

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Karolína Houšková

Vliv městského prostředí na životní strategie ptáků
The effect of urbanization on life-history strategies in birds

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2011

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 8. 2011

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli, Ondřeji Sedláčkovi, za trpělivost a cenné odborné rady.

Abstrakt: Urbanizace je v dnešní době nedílnou součástí vývoje kulturní krajiny. Biotopy zasažené urbanizací se podstatným způsobem a mnohdy trvale mění a probíhající změny zásadně ovlivňují organismy žijící v tomto prostředí. Městské prostředí modifikuje celou řadu abiotických podmínek (např. teplota, světelný režim, hluk) i biotických faktorů (např. potravní nabídka, prevalence parazitů, míra predančního tlaku) v porovnání s původními biotopy. Velká pozornost je v této souvislosti věnována ptačím populacím. Citlivější, specializované druhy ptáků často z urbanizované krajiny mizí, existuje ovšem množství druhů, které trvale osídlily městské prostředí a staly se druhy synantropními. Populace druhů, které se tomuto novému typu prostředí přizpůsobují, vykazují celou řadu znaků odlišných od populací žijících v původních biotopech. Cílem bakalářské práce je shrnout dosavadní doklady o změnách životních strategií u městských populací ptáků. Mezi ně patří například modifikace vlastností zpěvu, reprodukční a potravní ekologie, fyziologie či chování.

Klíčová slova: urbanizace, městské prostředí, biotická homogenizace, ptačí populace, zpěv, reprodukční úspěch, predanční tlak, fenotypová plasticita

Abstract: Urbanisation process is recently a wide-spread process that causes high-impact environmental transformation. Habitats affected by urbanization tend to change substantially and ongoing changes influence organisms living in this environment. Urban environment modifies many abiotic conditions (e.g. temperature, artificial light and noise) and biotic factors (e.g. food supply, parasite prevalence, predation pressure) in comparison to natural habitats. In this manner, especially urban bird populations have recently gained broad attention by an increasing number of ecologists. Urban avoiders - typically sensitive and specialized bird species often vanish from urbanized landscapes. However, many bird species were able to colonize urban environment and coexist successfully with man. Populations of birds living in such a new type of environment show many characteristics different from populations living in original habitats. The objective of this work is to review current studies about changes of life strategies in urban bird populations such as modifications of acoustic signals, differences in reproductive and food ecology and physiological or behavioural responses.

Key words: urbanisation, urban ecology, biotic homogenisation, bird populations, acoustic signals, reproduction success, predation pressure, phenotypic plasticity

Obsah

Úvod	1
1. Vliv urbanizace na strukturu ptačích společenstev	2
2. Změny v životních strategiích městských populací ptáků	6
2.1 Přizpůsobení akustických signálů městskému hluku	6
2.2 Reprodukční ekologie.....	13
2.3 Potravní ekologie	15
2.4 Vliv rozdílného predáčního tlaku.....	17
2.5 Fyziologie a morfologie	19
Závěr	21

Úvod

Města se v posledním století neustále rozrůstají a výrazně tím pozměňují ráz krajiny. Organismy, které se městskému prostředí nedokážou přizpůsobit, jsou zatlačovány do stále fragmentovanějšího prostředí, což může vést až k jejich lokálnímu vymírání. Mnohé organismy se ale městskému prostředí dokážou přizpůsobovat a jsou schopny dlouhodobého soužití s člověkem. Člověk by měl věnovat pozornost procesům, které urbanizaci doprovázejí, a snažit se o minimalizaci jejího negativního dopadu na organismy a jejich diverzitu.

Cílem mé bakalářské práce bylo shrnout nejnovější poznatky o rozdílech životních strategií mezi populacemi městských ptáků a populacemi žijícími mimo město a nastínit možné oblasti budoucího výzkumu. Úvodní kapitola je věnována obecné problematice urbanizace a jejího vlivu na živé organismy, zejména vlivu na strukturu ptačích společenstev. Další části se zabývají konkrétním přizpůsobením městských populací ptáků na život v urbanizovaném prostředí. Nejprve popisují adaptace hlasových projevů ptáků na nepříznivé zvukové podmínky ve městě, v dalších částech se pak věnují výzkumu rozdílných reprodukčních a potravních strategií, vlivu predatorního tlaku na ptačí populace a fyziologickým a morfologickým změnám pozorovaným u městských populací.

1. Vliv urbanizace na strukturu ptačích společenstev

Urbanizací označujeme proces, při kterém dochází k dramatické přeměně původního prostředí vlivem rozrůstající se zástavby, výstavby komunikací a dalších typicky městských struktur. Jedná se o běžný jev dnešní doby související s globálním růstem lidské populace i její postupující koncentrací do velkých měst. Proces urbanizace ale často negativně ovlivňuje prostředí a organismy v něm žijící. Může způsobit fragmentaci či degradaci habitatů, znečištění prostředí, do kterého počítáme také poměrně závažné znečištění světelné a zvukové, a další neméně podstatné změny (Slabbekoorn a Ripmeester 2008), které působí na diverzitu a početnosti organismů. Urbanizace tak do značné míry ovlivňuje také ptačí populace, kterým je věnováno stále více pozornosti. Rapidní postup urbanizace často vede k destrukci původní vegetace. Následně dochází k poklesu druhové bohatosti a hustoty a lokální extinkci některých citlivých druhů ptáků (McKinney 2002, Biamonte *et al.* 2011). Takový negativní dopad právě probíhající urbanizace je jistě častý, zejména v tropických oblastech, kde se setkáváme s velkým množstvím specialistů.

Urbanizace ale ve výsledku nemusí vést jen k destrukci biotopů a extinkci ptačích druhů. Ptáci totiž představují skupinu obratlovců s poměrně dobrou schopností přizpůsobit se životu v člověkem již změněné krajině. Často se nevyhýbají ani životu v těsné blízkosti člověka, tedy ve městech a jiných lidských sídlech. Taková adaptace vyžaduje velký počet ekologických, behaviorálních i fyziologických změn. Těch ovšem nejsou schopny všechny ptačí druhy, které jsou urbanizací zasaženy (Marzluff *et al.* 2001 ex Mennechez a Clergeau 2006). Citlivé a specializované druhy se musí se změnou struktury krajiny vypořádat jinými způsoby, což často spočívá v ústupu do zbytků původních nenarušených biotopů. Těchto biotopů ale rapidně ubývá a často dochází k jejich fragmentaci a mnohé ptačí druhy jsou tak urbanizací krajiny ovlivněny negativně. Takové druhy jsou označovány jako druhy vyhýbající se městskému prostředí (*urban avoiders*). Naopak druhy, které pronikají do vysoce urbanizovaných prostředí a přizpůsobují se životu v nich, označujeme jako druhy synantropní (*urban exploiters*). Mnoho ptačích druhů pak současně vytváří populace žijící v původních, nepozměněných biotopech a populace vázané na městské prostředí s mnoha odlišnými ekologickými podmínkami (Marzluff *et al.* 2008). Mezi těmito skupinami druhů či populacemi v rámci druhu pak můžeme pozorovat různé rozdíly, které jsou předmětem stále většího množství studií (Crocì *et al.* 2008, Conole a Kirkpatrick 2011). Møller (2009) například u městských populací různých druhů ptáků zaznamenal větší schopnost vzniku

různých potravních inovací, kratší únikové vzdálenosti při kontaktu s člověkem, či posílení imunitního systému. Městské populace rovněž často dosahovaly celkově větších velikostí díky větší plodnosti jedinců a vyšší míře přežívání dospělců. Také dokázaly obsadit rozsáhlejší území, což může jedince zvýhodňovat v kolonizaci urbanizovaného prostředí.

Nejdůležitější rozdíly mezi druhy synantropizujícími (*urban exploiters*) a druhy, které se urbánnímu prostředí vyhýbají (*urban avoiders*), se snažili shrnout Kark *et al.* (2007). Druhy s větší afinitou k městskému prostředí jsou dle této studie více sociální a častěji tvoří hejna a měly by mít menší tendenci k migracím, protože ve městě jsou relativně stabilní podmínky a ptáci tak nejsou nuceni migrovat. Dalším signifikantním rozdílem byla podle studie větší schopnost adaptovaných druhů hnízdit na nepřirozených objektech, jako jsou různé kamenné objekty, zdi a budovy, kterých je ve městech více než zeleně. Kdyby se ptáci nepřizpůsobili takovému hnízdění, již dávno by ve městech vyčerpali veškerý hnízdní prostor. Jedním z důležitých rozdílů byla dále odlišnost ve způsobu sběru potravy a v její formě. Směrem z centra měst postupně ubývá druhů, které se živí semeny a ovocem a naopak přibývají druhy hmyzožravé. To zřejmě souvisí s rozložením zdrojů, protože v centrech měst nenajdeme tolik hmyzu pro insektivorní druhy, jako mimo města, ale například různé zbytky lidských jídel poskytují dostatek zdrojů ptákům semenožravým. Rozdílného potravního zaměření u městských a mimoměstských ptáků si všimli také Lim a Sodhi (2004) kteří pozorovali, že druhová bohatost a abundance insektivorů negativně koreluje s rostoucí urbanizací a naopak abundance zmožravých ptáků směrem k více urbanizovanému prostředí roste.

Synantropní druhy musely překonat jednu ze závažných překážek, které městské prostředí poskytuje. Musely se přizpůsobit neustálé přítomnosti a blízkosti člověka. Populace ptáků žijící ve městech tak mají menší únikovou vzdálenost při vyplašení, než populace mimoměstské. Jedná se o populace, které mají dlouhou urbánní historii a velké populační velikosti a jsou tedy úspěšnými městskými kolonizátory (Møller 2008). Vzdálenost, při které jedinec vzlétne z hnízda (*flight initiation distance*) ale závisí také na způsobu, kterým se člověk k hnízdu přibližuje. Ptáci mají větší tendenci vzlétnout, pokud se člověk přibližuje přímo, než když pouze prochází kolem, jak ukázali Smith-Castro a Rodewald (2010) u kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*). Studie, které s tímto rozdílem nepočítají, mohou vykazovat zavádějící výsledky a může tak docházet k přeceňování negativního dopadu lidské přítomnosti na ptáky hnízdící ve městě. Ptáci tedy mohou být daleko přizpůsobivější, než některé studie ukazují. Møller (2010) se snažil na únikové vzdálenosti ptáků ukázat flexibilitu

jejich chování, která by mohla určovat úspěšnost kolonizace městského prostředí. Jedinci s dostatečně flexibilním chováním jsou podle autora úspěšnými kolonizátory. Flexibilita se potom při kolonizaci postupně vytrácí a až po úspěšné adaptaci na městské prostředí opět dochází k jejímu růstu. Synantropní druhy, a zvláště druhy, které žijí v městském prostředí již více generací, jsou tedy velice flexibilní ve svém chování a mají tak dobré předpoklady pro život v často nepříliš příznivém městském prostředí.

Ať už jsou rozdíly mezi městskými a mimoměstskými druhy způsobeny jejich nestejnou přizpůsobivostí nebo jen odlišností jejich životních strategií, ovlivňují výsledné složení ptačích druhů ve městech. Probíhající změny ve složení ptačích společenstev vzniklé různou mírou tolerance druhů k městskému prostředí pak mohou vést k často diskutované druhové homogenizaci společenstev, která narůstá s postupující urbanizací (Devictor *et al.* 2007). Druhy nově osidlující centra velkých měst (*urban exploiters*) totiž nahrazují druhy původní, které se městu nedokázaly přizpůsobit. Většinou se ale jedná pouze o úzký okruh generalistů a kolonizátorů a původní diverzita se tak výrazně snižuje. Proto můžeme pozorovat postupné snižování druhové bohatosti a nárůst abundance s rostoucí urbanizací (Crooks *et al.* 2004, Ortega-Álvarez a MacGregor-Fors 2009). Clergeau *et al.* (2006) ve své studii zkoumali jevy, které by mohly souviset s biotickou homogenizací. Některá fakta opravdu podporovala myšlenku probíhající homogenizace městských společenstev. Ve městech například autoři pozorovali méně než polovinu počtu druhů, které jinak nacházíme mimo město, v centrech měst pak bylo jen několik dominujících druhů. Druhová bohatost ve městě také nijak nesouvisela s druhovou bohatostí mimo město a podle podobné studie (Clergeau *et al.* 2001) nesouvisela ani s typem krajiny kolem studovaných měst. V této studii také autoři uvádí, že mezi městskými a mimoměstskými ptačími populacemi je nízká podobnost, což ukazuje na nezávislost ptačích druhů osidlujících města na domácí avifauně. To je jeden z dalších jevů, který vede k uniformnímu složení velké části světových měst.

S rozvojem urbanizace souvisí také další faktor, který může ptáky negativně ovlivňovat – hustý silniční provoz. Některé studie se tedy zaměřily na ptáky žijící v oblastech rušných úseků silnic. V tomto prostředí byla pozorována nižší hustota a diverzita ptačích druhů v porovnání s plochami s minimálním provozem (Reijnen *et al.* 1995, Forman *et al.* 2002, Rheindt 2003). Jen některé druhy se totiž dokáží vyrovnat s konstantním hlukem a znečištěním, které motorová vozidla produkují. Zvukové znečištění je často považováno za hlavní negativní činitel působící na ptačí populace v okolí silnic a tento příklad můžeme aplikovat i na populace městské. Stone (2000) se ve své studii snažil dokázat, že hlučné

prostředí má vliv na druhovou bohatost okolí. Výsledky naznačují, že prostředí s vysokou mírou hluku může působit negativně na druhovou bohatost. Tento trend je nejvýraznější mimo město, v rámci města nejsou rozdíly v druhové bohatosti tak velké, i když se hladiny hluku mírně liší. Zejména mimo město pak může v místech zasažených hlukem docházet k nahrazování citlivějších druhů druhy tolerantnějšími a postupné druhové homogenizaci, která již byla popsána výše.

Přestože urbanizace přináší velké množství negativních jevů, které působí na ptačí druhy, mnoho druhů se dokáže změněným podmínkám přizpůsobit a upravovat své životní strategie. Z těch se potom stávají úspěšní městští kolonizátoři. V následujících kapitolách se budu podrobněji věnovat některým změnám, kterým urbanizované druhy ptáků podléhají

2. Změny v životních strategiích městských populací ptáků

2.1 Přizpůsobení akustických signálů městskému hluku

Zpěv je jedním z nejnápadnějších ptačích projevů a je nedílnou součástí komunikace. Jeho význam je zásadní při obhajobě teritorií nebo námluvách, ale ptáci si mohou předávat také informace o své poloze, či přítomnosti predátora (Catchpole a Slater 2008). Prostředí však mnohdy přenos signálů komplikuje přítomností různých zdrojů hluku, jako jsou prudké vodní toky a vodopády, silný vítr, nebo zvuky jiných živočišných druhů. Relativně novodobým fenoménem je hluk vytvořený lidskou činností, kterému se organismy musí přizpůsobit, pokud chtějí žít v blízkosti člověka (Marzluff *et al.* 2008). Takovými místy, kde se živočišové naučili žít po boku člověka, jsou města. Neustálý hluk ve městech a jejich okolí může akustické signály ptáků i jiných živočichů maskovat a ztěžovat či znemožňovat vzájemnou komunikaci. Například u sýkory koňadry (*Parus major*) bylo experimentálně ověřeno zhoršení schopnosti detekce signálů v prostředí se zvýšenou hladinou hluku (Pohl *et al.* 2009). Pokud ptáci nerozpoznají akustické signály jiného jedince, mohou se snadno stát terčem nepozorovaného útoku predátora, a také mohou mít sníženou šanci, že najdou hnízdního partnera. Jedinci žijící ve městech se tedy musí s hlukem nejrůznějšími způsoby vyrovnávat, aby nedocházelo k jejich trvalému znevýhodnění oproti jedincům, kteří se ve svých habitatech s urbánním hlukem neseťkají. Mnohé studie již dnes ukazují, že můžeme pozorovat poměrně konzistentní vnitrodruhové rozdíly ve struktuře zpěvu městských a mimoměstských populací. Takové přizpůsobování zpěvu rozdílným hladinám hluku může v důsledku vést až k akustické divergenci jednotlivých populací (Slabbekoorn a Peet 2003) a v dlouhodobém měřítku možná i vzniku prekopulačních reprodukčních bariér a následné speciace.

V porovnání s lesním prostředím je ve městě kromě vlastního hluku přenos zvukových signálů méně efektivní, zejména v důsledku odrazu zvuku, který je způsoben velkými betonovými plochami, vysokými budovami nebo zdmi. Akustické signály tak mohou být v závislosti na jejich charakteru v různé míře ovlivněny a deformovány (Slabbekoorn *et al.* 2007). Maskování akustického signálu mohou ptáci předcházet různými způsoby, zejména načasováním zpěvu do doby s nižší hladinou městského hluku, nebo změnou frekvence a amplitudy hlasových projevů.

Asi nejjednodušším způsobem, jak se vyhnout maskování signálů, je jiné načasování zpěvů. Obecně je známo, že ptáci zpívají nejvíce během tzv. „ranního choru“, tedy za svítání a krátce po něm, kdy by měly být lepší podmínky pro přenos zvuku. Například Brown a Handford (2003) ale nenašli signifikantní výsledky, které by potvrzovaly, že kvalita přenosu zvuku za svítání je lepší, než v jiné denní době. Výhody zpěvu v takto časných hodinách mohou tedy být spojeny s tím, že s postupující denní dobou často přibývá okolního hluku, obzvláště v městském prostředí. Ptáci se tak mohou tomuto hluku přizpůsobit tím, že zpívají v takovém čase, kdy jejich zpěv ještě není tolik rušen okolními vlivy, tedy časně ráno. Bergen a Abs (1997) zkoumali rozdíly ve zpěvu urbánních a lesních populací sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), sýkory koňadry a pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*). Studie probíhala na dvou místech v německém Dortmundu – v městském parku poblíž centra a v lese na jižním okraji města (*Niederhofer Wald*). V městském parku začínali jedinci všech tří studovaných druhů zpívat signifikantně dříve než jedinci žijící v lese. Ve městě jsou jiné světelné i tepelné podmínky, které mohou ovlivňovat začátek zpěvů a navíc se městským jedincům pravděpodobně vyplatí začít se zpěvem dříve, než dojde k zahájení lidské činnosti a než vzroste provoz, zatímco v lese mají ptáci dost času, protože nejsou rušeni pravidelným ranním nárůstem hluku.

Aby předešli maskování, mohou ptáci také upravovat dobu, po kterou budou zpívat, v závislosti na střídavém snižování a zvyšování hladiny urbánního hluku v průběhu dne i v různých částech týdne. Díaz *et al.* (2011) například zjistili, že samci zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) zpívají při vyšší hladině hluku delší dobu, než když je hluk omezen. V hlučném prostředí je totiž šance zachytit zvuk menší než v prostředí, které není ovlivněno nežádoucím hlukem, a prodloužená doba zpěvu by mohla zvyšovat šance samců, že budou registrováni jinými jedinci, zejména samicemi. Zpěv je ale fyziologicky náročný proces a prodloužení doby zpěvu může městské jedince znevýhodňovat oproti jedincům, kteří se takto přizpůsobovat nemusí, avšak zatím o takovém znevýhodnění nemáme přesvědčivé doklady.

Dalším způsobem, jak předcházet degradaci signálu, je změna frekvence, která je zatím asi nejčastěji zkoumanou problematikou. Různá prostředí, která ptáci obývají, poskytují odlišné podmínky pro přenos zvuku a také odlišná zvuková pozadí. K maskování akustických signálů tak může v přirozeném prostředí docházet působením různých přírodních jevů, nebo dokonce přítomností jiných živočišných druhů, které se dorozumívají akustickými signály. Degradaci signálu mohou napomáhat také zhoršené vlastnosti přenosu zvuku v husté vegetaci (Slabbekoorn *et al.* 2002). Kirschel *et al.* (2009) studovali rozdíly ve frekvencích různých

populací afrického budníčka šedozeleného (*Hylia prasina*) a výsledky ukazují, že frekvence zpěvu se liší vlivem různých nadmořských výšek, hustoty korun stromů a vlivem hluku, který produkuje hmyz vyskytující se v okolí. Zpěv samců má nižší frekvenci ve vyšších nadmořských výškách a při nižší hustotě porostu. S rostoucí nadmořskou výškou dochází k postupnému ochlazení, které může mít vliv na rozšíření potenciálně maskujícího hmyzu, což může nepřímo ovlivňovat ptačí zpěv. Nadmořská výška ale může ptáky ovlivňovat také přímo platností tzv. Bergmannova pravidla, které říká, že s klesající teplotou roste velikost těla živočichů. Jelikož s vyšší nadmořskou výškou klesá teplota, frekvence ptačího zpěvu by tak mohla být jednoduše korelována s velikostí těla a větší jedinci by tedy měli nižší frekvenci. Frekvence zpěvu ptáků by tedy podle této teorie mohla být částečně závislá na velikosti jejich těla, v současné době však snad nemáme přesvědčivé výsledky, které by dokazovaly tento jev u městských a mimoměstských populací pěvců. Například Evans *et al.* (2009a) se sice snažili dokázat některé morfologické rozdíly městských populací kosa černého (*Turdus merula*) oproti populacím žijícím mimo město, rozdíly ve velikosti těla se jim však prokázat nepodařilo. Studie zkoumala morfologické odlišnosti městských a mimoměstských populací kosa černého na jedenácti místech v různých zemích, převážně v Evropě. Populace často vykazovaly různé odlišnosti, ale nebyla nalezena signifikantní rozdílnost jednotlivých znaků mezi městskými a mimoměstskými populacemi na všech sledovaných místech. Například větší velikosti těla vykazovalo šest městských populací, ale u zbylých pěti byl trend opačný. Proto nemůžeme s jistotou říci, zda je frekvence zpěvu závislá na velikosti těla jedinců, vypadá to však, že by se mohlo jednat spíše o jev podmíněný pouze vlastnostmi okolního prostředí.

Městský hluk, tedy převážně zvuk motorů aut, je soustředěn do nižších frekvencí. V blízkosti silnic s hustým provozem a tedy i v centrech měst je tento nízkofrekvenční zvuk nejintenzivnější. Ptáci v těchto místech zpívají zpravidla na vyšší frekvenci než v prostředí s menším množstvím hluku (Catchpole a Slater 2008) a ptačí druhy, které mají vyšší frekvenci zpěvu již přirozeně, nepotřebují hlasové projevy dále upravovat (Parris a Schneider 2009). Podle současných poznatků totiž nejsou hlasové projevy, které mají vyšší frekvenci, urbánním hlukem maskovány. Ptáci, kteří zpívají na nižší frekvenci, tedy mohou být náchylnější k městskému hluku (Hu a Cardoso 2009) a budou s větší pravděpodobností negativně ovlivněni přítomností hlučných silnic (Goodwin a Shriver 2011). Naopak druhy nebo jedinci, jejichž zpěv má vyšší frekvenci, mohou snadněji osidlovat městské habitaty a jsou tak oproti druhům s nízkofrekvenčními signály zvýhodněni. Stejně tak jsou zvýhodněni

jedinci, kteří mají ve svých zpěvech větší rozsah tónů (Rabin a Greene 2002). Ti potom nejsou ovlivněni antropogenním hlukem tolik, jako jedinci s úzkým rozsahem zpěvu, pravděpodobně proto, že mají více možností, jak své zpěvy upravovat. Mohou například vynechávat některé nízkofrekvenční tóny, aniž by jejich zpěv byl výrazně porušen.

Městské populace ptáků tedy mohou být prostředím přímo tlačeny ke zvyšování frekvence svých akustických signálů (Hu a Cardoso 2010). Tento jev již potvrzuje řada studií, které se dané oblasti věnují. Mendes *et al.* (2011) například porovnávali frekvence zpěvu u městských a mimoměstských populací kosů černých ve Španělsku. U městských populací byly pozorovány vyšší frekvence zpěvů, než u populací, které žijí mimo město nebo na jeho okraji. Nižší frekvence zpěvu kosů černých jsou potom ve městě nejhlasitější během „ranního choru“, kdy je lidská činnost ještě malá a ptáci tak mají šanci, že nízkofrekvenční tóny nebudou maskovány (Ripmeester *et al.* 2009). Nemeth a Brumm (2009) navíc zjistili, že kromě zvýšení frekvence městští jedinci také zpívají kratší dobu a jejich zpěv obsahuje méně elementů, než můžeme najít u populací lesních. To naznačuje tendenci k tvorbě krátkých a „chudých“ zpěvů například odebíráním nízkofrekvenčních tónů a u takových zpěvů potom jedinec snáze uhlídá jejich frekvenční složení. Autoři však také upozorňují, že zvyšování frekvence u městských populací kosů může být způsobeno spíše odstraněním negativního vlivu lesního prostředí na ptačí zpěv, než působením městského prostředí. V lese totiž kvůli tamním zvukovým podmínkám může být výhodnější snižovat frekvenci zpěvu. Přizpůsobování frekvence zpěvů u městských jedinců je však známo také u jiných druhů ptáků, jako je například hýl mexický (*Carpodacus mexicanus*). Bermúdez-Cuamatzin *et al.* (2009) zkoumali, zda tento druh využívá v různém prostředí zpěv s různě upravenými slabikami, nebo dokáže přizpůsobit frekvenci celého zpěvu, beze změny jednotlivých částí. Podle autorů městská populace používá stejné slabiky zpěvu, jako populace mimo město, ale dochází k posunu frekvence zpěvu. To naznačuje, že tento druh nemusí své písně zkracovat ani jinak obměňovat, jak bylo popsáno výše u kosů černých, ale dokáže pouze převést celou píseň na jinou frekvenci.

U některých druhů ptáků také bylo prokázáno větší množství typů zpěvů, mezi kterými si mohou vybírat. Samci sýkory koňadry například mohou mít v repertoáru až devět typů zpěvů, které se mírně liší svými frekvencemi. Dokáží mezi nimi přepínat na základě okolních podmínek a mohou si tak například v hlučnějším prostředí „přepnout“ zpěv na vyšší frekvenci (Halfwerk a Slabbekoorn 2009).

Některé recentní studie tedy naznačují tendenci ke zvyšování frekvence zpěvu ptáků vystavených městskému hluku. Pro samce ptáků, jako je sýkora koňadra, může být ovšem využití nízkofrekvenčních tónů v jejich zpěvech důležitým signálem kvality a proto není výhodné tyto prvky zcela vypustit (Slabbekoorn a Ripmeester 2008). Jedinci žijící ve městech mohou být v tomto ohledu limitováni nízkofrekvenčními zvuky na pozadí, které jejich zpěv maskují. Musí tak volit mezi variantou uzpůsobit svůj zpěv tak, aby byl v městském hluku dobře slyšet, nebo si ponechat tóny s nižší frekvencí, které jsou pro samice signálem kvality. Takový trade-off může podstatně ovlivňovat reprodukční úspěch městských samců a určovat budoucí vývoj urbánních populací.

Jedním z dalších způsobů předcházení maskování je tzv. Lombardův efekt, který byl již roku 1911 popsán na člověku (Lombard 1911 ex Cynx *et al.* 1998). Jedná se o zvětšování amplitudy hlasu, a tedy zároveň zvýšení hlasitosti, v závislosti na zvětšení amplitudy zvuků okolního prostředí. Cynx *et al.* (1998) tento jev studovali v laboratoři na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*). Samci i samice přizpůsobovali své hlasy hladině vysílaných zvuků na pozadí a s rostoucím hlukem se zvyšovala amplituda jejich akustických signálů. Ptáci neupravovali pouze jednotlivé části signálů a změna se tak projevila na celém zpěvu. Autoři zdůrazňují, že zvýšení amplitudy je jev nezávislý na tom, zda jsou signály naučené, protože zatímco samci se své zvukové projevy – zpěvy a volání - učí, u samic jsou signály vrozené. K regulaci amplitudy zpěvu dochází také u samců slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), kde, podobně jako u zebříček, dokáží samci zvýšit amplitudu zpěvu v reakci na zvýšení amplitudy okolních zvuků (Brumm a Todt 2002, Brumm 2004). Lombardův efekt byl ale pozorován také u tropických druhů. Například samci kolibříka Clémenciina (*Lampornis clemenciae*) zvyšovali amplitudu svých zpěvů v závislosti na zvyšování amplitudy zvuků okolního prostředí, ať už v přirozených nebo experimentálních podmínkách (Pytte *et al.* 2003). Podle autorů se zároveň jedná o první studii demonstrující Lombardův efekt u ptáků v přirozených podmínkách.

Některé druhy mohou vlivem vlastností rozdílného prostředí vytvářet odlišné dialekty, jako je tomu například u pěnkavy obecné. Populace pěnkavy studované v okolí německých měst Remscheid, Solingen a Wuppertal vytvářejí několik odlišných geograficky oddělených dialektů (Skiba 2000). Na pomyslných hranicích mezi dialekty se sousední typy zpěvů často mísí a tam, kde se populace nemohou setkávat, je hranice mezi dialekty ostrá, bez jakéhokoliv mísení. Ačkoliv to studie nepotvrdila, distribuce dialektů by mohla být závislá na zvukových charakteristikách prostředí. Přizpůsobování zpěvu lokálním zvukovým podmínkám by tak

mohlo vést k postupnému odlišování populací a v dlouhodobém měřítku i možnému vzniku prekopulačních reprodukčních mechanismů (Ripmeester *et al.* 2010), jak již bylo zmíněno na začátku kapitoly. Je tedy zajímavé zkoumat populace pěvců v delším časovém období, a odhalovat tak zajímavé mechanismy přizpůsobování populací odlišným ekologickým podmínkám. Například populace strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*), který obývá převážně Ameriku a přilehlé ostrovy, byla v období posledních třiceti let studována v okolí San Franciska (Luther a Baptista 2009). Tento druh zde vytváří tři různé dialekty zpěvů nazvaných dle pravděpodobného místa vzniku – Presidio, Lake Merced a San Francisco. Dialekt San Francisco se rozšířil z centra San Franciska, kde žijí populace ve vysoké hladině urbánního hluku, zbylé dialekty pochází z oblastí mimo město, kde je hladina hluku nízká. Zatímco dialekt Presidio během doby výzkumu zcela vymizel a Lake Merced je na ústupu, dialekt San Francisco se stále rozrůstá a zároveň za sledované období došlo ke zvýšení minimální frekvence zbývajících dialektů. Tato studie ukazuje vývoj hlasových projevů v dlouhodobém měřítku, kde můžeme lépe pozorovat jevy, které by mohly určovat směr vývoje akustických signálů všech urbánních pěvců – tedy zejména postupné zvyšování frekvence.

Dlouhodobý vliv hluku na ptačí jedince prokázali také Leonard a Horn (2008), kteří studovali mláďata vlašťovky stromové (*Tachycineta bicolor*) vystavovaná v prvních obdobích života hluku. Hluk ovlivňoval strukturu jejich žadonění o potravu. Oproti kontrolním jedincům zvýšili experimentální jedinci minimální frekvenci žadonění a celkově vykazovali i menší rozsah frekvencí. Tato změna ve vlastnostech žadonění trvala ještě minimálně dva dny po ukončení pokusu. Zvýšení frekvence by ale podle autorů mělo být energeticky náročné a městská mláďata by tak měla být menší a slabší, než mláďata, která nemusela své hlasy upravovat. Rozdíly ve váze ale studie nepotvrdila, což naznačuje, že změna frekvence by nemusela být tak náročná nebo byla mláďata s vyšší frekvencí žadonění rodiči více krmena a ztráty se tak vyrovnaly.

Mezi populacemi stejného druhu, které žijí delší dobu v rozdílném prostředí, tedy dochází k rozrůznění akustických signálů, což se může ve výsledku projevit při vzájemné interakci jedinců z různých populací. Například samci sýkory koňadry mají silnější reakci vůči samcům z jiného teritoria, které má podobnou hladinu okolního hluku, než když se jedná o teritorium s hladinou jinou (Mockford a Marshall 2009). Stejná situace je také u kosů černých, kde městští samci reagují agresivněji na zpěv samce z městského teritoria, tedy zpěv s vyšší frekvencí, a naopak, samci žijící v lese reagují více na lesní zpěv o nižší frekvenci, což

by mohlo opět naznačovat probíhající akustickou divergenci (Ripmeester *et al.* 2010). Podobné výsledky byly pozorovány také u jiných druhů, například u strdimila palestinského (*Cinnyris oseus*), který byl studován v Izraeli (Leader *et al.* 2002). Samci strdimila vykazují, podobně jako u výše zmíněných druhů, zvýšenou agresivitu vůči svému domácímu dialektu, než vůči dialektu jiné populace. Tento fakt by mohl znevýhodňovat jedince, kteří by se pokoušeli osídlit teritoria s jinou hladinou hluku, než mělo jejich teritorium původní. Mohlo by totiž docházet k nedostatečnému rozpoznání konkurentů a takový jedinec by pravděpodobně neuspěl v boji o teritoria ani o samice.

Výše uvedené studie ukazují, že urbanizace má vliv na strukturu ptačího zpěvu, zejména působením nízkofrekvenčního městského hluku. Møller (2011) ale ve své studii uvádí další z možností, proč by městské populace ptáků mohly mít jinak strukturované zpěvy než populace mimoměstské. Podle této studie si totiž jedinci žijící ve městě vybírají ke zpěvu výše položená místa, než jedinci žijící mimo město. Důvod takového chování je podle autora v rozdílném složení predátorů. Zatímco mimo město tvoří převahu predátorů ptáci, ve městě je spíše více koček (Stracey 2011), které loví ze země, a tak je pro městské ptáky výhodnější zpívat na vyšších pozicích. Na vyšších místech jsou potom jiné zvukové podmínky než na místech níže položených a ptáci z tohoto důvodu mohou upravovat své zpěvy. Møller (2011) nám sice ve své studii nabízí alternativní vysvětlení, proč dochází k pozměnění akustických projevů městských ptáků, pracuje však s předpokladem, že ptáci jsou tlačeni ke zpěvu na vyšších místech predací ze strany koček. Hustota koček ale není ve všech městech stejná, a tak nemusí vždy být hlavním predátorem, který ptáky ohrožuje. Změny ve struktuře zpěvu byly navíc pozorovány v různých podmínkách včetně laboratorních experimentů. Proto by tato oblast měla být dále studována, abychom mohli určit, zda může predace skutečně ovlivňovat strukturu ptačího zpěvu. Zatím je však pravděpodobnější, že akustické signály podléhají lokálním zvukovým podmínkám a míře okolního hluku.

Ptačí zpěv nám tedy poskytuje poměrně dobrý náhled na změny, které vnáší urbanizace do ptačích populací. Jeho přizpůsobení lokálním podmínkám nám může sloužit jako dobrý příklad procesů, které ovlivňují evoluci světové avifauny. Urbanizace může například způsobovat akustickou divergenci a vznik prekopulačních reprodukčních bariér, což může v dlouhodobém měřítku vést až k trvalému rozdělení populací a vzniku nových druhů. Pochopení těchto jevů nám může posloužit při plánování budoucího postupu urbanizace a může také pomoci k lepší ochraně biodiverzity a zachování některých citlivých druhů.

2.2 Reprodukční ekologie

V městském prostředí jsou podmínky pro život jiné, než mimo město. Města poskytují ptačím obyvatelům dostatek potravy, stálé a teplé klima a celkově mírnější podmínky. Městské prostředí potom může svými vlastnostmi ovlivňovat také reprodukci synantropních druhů ptáků. U městských ptáků tak můžeme často pozorovat jiné načasování reprodukce, než známe z jejich přirozeného prostředí, jiné velikosti snůšek a úspěšnosti přežívání. Chamberlain *et al.* (2009) ve své metaanalýze shrnují výsledky dosavadních studií zabývajících se rozdíly v reprodukčních charakteristikách městských a mimoměstských ptačích populací. Urbanizované oblasti byly definovány jako všechny oblasti s převažující zástavbou, od městských center a parků, až po okrajová sídliště. Většina studií podle autorů potvrzuje, že jedinci žijící v urbanizovaných oblastech hnízdí dříve v sezóně, jejich snůšky jsou také menší, mláďata mají nižší váhu a nižší úspěšnost přežívání oproti oblastem nezasazeným urbanizací. Podle autorů je hlavním parametrem, který tyto výsledky ovlivňuje, dostupnost a složení potravy. V urbanizovaném prostředí sice ptáci obvykle nachází velké množství potravy, která pochází z lidských zdrojů, ale přirozená potrava, jako jsou například bezobratlí, může některým ptačím druhům chybět, nebo je méně kvalitní. To má potom pravděpodobně negativní dopad na kvalitu mláďat, a tedy i jejich váhu a přežívání. Autoři ale nedokázali uspokojivě objasnit, proč mají ptáci v urbanizovaném prostředí menší snůšky. Vliv urbanizovaného prostředí na velikosti snůšek zkoumali Halfwerk *et al.* (2011). Studie potvrdila menší velikosti snůšek i odchovaných mláďat v hlučném prostředí, například kolem frekventovaných silnic. Autoři zde připisují negativní působení na ptačí snůšky hlavně vlivu hluku. Ten může podle autorů ovlivňovat ptáky několika způsoby. Maskování zpěvu samců může narušovat výběr samic, které potom hnízdí později nebo si vybírají nekvalitní samce, může však také jít o nerovnoměrnou distribuci jedinců v hlučnějších oblastech, které jsou považovány za méně výhodné pro hnízdění. V těchto oblastech ale také mohou hnízdit ptáci obecně méně zkušené a slabší, kteří neuspěli v kompetici o kvalitnější hnízdiště. Zvýšená hladina hluku může navíc způsobovat stres a hluk může také maskovat žadonění mláďat a tím negativně ovlivňovat jejich přežívání. Ibáñez-Álamo a Soler (2010) podobně studovali rozdíly ve velikostech snůšek u tří populací kosů černých – lesní, venkovské a městské. Městské a vesnické populace měly menší snůšky, než populace lesní, ale výsledný reprodukční úspěch se mezi populacemi nelišil, pravděpodobně působením predace, která byla v lese častější.

Velikosti snůšek městských populací ptáků v porovnání s populacemi mimoměstskými se ale mohou lišit mezi jednotlivými druhy. Kuranov (2009) studoval rozdíly ve velikosti snůšek na několika druzích dutinových ptáků. Jednalo se o špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), sýkoru koňadru, rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) a lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Špaček obecný měl podle autora ve městě snůšky větší, sýkora koňadra a lejsek černohlavý měli naopak ve snůšce menší počet vajec. Snůšky u rehka zahradního se v závislosti na typu prostředí signifikantně nelišila. Velikost snůšky tedy může záviset na mnoha faktorech, které se mohou u různých druhů a na různých místech lišit. Proto zřejmě v tomto ohledu nelze činit obecné závěry.

Zřejmě nejčastějším modelovým druhem pro studium vlivu městského prostředí na reprodukční charakteristiky u ptáků je kos černý. Důvodem je to, že vedle původních lesních populací vytváří početné populace vázané na různé typy městského prostředí. Tyto populace přitom kolonizovaly městské prostředí opakovaně a nezávisle (Evans *et al.* 2009c) a vykazují celou řadu odlišností vznikajících přizpůsobením se podmínkám odlišným od původně obývaných typů prostředí. Partecke *et al.* (2005) například prokázali u městských jedinců dřívější zahájení vývoje reprodukčních orgánů, a to v průměru o dvacet dní u samců a až dvacet osm dní u samic. To se projevilo i v časnějším hnízdění městských populací a celkově delší hnízdní sezónou. Při sledování mladých jedinců odebraných z hnízd z městské i mimoměstské populace a dále chovaných v totožných podmínkách v experimentálním prostředí však nebyly zjištěny rozdíly v načasování fyziologických příprav na reprodukci (Partecke *et al.* 2004). Tento fakt naznačuje, že rozdílné načasování reprodukce u kosů je nejspíš způsobeno odpovědí na vlivy rozdílných typů prostředí, kterým jsou ptáci vystaveni. Jedná se tedy o projevy fenotypové plasticity a časná reprodukce by neměla být dědičná.

Reprodukční ekologie městských a mimoměstských populací ptáků je tedy často rozdílná. Dosavadní studie však nedochází k jednoznačným a shodným závěrům, zřejmě proto, že různé městské populace i jednotlivé druhy se v odpovědi na vlivy prostředí liší. Můžeme se pokusit zobecňovat rozdíly mezi populacemi zvláště u jednotlivých druhů, je ale potřeba tuto problematiku dále studovat, abychom měli více relevantních výsledků, které mohou odhalit probíhající změny.

2.3 Potravní ekologie

Městské prostředí může ptačím druhům nabídnout širokou nabídku potravy, která je navíc v průběhu roku poměrně konstantní. To může ptačím obyvatelům poskytnout mnohé výhody, oproti jedincům, kteří ve městě nežijí. Přestože se o abundanci potravních zdrojů uvažuje jako o jednom z hlavních důvodů synantropizace mnoha ptačích druhů, dosud existuje pouze malé množství studií, které by pomocí srovnání městských a mimoměstských populací takový předpoklad dokazovaly, či alespoň testovaly. Dosavadní studie navíc nejsou ve svých závěrech příliš konzistentní.

Auman *et al.* (2008) studovali rozdílné populace racka australského (*Chroicocephalus novaehollandiae*) v Tasmánii a okolních ostrovech, aby ověřili, zda jsou jedinci v urbanizovaném prostředí díky dostupnější potravě větší a v lepší kondici, než jedinci, kteří žijí v prostředí nezasazeném urbanizací. Jejich výsledky ukazují, že samci z urbanizovaných částí Tasmánie jsou těžší, než samci z neurbanizovaných ostrovů, a jsou také v lepší kondici. Stejný trend se projevoval u samic, i když výsledky nebyly signifikantní.

Snadná dostupnost potravy v městském prostředí může být pro ptáky výhodná zejména v zimním období, kdy je mimo město potravy nedostatek. Některé druhy ptáků se proto na zimu mohou stahovat do okolí měst a vesnic, aby předešly strádání. Tam jsou potom ptáci v zimě často ještě přikrmováni. Mnoho lidí si totiž oblíbilo domácí krmítka, na kterých mohou zblízka pozorovat druhy ptáků, které by jinak možná neviděli. Na krmítkách se potom vyskytují různé druhy ptáků ve vysokých počtech, což může podle některých autorů vést ke zvýšenému riziku přenosu onemocnění nebo vysokému predáčnímu tlaku (Chace a Walsh 2006). Přikrmování ale může některým ptákům pomoci, protože jeho vliv může trvat až do jarní hnízdní sezóny, kdy ptáci získané zásoby využijí při hnízdění. Robb *et al.* (2008) studovali vliv přikrmování na lesní populace ptáků. Experiment probíhal v lesních biotopech v Severním Irsku, kde měli ptáci v polovině vybraných ploch přes zimu k dispozici krmítka s potravou, zbylé plochy sloužily jako kontrola. Bylo zjištěno, že přikrmování ptáci na jaře hnízdili prokazatelně dříve a ve snůšce měli více úspěšně odchovaných mláďat, než ptáci, kteří přikrmováni nebyli. V následujícím roce, kdy autoři zkoumali stejné plochy, tentokrát ale bez krmítek, nebyl zaznamenán žádný signifikantní rozdíl v načasování ani úspěšnosti snůšek. Tato studie dobrým způsobem ověřila vliv přikrmování a na jejím základě lze říci, že zimní krmení ptáků může některým jedincům zajistit větší úspěšnost při jejich hnízdění.

Dostatek potravy v zimním období a časté příkrmování v kombinaci s mírnými klimatickými podmínkami může u některých migrujících druhů vést k tomu, že městské populace přestanou migrovat a zůstávají ve městech po celý rok. Partecke a Gwinner (2007) například studovali migrační chování kosa černého v závislosti na stupni urbanizace. Tendence k migracím byla podle studie nižší u městských jedinců, tento rozdíl se ale projevoval pouze u samců. Měštští samci migrovali méně než samci žijící v lesním prostředí, zejména v prvním roce po vylíhnutí. Samice ale vykazovaly v rozdílných biotopech podobnou tendenci migrovat. Podle autorů je tedy migrační chování u kosů závislé na pohlaví.

Potrava, kterou poskytuje městské prostředí, tedy může ptákům nabídnout mnohé výhody, není to tak ale vždy. Již v kapitole o reprodukční ekologii jsem narazila na problematiku nekvalitní potravy, která může ptáky negativně ovlivňovat, zejména v období hnízdění. Nejsilněji se nekvalitní potrava projevuje u ptáků, kteří se živí drobnými bezobratlými. Ti jsou pro ptáky často jediným zdrojem karotenoidů, které řídí jejich zbarvení, a jsou důležitými antioxidanty a provitaminy. Vliv obsahu karotenoidů v potravě na mláďata sýkory koňadry studovali Isaksson a Andersson (2007). Sýkory se během hnízdění živí převážně housenkami, které ale ve městě mohou být méně kvalitní. I když některé studie uvádí, že ve městě je nedostatek potravy pro insektivorní hmyz (Kark *et al.* 2009), autoři této studie zjistili, že v urbanizovaném prostředí je více housenek, než v okolní venkovské krajině a mají také větší hmotnost. Většina z nalezených druhů housenek ale měla ve městě nižší celkovou koncentraci karotenoidů, než v prostředí mimo město. Negativní efekt snížené koncentrace karotenoidů v potravě se však na měřených parametrech neprojevil, pravděpodobně následkem toho, že rodiče ve městě krmili svá mláďata častěji, než páry mimo město. Častějším krmením a vyšší hmotností housenek se vyrovnal obsah karotenoidů v potravě a mláďata městských párů tak nebyla znevýhodněna. Tato studie ukazuje, že nižší kvalita potravy nutně nemusí znamenat méně kvalitní mláďata. Negativní dopad by se však mohl projevit v jiných parametrech, které studie nesledovala, v této oblasti je tak ještě hodně prostoru pro výzkum.

2.4 Vliv rozdílného predáčního tlaku

Kromě dostatečného množství potravy může město nabídnout ptačím obyvatelům také jiné výhody, jako je například ochrana před predátory. Jejich hustota by totiž měla být ve městech nižší, než mimo město (Tomialojc 1982 ex Valcarcel a Fernández-Juricic 2009). Někteří ptáci si tak začali stavět hnízda přímo v lidských sídlech – ve stájích, chlévech, stodolách nebo přímo pod střechami obytných budov. Podobný trend se již delší dobu projevuje například u kolonií racka bouřního (*Larus canus*) na pobřeží Baltského moře. Tamní kolonie v polovině 90. let začaly hnízdit na střechách budov a v současné době se počty takto hnízdících jedinců stále zvyšují (Kubetzki a Garthe 2007). Ptáci hnízdící v lidských sídlech jsou potom chráněni před predátory více, než kdyby hnízdili ve volné přírodě, protože zejména větší predátoři, jako například někteří savci, se člověka spíše straní (Chace a Walsh 2006) a hnízda postavená v budovách jsou pro ně méně dostupná (Møller 2010). Problematiku predace v městském prostředí studovali například Gering a Blair (1999) a jejich výsledky ukazují, že hustota predace se snižuje od přirozených habitatů až k plně urbanizovaným. Tyto výsledky tak podporují myšlenku města jako bezpečného útočiště s malou hustotou predátorů. Jokimäki a Huhta (2000) ale na umělých zemních hnízdech pozorovali ve vysoce urbanizovaném prostředí větší míru predace, než v prostředí s nižší hustotou osídlení. S větší urbanizací tak podle autorů roste i hnízdní predace. Podobně také u hnízd umístěných ve výšce 1-2 m nad zemí byl pozorován nárůst predace s rostoucí hustotou osídlení (Thorington a Bowman 2003). Odlišné výsledky výše popsaných studií mohou být způsobeny rozdílným pojetím experimentu. První studie totiž byla sledována v různých stupních urbanizace, od neosídlených habitatů až po městská centra, další dvě ale zahrnují pouze gradienty v rámci osídlených oblastí. Stejně tak byl rozdíl mezi sledovanými hnízdy. Zatímco u zemních a níže situovaných hnízd může být predace v městských centrech vyšší, hnízda, která jsou ve větší výšce, mohou být před městskými predátory lépe chráněna.

Musíme však také uvážit, že prostředí se od sebe liší jak ekologickými podmínkami, tak i jiným složením predátorů a predace ve městech různých států či dokonce kontinentů, může podléhat odlišným vlivům. To potvrzují Jokimäki *et al.* (2005), kteří zkoumali predaci zemních hnízd ve Španělsku, Finsku a Itálii. I když ve všech zkoumaných zemích byla predace nejvyšší v městských centrech, její míra se mezi státy lišila. Autoři také zjistili, že míra predace závisela ve Finsku na hustotě strak a v Itálii například na počtu koček. Dalšími autory, kteří nepovažují město za bezpečnou zónu s menším množstvím predátorů, jsou

Valcarcel a Fernández-Juricic (2009). Jejich studie na hýlech mexických totiž ukázala, že v urbanizovaném prostředí s větší abundancí tvoří ptáci větší hejna a plaší se při větších vzdálenostech. Ptáci se podle autorů shlukují, aby byli lépe chráněni před predátory, protože ve větším hejnu bude mít jedinec menší šanci, že bude uloven. Autoři také tvorbu velkých hejn připisují faktu, že v urbanizovaném prostředí najdou ptáci na jednom místě větší množství potravy, která přitahuje více jedinců. Studie nicméně nezmiňuje možnost, že by se mohlo jednat o uvolnění negativního vlivu predátorů na ptačí hejna v méně urbanizovaném prostředí. Pokud totiž vezmeme v úvahu, že město je bezpečnou zónou s menším množstvím predátorů a mimo město je tedy predátorů více, potom mohou ptáci mimo město tvořit menší skupiny jednoduše proto, že ve velkých počtech by ptáci přitahovali více pozornosti a měli by větší šanci, že budou napadeni. Samozřejmě ale žádné z těchto vysvětlení nemusí být pravdivé a větší agregace jedinců ve městě může být způsobena jen jejich větší hustotou. Ochrana před predací tedy může být jedním z důvodů, proč se ptáci usídlují ve městech, predace však nemusí být všude stejně velká, a tak musí být tato problematika vnímána značně individuálně a měli bychom se vyhýbat její aplikaci na města s odlišnými podmínkami.

Za hlavní predátory v centrech měst jsou obecně považováni zejména ptáci, jako je například straka obecná (*Pica pica*) a dále kuna skalní (*Martes foina*) a domácí kočky, které jsou zvláště v některých městech značně rozšířené. Složení predátorů v různých městech se značně liší, ale někteří predátoři mohou být rozšířeni po velké části světa. Právě straka obecná je jedním z takových ptačích predátorů. Straka je druh velmi variabilní ve výběru hnízda a dokáže se přizpůsobit různým podmínkám a charakteristikám hnízda (Wang *et al.* 2008). Její počty v některých městech tak s postupující urbanizací narůstají (Chiron *et al.* 2008). Dá se tedy předpokládat, že negativní dopad na úspěšnosti hnízdění, zejména u malých ptáků, bude narůstat také. Například Chiron a Julliard (2007) však takový dopad na hnízdní úspěšnost neprokázali a ani redukce počtu strak u většiny druhů nevedla ke snížení predace hnízd.

Z výše zmíněných studií vyplývá, že problematika predace není zdaleka tak jednoduchá, jak se může na první pohled zdát. Zvyšující se počty predátorů nutně nemusí vést k vyšší predaci, zejména v centrech měst, kde je dostatek jiných zdrojů. Vysoké míry predace také byly pozorovány u nízko položených a pozemních hnízd, ale ptáci hnízdící na zemi se ve městech často ani nevyskytují, nebo jsou jejich hustoty velmi malé (Jokimäki a Huhta 2000). Dopad predace na ostatní ptačí druhy nemusí být tak velký a město může některým druhům skutečně sloužit jako určitá bezpečná zóna. Přesto by vliv predátorů na městské ptáky měl být

dále studován, abychom lépe pochopili tyto mezidruhové vztahy a minimalizovali tak množství chybných interpretací probíhajících dějů.

2.5 Fyziologie a morfologie

Změny, které můžeme pozorovat u městských ptáků, nejsou jen behaviorální a ekologické, ale mohou být také fyziologické nebo morfologické. Møller *et al.* (2010) například měřili hladiny antioxidantů přítomných v játrech městských a mimoměstských ptáků. Úspěšní městští kolonizátoři měli vyšší hladinu karotenoidů a vitamínu E než druhy, které v městském prostředí neuspěly a stejný trend byl pozorován také mezi městskými a mimoměstskými populacemi stejného druhu. Jedinci ulovení kočkami také měli v játrech signifikantně nižší obsah vitamínu E. Hladina antioxidantů v těle je podle autorů vysvětlena zejména potravou, dobou, která uplynula od úspěšné urbanizace konkrétního druhu, a počtem generací, které od té doby daný druh vyprodukoval. Množství antioxidantů by tedy mohlo ovlivňovat jedince při jejich kolonizaci městského prostředí, a pokud je jejich hladina příliš nízká, může být proces kolonizace zpomalen nebo je mu přímo zabráněno. Evans *et al.* (2009b) také sledovali odlišnou fyzickou kondici městských ptáků, konkrétně zkoumali výskyt klíšťat u rozdílných populací kosů černých v několika evropských městech. U městských populací autoři našli signifikantně méně klíšťat a v menších hustotách než u populací mimoměstských. Tyto výsledky naznačují, že městské prostředí by mohlo chránit ptáky před velkým množstvím parazitů, a tedy i před chorobami, které mohou paraziti přenášet.

Liker *et al.* (2008) měřili velikost a kondici vrabců domácích (*Passer domesticus*) v městských a mimoměstských populacích. Podle jejich výsledků jsou vrabci ve městě menší, než vrabci žijící mimo město, a jsou také v horší tělesné kondici. Jedním z negativních faktorů působících na kondici ptáků může být vysoká hladina NO₂, který je produkován hlavně v místech dopravních komunikací. Peach *et al.* (2008) ve své studii, kterou prováděli opět na vrabci domácím, uvádí, že mlád'ata měla v oblastech s vyšší hladinou NO₂ menší váhu než mlád'ata z oblastí s nízkou hladinou NO₂, a byla celkově menší, což podporuje výsledky předchozí studie. Chávez-Zichinelli *et al.* (2010) zjišťovali u vrabce domácího míru stresu (hladinu kortikosteronu) a stav imunitního systému (koncentraci imunoglobulinů). K měření autoři použili jedince ze tří míst s různými hladinami urbanizace – z vysoce

urbanizovaného prostředí, z předměstí, a průmyslové zóny. Hladiny studovaných látek se nelišily mezi samci a samicemi a signifikantně se nelišily ani mezi jednotlivými plochami. V urbanizované zóně a předměstí byli nalezeni jedinci s nízkými i vysokými hladinami kortikosteronu i imunoglobulinů a mezi těmito látkami nebyla nalezena žádná závislost. Pouze v průmyslové zóně měli jedinci s vysokou hladinou kortikosteronu nízké hladiny imunoglobulinů. Autoři naznačují, že tito jedinci jsou pod neustálým stresem a mohou mít sníženou imunitu a nedostatečnou odpověď na napadení patogeny. Mezi jednotlivými plochami však nebyl nalezen rozdíl v míře stresu studovaných jedinců, což napovídá tomu, že vrabci jsou schopni se vyrovnat s rozdílnými vlivy prostředí.

Z morfologických změn byl u městských ptáků studován například rozdíl ve stavbě zobáku. Badyaev *et al.* (2008) konkrétně studovali rozdílné populace hýla mexického. Městské populace měly větší zobáky se silnějším stiskem než populace žijící mimo město. Zároveň bylo u městských jedinců zaznamenáno méně not ve zpěvech, které byly také celkově pomalejší. Z toho můžeme vyvozovat, že změny v morfologii zobáku mohou omezovat ptáky v jejich akustických projevech a vzniká tak trade-off mezi snazším sběrem potravy a přizpůsobení zpěvu hlučnému prostředí.

Městské prostředí tedy ptáky ovlivňuje různými způsoby a pozměňuje jejich morfologické i fyziologické charakteristiky. Přizpůsobení se těmto požadavkům ale něco stojí a mnohdy musí ptáci řešit důležité kompromisy. Městské prostředí jim tedy musí nabízet něco, co tyto změny i přes jejich náročnost zvýhodní. V těchto oblastech je ještě mnoho prostoru pro výzkum, který by mohl objasnit další vlivy urbanizace na životní strategie ptáků.

Závěr

Urbanizace trvale mění charakteristiky krajiny a ovlivňuje distribuci, početnost i životní strategie mnoha živočišných druhů. Změny krajiny a její fragmentace často negativně ovlivňují citlivější a specializované ptačí druhy a mohou vést k jejich lokálnímu vymírání. Existují ovšem také druhy, které se měnícímu se prostředí úspěšně přizpůsobují a které dosahují v městských biotopech vysokých hustot. Vliv městského prostředí na populace synantropně žijících ptačích druhů je v dnešní době často studovanou problematikou a výzkum přináší mnoho poznatků o probíhajících změnách v jejich ekologii či behaviorálních a fyziologických odpovědích. Tyto druhy se dokázaly vyrovnat například s neustálým hlukem, znečištěním, jinými světelnými podmínkami nebo rušením ze strany člověka a do určité míry modifikovaly své životní strategie.

Ve své práci jsem se pokusila shrnout nejnovější poznatky o rozdílech v životních strategiích městských a mimoměstských populací ptáků. Silně urbanizované prostředí vyhovuje pouze omezenému počtu městských kolonizátorů a generalistů a druhové složení měst v různých částech světa je tak poměrně homogenní. Ptačí druhy, které vedle původních biotopů dokázaly osídlit i města, vytvořily různé populace, které čelí v mnoha ohledech odlišným podmínkám prostředí. Takové populace se tak často liší ve svých životních strategiích, které městští jedinci modifikují pod tlakem jevů souvisejících s urbánním prostředím.

Velké množství studií se zabývá přizpůsobením akustických signálů městskému prostředí. Městský hluk má většinou nízkou frekvenci a ptačí hlasy s podobnou frekvencí mohou být městským hlukem maskovány. U městských populací byl tedy ve většině studií sledován trend vedoucí ke zvyšování frekvence zpěvů nebo jiným úpravám, jako je změna amplitudy či jiné načasování zpěvu. Rozdělením městských a mimoměstských populací může v extrémních případech docházet k tvorbě odlišných dialektů a v dlouhodobém měřítku až ke vzniku prekopulačních reprodukčních bariér a rozdělení druhů.

Městské populace ptáků mění ale také jiné strategie, jako například reprodukční ekologii. Některé druhy ptáků hnízdí v městském prostředí dříve než mimo město a také mají více snůšek. Mláďata jsou ale ve městě často menší a v horší kondici než mimo město a městští jedinci mají také menší snůšky. V této oblasti je však potřeba další výzkum, jelikož sledované studie nepotvrdily konzistentní rozdíly mezi městskými a mimoměstskými jedinci.

Protichůdné výsledky přináší rovněž několik málo dosavadních studií zaměřených na změnu v predaním tlaku podél urbanizačního gradientu. Města jsou v některých studiích považována za bezpečná útočiště s malým množstvím predátorů, jiné ukazují, že predace hnízd je v centrech měst naopak častější. Urbanizované prostředí také nabízí ptákům celoroční přísun potravy, která sice nemusí být kvalitní, ale je jí dostatek. Dalšími zjištěnými změnami byly různé morfologické a fyziologické adaptace. Měštší jedinci mají například silnější zobáky a jsou lépe chráněni před parazity, mohou však trpět znečištěním a stresem, který městské prostředí způsobuje.

Životní strategie městských a mimoměstských populací ptáků se tedy v mnoha ohledech liší, často jsou ale značně druhově variabilní a závisí také na různých vlivech prostředí. Rozdíly mezi těmito populacemi by tedy měly být dále studovány. Mohou nám totiž pomoci lépe pochopit mechanismy urbanizace a její vliv na různé ptačí druhy a mohou nám poskytnout nový náhled na probíhající změny v distribuci druhů. Tyto poznatky potom můžeme aplikovat při ochraně citlivých druhů a obecně k ochraně biodiverzity.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- AUMAN H. J., MEATHREL C. E. & RICHARDSON A. (2008): Supersize me: does anthropogenic food change the body condition of silver gulls? A comparison between urbanized and remote, non-urbanized areas. *Waterbirds*, 31, 122-126
- BADYAEV A. V., YOUNG R. L., OH K. P. & ADDISON C. (2008): Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution*, 62, 1951-1964
- BERGEN F. & ABS M. (1997) : Verhaltensökologische Studie zur Gesangsaktivität von Blaumeise (*Parus caeruleus*), Kohlmeise (*Parus major*) und Buchfink (*Fringilla coelebs*) in einer Großstadt. *Journal für Ornithologie*, 138, 451-467
- BERMÚDEZ-CUAMATZIN E., RÍOS-CHELÉN A. A., GIL D. & GARCIA C. M. (2009): Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour*, 146, 1269-1286
- BIAMONTE E., SANDOVAL L., CHACÓN E. & BARRANTES G. (2011): Effect of urbanisation on the avifauna in a tropical metropolitan area. *Landscape Ecology*, 26, 183-194
- BROWN T. J. & HANDFORD P. (2003): Why birds sing at dawn: the role of consistent song transmission. *Ibis*, 145, 120-129
- BRUMM H. & TODT D. (2002): Noise-dependent song amplitude regulation in territorial songbird. *Animal Behaviour*, 63, 891-897
- BRUMM H. (2004): The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73, 434-440
- CATCHPOLE C. K. & SLATER P. J. B. (2008): Bird song: biological themes and variations. *Cambridge University Press*
- CLERGEAU P., CROCI S., JOKIMÄKI J., KAISANLAHTI-JOKIMÄKI M. L. & DINETTI M. (2006): Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127, 336-344
- CLERGEAU P., JOKIMÄKI J. & SAVARD J-P. L. (2001): Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology*, 38, 1122-1134
- CONOLE L. E. & KIRKPATRICK J. B. (2011): Functional and spatial differentiation of urban bird assemblages at the landscape scale. *Landscape and Urban Planning*, 100, 11-23
- CROCI S., BUTET A. & CLERGEAU P. (2008): Does urbanisation filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor*, 110, 223-240
- CROOKS K. R., SUAREZ A. V. & BOLGER D. T. (2004): Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation*, 115, 451-462
- CYNX J., LEWIS R., TAVEL B. & TSE H. (1998): Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 56, 107-113
- DEVICTOR V., JULLIARD R., COUVET D., LEE A. & JIGUET F. (2007): Functional homogenisation effect of urbanisation on bird communities. *Conservation Biology*, 21, 741-751
- DÍAZ M., PARRA A. & GALLARDO C. (2011): Serins respond to anthropogenic noise by increasing vocal activity. *Behavioral Ecology*, 22, 332-336

- EVANS K. L., GASTON K. J., FRANTZ A. C., SIMEONI M., SHARP S. P., MCGOWAN A., DAWSON D. A., WALASZ K., PARTECKE J., BURKE T. & HATCHWELL B. J. (2009c): Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2403-2410
- EVANS K. L., GASTON K. J., SHARP S. P., MCGOWAN A. & HATCHWELL B. J. (2009a): The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos*, 118, 251-259
- EVANS K. L., GASTON K. J., SHARP S. P., MCGOWAN A., SIMEONI M. & HATCHWELL B. J. (2009b): Effects of urbanization on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118, 774-782
- FORMAN T. T. R., REINEKING B. & HERSPERGER A. M. (2002): Road traffic and nearby grassland bird patterns in a suburbanizing landscape. *Environmental Management*, 29, 782-800
- GERING J. C. & BLAIR R. B. (1999): Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography*, 22, 532-541
- GOODWIN S. E. & SHRIVER W. G. (2011): Effects of traffic noise on occupancy patterns of forrest birds. *Conservation Biology*, 25, 406-411
- HALFWERK W. & SLABBEKOORN H. (2009): A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, 78, 1301-1307
- HALFWERK W., HOLLEMAN L. J. M., LESSELS C. M. & SLABBEKOORN H. (2011): Negative impact of traffic noise on avian reproductive succes. *Journal of Applied Ecology*, 48, 210-219
- HU Y. & CARDOSO G. C. (2009): Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*, 20, 1268-1273
- HU Y. & CARDOSO G. C. (2010): Which birds adjust the frequency of vocalisations in urban noise? *Animal Behaviour*, 79, 863-867
- CHACE J. F. & WALSH J. J. (2006): Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74, 46-69
- CHAMBERLAIN D. E., CANNON A. R., TOMS M. P., LEECH D. I., HATCHWELL B. J. & GASTON K. J. (2009): Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*, 151, 1-18
- CHÁVEZ-ZICHINELLI C. A., MACGREGOR-FORS I., ROHANA P. T., VALDÉZ R., ROMANO M. C. & SCHONDUBE J. E. (2010): Stress responses of the house sparrow (*Passer domesticus*) to different urban land uses. *Landscape and Urban Planning*, 98, 183-189
- CHIRON F. & JULLIARD R. (2007): Response of songbirds to magpie reduction in an urban habitat. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2624-2631
- CHIRON F., LEE A. & JULLIARD R. (2008): Effect of landscape urbanization on magpie occupancy dynamics in France. *Landscape Ecology*, 23, 527-538
- IBÁÑEZ-ÁLAMO J. D. & SOLER M. (2010): Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 101, 759-766
- ISAKSSON C. & ANDERSSON S. (2007): Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural Great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38, 564-572
- JOKIMÄKI J. & HUHTA E. (2000): Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. *The Condor*, 102, 838-847

- JOKIMÄKI J., KAISANLAHTI-JOKIMÄKI M. L., SORACE A., FERNÁNDEZ-JURICIC E., RODRIGUEZ-PRIETO I. & JIMENEZ M. D. (2005): Evaluation of the „safe nesting zone“ hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. *Ecography*, 28, 59-70
- KARK S., IWANIUK A., SCHALIMTZEK A. & BANKER E. (2007): Living in the city: can anyone become an „urban exploiter“? *Journal of Biogeography*, 34, 638-651
- KIRSCHER A. N. G., BLUMSTEIN D. T., COHEN R. E., BUERMANN W., SMITH T. B. & SLABBEKOORN H. (2009): Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover and noise. *Behavioral Ecology*, 20, 1089-1095
- KUBETZKI U. & GARTHE S. (2007): Nests with a view: distribution, nest habitats and diets of roof-breeding common gulls (*Larus canus*) in Northern Germany. *Waterbirds*, 30, 602-608
- KURANOV B. D. (2009): Nest biology of urban populations of cavity-nesting birds. *Contemporary Problems of Ecology*, 2, 240-247
- LEADER N., WRIGHT J. & YOM-TOV Y. (2002): Dialect discrimination by male orange-tufted sunbirds (*Nectarinia osea*): reactions to own vs. neighbor dialects. *Ethology*, 108, 367-376
- LEONARD M. L. & HORN A. G. (2008): Does ambient noise affect growth and Bering call structure in nestling birds? *Behavioral Ecology*, 19, 502-507
- LIKER A., PAPP Z., BÓKONY V. & LENDVAI Á. Z. (2008): Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, 77, 789-795
- LIM H. CH. & SODHI N. S. (2004): Responesen of avian guilds to urbanization in a tropical city. *Landscape and Urban Planning*, 66, 199-215
- LOMBARD (1911): Le signe de l'elevation de la voix. In: CYNX J., LEWIS R., TAVEL B. & TSE H. (1998): Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 56, 107-113
- LUTHER D. & BAPTISTA L. (2009): Urban noise and the cultural evolution of bird songs. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 469-473
- MARZLUFF J. M., BOWMAN R. & DONNELLY R. (2001): Avian ecology and conservation in an urbanizing world. In: MENNECHEZ G. & CLERGEAU P. (2006): Effect of urbanisation on habitat generalists: starlings not so flexible? *Acta Oecologica*, 30, 182-191
- MARZLUFF J., SCHULENBERGER E., ENDLICHER W., ALBERTI M., BRADLEY G., RYAN C., ZUMBRUNNEN C. & SIMON U. (2008): Urban ecology: an international perspective on the interaction between humans and nature. *Springer-Verlag New York*
- MCKINNEY M. L. (2002): Urbanisation, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52, 883-890
- MENDES S., COLINO-RABANAL V. J. & PERIS S. J. (2011): Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning*, 99, 51-57
- MOCKFORD E. J. & MARSHALL R. C. (2009): Effects of urban noise on song and response behaviour in great tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2979-2985
- MØLLER A. P. (2008): Flight distance of urban birds, predation and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 63-75
- MØLLER A. P. (2009): Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 159, 849-858

- MØLLER A. P. (2010): Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*, 21, 365-371
- MØLLER A. P. (2010): The fitness benefit of association with humans: elevated success of birds breeding indoors. *Behavioral Ecology*, 21, 913-918
- MØLLER A. P. (2011): Song post high in relation to predator diversity and urbanization. *Ethology*, 117, 529-538
- MØLLER A. P., ERRITZØE J. & KARADAS F. (2010): Levels of antioxidants in rural and urban birds and their consequences. *Oecologia*, 163, 35-45
- NEMETH E. & BRUMM H. (2009): Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour*, 78, 637-641
- ORTEGA-ÁLVAREZ R. & MACGREGOR-FORS I. (2009): Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity and composition. *Landscape and Urban Planning*, 90, 189-195
- PARRIS K. M. & SCHNEIDER A. (2009): Impacts of traffic noise and traffic volume on birds of roadside habitats. *Ecology and Society*, 14: 19
- PARTECKE J, VAN'T HOF T. & GWINNER E. (2004): Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 1995-2001
- PARTECKE J, VAN'T HOF T. & GWINNER E. (2005): Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds (*Turdus merula*). *Journal of Avian Biology*, 36, 295-305
- PARTECKE J. & GWINNER E. (2007): Increased sedentariness in european blackbird following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology*, 88, 882-890
- PEACH W. J., VINCENT K. E., FOWLER J. A. & GRICE P. V. (2008): Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal Conservation*, 11, 493-503
- POHL N. U., SLABBEKOORN H., KLUMP G. M. & LANGEMANN U. (2009): Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 78, 1293-1300
- PYTTE C. L., RUSCH K. M. & FICKEN M. S. (2003): Regulation of vocal amplitude by the blue-throated hummingbird, *Lampornis clemenciae*. *Animal Behaviour*, 66, 703-710
- RABIN L. A. & GREENE C. M. (2002): Changes to acoustic communication systems in human-altered environments. *Journal of Comparative Psychology*, 116, 137-141
- REIJNEN R., FOPPEN R., TER BRAAK C. & THISSEN J. (1995): The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. III. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied Ecology*, 32, 187-202
- RHEINDT F. E. (2003): The impact of roads on birds: Does song frequency play a role in determining susceptibility to noise pollution? *Journal für Ornithologie*, 144, 295-306
- RIPMEESTER E. A. P., KOK J. S., VAN RIJSSEL J. C. & SLABBEKOORN H. (2009): Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 409-418
- RIPMEESTER E. A. P., MULDER M. & SLABBEKOORN H. (2010): Habitat-dependent acoustic divergence affects playback response in urban and forest populations of the European blackbird. *Behavioral Ecology*, 21, 876-883

- ROBB G. N., MCDONALD R. A., CHAMBERLAIN D. E., REYNOLDS S. J., HARRISON T. J. E. & BEARHOP S. (2008): Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biology Letters*, 4, 220-223
- SKIBA R. (2000): Mögliche Dialektselektion des Regenrufes beim Buchfink (*Fringilla coelebs*) durch Lärmbelastung – Prüfung einer Hypothese. *Journal für Ornithologie*, 141, 160-167
- SLABBEKOORN H. & PEET M. (2003): Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424, 267
- SLABBEKOORN H. & RIPMEESTER E. A. P. (2008): Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology*, 17, 72-83
- SLABBEKOORN H., ELLERS J. & SMITH T. B. (2002): Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. *The Condor*, 104, 564-573
- SLABBEKOORN H., YEH P. & HUNT K. (2007): Sound transmission and song divergence: a comparison of urban and forest acoustics. *The Condor*, 109, 67-78
- SMITH-CASTRO J. R. & RODEWALD A. D. (2010): Behavioral responses of nesting birds to human disturbance along recreational trails. *Journal of Field Ornithology*, 81, 130-138
- STONE E. (2000): Separating the noise from the noise: a finding in support of the „niche hypothesis,“ that birds are influenced by human-induced noise in natural habitats. *Anthrozoös*, 13, 225-231
- STRACEY CH. M. (2011): Resolving the urban nest predator paradox: the role of alternative foods for nest predators. *Biological Conservation*, 144, 1545-1552
- THORINGTON K. K. & BOWMAN R. (2003): Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats. *Ecography*, 26, 188-196
- TOMIALOJC L. (1982): Synurbanisation of birds and prey-predators relation. In: VALCARCEL A. & FERNÁNDEZ-JURICIC E. (2009): Antipredator strategies of house finches: are urban habitats safe spots from predators even when humans are around? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 673-685
- VALCARCEL A. & FERNÁNDEZ-JURICIC E. (2009): Antipredator strategies of house finches: are urban habitats safe spots from predators even when humans are around? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 673-685
- WANG J., CHEN S., JIANG P. & DING P. (2008): Black-billed magpies (*Pica pica*) adjust nest characteristics to adapt to urbanisation in Hangzhou, China. *Canadian Journal of Zoology*, 86, 676-684