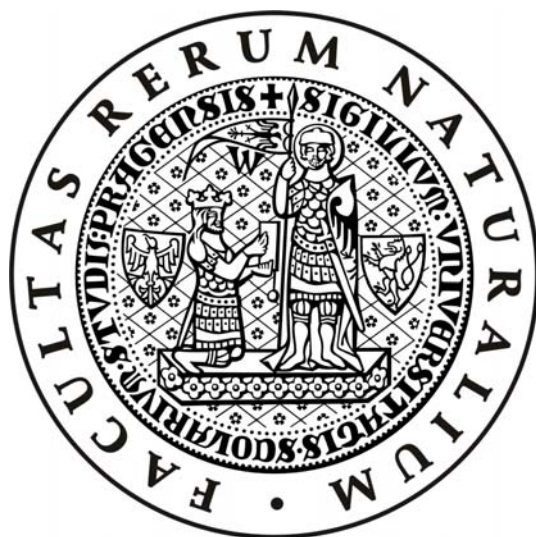


Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta



Dizertační práce

Nové interakce v novém prostředí: koexistence blízce
příbuzných druhů pěvců v lidských sídlech

Ondřej Sedláček

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Praha 2007

Poděkování

Na tomto místě se sluší poděkovat všem lidem, kteří nemalou měrou přispěli ke vzniku mé dizertační práce a podporovali mě během studia. Na prvním místě bych rád poděkoval svému školiteli Romanu Fuchsovi. Nesmírně si vážím způsobu, kterým ke mě Roman po celou dobu mého studia přistupoval. Vždy se mnou jednal jako se sobě rovným, konfrontace našich názorů a nekonečné debaty nad manuskripty se nesly v tom nejpřátelštějším duchu a bez zbytečného zvyšování hlasu (jde to ovšem ještě?) a destrukce květináčů. Dokázal na mě vždy v pravou chvíli přitlačit, jindy mě nechal na dlouhé měsíce mizet v nitru Černého kontinentu. Snažil se ze mě vychovat komplexního ekologa, ne jenom zaslepeného vyvraceče nulových hypotéz. Za to za všechno mu patří moje veliká úcta a dík.

Ke vzniku publikací obsažených v mé dizertační práci výraznou měrou přispěli i jejich další spoluautoři. Ti se podíleli jak na formulaci cílů a vytváření metodických postupů, tak na sběru dat a interpretaci výsledků. V neposlední řadě pak svými kritickými připomínkami přispívali ke zkvalitnění rukopisů. Tímto způsobem mi pomohli i další kolegové, kteří se k některým rukopisům vyjadřovali, jmenovitě David Storch, Prof. Pavel Štys, David Hořák a nejméně tucet anonymních recenzentů.

Kromě Romana Fuchse mě v různých fázích mého postgraduálního studia významným způsobem podpořili Alice Exnerová, Vojta Jarošík, Dan Frynta, Martin Černý a Prof. Petr Volf. Vložili ve mě důvěru a umožnili mi setrvání na fakultě, byť mé studium nepatřilo mezi vzorové. Za to jim patří můj upřímný dík.

Od raného dětství jsem věděl, že se chci stát přírodopycem. Nevím, zda jím už jsem, každopádně při procházkách přírodou už mám pocit, že o ní vím to, co jsem vědět chtěl. Ne že bych toho věděl příliš, ale snad vím, jak se nějakého dalšího poznatku svým pozorováním dobrat. V tomto ohledu mi Přírodovědecká fakulta především ukázala, jak je potřeba na přírodu nahlížet tak, aby moje pozorování mělo nějaký smysl. Během postgraduálního studia jsem pak pochopil, že o své poznatky je potřeba se rozdělit – publikovat. (Také jsem bohužel pochopil, že to není vůbec žádná sranda.) Jmenovat zde všechny moje nejvýznamnější učitele a kolegy, kteří mě výrazně ovlivnili, by bylo na dlouhý výčet jmen. Také bych mohl na někoho zapomenout. Děkuji vám proto všem najednou. Díky!

Na závěr bych chtěl poděkovat svým rodičům a rodině. Za co je asi každému jasné. Krom toho všeho i za to, že mě v mých (z hlediska dnešní společnosti silně neadaptivních) aktivitách nejen neomezovali, ale dokonce mě v nich podporovali.

Pokud jsem na někoho zapomněl, děkuji moc i jemu! Teď už jsem snad na nikoho nezapomněl.

ÚVOD A SOUHRN

Lidská sídla jako ekologický fenomén

Našemu druhu se v posledních několika tisíciletích daří. Ba co víc, daří se mu skvěle. Už dávno se člověk stal druhem kosmopolitním a je schopen s různým úspěchem obývat a přetvářet všechny biomy (Vitousek et al. 2007). Velikost globální lidské populace (ne)utěšeně roste a to stále rychlejším tempem. V současnosti navíc pozorujeme vytváření čím dál shlukovitější distribuce lidí. Jinými slovy, lidé se stěhují do měst, kde žije již více než polovina celosvětové populace. V Evropě je tento poměr ještě vyšší (Otterstrom 2003, United Nations 2005). Lidská sídla tak nabývají na rozloze a vše v nich je utvářeno k co možná nejpohodlnějšímu životu jediného druhu – člověka (McKinney 2006).

Nezadržitelně postupující urbanizace krajiny staví naprostou většinu organizmů před zásadní problém – masivní změnu ve struktuře jejich životního prostředí. Jaký je poměr takových, jež na globální expanzi člověka doplácí a těch, kteří z nastalé situace dokáží těžit neznáme. Jisté je jen to, že těch, které díky člověku prosperují není úplně zanedbatelné množství. Pro důkaz nemusíme chodit daleko. Na území Velké Prahy bylo na začátku třetího tisíciletí prokázáno více než 120 hnízdicích druhů ptáků (Fuchs et al. nepubl.), což je více než 60 % hnízdní avifauny České republiky (Šťastný et al. 2006). Pestrá druhová skladba ptačích společenstev je ostatně typická pro většinu evropských měst (Kelcey & Rheinwald 2005).

Srovnáváme-li diverzitu ptačích společenstev v měřítku rozsáhlejších krajinných celků nebo celých kontinentů, odhalíme nápadnou pozitivní korelaci mezi hustotou osídlení krajiny člověkem a diverzitou živočichů i rostlin (Evans et al. 2007, Pautasso 2007). Na první pohled by se tedy mohlo zdát, že člověk druhovou bohatost neochuzuje, snad ji dokonce podporuje. Tato interpretace je však do jisté míry zavádějící. Jedním z možných vysvětlení je, že člověk se přednostně usidloval v oblastech s vysokou produktivitou, která jsou zároveň bohatá na ptáky (Sutherland 2003, Evans & Gaston 2005, Gaston 2005, Maffi 2005). V těchto místech pak nutně musí docházet ke konfliktu člověka s přírodou a je spíše otázkou času, kdy se negativní vliv člověka na biodiverzitu projeví. Nepopiratelným faktem ovšem je, že člověk přispívá k diverzifikaci biotopů a heterogenita krajiny umožňuje koexistenci většího množství druhů (Pautasso 2007).

Biologické procesy spojené s pokračující urbanizací krajiny přitahují stále větší pozornost ochranářsky laděných ekologů. Ti se v poslední době orientují především na studium faktorů důležitých pro zachování biologické rozmanitosti přímo v městském prostředí (Marzluff et al. 2001, McKinney 2002). Města se totiž stávají stále důležitějším životním prostorem mnoha ptačích druhů. Vedle toho struktura a rozmanitost ptačích společenstev bezpochyby vypovídá o kvalitě našeho životního prostředí, ve kterém trávíme drtivou většinu času (McKinney 2002, 2006). Hlavním faktorem ovlivňujícím ve městech celkovou abundanci i druhovou diverzitu ptáků je množství a kvalita urbánní zeleně, především parků a městských lesů (Davis & Glick 1978, Fernández-Juricic & Jokimäki 2001, Marzluff et al. 2001). Ty představují jakési biotopové ostrovy, jejichž osídlení je determinováno obecnými pravidly platnými pro fragmentované biotopy. Vedle kvality vegetace se uplatňuje především velikost plochy (Jokimäki J. 1999, Fernández-Juricic 2000, Fernández-Juricic & Jokimäki 2001,

Huste et al. 2007) a její izolovanost, respektive míra propojení ptačích populací v rámci města i širším krajinném kontextu (Fernández-Juricic 2000, Clergeau et al. 2001, Donnelly & Marzluff 2004). Pro městské prostředí je navíc důležitá i intenzita lidských aktivit v rámci zelené plochy a jejího bezprostředního okolí (Fernández-Juricic & Tellería 2000, Fernández-Juricic 2001, Fernández-Juricic et al. 2001, Campbell 2006). Pochopení těchto základních mechanismů je důležité především pro efektivní plánování a management městské zeleně z hlediska udržení a podpory biodiverzity (Gregory & Baillie 1998, Marzluff & Ewing 2001, McKinney 2002, Wolch 2007).

Bioplová struktura městského prostředí, respektive míra její podobnosti s prostředím přírodním není jediným faktorem, který rozhoduje o úspěšnosti ptačího (i kteréhokoliv jiného) druhu v lidských sídlech. Nejúspěšnější jsou ty druhy, které se novým podmínkám dokáží přizpůsobit změnou svých životních (reprodukčních, potravních aj.) strategií (Klausnitzer 1989, Sol et al. 2002, Kark et al. 2007). Bez nadsázky lze tak města považovat za přírodní laboratoř umožňující studium evoluce behaviorálně ekologických a fyziologických adaptací synantropizujících organismů. Výborným modelem, který umožňuje studium divergence městských a „volně žijících“ populací je kos černý (*Turdus merula*). Tento druh expandoval do měst zhruba od první poloviny 19. století a dlouhodobě se přizpůsobuje soužití s člověkem (Luniak et al. 1990). U městských populací lze vysledovat celou řadu změn v reprodukční strategii i dalších charakteristikách biologie druhu (Klausnitzer 1989). Mírnější klima a dostupnost potravy během zimního období umožňuje městským kosům setrvávat na jednom místě po celý rok, zatímco lesní populace jsou většinou tažné (Partecke & Gwinner 2007). Vyšší průměrné zimní teploty, delší světelný den způsobený světelným smogem i dostatek potravy ve městech nastartovávají fyziologické a behaviorální procesy spojené s reprodukcí dříve, než je tak u populací lesních (Partecke 2004, 2005). Časnější vstup do reprodukce může vyústit ve vyšší počet hnízdění za sezónu i větší celoživotní reprodukční úspěch (Gliwicz et al. 1994, Partecke & Gwinner 2007). Původně velmi plachý lesní pták se ovšem musel vyrovnat s mnoha nástrahami těsného soužití s člověkem, mimo jiné daleko častějšími stresovými situacemi vyplývajícími z neustálého kontaktu nejen s lidmi, ale i auty, psy apod. Partecke et al. (2006a) prokázali, že městští kosi produkují při stresové zátěži méně kortikosteronů v porovnání s jedinci žijícími v lese. To ukazuje na dlouhodobé přizpůsobení stresujícím podnětům městského prostředí. Že v případě kosa sledujeme evoluční procesy dokládá to, že výše zmíněné odchylky v „life history“ znacích jsou vedle fenotypické plasticity do jisté míry podmíněny geneticky, tedy vzniklé lokální adaptací městských populací (Partecke et al. 2004, 2006a, b, Partecke & Gwinner 2007).

V „přírodní laboratoři“ lidských sídel lze ale studovat i jiné procesy než je vlastní synantropizace. Jak již bylo zmíněno, relativně vysoká druhová diverzita měst s dostatkem zeleně je dána především výraznou heterogenitou prostředí. Na malé ploše zde nacházíme mozaiku biotopů, jež mají své „přirozené“ ekvivalenty. Těžko bychom v přírodních podmínkách, snad s výjimkou prostředí ovlivňovaného vysokou frekvencí disturbancí, hledali obdobně pestrou mozaiku naprosto kontrastních biotopů. Tato vlastnost lidských sídel mimo jiné přivedla do bezprostředního kontaktu druhy, které v evoluci rozdělilo přizpůsobení rozdílnému prostředí. Otevírá se zde tedy možnost zkoumat ekologické a behaviorální interakce koexistujících organismů, přičemž na rozdíl od podobných situací ve volné přírodě měly zúčastněné druhy jen

velmi krátkou dobu na to, aby se na nový vztah adaptovaly. Tomuto fenoménu bylo v urbánní ekologii dosud věnováno překvapivě málo pozornosti a právě tímto směrem se ubíral náš výzkum.

Vhodný model představuje dvojice příbuzných pěvců v současnosti hojně rozšířených v urbánních biotopech - rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) a rehek zahradní (*P. phoenicurus*). Rehek domácí původně obýval převážně skalnaté, nezalesněné srázy jiho- a středoevropských pohoří (Cramp 1988). Tento poměrně specifický biotop se však díky člověku stal postupně běžným a stále přibývá. Města představují pro tento druh rozlehlé skalní masivy s dostatkem hnízdních příležitostí i potravy. Nástup a rozmach zděné a později také panelové architektury i exponenciální růst rozlohy měst během 19. a 20. století nastartoval rychlé šíření rehka domácího do nových oblastí. Dnes je tento druh díky úspěšnému soužití s člověkem jedním z nejhojnějších evropských ptáků (Cramp 1988, Hagemeyer & Blair 1997). Hnízdním biotopem rehka zahradního byly primárně světlé listnaté i jehličnaté lesy od Mediteránu po severskou lesotundru (Cramp 1988). I jemu člověk přichystal nové možnosti - parky, aleje, zahrady a další městská zeleň ideálně odpovídají jeho biotopovým nárokům a v městském prostředí dosahují jeho populace nejvyšších hnízdních hustot (Cramp 1988, Menzel 1984). Oba druhy rehků mají obdobnou hnízdní i potravní ekologii. Hnízdo staví v otevřenějších stromových dutinách (rehek zahradní) nebo výklencích a polodutinách na lidských stavbách (oba druhy). Potravu, kterou tvoří drobní bezobratlí sbírají převážně na zemi, v menší míře jsou schopni lovit i na stromech, stavbách či ve vzduchu (Cramp 1988, Glutz von Blotzheim & Bauer 1988).

Evoluce vybavila oba druhy účinným nástrojem zamezujícím případné kompetici – výběrem zcela odlišného prostředí. Teprve nedávno vzniklá urbánní mozaika řídkých „lesů“ a „skal“ tak svedla dohromady druhy, které se po dlouhou dobu mohly setkávat jen zcela výjimečně. Jak taková dvojice druhů s podobnou hnízdní a potravní ekologií řeší bezprostřední kontakt ustanovený teprve několik desítek let? Odpověď na tuto otázku jsme se snažili podat v komplexní studii hledající základní mechanismy koexistence. Předpokládali jsme přitom, že v rámci urbánního prostředí budou existovat plochy, kde se oba druhy rehků budou dostávat do bezprostředního kontaktu.

V prvním kroku jsme proto zkoumali prostorové uspořádání teritorií a jejich biotopové složení (Kapitola I.). Testovali jsme tři možné hypotézy vysvětlující distribuci obou druhů v městském prostředí. První uvažuje výrazný překryv teritorií v místech, která vyhovují biotopovým nárokům obou druhů. V takovém případě předpokládáme rozdělení zdrojů v rámci společně využívaného prostředí (Alatalo et al. 1985, Hill & Lein 1989, Martin & Thibault 1996). Souběžně jsme proto zkoumali mezidruhové rozdíly potravních nik. Další dvě hypotézy předpokládají minimální překryvy teritorií obou druhů. Tento stav může být výsledkem absolutní biotopové separace, podobně jako je tomu v „přirozených“ podmínkách (Cody 1985). Za určitých okolností ale může být výlučnost teritorií s obdobným biotopovým složením projevem mezidruhové teritoriality (Simmons 1951, Orians & Wilson 1964). Naše výsledky potvrdily biotopovou separaci druhů i v rámci mozaikovitého uspořádání městského prostředí. V místech, kde dochází k jejich bezprostřednímu kontaktu jsme ovšem pozorovali časté teritoriální střety, které mohou k této mezidruhové separaci přispívat.

Hlavním limitujícím zdrojem, o který ptáci kompetují je vedle hnízdních příležitostí nejčastěji potrava (Newton 1998). Dlouhodobá koexistence většinou formuje divergenci potravních nik ústící v odlišné využívání prostředí či preferenci určitých velikostních a taxonomických skupin kořisti (Lack 1971). Zde se nabízí otázka, zda druhy vyvíjející se po dlouhou dobu nezávisle mohou v lokální sympatrii vytvořit mechanismy umožňující efektivní rozdělení potravních zdrojů. U rehků jsme uvažovali využívání odlišných loveckých technik, specifických mikrobiotopů či specializaci na určité velikostní a/nebo taxonomické skupiny bezobratlých. Zjistili jsme, že oba druhy využívají stejné lovecké techniky i mikrobiotopy, odhalili jsme však druhově specifické rozdíly v jejich relativním využívání. Potravu mláďat tvořili u obou druhů bezobratlí srovnatelných velikostí, ovšem taxonomické složení kořisti se do značné míry lišilo (Kapitola I).

Samotné složení potravy ovšem nevypovídá o skutečných druhově specifických preferencích. To umožní pouze zohlednění nabídky kořisti ve využívaném prostředí (Jaksic & Braker 1983, Recher 1990). Její detailní kvantitativní stanovení je však velmi obtížné, v podmínkách města pak prakticky nereálné. Je ovšem možné vyjít z předpokladu, že v heterogenním prostředí města se bude složení bezobratlých do značné míry odvíjet od charakteru konkrétního prostředí. V Kapitole II. jsme se snažili odpovědět na otázku, zda za zjištěnými rozdíly v taxonomickém složení potravy přinášené mláďatům stojí opravdu druhově specifické preference nebo nabídka bezobratlých podchycená popisem biotopové skladby teritorií a zohledněním načasování hnízdění jednotlivých párů.

V situacích, kdy se ekologické niky příbuzných druhů do značné míry překrývají lze předpokládat vznik mezidruhovú agresivity. Ta může za určitých okolností vyústit v mezidruhovú teritorialitu (Simmons 1951, Orians & Wilson 1964, Cody 1969). Spontánní mezidruhovú agresivita se sleduje poměrně obtížně neboť závisí na mnoha faktorech, např. konstituci a přehlednosti terénu nebo koncentraci střetů do krátkého předhnízdniho období s následným posunem hranic teritorií. Do Kapitoly I jsme proto zahrnuli i experimentální testování mezidruhovú agresivity. Oba přístupy odhalily existenci mezidruhovú teritoriálních projevů s dominancí rehka domácího v těchto přirozených i simulovaných situacích. Význam tohoto chování pro lokální koexistenci diskutujeme v kontextu biotopových preferencí i překryvu potravních nik obou druhů.

Výsledky týkající se významu mezidruhovú agresivity v Kapitole I však nebyly jednoznačné. V dalším kroku jsme se proto zaměřili na testování dvou hypotéz vysvětlujících vznik (a význam) mezidruhovú teritoriality (Kapitola III.). První vychází z předpokladu, že mezidruhovú agresivita je pouze důsledkem mylného rozpoznávání mezidruhovú soka, kterého daný druh považuje za příslušníka vlastního druhu (Murray 1981). Agresivita vůči jinému druhu je v tomto případě interpretována jako neadaptivní nebo dokonce maladaptivní, tedy že energeticky náročná agrese je orientována vůči sokovi, který představuje pro útočníka spíše minimální kompetiční riziko. Proti této hypotéze stojí představa uvažující adaptivní význam mezidruhovú agresivity (Catchpole 1978). Její platnost podporuje vícekrát prokázaná situace, kdy byla mezidruhovú agresivita mnohem frekventovanější na lokalitách, kde se oba druhy vyskytovaly společně. V Catchpoleově (1978) verzi tato hypotéza předpokládá, že se při vzniku agresivity uplatňuje učení a to v situacích, kdy dochází k opakovanému setkávání s příbuzným druhem v kompetičních situacích. V našem případě jsme testovali vazbu mezidruhovú agresivity rehka domácího v návaznosti na bezprostřední kontakt s rehkem zahradním. Porovnávali jsme agresivitu ve městě

s dostatkem zeleně s lokalitou, kde jsou oba druhy prostorově separovány (Kapitola III.). Mezdruhovou agresivní odpověď v playbackových experimentech jsme pozorovali mnohem častěji v místě společného výskytu obou druhů.

Věkově specifický dichromatismus samců rehka domácího nám navíc umožnil testovat předpoklad, že ptáci se učí rozpoznávat potenciální kompetitory již v prvním roce života bezprostředně po vylétnutí z hnízda (Matyjasiak 2005). Využili jsme skutečnosti, že rehkové zahradní se vrací ze svých vzdálenějších zimovišť téměř o měsíc později než rehek domácí. Testovali jsme agresivní reakce jednorokých samců ještě před tím, než měli možnost se poprvé setkat s rehky zahradními v teritoriálním kontextu (Kapitola III.). Tímto způsobem jsme testovali i dlouhodobou paměť získané averze (Matyjasiak 2005). Zjistili jsme, že samci reagují na mezdruhového soka ještě před jeho příletem ze zimovišť a takto reagují i jednorokí ptáci.

Zkušenosti, které pták získá z konkrétního uspořádání ekologických interakcí v jedné hnízdní sezóně, mohou být efektivně využity pouze za předpokladu, že jedinci opakovaně využívají k hnízdění stejné prostředí (Greenwood & Harvey 1982). Omezená hnízdní disperze je charakteristická pro druhy s izolovanými populacemi žijícími v ostrůvkovitě uspořádaných biotopech (Travis & Dytham 1999, Hansson *et al.* 2002). Města této představě odpovídají. U rehka domácího zimujícího v Mediteránní oblasti byla extrémně vysoká hnízdní fidelita prokázána (Wegglar 2000). Zajímalo nás, zda je podobná strategie uplatňována i v případě rehka zahradního, tedy druhu zimujícího až v subsaharské Africe (Kapitola IV.). Téměř polovina samců a zhruba třetina samic se vracela v následujícím roce do studované lokality. Pokud vezmeme v úvahu meziroční mortalitu, která je u dospělců rehka zahradního zhruba 60 % (Ruiter 1941), pak je zřejmé, že věrnost hnízdišti je u tohoto druhu velmi vysoká.

Věrnost hnízdišti přináší jedincům výhody vyplývající ze znalosti prostředí z minulé hnízdní sezóny (Pärt 1995). Obsazené teritorium však nemusí být optimální. V následujících sezónách proto může docházet k optimalizaci ve výběru hnízdního teritoria přesídlením na kvalitnější místo. Přirozená heterogenita městského prostředí nám umožnila analyzovat možné příčiny mezisezónních přesunů v rámci studované plochy. Testovali jsme vliv reprodukčního úspěchu a biotopových charakteristik na pravděpodobnost opuštění teritoria a jeho přesunu. Zhruba polovina všech samců a samic meziročně změnila svoje teritorium v rámci studované lokality. Samci se přitom přesouvali nejčastěji do sousedních teritorií, samice osidlovaly i vzdálenější biotopy. Zdá se, že tak činili nezávisle na reprodukčním úspěchu v minulé hnízdní sezóně. Obě pohlaví se však přesouvala do teritorií s vyšší pokryvností stromů. Za hlavní důvod posunu teritoria tedy považujeme optimalizaci ve výběru hnízdního prostředí.

Literatura

- Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. & Ulfstrand S. 1985. Habitat shift of the Willow Tit *Parus montanus* in the absence of the Marsh Tit *Parus palustris*. *Ornis Scandinavica* 16: 121–128.
- Campbell M. O. 2006. Urban parks as shared spaces? The utility of alert distances as indicators of avian tolerance of humans in Stirling, Scotland. *Area* 38: 301–311.
- Catchpole C. K. 1978: Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour* 26: 1072–1087.
- 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.

- Cody M. L. 1969. Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor* 71: 222–239.
- Cody M. L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, London.
- Cramp S. (ed.) 1988. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. V. Oxford University Press, Oxford.
- Davis A. M. & Glick T. F. 1978. Urban ecosystems and island biogeography. *Environmental Conservation* 5: 299–304.
- EEA 2005. *The European environment. State and Outlook 2005*. European Environment Agency, Copenhagen.
- Evans K. L., Greenwood J. J. D. & Gaston K. J. 2007. The positive correlation between avian species richness and human population density in Britain is not attributable to sampling bias. *Global Ecology and Biogeography* 16: 300–304.
- Evans K. L. & Gaston K. J. 2005. People, energy and avian species richness. *Global Ecology and Biogeography* 14: 187–196.
- Fernández-Juricic E. 2000. Bird community composition patterns in urban parks of Madrid: the role of age, size, and isolation. *Ecological Research* 15: 373–383.
- Fernández-Juricic E. 2001. Avian spatial segregation at edges and interiors of urban parks in Madrid, Spain. *Biodiversity and Conservation* 10: 1303–1316.
- Fernández-Juricic E. & Tellería J. L. 2000. Effects of human disturbance on Blackbird *Turdus merula* spatial and temporal feeding patterns in urban parks of Madrid, Spain. *Bird Study* 47: 13–21.
- Fernández-Juricic E. & Jokimäki J. 2001. A habitat island approach to conserving birds in urban landscapes: case studies from southern and northern Europe. *Biodiversity and Conservation* 10: 2023–2043.
- Fernández-Juricic E., Dolores M. & Lucas E. 2001. Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance implications for park design. *Environmental Conservation* 28: 263–269.
- Gaston K. J. 2005. Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography* 29: 239–247.
- Gliwicz J., Goszczynski J. & Luniak M. 1994. Characteristic features of animal populations under synurbanization—the case of the blackbird and of the striped field mouse. *Memorabilia Zoologica* 49: 237–244.
- Glutz von Blotzheim U. N. & Bauer K. M. (eds) 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 11/1. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Gregory R. D. & Baillie S. R. 1998. Large-scale habitat use of some declining British birds. *Journal of Applied Ecology* 35: 785–799.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1–21.
- Hagemeyer W. J. M. & Blair M. J. 1997. *EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their Distribution and Abundance*. T. & D. Poyser, London.
- Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. & Nielsen B. 2002. Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the great reed warbler. *Oecologia* 130: 536–542.
- Hill B. G. & Lein M. R. 1989. Territory overlap and habitat use of sympatric chickadees. *Auk* 106: 259–268.
- Huste A. & Boulinier T. 2007. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecological Applications* 17: 168–180.
- Jaksic F. M. & Braker H. M. 1983. Food-niche relationships and guilds structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism. *Canadian Journal of Zoology* 61: 2230–2241.
- Jokimäki J. 1999. Occurrence of breeding bird species in urban parks: effects of park structure and broadscale variables. *Urban Ecosystems* 3: 21–34.
- Kelcey J. G. & Rheinwald G. (eds) 2005. *Birds in European Cities*. Ginster Verlag, St. Katharinen.
- 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.
- Klausnitzer B. 1989. *Verstädterung von Tieren*. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
- Lack D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Luniak M., Mulsow R. & Walasz K. 1990. Urbanization of the European Blackbird—expansion and adaptations of urban population. In: Luniak M (ed) *Urban ecological studies in Central and Eastern Europe; international symposium Warsaw, Poland*. Polish Academy of Sciences, Warsaw, pp. 187–198.

- McKinney M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52: 883–890.
- McKinney M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260.
- Maffi L. 2005. Linguistic, cultural, and biological diversity. *Annual Review of Anthropology* 34: 599–617.
- Martin J. L. & Thibault J. C. 1996. Coexistence in Mediterranean warblers: ecological differences or interspecific territoriality. *Journal of Biogeography* 23: 169–178.
- Marzluff J. M. & Ewing K. 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology* 9: 280–292.
- Marzluff J. M., Bowman R. & Donnelly R. 2001. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Matyjasiak P. 2005. Birds associate species-specific acoustic and visual cues: recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology* 16: 467–471.
- Menzel H. 1984. *Der Gartenrotschwanz*. Die neue Brehm Bücherei. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Murray B. G. Jr. 1981. The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biological Reviews* 56: 1–22.
- Newton I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Orians G. H. & Wilson M. F. 1964. Interspecific territories in birds. *Ecology* 45: 736–743.
- Otterstrom S. M. 2003. Population concentration in United States city-systems from 1790 to 2000: historical trends and current phases. *Tijdschrift voor Economische en Sociale Geografie* 94: 477–495.
- 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 of London Series 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., Schwabl I. & Gwinner E. 2006a. Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology* 87: 1945–1952.
- Partecke J., Gwinner E. & Bensch S. 2006b. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology* 147: 549–552.
- Partecke J. & Gwinner E. 2007. Increased sedentariness in European blackbirds following urbanization: A consequence of local adaptation? *Ecology* 88: 882–890.
- Pärt T. 1995. The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour* 49: 1029–1038.
- Pautasso M. 2007. Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecological Letters* 10: 16–24.
- Recher H. F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13: 333–336.
- Ruiter C. J. S. 1941. Waarenmingen omtrent de levenswijze van de Gekraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). *Ardea* 30: 175–214.
- Simmons K. E. L. 1951. Interspecific territorialism. *Ibis* 93: 407–413.
- Sol D., Timmermans S. & Lefebvre L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour* 63: 495–502.
- Sutherland W. J. 2003. Parallel extinction risk and global distribution of languages and species. *Nature* 423: 276–279.
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. 2006. *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001–2003*. Aventinum, Praha.
- Travis J. M. J. & Dytham C. 1998. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266: 723–728.
- United Nations 2005. *World urbanization prospects: The 2005 revision population database*. United Nations, New York (<http://esa.un.org/unup>).
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Melillo J. M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499.
- Wegglar M. 2000. Reproductive consequences of autumnal singing in black redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *Auk* 117: 65–73.
- Wolch J. 2007. Green urban worlds. *Annals of the Association of American Geographers* 97: 373–384.