

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jan Grünwald

Druhové charakteristiky a ekologické podmínky související s průnikem ptáků do měst

Species traits and ecological conditions linked to bird colonisation of cities

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: doc. Mgr. Jiří Reif, PhD.

Praha, 2020

Charles University
Faculty of Science

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 7.6.2020

Podpis

Poděkování:

Děkuji své přítelkyni a rodině za trpělivý dozor a zásobování v době psaní práce. Děkuji ptákům za to, že mě svým bytím dělají radost a dodávají elán do života.

A především děkuji svému školiteli, Jiřímu Reifovi, za trpělivý dohled a četné poznámky v průběhu psaní této práce.

Abstrakt

Lidská sídla představují nový typ prostředí, na jehož rychlou expanzi musí organismy reagovat. Pro ochranu biodiverzity je klíčové pochopit, jaké mechanismy tuto reakci podmiňují. Tato práce se zaměřuje na urbanizaci u ptáků, a to jak z pohledu společenstva, tak z pohledu jednotlivce. Cílem práce je zjistit, zda jsou některé druhy „předurčeny“ k úspěchu v městském prostředí, nebo zda do měst mohou potenciálně proniknout všechny druhy na základě lokálních podmínek. Rešerší dostupných literárních pramenů jsem zjistil, že nelze definovat univerzální mechanismus, kterým urbanizace ptáků probíhá, existují však společné vlastnosti, které sdílí většina ptáků obsazujících města. Úspěšné městské druhy jsou většinou omnivorní nebo granivorní, hnízdí na stromech nebo v dutinách a celkově jde spíše o ekologické generalisty. Velmi často jde o druhy nepůvodní, které se vyskytují ve městech po celém světě.

Klíčová slova

Urbanizace, ptáci, homogenizace bioty, biologie měst, městští ptáci, kolonizace, přizpůsobení

Abstract

Human settlements are a novel habitat type and species must respond to its ongoing expansion. For effective conservation of biodiversity, it is important to understand the mechanisms underlying these responses. This thesis focuses on urbanization in birds, from both the individual and community perspectives. The aim of this thesis is to find out if there are any „pre-adaptations“ in some bird species to be successful city dwellers or if all birds can potentially exploit the urban environment when local conditions allow. According to the reviewed literature, I conclude that the urbanization in birds is not a universal pattern, but there are some specific traits shared by most of the urban birds. The successful urban species are mostly omnivorous or granivorous, they breed in trees or in cavities and, they are often ecological generalists. They are sometimes represented by non-native species occurring in the cities all over the world.

Key words

Urbanization, birds, biotic homogenization, urban biology, birds in cities, colonisation, adaptation

OBSAH

Úvod	1
1 Klasifikace druhů ve vztahu k urbánnímu prostředí.....	3
2 Vznik urbanizované populace ptáků	5
3 Migrační biologie.....	9
4 Potravní biologie.....	10
5 Hnízdní biologie	12
6 Velikost mozku	14
7 Vliv predace.....	16
7.1 Predátorský paradox	16
8 Populace a společenstva městských ptáků	18
8.1 Populační denzita	18
8.2 Společenstva ptáků ve městech	19
9 Nepůvodní ptáci dominují v urbanizovaném prostředí?.....	21
10 Model evropského města z pohledu ptačích společenstev	23
11 Závěr	24
12 Seznam použité literatury	26

ÚVOD

Urbanizace je rychle se rozvíjející světový trend spočívající v expanzi lidských sídel, který má zásadní vliv na vývoj a strukturu ekologických společenstev (Vitousek et al. 1997). Organismy postižené urbanizací mají v zásadě jen dvě možnosti – přizpůsobit se, nebo vymizet (Møller 2009). Cílem ochranných aktivit je, aby se druhá možnost, tedy vymizení taxonů, co možná nejvíce redukovala (Wilson 1999). Udržovat ve městech druhovou diverzitu je ovšem důležité nejen pro přírodu, ale i pro lidstvo, na které má různorodé přírodní prostředí pozitivní vliv (Taylor et al. 2013).

Důležitost zkoumání odpovědí organismů na vývoj urbanizované krajiny je o to zásadnější, když zahrneme fakt, že lidská sídla zpravidla vznikají v oblastech s vyšší druhovou rozmanitostí. Je to způsobeno zřejmě tím, že lidská populace, stejně jako diverzita bioty, vyhledává oblasti s vyšší dostupností energie (Evans et al. 2006). Nová stanoviště vznikající činností člověka mohou být zároveň atraktivní pro některé druhy, a tak mohou biodiverzitu lokálně zvyšovat (Blair 1996). Je ovšem nutno vzít v potaz, že na vyšší druhovou diverzitu nalezenou ve městech může mít vliv snazší monitoring organismů a další zkreslující faktory (Evans et al. 2006).

Ptáci jsou zásadní skupinou pro studium urbánní ekologie obratlovců (Taylor et al. 2013). Je to způsobeno zejména tím, že se dobře pozorují díky denní aktivitě a jsou citliví na změny (Savard et al. 2000). Jsou také využíváni jako indikátory biodiverzity (Buckland et al. 2008). Většina studií urbánních ekosystémů zabývá právě jimi. Stejně tak tato práce se bude zabývat touto skupinou.

Zkoumání urbanizace má poměrně velký přesah a paralely v dalších disciplínách, jako je invazní biologie, nebo ostrovní ekologie. Bylo prokázáno, že úspěšně urbanizované druhy ptáků mají nepoměrně větší naději na úspěšné založení populací na ostrovech, na které byly dovezeny lidmi (Møller et al. 2015). To může být způsobeno tím, že ptáci pocházející z měst jsou zvyklí na přítomnost lidí a mají tak větší šanci v dobré kondici překonat dlouhou cestu v lidské společnosti, která obvykle předcházela vysazení na ostrovech (Møller et al. 2015).

Urbanizace nefunguje na základě čistě náhodných procesů – jestli je pták schopen kolonizovat město, nebo není, je závislé na jistých zákonitostech (Croci et al. 2008; Sol et al. 2014). Tím spíš je důležité se zabývat těmito novými ekosystémy a snažit se o ochranu druhů, které urbanizovanou krajinu osídlit nedovedou (Sol et al. 2014). Fakt, že ptáci pronikající do měst jsou selektováni na základě určitých znaků a nepronikají do měst náhodně, může ve spojení s rozšiřováním geografických areálů těchto druhů vést ke snižování světové biodiverzity procesem tzv. homogenizace bioty (Clergeau et al. 2006; McKinney 2004, 2006; McKinney a Lockwood 1999; Olden a Poff 2003).

Urbanizace ptáků byla po dlouhou dobu přehlížena a kvůli tomu chybí doklady o přizpůsobování městu u většiny druhů (Diamond 1986; Erz 1966). Větší pozornost byla této disciplíně věnována až od 80. let 20. století a z dřívější doby máme jen velmi málo poznatků (Marzluff et al. 2001). Díky dlouhé historii osídlení je Evropa ideálním místem pro studium dlouhodobých aspektů urbanizace ptáků, protože zde bylo nejvíce času pro rozvoj vztahů ptáků k městské zástavbě a ptačí společnosti měst tady dosáhla jistě rovnováhy (Diamond 1986). Evropa tak může sloužit jako určitá předloha pro další oblasti světa coby modelový příklad vytváření urbanizovaných společenstev (Johnston 2001; Jokimäki et al. 2016).

Pro ochranu druhů v kontextu urbanizace je důležité poznat mechanismy, které ptákům umožňují města obsazovat. Této problematice se věnuje poměrně velké množství studií, zároveň ovšem, pokud vím, na toto téma chybí ucelená rešerše, která by přinesla syntetické závěry z těchto dílčích poznatků,

Cílem této práce je proto shrnout dosud publikované informace o urbanizaci ptáků se zaměřením na mechanismy kolonizace lidských sídel.

1 KLASIFIKACE DRUHŮ VE VZTAHU K URBÁNNÍMU PROSTŘEDÍ

Podle odpovědi na městské prostředí se ptáci tradičně dělí na „urban exploiters“, „urban adapters“ a „urban avoiders“. „Exploiters“ jsou druhy, které dokážou lidské zdroje využívat natolik, že by měly mít největší populace právě ve městech a zejména v silně využívaných částech (Blair 1996). Tyto druhy jsou často označovány za synantropy (McKinney 2006). Klíčem k tomu, jak mít možnost se stát „exploiter“ je zřejmě být generalistou. Generalisté jsou totiž obecně při kolonizaci měst úspěšnější (Evans et al. 2011; Sol et al. 2014), zejména pokud jde o toleranci různorodých stanovišť (Sol et al. 2014).

Na opačném pólu stojí „avoiders“, kteří jsou citliví vůči lidské přítomnosti natolik, že nejen, že do měst nevstupují, ale dokonce jim ustupují. Jejich populace tedy nejlépe prosperují v prostředí bez přítomnosti lidí. „Urban adapters“ jsou „zlatou střední cestou“. Jde o druhy, které dovedou do jisté míry využít různých aspektů lidského osídlení, například okrasnou vegetaci, takže dosahují svých nejvyšších populačních hustot v mírně urbanizovaných oblastech, ale vyskytují se i v čistě přírodním prostředí (Blair 1996). Vlastností „adapters“ jako celku je mimo jiné i to, že každý druh se na město adaptoval jinými způsoby a proto je třeba mít na paměti, že zejména skupina „adapters“ je značně nesourodá (McKinney 2006). Tyto tři kategorie jsou, jak patrně již z definice, spojeny s mírou výskytu při různých úrovních lidského osídlení (McKinney 2006). Podobný trend najdeme i v souvislosti s vegetací (McKinney 2002; McKinney 2006). „Exploiters“ jsou dokonce v negativní korelaci s vegetačním pokryvem, „adapters“ vyžadují alespoň nějakou vegetaci a nakonec „avoiders“ potřebují neporušenou původní vegetaci (McKinney 2002; McKinney 2006).

Zásadní otázkou v době krize biodiverzity je, do které ze jmenovaných kategorií spadá nejvíce druhů. Podle Blaira (1996) patří nejvíce ptáků mezi „urban adapters“, jiná práce zase uvádí, že většina ptáků patří spíše mezi „urban avoiders“ (Crocini et al. 2008). K podobným stanoviskům je ale třeba přistupovat obezřetně, protože velmi záleží na oblasti, ve které se bádá. Zatímco je možné, že v Evropě bude skutečně nejvíce „urban adapters“, v málo obydlených oblastech světa je očekávatelná převaha „urban avoiders“.

Vzhledem k odlišným strategiím různých druhů při odpovědi na městskou zástavbu se od sebe musí druhy spadající do těchto oddělených kategorií nějak odlišovat. „Avoiders“ se však na základě globální studie (Sol et al. 2014) nemusí od „exploiters“ zásadně lišit v ohledech, které jsou často uváděny (např. velikost mozku, rychlost reprodukce, párovací systém nebo potravní a migrační biologie). Rozdíly byly v této studii naopak shledány ve hnízdní biologii („exploiters“ většinou nehnízdí na zemi) nebo v „cennosti snůšky“ („brood value“) u „exploiters“ je menší ztráta fitness v případě nezdaru při hnízdění. Strategie „exploiter“ a „adapter“ je alespoň u některých druhů stálá, tedy v rámci celého areálu reagují na urbanizaci stejným způsobem (Sol et al. 2014), což je důležitým indikátorem toho, že schopnost kolonizovat města nevzniká alespoň v některých případech náhodně.

Přestože biologie urbanizovaných druhů je sama o sobě poměrně moderní disciplína, rozvíjející se teprve v posledních třech desetiletích (Marzluff et al. 2001), unikátní pokus o její zkoumání, nebo alespoň kategorizování ptáků v kontextu měst, nalezneme dokonce i v české historické vědecké literatuře. Podobný názor jako Blair měl na rozdělení ptáků ve městech o celé půlstoletí dříve (!) i pražský ornitolog Veleslav Wahl. Ve své knize Pražské ptactvo (Wahl 1944) dělí ptáky do tří kategorií. Ptáci kulturofilní, kulturofobní a neutrálně reagující, což lze dobře identifikovat s kategoriemi „exploiters“, „avoiders“ a „adapters“. Ptáky neutrální skupiny popisuje jako obvykle malé druhy, které zůstávají ve svém oblíbeném biotopu, ale jsou postupně obkličováni městskou zástavbou. Mezi ně řadí například rehka zahradního *Phoenicurus phoenicurus*, puštíka obecného *Strix aluco*, lejska šedého *Muscicapa striata* nebo slípku zelenonohou *Gallinula chloropus*. Mezi ptáky kulturofobní řadí jako jako

jediný příklad slavíka obecného *Luscinia megarhynchos*, který se v dané době v Praze vyskytoval pouze v Královské oboře a v Dolní Šárce, ovšem dnes běžně hnízdí v městských parcích. Ptáky kulturofilní rozděluje do tří kategorií a to (i) druhy dokonale urbanizované, takové, které hnízdí uvnitř vlastního města. Jako zástupce uvádí kosa černého *Turdus merula*, vrabce domácího *Passer domesticus*, rehka domácího *Phoenicurus ochruros* nebo sovu pálenou *Tyto alba*; (ii) druhy jejichž urbanizace je ve vývoji, které sice hnízdí mezi domy, ale stále se drží svých přirozených stanovišť. Patří sem kachna divoká *Anas platyrhynchos*, strakapoud velký *Dendrocopos major*, brhlík lesní *Sitta europaea* nebo zvonek zelený *Chloris chloris*. (iii) Druhy kulturofilní hnízdící převážně mimo město, kam řadí koroptev polní *Perdix perdix*, strnada zahradního *Emberiza hortulana* a lučního *Emberiza calandra* a skřivana polního *Alauda arvensis*. Poslední jmenovanou kategorií chce zřejmě vyjádřit vztah těchto uvedených druhů k zemědělské krajině, která je s člověkem nerozlučně spjata.

Další dělení ptáků podle reakce na město nabízí Stracey (2011) a to do čtyř kategorií podle abundance ptáků v urbanizovaném prostředí. Na termínech, které zavedl Blair (1996) shledává problematický fakt, že nepopisují jednoduše početnost ptáků ve městech, ale zároveň i proces, který jejich početnost ve městě ovlivňuje, naráží tedy zřejmě na schopnost těchto ptáků využívat lidské zdroje. Z toho důvodu zavádí následující termíny. „Urban-positive“ pro druhy, které jsou v prostředí města početnější než mimo něj. „Urban-neutral“ pro druhy stejně početné v městském i neměstském prostředí. A nakonec „urban-negative“ pro druhy početnější mimo město. Poslední jsou „urban-absent“ druhy, které se ve městě nevyskytují vůbec (Stracey 2011). V této práci se však, při vědomí právě popsaných nedostatků, budu držet klasifikace Blaira (1996).

2 VZNIK URBANIZOVANÉ POPULACE PTÁKŮ

Ohledně průniku ptáků do města se uvažuje o souhře několika ekologických souvislostí.

V první řadě se hovoří o vlivu mezidruhové kompetice, kde existují dvě hypotézy. První hypotézou je, že několik úspěšných druhů jsou tak silní kompetitoři, že jiné zkrátka nedostanou šanci se do měst dostat pod tlakem usedlíků. Druhá hypotéza je, že naopak tyto „silné“ druhy jsou jediné, které jsou schopny v tomto prostředí žít, a jiné mají smůlu – nedovedou městské prostředí obsadit pro neschopnost využít výhody antropogenních zdrojů potravy, nových hnízdních příležitostí, nebo zkrátka ve městě nejsou schopni najít vhodné prostředí k životu (Kark et al. 2007). Vzhledem k tomu, že ve městě přežívají často i jedinci v nízké kondici (Anderies, Katti, a Shochat 2007), se nezdá, že by společenstva ptáků měla být zatížena silnou kompeticí. Je proto pravděpodobnější, že v případě popsaných dvou teorií platí spíše první, která předpokládá, že do měst se dostává jen několik druhů schopných výhody antropogenní činnosti využít. To je nakonec podpořeno i tím, že ptáci žijící ve městech po celém světě často patří do stejných taxonomických skupin (Sol et al. 2014)

Dvě různé hypotézy byly formulovány i ohledně toho, jaké mechanismy umožňují ptákům úspěšný průnik do města. První říká, že průnik ptáků do města je spojen s jistými preadaptacemi, které jim napomáhají cizí prostředí osídlit (Blair 1996; Croci et al. 2008; Kark et al. 2007; Mayr 1965). V rámci „urban exploiters“ (viz definici v kap. 1) byl na globální úrovni objeven jistý fylogenetický vztah, kdy některé čeledi mají sice v daných regionech jen pár zástupců ve městech, nicméně všude, kde se tyto čeledi vyskytují, tam města kolonizují. Patří sem *Corvidae*, *Sturnidae* a *Columbidae* (Sol et al. 2014). Zdá se tedy, že tyto skupiny jsou skutečně nějakým způsobem lépe preadaptovány k průniku do měst než jiné. Těmito preadaptacemi mohou být například schopnost tolerovat širokou škálu environmentálních podmínek, objevovat potravu, kterou nevyužívá příliš mnoho jiných druhů, a odolávat predátorům (Sol 2007). Druhá hypotéza vychází z předpokladu, že do měst se budou dostávat zejména druhy, jejichž populacím se daří v bezprostředním okolí města, a díky tomu do něj snáze pronikají (Møller et al. 2012; Sol et al. 2014). Tímto způsobem do měst pronikly například straky obecné *Pica pica* (Antonov a Atanasova 2002, 2003) nebo jestřábi lesní *Accipiter gentilis* (Rutz 2008). Některé studie nicméně konstatují, že okolní prostředí nehraje v kontextu urbanizace důležitou roli, protože většina druhů běžných v městském prostředí se nevyskytuje početně v jeho okolí (Clergeau et al. 1998; Clergeau, Jokimäki, a Savard 2002; McKinney 2006). Kdyby platila druhá hypotéza, musely by všechny druhy, jejichž populacím se daří v sousedství měst, do měst pronikat. To se ale neděje, proto je více než pravděpodobné, že existuje soubor znaků, které některé druhy předurčují k tomu, aby ve městech dostaly zelenou.

Dalším důležitým aspektem urbanizace je časoprostorové hledisko kolonizací měst. Zde opět vystupují dva možné mechanismy. Jedním z nich je současný průnik na více místech najednou (Møller et al. 2012). Takto do měst zřejmě pronikl například holub hřivnáč *Columba palumbus* (Fey et al. 2015) a straka obecná. Zmíněná strategie může vycházet z toho, že je naplněna kapacita prostředí v okolí měst a „přebývajícím“ jedincům tak nezbyvá jiná možnost než hledat nová teritoria, která se od jejich původního prostředí liší (Evans et al. 2010). Tento scénář ale nenaplnují jestřábi, kteří také pronikají do měst zřejmě nezávisle na sobě, a přesto se nezdá, že by šlo o následek naplnění nosné kapacity prostřední (Rutz 2008). Další mechanismus je založen na vzniku první městské populace, která se následně začne šířit do dalších lokalit od sebe vzdálených. Tento způsob vzniku urbanizovaných populací by se dalo po přeložení do českého jazyka říkat „urbanizace žabím skokem“ (anglicky „leap-frog“ urbanizace) (McKinney 2006). Tuto strategii na první pohled vykazují populace urbánních kosů černých (Evans et al. 2010), nicméně se podle molekulárních dat ukázalo, že ve skutečnosti jsou si

populace městských kosů podobné s blízkými populacemi mimo město (Partecke, Gwinner, a Bensch 2006). Na prokázaný případ šíření pomocí těchto „žabích skoků“ tedy stále čekáme, ale přesto se nedá vyloučit, že některé druhy se takto šíří. Studií, které se zabývají konkrétními druhy, které kolonizovaly městské prostředí je totiž velmi málo (Evans et al. 2010).

Podle Evanse et al. (2010) proces urbanizace probíhá ve stejných krocích, jako vznik invazních populací, nebo ostrovních populací. Těmito třemi kroky jsou i) příchod („arrival“) ii) vyladění („adjustment“) iii) rozšíření („spread“). Mírně rozdílný popis procesu urbanizace ptáků nabízí Rutz (2008). Podle něj je kolonizace měst rozdělena do dvou hlavních fází. První je prvotní průnik do města z přirozených stanovišť, první hnízdění a rozšíření hnízdní populace. Druhou fází je potom vytvoření genetických adaptací na nové prostředí a to jak genetickými změnami, tak i pomocí fenotypové plasticity (Partecke, Van't Hof, a Gwinner 2004). První fázi navíc dělí na tři rozdílné kroky i) „pioneer settlement“ ii) „expansion“ iii) „saturation“, které jsou v zásadě identické s pohledem Evanse et al., nicméně Rutz odděluje adaptace na městské prostředí, které Evans et al. umísťují do fáze „adjustment“, do samostatného kroku, který je až následujícím postupem po rozšíření populace ve městě. Oba náhledy mají svá pozitiva, zatímco pohled Evanse et al. je jednodušší, a proto snáze pochopitelný, Rutz správně odděluje fázi adaptací na město, která může probíhat i dlouho po rozšíření populace ptáků ve městě. Tento fakt Evans et al. ve svém pojetí zanedbávají, tudíž autorovi této práce připadá bližší pohled, který publikoval Rutz.

Nejlépe prozkoumaný druh z hlediska urbanizace je kos černý, na kterém byla realizována řada výzkumů týkajících se biologie městských druhů. Rámcovou studii, zabývající se kosem černým, která je svého druhu poměrně ojedinělá, publikoval Evans (2010). Ačkoliv byl kos v minulosti výhradně lesním druhem, dnes se stal ve většině svého areálu rozšířením velmi běžným městským ptákem, kde navíc nabývá vyšší populační hustoty než v přirozeném prostředí. První ptáci, kteří založili městské populace pocházeli zřejmě ze zimujících jedinců, kteří ve městě hledali příznivější podmínky pro přečkání mrazů (Møller et al. 2014). Zajímavé je také to, že se liší návaznost vzniku urbanizovaných populací tohoto druhu v závislosti na velikosti populací v přirozeném prostředí. Zatímco například v Anglii byl kos historicky běžným lesním ptákem a jeho populace byly dost velké, jejich vnik do měst započal až ve 30. letech 20. století. Nezdá se tedy, že by spouštěčem urbanizace bylo zvětšení rurálních populací. Naproti tomu ve Skandinávii, Pobaltí a Islandu nastala urbanizace tohoto druhu velmi brzy po zvýšení početnosti kosů v okolí měst. Můžeme se domnívat, že zpoždění v osídlení městského prostředí je dáno tím, že tato nová stanoviště nejsou pro ně příliš vhodná. To asi ale navzájem odporuje s faktem, že populace kosů, a nejen jich, dosahují ve městech větší denzity. Proto se nezdá pravděpodobné, že prostředí měst je pro tyto druhy nevhodným. Ačkoliv kolonizace měst u kosů vykazuje známky „leap-frog“ urbanizace, musela vzniknout na více místech nezávisle na sobě. Jedna urbanizační událost nastala zřejmě v Evropě, druhá potom v severní Africe (Evans et al. 2010).

Města jsou kolonizována i dravými ptáky například kraujci obecnými *Accipiter nisus* (Papp 2011) a jestřáby lesními (Rutz 2006) ve střední Evropě, jestřáby Cooperovými *Accipiter cooperii* (Boal a Mannan 1999) ve Spojených státech amerických. Druhým jmenovaným se podrobně věnoval Rutz v Hamburku (Rutz 2006, 2008). Urbanizační události u jestřábů vykazují spíše znaky nezávislého vzniku těchto populací než výše v textu diskutovaný průběh typu leap-frog urbanizace (Rutz 2008). Začátek urbanizace tohoto druhu byl zaznamenán v době, kdy byl povolen lov jestřábů v oblastech mimo město, zatímco ve městech byly tyto praktiky zakázány. Tento fakt zřejmě přinutil jestřáby hledat nezvyklá, ale bezpečnější místa. Zároveň počátek kolonizace měst tímto druhem souvisel se zvyšováním potravní nabídky (holub domácí *Columba livia f. domestica*, straka obecná, kos černý). Zřejmě také přispělo několik poměrně tuhých zim, během kterých jestřábi hledali přívětivější klima města. Naopak se neprokázal vliv zlepšení hnízdních příležitostí ve městě, snížení potravní nabídky

v přirozeném prostředí. Jako důležitá se neprojevila ani reintrodukce jeho predátora, výra velkého *Bubo bubo*, do oblastí přirozeného výskytu jestřábů a ani se neprokázal vliv naplnění nosné kapacity prostředí v okolí města Hamburg.

První jestřábi hnízdící v centru města byli zaznamenáni v roce 1985. Často byli staří 1-2 roky, což kontrastuje s tím, že ptáci hnízdící mimo města jsou obvykle starší tři let. Mladí ptáci bývají často mediátory zvětšování areálů rozšíření (Greenwood a Harvey 1982), což zřejmě platí i pro městské prostředí. Zajímavé je, že hnízdní teritoria kopírují místa s prvotním výskytem jestřábů předtím, než se jim podařilo města kolonizovat. Zdá se, že ptáci pro hnízdění využívají teritoria, která byla pro ně už dříve atraktivní.

Ve městě Saskatoon v Kanadě hnízdí malý sokolovitý pták dřemlík tundrový *Falco columbarius*. Jeho první zjištěné hnízdění v urbánním prostředí bylo potvrzeno v roce 1963. Sodhi et al. (1992) tuto populaci sledovali v letech 1971 do roku 1990. Na začátku studie v roce 1971 hnízdil ve městě pouhý jeden pár, roku 1989, kdy byl počet hnízd nejvyšší, bylo evidováno 31 párů. Tato expanze má nespíš hned několik důvodů. Primárním faktorem, který mohl dřemlíky do měst přilákat, bylo vysazení stromů ve městě, na kterých začali hnízdit krkavcovití ptáci. Opuštěná hnízda těchto ptáků dřemlíci rádi využívají pro vyvedení svých mláďat, neboť si sami hnízda nestaví. Zajímavé je zjištění, že dřemlíci měli ve městě velmi vysokou hnízdní úspěšnost (pouze u čtyř procent hnízd byly zjištěny ztráty). Nabízí se otázka, čím je tato produktivita podmíněna? Autoři studie (Sodhi et al. 1992) se domnívají, že dřemlíci profitují ze snížené predace, která je u populací v přirozeném prostředí hlavním faktorem ovlivňujícím hnízdní úspěšnost, v některých oblastech je predací zmařeno i více než 50 % snůšek (např. Wiklund 1990). Predace je ve městě snížena zřejmě proto, že se tu nevyskytuje tolik potenciálních predátorů, jako mimo něj (Sodhi et al. 1992).

U racků se naopak důvod expanze jejich kolonií do měst zdá být nasnadě. Na konci 19. a na začátku 20. století byl trend hnízdění racků na lidských obydlích vzácný, od 40. let 20. století v Anglii však počet hnízd na budovách začal silně růst (Cramp 1971). Dramatický růst kolonií pokračuje i nadále, zatímco v letech 1969-70 to bylo 1 300 párů (Cramp 1971), v letech 1999-2002 to bylo už 31 000 (Mitchell et al. 2004 podle Rock a Vaughan 2013). Jedná se zejména o racky stříbřité *Larus argentatus* a tříprsté *Rissa tridactyla*. Asi od roku 1945 tuto strategii využívá i racek žlutonohý *Larus fuscus*. Vzácně na domech jednotlivě hnízdí i racci mořští *Larus marinus* a bouřní *Larus canus*. Důvody pro kolonizaci měst u velkých racků rodu *Larus* se zdají být motivovány čistě potravní nabídkou měst, zatímco racci tříprstí začali přibývat zřejmě převážně díky zastavení pronásledování lidmi (Cramp 1971). Podobně jako jejich blízcí příbuzní, hnízdí od 70. let na střechách ve Středomoří, například v Itálii a Španělsku, i racci středomořští *Larus michahellis* (Guillem a Cortés 2010; Soldatini et al. 2008). U racka bělohavého *Larus cachinnans* je hnízdění na střechách zaznamenáváno také (Kormannshaus a Steiof 2015), ohledně tohoto fenoménu u daného druhu ale nejsou publikovány podrobné informace. V následujícím textu se tedy zaměřím na racky stříbřité a žlutonohé.

Velkým rackům rodu *Larus* v Anglii hrál do karet zejména zvyšující se počet přístavů, skládek a dalších antropogenních zdrojů, které využívali, a díky tomu se zvyšovala jejich početnost. Zvýšení počtů vytvářelo tlak na původní kolonie, které byly často poblíž měst, a mnoho racků již v těchto přeplněných hnízdištích nenašlo místo. Proto vyhledali nová hnízdiště právě na střechách budov v přímořských městech (Cramp 1971). Tato teorie je podpořena nálezy jedinců kroužkovaných na ostrově Isle of May na pobřeží severovýchodní Anglie. V sedmdesátých letech početnost racků v městských koloniích rostla až neuvěřitelně rychle. Racci stříbřité své počty zdvojnásobovali během pěti let, racci žlutonozí stihli stavy zdvojnásobit za pouhé tři roky (Monaghan a Coulson 1977). Způsoby rozšiřování početnosti racků v anglických městech jsou dvojího typu. První je rozšiřování současných kolonií. Druhý je vznik

nových kolonií ve městech dosud racky neobsazených. V devadesátých letech minulého století přibývali nejvýrazněji racci žlutozobí. Jako důvod zvyšování stavů tohoto druhu může figurovat narušování přirozených kolonií na Farne Islands nebo v Northumberlandu. Racci žlutozobí se zpravidla přidávají do kolonií racků stříbřitých. V některých městech na střechách hnízdí až čtyři druhy racků. Novější kolonie rostou podstatně rychleji než starší kolonie s mnoha hnízdícími páry (Raven a Coulson 1997).

Jak vyplývá z výše uvedených příkladů, ke kolonizaci měst dovedou různé druhy ptáků značně rozdílné faktory. Zdá se však, že u většiny kolonizátorů hrála role potrava, ať už potrava původu antropogenního, tedy například vybírání košů a podobně, nebo zvýšená dostupnost potravy přirozené. U jiných druhů je zřejmě důležitá i nabídka hnízdních příležitostí. Pravděpodobně ale až na výjimky nejde o jeden faktor, ale o souhru několika proměnných najednou (Croci et al. 2008; Kark et al. 2007).

3 MIGRAČNÍ BIOLOGIE

Při urbanizaci jsou nejspíše znevýhodněni ptáci, kteří migrují (Crocì et al. 2008; Kark et al. 2007; Leveau 2013; Lim a Sodhi 2004; McKinney 2006). Může to být způsobeno tím, že mají kratší čas na přizpůsobení se urbánním podmínkám, protože na hnízdištích tráví pouze část svého ročního cyklu (Crocì et al. 2008), nebo tím, že si stálí ptáci mohou držet celoročně svá teritoria, a nehrozí jim tak ztráta teritoria, které během jejich nepřítomnosti obsadí jiný pták, takže se jeho původní držitel musí usídlit jinde, třeba i mimo město (Kark et al. 2007). Podle jiných studií urbanizace ptáků ale nemusí s migrací vůbec souviset (Evans et al. 2011; Jokimäki et al. 2016). Další studie si zase klade otázku, zda migrace na dlouhé vzdálenosti má negativní vztah ke kolonizaci měst, či naopak kolonizace měst upřednostní ve svém důsledku stálost ptačích populací (Møller et al. 2014). Proto se na tento vztah podíváme podrobněji.

Konkrétně migračními zvyky v souvislosti s urbanizací se nezabývá mnoho prací. V práci Kark et al. (2007) kteří se kromě jiného zaměřili poměrně podrobně na rozdíly v migračních zvycích „urban exploiters“ a „urban adapters“ ve městě Jeruzalémě nezjistili autoři žádný statisticky významný rozdíl mezi migračním statutem „urban exploiters“ a „urban adapters“. Celkově však po gradientu urbanizace směrem ven z města migrujících ptáků přibývalo, zatímco v centru města se vykytovaly pouze druhy stálé, v prostředí mimo město bylo celoročně stálých ptáků pouze 36 %. Výjimkou z pravidla je nicméně striktně tažný rorýs obecný *Apus apus*. Jeho úspěch v centrech měst zřejmě tkví v tom, že obsazuje niku, kterou nevyužívá žádný z přítomných stálých druhů. Hnízdí ve šterbinách na budovách a živí se létajícím hmyzem a to jako jediný z druhů přítomných v centru Jeruzaléma (Kark et al. 2007). V evropských městech nebyl zjištěn žádný vliv migračního chování na urbanizaci, detailní analýza však zjistila, že čím více měst omnivorní druh obývá, tím větší je šance, že bude spíše stálý než migrující (Jokimäki et al. 2016).

Pokud se podíváme na městské parky, najdeme zajímavý rozdíl mezi ptáky stálými a zimujícími oproti ptákům migrujícím. Zatímco ptáci stálí a zimující preferují parky na základě rozlohy, migrující ptáci míří spíše do parků, ve kterých jsou rozrůzněné habitaty (Oliver et al. 2011).

Migrace ptáků a její vztah k městům je zajímavý i z hlediska vnitrodruhové proměnlivosti. Je známo, že mnoho druhů ptáků migruje jen částečně („partial migration“) (Chapman et al. 2011) a migrační zvyky navíc nejsou neměnné a mohou se rychle upravit v závislosti na proměny v prostředí (Plummer et al. 2015; Podhrázký et al. 2017). Ptáci migrují zejména kvůli úniku před tuhými zimami. Ve městech mají ptáci díky efektu tepelného ostrova a lepší dostupnosti potravy větší šanci zimu přečkat. Bylo prokázáno, že díky tomu mají ptáci ve městech větší sklon k upuštění od migrace na vnitrodruhové úrovni (Bonnet-Lebrun, Manica, a Rodrigues 2020). Například pěnice černohlavá *Sylvia atricapilla* začala zimovat ve Velké Británii díky příkrmování v zimních měsících (Plummer et al. 2015). Podobně je tomu i u sýkory modřinky, zvonka zeleného (Väisänen 2003) a kachny divoké (Pulliainen 1963) ve Finsku.

Generalizace vztahu migrace a schopnosti ptáka se přizpůsobit městu je složitá a je třeba brát zřetel například na to, že migrace je závislá na zeměpisné šířce (Newton a Dale 1996) nebo že snížená tendence k migraci může být naopak indukována životem ve městě (Møller et al. 2014). Přesto vzhledem k tomu, že většina studií zabývajících se migračními zvyklostmi městských druhů ptáků zjistila negativní vztah migrujících ptáků k městu, je na místě se domnívat, že jsou ve městech favorizováni spíše ptáci stálí. Migrace ale nemá pro synurbanizaci různých druhů ptáků hlavní vliv a je spíše jedním z faktorů, které při tom hrají roli.

4 POTRAVNÍ BIOLOGIE

Zásadní vliv na vznik a udržení městských populací ptáků má potravní nabídka, kterou poskytuje svou činností člověk (Anderies et al. 2007; Erz 1966; Lancaster a Rees 1979). Potravní specialisté mají ve městech nižší denzity než generalisté (Evans et al. 2011) a ve městech prospívají zejména všežraví ptáci (McKinney a Lockwood 1999). Celoročně dostupné a bohaté potravní zdroje jsou typickým znakem urbánních ekosystémů (Erz 1966). Zvýšená potravní nabídka ptákům ve městech vyhovuje zejména v době krmení mladých, kdy je poptávka po potravě nejvyšší, a v zimě, kdy je málo potravy v okolí měst a za potravou se tam stěhují i druhy netypické (Erz 1966). Podle využívání potravní nabídky města se dají rozdělit ptáci do dvou skupin. První jsou všežraví ptáci, kteří objevili ve městě bohatý zdroj antropogenních zbytků (Crocì et al. 2008; Evans et al. 2011; Lancaster a Rees 1979; Leveau 2013; McKinney a Lockwood 1999). V temperátních oblastech a Středomoří se směrem do centra města zastoupení omnivorů zvyšuje (Lancaster a Rees 1979). Zajímavé je, že v tropech žádný takový trend pozorován nebyl. Velký vliv může mít sezonalita, zatímco v tropech je celoročně dostupná potrava pro plodožravé druhy, v Evropských městech se bude abundance této potravy vrámci roku měnit. To by mohlo vysvětlit, proč jsou v tropických městech zastoupeni plodožraví ptáci v podobné míře, jako ptáci všežraví (Kark et al. 2007; Lim a Sodhi 2004).

Druhou skupinou jsou ptáci, kteří ve městě profitují ze zvýšeného výskytu jejich přirozené potravy, tedy například draví ptáci využívající vyšší denzity jejich kořisti (Clergeau et al. 1998). Konkrétně např. dřemlíci v Kanadském městě Saskatoon mají prospěch z dobré dostupnosti jejich nejčastější potravy, mláďat vrabců domácích. Tito ptáci vyváděli ve městech mláďata tak, aby doba krmení mláďat korelovala s nejvyšším výskytem této kořisti (Sodhi et al. 1992). Dalším příkladem mohou být sokoli stěhovaví *Falco peregrinus*, kteří ve městech loví holuby domácí.

Ve městech mohou být zvýhodněni i zrnožraví ptáci (Jokimäki et al. 2016; Kark et al. 2007), což ale není podpořeno v některých studiích (Crocì et al. 2008). Výhodnou vlastností se zdá být i hledání potravy na zemi (Leveau 2013). Urbanizace má vliv na vysoké denzity ptáků, kteří se živí alespoň částečně rostlinnou stravou. Naopak ptáci, kteří se živí hmyzem se zdají být urbanizací limitováni (Evans et al. 2011). Ke stejnému zjištění dospěla studie urbanizovaných ptačích společenstev v Singapuru, kde početnost insektivorních druhů negativně souvisí s procentem zastavěné plochy (Lim a Sodhi 2004). Ve stejném městě od roku 1923 do roku 1998 ubylo přes 80% hmyzožravých ptáků (Castelletta, Sodhi, a Subaraj 2000). Přesto se ale naprostá většina druhů ptáků ve městech během hnízdní sezóny krmí i bezobratlými (Jokimäki et al. 2016). Do jisté míry výhodné může být prostředí města i pro ptáky živící se plody. Takové druhy byly v Singapuru nejpočetnější v oblastech s nízkou denzitou domů, kde zřejmě mají prospěch z okrasných plodonosných keřů (Lim a Sodhi 2004) a i v evropských městech měla většina druhů v centrech měst na jídelníčku plody (Jokimäki et al. 2016).

Kark (2007) stanovil hypotézu, že v rámci „urban exploiters“ by mělo být více všežravých a semenožravých ptáků než mezi „urban adapters“. Tato hypotéza však nebyla podpořena statisticky významným rozdílem. Signifikantní rozdíl byl v počtu druhů, které se alespoň částečně živí hmyzem, kterých bylo mezi „adapters“ více než v „exploiters“. Tento rozdíl byl ale smazán, pokud se brali v úvahu pouze striktní hmyzožravci. V Jeruzalémě byl pozorován sestupný trend od nejvíce urbanizovaných oblastí do nejméně urbanizovaných u ptáků, kteří se alespoň částečně živí semeny nebo plody. Opačný výsledek pak byl u ptáků živících se alespoň částečně hmyzem (Kark et al. 2007).

Přikrmování ptáků je oblíbeným zvykem, který přibližuje občany k přírodě v podmínkách města. Pravidelná nabídka potravy může ovlivňovat některé aspekty biologie ptáků. Přikrmování může být jedním z důvodů urbanizace některých druhů, jako je kachna divoká *Anas platyrhynchos*, zvonek zelený

Chloris chloris, nebo sýkora modřinka *Cyanistes caeruleus* ve Finsku (Jokimäki et al. 2016). Krmení může mít vliv na složení ornitocenózy daného území, přičemž na některé druhy má vliv pozitivní, na některé negativní. Novozélandská studie z roku 2015 naznačuje, že krmení ptáků může měnit společenstva ve prospěch nepůvodních druhů ptáků (Galbraith et al. 2015). Nejen složení společenstev, ale i chování ptáků může být ovlivněno přikrmováním lidmi. Severoamerické sojky *Aphelocoma coerulescens* hnízdí dříve, pokud jsou přikrmovány, než když přikrmovány nejsou (Schoech, Bowman, a Reynolds 2004). Krmení ptáků může být také rizikovým faktorem pro přenos některých ptačích nemocí, protože se na krmítku potkává nepřírozně mnoho ptáků a v případě, že je nějaký z nich nemocný, může potravu kontaminovat (Lawson et al. 2018).

Antropogenní zdroje potravy nemusí mít pro městské populace ptáků jenom výhody. Krátké intervaly v doplňování potravních zdrojů zvýhodňují konkurenčně slabší jedince, kteří mají nižší kondici, a přesto ve městech dominují. Konkurenčně silní jedinci jsou ve městech také a mají díky svým individuálním hnízdním úspěchům a schopnosti vyhledávat potravu velký počet potomků, kteří nejsou v dobré kondici. Za normálních okolností by v mimoměstském prostředí tito ptáci s nižší kondicí nepřežili, ale díky dobré dostupnosti zdrojů se jim ve městech daří. Důsledkem toho mohou být městské populace ptáků překvapivě zranitelné (Anderies et al. 2007). U strak hnízdících ve městech byl oproti přírodnímu prostředí zjištěn větší počet nezdařilých pokusů o hnízdění z důvodu neoplozených nebo jinak zkažených vajec (Antonov a Atanasova 2003). Autoři studie se domnívají, že by to mohlo být způsobeno tím, že lépe dostupná potrava umožní hnízdění ptákům, kteří nenabýli dostatečné kondice pro založení úspěšné snůšky.

I pro racky, kteří se uchýlili k životu po boku člověka, hraje zásadní roli potrava. Zdá se, že rozdíly v potravě mají i jistý vliv na fyzický stav těchto jedinců. U urbanizovaných racků bylo zjištěno, že samci žijící ve městech jsou větší a těžší než jejich ekvivalenty v přirozeném prostředí, zatímco u samic žádný rozdíl zaznamenán nebyl (Auman, Meathrel, a Richardson 2008). Zkoumána byla i mikrobiota v trávicím traktu racků v urbanizovaném a neurbanizovaném prostředí a byly zjištěny rozdíly v diverzitě bakterií, která rostla od nejvíce k nejméně urbanizovaným populacím. To může odrážet větší rozptýl potravních stanovišť u neurbanizovaných populací, které musí při hledání potravy navštívit více lokalit (Fuirst et al. 2018). U vrabců domácích bylo zjištěno, že urbánní a rurální populace mají rozdílné potravní návyky. Vrabci ve městech využívají více různých zdrojů obživy v porovnání s vrabci z prostředí mimoměstského (Gavett a Wakeley 1986).

Potravní návyky druhů jsou pro úspěšnou kolonizaci a setrvání ve městě velmi důležité. Schopnost využít antropogenní zdroje potravy je zásadní pro obsazení zejména silně zastavěných stanovišť. Studie se shodují v tom, že ve městě jsou úspěšní ptáci omnivorní nebo granivorní, naopak striktně insektivorní ptáci jsou ve městech málo zastoupení. Nicméně, stanovení jasných hranic mezi jednotlivými skupinami ptáků rozdělených podle potravní biologie je komplikované. Je to dáno tím, že potravní biologie druhů je velmi variabilní v čase i prostoru. Většina druhů našich zeměpisných šířkách, které jsou v zimě striktně granivorní, se v letní periodě živí i částečně hmyzem a podobně (Hudec 1994).

5 HNÍZDNÍ BIOLOGIE

Umístění hnízda je jednou z kritických vlastností pro usazení ptáků ve městech (Crocì et al. 2008). Podle studie z města Singapur je dostupnost hnízdních příležitostí zásadním limitujícím faktorem pro městské populace ptáků, dokonce zásadnějším, než je predace (Lim a Sodhi 2004). Ptáci hnízdící na zemi mají nižší populační denzity a jsou v tomto prostředí znevýhodněni (Clergeau et al. 2006; Crocì et al. 2008; Erz 1966; Evans et al. 2011; Leveau 2013). Trpí nedostatkem vhodného prostředí a zároveň změnami v predacním tlaku (Evans et al. 2011; Leveau 2013) a rušením chodci ve městech (Leveau 2013). Stejně jako ptáci hnízdící na zemi jsou podle některých studií znevýhodněni ptáci, kteří pro hnízdění vyhledávají křoviny (např. Clergeau et al. 2006), což může být překvapivé v kontrastu s hojným výskytem druhů typických pro křoviny například v Praze. Ve městech téměř výlučně nehnízdí habitatoví specialisté, jako jsou vodní nebo mokřadní druhy (Clergeau et al. 2006; Crocì et al. 2008). Toto zjištění je ale opět v nesouladu s některými pozorováními například z českého hlavního města, kde některé vodní druhy ptáků obsazují městské parky s rybníčky, například v parku Stromovka v Praze hnízdí morčák velký nebo slípka zelenonohá (vlastní pozorování). U morčáků velkých lze spekulovat o tom, že jeho úspěch tkví ve využívání dutin při hnízdění, ve kterých je větší šance k úspěšnému vyhnízdění než u otevřených hnízd (Purcell a Verner 1999).

V městském prostředí naopak prospívají druhy hnízdící na stromech (Crocì et al. 2008; Jokimäki 1999; Lim a Sodhi 2004) případně v dutinách, ať už stromových nebo dutinách v budovách (Crocì et al. 2008; Jokimäki 1999; Leveau 2013; Lim a Sodhi 2004). Většina druhů zaznamenaných v městských parcích ve Finsku byly druhy opadavého lesa, což může být tím, že listnaté stromy jsou ve finských městech preferovány více než konifery (Jokimäki 1999). Hnízdění v dutině zvyšuje ochranu snůšek před predací a dalšími negativními vlivy (Crocì et al. 2008), a proto může být ve městech hnízdění v dutinách výhodnou strategií. Ne všechny studie ale uvádí hnízdění v dutinách jako výhodu, naopak kvůli nedostatku dutin ve městech mohou být tyto druhy znevýhodněny (Blewett a Marzluff 2005; Lim a Sodhi 2004). Přesto však v Evropě většina ptáků hnízdících v centrech měst dutiny ke hnízdění využívá (Jokimäki et al. 2016). Ve velké výhodě jsou ve městech ptáci hnízdící původně na skalách nebo útesech (např. rorýs obecný, sokol stěhovavý), kteří profitují z toho, že města připomínají jejich původní habitat (Erz 1966).

Důležitým faktorem v městském prostředí jsou i hnízdní budky vytvořené lidmi. Bylo prokázáno, že hnízdění v budkách vede k vyššímu hnízdnímu úspěchu než hnízdění v přirozených dutinách (Nilsson 1984). Z vysokého počtu umístěných hnízdních budek mohou profitovat některé druhy, jako například lejsci bělokrcí *Ficedula albicollis* (Jokimäki 1999). Zajímavé je, že pro další dutinové druhy, jako například sýkory, lejska šedého nebo rehka zahradního, nebyl počet budek hlavním faktorem pro jejich přítomnost na lokalitě, jako tomu bylo u lejska bělokrcého. Zajímavostí je, že kvůli dlouhým intervalům mezi návštěvami budky u sýkor koňader dokázali lejsci sýkorám jejich budky přebírat (Slagsvold 1975), koňadry jsou ale naopak schopny lejsky zabíjet (Samplonius a Both 2019).

Důležitá je i výška, ve které je hnízdo umístěno (Antonov a Atanasova 2002; Crocì et al. 2008; Jokimäki 1999). Nejnižší predace je totiž u hnízd umístěných v korunách stromů (Jokimäki 1999; Martin a Badyaev 1996). Výška umístění hnízda je důležitá například u strak. Bylo zjištěno, že čím výš je hnízdo, tím více vyvedou mláďata a tím dříve začnou klást vejce (Antonov a Atanasova 2002, 2003; Jerzak 1995). V místech s nižším rušením ptáci umísťují hnízda niž než ve městech, kde je naopak rušení významné (Jokimäki 1999).

Ptáci ve městech se oproti svým protějškům v přirozeném prostředí liší i v načasování hnízdění tak, že zahajují hnízdění dříve (Antonov a Atanasova 2003; Crocì et al. 2008; Sodhi et al. 1992). Existuje pro to

několik možných vysvětlení. Jedním z nich je efekt tepelného ostrova (Bornstein 1968). Ve městech je teplota v průměru vyšší vůči jejich okolí, například v New Yorku až o 1,8°C (Bornstein 1968), a díky tomu může být dříve dostupnější potrava pro instektivní druhy ptáků. Dalším možným vysvětlením je vyšší celoroční dostupnost potravy ve městech následkem antropogenní činnosti. Další teorie, která může vysvětlovat dřívější hnízdění, souvisí s vyššími populačními hustotami ptáků ve městech. Ptáci se snaží ve městech hnízdit co nejdříve, protože je zde větší kompetice o teritoria (tzv. „territory advertisement hypothesis“) kvůli vyšším populačním hustotám – nejlepší teritoria jsou obsazována jako první (Jerzak 1995).

Dřívější hnízdění u „urban adapters“ může souviset i s migračními zvyky, resp. odlišností v druhovém složení urbánních a mimoměstských ptačích společenstev. Jelikož jsou migrující druhy častější v mimoměstském prostředí (viz kap. 3) a zároveň tyto druhy začínají hnízdit později během v sezóně kvůli svému pozdějšímu přiletu na hnízdiště (Koleček et al. 2020), můžeme takto vysvětlit, proč ptáci v městském prostředí hnízdí dříve (Crocì et al. 2008). Brzké zahnízdění má výhodu pro mláďata dravých ptáků v tom, že mohou nasbírat více zkušeností při lovu a zároveň získat lepší tělesnou kondici v dostatečném předstihu před zimou; pro dospělé ptáky je pak výhodou, že v případě ztráty snůšky mají větší šanci úspěšně založit snůšku náhradní, případně vyhnídit dvakrát za rok (Korpimäki 1987; Sodhi et al. 1992; Wiklund 1990).

Evans et al. (2011) nezjistili vliv hnízdního rozptylu ptáků na urbanizaci. Připouští ale, že rozptyl může mít vliv v oblastech, kde k rozvoji urbanizace došlo až v nedávné době nebo méně frekventovaně. Tady mají ptáci s lepší schopností rozptylu větší šanci obsadit tato nová prostředí (Evans et al. 2011). Naproti těmto zjištěním Møller (2009) zjistil větší schopnost ptáků, kteří kolonizovali města, zakládat populace na velké vzdálenosti. K většímu sklonu k rozptylu přispívá i fakt, že urbanizované druhy mají také větší počet poddruhů (Møller 2009). Rozptyl má ve městech zřejmě vliv zejména při zakládání nových městských populací ptáků, kdy je nutné, aby se několik prvních zakladatelů dokázalo v novém prostředí udržet a následně rozšířit. Tento trend by odpovídal „leap frog“ strategii, která ale nebyla řádně dokumentována u žádného druhu. Stejně jako u většiny dalších faktorů ale nelze generalizovat a v různých situacích bude rozptyl důležitý více nebo méně.

Plodnost ptáků nemá podle Evans et al. (2011) vliv na urbanizaci. Toto zjištění je v kontrastu s některými jinými studiemi (Crocì et al. 2008; Johnston 2001; Møller 2009). „Urban adapters“ mohou mít větší snůšky a delší dobu inkubace než „avoiders“ (Crocì et al. 2008). Johnston (2001) si všimá, že evropské druhy ptáků investují více do rychlého rozmnožování ve smyslu velkých a/nebo častějších snůšek a/nebo počátku reprodukce v nižším věku oproti druhům severoamerickým. Rozdíl připisuje na vrub zvýšenému predanímu tlaku ve městech ze strany člověkem šířených predátorů, kterých je v Evropě více v důsledku hustějšího osídlení lidmi, zatímco v Americe jsou denzity lidské populace, a tedy i predátorů, nižší (Johnston 2001). Vzhledem k četným zjištěním se zdá, že plodnost ptáků je skutečně jiná u populací městských ptáků, kteří hnízdí častěji anebo mají větší snůšky než u ptáků hnízdících mimo město.

Hodnota snůšky („brood value“) má zřejmě velký vliv na to, zda pták dokáže úspěšně kolonizovat města. Ptáci, u kterých nemá případná ztráta snůšky velký vliv na fitness, mohou lépe reagovat na zmaření hnízdního pokusu novým zahnízděním, případně pokud nastanou nevhodné podmínky, mohou s hnízděním počkat až se podmínky zlepší. Větší počet zahnízdění umožňuje rozložit riziko mezi více hnízdních pokusů a snižuje nebezpečí lokálního vymření (Erz 1966; Sol et al. 2014).

6 VELIKOST MOZKU

Velikost mozku byla považována za měřítko schopnosti vyvíjet nové chování, a tedy byla zvažována jako jistá preadaptace na urbánní prostředí (Maklakov et al. 2011; Sol et al. 2005). Nicméně ohledně této vlastnosti se doposud publikované studie zásadně rozcházejí.

Schopnost inovací je klíčovým faktorem pro průnik do nových prostředí, tedy i těch městských (Lefebvre, Reader, a Sol 2004). Druhy ptáků s větším mozkiem byly úspěšnější v zakládání nových populací při vysazování mimo jejich přirozený areál výskytu (Sol et al. 2008).

Evans et al. (2011) ale neshledali žádný vliv velikosti mozku na to, jestli bude druh urbanizován. Dodávají, že alternativním měřítkem behaviorální flexibility může být schopnost vyvíjet nové způsoby získávání potravy, nicméně záhy podotýkají, že město nabízí ptákům, kteří v něm žijí, nespočet nových možností pro rozvíjení potravních zvyků, tedy je pravděpodobné, že tito ptáci budou mít tím spíše větší počet nových adaptací na získání potravy, než by měli mimo město. Může tu fungovat opačná zpětná vazba, než by byla očekávána, tedy že není urbanizace nějakého druhu podmíněna velkým mozkiem, ale naopak, že díky četným podnětům v okolí vykazují ptáci ve městech více inovativního chování, a tudíž se jim mozky zvětšují. Nejsm si vědom žádné studie, která by porovnávala přímo velikosti mozku městských a mimoměstských populací, změny ve velikosti mozku v rámci druhu jsou ale dobře dokumentovány u domestikovaných zvířat, např. holubů domácích (Ebinger a Löhmer 2009), u kterých se mozek při domestikaci zmenšuje oproti jejich divokým předkům. Proto je na místě se domnívat, že by podobný proces mohl probíhat i v gradientu urbanizace, tedy že ptáci žijící v prostředí bohatém na různé podněty, které rozvíjejí jejich kognici, mohou mít mozky větší než jejich soukmenovci z přírodního prostředí, ve kterém nenachází tolik podnětů pro inovativní chování. To může podporovat i fakt, že vyšší úroveň inovací byla u urbanizovaných ptáků prokázána (Møller 2009). Nicméně komplikací pro tuto úvahu je, že pokud se přímo porovnávaly urbánní a rurální populace vrabců domácích ve stejné úloze, nebyl shledán zásadní rozdíl v úspěšnosti jejího řešení (Papp et al. 2015).

Zajímavé závěry má studie z roku 2015 (Møller a Erritzøe 2015), která neshledala žádný vliv velikosti mozku na urbanizaci. Zato přišla na to, že směrodatná odchylka velikosti mozku je u urbanizovaných ptáků vyšší než u neurbanizovaných, avšak s časem od kolonizace měst se snižuje. To znamená, že ptáci, kteří nekolonizují města, mají mozky uniformnější než ti, kteří do měst vstupují, ale u těch, kteří do měst vstoupily se časem odchylky snižují. Naopak se během urbanizace mění šikmost rozložení velikostí mozků směrem doleva, což zase může poukazovat na to, že urbanizovaném prostředí nenabízí většině jedinců v populaci dost kvalitní potravy pro vývin většího mozku anebo že urbánní prostředí je příhodnější pro větší spektrum fenotypů. Alternativním vysvětlením je to, že v městském prostředí je nižší selekce proti jedincům s menším mozkiem (Møller a Erritzøe 2015).

Mezi „urban adapters“ a „urban exploiters“ nebyl pozorován rozdíl v objemu mozku. Obě kategorie zahrnovaly druhy náležící jak do řádů s relativně většími mozky (např. Corvida), tak i malými (např. Columbiformes). Pokud se ale hodnotila velikost mozku u obou skupin v gradientu urbanizace, potom byl detekován trend relativního zmenšování mozku z centra města směrem do méně urbanizovaných oblastí. Výjimkou z trendu byly ale městské parky, které měly největší relativní velikost mozku, a to zejména díky přítomnosti ostříže lesního *Falco subbuteo*, který má jeden z poměrově největších mozků a nebyl pozorován na jiných stanovištích. (Kark et al. 2007). Problém ale je, že velikost mozku nemusí vypovídat o kognitivních schopnostech druhu, proto je nutné tyto studie brát s rezervou (Olkowicz et al. 2016).

Velikost mozku, která bývá v souvislosti se schopností kolonizovat města často skloňována, je podle recentních zjištění nepříliš vypovídající parametr (Olkowicz et al. 2016). V budoucnu je tedy potřeba se zaměřit spíše na vnitřní strukturu mozku, případně na míru inovativního chování.

7 VLIV PREDACE

Na úspěšnost ptáků ve městech má nepochybně zásadní vliv míra predace (Anderies et al. 2007). Studie zaměřené na predací tlak ale ukazují protichůdné výsledky, podle kterých je predací tlak ve městech buď vyšší (Johnston 2001; Jokimäki a Huhta 2000; Thorington a Bowman 2003), stejný (Haskell, Knupp, a Schneider 2001; Stracey 2011) a nebo naopak nižší (Antonov a Atanasova 2003; Erz 1966; Gering a Blair 1999) než v mimoměstském prostředí. Současné poznatky naznačují, že platí spíše poslední jmenovaná skutečnost a to, že ve městech je predací tlak na populace kořisti skutečně nižší (Fischer et al. 2012).

Dominantním predátorem v některých městech je kočka domácí *Felis silvestris f. catus*. Kočky predují nejen hnízda s vejci či mláďaty, ale i dospělé ptáky a to nezávisle na tom, zda jsou zdivočelé, nebo mají majitele (Stracey 2011). Vysoké denzity koček mohou navíc způsobovat snižování populací ptáků nejen přímou predací, ale i samotnou přítomností, která u ptáků vyvolává stresové reakce omezující hnízdní péči, což se negativně projeví na kondici mláďat a v konečném důsledku i na produktivitě hnízdění (Beckerman, Boots, a Gaston 2007).

V některých oblastech je za dominantního predátora považována straka obecná (Groom 1993; Møller a Moller 1988). Ve fragmentované krajině, kde byly porovnány jednotlivé fragmenty z hlediska predace, byla zjištěna téměř o 50 % vyšší míra predace na hnízdech kosů ve fragmentech, kde se straky vyskytují, oproti fragmentům bez přítomnosti hnízdního páru strak (Møller 1988). Vliv predace strak v urbanizované krajině zkoumal Groom (1993) v manchesterských městských parcích. Hnízdní úspěšnost populací kosů tady byla okolo 5 %, přičemž nejvíce zjištěných predací způsobily právě straky. Protože taková populace se nemůže sama udržovat, musí být doplňována ptáky z jiných oblastí. Autor nízkou úspěšnost hnízdění nicméně přisuzuje zejména nevhodnému prostředí, ve kterém je pro straku mnohem snazší hnízdo najít a vyplenit (Groom 1993).

Straky se vyskytují zejména v menších městských parcích, kde unikají svému konkurentu, vráně šedé *Corvus cornix*. Bylo zjištěno, že v parcích, kde se vyskytují vrány šedé, se straky ukazují zřídka, zřejmě proto, že jsou menší, a tudíž neschopné vranám konkurovat. Vrány se vyskytují ve velkých městských parcích a strakám tak nezbyvá nic jiného než se uchýlit do menších (Jokimäki 1999).

Zajímavé také je, že čím více na sever, tím je větší vliv predace krkavcovitými ptáky (Jokimäki et al. 2016). Může to souviset s tím, že se početnost jiných predátorů v tomto směru naopak snižuje – např. zdivočelých koček směrem na sever ubývá, protože obvykle nepřežívají silné zimy (Jokimäki et al. 2016).

7.1 PREDÁTORSKÝ PARADOX

Typickým jevem, který je pozorován ve městech v severní Americe a Evropě je, že počty predátorů, například koček a mývalů, jsou ve městech vyšší (Fischer et al. 2012; Haskell et al. 2001; Tennent a Downs 2008), predací tlak je ale přesto nižší než mimo města. Pro tuto situaci byl zaveden termín predátorský paradox (Shochat 2004; Shochat et al. 2006). Proč k predátorskému paradoxu dochází není zcela jasné, proto se podrobněji podíváme, jaké mechanismy za ním mohou stát. Následující hypotézy jsou interpretovány z práce Fischer *et al.* (2012), není-li uvedeno jinak.

První z možných vysvětlení je nasnadě. Ve městech je zvýšené množství potravních zdrojů, které zvířatům člověk dodává, ať už vědomě v podobě ptačích krmítek a podobných zařízení, nebo nevědomě jak je tomu v případech, kdy se zvířata živí na odpadcích anebo se přiživují na potravě pro domácí zvířata. Většina predátorů, kteří se početně vyskytují ve městech jsou omnivoři, kteří využívají

k obživě mimo jiné i tyto dodatečné zdroje. Přístup a nalezení těchto zdrojů je snazší než lov živé kořisti. Díky tomu může být snížen predanční tlak ze strany těchto všežravých predátorů ve městech („predator subsidy consumption hypothesis“).

Další vysvětlení spočívá v tom, že v některých oblastech může být početnost kořisti tak vysoká, že ani zvýšené počty predátorů nejsou dost efektivní na to, aby populace kořisti ovlivňovaly („prey hyperabundance hypothesis“). Populace kořisti tak nejsou limitovány predátorem („top-down“), ale zdroji („bottom up“).

Čistě masožraví predátoři se vymykají z „predator subsidy consumption hypothesis“, která na ně nelze aplikovat, protože nemohou využívat náhradní zdroje potravy poskytnuté civilizací. Pro tento případ byla vyslovena „predator specialization hypothesis“, která říká, že se predátoři specializují na jeden druh kořisti, která je velmi početná, a proto neovlivňují ostatní druhy kořisti ve městě.

„Predator composition hypothesis“ zohledňuje fakt, který publikovala Stracey (2011), že se podél gradientu urbanizace mění druhové zastoupení predátorů. Zatímco diverzita hadů, kteří jsou jedním z hlavních predátorů hnízd ptáků, ve městech rychle klesá, zvyšuje se podíl exotických predátorů, například koček. Ti nemusí být při predaci natolik úspěšní, a tedy jejich vliv na populace ptáků nemusí být tak patrný.

„Prey composition hypothesis“ se nezdá být příliš pravděpodobná. Stojí totiž na tom, že struktura společenstev kořisti odpovídá tomu, že všechny druhy náchylné k predaci byly již z měst úplně vytlačeny, a zbyly v nich už jen druhy, které dokážou velkému počtu predátorů ve městech odolat (Shochat 2004). Protože ale bylo zjištěno, že druhy ve městech mají sníženou únikovou vzdálenost a naopak vyšší přežívání dospělců než jejich příbuzní, kteří města nekolonizovali (Møller 2009), zdá se, že by naopak městští ptáci měli být k predaci citlivější.

Studii, které se věnují složení potravy predátorů ve městech, je málo a proto není možné tento jev doposud spolehlivě objasnit (Fischer et al. 2012). Ve výše uvedených hypotézách chybí také jedno z možných vysvětlení a to takové, že klíčovou roli ve sníženém predančním tlaku může hrát i nižší diverzita městských predátorů. To je podpořeno i tím, že v evropských městech bylo zjištěno jen poměrně málo dravých ptáků, konkrétně pouze 5 druhů ze 108, kteří v Evropě hnízdí ve městech (Jokimäki et al. 2016).

8 POPULACE A SPOLEČENSTVA MĚSTSKÝCH PTÁKŮ

8.1 POPULAČNÍ DENZITA

Ptáci kolonizující města mají většinou vyšší populační denzitu ve městech než mimo ně (Anderies et al. 2007; Evans et al. 2010; Møller 2009; Møller et al. 2012). Zároveň je tento jev opakován stejnými druhy v různých městech, což ukazuje, že druhy jsou obvykle konzervativní ve své odpovědi na urbanizaci (Møller et al. 2012). Populační denzita dřemlíků tundrových byla nejvyšší zaznamenaná u tohoto druhu vůbec (25,4 párů na 100 km²) právě v prostředí města Sakatoon v Kanadě (Sodhi et al. 1992). Bylo zjištěno, že populační denzita je u urbánních populací ptáků průměrně téměř o 30% vyšší než u stejného druhu mimo města (Møller et al. 2012).

Tento trend platí nejen na vnitrodruhové, ale i na vyšší taxonomické úrovni. Pokud má urbánní druh ptáka na jídelníčku rostlinný materiál a není to migrant na dlouhé vzdálenosti, má zpravidla vyšší populační hustotu (Evans et al. 2011). Urbanizované druhy ptáků mají také celkově větší hnízdní areály, početnost a vyšší populační denzity už předtím, než města kolonizovali, oproti jejich mimoměstským příbuzným (Møller 2009).

Za povšimnutí stojí i to, že již Wahl (1944) pozoruje zvýšení denzity ptáků ve vilových čtvrtích, kde vedle sebe na poměrně malé ploše hnízdí několik druhů ptáků. Podotýká, že kdybychom zde spočítali hustotu párů na km², jistě by vyšlo číslo vyšší než kdekoliv v přírodě. Zvýšenou populační hustotu vysvětluje jednoduše v závislosti na hnízdní a potravní nabídce, kdy ptáci ve městech využívají městských sadů jako bohatému zdroji potravy. V těchto sadech ale nemají dostatek hnízdních příležitostí, a proto se stahují do zahrad vilových čtvrtí, kde nalézají dostatek křovin a konifer, ve kterých mohou vyvádět potomstvo.

Přestože se organismy obvykle nejpočetněji vyskytují v nejpříhodnějším prostředí (Møller et al. 2012), bylo prokázáno, že samotná denzita není ukazatelem kvalitního prostředí (Van Horne 1983; Vickery, Hunter Jr, a Wells 1992).

Města mohou představovat příklad konceptu ekologické pasti (Boal 1997). Druhy ve městech obsazují prostředí, které považují za příznivé (např. lepší dostupnost potravy, hnízdní příležitosti), ve skutečnosti je ale suboptimální (např. vyšší predaci nebo vyššímu promoření parazity). Do konceptu ekologické pasti zapadá již výše popisovaná populace kosů černých v manchesterských parcích, kteří mají hnízdní úspěšnost pouhých 5 %. V tomto případě hraje primární roli v malé hnízdní úspěšnosti predace strakou obecnou (Groom 1993). Jestřábi Cooperovi mají ve městech také vyšší populační denzitu, ale trpí vysokou úmrtností mláďat (51 % oproti rurálním 5 %). Je to způsobeno zejména (80 %) parazitickým prvokem bičenkou *Trichomonas gallinae*, která se na mláďata přenáší z kořisti, kterou jsou zejména hrdličky (Boal 1997). V obou zmíněných situacích je reprodukční úspěšnost nižší než mortalita („sink“) a bez imigrace ptáků z jiných zdrojových („source“) populací by se nemohly tyto populace udržet (Boal 1997; Pulliam 1988).

Populační denzita je další ze znaků, které ukazují na to, že proces synurbanizace je graduální, protože druhy urbanizované delší dobu mají populační denzity vyšší než druhy, které jsou urbanizovány až recentně (Møller et al. 2012). Může to být způsobeno tím, že čím déle je druh vystaven městskému prostředí, tím lépe se adaptuje, a proto dosahuje vyšší početnosti.

8.2 SPOLEČENSTVA PTÁKŮ VE MĚSTECH

Proces přeměny ekologických společenstev směrem k čím dál uniformnějšímu druhovému složení se nazývá homogenizace bioty a města při něm hrají zásadní roli – jak jsme si v předchozích kapitolách ukázali, selektují určité znaky, jejichž nositelé se pak mohou uchytit v urbánním prostředí téměř kdekoliv na světě (Clergeau et al. 2006; McKinney 2002; McKinney 2006; McKinney a Lockwood 1999), v tom jim zásadně pomáhá vzájemná podobnost metropolí po celém světě (McKinney 2006). Velká města jsou navíc propojena čilým dopravním ruchem, který umocňuje import druhů, ať už zamýšlený, nebo nezamýšlený (Mack a Lonsdale 2001; McKinney 2006). Společenstva těchto dovezených druhů pak nahrazují druhy původní.

Biotická homogenizace proto nejspíš ovlivňuje diverzitu i na úrovni kontinentů a celosvětový trend hraje ve prospěch početných druhů s lepší schopností se přizpůsobit, zatímco méně početné specializované druhy mají stále větší sklony k extinkci (Brown 1989; McKinney a Lockwood 1999). Homogenizace může ovlivňovat více než 50 % druhů (McKinney a Lockwood 1999), což je srovnatelné s masovými vymíráními v historii Země (Benton a Twitchett 2003). McKinney a Lockwood (1999) říkají, že společenstva ovlivněná člověkem se skládají z „několika vítězů a mnoha poražených“. V centru města hnízdí obvykle mezi 33 % - 50 % počtu druhů oproti přilehlým příměstským oblastem (Clergeau et al. 2006).

Na schopnost kolonizace měst má zásadní vliv i habitat, ve kterém se druh původně vyskytuje. „Urban adapters“ jsou zejména lesní nebo luční druhy, případně druhy obývající původně skalní prostředí, jen výjimečně jde o druhy spojené s vodními ekosystémy nebo s otevřenou krajinou (Crocini et al. 2008).

Urbanizace významně snižuje fylogenetickou diverzitu ptačích společenstev (McKinney a Lockwood 1999; Sol et al. 2017). Ztráta fylogenetické diverzity může mít dva mechanismy, buď jednoduše nastává snížení počtu druhů, nebo se zvyšuje podíl příbuzných taxonů (Frishkoff et al. 2014). V případě urbanizace zjistili Sol et al. (2017), že jde o první popsaný mechanismus. V silně urbanizovaných ptačích společenstvech jsou také častější druhy s nižší evoluční odlišností („evolutionary distinctiveness“) než v méně urbanizovaném prostředí. To naznačuje jistou netoleranci evolučně jedinečných taxonů k urbanizaci. Tuto ztrátu nenahrazují ani nepůvodní druhy, které prosperují ve městech a nahrazují tak druhy původní (Lim a Sodhi 2004; Sol et al. 2017).

Urbanizace způsobuje zásadní změny ve složení společenstev ptáků, ale i dalších organismů, např. hmyzu (Knop 2016) nebo savců (McKinney 2002; McKinney a Lockwood 1999). Často dochází k vytlačení původních druhů několika úspěšnými nepůvodními tím, že se antropogenní činností zničí habitat původních druhů a vytvoří uniformní habitat vhodný pro několik málo adaptovaných generalistů (Blair 1996; McKinney 2006). Zvýšení heterogenity prostředí, které může urbanizace přinést, sice může lokálně zvýšit biodiverzitu, na regionální úrovni ji ale naopak snižuje (Blair 1996; Crooks et al. 2004). Vzorec výskytu je často takový, že největší biodiverzita je v příměstských („peri-urban“) oblastech a směrem do centra se zase snižuje (Blair 1996). Podobný vývoj dostupnosti funguje i u zdrojů, kterých z mimoměstských oblastí směrem do města přibývá, obvykle ale přichází bod zlomu, od kterého směrem do centra zdrojů opět ubývá (Blair 1996).

Městské parky představují ostrovy přírody v zastavěné krajině, v rámci města je v nich nejvyšší početnost původních druhů (Taylor et al. 2013). Diverzita ptačího společenstva v nich může být srovnatelná se stejně velkou plochou srovnatelného habitatu mimo města (Oliver et al. 2011). Hrají tak klíčovou roli v udržení městské biodiverzity. Velikost parků je zásadní vlastností, čím větší park je, tím více druhů v něm hnízdí (Jokimäki 1999). V městských parcích se vyskytují obvykle vysoké počty ptáků,

což může mít výhodu pro dravce, kteří se jimi živí. Parky poskytují potravu i nektarivorům, protože v nich nachází mnoho kvetoucích rostlin (Leveau 2013). Zkoumání společenstev v nich nám může ukázat, do jaké míry dokáže parková zeleň udržet biodiverzitu v rámci zástavby (Taylor et al. 2013). Jedním z možných ukazatelů uspořádání společenstev je tzv. „nestedness“ (Patterson a Atmar 1986). Toto označení se využívá pro situaci, kdy se na druhově chudé lokalitě vyskytují jen ty druhy, které jsou zastoupeny ve společenstvu druhově bohaté lokality, tj. se snižujícím se druhovým bohatstvím lokalit se na nich vždy vyskytuje (stále menší) podmnožina ze společenstva druhů lokality nejbohatší (Horsák a Horsáková 2015). V případě městských parků v Madridu byla zjištěna vysoká „nestedness“ a hlavní vliv na ni mělo stáří parků. Společenstva mladších parků byla podmnožinami parků starších (Fernández-Juricic 2000). Pozoruhodné je, že nejvíce urbanizované druhy (např. holub domácí, vrabec domácí) v městských parcích nehnízdí a vyhledávají je pouze při sběru potravy (Jokimäki 1999), pro hnízdění totiž využívají silně zastavěné oblasti.

Malá pozornost byla v kontextu urbanizace doposud věnována tropickým ptákům. Z dosavadních zjištění se zdá, že i zoogeografické zařazení může ovlivňovat schopnost přežít v urbanizovaném prostředí. Neotropičtí ptáci kolonizují města signifikantně méně než ptáci nearktičtí, stejně jako endemické druhy se městům spíše vyhýbají (González-Oreja 2011). Obecně jsou úspěšnými kolonizátory zejména ptáci holarktičtí a široce rozšíření (Crocini et al. 2008). To může být způsobeno i historií jednotlivých regionů. V tropech jsou města zpravidla mladší než města temperátní (Tucci 2001) a tamější druhy tak neměly tolik času se přizpůsobit novému prostředí. Tropičtí ptáci jsou navíc většinou velmi specializovaní (Salisbury et al. 2012), přitom města osidlují primárně generalisté (Evans et al. 2011; Sol et al. 2014).

9 NEPŮVODNÍ PTÁCI DOMINUJÍ V URBANIZOVANÉM PROSTŘEDÍ?

Při studiu literatury zaměřující se na kolonizace měst ptáky si nelze nevšimnout, že velmi často společenstvům ptáků ve městech dominují druhy nepůvodní (McKinney 2004). Densita nepůvodních druhů stoupá směrem do centra měst (Taylor et al. 2013), což je přesný opak chování druhů původních, která naopak na urbanizačním gradientu ubývají (Lim a Sodhi 2004). Počet nepůvodních druhů, tj. takových, které by se v oblasti nevyskytovaly bez lidské pomoci v podobě záměrného nebo nezáměrného vysazení, v antropogenně ovlivněném prostředí lidé zvyšují dvěma způsoby. První je přímý nechtěný dovoz nepůvodních druhů na lodích, v letadlech a podobně (McKinney 2006). Některé druhy byly introdukovány i záměrně například jako druhy určené do honiteb nebo z estetických důvodů (Duncan, Blackburn, a Sol 2003). Druhý způsob je změna původního habitatu na takový, který lépe vyhovuje nepůvodním druhům (McKinney 2006).

V Evropě nejsou invaze natolik výrazné (Crocì et al. 2008; Jokimäki et al. 2016). Mezi nejvýraznější invazní druhy ptáků v Evropě patří dva druhy papoušků, a to mníšek šedý *Myiopsitta monachus* a alexandr malý *Psittacula krameri*. Tyto dva druhy přibývají zejména díky mírnějším zimám a jejich počty pozitivně korelují s hustotou lidské populace (Strubbe a Matthysen 2009). Dalšími nepůvodními druhy v Evropě, které se vyskytují ve městech jsou husice nilská *Alopochen aegyptiaca*, bažant obecný *Phasianus colchicus* (Jokimäki et al. 2016). Výrazným invazním ptákem v evropských městech je hrdlička zahradní *Streptopelia decaocto*, která do Evropy začala pronikat v první polovině 20. století (Jokimäki et al. 2016). Hrdlička není ale v kontextu této práce v Evropě druhem nepůvodním, protože se z Blízkého Východu rozšířila přirozenou cestou (Rocha-Camarero a de Trucios 2002). V poměrně nedávné studii představovaly nepůvodní druhy ve městech pouhá čtyři procenta všech urbanizovaných druhů, což je ve shodě s procentem nepůvodních druhů v evropské avifauně celkově (Jokimäki et al. 2016). Protože procento nepůvodních druhů je v jiných geografických oblastech většinou vyšší, lze říci, že v Evropě je role těchto druhů v ekosystémech mnohem nižší než jinde (Jokimäki et al. 2016).

Naproti tomu v severní Americe se potýkají – jen namátkou – s vysoce invazivním vrbcem domácím (MacGregor-Fors et al. 2010; Moulton et al. 2010), špačkem obecným (Linz et al. 2007) nebo hrdličkou zahradní (Bled, Royle, a Cam 2011).

Samotný nárůst počtu nepůvodních druhů ve městech není důvodem homogenizace bioty (která byla podrobněji probírána v kap. 8.2), naopak, kdyby v každém městě prospívaly jiné (byť nepůvodní) druhy, může se teoreticky diverzita zvyšovat (McKinney 2004; Olden a Poff 2003), to ale jen za předpokladu, že by z měst nemizely druhy původní (Olden a Poff 2003). Ve městech se ale po celém světě prosazují stále stejné druhy nezávisle na geografické poloze. Může to být tím, že lidé si kamkoliv, kde se usadí, berou stále stejná domácí zvířata, nebo sází podobné složení okrasné zeleně (McKinney 2006). Města navíc vykazují jisté sklony k homeostázi. Pokud město vyrostе v oblasti, kterou pokrývají lesy, civilizace lesy vykácí a ve městě zbude lesních celků znatelně méně než před usazením lidí. Naproti tomu v případě, že město vyrostе v poušti, bude se v něm dařit vegetaci o mnoho lépe než v okolí. Takovým způsobem může město vždy „vyjít vstříc“ požadavkům dobře známým „urban exploiters“ (McKinney 2006). Lidé tak vytváří možná prostředí, které mají podvědomě za svůj domovský habitat, africkou savanu. Vznikl tak název „urbánní savana“, který popisuje typ vegetace, který preferují lidé ve městech (Gobster 1994). Prostředí měst po celém světě jsou si dokonce navzájem podobnější, než přidružené mimoměstské habitaty přiléhající k těmto městům (McKinney 2006). I evropská města jsou si habitatem navzájem velmi podobná (Jokimäki et al. 2016) a to včetně struktury městských parků (Jokimäki 1999). Není potom divu, že složení ptačí komunity ve městě nemusí odpovídat složení přidružených přirozených stanovišť (Clergeau et al. 2002; Jokimäki 1999). Centra měst jsou v rámci

gradientu urbanizace nejvíce bioticky homogenizované a pravděpodobně jde o nejhomogenizovanější habitat na světě (McKinney 2006). Druhy dobře adaptované na města („exploiters“) tak po celém světě tvoří zásadně podobná společenstva (McKinney 2006).

Při studii ptačích společenstev ve městě Singapur bylo zjištěno, že nepůvodní ptáci tvořili 61 % všech pozorovaných jedinců, a to i přesto, že představují pouhých 16 % druhové rozmanitosti sledované během studie. Zajímavé by bylo zjistit poměrové zastoupení jedinců nepůvodních v evropském kontextu, kde je zastoupení nepůvodních ptáků na úrovni druhu podstatně menší (Jokimäki et al. 2016). Pět z deseti nejběžnějších druhů byly druhy invazivní, a to holub domácí, vrabec polní *Passer montanus*, majna jávská *Acridotheres javanicus*, vrána domácí *Corvus splendens* a volavka rusohlavá *Bubulcus ibis*. Pozitivní vztah nacházíme i v početnosti nepůvodních druhů vztážené ke gradientu urbanizace (Lim a Sodhi 2004). Naproti tomu při studiu městských ptáků v Jeruzalémě byl mezi ptáky, kteří se vyskytovali pouze v centru města, pouze jeden invazivní druh, a to hrdlička senegalská (Kark et al. 2007).

Původní ptáci v gradientu urbanizace rychle mizí a jsou nahrazovány generalisty, kteří jsou široce rozšířeni a nekompensují tak ztrátu diverzity (Blair 1996; McKinney 2002). Tento trend není exkluzivní pro ptáky, ale platí i pro rostliny (Kowarik 1995), savce (Mackin-Rogalska et al. 1988) nebo hmyz (McIntyre 2000).

10 MODEL EVROPSKÉHO MĚSTA Z POHLEDU PTAČÍCH SPOLEČENSTEV

Díky dostupným znalostem, které již o společenstvech ptáků ve městě máme, jsem si dovolil v závěru práce sestavit model střeoevropského měst z hlediska výskytu ptáků. Rád bych tak na konkrétním příkladu přiblížil, jaké druhy se vyskytují v různých částech města. Následující odstavce jsou syntézou vlastních pozorování zejména z Prahy a informací, které jsem načerpal při psaní této práce.

Začínáme v centru města, kde dominují vysoké domy, vydlážděné chodníky a proudy lidí jsou, kam až oko dohlédne, a jen stromořadí nepřilíší vysokých ani hustých stromů zastupuje vegetaci. Zde se vyskytuje jen velmi málo druhů ptáků, kteří jsou tu ale velice početní, jsou to typičtí „exploiters“. Na chodnících mezi lidmi chodí holubi domácí a v restauraci pobíhají po stole vrabci domácí. Nad hlavami se nám s hvizdem prohání rorýsi, kteří loví hmyz létající vysoko nad městem a zaletují do štěrbin ve vysokých domech, ve kterých mají svá hnízda. Zvukovou kulisu rorýsů občas přeruší zakrákání kavky. Na všechno dohlíží z vysoké věže kostela sokol stěhovavý, který čeká na vhodnou příležitost k útoku na holuby.

Vydáme-li se dál od centra, situace se začne pozvolna měnit. „Exploiters“ velmi pomalu ubývají a začínají se objevovat „adapters“. V malinkém parčíku z vrcholu stromu zpívá stehlík obecný a v jedné z mála dutin pípají mláďata sýkory modřínky. Na jednom ze stromů si postavil svoje sporé hnízdo holub hřivnáč a o pár desítek metrů ještě jeden. Trochu stranou mají hnízdo straky obecné. Z malého křoví na okraji parku vyskakuje kos černý a cvaká odtud červenka obecná.

Procházíme skrz zástavbu a přicházíme do vilové čtvrti s velkými zahradami a větším vegetačním pokryvem. Z křoví zpívá pěnice pokrovní a černošlává, někde je slyšet strofa rehka zahradního. Kromě kosů tu po trávníku běhají i drozdi zpěvní *Turdus philomelos*. Všude je velký počet sýkor koňader a modřinek, v živých plotech je slyšet i hlasy vrabců polních. Na fasádě jednoho z větších domů mají hnízda jiříčky obecné *Delichon urbicum*. Všichni pěvci spustí varovný křik a nad hlavou nám nenápadně proletí krahujec obecný. Většina ptáků tu patří do „urban adapters“, na „exploiters“ tu narazíme spíše výjimečně.

Z vilové čtvrti vcházíme do velkého a starého parku na okraji města. Jsou v něm velmi vzrostlé stromy, které nabízejí hnízdní příležitosti velkému počtu dutinových hnízdičů. Kromě strakapoudů velkých jsou tu taky strakapoudi prostřední *Leipicus medius* a je slyšet i žlunu zelenou *Picus viridis*. Trochu dál od okraje parku obhazuje svou dutinu zpěvem lejsek bělokrký. V centru parku je soustava rybníčků, kolem kterých jsou malé litorální porosty a na některých rybníčcích jsou i ostrůvky porostlé vegetací. Na trávnících se krmí lysky černé *Fulica atra* a slípky zelenonohé, na hladině vodí mláďata kachny divoké. Na ostrůvku většího rybníčku odpočívá několik poláků chocholaček *Aythya fuligula*. Nad nejodlehlejší částí parku krouží jestřáb lesní. „Exploiters“ sem létají už jenom za potravou, holubi domácí tu sbírají potravu ve společnosti špačků obecných.

Opouštíme město a přicházíme do malého lesa za městem. Z druhů, které jsme viděli v centru města už se tu nevyskytuje žádný, město připomínají už jen houkání holubů hřivnáčů. Skryta vysoko v korunách stromů tady kuká kukačka obecná *Cuculus canorus*, na okraji lesa prozpěvuje strnad obecný *Emberiza citrinella*. Lesem prostupuje i melodický zpěv žluvy hajní *Oriolus oriolus*. Nad lesem krouží káně lesní *Buteo buteo* doprovázena jiříčkami, které sem létají z města za potravou. Ptáci, kteří se tu vyskytují, patří mezi „adapters“, ale zejména „avoiders“, kteří se městům úplně vyhýbají.

Přestože v centru města bylo nejméně druhů ptáků, nebylo jich nejvíce v oblastech bez zástavby, nejvíce jich bylo ve velkém městském parku a ve vilové čtvrti, tedy v oblastech s určitou mírou disturbance. Druhy, které se vyskytují mimo město, se ale nevyskytovali v žádné další oblasti.

11 ZÁVĚR

- Urbanizace je čím dál výraznější trend spojený s rozvojem civilizace na naší planetě. Je proto důležité rozumět procesům, které jsou s ní spojeny z hlediska dopadu na biodiverzitu. Ptáci jsou vhodným modelem pro zkoumání těchto procesů, protože se relativně snadno studují a pozorují.
- Ptáci se podle jejich schopnosti obsazovat města dělí na „urban exploiters“, kteří ve městech dosahují nejvyšší početnosti, a to zejména v jeho nejvyužívanějších částech, „urban adapters“, kteří do jisté míry dokážou využít výhod poskytnutých antropogenní činností a „urban avoiders“, kteří se městům vyhýbají. Rozdělení do těchto kategorií není náhodné, což je dokladováno například tím, že jednotlivé druhy v celém svém areálu odpovídají většinou na města stejným způsobem a některé taxonomické skupiny (*Corvidae*, *Sturnidae*, *Columbidae*) jsou ve městech zastoupeny častěji než jiné.
- Není publikováno mnoho studií, které se zabývají tématem urbanizace jednotlivých druhů. Ty, které jsou dostupné, ukazují pokaždé poněkud rozdílné mechanismy, které stály za úspěšným průnikem druhů do měst. Nejčastěji se do měst ptáci stěhují zřejmě za potravou a hnízdními příležitostmi.
- Z hlediska potravních nároků ve městech prosperují druhy omnivorní nebo granivorní, hůře se daří druhům inaktivním. Zejména druhům s vyšší mírou inovativního chování nabízí město téměř nevyčerpatelné možnosti při shánění potravy, profitují z různých smetišť, odpadků, či přímo krmení od lidí.
- Druhy hnízdící na zemi ve městech téměř úplně chybí, nejlépe prosperují druhy hnízdící na stromech a v dutinách. Nepříliš dobře jsou na tom ve městech druhy hnízdící v křovinách. Podle některých prací ve městech úplně chybí druhy vyhledávající vodní a mokřadní prostředí a další specialisté, to ale nemusí platit všude, například morčáci velcí dokážou vyhnízdit i v městských parcích.
- Velikost mozku je velmi diskutovaným tématem ve spojitosti s průnikem ptáků do měst, ve světle nejnovějších poznatků o morfologii mozku se ale zdá, že je tato debata bezpředmětná, protože velikost mozku nesouvisí s kognitivními schopnostmi druhu. Přesto ale platí, že druhy, které jsou kognitivně zdatnější města obsazují ochotněji než druhy s nižší mírou inovativního chování. Je třeba ale brát zřetel na to, že zde může vystupovat i opačná pozitivní vazba, tedy že město podněcuje druhy, které ho kolonizují k vyšší míře inovací.
- Predační tlak je ve městech nižší než mimo ně, nejvýznamnějšími predátory ve městech jsou kočky, krkavcovití ptáci nebo mývalové. Přesto jsou predátoři ve městech početnější. Tento rozpor je označován jako predátorský paradox, který doposud není uspokojivě vysvětlen, ale navrhuje se několik možných hypotéz, z nichž nejpravděpodobnější jsou „predator subsidy consumption hypothesis“ (predátoři se orientují na jinou potravu, než by tomu bylo v mimoměstském prostředí, např. odpadky), „prey hyperabundance hypothesis“ (kořist je tak početná, že ji predátoři nedokážou ovlivnit) a „predator composition hypothesis“ (druhovému složení predátorů je ve městech jiné než mimo ně a tyto predátoři nemusí být tak „výkonnými“, jako predátoři mimoměstští).
- Ptáci ve městech mají vyšší populační density, než má stejný druh mimo město. To je způsobeno pravděpodobně větším počtem zdrojů ve městském prostředí. Ptáci urbanizovaní delší dobu mají vyšší density než druhy urbanizované nedávno, což může naznačovat, že čím déle je druh přítomen ve městech, tím lépe se mu dokáže přizpůsobit.
- Ve městech probíhá jistá uniformizace společenstev, která se nazývá biotická homogenizace. I poměrně velmi vzdálená města mohou mít podobnější biotu než samotné město s oblastmi,

kteřé s ním sousedí. Dochází k tomu tak, že lidé ve městech preferují po celém světě vesměs podobnou strukturu vegetace (parková, okrasná zeleň atd.) a přetváří tak původní biotopy na vzájemně podobná stanoviště (pokud město vyroste v poušti, bude v něm více stromů než v jeho okolí, naopak pokud bude město založeno v lesnaté krajině, bude v něm stromů naopak méně než v okolí). Homogenizace bioty představuje velký problém pro ochranu biodiverzity, protože vede k vymírání specializovaných a endemických druhů na úkor generalistů s velkým areálem rozšíření.

- Ve městech jsou často rozšířeny nepůvodní druhy ptáků, které přibývají směrem do centra města, což je opak chování druhů původních. „Exploiters“ jsou často druhy nepůvodní, jako například holub domácí nebo vrabec domácí, a tito tvoří společenstva v centrech měst prakticky po celém světě.
- Můžeme shrnout, že úspěšná kolonizace města ptáky není otázkou jednoho znaku, ale celé plejády různých adaptací od potravní biologie až po inovativní chování (Crocì et al. 2008; Kark et al. 2007).

12 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Anderies, John M., Madhusudan Katti, a Eyal Shochat. 2007. „Living in the City: Resource Availability, Predation, and Bird Population Dynamics in Urban Areas". *Journal of Theoretical Biology* 247(1):36–49.
- Antonov, Anton, a Dimitrinka Atanasova. 2002. „Nest-Site Selection in the Magpie *Pica Pica* in a High-Density Urban Population of Sofia (Bulgaria)". *Acta Ornithologica* 37(2):55–66.
- Antonov, Anton, a Dimitrinka Atanasova. 2003. „Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica*". *Ornis Fennica* 80:21–30.
- Auman, Heidi J., Catherine E. Meathrel, a Alastair Richardson. 2008. „Supersize Me: Does Anthropogenic Food Change the Body Condition of Silver Gulls? A Comparison Between Urbanized and Remote, Non-Urbanized Areas". *Waterbirds* 31(1):122–26.
- Benton, Michael J., a Richard J. Twitchett. 2003. „How to Kill (Almost) All Life: The End-Permian Extinction Event". *Trends in Ecology & Evolution* 18(7):358–65.
- Blair, Robert B. 1996. „Land Use and Avian Species Diversity Along an Urban Gradient". *Ecological Applications* 6(2):506–19.
- Bled, Florent, J. Andrew Royle, a Emmanuelle Cam. 2011. „Hierarchical modeling of an invasive spread: the Eurasian Collared-Dove *Streptopelia decaocto* in the United States". *Ecological Applications* 21(1):290–302.
- Blewett, Christina M., a John M. Marzluff. 2005. „Effects of urban sprawl on snags and the abundance and productivity of cavity-nesting birds". *The Condor* 107(3):678–93.
- Boal, Clint W., a R. William Mannan. 1999. „Comparative Breeding Ecology of Cooper’s Hawks in Urban and Exurban Areas of Southeastern Arizona". *The Journal of Wildlife Management* 63(1):77.
- Boal, Clint William. 1997. „An Urban Environment as an Ecological Trap for Cooper’s Hawks". *Disertační práce, The University of Arizona*
- Bonnet-Lebrun, Anne-Sophie, Andrea Manica, a Ana S. L. Rodrigues. 2020. „Effects of Urbanization on Bird Migration". *Biological Conservation* 244:108423.
- Bornstein, Robert D. 1968. „Observations of the Urban Heat Island Effect in New York City". *Journal of Applied Meteorology* 7(4):575–82.
- Brown, James H. 1989. „Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates". *Biological invasions: a global perspective* 85–110.
- * Buckland, Stephen T., Stuart J. Marsden, a Rhys E. Green. 2008. „Estimating bird abundance: making methods work". *Bird Conservation International* 18(S1):S91–108.
- Castelletta, Marjorie, Navjot S. Sodhi, a R. Subaraj. 2000. „Heavy Extinctions of Forest Avifauna in Singapore: Lessons for Biodiversity Conservation in Southeast Asia". *Conservation Biology* 14(6):11.

- Clergeau, Philippe, Solene Croci, Jukka Jokimäki, Marja-Liisa Kaisanlahti-Jokimäki, a Marco Dinetti. 2006. „Avifauna Homogenisation by Urbanisation: Analysis at Different European Latitudes". *Biological Conservation* 127(3):336–44.
- Clergeau, Philippe, Jukka Jokimäki, a Jean-Pierre L. Savard. 2002. „Are Urban Bird Communities Influenced by the Bird Diversity of Adjacent Landscapes?: Urban Bird Diversity and Landscape Context". *Journal of Applied Ecology* 38(5):1122–34.
- Clergeau, Philippe, Jean-Pierre L. Savard, Gwenalle Mennechez, a Gilles Falardeau. 1998. „Bird Abundance and Diversity along an Urban-Rural Gradient: A Comparative Study between Two Cities on Different Continents". *The Condor* 100(3):413–25.
- Cramp, Stanley. 1971. „Gulls nesting on buildings in Britain and Ireland". *British birds* 64(11):476–87.
- Croci, Solène, Alain Butet, a Philippe Clergeau. 2008. „Does Urbanization Filter Birds on the Basis of their Biological Traits?" *The Condor* 110(2):223–40.
- Crooks, Kevin R., Andrew V. Suarez, a Douglas T. Bolger. 2004. „Avian Assemblages along a Gradient of Urbanization in a Highly Fragmented Landscape". *Biological Conservation* 115(3):451–62.
- Diamond, Jared M. 1986. „Natural selection: rapid evolution of urban birds". *Nature* 324(6093):107–8.
- Duncan, Richard P., Tim M. Blackburn, a Daniel Sol. 2003. „The Ecology of Bird Introductions". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1):71–98.
- Ebinger, P., a R. Löhmer. 2009. „Comparative Quantitative Investigations on Brains of Rock Doves, Domestic and Urban Pigeons (*Columba 1. Livia*)1". *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 22(2):136–45.
- Erz, W. 1966. „Ecological principles in the urbanization of birds". *Ostrich* 37(sup1):357–63.
- Evans, Karl L., Ben J. Hatchwell, Mark Parnell, a Kevin J. Gaston. 2010. „A Conceptual Framework for the Colonisation of Urban Areas: The Blackbird *Turdus Merula* as a Case Study". *Biological Reviews* no-no.
- Evans, Karl L., Dan E. Chamberlain, Ben J. Hatchwell, Richard D. Gregory, a Kevin J. Gaston. 2011. „What Makes an Urban Bird?" *Global Change Biology* 17(1):32–44.
- Evans, Karl L., Berndt J. Van Rensburg, Kevin J. Gaston, a Steven L. Chown. 2006. „People, Species Richness and Human Population Growth". *Global Ecology and Biogeography* 15(6):625–36.
- Fernández-Juricic, Esteban. 2000. „Bird Community Composition Patterns in Urban Parks of Madrid: The Role of Age, Size and Isolation: Bird Species Composition in Urban Parks". *Ecological Research* 15(4):373–83.
- Fey, Karen, Timo Vuorisalo, Aleksi Lehikoinen, a Vesa Selonen. 2015. „Urbanisation of the Wood Pigeon (*Columba Palumbus*) in Finland". *Landscape and Urban Planning* 134:188–94.

- Fischer, Jason D., Sarah H. Cleeton, Timothy P. Lyons, a James R. Miller. 2012. „Urbanization and the Predation Paradox: The Role of Trophic Dynamics in Structuring Vertebrate Communities". *BioScience* 62(9):809–18.
- Frishkoff, L. O., D. S. Karp, L. K. M'Gonigle, C. D. Mendenhall, J. Zook, C. Kremen, E. A. Hadly, a G. C. Daily. 2014. „Loss of Avian Phylogenetic Diversity in Neotropical Agricultural Systems". *Science* 345(6202):1343–46.
- Furst, Matthew, Richard R. Veit, Megan Hahn, Nolwenn Dheilly, a Lesley H. Thorne. 2018. „Effects of Urbanization on the Foraging Ecology and Microbiota of the Generalist Seabird *Larus Argentatus*" editoval B. A. Wilson. *PLOS ONE* 13(12):e0209200.
- Galbraith, Josie A., Jacqueline R. Beggs, Darryl N. Jones, a Margaret C. Stanley. 2015. „Supplementary Feeding Restructures Urban Bird Communities". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(20):E2648–57.
- Gavett, Ann P., a James S. Wakeley. 1986. „Diets of House Sparrows in urban and rural habitats". *The Wilson Bulletin* 98(1):137–44.
- Gering, Jon C., a Robert B. Blair. 1999. „Predation on Artificial Bird Nests along an Urban Gradient: Predatory Risk or Relaxation in Urban Environments?" *Ecography* 22(5):532–41.
- Gobster, Paul H. 1994. „The urban savanna: reuniting ecological preference and function". *Restoration & Management Notes* 12(1):64–71.
- González-Oreja, José Antonio. 2011. „Birds of Different Biogeographic Origins Respond in Contrasting Ways to Urbanization". *Biological Conservation* 144(1):234–42.
- Greenwood, Paul J., a Paul H. Harvey. 1982. „The natal and breeding dispersal of birds". *Annual review of ecology and systematics* 13(1):1–21.
- Groom, D. W. 1993. „Magpie *Pica Pica* Predation on Blackbird *Turdus Merula* Nests in Urban Areas". *Bird Study* 40(1):55–62.
- Guillem, Rhian, a John E. Cortés. 2010. „Current breeding population of the yellow-legged gull *Larus michahellis* in Gibraltar". *Almoraima: revista de estudios campogibaltareños* (40):147–58.
- Haskell, David G., AM Knupp, a MC Schneider. 2001. „Nest predator abundance and urbanization". S. 243–58 in *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Springer.
- Horsák, Michal, a Veronika Horsáková. 2015. „Malakozoologův průvodce (makro)ekologií". *Živa* 5/2015 245-248.
- Hudec, K. 1994. „Fauna ČR a SR. Ptáci 1. 2. vydání". *Academia, Praha*.
- Chapman, Ben B., Christer Brönmark, Jan-Åke Nilsson, a Lars-Anders Hansson. 2011. „The ecology and evolution of partial migration". *Oikos* 120(12):1764–75.
- Jerzak, Leszek. 1995. „Breeding ecology of an urban Magpie *Pica pica* population in Zielona Góra (SW Poland)". Muzeum i Instytut Zoologii PAN.

- Johnston, Richard F. 2001. „Synanthropic birds of north America". S. 49–67 in *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Springer.
- Jokimäki, J., J. Suhonen, M. L. Jokimäki-Kaisanlahti, a P. Carbó-Ramírez. 2016. „Effects of Urbanization on Breeding Birds in European Towns: Impacts of Species Traits". *Urban Ecosystems* 19(4):1565–77.
- Jokimäki, Jukka. 1999. „Occurrence of breeding bird species in urban parks: effects of park structure and broad-scale variables". *Urban Ecosystems* 3(1):21–34.
- Jokimäki, Jukka, a Esa Huhta. 2000. „Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient". *The Condor* 102(4):838–47.
- Kark, Salit, Andrew Iwaniuk, Adam Schalm, a Eran Banker. 2007. „Living in the City: Can Anyone Become an ‘urban Exploiter’?" *Journal of Biogeography* 34(4):638–51.
- Knop, Eva. 2016. „Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization". *Global Change Biology* 22(1):228–36.
- Kormannshaus, Alessandro, a Klemens Steiof. 2015. „Die Steppenmöwe (*Larus cachinnans*) als neue Brutvogelart in Berlin im Jahr 2015". 6.
- Korpimäki, Erkki. 1987. „Timing of breeding of Tengmalm’s Owl *Aegolius funereus* in relation to vole dynamics in western Finland". *Ibis* 129(1):58–68.
- Kowarik, I. 1995. „On the role of alien species in urban flora and vegetation, p. 85–103." P. Pyšek, K. Prach, M. Rajmanek, and M. Wade (Eds.), *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems SPB. Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands* 263.
- Lancaster, Richard K., a William E. Rees. 1979. „Bird Communities and the Structure of Urban Habitats". *Canadian Journal of Zoology* 57(12):2358–68.
- Lawson, Becki, Robert A. Robinson, Mike P. Toms, Kate Risely, Susan MacDonald, a Andrew A. Cunningham. 2018. „Health Hazards to Wild Birds and Risk Factors Associated with Anthropogenic Food Provisioning". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373(1745):20170091.
- Lefebvre, Louis, Simon M. Reader, a Daniel Sol. 2004. „Brains, Innovations and Evolution in Birds and Primates". *Brain, Behavior and Evolution* 63(4):233–46.
- Leveau, Lucas M. 2013. „Bird Traits in Urban–Rural Gradients: How Many Functional Groups Are There?" *Journal of Ornithology* 154(3):655–62.
- Lim, Haw Chuan, a Navjot S. Sodhi. 2004. „Responses of Avian Guilds to Urbanisation in a Tropical City". *Landscape and Urban Planning* 66(4):199–215.
- Linz, George M., H. Jeffrey Homan, Shannon M. Gaulker, Linda B. Penry, a William J. Bleier. 2007. „European starlings: a review of an invasive species with far-reaching impacts".
- MacGregor-Fors, Ian, Lorena Morales-Pérez, Javier Quesada, a Jorge E. Schondube. 2010. „Relationship between the Presence of House Sparrows (*Passer Domesticus*) and

- Neotropical Bird Community Structure and Diversity". *Biological Invasions* 12(1):87–96.
- Mack, Richard N., a W. Mark Lonsdale. 2001. „Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for: current introductions of species for aesthetic purposes present the largest single challenge for predicting which plant immigrants will become future pests". *BioScience* 51(2):95–102.
- Mackin-Rogalska, R., Jan Pinowski, Jerzy Solon, a Z. Wojcik. 1988. „Changes in vegetation, avifauna, and small mammals in a suburban habitat". *Polish Ecological Studies* 14:293–330.
- Maklakov, Alexei A., Simone Immler, Alejandro Gonzalez-Voyer, Johanna Rönn, a Niclas Kolm. 2011. „Brains and the City: Big-Brained Passerine Birds Succeed in Urban Environments". *Biology Letters* 7(5):730–32.
- Martin, Thomas E., a Alexander V. Badyaev. 1996. „Sexual Dichromatism in Birds: Importance of Nest Predation and Nest Location for Females versus Males". *Evolution* 50(6):2454–60.
- Marzluff, John M., Reed Bowman, a Roarke Donnelly. 2001. „A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches". S. 1–17 in *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Springer.
- * Mayr, E. 1965. „The nature of colonizations in birds". *The genetics of colonizing species* 29–43.
- McIntyre, Nancy E. 2000. „Ecology of urban arthropods: a review and a call to action". *Annals of the Entomological Society of America* 93(4):825–35.
- McKinney, Michael L. 2002. „Urbanization, Biodiversity, and Conservation". *BioScience* 52(10):883.
- McKinney, Michael L. 2004. „Do Exotics Homogenize or Differentiate Communities? Roles of Sampling and Exotic Species Richness". *Biological Invasions* 6(4):495–504.
- McKinney, Michael L. 2006. „Urbanization as a Major Cause of Biotic Homogenization". *Biological Conservation* 127(3):247–60.
- McKinney, Michael L., a Julie L. Lockwood. 1999. „Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the next Mass Extinction". *Trends in Ecology & Evolution* 14(11):450–53.
- Mitchell, P. Ian, Stephen F. Newton, Norman Ratcliffe, a Timothy E. Dunn. 2004. „Seabird populations of Britain and Ireland". *T. & AD Poyser, London*.
- Møller, Anders Pape. 2009. „Successful City Dwellers: A Comparative Study of the Ecological Characteristics of Urban Birds in the Western Palearctic". *Oecologia* 159(4):849–58.
- Møller, Anders Pape, Mario Diaz, Einar Flensted-Jensen, Tomas Grim, Juan Diego Ibáñez-Álamo, Jukka Jokimäki, Raivo Mänd, Gábor Markó, a Piotr Tryjanowski. 2012. „High

- Urban Population Density of Birds Reflects Their Timing of Urbanization". *Oecologia* 170(3):867–75.
- Møller, Anders Pape, Mario Díaz, Einar Flensted-Jensen, Tomas Grim, Juan Diego Ibáñez-Álamo, Jukka Jokimäki, Raivo Mänd, Gábor Markó, a Piotr Tryjanowski. 2015. „Urbanized Birds Have Superior Establishment Success in Novel Environments". *Oecologia* 178(3):943–50.
- Møller, Anders Pape, a Johannes Erritzøe. 2015. „Brain Size and Urbanization in Birds". *Avian Research* 6(1):8.
- Møller, Anders Pape, Jukka Jokimäki, Piotr Skorka, a Piotr Tryjanowski. 2014. „Loss of Migration and Urbanization in Birds: A Case Study of the Blackbird (*Turdus Merula*)". *Oecologia* 175(3):1019–27.
- Møller, Anders Pape. 1988. „Nest Predation and Nest Site Choice in Passerine Birds in Habitat Patches of Different Size: A Study of Magpies and Blackbirds". *Oikos* 53(2):215.
- Monaghan, Patricia, a J. C. Coulson Coulson. 1977. „Status of Large Gulls Nesting on Buildings". *Bird Study* 24(2):89–104.
- Moulton, Michael P., Wendell P. Cropper, Michael L. Avery, a Linda E. Moulton. 2010. „The earliest House Sparrow introductions to North America". *Biological Invasions* 12(9):2955–58.
- Newton, I., a L. C. Dale. 1996. „Bird Migration at Different Latitudes in Eastern North America". *The Auk* 113(3):626–35.
- Nilsson, Sven G. 1984. „The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition". *Ornis Scandinavica* 167–75.
- Olden, Julian D., a N. LeRoy Poff. 2003. „Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization". *The American Naturalist* 162(4):442–60.
- Oliver, Amanda J., Cynthia Hong-Wa, Jodi Devonshire, Kelly R. Olea, Gonzalo F. Rivas, a Megan K. Gahl. 2011. „Avifauna Richness Enhanced in Large, Isolated Urban Parks". *Landscape and Urban Planning* 102(4):215–25.
- Olkowicz, Seweryn, Martin Kocourek, Radek K. Lučan, Michal Porteš, W. Tecumseh Fitch, Suzana Herculano-Houzel, a Pavel Němec. 2016. „Birds Have Primate-like Numbers of Neurons in the Forebrain". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(26):7255–60.
- Papp, Sándor. 2011. „Breeding of Eurasian Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) in two Hungarian towns". *Aquila* 118:49–54.
- Papp, Sándor, Ernő Vincze, Bálint Preiszner, András Liker, a Veronika Bókonyi. 2015. „A Comparison of Problem-Solving Success between Urban and Rural House Sparrows". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69(3):471–80.

- Partecke, Jesko, Eberhard Gwinner, a Staffan Bensch. 2006. „Is Urbanisation of European Blackbirds (*Turdus Merula*) Associated with Genetic Differentiation?" *Journal of Ornithology* 147(4):549–52.
- Partecke, Jesko, Thomas Van't Hof, a Eberhard Gwinner. 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. Series B: Biological Sciences* 271(1552):1995–2001.
- Patterson, Bruce D., a Wirt Atmar. 1986. „Nested Subsets and the Structure of Insular Mammalian Faunas and Archipelagos". *Biological Journal of the Linnean Society* 28(1–2):65–82.
- Plummer, Kate E., Gavin M. Siriwardena, Greg J. Conway, Kate Risely, a Mike P. Toms. 2015. „Is supplementary feeding in gardens a driver of evolutionary change in a migratory bird species?" *Global Change Biology* 21(12):4353–63.
- Podhrázký, Michal, Petr Musil, Zuzana Musilová, Jan Zouhar, Matyáš Adam, Jaroslav Závora, a Karel Hudec. 2017. „Central European Greylag Geese *Anser anser* show a shortening of migration distance and earlier spring arrival over 60 years". *Ibis* 159(2):352–65.
- * Pulliainen, ERKKI. 1963. „On the history, ecology and ethology of the mallards (*Anas platyrhynchos*) overwintering in Finland". *Ornis Fennica* 40(2):45–66.
- Pulliam, H. Ronald. 1988. „Sources, sinks, and population regulation". *The American Naturalist* 132(5):652–61.
- Purcell, Kathryn L., a Jared Verner. 1999. „Nest predators of open and cavity nesting birds in oak woodlands". *The Wilson Bulletin* 251–56.
- Raven, S. J., a J. C. Coulson. 1997. „The Distribution and Abundance of Larus Gulls Nesting on Buildings in Britain and Ireland". *Bird Study* 44(1):13–34.
- Rock, Peter, a Ian P. Vaughan. 2013. „Long-Term Estimates of Adult Survival Rates of Urban Herring Gulls *Larus Argentatus* and Lesser Black-Backed Gulls *Larus Fuscus*". *Ringing & Migration* 28(1):21–29.
- Rocha-Camarero, G., a S. J. H. de Trucios. 2002. „The Spread of the Collared Dove *Streptopelia Decaocto* in Europe: Colonization Patterns in the West of the Iberian Peninsula". *Bird Study* 49(1):11–16.
- Rutz, Christian. 2006. „Home Range Size, Habitat Use, Activity Patterns and Hunting Behaviour of Urban-Breeding Northern Goshawks". 18.
- Rutz, Christian. 2008. „The Establishment of an Urban Bird Population". *Journal of Animal Ecology* 77(5):1008–19.
- Salisbury, Claire L., Nathalie Seddon, Christopher R. Cooney, a Joseph A. Tobias. 2012. „The latitudinal gradient in dispersal constraints: ecological specialisation drives diversification in tropical birds". *Ecology Letters* 15(8):847–55.

- Samplonius, Jelmer M., a Christiaan Both. 2019. „Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species". *Current Biology* 29(2):327–331.e2.
- * Savard, Jean-Pierre L., Philippe Clergeau, a Gwenaëlle Mennechez. 2000. „Biodiversity concepts and urban ecosystems". *Landscape and urban planning* 48(3–4):131–42.
- Shochat, E., P. Warren, S. Faeth, N. McIntyre, a D. Hope. 2006. „From Patterns to Emerging Processes in Mechanistic Urban Ecology". *Trends in Ecology & Evolution* 21(4):186–91.
- Shochat, Eyal. 2004. „Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds". *Oikos* 106(3):622–26.
- Schoech, Stephan J., Reed Bowman, a S. James Reynolds. 2004. „Food Supplementation and Possible Mechanisms Underlying Early Breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*)". *Hormones and Behavior* 46(5):565–73.
- Slagsvold, Tore. 1975. „Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season". *Ornis Scandinavica* 179–90.
- Sodhi, Navjot S., Paul C. James, Ian G. Warkentin, a Lynn W. Oliphant. 1992. „Breeding Ecology of Urban Merlins (*Falco columbarius*)". *Canadian Journal of Zoology* 70(8):1477–83.
- Sol, D., R. P. Duncan, T. M. Blackburn, P. Cassey, a L. Lefebvre. 2005. „Big Brains, Enhanced Cognition, and Response of Birds to Novel Environments". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(15):5460–65.
- Sol, Daniel. 2007. „Do Successful Invaders Exist? Pre-Adaptations to Novel Environments in Terrestrial Vertebrates". S. 127–41 in *Biological Invasions*. Roč. 193, editoval W. Nentwig. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Sol, Daniel, Sven Bacher, Simon M. Reader, a Louis Lefebvre. 2008. „Brain Size Predicts the Success of Mammal Species Introduced into Novel Environments". *The American Naturalist* 172(S1):S63–71.
- Sol, Daniel, Ignasi Bartomeus, César González-Lagos, a Sandrine Pavoine. 2017. „Urbanisation and the Loss of Phylogenetic Diversity in Birds" editoval N. Haddad. *Ecology Letters* 20(6):721–29.
- Sol, Daniel, Cesar González-Lagos, Darío Moreira, Joan Maspons, a Oriol Lapiedra. 2014. „Urbanisation Tolerance and the Loss of Avian Diversity" editoval D. Mouillot. *Ecology Letters* 17(8):942–50.
- Soldatini, C., YV Albores-Barajas, D. Mainardi, a P. Monaghan. 2008. „Roof nesting by gulls for better or worse?" *Italian Journal of Zoology* 75(3):295–303.
- Tracey, Christine M. 2011. „Resolving the Urban Nest Predator Paradox: The Role of Alternative Foods for Nest Predators". *Biological Conservation* 144(5):1545–52.
- Strubbe, Diederik, a Erik Matthysen. 2009. „Establishment Success of Invasive Ring-Necked and Monk Parakeets in Europe". *Journal of Biogeography* 36(12):2264–78.

- Taylor, Lucy, Charlotte Taylor, a Adrian Davis. 2013. „The Impact of Urbanisation on Avian Species: The Inextricable Link between People and Birds". *Urban Ecosystems* 16(3):481–98.
- Tennent, Jaclyn, a Colleen T. Downs. 2008. „Abundance and Home Ranges of Feral Cats in an Urban Conservancy Where There Is Supplemental Feeding: A Case Study from South Africa". *African Zoology* 43(2):218–29.
- Thorington, Katherine K., a Reed Bowman. 2003. „Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats". *Ecography* 26(2):188–96.
- Tucci, Carlos EM. 2001. „Urban drainage issues in developing countries". *Urban Drainage in Humid Tropics* 40:23–40.
- * Väisänen, RA. 2003. „Regional population trends of 33 common bird species in Finland during 27 winters.—Linnut-vuosikirja 2002: 41–62". *Finnish with English summary*.
- Van Horne, B. 1983. „Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality". *The Journal of Wildlife Management* 47(4):893–901.
- Vickery, Peter D., Malcolm L. Hunter Jr, a Jeffrey V. Wells. 1992. „Is density an indicator of breeding success?" *The Auk* 109(4):706–10.
- Vitousek, Peter M., Harold A. Mooney, Jane Lubchenco, a Jerry M. Melillo. 1997. „Human Domination of Earth's Ecosystems". 277:7.
- Wahl, V. 1944. „Pražské ptactvo". *Česká grafická unie Praha* 1–272.
- Wiklund, Christer G. b.r. „The Adaptive Significance of Nest Defence by Merlin, *Falco Columbarius*, Males". *Animal Behaviour* 10.
- Wilson, Edward O. 1999. *The diversity of life*. WW Norton & Company.

* jsou označeny sekundární citace