

Jak urbanizace ovlivňuje rozptylové chování kosa černého (*Turdus merula*)?

*How does urbanization affect dispersal in Eurasian Blackbirds (*Turdus merula*)?*

Peter Samaš, Josef Heryán & Tomáš Grim

Katedra zoologie a Ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého, 17. listopadu 50, 771 46 Olomouc; e-mail: psamas@seznam.cz

Samaš P., Heryán J. & Grim T. 2013: Jak urbanizace ovlivňuje rozptylové chování kosa černého (*Turdus merula*)? *Sylvia* 49: 21–38.

Věrnost místu vylíhnutí (filopatrie) či vyhníždění (fidelita) je významným aspektem ptačího chování, který má zásadní vliv na evoluci adaptací k místním podmínkám. Jedním z intenzivně zkoumaných témat je přizpůsobení ptáků městskému prostředí, které zabírá stále větší část zemského povrchu. Modelovým druhem pro výzkum ptáků v evropském městském prostředí se v poslední době stal kos černý (*Turdus merula*). O rozptylovém chování městských kosů však máme kusé informace jak v ČR, tak jinde v Evropě. Proto jsme v městském prostředí (Olomouc) individuálně označili 480 kosů (242 juv., 238 ad.). Obě pohlaví i věkové třídy vykazovaly vysokou stálost, přičemž mláďata se rozptylovala významně více než dospělci (průměrný rozptyl ~500, resp. ~100 m). Mladí samci a samice vykazovali podobný rozptyl, stejně tak ani dospělci se nelišili v rozptylových vzdálenostech mezi pohlavími. Sousední mimoměstské populace ($n = 72$ okroužkovaných jedinců) se od námi sledované městské výrazně lišily: mimoměstští ptáci na zimu sledované lokality opouštěli (což naznačuje, že jsou tažní), měli delší rozptylové vzdálenosti (průměrně pětinasobně) a vykazovali odlišné chování. Pro další práci kroužkovatelů doporučujeme zaznamenávat a analyzovat rozptylová a migrační data s co největší přesností, tj. nezaokrouhlovat je, neslučovat do umělých kategorií, ale uvádět odhady rozptylových vzdáleností na základě přesných souřadnic místa odchyty a zpětného odchyty, pozorování či nálezu.

*Natal and breeding philopatry are important aspects of avian behaviour that affect the evolution of local adaptations. Adaptations to the urban environment that increasingly dominates global ecosystems is currently a hot topic in ecological research, with the Blackbird (*Turdus merula*) becoming an emerging model species for the study of avian urbanization. Information on its dispersal in urban environments is, however, limited both in the Czech Republic and elsewhere in Europe. Therefore, we ringed 480 (242 juv., 238 ad.) urban Blackbirds in the city of Olomouc. Both sexes and age classes showed overall an extreme sedentariness, with young individuals showing significantly longer dispersal distances than adults (average dispersal ~500 and ~100 m, respectively). Young males and females showed similar dispersal. This held also for adult males and females. Nearby rural populations ($n = 72$ ringed birds) differed from the urban one: rural individuals disappeared during winter (suggesting they are migratory), had longer dispersal distances (approx. fivefold) and behaved differently. For future work we recommend recording and analyzing dispersal and migration data with more precision, i.e., avoiding both rounding dispersal values and pooling them into artificial categories, and instead estimating dispersal distances based on exact coordinates of ringing and re-capture, observation, or collection sites.*

Keywords: adult dispersal, natal dispersal, urbanization

ÚVOD

Ptačí migrace fascinuje člověka odne-paměti a je zároveň jedním z nejstudovanějších jevů ptačí biologie (Newton 2008). Zatímco tomuto tématu bylo věnováno několik tisíc prací a desítek knih, nemigrujícím populacím a druhům se tolik pozornosti nedostalo. Jedinci z takových stálých či nemigrujících populací zůstávají na stejné lokalitě víceméně po celý rok a také mezi léty. Studium stálosti (*sedentarity*) a filopatrie (*philopatry*) je z hlediska ekologie a evoluce živočichů zásadní, neboť populace, které jsou dostatečně věrné místu narození či vylíhnutí, případně předešlého rozmnožování, jsou schopny se místním podmínkám přizpůsobovat podstatně rychleji; pokud naopak dochází k rozptylu (*dispersal*) na větší vzdálenosti, „ředí“ takto vznikající genový tok místní adaptace a může úplně zabránit jejich vzniku (Futuyma 1998). Přizpůsobování se místním podmínkám může být obzvláště dynamické v rychle se měnícím prostředí. Nejextrémnější změny v prostředí se dnes dějí působením člověka – nejrychleji rostoucím typem využívání půdy je dnes celosvětově právě urbanizace (Grimm et al. 2008, Pautasso et al. 2011). Není divu, že vliv urbanizace na ekologii, fyziologii a chování živočichů, se stává jedním z hlavních předmětů zájmu vědců, přičemž ptáci jsou zkoumány jako ideální modelový systém (Møller 2008, Evans et al. 2009a,b,c, Chamberlain et al. 2009, Møller 2009, Møller et al. 2010, Evans et al. 2011, Møller et al. 2012, 2013).

Kos černý (*Turdus merula*) se v poslední době stal významným modelovým druhem pro studium stálosti, filopatrie a urbanizace (Evans et al. 2010, 2012). Pravidelná pozorování kosů v některých městech se objevují již ve 20. letech 19. století, i když první kosi se do měst začali nepravidelně zatoulávat ještě o ně-

kolik desítek let dříve (Heyder 1955). Ačkoli kos zůstal až do 19. století plachým lesním ptákem (Luniak et al. 1990), postupně se stal jedním z nejběžnějších a nejnápadnějších druhů opeřené městské fauny v Evropě (Evans et al. 2010) včetně České republiky (např. Fuchs et al. 2002) a místně i na jiných kontinentech, kam byl introdukován (Blackburn et al. 2009, Samaš et al. 2013).

Obecně existují dva modely osídlování nových městských oblastí. Model skokové kolonizace (*leap-frog urbanization model*) předpokládá, že kosi již adaptovaní na městské prostředí se šířili „skokově“ z jednoho města do dalšího (Luniak et al. 1990). Alternativou je model nezávislé kolonizace (*independent colonization model*), podle něhož kos kolonizoval města opakovaně z blízkých lesů (Evans et al. 2010). Přestože časoprostorová struktura kolonizace městských oblastí kosem zdánlivě podporovala model skokového šíření mezi městy (Luniak et al. 1990), genetická data nakonec mnohem silněji podpořila model nezávislé kolonizace z přilehlých mimoměstských oblastí (Evans et al. 2009a, 2010).

Několik desítek generací kosů žijících ve městech se dokázalo odlišnému městskému prostředí pozoruhodně dobře přizpůsobit. Městští kosi se od mimoměstských odlišují morfologicky (Evans et al. 2009b), fyziologicky (Partecke et al. 2005), antipredačním chováním (Møller 2008), migračním chováním (Partecke & Gwinner 2007, Evans et al. 2012), populační hustotou (Møller et al. 2012) i věkovou strukturou (Evans et al. 2009c). Odlišné načasování reprodukce u městských kosů je i částečně geneticky podmíněno (Partecke et al. 2004, viz také Mueller et al. 2013).

Městské prostředí poskytuje mnohým organismům v řadě ohledů lepší podmínky, ať se jedná o potravní nabídku v zimě, příznivější mikroklima nebo

další faktory (Møller 2009). Snad proto řada ptáků, kosa nevyjímaje, zůstává ve městě i mimo hnízdní období, tedy po celý rok (Šťastný & Hudec 2011). První publikované údaje, že kos hnízdící ve městě zůstává na stejném místě i v zimě, jsou z Velké Británie (Snow 1958). To se podařilo ukázat díky opětovným odchytům, nálezům mrtvých okroužkovaných jedinců nebo pozorováním jedinců označených unikátní barevnou kombinací kroužků. Zimování v místě hnízdění také může zvyšovat přežívání, které se během roku mění a souvisí s potravní nabídkou (Robinson et al. 2010).

Studium migrace, rozptylu a filopatrie kosa černého má zásadní význam pro naše pochopení evoluce adaptací k životu v městském prostředí (viz např. Evans et al. 2010). Poznání rozptylu kosa černého může mít navíc i praktický význam – kos černý je významným rezervoárem původců chorob závažných i pro člověka, např. *Borrelia garinii* (Taragel'ová et al. 2008). Přesto data o stálosti a filopatrii kosů z našeho území postrádáme (Klvaňa 2008, s. 394). To brání i testům některých zajímavých hypotéz. Například Snow (1958) naznačuje, že teritorialita kontinentálních kosů, na rozdíl od ostrovních v Británii, je nižší, a proto i stálost kontinentálních kosů by měla být menší. Na tuto otázku zatím neznáme odpověď. Dále nemáme téměř žádné spolehlivé záznamy o pohybu mladých kosů. Například Klvaňa (2008, s. 396) uvádí, že „kroužkovací data pro kosa černého mají několik slabín. Pozornost by měla být zaměřena především na kroužkování mláďat ... Velký důraz by měl být kladen na opakované odchty na stejných místech a přesné určování věku a pohlaví, zejména pro získání údajů o rozptylu mladých jedinců po vyvedení a v následujícím hnízdním období. Systematické kroužkování by mohlo pomoci zodpovědět otázky o zimující po-

pulaci, o jejím věkovém složení a rozdílech mezi pohlavími. Zajímavé výsledky by také jistě přineslo kroužkování v rozdílných prostředích (větší města vs. venkov). Především o případných změnách migračních zvyklostí městské populace totiž stále mnoho nevíme.“ Nedostatek kroužkovacích dat z městských populací uvádějí i zahraniční autoři (Evans et al. 2012). Důvodem je také to, že předšlé práce nerozlišovaly městský vs. mimoměstský původ sledovaných jedinců (Paradis et al. 1998, Klvaňa 2008). Zatím asi nejdůkladnější práce na stálost městských vs. mimoměstských kosů (Evans et al. 2012) je založena na nepřímých odhadech rozptylového chování (stabilní izotopy) a její závěry je tedy třeba ověřit na přímých, tj. kroužkovacích, datech (viz také Evans et al. 2012).

V naší studii jsme se pokusili zjistit rozptylové vzdálenosti kosa černého a vyhodnotit, zda se rozptyl liší s ohledem na věk a pohlaví jedinců. Dále jsme zjišťovali rozdíly v rozptylu pro různá roční období. Popisná data ovšem sama o sobě mají omezený význam, pokud je nesrovnáme s vhodnou kontrolní skupinou. Pokud bychom např. zjistili, že námi sledovaní olomoučtí kosi mají krátké rozptylové vzdálenosti, bylo by chybou vyvodit, že jde o typický znak spojený s urbanizací tohoto druhu. Krátké rozptylové vzdálenosti by totiž mohly být vlastní populacím ze širšího geografického okolí (tj. i ze sousedních mimoměstských oblastí) a pak by o synantropizaci nevyovídaly nic podstatného. Proto jsme pro srovnání naší sledované městské populace odchytili a označili kosa také v několika nedalekých mimoměstských populacích (viz také Evans et al. 2012).

Predikovali jsme delší rozptylové vzdálenosti u mláďat než dospělců, tedy nižší filopatrii než fidelitu (Klvaňa 2008, Evans et al. 2012). U samic jsme předpo-

kládali větší rozptylové vzdálenosti než u samců (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1976, Newton 2008). V literatuře jsme nenašli práce, které by analyzovaly rozptyl detailně dle roční doby (viz kategorie aHH, aHZ, aZZ, aZH, aH, aZ níže v Metodice). Nejmenší rozptyl jsme předpokládali uvnitř ročních období, jak hnízdního (aH), tak zimního (aZ). Rozptyl v hnízdním období (aH) může být výsledkem predace předešlých hnízdních pokusů (jak je doloženo u jiných druhů: Bensch & Hasselquist 1991, Stracey & Robinson 2012) a rozpadu párů (Streif & Rasa 2001), což by mělo vést ke kratšímu rozptylu než např. změny mezi hnízdními sezónami (které obsahují nejen proměnlivost způsobenou hnízdní predací a „rozvodovostí“, ale i další zdroje variability, např. individuální věk, změny počasí, změny biotopů atd.). Rozptyl aZ jsme očekávali podobně nízký vzhledem k vázanosti kosů

na zdroje potravy, včetně pravidelného příkrmování obyvatelstvem.

MATERIÁL A METODIKA

Výzkum probíhal ve městě Olomouc (cca 100 000 obyvatel) a jeho okolí (tab. 1) v šesti po sobě následujících letech (2008–2013). Většina odchytů a kroužkování městských kosů (87 % ze všech 480 kroužkovaných jedinců), kteří byli primárním předmětem našeho zájmu, proběhla na sídlišťích Povel, Neředín a Nová ulice, zbytek ve Smetanových a Čechových sadech. Dále jsme provedli odchty mimoměstských kosů na několika lokalitách poblíž Olomouce (tab. 1). Tyto mimoměstské populace se vyskytovaly v lesích a remízích na celkem osmi místech vzdálených cca 3–30 km od sledované městské populace. Odchytové úsilí v městském prostředí bylo 390 hodin a v mimoměstském 170 hodin.

Tab. 1. Přehled lokalit, na kterých jsme kroužkovali dospělce a mláďata kosa černého a kde jsme kontrolovali výskyt kroužkovaných jedinců. „Vzdálenost“ udává u mimoměstských populací jejich vzdálenost od středu hlavní sledované městské populace, která se nacházela v západní části města Olomouce (viz Materiál a metodika). Na lokalitě Moravičany se nám nepodařilo odchytit žádného kosa.

Table 1. Overview of localities where we ringed and monitored adult and juvenile Blackbirds. “Distance” is the distance between particular rural populations and the centre of the main urban population in western part of the Olomouc city. We failed to mist-net any blackbirds in Moravičany.

lokalita <i>locality</i>	zeměpisná šířka <i>latitude</i>	zeměpisná délka <i>longitude</i>	nadmořská výška <i>altitude</i>	vzdálenost <i>distance</i>	počet okr. jedinců <i>no. ringed individuals</i>		
	(N)	(E)	(m)	(km)	M	F	juv
Olomouc	49°34'57,866"	17°14'20,971"	230	-	104	134	242
Holice	49°34'11,527"	17°16'38,477"	206	3,1	5	5	4
Nový Dvůr	49°33'46,862"	17°16'35,362"	209	3,5	-	-	1
Bystřice (říčka)	49°35'53,443"	17°17'19,496"	218	4,0	11	11	12
Černovír	49°37'28,398"	17°16'43,267"	212	5,5	4	1	-
Grygov	49°31'29,453"	17°18'23,999"	212	8,1	1	2	7
Velká Bystřice	49°35'34,200"	17°22'52,734"	283	10,0	-	-	1
Hlubočky	49°39'32,184"	17°24'34,345"	307	14,9	4	2	1
Moravičany	49°44'50,029"	16°57'15,408"	251	27,5	-	-	-

Mláďata jsme kroužkovali v hnízdě ve stáří 6–10 dní v letech 2008–2011. Dospělé jedince jsme chytali do nárazových sítí v hnízdních sezónách 2009–2012 od dubna do července a v zimních obdobích 2010–2013 od listopadu do února. Chycené dospělé jsme okroužkovali kovovým kroužkem kroužkovací stanice Národního muzea v Praze typu K a unikátní kombinací barevných plastových kroužků (Ecotone). Stáří jsme určovali podle tvaru a stupně opotřebenosti rýdovacích per a míry přepření křídelních krovek jako ptáky tohoroční (1K), jednoleté (tj. vylíhly v předšlém kalendářním roce, 2K) a víceleté (+2K; Svensson 1992).

Okroužkované jedince jsme dohledávali během systematických i příležitostných kontrol v intravilánu města Olomouce a jeho okolí od léta 2008 do března 2013. Oblast, kde jsme kontrolovali možnou přítomnost označených kosů, lze vymezit následujícími lokalitami (v závorce vzdálenost dané lokality od středního místa kroužkování v Olomouci): věznice se zvýšenou ostrahou Mírov (37 km) na severu, Hlubočky (15 km) na východě, Tovačov (18 km) na jihu a Čechy pod Kosířem (15 km) na západě. Kontroly s přispěním dalších spolupracovníků a občanů (viz Poděkování) probíhalo v průběhu celého roku ve zmíněných lokalitách. Délka jednotlivých kontrol byla 1–12 hodin (průměr = 4 hodiny) v náhodně vybranou denní dobu. Naše systematické odečítací úsilí ve městě bylo celkem 342 a mimo město 74 hodin; odečítací úsilí dalších spolupracovníků a občanů nelze kvantifikovat (totéž platí pro naše nesystematicky získané záznamy kroužkovanců při běžných nevýzkumných pochůzkách ve městě i mimo něj).

Identitu jedinců jsme určovali odečítáním barevné kombinace kroužků pomocí dalekohledu (Meopta 10×50).

Nutno podotknout, že jsme pozorovali i případy ztráty barevného kroužku, které však byly vzácné (celkem dva případy z 35 opakovaných odchytů). V pěti případech jsme zaznamenali navlečení jednoho barevného kroužku přes druhý; takové případy však neovlivnily naše výsledky, poněvadž navlečení kroužku lze zjistit pozorováním i bez odchytu daného jedince do sítě. Kromě toho jsme do analýz zahrnuli dva jedince snadno odlišitelné díky bílým perům na ocase, resp. na hlavě. Vzhledem k tomu, že šlo o dva jedince z celkem několika set pozorovaných kosů, je extrémně nepravděpodobné, že by zde došlo k záměně s jinými, ale stejně aberantně zbarvenými jedinci.

Pro samice i samce zvláště jsme odlišili rozptyl mláďat (*natal dispersal*) a dospělců (*adult dispersal*; Newton 2008). Roční období jsme kategorizovali na hnízdní (březen–srpen) a mimohnízdní (říjen–únor) období, tj. období pobytu jedinců na zimovišti (Šťastný & Hudec 2011; březen zahrnujeme do hnízdního období, poněvadž kosi v námi studované populaci tou dobou už běžně hnízdí, Samaš et al. 2013). Údaje o rozptylu na zimoviště jsme zaznamenávali až začátkem října. U mláďat jsme rozlišovali rozptyl z hnízdiště (tj. místo vylíhnutí) na první zimoviště (nHZ) a z místa vylíhnutí na první hnízdiště (nHH). U dospělců jsme rozlišovali rozptyl z hnízdiště na hnízdiště v některé z dalších hnízdních sezón (aHH), z hnízdiště na zimoviště (aHZ), ze zimoviště na zimoviště v některém z dalších let (aZZ) a ze zimoviště na hnízdiště (aZH). Nakonec jsme sledovali rozptyl dospělců uvnitř jednoho hnízdního (aH) nebo mimohnízdního období (aZ). U zimující populace jsme dále sledovali poměr pohlaví a její věkové složení.

Vzdálenosti mezi původním místem odchytu či hnízdění a následným místem

pozorování či hnízdění jsme odečítali pomocí nástroje „Plánování a měření trasy“ (s přesností na metry) v mapách dostupných veřejně na adrese www.mapy.cz. V případech, kdy byla následná hnízda téže samice blízko od sebe (řádově decimetry či metry), odečítali jsme vzdálenosti přímo v terénu. Pro samici, která opakovaně vyhnízдила ve stejném hnízdě, byla rozptylová vzdálenost aH hodnocena jako 0 m.

U některých jedinců jsme získali opakovaná pozorování v jejich různých věkových kategoriích a v různé roční době. Pro výpočet rozptylu mladých jedinců jsme použili jako výchozí vztahový bod místo hnízda, tj. místo vylíhnutí. Ve všech analýzách a prezentovaných výsledcích jsme však zahrnuli i data od pěti mláďat chycených a kroužkovaných až několik dní po vylétnutí z hnízda (tj. až ve stáří několika týdnů po vylíhnutí). Výsledky analýz s nebo bez těchto pěti jedinců se nelišily. Pro výpočet rozptylu starých jedinců jsme jako výchozí bod zvolili místo prvního odchyty, hnízdění nebo pozorování (u jedinců kroužkovaných už jako vyvedená mláďata) v rámci dané kategorie rozptylu (např. zimoviště vs. hnízdní sezóna). Konkrétní jedinec tedy může vystupovat v analýzách opakovaně v různých kategoriích věku a typu rozptylu (opakované údaje od téhož jedince jsme ošetřili statisticky, viz níže).

K výpočtům jsme použili marginální modely (GEE; Pekár & Brabec 2012), přepočítání pomocí zobecněných lineárních smíšených modelů ukázalo kvalitativně stejné výsledky. Korelační strukturou v modelech byla autoregresní struktura 1. řádu, vhodná pro opakovaná měření na stejném subjektu v čase (Pekár & Brabec 2012). Protože jsme některé jedince pozorovali opakovaně (2–12×), byl „jedinec“ v marginálních modelech skupinovou

proměnnou definující jednotlivé subjekty. Vysvětlovanou proměnnou byla vždy pozorovaná „vzdálenost“ jedinců od místa kroužkování (v metrech). Tuto kontinuální proměnnou nebylo možné transformovat tak, aby splňovala podmínky normálního rozložení. Asymetrické rozložení vysvětlované proměnné jsme proto modelovali pomocí poissonovského rozložení (Zuur et al. 2010). Alternativní použití negativně binomického, lognormálního či gama rozdělení vedlo k velmi podobným hodnotám odhadů výsledných parametrů modelu. Vysvětlující proměnné v hlavním modelu, testujícím proměnlivost v rozptylových vzdálenostech městských kosů, byly „počet dní“ uplynulých mezi kroužkováním a pozorováním (kontinuální, ve dnech), „pohlaví“ (kategorická) a „typ rozptylu“ (kategorická, viz výše). Model hnízdní fidelity obsahoval jednu vysvětlující binární kategorickou proměnnou, „sezóna“ (uvnitř nebo mezi hnízdními sezónami). Model srovnávající rozptyl mimoměstské a městské populace zahrnoval vysvětlující proměnné „populaci“ (mimoměstská, městská) a „počet dní“.

Vzhledem k tomu, že jsme z daného hnízda pozorovali maximálně jedno mláďe, nebylo třeba kontrolovat statisticky pro tuto potenciální proměnnou (identita hnízda). Modely jsme zkontrolovali na linearitu efektu, normalitu Pearsonových residuálů a homogenitu variance (Grafen & Hails 2002, Pekár & Brabec 2012). Pro srovnání rozptylu mladých ptáků mezi pohlavími jsme použili Welchův t-test, který je lepší variantou tradičního t-testu i Mann-Whitneyho U-testu (Ruxton 2006).

Analýzy jsme prováděli ve statistickém softwaru R 2.15.2 (R Development Core Team 2013). Průměry uvádíme s jejich střední chybou (tj. průměr ± SE).

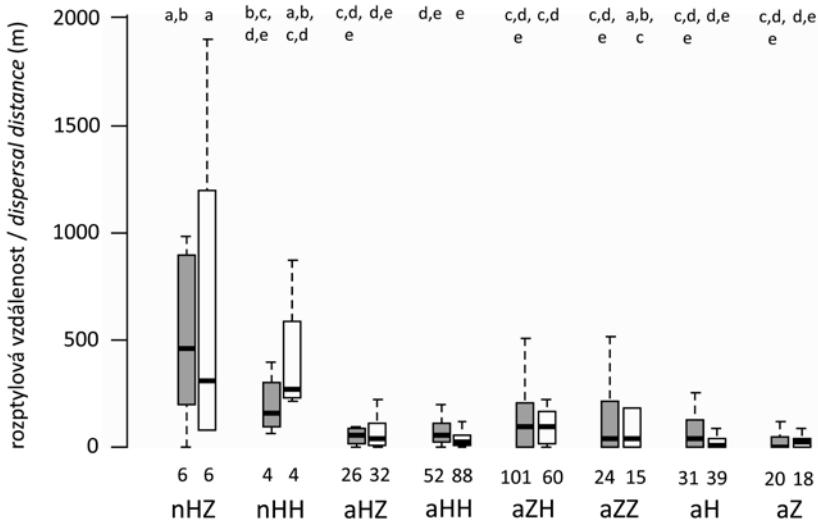
VÝSLEDKY

Městští kosi

Celkem jsme okroužkovali 242 městských mláďat a 238 městských dospělců (tab. 1). Během odečítacích akcí, které proběhly ve městě Olomouc od 28.4.2009 do 8.3.2013, jsme získali data

od 19 jedinců kroužkovaných jako mláďata (8 %, $n = 242$) a 153 jedinců kroužkovaných jako dospělci (64 %, $n = 238$). Z těchto 153 jedinců jsme opakovaně znovu pozorovali nebo znovu odchytili 75 samic a 78 samců.

Proměnlivost v rozptylových vzdálenostech byla vysvětlena trojnou interakcí



Obr. 1. Rozptylové vzdálenosti (odchyt nebo pozorování, syrová data) kroužkovaných městských kosů (horizontální čára uvnitř krabičky = medián; dolní a horní hranice krabičky = 25% a 75% kvantil; vertikální čáry = 1,5-násobek mezikvartilového rozpětí). Šedé sloupce = samci, bílé sloupce = samice. Typy rozptylu: nHZ = mláďata z místa vylíhnutí na 1. zimoviště, nHH = mláďata z místa vylíhnutí na 1. hnízdiště, aHZ = dospělci z hnízdiště na zimoviště, aHH = dospělci z hnízdiště na hnízdiště v dalších letech, aZH = dospělci ze zimoviště na hnízdiště, aZZ = dospělci ze zimoviště na zimoviště v dalších letech, aH = dospělci uvnitř jednoho hnízdního období, aZ = dospělci uvnitř jednoho mimohnízdního období. Velikost vzorků pro kategorie (tj. počty znovu pozorovaných jedinců) jsou uvedeny pod osou x. Písmena nad sloupci označují signifikantní rozdíly mezi skupinami na základě post-hoc Tukey HSD testu (sloupce neobsahující stejná písmena se mezi sebou významně liší, $\alpha = 0,05$; model viz Výsledky).

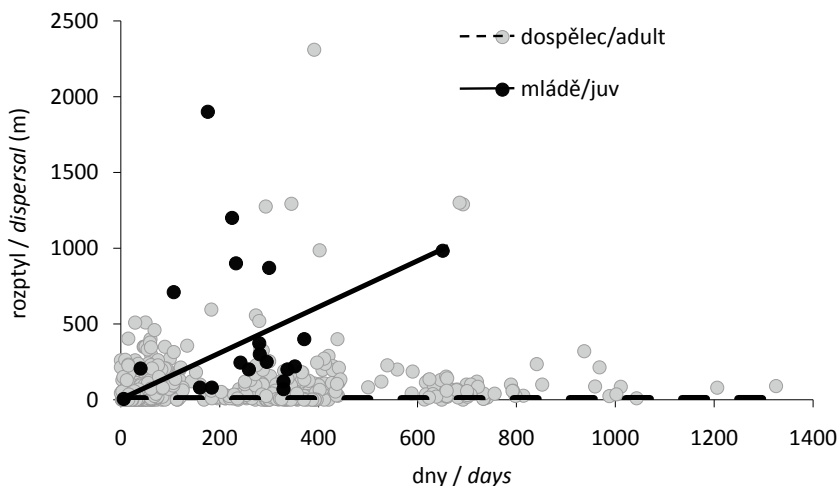
Fig. 1. Dispersal distances (recapture or observation, raw data) of ringed urban Blackbirds (the line in the middle of the box represents the median; the lower and upper ends of the box are the 25% and 75% quartiles, respectively; the lines indicate 1.5 times the interquartile range). Grey bars = males, white bars = females. Dispersal types: nHZ = natal dispersal to first wintering place, nHH = natal dispersal to first breeding place, aHZ = adult dispersal from breeding to wintering place, aHH = adult dispersal from breeding place to breeding place in subsequent years, aZH = adult dispersal from wintering to breeding place, aZZ = adult dispersal from wintering place to wintering place in subsequent years, aH = adult dispersal within a single breeding season, aZ = adult dispersal within a single wintering period. Sample sizes (i.e., number of individuals) are shown below the x-axis. Letters above bars indicate statistical significance based on post-hoc Tukey HSD tests (bars not sharing letters are statistically significantly different at $\alpha = 0.05$; for the statistical model see Results).

mezi počtem dní, pohlavím a typem rozptylu (Wald $\chi^2 = 38,9$; $df = 7$; $p < 0,0001$). Rozptyl mláďat byl větší než rozptyl dospělců, v rámci rozptylu dospělců byly např. významně kratší rozptyly samic mezi hnízdními sezónami než mezi zimovišti (viz mnohonásobná post-hoc srovnání v obr. 1). Výrazně se rozptyl dospělců a mláďat lišil v čase (tj. podle počtu dní, za které byl jedinec znovu pozorován): u mláďat rozptylové vzdálenosti v čase stoupaly, u dospělců nikoliv (obr. 2). Průměrný rozptyl napříč pohlavími, věkovými kategoriemi a typem rozptylu byl 117 ± 23 m, přičemž výrazně vyšší byl u mláďat po vyhníždění (469 ± 48 m; rozsah = 5–1900 m; $n = 20$) než u dospělců (116 ± 15 m; rozsah = 1–2310 m; $n = 124$; Wald $\chi^2 = 33,32$, $df = 7$, $p < 0,0001$; po vyloučení aH a aZ; odhady z modelu s identitou jedince jako

náhodným efektem a počtem dní jako kovariátou).

Věrnost místu hnízdění (tj. vzdálenost mezi různými hnízdy téže samice) uvnitř jedné hnízdní sezóny (13 ± 3 m; rozsah = 0–60 m; $n = 26$ pozorování u 20 samic) byla nižší než mezi hnízdními sezónami (42 ± 12 m; rozsah = 1–290 m; $n = 32$ pozorování u 22 samic; Wald $\chi^2 = 6,75$, $df = 1$, $p < 0,0001$). O vysoké věrnosti hnízdišti vypovídá i opakované hnízdění kroužkované samice ve stejném hnízdě (4 případy, všechny uvnitř jedné hnízdní sezóny) či stejném keři (19 z 58 případů, z toho 8 uvnitř jedné hnízdní sezóny a 11 mezi hnízdními sezónami).

Poměr pohlaví u zimujících jedinců byl průměrně vychýlený ve prospěch samců (tab. 2). Celkový poměr pohlaví (data sloučena pro všechny zimní sezóny) byl 1:1,3 (samice:samci).



Obr. 2. Závislost rozptylových vzdáleností na počtu dní uplynulých mezi opakovanými pozorováními mláďat a dospělců kosa černého. Regresní linie jsou z marginálního modelu (dospělci: $\text{rozptyl} = 4,43 + 0,0006 \cdot \text{dny}$; mláďata: $\text{rozptyl} = 4,43 + 1,52 \cdot \text{dny}$). Vyloučení extrémního bodu pro mláďe (651 dnů, 983 m) nemělo vliv na odhadované regresní parametry.

Fig. 2. Relationship between dispersal distances and number of days elapsed between repeated records of young and adult Blackbirds. Regression lines are from marginal model (adults: $\text{distance} = 4.43 + 0.0006 \cdot \text{days}$; juveniles: $\text{distance} = 4.43 + 1.52 \cdot \text{days}$). Exclusion of the extreme data point for a juvenile (651 days, 983 m) did not affect parameter estimates.

Tab. 2. Poměry pohlaví (samci:samice) pozorovaných městských kosů během zimního období. 1. zima zahrnuje jedince okroužkované v roce X a pozorované v zimě roku X (tj. 1K, říjen až prosinec) a v navazujících zimních měsících roku X+1 (tj. 2K, leden a únor), takže jedinci ve své první zimě jsou sloučeni bez ohledu na to, zda jsou 1K nebo 2K.

Table 2. Sex ratios (males:females) of urban Blackbirds throughout wintering periods. 1st winter category includes individuals ringed in calendar year X and observed in the winter of calendar year X (i.e., 1K, October till December), and in the following months of the same winter in year X+1 (i.e., 2K, January and February); thus, individuals in their first winter are pooled disregarding their 1K vs. 2K status.

rok year	M		F		poměr pohlaví sex ratio
	1. zima 1 st winter	dospělci adults	1. zima 1 st winter	dospělci adults	
2010	2	0	2	3	1:2,5
2011	15	15	6	4	1:0,33
2012	13	23	10	26	1:1
2013	12	14	9	11	1:0,72
celkem total	42	52	27	44	1:0,75

Mimoměstští kosi

Na osmi mimoměstských lokalitách jsme okroužkovali 72 kosů (tab. 1). Získali jsme 11 opakovaných záznamů od 9 jedinců (8 kroužkovaných jako dospělci, 1 jako mládě). Průměrná rozptylová vzdálenost byla 542 ± 250 m (rozsah 15–2820 m, 15–1023 dnů od kroužkování, $7 \times \text{aHH}$, $2 \times \text{aHZ}$, $1 \times \text{nHZ}$ a $1 \times \text{aH}$, viz Metodika). Průměrné rozptylové vzdálenosti mezi mimoměstskými a městskými kosi se lišily pětinasobně (542 vs. 117 m; Wald $\chi^2 = 11,1$; $df = 1$, $p = 0,001$). Žádného z těchto mimoměstských jedinců jsme nezaznamenali v intravilánu města Olomouce. Na druhé straně jsme získali dva záznamy městských jedinců, kteří se vylíhli v centru Olomouce (Smetanovy sady) a v následující hnízdní sezóně se vyskytovali v lese kolem říčky Bystřice (rozptylové vzdálenosti 2950 a 2820 m).

Kontroly v zimních měsících (zimní období v letech 2010–2013) na mimoměstských lokalitách Bystřice (lesy kolem říčky) a v přírodní rezervaci Království u Grygova (B. Matysioková, Z. Týller, osobní sdělení) ukázaly, že kosů v této oblasti během zimy bylo

méně (při většině kontrol nebyli žádní kosi pozorováni). Na lokalitě Bystřice (Grygov v předjarním období nebyl navštěvován) se objevili ve vyšších počtech až v poslední dekádě března, a to se značně vychýleným poměrem pohlaví 15 samců : 1 samice (viz Diskuse).

DISKUSE

Podrobná data o rozptylu kosů z městské populace v Olomouci ukázala, že tyto městské kosi charakterizuje vysoká filopatrie mláďat (v řádu stovek metrů) i fidelita dospělců (v rádech desítek metrů). Dospělci se rozptylovali statisticky významně méně než mláďata. Naopak pohlaví nemělo na rozptyl statisticky detekovatelný vliv ani u mláďat ani u dospělců. Významný vliv počtu dnů od kroužkování k opakovanému pozorování na rozptylovou vzdálenost mláďat ale ne dospělců naznačuje, že mladí ptáci se usazují dále od místa vylíhnutí a pak zůstávají svým hnízdištím věrní. Vysokou věrnost hnízdišti podporují naše pozorování 42 znovu pozorovaných, hnízdících dospělých samic, neboť

medián vzdálenosti mezi jejich hnízdy byl pouhých 15 m. Ačkoli se v tomto datovém souboru kategorie „uvnitř sezóny“ a „mezi sezónami“ statisticky významně lišily (Výsledky), sloučili jsme je zde, protože biologická velikost efektu, tedy rozdíl mezi oběma kategoriemi (tj. 29 m), je zcela zanedbatelná (většina těchto vzdáleností je téměř jistě uvnitř stejného teritoria dané samice, viz také Snow 1958). Nízká úspěšnost opakovaných pozorování u mláďat (8 % z 242 kroužkovanců) bude nejspíše ovlivněna vysokou úmrtností, která se u kosů v ČR v prvním roce života pohybuje okolo 68 % (Beklová 1972). Dalším důvodem může být vyšší tendence k rozptylu u mladých ptáků (Greenwood & Harvey 1982) a jejich rozptyl na větší vzdálenosti (obr. 1), který snižuje šanci je znovu pozorovat. O rozptylu mladých kosů těsně po osamostatnění nemáme údaje pro hodnověrnou analýzu (všechna pozorování, kromě dvou, jsou až v odstupu 107–651 dní od okroužkování).

Předběžná data od mimoměstských kosů ukázala, že i tito ptáci vykazovali vysokou fidelitu, nicméně jejich rozptylové vzdálenosti byly v průměru pětkrát větší než u ptáků městských. Mezi oběma skupinami jsme pozorovali nápadné rozdíly. Městští ptáci vykazovali v zimním období extrémní stálost a rozptylovali se na krátké vzdálenosti v řádu desítek metrů, zatímco ptáci mimoměstští patřili k čistě nebo převážně tažné populaci (viz dále) a vykazovali rozptyl na větší vzdálenosti. Přestože byly sledované populace velice blízko od sebe, nezjistili jsme téměř žádné přesuny jedinců mezi městskou populací a okolními mimoměstskými populacemi. Pouze dva jedinci, kroužkování jako mláďata ve městě, byli pozorováni v mimoměstské oblasti (oba cca 3 km od místa kroužkování). Naopak žádný jedinec označený mimo město nebyl zjištěn v intravilánu sledo-

vané oblasti. I když je vzorek pro mimoměstské kosa malý a je třeba jej brát jako předběžný, vede k podobným závěrům jako práce založené na mnohem větších vzorcích (Paradis et al. 1998; i malý vzorek může vést k hodnověrným závěrům, viz Taborsky 2010). Výsledky tedy potvrzují, že naprostá většina městských kosů v naší studované populaci je stálá a zdržuje se i přes zimu velmi blízko svých hnízdních teritorií.

Vzorek pro městskou populaci je podstatně vyšší než pro populace mimoměstské z několika důvodů. (1) Kosi dosahují v městském prostředí výrazně vyšších hnízdních hustot než v biotopech mimoměstských (Møller et al. 2012). Proto je úspěšnost odchyty kosů (počet odchycených jedinců na jednotku chytacího úsilí) v městském prostředí podstatně vyšší než mimo město. (2) Kosi jsou v městském prostředí podstatně méně plaší než v prostředí okolní zemědělské krajiny (Díaz et al. 2013). To nezávisle na vyšších hnízdních hustotách zvyšuje šanci na odchycení městských ptáků. (3) Kosi jsou vzhledem ke svému životnímu stylu (např. sběr potravy na otevřených trávnících) ve městě lépe detekovatelní (prostředí je přehlednější, např. nízké trávníky, solitérní stromy a keře). (4) Naše odchytové úsilí bylo vyšší ve městě (v časovém poměru 2,3:1), neboť jsme odchytily kosů prováděli i v rámci dalších výzkumných projektů nesouvisejících se studiem rozptylu. (5) Naše pozorovací úsilí bylo také vyšší ve městě (v časovém poměru 4,6:1 hodin) už v důsledku toho, že řadu odcetů okroužkovaných jedinců jsme získali necíleně při cestách intravilánem Olomouce, které nesouvisely s výzkumem. (6) Všechna pozorování poskytnutá občany, kromě jednoho, pocházejí z městského prostředí. V důsledku těchto faktorů např. máme více opakovaných pozorování na městského (průměr = 6,5; rozsah = 1–12) než mimoměstského je-

dince (průměr = 1,5; rozsah = 1-2). Tento potenciální zdroj zkreslení našich analýz jsme však ošetřili statisticky (identita jedince jako náhodný efekt). Celkově výše uvedené faktory vychylují velikost *vzorku* ve prospěch města, ale není důvod předpokládat, že by mohly vysvětlit velikost *efektu* (*effect size*; tj. kvantitativní rozdíly v našich odhadech rozptylu pro městské vs. mimoměstské populace).

Naše údaje umožňují částečné srovnání s daty z Velké Británie (viz dále). Nutno podotknout, že předešlé studie analyzující hnízdní karty pracují s údaji s přesností pouze na kilometry a nedokážou proto poskytnout přesnější informace. Nejdále pozorovaný jedinec z naší studie se nacházel 3 km od místa okroužkování. Podobně také dřívější studie z Velké Británie ukazují, že pouze minimum jedinců se vzdaluje od místa vylíhnutí dále než 3 km. Například Snow (1958) uvádí, že nejdále pozorovaný městský jedinec, kterého kroužkoval, byl necelé 2 míle (tj. 3,2 km) od místa kroužkování a celkově městské kosy označuje také za velmi stálé. Dále Greenwood a Harvey (1976) podrobně analyzovali zpětná hlášení kosa černého. Přestože jsou městské i mimoměstské populace pravděpodobně analyzované dohromady, autoři uvádějí, že velká většina (85,5 %) kosů byla nalezena do 3 km od místa vylíhnutí. Data z této práce (Greenwood & Harvey 1976) však jsou nejspíše vychýlená ve prospěch městských prostředí: naprostá většina z cca 16 000 zpětných hlášení byla založena na jedincích sražených dopravou (viz nízká frekvence dopravy v polovině 20. století a zvláště v mimoměstských prostředích, nízké hnízdní hustoty lesních kosů). Paradis et al. (1998) analyzovali data zpětných hlášení kosů ve Velké Británii (obr. 1 a 2 v jejich studii). Na jejich základě uvádějí Evans et al. (2009a), že průměrná rozptylová vzdálenost dospěl-

ců je 3,2 km a mláďat 3,3 km. Přestože tyto údaje zahrnují jedince městských i mimoměstských populací a nelze je použít pro přímé srovnání s naší městskou populací, práce se zřetelně ve svých závěrech shodují a ukazují obecně na vysokou filopatii i fidelitu kosa černého jak ve městech, tak mimo ně.

Vliv pohlaví a věku na rozptyl

Z přezimujících jedinců u nás převažují dospělci, většinou samci (Klvaňa 2008): ze 150 zimujících jedinců bylo 84 samců, tj. poměr 1:1,3 ve prospěch samců. Ve Velké Británii pozoroval Snow (1958) v Oxfordské botanické zahradě přes zimní měsíce téměř dvakrát více samců než samic, přestože kroužkoval přibližně stejný počet jedinců u obou pohlaví. Navzdory značné meziroční variabilitě (tab. 2) také naše výsledky ukazují celkovou statistickou převahu samců, v poměru 1:1,3 (tab. 2). Poměr vychýlený ve prospěch samců jsme našli jak u ptáků v první zimě (1:1,6), tak u ptáků víceletých (1:1,2; tab. 2). Příčin tohoto konzistentně vychýleného poměru pohlaví může být více, např. větší nápadnost a pohyblivost samců, jejich menší plachost před člověkem a vyšší zimní mortalita samic (Phillips 1961; viz také Robinson et al. 2010).

Co se týče rozptylu mláďat na místo jejich prvního zahnízdění, Greenwood a Harvey (1976) nenašli rozdíl mezi pohlavími. I v námi studované městské populaci byl rozptyl mladých ptáků (nHH) u obou pohlaví podobný (obr. 1). Podobné rozptylové vzdálenosti jsme pozorovali mezi samci a samicemi jak u dospělců, tak u mláďat (obr. 1).

Tahové projevy

Z dat získaných mezi roky 1934 a 1952 Formánek (1958) odhadl, že přibližně 60 % populace našich kosů je tažná. V okolí Olomouce (Bystřice, Grygov,

Tovačov) jsme pozorovali, že naprostá většina mimoměstských kosů přes zimní měsíce vymizela ze všech těchto oblastí. Nicméně odhadnout podíl tažných jedinců ve studované populaci nejsme na základě našich dat schopni. To je dáno i absencí zpětných hlášení ze zimního období ze vzdálenějších geografických oblastí. Nicméně naše data jasně ukazují, že mimoměstští ptáci se v zimě pohybují na delší vzdálenosti než jedinci z městského prostředí.

V naší městské populaci označení kosi zůstávali jak v době hnízdění, tak v době zimování. Místa hnízdění byla v těsné blízkosti míst zimování (100–200 m, obr. 1). Nezáskali jsme ani žádný záznam námi okroužkovaného kosa z potenciálních evropských zimovišť. Vysokou stálost olomoucké populace lze tedy vysvětlit nejen vysokou filopatrií a fidelitou v hnízdním období, ale i ztrátou migračního chování (vysoká filopatrie/fidelita nevyklučuje intenzivní migraci: i populace, která migruje na velké vzdálenosti, může vykazovat vysokou filopatrii a fidelitu, pokud se vrací na stejné hnízdiště, Newton 2008).

Proč jsou městští kosi stálí?

Rozhodnutí jedince, jak daleko se bude rozptylovat, je spojeno s řadou výhod a nevýhod (Greenwood 1980). Výhody vysoké filopatrie jsou spojené s ekologickou a/nebo genetickou komponentou, jakými jsou například znalost prostředí a dominance v něm, lokální adaptace nebo příbuzenský výběr (Futuyma 1998, Greenwood 1980). Městské prostředí je typické vysokým stupněm fragmentovanosti, takže při rozptylu se jedinec s větší pravděpodobností ocitne v nevhodném prostředí (Evans et al. 2011). Nevýhodou tažnosti u teritoriálních druhů je pak skutečnost, že migrující jedinci jsou znevýhodněni vůči residentům, kteří obsadí dostupné zdroje už během zimy,

tedy před příletem migrantů (Evans et al. 2011). Naopak výhodou vyšší schopnosti rozptylu může být větší šance na rekolonizování míst, kde daný druh lokálně vyhynul (tj. rozptylující se jedinec získává výhodu tím, že unikne konkurenci s příslušníky stejného druhu) nebo vyhnutí se příbuzenskému křížení (Greenwood & Harvey 1976). Srovnávací studie naznačují, že druhy, které úspěšně obsadily městské prostředí, jsou spíše ty s delšími rozptylovými vzdálenostmi (Møller 2009, ale viz Evans et al. 2011). Naše studie zjistila extrémně vysokou stálost městských kosů, zdá se tedy, že výhodnější je pro náš modelový druh spíše vysoká filopatrie (např. monopolizace zdrojů už před začátkem hnízdění). Každopádně jsou naše data v souladu se známou adaptací kosů na specifika městského prostředí (Partecke et al. 2004, 2005, Evans et al. 2009a,b,c). Je nepravděpodobné, že takové adaptace by vznikly a udržely se, kdyby docházelo k častému rozptylu kosů z městských do mimoměstských populací a naopak.

Lze městské kosi považovat za samostatnou populaci?

Získaná data naznačují, že námi studovaná modelová městská populace kosa černého je překvapivě ostře oddělena od sousedních mimoměstských populací. Větší lesní celky (les Království u Grygova, Litovelské Pomoraví, Svatý Kopeček) se nacházejí vzdušnou čarou cca 4–5 km od okrajů městské zástavby, tedy dále než je průměrná rozptylová vzdálenost mimoměstských kosů (0,5 km v naší práci; 3 km ve Velké Británii; Snow 1958, Greenwood & Harvey 1976, Paradis et al. 1998, Evans et al. 2009a).

Izolace nejspíše není dána jen tím, že naprostá většina intravilánu města Olomouce není v kontaktu s okolními lesy, ale je obklopena polními kulturami, tedy prostředím, kde kos černý

nežije. Ostrý předěl lze dokonce vysledovat i v místech, kde lesní porosty z okolí pronikají kontinuálně mezi městskou zástavbou. Jedinci pozorovaní během hnízdního období v lese kolem říčky Bystřice (mezi městskými částmi Bělidla a Hodolany a obcí Bystrovany východně od Olomouce) během zimního období zcela mizí a na jaře se objevují v době, která odpovídá známým informacím o příletu tažných kosů, tedy v březnu (Klvaňa 2008, Šťastný & Hudec 2011). I silně vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samců v této době (cca 15:1) podporuje hypotézu, že jde o tažné ptáky. V průběhu března již stálá městská populace částečně hnízdí (Samaš et al. 2013). Navíc jsme žádného z individuálně značených kosů z lesa kolem říčky Bystřice ($n = 34$) nepozorovali v intravilánu města Olomouce.

Patrné jsou i rozdíly v chování, kdy městští kosi mají podstatně kratší útečkové vzdálenosti a jiné chování po odchycení než kosi z lokalit mimo město (T. Grim, rukopis v přípravě). Přestože oddělení městské a mimoměstské populace není jistě absolutní (viz výše), nemusí to bránit evoluci rozdílu mezi těmito přílehlými populacemi. Obecně platí, že izolace populací není dána geografickou vzdáleností, ale intenzitou genového toku (Futuyma 1998, s. 482). Ta se zdá být mezi městskou a mimoměstskou populací v naší studii zcela minimální a naznačuje, že olomoucká populace by se mohla geneticky izolovat od vedlejších mimoměstských a jiných městských populací (viz také Björklund et al. 2010).

Navíc nedávné práce překvapivě ukazují, že k silné genetické diferenciaci blízkých populací ptáků může docházet navzdory relativně častému genovému toku mezi nimi, pokud jsou selekční tlaky zahrnující odlišnou potravní ekologii nebo strukturu habitatu mezi populacemi dostatečně odlišné (Senar et al. 2006).

Tato podmínka je u městských vs. mimoměstských populací kosa pravděpodobně splněna, neboť městské prostředí se od mimoměstského výrazně liší abiotickými podmínkami (např. teplotou, znečištěním, hlukem, Grimm et al. 2008), potravní nabídkou (Chamberlain et al. 2009), rizikem predace (Ibáñez-Álamo & Soler 2010, ale viz Chamberlain et al. 2009), nákazy patogenními organismy (Evans et al. 2009c) či hnízdního parazitismu (města jsou z hlediska hostitelů refugia, kde nehrozí parazitismus kukačkou obecnou, *Cuculus canorus*; Grim et al. 2011). Není divu, že městské populace kosů se od nedalekých mimoměstských populací liší v mnoha biologických parametrech (viz Úvod). Naše výsledky pak doplňují tuto mozaiku poznatků o mechanismus, který umožňuje takovou diferenciaci mezi populacemi, které jsou jen nedaleko od sebe, tedy extrémní stálost městských kosů.

Evropské městské populace kosa vznikly opakovanou nezávislou kolonizací konkrétních lidských sídel z přílehlé krajiny (Evans et al. 2009a), a ne rozptylem „skokem“ z už kolonizovaných měst, jak se dříve myslelo (Luniak et al. 1990). Naše data naznačují, že rozptyl „skokem“ mezi vzdálenými městskými sídly u kosa je velice nepravděpodobný právě kvůli vysoké stálosti městských kosů. Naopak předběžná data na rozptyl mimoměstských jedinců naznačují, že tito podnikají řádově delší cesty a mají tak větší šanci se usadit i v intravilánech měst.

Kvantifikace rozptylových vzdáleností: problémy a doporučení

Většina předešlých prací uvádí rozptylové vzdálenosti v hrubých měřících, např. v řádech kilometrů (Greenwood & Harvey 1976, Paradis et al. 1998) nebo v kategoriích pod či nad 10 km (Klvaňa 2008). Takto sloučená data však mů-

žou smazat biologicky významné rozdíly (viz dále). Je nutné si však uvědomit, že dříve bylo technicky obtížnější a z hlediska zájmu kroužkovatelů také nepotřebné zaznamenávat souřadnice s vyšší přesností než na kilometry; cílem bylo sledovat zejména migrace na delší vzdálenosti. Současné technologie nicméně dovolují jednoduše ukládat a pracovat se záznamy ve výrazně podrobnějších měřících (v řádu metrů). Zpřesnění zaznamenaných souřadnic umožňuje kromě získání výrazně přesnějších výsledků také zkoumání zcela nových zajímavých otázek, například právě v oblasti urbanizace (např. Senar et al. 2006, Björklund et al. 2010).

Z hlediska městského kosa je podstatný rozdíl, pokud se rozptyluje řádově desítky či nanejvýš stovky metrů (jak jsme zjistili v naší práci) nebo třeba 8 kilometrů. Ačkoli obě rozptylové vzdálenosti spadají do kategorie „do 10 km“ (Klvaňa 2008), jejich biologické následky jsou dramaticky odlišné. V prvním případě zůstává jedinec s vysokou pravděpodobností uvnitř městského prostředí, zatímco v případě druhém se téměř jistě ocitá mimo město v naprosto odlišných abiotických i biotických ekologických podmínkách (viz výše). V prvním případě se dobře zachovává izolace městské a mimoměstské populace, což umožňuje divergentní evoluci morfologie, chování, imunitních vlastností atd. (Partecke et al. 2004, 2005, 2007, Møller et al. 2012, 2013, Díaz et al. 2013). V druhém případě genový tok může rozdíly smazávat a k lokální adaptaci populací nedojde (Futuyma 1998; ale viz Senar et al. 2006).

Proto doporučujeme zaznamenávat a analyzovat rozptylová a migrační data s co největší přesností, tj. nezaokrouhlovat je, neslučovat do kategorií a uvádět odhady rozptylových vzdáleností na základě přesných souřadnic místa

odchytu a zpětného odchytu či nálezu. Např. dva z námi okroužkovaných jedinců (K 484035 a K497169) byli později nalezeni mrtví. Hlášení prvního kroužkovaného ptáka udává v hlášení kroužkovaného ptáka vzdálenost „2 km“, ale ve skutečnosti je rozptylová vzdálenost tohoto jedince třikrát menší (730 m). Ve druhém případě je místo kroužkování i nálezu evidováno v hlášení jako město Olomouc a vzdálenost je automaticky 0, přičemž z našich přesných údajů vyplývá vzdálenost 130 m. To pro odhad v měřících desítek km nehraje roli (oba odhady jsou v limitu do 10 km, viz Klvaňa 2008), ale v rámci studia rozptylu v městském prostředí může dojít k podstatnému zkreslení. Především je třeba zdůraznit, že kategorie (3 km, 10 km či jakékoli jiné) jsou vždy umělé, vyplývají pouze z používání desítkové soustavy a nemají proto žádný biologický význam (viz také Grim 2005). Proto je třeba se jim při biologické práci vyhnout.

Poznání rozptylových vzdáleností je zajímavé až tehdy, když nám pomůže pochopit biologickou realitu, tedy např. proměnlivost mezi pohlavími, věkovými kategoriemi a prostředími. Proto je důležité odlišovat rozptylové vzdálenosti i v tak malém měřítku, jakou jsou rozdíly v řádu desítek a stovek metrů na jedné straně a jednotlivých kilometrů na straně druhé. Doporučujeme, aby další práce o ptačím rozptylu nekategorizovaly kontinuální data (což vede v biologii vždy k problémům, viz Grim 2005), ale uváděly biologicky relevantní informaci, tedy průměry a měřítko variability dat. Dále je důležité oddělovat data z městského a mimoměstského prostředí, jak z důvodů teoretických (jde o dvě ekologicky zcela odlišná prostředí, Grimm et al. 2008) tak empirických (významné rozdíly v biologii městských a mimoměstských populací uvnitř druhů, viz výše).

Závěr

Naše data naznačují, že městská extrémně stálá populace kosa černého je poměrně ostře oddělena od těsně sousedící tažné populace mimoměstské. Nejde tedy o jednu populaci, ale o dvě parapatrické populace. Genetické a morfologické studie na jiných druzích pak ukazují, že navzdory krátké vzdálenosti mezi populacemi (v řádu několika set metrů až několika km) a dokonce i relativně častému genovému toku může za určitých okolností docházet k odlišení takových populací (Senar et al. 2006, Björklund et al. 2010).

Naše závěry týkající se mimoměstských jedinců jsou pouze předběžné. Důvodem ovšem není např. to, že vzorek pro mimoměstskou populaci je malý – zvyšováním vzorku pro *konkrétní* populaci hodnověrnější *obecné* závěry nezískáme (Johnson 2002). Bez ohledu na velikost vzorku bychom se zobecněním závěrů na základě dat získaných pouze v Olomouci a okolí dopustili pseudoreplikace (Hurlbert 1984). K získání hodnověrných obecně platných závěrů o rozptylu a filopatrii kosa černého v ČR bude třeba provést podobné studie na více místech, tj. metareplikovat tuto studii na dalších lokalitách (Johnson 2002, Kelly 2006). Nutno podotknout, že většina předešlých studií vlivu urbanizace (Partecke et al. 2004, 2005, Partecke & Gwinner 2007, Ibáñez-Álamo & Soler 2010) je také založena na jediném páru jedné městské a jedné mimoměstské populace a jejich zobecňující závěry tedy zůstávají nejisté, dokud nebudou potvrzeny či vyvráceny dalšími studiemi (viz Hurlbert 1984, Johnson 2002, Kelly 2006). Proto je nezbytné i tyto studie metareplikovat ve více městských a více mimoměstských populacích (viz Evans et al. 2009a,b,c; viz také Grim et al. 2011, Samaš et al. 2013). Přínosné bude provést podobné studie i na dalších druzích, které už buď jsou pravidelnými obyvateli

našich měst, anebo se běžnými obyvateli měst teprve stávají a při tom mění své zvyky (např. holub hřivnáč *Columba palumbus*, Hudec 2010).

Pro další práci doporučujeme věnovat větší úsilí kroužkování městských populací různých druhů ptáků (viz také Klvaňa 2008, Evans et al. 2010, 2012). Barevné značení kroužkovaných ptáků také poskytuje dobrou příležitost pro zapojení veřejnosti (viz Poděkování). Urbanizace ptačích populací by se tedy mohla stát dalším významným tématem občanské vědy (*citizen science*; Grim 2011).

PODĚKOVÁNÍ

Za pomoc s chytáním a kroužkováním děkujeme Aleně Dvorské, Milanu Fictumovi, Anežce Gazárkové, Tomáši Koutnému, Jindrovi Sedláčkovi, Lucii Turčokové a Janě Weissensteinové. Svými pozorováními okroužkovaných kosů přispěli Ivana Fellnerová, Laďa Holec, Martin Jurečka, Ilona Jurečková, Petr Kafka, Jaroslav Koleček, Vratislav Pauček, Luděk Petrilák, Kateřina Ševčíková a Šárka Zehnalová. Kroužkovací stanice Národního muzea Praha poskytla dvě zpětná hlášení. Za cenné připomínky děkujeme Peterovi Adamíkovi, Jaroslavu Cepákovi, Petru Klvaňovi, Petru Procházkovi a dvěma anonymním recenzentům. Studii finančně podpořily následující granty: Human Frontier Science Program RGY69/07 a RGY83/12 (TG), studentské projekty 2010/027 a 2012/018 Univerzity Palackého (PS, JH, TG) a MSM6198959212 (TG). Dále děkujeme Magistrátu města Olomouc za povolení k výzkumu (SmOl/ŽP/55/6181b/2009/Př).

SUMMARY

We studied dispersal of an urban Blackbird population (Olomouc) and nearby rural populations in central

Moravia, eastern Czech Republic (Table 1). We ringed 480 individuals in the urban habitat and 72 individuals in the rural habitat. Rural birds showed statistically longer dispersal distances (mean \pm SE: 542 \pm 250 m, range 15–2820 m) than urban birds (117 \pm 23 m, range 1–2310 m). Detailed data on the urban population showed very high natal philopatry and breeding site philopatry of urbanized Blackbirds. Juveniles were dispersing statistically longer distances than the adults (Fig. 1). We found no statistically significant differences between sexes, either within juvenile or adult categories. Juvenile dispersal distances increased in time whereas adult dispersal distances did not correlate with time (Fig. 2). This suggests that young birds first disperse out of their parents' territory and then remain in that area in the long term. Additionally, we found slightly male-biased sex-ratio among wintering birds (females:males = 1:1.3; Table 2). Urban birds were sedentary during the winter season while rural birds mostly disappeared from the observed localities and re-appeared during the spring migration. Our data suggest that urban and rural populations are rather isolated due to restricted gene flow between both populations (only two ringed urban birds settled in the rural sites, no ringed rural birds settled in the urban site). We stress the importance of metareplication (i.e., repeating the same study design across multiple study sites and taxa), and recommend aiming for a higher precision in estimates of avian dispersal distances (e.g., avoiding pooling dispersal data into artificial human-made categories which have no biological significance). Finally, we suggest that the study of avian dispersal in urban habitats provides good opportunity for citizen science.

LITERATURA

- Beklová M. 1972: Age structure and mortality of the Czechoslovakian populations of *Turdus merula* L. 1758, *Sturnus vulgaris* L. 1758, and *Parus major* L. 1758. *Zoologické listy* 21: 337–346.
- Bensch S. & Hasselquist D. 1991: Territory infidelity in the polygynous Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: The effects of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857–871.
- Björklund M., Iker R. & Senar J. C. 2010: Genetic differentiation in the urban habitat: the Great Tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 9–19.
- Blackburn T. M., Lockwood J. L. & Cassey P. 2009: Avian Invasions. The Ecology and Evolution of Exotic Birds. *Oxford University Press, Oxford*.
- 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. 2009a: Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society London B* 276: 2403–2410.
- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. & Hatchwell B. J. 2009b: 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. 2009c: Effects of urbanisation on disease risk and age ratios in Blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos* 118: 774–782.
- Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M. & Gaston K. J. 2010: A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the Blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews* 85: 643–667.
- Evans K. L., Chamberlain D. E., Hatchwell B. J., Gregory R. D. & Gaston K. J. 2011: What makes an urban bird? *Global Change Biology* 17: 32–44.
- Evans K. L., Newton J., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. & Hatchwell B. J. 2012:

- Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos* 121: 634–640.
- Formánek J. 1958: Tah kosa černého (*Turdus merula*) a drozda zpěvného (*T. ericetorum*) z ČSR. *Sylvia* 15: 23–41.
- Futuyma D. J. 1998: Evolutionary Biology. 3rd ed. *Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts*.
- Grafen A. & Hails R. 2002: Modern Statistics for the Life Sciences. *Oxford University Press, Oxford*.
- Greenwood P. J. 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140–1162.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1976: The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the Blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Animal Ecology* 45: 887–898.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1–21.
- Grim T. 2005: Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 69–78.
- Grim T. 2011: Ornitologie: věda pro každého? *Tichodroma* 23: 115–125.
- Grim T., Samaš P., Moskát C., Kleven O., Honza M., Moksnes A., Røskaft E. & Stokke B. G. 2011: Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology* 80: 508–518.
- Grimm N. B., Faeth S. H., Golubiewski N. E., Redman C. L., Wu J., Bai X. & Briggs J. M. 2008: Global change and the ecology of cities. *Science* 319: 756–760.
- Heyder R. 1955: Hundert Jahre Gartenamsel. *Beiträge zur Vogelkunde* 4: 64–81.
- Hudec K. 2010: Hnízdění holuba hřivnáče (*Columba palumbus*) na technických objektech. *Crex* 30: 151–152.
- Hurlbert S. H. 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187–211.
- 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.
- Ibáñez-Álamo J. D. & Soler M. 2010: Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the Common Blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 759–766.
- Johnson D. H. 2002: The importance of replication in wildlife research. *Journal of Wildlife Management* 66: 919–932.
- Kelly C. D. 2006: Replicating empirical research in behavioral ecology: how and why it should be done but rarely ever is. *Quarterly Review of Biology* 81: 221–236.
- Klvaňa P. 2008: Kos černý. In: Cepák J., Klvaňa P., Škopek J., Schröpfer L., Jelínek M., Hořák D., Formánek J. & Zárýbnický J. (eds): Atlas migrace ptáků ČR a SR. *Aventinum, Praha*: 393–396.
- Luniak M., Mulsov R. & Walasz K. 1990: Urbanisation of the European Blackbird – expansion and adaptations of urban population. In: *Urban ecological studies in central and eastern Europe; Proceedings of the International Symposium Warszawa-Jablonna 24–25th September 1986*: 187–198.
- 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., Diaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. & Tryjanowski P. 2012: High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia* 170: 867–875.
- Møller A. P., Erritzøe J. & Karadas F. 2010: Levels of antioxidants in rural and urban birds and their consequences. *Oecologia* 163: 35–45.
- Møller A. P., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Markó G. & Tryjanowski, P. 2013: Change in flight initiation distance between urban and rural habitats following a cold winter. *Behavioral Ecology* 24: 1211–1217.

- Mueller J. C., Partecke J., Hatchwell B. J., Gaston K. J. & Evans K. L. 2013: Candidate gene polymorphisms for behavioural adaptations during urbanization in Blackbirds. *Molecular Ecology* 22: 3629–3637.
- Newton I. 2008: The Migration Ecology of Birds. *Academic Press, Oxford*.
- Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J. & Gregory R. D. 1998: Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518–536.
- Partecke J. & Gwinner E. 2007: Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: A consequence of local adaptation? *Ecology* 88: 882–890.
- 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 plasticity or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society London 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.
- Pautasso M., Böhning-Gaese K., Clergeau P., Cueto V. R., Dinetti M., Fernández-Juricic E., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Jokimäki J., McKinney M. L., Sodhi N. S., Storch D., Tomialojc L., Weisberg P. J., Woinarski J., Fuller R. A. & Cantarello E. 2011: Global macroecology of bird assemblages in urbanized and semi-natural ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 20: 426–436.
- Pekár S. & Brabec M. 2012: Moderní analýza biologických dat 2. Lineární modely s korelacemi v prostředí R. *Nakladatelství Masarykovy University, Brno*.
- Phillips J. H. 1961: Sex and age counts of wintering thrushes. *British Birds* 54: 277–282.
- R Development Core Team 2013: R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Robinson R. A., Kew J. J. & Kew A. J. 2010: Survival of suburban Blackbirds *Turdus merula* varies seasonally but not by sex. *Journal of Avian Biology* 41: 83–87.
- Ruxton G. D. 2006: The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann-Whitney U test. *Behavioral Ecology* 17: 688–690.
- Samaš P., Grim T., Hauber M. E., Cassey P., Weidinger K. & Evans K. L. 2013: Ecological predictors of reduced avian reproductive investment in the southern hemisphere. *Ecography* 36: 809–818.
- Senar J. C., Borrás A., Cabrera J., Cabrera T. & Björklund M. 2006: Local differentiation in the presence of gene flow in the Citril Finch *Serinus citrinella*. *Biology Letters* 2: 85–87.
- Snow D. W. 1958: A Study of Blackbirds. *British Museum, London*.
- Stracey C. M. & Robinson S. K. 2012: Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. *Journal of Avian Biology* 43: 50–60.
- Streif M. & Rasa O. A. E. 2001: Divorce and its consequences in the Common Blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 143: 554–560.
- Svensson L. 1992: Identification Guide to European Passerines. *British Trust for Ornithology, Thetford*.
- Šťastný K. & Hudec K. (eds) 2011: Fauna ČR. Ptáci 3. *Academia, Praha*.
- Taborsky M. 2010: Sample size in the study of behaviour. *Ethology* 116: 185–202.
- Taragel'ová V., Kočí J., Hanincová K., Kurtenbach K., Derdákova M., Ogden N. H., Literák I., Kocianová E. & Labuda M. 2008: Blackbirds and Song Thrushes constitute a key reservoir of *Borrelia garinii*, the causative agent of borreliosis in Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 1289–1293.
- Zuur A. F., Ieno E. N. & Elphick C. S. 2010: A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.
- Došlo 12. dubna 2013, přijato 31. srpna 2013.
Received 12 April 2013, accepted 31 August 2013.
Editor: P. Procházka