belthoff et al. 1998, Gyllenberg et al. 2011). Kromě vnitřních faktorů je výsledek rozptylu ovlivněn zejména konkurencí o teritoria. Důležitou roli hraje také stáří jedinců nebo datum začátku hnízdění v sezóně (Berthold 2001).

U mnoha druhů se rozptyl liší ve věkových třídách a mezi pohlavími. Pro pěvce je typické, že se zvyšujícím se věkem stoupá tendence k věrnosti hnízdnímu teritoriu a je silnější rozptyl u samic a mladých ptáků (Greenwood & Harvey 1976a,b, 1982, Clarke et al. 1997, Berthold 2001, Newton 2008). U některých pěvců jsou rozptylové vzdálenosti naopak prokazatelně větší u samců, např. u bělořita šedého *Oenanthe oenanthe* (Brooke in Clarke et al. 1997). Rozdílnost v rozptylu mezi pohlavími může být vysvětlena rozdíly v konkurenci o zdroje, konkurencí uvnitř jednoho pohlaví při párování nebo rozdíly mezi pohlavími při vyhýbání se příbuzenskému křížení (Johnson & Gaines 1990, Szulkin & Sheldon 2008).

Rozptyl samic může být také ovlivněn výsledkem hnízdění. U řady druhů ptáků je známo, že samice s větší pravděpodobností opouštějí místa neúspěšného hnízdění než místa, kde byla mláďata úspěšně vyvedena (Bensch & Hasselquist 1991, Winkler et al. 2004). Intenzita rozptylu samců se může také měnit s hustotou populace. Samci dispergují méně, pokud klesá i počet dostupných teritorií v okolí, zatímco u samic není rozptyl počtem volných teritorií ovlivněn (Eikenaar et al. 2008). Základním předpokladem závislosti rozptylu na hustotě populace je zvýšená fitness jedinců, kteří opustí původní populaci s vysokou hustotou (Matthysen 2005). Důležitou roli ve výběru vhodného teritoria může hrát také lokální poměr pohlaví. Mladí jedinci se spíše vyhýbají oblastem s převahou samic, kde je dostupnost zdrojů nižší než v oblastech s převahou samců (Nicolaus et al. 2012).

Rozptyl mladých jedinců z hnízd i rozptyl starých jedinců na hnízdiště je nižší u druhů o vysokých početnostech a u druhů s velkými areály rozšíření. Paradis et al. (1998) studovali vliv prostředí, početnosti, rozšíření, morfologie a migrace na rozptyl u 75 druhů britských ptáků. Zjistili, že morfologické charakteristiky (délka křídla, zobáku a tarsu) nejsou v přímé korelaci s rozptylovými vzdálenostmi. Rozptyl migrujících druhů se ukázal větší než u druhů stálých. Dále objevili pozitivní vztah mezi rozptylovou vzdáleností na hnízdiště a poklesem početnosti u

migrantů, ale ne u rezidentů. U kosa černého (n=3372) bylo více než 50 % jedinců zjištěno poblíž místa kroužkování a jejich rozptylová vzdálenost byla menší než jeden kilometr.

Pohyb jedinců v prostoru vyžaduje určité náklady. Tyto náklady mohou být sníženy, pokud mají jedinci morfologické, fyziologické nebo behaviorální znaky, které usnadňují rozptyl a zároveň jejich nositele zvýhodňují před jinými jedinci (Cote et al. 2010). Dingemanse et al. (2003) zjistili u sýkory koňadry (*Parus major*) silnější rozptyl u agresivnějších a nebojácnějších jedinců. Quinn et al. (2011) zjistili u téhož druhu také spojitost mezi specifickými znaky chování jedinců (agresivita, socialita, explorační chování) a rozptylovými vzdálenostmi. Tyto specifické znaky ale mohou ovlivňovat rozptyl nepřímo tím, že jsou v korelaci s jinými faktory rozptylu.

Rozptyl jedinců na hnízdní teritoria u lejska bělokrkého studovali Pärt & Gustafsson (1989). Samice vykazovaly vyšší rozptyl než samci. Jen 8 % samců a 2 % samic znovu obsadili předchozí hnízdní budky. Nejistili žádný vztah individuální tělesné velikosti a kondice na rozptylu jedinců. U mladých samic celkový neúspěch hnízdění nebo snížení počtu vyvedených mláďat byl spojen s rozptylem na delší vzdálenosti. Ale u starších samic neměla úspěšnost hnízdění na rozptyl vliv. Podle autorů rozptylová vzdálenost na hnízdiště odráží individuální výběr mezi dostupnými teritorii, ve kterých jedinci s nízkými znalostmi vhodných teritorií v prostředí potřebují větší rozptyl k nalezení vhodného hnízdního teritoria.

Pro rozptylové vzdálenosti může být dostupnost kvalitního teritoria klíčová. Paradis et al. (1998) zjistili průkazně větší rozptyl druhů, kteří žijí v mokřadech oproti druhům žijícím na suchých stanovištích. Mokřadní druhy jsou nuceny z důvodu omezeného množství vhodného prostředí dispergovat na velké vzdálenosti. Andreu & Barba (2006) zjistili u sýkory koňadry v homogenním prostředí pomerančových plantáží ve Španělsku vysokou věrnost k hnízdnímu teritoriu (67 %). Pravděpodobnost změny teritoria nebyla závislá na pohlaví, ale u mladých ptáků byl zaznamenán větší pohyb než u starých. U jedinců, kteří změnili hnízdní teritorium, byla rozptylová vzdálenost v 92 % menší než 200 m a u párů, kde si jedinci zůstali věrní, se v 74 % hnízdní teritorium nezměnilo.

Rozptylové vzdálenosti jedinců mohou být také závislé na datu jejich líhnutí. U sýkory babky (*Poecile palustris*) zjistil Nilsson (1989) že u samců byl rozptyl pozitivně závislý na populační hustotě a datu vylíhnutí. U samic byla pozitivní závislost na hustotě, počtu sourozenců a délce křídla. Dříve vylíhlé samice dispergovaly na větší vzdálenosti. Samci byli silně ovlivňováni hustotou populace. Později vylíhlí samci měli menší úspěšnost začlenění se do stávající populace, čímž měli také větší rozptylovou vzdálenost než dříve vylíhlí samci.

Věrnost k místu hnízdění u rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) s ohledem na úspěšnost hnízdění a charakter biotopu sledovali Sedláček & Fuchs (2008). Věrnost k místu

hnízdění mezi lety byla u samců průměrně 46 % a u samic 31 %. Nebyl zjištěn žádný vliv věku na věrnost. Samci se vraceli do původního teritoria ze 44 %. Samice se vrátily z 53 %. Samci i samice opouštěli průkazně méně teritoria s větším zastoupením stromů než teritoria zastavěná. Rozptylové vzdálenosti v případě samců dosahovaly průměrně 200 m a samic 330 m.

Celkově je tedy rozptylová aktivita závislá na mnoha faktorech, které spolu mohou korelovat. Rozptyl se liší mezi pohlavími, s věkem i mezi populacemi, kde jsou rozdíly determinovány dobou genetické izolace mezi populacemi. Závisí také na hustotě a struktuře populace nebo dostupnosti zdrojů v prostředí.

### **1.3. Důsledky rozptylu**

Lokální konkurence o zdroje vede k rozdílům v disperzní aktivitě a může způsobovat změny v poměru pohlaví v populaci (Gowaty 1993). Buď lokální konkurence způsobí odlišnou věrnost místu vylíhnutí – mláďata jednoho pohlaví nebudou dispergovat, nebo jedno pohlaví určitou dobu zůstane v místě vylíhnutí a dispergovat začne až později. Může také existovat rozdílná konkurence o zdroje mezi rodiči a mláďaty různého pohlaví, což se projeví odlišnými rozptylovými vzdálenostmi mezi mladými samci a samicemi (Gowaty 1993). Rozhodování jedinců dispergovat z místa vylíhnutí může ovlivnit jejich budoucí fitness (Hansson 2004), pro samce je zpravidla výhodnější nedispergovat a zůstat v místě vylíhnutí, pro samice je naopak výhodnější hledat kvalitnější teritoria v okolí (Hansson 2004). Sociální faktory, které ovlivňují rozhodnutí dispergovat, nejsou zcela známy (Michler 2011). Hlavní rozdíl ve fitness mezi jedinci, kteří jsou filopatričtí a jedinci kteří dispergují, spočívá ve větších nákladech na přemístění dispergujících jedinců. Navíc místo, kam se jedinec přemístil, nemusí být výhodnější než místo původní. Z důvodu variability prostředí je složité určit, zda je strategie rozptylu nebo fidelita výhodnější. Výhody obou strategií se tedy mohou měnit v závislosti na změnách v prostředí (Bélíchon et al. 1996).

Jedinci mnoha druhů často využívají hnízdní teritoria po více let, navíc také mohou zimovat na stejných místech jako minulý rok. Při věrnosti k místu hnízdění i zimování mohou jedinci profitovat ze znalostí lokality, což se projeví v úspěchu hnízdění nebo získávání potravy (Newton 2008). Zdá se tedy, že věrnost k místu hnízdění nebo k zimovišti je výhodnější, ale výhodný je také rozptyl, který snižuje riziko příbuzenského křížení, lokální hustotu a tedy i vnitrodruhovou kompetici (Newton 2008). Intenzita rozptylu je také ovlivňována dostupností potravy (Pärn et al. 2012). U vrabce domácího (*Passer domesticus*) je rozptyl intenzivnější s rostoucím počtem mladých jedinců v prostředí s nedostatkem potravních zdrojů, naopak v prostředí s dostatkem potravy není intenzita rozptylu tak výrazná (Pärn et al. 2012). Genetickou divergencí a genetickým tokem mezi populacemi městských parků a neměstskými se u sýkory koňadry zabývali Björklund

et al. (2010). Zjistili, že přírodní populace jsou většinou zdrojovými a městské ztrátovými. Parkové populace mohou být také izolovány od neměstských a jejich dynamika má metapopulační charakter s opakující se kolonizací a vymíráním, což vede k ochuzení genetické variability oproti populacím neměstským.

Mezi hlavní důsledky rozptylu patří krátkodobé změny ve struktuře populace nebo snižování konkurence jedinců v populaci a rizika příbuzenského křížení. Sedentární jedinci mohou naopak profitovat ze znalosti lokality. Výsledný rozptyl je tedy důsledkem kompromisu (trade-off) mezi výhodami a nevýhodami spojenými s alternativními strategiemi filopatrie vs. rozptyl.

#### **1.4. Urbanizace a její vliv na kosa černého**

Proces urbanizace má silný vliv na abiotické prostředí i organismy v něm žijící. Mimo jiné působí také na rozptyl a migraci řady druhů ptáků (Gaston 2010). Městské prostředí ovlivňuje charakter celého ptačího společenstva (Blair 1996). Ve městech jsou zpravidla společenstva druhově chudá, ale vyznačují se větší hustotou a dominancí několika málo druhů (Beissinger & Osborne 1982, Anderies et al. 2007). Urbanizace může vést k omezení migračního chování u řady druhů městských ptáků (Partecke & Gwinner 2007). Změny v migračním chování jsou pravděpodobně důsledek zvýšené pravděpodobnosti přežívání během zimního období, což je způsobeno mírnějším klimatem a lepší potravní nabídkou v městském prostředí (Luniak 2004, Partecke & Gwinner 2007).

Na začátku 19. století začali kosi černí postupně osidlovat evropská města a vytvořili oddělené populace oproti původním lesním populacím (Evans et al. 2010). Poprvé byla městská populace kosa černého zaznamenána v roce 1820 v Německu, ovšem stále řada měst svou populaci kosa černého nemá, hlavně na východě Evropy, kde je proces urbanizace pomalejší než na západě (Evans et al. 2010). Urbanizace se skládá ze tří fází: migrace, adaptace a rozptyl. Kosi obvykle poprvé přicházeli do městského prostředí v zimním období, což je patrné i v současnosti kdy se v řadě měst vyskytují jen v zimních měsících, ale nehnízdí zde (Evans et al. 2010). Existují dva základní modely kolonizace městského prostředí. Urbanizace mohla proběhnout nezávisle na jiných městských populacích ptáky z lesního prostředí (model nezávislé kolonizace). Alternativní hypotéza říká, že následné rozšiřování do dalších městských oblastí bylo způsobeno už jedinci urbanizovanými (model skokové kolonizace; Evans et al. 2009b). Napříč východním Palearktem mají městské populace kosa černého menší genetickou diverzitu než populace neměstské a daleko více se liší jedna od druhé než od neměstských, což naznačuje, že urbanizace spíše proběhla podle modelu nezávislé kolonizace (Evans et al. 2009b).

Jako odpověď na změny v lokálních podmínkách se populace kosa černého v městském prostředí liší v mnoha aspektech od populace neměstské (Partecke et al. 2006, Partecke & Gwinner 2006, Evans et al. 2009a, Evans et al. 2010). Populace městských kosů mají větší hnízdní hustotu (Møller et al. 2012), prodlouženou hnízdní sezónu a denní aktivitu (Partecke et al. 2006). Dále se vyznačují dlouhověkostí, krotkostí, větší náchylností k albinismu (Partecke et al. 2006, Partecke & Gwinner 2006). Větší populační hustota městských populací oproti neměstským souvisí s délkou urbanizace. Møller et al. (2012) zjistili u některých evropských druhů ptáků, že čím delší je doba urbanizace, tím je rozdíl v hustotách městských a neměstských populací větší.

Úspěšná kolonizace městského prostředí může být způsobena lokální adaptací a fenotypovou nebo genotypovou divergencí od původní populace. Takový proces může být usnadněn omezeným rozptylem do a z nového biotopu. Je známa větší tendence k sedentárnosti u městských kosů, než u neměstských, která může být také způsobena ekologickou nebo genetickou divergencí mezi městskými a neměstskými populacemi (Evans et al. 2012) nebo také dřívějším hnízděním městských kosů (Partecke et al. 2004).

Urbanizační proces vede ke komplexním změnám v životních strategiích. Městské a neměstské populace se liší ve vlivu predace, mortality nebo dostupnosti potravy (Ibáñez-Álamo & Soler 2010, Martin 2004). V městské populaci zjistili Ibáñez-Álamo & Soler (2010) výrazně nižší míru predace, ale větší počet mláďat uhynulých hladem oproti neměstským populacím. Dostupnost potravy je tedy hlavní selekční tlak v městské populaci. Hnízdní predace je hlavní selekční tlak v lesních populacích. Uvedená studie však postrádá replikaci (tedy více studovaných populací) a její závěry jsou tedy jen předběžné.

Městské a neměstské populace kosa černého se od sebe odlišují také zpěvem (Nemeth & Brumm 2009, Mendes et al. 2011). Kosi ve městech zpívají hlasitěji nebo s vyšší frekvencí. Tato odlišnost ve zpěvu může být způsobena divergencí mezi oběma populacemi v procesu urbanizace. Může být ale také být výsledkem větší hlasové interakce v městské populaci, která se vyznačuje vyšší hustotou (Nemeth & Brumm 2009).

Jedním ze znaků městských kosů je jejich menší ostražitost a kratší úniková vzdálenost. Snižující se únikové vzdálenosti jako důsledek urbanizace studoval Møller (2008) u 44 běžných druhů ptáků v různém stupni adaptace k městskému prostředí. Městské populace měly kratší únikovou vzdálenost než neměstské populace stejného druhu. Druhy, které osídlily městské prostředí před mnoha generacemi, měly kratší únikové vzdálenost, než druhy, u kterých proběhla urbanizace relativně nedávno. Krátké únikové vzdálenosti v populacích, které jsou adaptované v městském prostředí, jsou důsledkem změn v chování a fyziologii jedinců.

Rozdíly v rozptylu mezi pohlavími a věkovými kategoriemi mohou u kosa černého souviset s hmotností (Lundberg 1985, Cresswell 1999). Hmotnost těla a množství podkožního tuku se mění během roku v závislosti na věku a pohlaví. Mladí jedinci jsou těžší na podzim a na jaře. U mladých jedinců a u samic je charakteristické snížení hmotnosti uprostřed zimy. Samci mají naopak nejvyšší hmotnost uprostřed zimy. Mladí jedinci a samice představují hlavní část jedinců, opouštějících původní plochy. Převaha samců může být ale také ovlivněna dominantním chováním. Podřízení jedinci, kteří zůstávají na ploše, většinou trpí vyšší mortalitou, ale mohou mít výhodu v dřívějším hnízdění (Lundberg 1985).

Za dobu urbanizace kosa černého, která trvá již zhruba 200 let, se městské populace významně adaptovaly na městské prostředí a v mnoha aspektech se odlišily od populací neměstských. Městské populace se vyznačují sníženou migralitou, dřívější dobou hnízdění, kratšími únikovými vzdálenostmi nebo větší populační hustotou.

### **1.5. Cíle práce a hypotézy**

Stále více ptačích druhů se přizpůsobuje rostoucím osídleným oblastem. Druhy kolonizující městské prostředí jsou nuceny měnit své životní strategie a s nimi spojené projevy chování. Dlouhodobý vliv urbanizace vede nakonec k divergenci populací vázaných na lidská sídla od původních populací v genetických i morfologických znacích. Kos černý jako modelový druh je pro studium vlivu urbanizace ideální díky jeho dlouho trvající urbanizaci (Evans et al. 2010). Ve své práci jsem se zaměřil na rozptylové vzdálenosti kosa černého v městském prostředí, a zda mají tyto vzdálenosti souvislost s morfologickými a behaviorálními znaky. Dalším cílem práce bylo zjistit, zda se liší různé typy rozptylu a jaké jsou rozdíly ve věkových třídách a mezi pohlavími.

Hypotézy:

1. Jedinci městské populace jsou v průměru (pro různé věkové třídy i obě pohlaví) silně filopatričtí a dispergují na krátké vzdálenosti (Evans et al. 2012).
2. Rozptyl jedinců z hnízda („natal dispersal“) je na větší vzdálenosti než rozptyl starých ptáků mezi hnízdními sezónami nebo zimovišti („adult dispersal“; Dingemanse et al. 2003).
3. Rozptyl samic je na větší vzdálenosti, než u samců. Rozptyl mladých ptáků je na větší vzdálenosti než rozptyl starých ptáků (Greenwood & Harvey 1976a,b, 1982, Berthold 2001, Newton 2008).
4. Mezi morfologickými znaky a rozptylovými vzdálenostmi existuje závislost. Větší jedinci dispergují na kratší vzdálenosti (Evans 2009a).
5. Rozptylová vzdálenost je ovlivňována behaviorálními znaky. Agresivnější a nebojácnější jedinci dispergují více (Fraser et al. 2001).

## 2. Metodika

### 2.1. Odchyt kosů

Terénní data jsem získal s pomocí spolupracovníků (viz Poděkování) v letech 2008-2013 na území města Olomouce (49°35'N, 17°15'E, 219 m n. m.). Odchyty kosů do nárazových sítí jsem prováděl hlavně v zimních měsících, kdy jsem využil shlukování kosů kolem umělých zdrojů potravy (pozemní „krmítka“), v menší míře jsem odchytoval také v letních měsících v příhodných biotopech. Urbánní jedince (n=435) jsem odchytoval v městských biotopech, hlavně sídlištích Povel, Nové sady a Neředín a městském parku Smetanovy sady (viz obrázek 1). U každého odchyceného jedince jsem určil pohlaví a věk (1K, 2K, +2K) podle Svenssona (1992). Dále jsem každého kosa okroužkoval jedním klasickým kovovým kroužkem (Kroužkovací stanice Národního muzea, Praha) a unikátní kombinací tří kroužků barevných (tj. na jedné noze dva barevné kroužky, na druhé noze jeden barevný a jeden kovový). Část kosů jsem také okroužkoval jako mladé jedince v hnízdě (n=248), u kterých jsem ale měření většinou neprováděl.

### 2.2. Měření

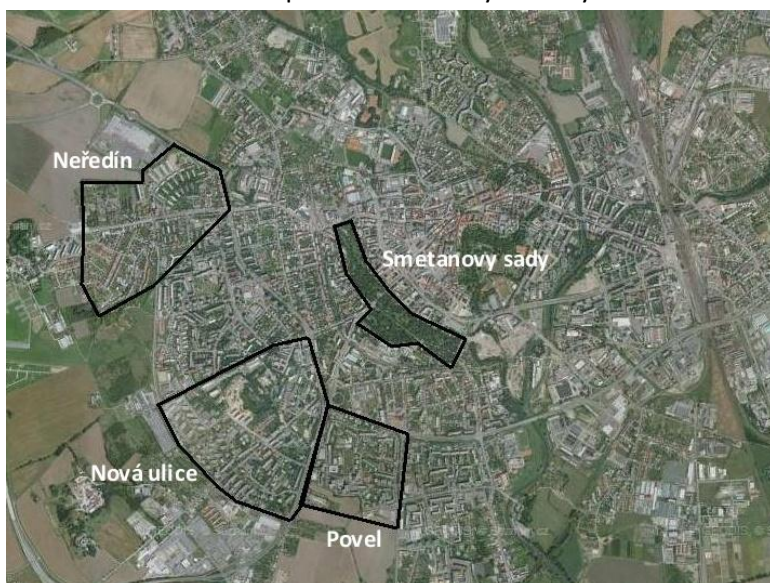
U odchycených a označených kosů jsem měřil tři hlavní morfologické znaky: 1. Délka křídla, měřená pomocí pravítka se zářázkou (přesnost: mm), 2. Délka tarsu (tj. tarsometatarsus), měřená pomocí posuvného digitálního měřítka (přesnost: 0,01 mm), 3. Hmotnost, měřená na malých elektronických vahách (přesnost: 0,01 g). K vyhodnocení vlivu individuálního chování na rozptylovou aktivitu jsem u každého kosa provedl celkem šest testů chování podle Møllera et al. (2011). 1. Míra bojovnosti („*Wriggle score*“): jak moc se pták hýbe během vytahování ze sítě nebo při následné manipulaci v ruce (0 = bez pohybu, 1 = hýbe se málo, 2 = hýbe se silně, ale ne stále, 3 = hýbe se stále.) 2. Klování („*Pecking*“): zjištění, zda pták klovne do nabídnutého prstu nebo ne (0 = neklovne, 1 = klovne). 3. Stresové volání („*Distress call*“): zda se pták ozývá stresovým voláním při vytahování ze sítě (0 = nevolá, 1 = stresově volá). 4. Stav strnulosti („*Tonic immobility*“): pták se položí zády dolů na rozevřenou dlaň a měří se doba jeho nehybnosti (0–30 sekund). Pokud je nehybný déle než 30 sekund, je následně pomalu otočen a vypuštěn. 5. Ztráta peří („*Feather loss*“): zda pták při manipulaci ztrácí peří či nikoli (0 = neztrácí, 1 = ztrácí). 6. Varovné volání („*Alarm call*“): zda se pták po vypuštění ozývá varovným voláním (0 = nevaruje 1 = varuje). Dalším testem (který Møller et al. 2011 nepoužili) byl výběr únikové strategie („*Escape strategy*“): zda pták po určité době strnulosti nebo vypuštění použije k úniku odlet (0) nebo útěk po zemi (1). Při tomto testu jsem zvolil k vypuštění vhodné prostředí, aby pták měl možnost uskutečnit obě varianty úniku (tj. volný prostor k nejbližší vegetaci min. 3 m).

**Tabulka 1.** Počty odchycených kosů v jednotlivých městských (urbánních) lokalitách podle pohlaví a věku. Počty získaných údajů o rozptylových vzdálenostech od těchto jedinců.

Lokalita	juv.	Věk		2K		+2K	
		1K samec	1K samice	2K samec	2K samice	+2K samec	+2K samice
<b>Chyceno jedinců</b>							
Povel	111	5	9	29	34	28	48
Nová Ulice	60	3	2	0	3	2	8
Neředín	22	0	3	6	6	8	9
Smetanovy Sady	18	3	1	16	5	14	15
Ostatní	4	1	0	0	1	1	2
Celkem	215	12	15	51	52	53	82
<b>Získáno rozptylových dat</b>							
Povel	2	0	2	54	46	130	152
Nová Ulice	0	0	0	3	5	3	7
Neředín	0	0	0	3	1	11	15
Smetanovy Sady	0	0	0	21	10	39	33
Ostatní	0	3	0	0	0	3	3
Celkem	2	3	2	82	62	189	212

Následně během celého roku jsem prováděl s pomocí spolupracovníků kontroly území nejprve poblíž míst kroužkování a později také stále ve vzdálenějším okolí. Délky kontrol území probíhaly v časových intervalech mezi dvěma až pěti hodinami v náhodně vybranou denní dobu. U pozorovaných kroužkovaných kosů jsem zaznamenával jejich přesné pozice do mapy (1:10 000) a pak je převedl do koordinát z [www.mapy.cz](http://www.mapy.cz). Poté jsem měřil rozptylové vzdálenosti od místa okroužkování, popř. předchozího pozorování pomocí aplikace Plánování a měření trasy.

**Obrázek 1.** Ortofotomapa Olomouce s vyznačenými lokalitami odchyty kosů ([www.mapy.cz](http://www.mapy.cz)).





### 2.3. Hodnocení rozptylu a analýza dat

Rozptyl jsem rozdělil na dva základní typy podle stáří jedinců: rozptyl mladých ptáků („*natal dispersal*“), tj. ptáků okroužkovaných jako mláďata na hnízdě. U tohoto typu rozptylu jsem rozlišoval (1) rozptyl z hnízda na první zimoviště (nHZ; tj. pozorování mladí ptáci v jejich prvním zimním období do konce února). (2) Rozptyl z hnízda na první hnízdiště (nHH) jsem zjišťoval u ptáků, kteří byli pozorováni ve své první hnízdní sezóně (od začátku března do konce července). Pro analýzu těchto dvou rozptylů jsem použil pouze ty ptáky, kteří byli kroužkováni na hnízdě, tudíž mám přesné koordináty jejich vylíhnutí a jejich změřená rozptylová vzdálenost je tedy přesná.

U starých ptáků (2K, +2K), kteří byli kroužkováni kdykoli během roku, rozlišuji šest možných typů rozptylu („*adult dispersal*“): (1) rozptyl ze zimoviště na hnízdiště v jakékoli následující hnízdní sezóně (aZH), (2) rozptyl z hnízdiště na zimoviště (aHZ), (3) rozptyl z hnízdiště na pozdější hnízdiště v jakékoli následující hnízdní sezóně (aHH), (4) rozptyl ze zimoviště na pozdější zimoviště v další zimě (aZZ), (5) rozptyl v rámci jedné hnízdní sezóny (aH; např. mezi dvěma hnízdy) a (6) rozptyl v rámci jednoho zimoviště (aZ). Jako hnízdní období jsem zvolil období od 1. března do 15 srpna a zimní období od 1 října do 28 února. Typy rozptylu jsem charakterizoval pomocí rozpětí hodnot a počtu pozorování (n).

Z důvodu nedostatečného množství dat od mladých jedinců (1K) jsem tyto jedince z analýzy vlivu věku na rozptyl vyloučil. Analyzoval jsem tedy vliv věku na rozptylové vzdálenosti u dvou věkových kategorií (2K, +2K). Morfologické znaky jsem měřil u 91 jedinců, kteří poskytli 99 záznamů rozptylových vzdáleností. Vliv těchto znaků na rozptyl jsem vztahoval pouze na první změřený rozptyl po odchytení a změření znaků z důvodu variability hmotnosti při dalších odchycích a měřeních stejného jedince. Pouze 8 jedinců poskytlo další údaj o rozptylu pro analýzu morfologických znaků (byli změřeni opakovaně při dalším odchytu a následně znovu pozorováni). Behaviorální znaky jsem získal měřením při odchytu od 122 jedinců (69 samců, 63 samic), kteří poskytli 132 údajů o rozptylových vzdálenostech. Stejně jako u morfologických znaků jsem na zhodnocení vlivu chování na rozptyl zahrnul jen první naměřenou rozptylovou vzdálenost od místa kroužkování a změření chování, protože při dalších odchycích stejných jedinců měli tyto jedinci mírně odlišné chování. Stejného jedince jsem mohl použít k analýze vlivu chování na rozptyl jen po dalším přeměření. Jednoho jedince jsem odchytil a změřil celkem třikrát a poskytl tedy k analýze chování tři rozptylové vzdálenosti, osm jedinců jsem odchytil a změřil celkem dvakrát, a tedy devět jedinců poskytlo dohromady devatenáct rozptylových vzdáleností a 113 jedinců 113 rozptylových vzdáleností. Interakce mezi behaviorálními znaky jsem do analýzy modelu nezahrnul.

U některých jedinců jsem získal více pozorování v jejich různém věku a v různé roční době, proto jsem jednoho jedince mohl využít k analýze více typů rozptylu. Rozptylové vzdálenosti mladých jedinců jsem měřil od místa jejich vylíhnutí po místo jejich prvního pozorování v konkrétním období v roce. Rozptylové vzdálenosti starých ptáku jsem měřil a typ rozptylu stanovil podle místa jejich prvního odchyty, hnízdění nebo jejich prvního pozorování ve starším věku (2K, +2K; u ptáků kroužkovaných už jako mládě), a jejich dalšího pozorování v konkrétním období v roce.

Efekt morfologických a behaviorálních parametrů na rozptylové vzdálenosti jsem analyzoval pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s předpokládaným Poissonovým rozdělením, který jsem rozšířil o marginální model GEE („*Generalized Estimating Equations*“; Pekár & Brabec 2012). Tento model (GEE) zohledňuje závislá pozorování na stejném jedinci. U některých jedinců, které jsem pozoroval opakovaně, jsem změřil několik rozptylových vzdáleností (2-12). Jako korelační strukturu jsem použil autoregresní strukturu 1. řádu „ar1“ (Pekár & Brabec 2012), která je nejvhodnější pro opakovaná měření jedinců v čase. Skupinovou proměnnou byla identita jedince (číslo kovového kroužku), závislou proměnnou byla rozptylová vzdálenost, prediktory zahrnovaly věk, pohlaví, čas (dny, za které jedinec urazil příslušnou vzdálenost), morfologické a behaviorální znaky. Použil jsem postupně zpětné odstraňování nevýznamných proměnných z globálního modelu podle pravidla marginality (Pekár & Brabec 2009). Při testování behaviorálních znaků jsem pak u jediné zbylé proměnné testoval interakci s věkem a pohlavím v novém modelu. Odhady a statistiky pro nevýznamné prediktory jsou z modelu těsně před tím, než byla daná nevýznamná proměnná z modelu odstraněna. Veškeré statistické výpočty jsem provedl v základním balíku programu R 2.15.3 (<http://CRAN.R-project.org/>) doplněném o balíky „geepack“, „scplot“ a „multcomp“. Všechny odhady parametrů jsou uvedeny jako průměr  $\pm$  střední chyba.

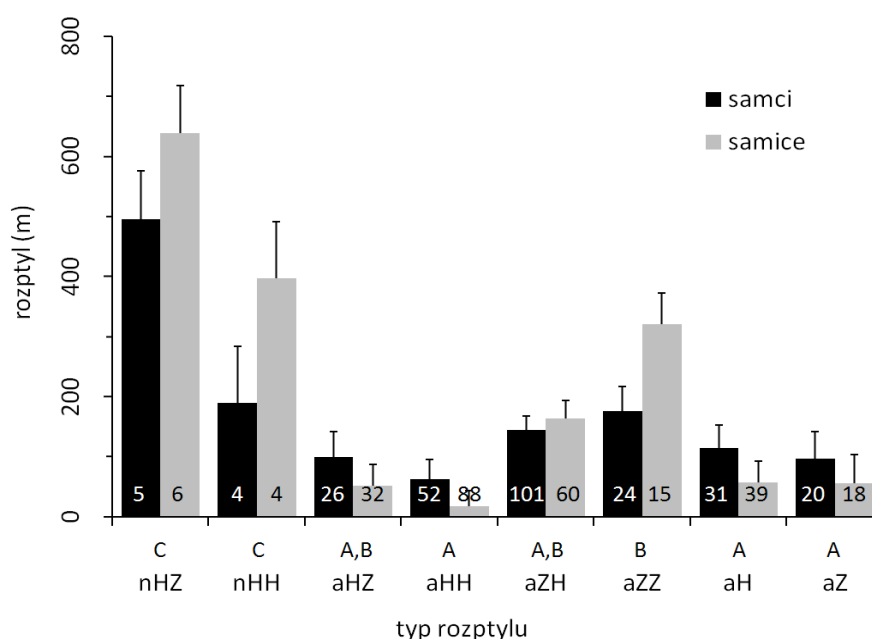
### 3. Výsledky

#### 3.1. Rozptylové vzdálenosti a rozdíly v typech rozptylu

Rozptyl kosů v městském prostředí bez ohledu na věk a pohlaví dosahoval vzdáleností v rozmezí 1 – 2950 m s mediánem 50 m. Z celkem 480 okroužkovaných jedinců jsem získal celkem 552 údajů o rozptylu (viz Metodika, Tab. 1). Od 238 jedinců kroužkovaných v dospělosti jsem znovu pozoroval 141 z nich (59 %). Od 242 okroužkovaných mláďat pak 32 (13 %). Mnoho jedinců jsem pozoroval opakovaně (2 – 12x).

Jednotlivé typy rozptylu rozdělené podle pohybu jedinců mezi různými obdobími v roce se od sebe významně lišily ( $\chi^2 = 162$ ;  $df = 7$ ;  $p < 0,01$ ; Obr. 2). Rozptylové vzdálenosti mláďat vylétnutých z hnízda („natal dispersal“, rozpětí = 5 – 1900 m,  $n = 19$ ; Obr. 2) byly průkazně větší ( $\chi^2 = 92,2$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ) než rozptyl starých ptáků („adult dispersal“; rozpětí = 1 – 2310 m,  $n = 506$ ). Nejvíce sedentární byli adultní kosi v rámci jedné hnízdní doby (aH: rozpětí = 1 – 260 m,  $n = 70$ ) a jedné zimy (aZ: rozpětí = 1 – 509 m,  $n = 38$ ). Mezi těmito typy rozptylu nebyl průkazný rozdíl (Tukey HSD,  $\alpha = 0,05$ ). Rozptyl mezi dvěma zimními obdobími (aZZ: rozpětí = 1 – 1300 m,  $n = 39$ ) se významně

**Obrázek 2.** Rozptylové vzdálenosti (průměr  $\pm$  střední chyba) pro pohlaví a různé typy rozptylu (roční období definovaná v kapitole Metodika). Typy rozptylu: rozptyl mláďat z hnízda („natal dispersal“), na první zimoviště (nHZ) a na první hnízdiště (nHH), rozptyl starých ptáků („adult dispersal“), z hnízdiště na hnízdiště v jiném roce (aHH), z hnízdiště na zimoviště (aHZ), ze zimoviště na zimoviště v jiné zimě (aZZ), ze zimoviště na hnízdiště (aZH), v jedné zimě (aZ), v jednom hnízdním období (aH). Čísla v sloupcích udávají velikost vzorku (počet pozorování) pro typy rozptylu. Písmena pod sloupci vyjadřují signifikantní rozdíly mezi typy rozptylu na základě post-hoc Tukey HSD testu ( $\alpha = 0,05$ ; sloupce, označené jinými písmeny, se mezi sebou významně liší).

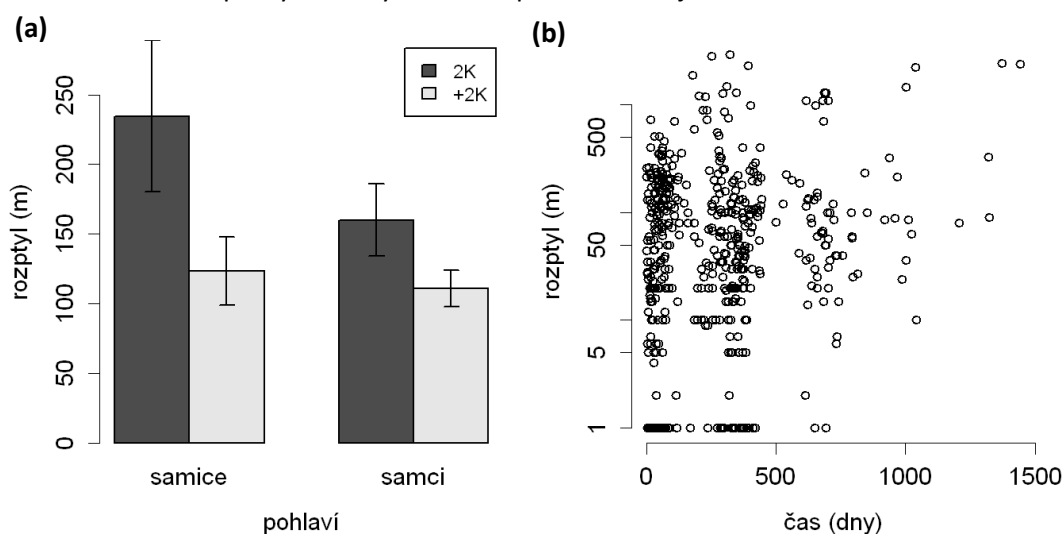


lišil ( $\chi^2 = 11,7$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ) od ostatních typů rozptylu dospělců (aZ, aHH, aZH, aHZ, aH: rozpětí = 1 – 2310 m,  $n = 467$ ). U rozptylu mláďat ani u rozptylu dospělců jsem vliv pohlaví nezaznamenal („natal“:  $\chi^2 = 0,78$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,38$ ; „adult dispersal“:  $\chi^2 = 0,75$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,39$ ).

### 3.2. Vliv věku, pohlaví a času na rozptyl

Vliv interakce mezi pohlavím a věkem na rozptyl nebyl statisticky významný ( $\chi^2 = 0,80$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,39$ ). S rostoucím časem byla rozptylová vzdálenost větší ( $\chi^2 = 62,3$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ;  $\text{rozptyl} = 4,63 + 0,0008 \cdot \text{dny}$ ; Obr. 3). Čas ovlivňoval rozdíly v rozptylových vzdálenostech mezi věkovými třídami (čas:věk:  $\chi^2 = 5,60$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,02$ ) i mezi pohlavími (čas:pohlaví:  $\chi^2 = 8,00$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ). Jedinci věkové třídy 2K měli prokazatelně větší rozptyl ( $235 \pm 39$  m,  $n = 139$ ) než jedinci třídy +2K ( $120 \pm 14$  m,  $n = 405$ ;  $\chi^2 = 22,60$ ;  $df = 1$ ;  $p < 0,01$ ). Předpokládaný větší rozptyl samic než samců bez ohledu na typ rozptylu jsem nezjistil (samci =  $151 \pm 19$  m,  $n = 274$ ; samice =  $147 \pm 22$  m,  $n = 269$ ;  $\chi^2 = 0,50$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,47$ ).

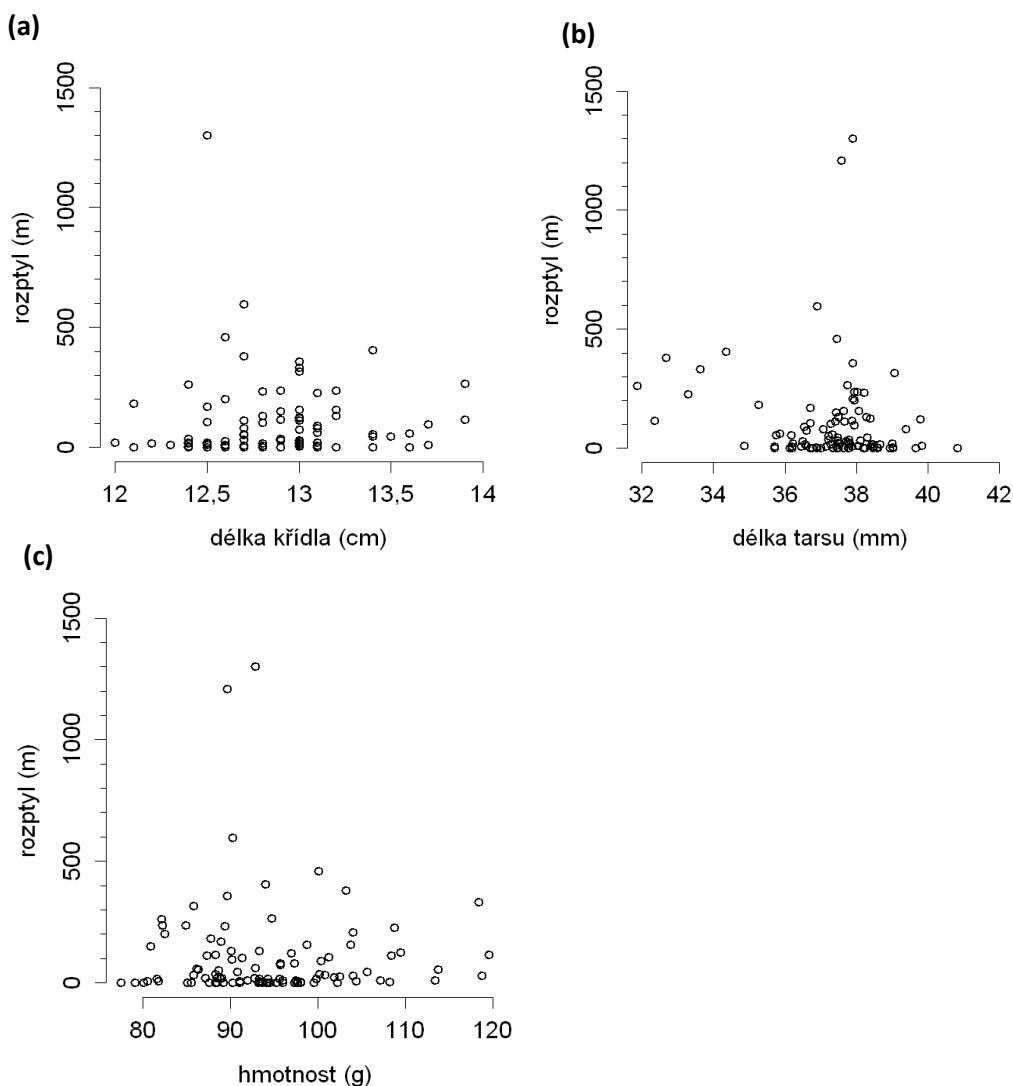
**Obrázek 3. (a)** Závislost průměrných rozptylových vzdáleností na pohlaví a věkových kategoriích a **(b)** závislost rozptylových vzdáleností s rostoucím časem (počet dní uplynulých mezi okroužkováním a zpětným odchodem nebo pozorováním jedince).



### 3.3. Vliv morfologických znaků na rozptyl

Z měřených morfologických znaků měl průkazný vliv na rozptylovou vzdálenost pouze tarsus. Jedinci s delším tarsem dispergovali na kratší vzdálenosti (Obr. 4, Tab. 2). Vliv délky křídla a hmotnosti na rozptyl nebyl průkazný (Obr. 4, Tab. 2). Předpokládaná interakce délky křídla a délky tarsu také nebyla významná (Tab. 2).

**Obrázek 4.** Závislost průměrné rozptylové vzdálenosti na měřených morfologických znacích: **(a)** délce křídla, **(b)** délce tarsu a **(c)** hmotnosti.



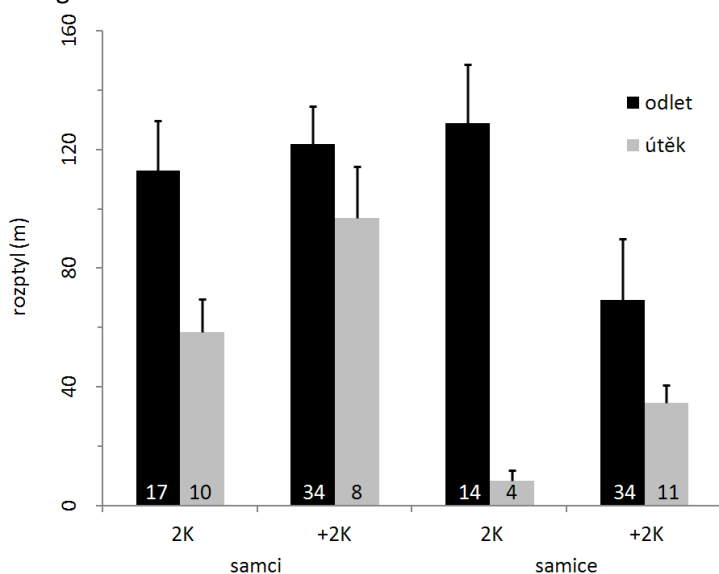
**Tabulka 2.** Odhady parametrů pro morfologické proměnné predikující rozptylové vzdálenosti. Počet stupňů volnosti (df) je pro všechny analýzy 1. Odhady a statistiky pro nevýznamné prediktory jsou z modelu těsně před tím, než byla daná nevýznamná proměnná z modelu odstraněna.

Proměnná	Odhad $\pm$ střední chyba	Wald $\chi^2$	p
Intercept	-19,35 $\pm$ 71,10	0,07	0,79
Délka tarsu	-0,14 $\pm$ 0,07	4,17	0,04
Délka křídla	0,08 $\pm$ 0,40	0,00	0,98
Hmotnost	-0,01 $\pm$ 0,01	0,58	0,45
Délka křídla:délka tarsu	0,10 $\pm$ 0,16	0,37	0,54

### 3.4. Vliv behaviorálních znaků na rozptyl

Po zjednodušení modelu měla významný vliv na rozptyl jen úniková strategie (Tab. 3). Jedinci, kteří při vypuštění po změření doby strnulosti použili jako únikovou strategii útěk po zemi, dispergovali průkazně méně než jedinci, kteří použili k úniku odlet, a tento vztah konzistentně platil pro obě pohlaví i jejich věkové kategorie (Obr. 5). Rozdíly v závislosti únikové strategie na rozptylové vzdálenosti mezi pohlavími a věkovými kategoriemi ale nebyly průkazné. Vliv jiných behaviorálních znaků na rozptyl nebyl průkazný (Tab. 3).

**Obrázek 5.** Vliv únikové strategie na průměrnou rozptylovou vzdálenost mezi pohlavími a věkovými kategoriemi. Čísla v sloupcích udávají velikost vzorku (počet pozorování) pro různé kategorie.



**Tabulka 3.** Odhady parametrů pro behaviorální proměnné predikující rozptylovou vzdálenost. Počet stupňů volnosti (df) je pro všechny analýzy 1. Odhady a statistiky pro nevýznamné prediktory jsou z modelu těsně před tím, než byla daná nevýznamná proměnná z modelu odstraněna.

Proměnná	Odhad $\pm$ střední chyba	Wald $\chi^2$	p
Intercept	4,34 $\pm$ 0,40	119,18	0,01
Úniková strategie	-0,77 $\pm$ 0,30	6,00	0,02
Míra bojovnosti	-0,24 $\pm$ 0,19	1,70	0,20
Klování	0,14 $\pm$ 0,34	0,20	0,62
Stresové volání	0,37 $\pm$ 0,39	0,60	0,45
Ztráta peří	-0,18 $\pm$ 0,26	0,60	0,46
Stav strnulosti	0,01 $\pm$ 0,01	1,60	0,21
Varovné volání	0,41 $\pm$ 0,33	2,10	0,14
Úniková strategie:pohlaví	0,77 $\pm$ 0,59	1,44	0,23
Úniková strategie:věk	-0,63 $\pm$ 0,59	1,77	0,18

## 4. Diskuze

### 4.1. Rozptyl kosa černého v městském prostředí

Zjištěné rozptylové vzdálenosti kosa černého byly velmi nízké, v řádech desítek až stovek metrů, a poukazují na vysokou sedentárnost sledované městské populace. Vysoká sedentárnost je pro městskou populaci v mnoha ohledech výhodná a může potvrzovat vysoký stupeň urbanizace (Evans et al. 2012). Studie Evanse et al. (2012) o rozptylu městských a neměstských populací kosů je založena na nepřímých odhadech rozptylového chování (pomocí stabilních izotopů). Proto je vhodné tyto závěry ověřovat na přímých kroužkovacích datech, jako v mé studii.

Hustota mnou studované městské populace se v zimních měsících neměnila, což naznačuje velmi nízkou intenzitu migrace (Evans et al. 2012). Podle Evanse et al. (2011) mají druhy ptáků, které se vyskytují v urbanizovaném prostředí tendenci k menšímu rozptylu než druhy neurbanizované. Møller et al. (2009) ale zjistil u druhů ptáků, žijících ve městech vyšší sklony k rozptylu oproti druhům ptáků, kteří ve městech nežijí. Tento závěr je podpořeno také tím, že městské druhy se vyznačují výrazně větší vnitrodruhovou genetickou variabilitou (Belliere et al. 2000, Møller et al. 2009). K zjištění zda se liší rozptylové vzdálenosti mezi populacemi městskými a neměstskými by bylo vhodné provést studii na neměstské populaci v blízkosti mnou studované populace (Evans et al. 2012).

Mezi rozptylem mladých ptáků z hnízda („natal“) a starých ptáků („adult dispersal“) jsem zjistil statisticky průkazný rozdíl: mladí jedinci dispergovali na delší vzdálenosti. Tento trend byl patrný i mezi věkovými kategoriemi 2K a +2K. Mezi pohlavími jsem však rozdíl u rozptylových vzdáleností bez ohledu na typ rozptylu nezjistil. Zjistil jsem také závislost rozptylu na čase, kdy jedinci s rostoucím časem mezi okroužkováním a dalším pozorováním urazili větší vzdálenosti. Variabilitu rozptylových vzdáleností jsem se také pokusil vysvětlit pomocí morfologických znaků jedinců a znaků spojených s jejich chováním. Z morfologických znaků měl na rozptyl vliv pouze tarsus (negativní) a z behaviorálních jen úniková strategie (odbíhající jedinci dispergovali méně než odlétající).

### 4.2. Rozdíly v typech rozptylu

Zjistil jsem průkazně větší rozptyl mladých ptáků z hnízda („natal“) než rozptyl dospělých ptáků („adult dispersal“), což odpovídá předpokladu, že jedinci dispergují nejvíce v období po vylétnutí z hnízda a osamostatnění se (Baker 1993, Morton 1997, Dingemanse et al. 2003). Nejnížší rozptylové vzdálenosti jsem zjistil u typu rozptylu v rámci jedné hnízdní sezóny. Tento typ rozptylu může být u druhů ptáků s několika hnízděními v roce výrazně ovlivněn úspěšností jednotlivých

hnízdění (Powell & Frasch 2000). Tato data jsem ve své práci neměl k dispozici. Úspěšnost hnízdění může ovlivnit rozptyl jak v rámci jedné hnízdící sezóny, tak i mezi sezónami. Sedgwick (2004) zjistil u tyranovce vrbového (*Empidonax traillii*) průkazný vliv úspěšnosti hnízdění na filopatrii u samic, zatímco u samců ne. U strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) se rozptylem v sezóně zabýval Morton (1997). U rozptylu starých ptáků také zjistil výrazně nižší rozptylové vzdálenosti v rámci jedné hnízdící sezóny ve srovnání s rozptylem mezi hnízdišti v různých letech.

Nízké rozptylové vzdálenosti v jedné hnízdící sezóně mohou souviset s vyšší hustotou městské populace a omezenou velikostí teritoria (Wysocki et al. 2004). Na začátku hnízdícího období jsou u kosa nejdříve obhajována větší teritoria, později menší. Jedinci, kteří jsou dominantnější, mohou obsadit kvalitnější teritorium, které zvyšuje šanci na úspěšné hnízdění. Během sezóny takové teritorium nemění, zatímco jedinci v menších teritoriích mají snahu během sezóny teritorium měnit (Wysocki et al. 2004). Při tomto předpokladu mohou morfologické a behaviorální znaky, které zvyšují konkurenceschopnost, ovlivňovat rozptyl (viz kapitoly 4.4 a 4.5).

Altwegg et al. (2000), kteří na rozdíl od mé studie kvantifikovali rozptyl jako proporcí emigrovaných jedinců z jedné subpopulace do jiné, zjistili v populaci vrabce domácího (*Passer domesticus*) rozptyl 81 jedinců z původní lokality. Z těchto jedinců 79 dispergovalo během prvního roku života („natal dispersal“) a jen dva jedinci dispergovali až po hnízdění („breeding dispersal“). Průběh rozptylu s ohledem na roční období sledovali u 38 jedinců, z nichž 35 opustilo stávající populaci během zimního období nebo v předjaří. Ve své studii jsem u rozptylu mladých ptáků („natal dispersal“) zjistil také větší intenzitu rozptylu na zimoviště než na hnízdiště. Tento výsledek ale může být ovlivněn potravní nabídkou v zimním období na dané lokalitě (viz Pärn et al. 2012).

### **4.3. Vliv věku, pohlaví a času na rozptyl**

U obou pohlaví jsem zjistil podobné rozptylové vzdálenosti, navzdory testované hypotéze, která predikuje, že více dispergují samice (Greenwood & Harvey 1976a,b, 1982, Berthold 2001, Newton 2008). Vliv pohlaví na rozptyl uvnitř věkových tříd jsem také nezjistil. Příčinou by mohly být i celkově nízké rozptylové vzdálenosti (menší proměnlivost v datech snižuje šanci nalezení rozdílů).

Clarke et al. (1997) uvádí, že u některých druhů pěvců samci i samice dispergují stejně. U kosa černého je v případě rozptylu dospělých ptáků („adult dispersal“) na jiných lokalitách ale znám silnější rozptyl u samic (Greenwood & Harvey 1977, Desrochers & Magrath 1993). Andreu & Barba (2006) uvádí, že pohlaví i věk mohou ovlivňovat rozptyl různě jak v rámci jedné populace, tak mezi populacemi stejného druhu. Rozdíly mezi pohlavími v rozptylové aktivitě pravděpodobně souvisí



s celou řadou faktorů jako je např. ztráta partnera nebo „rozchod“ partnerů (Andreu & Barba 2006), dostupnost zdrojů (Gowaty 1993) nebo lokální poměr pohlaví (Michler et al. 2011).

V případě rozptylu mladých ptáků jsem ve studované populaci zjistil tendenci většího rozptylu samic, což je u ptáků obvyklé (Dale 2001). Stejný výsledek zjistili u sojky zlověstné (*Perisoreus infaustus*) Gienapp & Merilä (2011), kdy mladé samice opouštěly původní teritoria dříve a dispergovaly na delší vzdálenosti než samci. Andreu & Barba (2006) také zjistili u sýkory koňadry průkazně větší rozptyl mladých samic oproti starým samcům, ale rozptyl starých samic se od rozptylu jiných kategorií (rozptylu mladých a starých samců a mladých samic) nelišil. Rozptyl mladých samic může výrazně zvyšovat zranitelnost zejména malých izolovaných populací ve fragmentovaném prostředí (Andreu & Barba 2006). Více zranitelné jsou populace druhů, které migrují než druhy stálé (Dale 2001). U některých druhů se pak takové populace vyznačují vysokým zastoupením nespárovaných samců (Villard et al. 1993, Huhta et al. 1998). Altwegg et al. (2000) zjistili u vrabce domácího také větší počet samic, které emigrovaly z původní populace, a téměř zcela mezi emigranty převládali mladí jedinci.

V mé studii jsem zjistil, že s rostoucím časem rostly také rozptylové vzdálenosti. Podle řady studií (Altwegg et al. 2000, Andreu & Barba 2006, Gienapp & Merilä 2011) ale hlavní rozptylové chování probíhá v prvním roce života („natal“) a později („adult dispersal“) už je minimální.

Rozdílný rozptyl mezi pohlavími může mít také souvislost s párovacím systémem. Větší rozptyl samic je možno chápat jako výsledek sociální monogamie, která je u ptáků převažující (Greenwood 1980, Liberg & Schantz 1985). V monogamních systémech musí samci získat a bránit teritoria s dostatkem zdrojů, do kterých vábí samice. Znalost jejich místa vylíhnutí jim poskytuje výhodu v získání i obraně tohoto teritoria a tedy je pro ně lepší být filopatrický a neměnit stanoviště (Greenwood 1980). V polygynním systému, kde do reprodukce vstupují jen nejdominantnější samci, jsou mladí samci vždy potenciálními konkurenty pro jejich otce, a jsou tedy nuceni dispergovat, zatímco mladé samice si s rodiči nekonkurují a jejich rozptyl je tedy menší. V monogamním systému, který je pro ptáky typický, není konkurence o samice mezi otci a syny tak výrazná (Liberg & Schantz 1985).

#### **4.4. Vliv morfologických znaků na rozptyl**

Podle Evanse et al. (2009a) se městští a neměstští kosi vyznačují rozdíly v morfologických znacích. Tyto znaky by tedy mohly mít vliv i na rozptyl, který je také jiný mezi městskými a neměstskými populacemi (Evans et al. 2012). Z fenotypových znaků měřených u jedinců v mé studované populaci měla vliv na rozptyl pouze délka tarsu. Jedinci s delším tarsem měli kratší rozptylové vzdálenosti. Gréoire in Evans et al. (2009a) zjistil ve studii ve střední Francii, že městští jedinci

měli kratší křídlo a tarsus oproti jedincům neměstským. Nicméně Evans et al. (2009a) ve své studii, která shrnuje data z jedenácti párů městských a neměstských populací napříč Evropou, zjistili, že městští jedinci měli kratší a silnější zobák a delší křídlo. V případě délky tarsu zjistili u šesti párových populací delší tarsus u jedinců městské populace. V mé studii jsem se oproti výše uvedeným nezabýval rurální populací, ale sledoval jsem individuální rozdíly ve fenotypu jen městských jedinců ve vztahu k rozptylu.

U řady studií délka tarsu nekorelovala s rozptylem (Pärt & Gustafsson 1989, Paradis et al. 1998, Dawideit et al. 2009). Vliv morfologických znaků na rozptyl sledoval u sýkory koňadry Dingemanse et al. (2003). Také nezjistili žádný vztah délky tarsu nebo hmotnosti juvenilních jedinců na rozptyl. Na rozdíl od mé studie se ovšem zabývali pouze rozptylem mladých jedinců z hnízda. V mé studii jsem morfologické znaky měřil naopak pouze u jedinců ve věku 2K a +2K, tedy jedinců, kteří poskytli údaje o rozptylu starých ptáků („*adult dispersal*“).

Vlivem fenotypových a sociálních znaků u mravenčíka západního (*Thamnophilus atrinucha*) na rozptylové chování se zabýval Tarwater (2012). Zjistil, že starší a těžší jedinci dispergovali na kratší vzdálenosti. Podle Tarwatera (2012) jsou starší jedinci lépe obeznámení s prostředím a jsou stejně jako těžší jedinci v konkurenci o teritoria zvýhodněni. V mé práci jsem však vliv hmotnosti na rozptyl nezjistil.

#### **4.5. Vliv behaviorálních znaků na rozptyl**

Individuální projevy chování jako agresivita, sociabilita nebo nebojácnost může také vysvětlovat rozdíly v rozptylu jedinců (Fraser et al. 2001). Z měřených behaviorálních znaků v mé studii měla statisticky významný vliv na rozptyl pouze úniková strategie, kdy jedinci, kteří volili jako únikovou strategii útěk po zemi, měli menší rozptylové vzdálenosti. Tento typ útěku lze popsat jako určitou míru nebojácnosti, která je u jedinců městských populací známa (Møller & Ibáñez-Álamo 2012). Tento výsledek nesouhlasí s predikcí, že nebojácnější a agresivnější jedinci dispergují více (Fraser et al. 2001, Dingemanse et al. 2003). Avšak Krebs in Dingemanse et al. (2003) přepokládá nižší rozptyl agresivních a nebojácných jedinců, protože jsou schopni při zvýšení hustoty populace donutit slabší jedince opustit původní stanoviště. Dingemanse et al. 2003 studovali u sýkory koňadry rozdíly v exploračním chování („*exploratory behaviour*“) rodičů a jeho dědičnost ve vztahu na rozptyl mláďat z hnízda („*natal dispersal*“). Zjistili, že rozptyl pozitivně koreluje s mírou exploračního chování, které je dědičné.

Rozdíly v projevech chování mezi městskými a neměstskými populacemi jsou známé u řady druhů ptáků (Partecke et al. 2006, Møller 2009, Møller & Ibáñez-Álamo 2012, Díaz et al. 2013). Studiem projevů antipredačního chování (které jsem použil ve své studii, viz Metodika) různých

druhů ptáků se zabývali Møller (2011), Møller & Ibáñez-Álamo (2012). Zjistili rozdíly v chování mezi druhy, mezi městskými a neměstskými populacemi a také ve vztahu k potenciálním predátorům, jejichž druhové složení se mezi městským a neměstským prostředím liší (Møller & Ibáñez-Álamo 2012). Zatímco v neměstském prostředí, kde je větší hustota krahujce obecného (*Accipiter nisus*), volili ptáci jako únikovou strategii odlet, ve městech, kde jsou hlavními predátory kočky, volili útěk po zemi (Møller & Ibáñez-Álamo 2012). V mé studii bylo podstatně více jedinců, kteří volili jako únikovou strategii útěk před odletem a dispergovali na krátké vzdálenosti, což lze tedy považovat jako možnou adaptaci na městské prostředí a změny v početnostech hlavních predátorů.

Partecke et al. (2006) zjistili rozdíly ve stresových projevech u jedinců kosa černého žijících v městském prostředí oproti jedincům z prostředí neměstského. Na rozdíl od mé studie neměřili behaviorální projevy přímo, ale pomocí množství stresového hormonu kortikosteronu v krvi, který zjišťovali ve stáří 5, 8 a 11 měsíců po vylíhnutí. Městští kosi měli průkazně menší množství stresového hormonu, ale rozdíl se projevil až u jedinců ve stáří osmi měsíců, tedy v zimním období.

Při zjišťování vlivu věku na únikovou strategii v mé studii jsem rozdíly nezjistil. Do analýzy jsem ale nezahrnul jedince ve věku 1K, u kterých jsem behaviorální znaky neměřil. Mnou zjištěná úniková strategie útěku byla typická pro jedince, kteří dispergovali na krátké vzdálenosti. Za předpokladu, že malý rozptyl je znakem městských jedinců (Evanse et al. 2011), pak i strategii útěku lze chápat jako projev nízkého stresu a znak urbanizace.

## Závěr

Studovaná městská populace se chovala v souladu s predikovanou velmi nízkou intenzitou rozptylu. Rozptyl byl konzistentně nízký během různých ročních období. Během roku jsem nezaznamenal rozdíly v hustotě studované městské populace, což naznačuje vysokou sedentárnost, která je pro městské populace obecně typická. Nízký rozptyl, vysoká fidelita a sedentárnost jsou znaky vysoce urbanizované populace. Jedinci se vyznačovali vysokou fidelitou a také věrností svým zimovištím. Zimoviště i hnízdiště byla také v těsné blízkosti a rozptyl mezi nimi tedy byl rovněž nízký.

Zjistil jsem průkazně větší rozptyl u mladých ptáků z hnízda („*natal dispersal*“) oproti rozptylu starých ptáků („*adult dispersal*“). U mladých jedinců jsem zjistil statisticky nevýznamně větší rozptyl u samic. Tyto výsledky souhlasí s hypotézou, že nejvíce u většiny ptáků dispergují mladé samice jako následek monogamního párovacího systému. Nejistil jsem žádnou odlišnost v rozptylových vzdálenostech mezi pohlavími bez ohledu na typ rozptylu.

Sledoval jsem také vliv fenotypu na rozptylové chování. Z měřených znaků (délka křídla, délka tarsu a hmotnost) měla průkaznou souvislost s rozptylem jen délka tarsu. Jedinci s delším tarsem dispergovali méně. To souhlasí s predikcí, že větší jedinci jsou lépe vybaveni v kompetici a obhajobě teritoria a nemusí příliš dispergovat. Zjištěný vliv únikové strategie na rozptyl není v souladu s predikcí, že agresivnější a nebojácnější jedinci dispergují více, avšak souhlasí s teorií, že nebojácnější jedinci mohou být úspěšnější při obhajobě teritoria a příliš nedispergují.

Výsledky mé studie naznačují, že rozptylová aktivita kosů v městském prostředí je velmi nízká a může mít mimo jiné souvislost s individuálními znaky jedinců. Pro zobecnění těchto závěrů by bylo vhodné provést další podobné studie, tzn. meta-replikovat na jiných městských populacích (Johnson 2002). Pro zjištění vlivu urbanizace na rozdíly ve fenotypu a chování ve vztahu k rozptylu by bylo vhodné srovnat studovanou městskou populaci se sousední populací neměstskou a zjistit tak intenzitu probíhajícího urbanizačního procesu.

## Literatura

- Altwegg R., Ringsby T. H. & Sæther B-E. 2000: Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* 69: 762-770.
- Anderies J. M., Katti M. & Shochat E. 2007: Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology* 247: 36-49.
- Andreu A. & Barba E. 2006: Breeding dispersal of great tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effect of sex, age, and mating status. *Ardea* 94: 45-58.
- Baker R. R. 1993: The function of post-fledging exploration: A pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scandinavica* 1: 71-79.
- Beissinger S. R. & Osborne D. R. 1982: Effects of urbanization on avian community organization. *Condor* 84: 75-83.
- Bélichon S., Clobert J. & Massot M. 1996: Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica* 17: 503-517.
- Belliure J., Sorci G., Møller A. P. & Clobert J. 2000: Dispersal distances predict subspecies richness in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 480-487.
- Belthoff J. R. & Dufty A. M. 1998: Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal in screech-owls. *Animal Behaviour* 55: 405-415.
- Bensch S. & Hasselquist D. 1991: Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: The effects of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857-871.
- Berthold P. 2001: Bird migration: a general survey. Oxford University Press, New York.
- Björklund M., Ruiz I. & 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.
- Blair R. B. 1996: Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6: 506-519.
- Clarke A. L., Sæther B-E & Røskoft E. 1997: Sex biases in avian dispersal: A reappraisal. *Oikos* 79: 429-438.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. & Sih A. 2010: Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transaction of the Royal Society London B* 365: 4065-4075.
- Cresswell W. 1999: Travel distance and mass gain in wintering blackbirds. *Animal Behaviour* 58: 1109-1116.

- Dale S. 2001: Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92: 344-356.
- Dawideit B. A., Phillimore A. B. Laube I., Leisler B. & Böhning-Gaese K. 2009: Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology* 78: 388-395.
- Desrochers A & Magrath R. D. 1993: Environmental predictability and remating in European blackbirds. *Behavioral Ecology* 4:271-275.
- Díaz M., Møller A. P., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Markó G. & Tryjanowski P. 2013: The geography of fear: A latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. *PLoS ONE*.
- Dingemanse N. J., Both Ch., Noordwijk A. J., Rutten A. L. & Drent P. J. 2003: Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 741-747.
- Dobson F. S. 2013: The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution. *Animal Behaviour* 85: 299-304.
- Eikenaar C., Richardson D. S., Brouwer L. & Komdeur J. 2008: Sex biased natal dispersal in a closed, saturated population of Seychelles warblers *Acrocephalus sechellensis*. *Journal of Avian Biology* 39: 73-80.
- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. & Hatchwell B. J. 2009a: The effects of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos* 118: 251-259.
- 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. & Hatchwell B. J. 2009b: Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society London B* 276: 2403-2410.
- Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M. & 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. & 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. & Hatchwell B. J. 2012: Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos* 121: 634-640.
- Fraser D. F., Giliam J. F., Daley M. J., Le A. N. & Skalski G. T. 2001: Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist* 158: 124-135.

- Gaston K. J. (ed.) 2010: Urban ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gienapp P. & Merilä J. 2011: Sex-specific fitness consequences of dispersal in Siberian jays. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 131-140.
- Gowaty P. A. 1993: Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *American Naturalist* 141: 263-280.
- Greenwood P. J. 1980: Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1976a: Differential mortality and dispersal of male blackbirds. *Ringing & Migration* 1: 75-77.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1976b: The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Animal Ecology* 45.
- Greenwood P. J. & 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.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.
- Gyllenberg M., Kisdi É. & Utz M. 2011: Body condition dependent dispersal in a heterogeneous environment. *Theoretical Population Biology* 79: 139-154.
- Hansson B., Bensch S. & Hasselquist D. 2004: Life time fitness of short - and long - distance dispersing great reed warblers. *Evolution* 58: 2546-2557.
- Huhta E., Jokimäki J. & Rahko P. 1998: Distribution and reproductive Access of the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to forest patch size and vegetation characteristics; the effect of scale. *Ibis* 140: 214-222.
- Ibáñez-Álamo J. D. & 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.
- Johnson M. L. & Gaines M. S. 1990: Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 449-480.
- Johnson D. H. 2002: The importance of replication in wildlife research. *The Journal of Wildlife Management* 66: 919-932.
- Liberg O. & Schantz T. 1985: Sex-biases philopatry and dispersal in birds and mammals: The Oedipus hypothesis. *The American Naturalist* 126: 129-135.
- Lundberg P. 1985: Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 185-189.

- Luniak M. 2004: Synurbanization – adaptation of animal wildlife to urban development. In: Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation (eds Shaw W. W., Harris L. K. & Vandruff L.), pp. 50-55, Tuscon, AZ
- Martin T. E. 2004: Avian life-history evolution has an eminent past: Does it have a bright future? *Auk* 121: 289-301.
- Matthysen E. 2005: Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28: 403-416.
- Mendes S., Colino-Rabanal V. J. & Peris S. J. 2011: Bird song variation along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning* 99: 51-57.
- Michler S. P. M., Nicolaus M., Ubels R., Velde M., Komdeur J., Both Ch. & 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.
- Morton M. L. 1997: Natal and breeding dispersal in the mountain white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *Ardea* 85: 145-154.
- Møller A. P. 2008: Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 63-75.
- 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., Christiansen S. S. & Mousseau T. A. 2011: Sexual signals, risk of predation and escape behavior. *Behavioral Ecology* 22: 800-807.
- Møller A. P. & 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., Díaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. & Tryjanowski P. 2012: High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia* 170: 867-875.
- Nemeth E. & Brumm H. 2009: Blackbirds sing higher-pitched song in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanisation? *Animal Behaviour* 78: 637-641.
- Newton I. 2008: The migration ecology of birds. Academic press, London.
- Nicolaus M., Michler S. P. M., Jalvingh K. M., Ubels R., Velde M., Komdeur J., Both Ch. & Tinbergen J. M. 2012: Social environment affects juvenile dispersal in great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 81: 827-837.
- Nilsson J-A. 1989: Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology* 58: 619-636.
- Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J. & Gregory R. D. 1998: Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.



- Pärt T. & Gustafsson L. 1989: Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): Possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology* 58: 305-320.
- Partecke J., Van't Hof T. & 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 London B* 271: 1995-2001.
- Partecke J., Schwabl I. & Gwinner E. 2006: Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology* 87: 1945-1952.
- Partecke J., Gwinner E. & Bensch S. 2006: Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology* 147: 549-552.
- Partecke J. & Gwinner E. 2007: Increased sedentariness in European Blackbird following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology* 88: 882-890.
- Pärn H., Ringsby T. H., Jensen H. & Sæther B-E. 2012: Spatial heterogeneity in the effects of climate and density-dependence on dispersal in a house sparrow metapopulation. *Proceedings of the Royal Society London B* 279: 144-152.
- Pekár S. & Brabec M. 2009: Moderní analýza biologických dat. Zobecněné lineární modely v prostředí R, 1. díl, Scientia, Praha.
- Pekár S. & Brabec M. 2012: Moderní analýza biologických dat. Lineární modely s korelacemi v prostředí R, 2. díl, Masarykova univerzita, Brno.
- Powell L. A. & Frasch L. L. 2000: Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behavioral Ecology* 11: 437-443.
- Quinn J. L., Cole E. F., Patrick S. C. & Sheldon B. C. 2011: Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology* 80: 918-928.
- Shields W. 1982: *Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex*. State University of New York Press, Albany, New York.
- Svensson L. 1992: *Identification guide to European passerines*. 4th ed. Stockholm.
- Sulkin M. & Sheldon B. C. 2008: Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society London B* 275: 703-711.
- Tarwater C. E. 2012: Influence of phenotypic and social traits on dispersal in a family living, tropical birds. *Behavioral Ecology* 23: 1242-1249.
- Villard M-A., Martin P. R. & Drummond Ch. G. 1993: Habitat fragmentation and pairing success in the Ovenbird (*Serinus aurocapillus*). *Auk* 110: 759-768.
- Weatherhead P. J. & Forbes M. R. L. 1994: Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology* 5: 426-433.

Winkler D. W., Wrege P. H., Allen P. E., Kast T. L., Senesac P., Wasson M. F., Llambías P. E., Ferretti V. & Sullivan P. J. 2004: Breeding dispersal and philopatry in the tree swallow. *Condor* 106: 768-776.

Wysocki D., Adamowicz J., Kościów R. & Śmietana P. 2004: The size of breeding territory in an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland). *Ornis Fennica* 81.