

**Přírodovědecká fakulta Jihočeské Univerzity
České Budějovice**



**Funkční aspekty ptačího zpěvu:
hýl rudý (*Carpodacus erythrinus*) jako modelový
organismus**

**Vypracoval: Pavel Jaška
Vedoucí práce: Mgr. Radek Lučan**

Jaška, P., 2007: Funkční aspekty ptačího zpěvu: hýl rudý (*Carpodacus erythrinus*) jako modelový organismus. [Functional aspects of avian's song: Scarlet Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) as a model organism. Bc. Thesis, In Czech] - p. 60, The Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: First part of the thesis deals with basic functions of bird song and its function in territoriality and sexual selection. The second part describes own research on functional aspects of song in Scarlet Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) in Vltava Valley population near the border of NP Šumava.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

6.1. 2008

Poděkování: Rád bych poděkoval skupině Tomáše Albrechta za možnost začlenit se mezi výzkumníky studujících hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) v Šumavské populaci, zejména Janu Schnitzerovi za výraznou pomoc a podporu při provádění výzkumu. Dale bych velmi rád poděkoval všem lidem, jež mi poskytli cenné rady při zpracovávání terénní části práce, jmenovitě Pavlu Linhartovi za seznámení s programem Avisoft, Simoně Polákové za statistické konzultace, a mnoha dalším.

Obsah

A. Rešerše

1. Obecné vymezení.....	1
1.1. Pěvci jako modelové organismy studia akustické komunikace.....	1
1.2. Klasifikace vokalizace.....	1
2. Funkce zpěvu.....	3
2.1. Zpěv jako soubor funkčních proměnných.....	4
2.1.1. Význam strukturních proměnných.....	4
2.1.2. Song types a song categories.....	5
2.1.3. Soft song.....	6
2.2. Velikost repertoáru: velké vs. malé repertoáry	6
2.3. Denní charakteristiky ptačí komunikace.....	7
2.4. Funkce zpěvu v teritoriálních interakcích.....	9
2.4.1. Rozpoznávání.....	9
2.4.1.1. Přenos zpěvu a odhad vzdálenosti.....	9
2.4.1.2. Individuální rozpoznávání.....	10
2.4.1.3. Vokální kódování identity.....	10
2.4.1.4. Velikost repertoáru vs. rozpoznávání sousedů.....	11
2.4.1.5. Dear enemy efekt.....	11
2.4.1.6. Song sharing	11
2.4.1.6.1. Song sharing a rozpoznávání.....	11
2.4.1.6.2. Song sharing vs. úspěšnost v samčích interakcích....	12
2.4.1.7. Zvyk vs. rozpoznávání.....	12
2.4.2. Komunikační sítě.....	13
2.4.2.1. Směrování.....	13
2.4.2.2. Soukromá komunikace.....	13
2.4.2.3. Eavesdropping.....	14
2.4.3. Vokální interakce dvou samců.....	15
2.4.3.1. Zpěv jako zbraň teritoriální obrany.....	15
2.4.3.2. Interakce dvou samců.....	16
2.4.3.2.1. Song matching a switching jako konvenční signál....	16
2.4.3.2.2. Song matching.....	17
2.4.3.2.3. Song switching.....	18
2.4.3.2.4. Alternating a overlapping.....	19
2.5. Funkce zpěvu v mezipohlavních interakcích.....	20
2.5.1. Vliv přítomnosti samice na zpěv samce.....	20
2.5.2. Vliv zpěvu na chování samic.....	21
2.5.3. Zpěv jako klíč k pohlavnímu výběru.....	21
2.5.3.1. Energetická náročnost zpěvu.....	23
2.5.3.2. The developmental stress hypothesis-hypotéza vývojového stresu.....	23
2.5.3.3. Zpěv jako adrenalinový sport.....	24
2.5.3.4. Zpěv vypovídá o věku, původu a sociálním postavení.....	24
2.5.3.5. Fischerův mechanismus a senzorická zaujatost.....	25
2.5.4. Prvky zpěvu ovlivňující samičí výběr.....	25
2.5.4.1. Celková produkce zpěvu.....	25
2.5.4.2. Komplexita.....	27
2.5.4.3. Vokální schopnosti.....	27

2.5.4.4. Lokální struktura.....	27
2.5.5. Existuje univerzální hypotéza?.....	28

B. Funkční a geografická variabilita zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*)

1. Úvod.....	29
2. Metodika.....	30
2.1. Studovaný druh a zkoumaná populace.....	30
2.2. Terénní práce.....	31
2.3. Příprava a zpracování výsledků.....	33
3. Výsledky.....	35
3.1. Dva typy zpěvu a jejich funkce.....	35
3.1.1. Playbackový experiment.....	35
3.1.2. Další pozorování.....	38
3.2. Variabilita zpěvu populace hýlů rudých ve vltavském luhu.....	38
3.3. Srovnání zpěvů z Vltavského luhu se zpěvy z jiných oblastí Evropy.....	45
4. Diskuse.....	45
4.1. Funkce dvou typů zpěvu.....	45
4.2. Výsledky klastrové analýzy.....	46
4.3. Rozložení populace a variabilita zpěvu hýlů rudých ve Vltavském luhu: diverzita repertoáru, mikrolekty, změny repertoáru v čase.....	46
4.4. Geografické rozdíly.....	48
Literatura.....	50

1. Obecné vymezení

1.1. Pěvci jako modelové organismy studia akustické komunikace

Pěvci představují téměř ideální skupinu pro studium akustické komunikace i všech souvisejících aspektů behaviorální ekologie, a to hned z několika důvodů. Tím hlavním je schopnost zpěvu, což je komplexní a opakující se hlasový projev, u dospělých ptáků v zásadě stereotypní, jenž může být snadno nahráván, kvantifikován a analyzován. Jeho hlavní funkcí je sdělení obvykle poměrně komplexní informace nejčastěji konspecifickým, vzácněji i heterospecifickým posluchačům, kteří po přijetí a zpracování dotyčné informace na ni obvykle odpovídajícím způsobem reagují. Konkrétní charakteristiky zpěvu dospělého jsou získávány učením se podle nějakého vzoru v konkrétním období, případně improvizací a imitací. Stejně jako jiné komunikační systémy je i zpěv projevem, jehož podoba je výrazně ovlivněna konkrétními podmínkami, ve kterých se dotyčný jedinec nachází, jakými jsou např. biotop, fáze hnízdního cyklu, sociální kontext, ale i třeba zkušenosti získané z předchozích interakcí s jinými jedinci. Dalším z důvodů, pro něž se pěvci stali modelovými studijními organismy, je fakt, že mnoho druhů bylo domestikováno a mohou tak být vychováváni a studováni v laboratorních podmínkách. Některé druhy mají poměrně krátkou generační dobu a mohou produkovat až tři generace ročně, což je rovněž výhodné. Kontrolované podmínky laboratorních chovů tak skýtají ideální možnost pro spojení molekulárních a genetických výzkumů se studii etologickými, což výrazně přispívá k objasnění dědičných i ekotologických mechanismů ontogeneze akustické komunikace. Zdaleka ne posledním faktem, který předurčuje ptáky, coby ideální modelovou skupinu, je skutečnost, že ptačí mozek funguje na základě stejného organizačního schématu jako mozek savců; poznatky získané při studiu ptačí komunikace a učení jsou tedy do značné míry aplikovatelné i na savce, potažmo i člověka (Zeigler 2004).

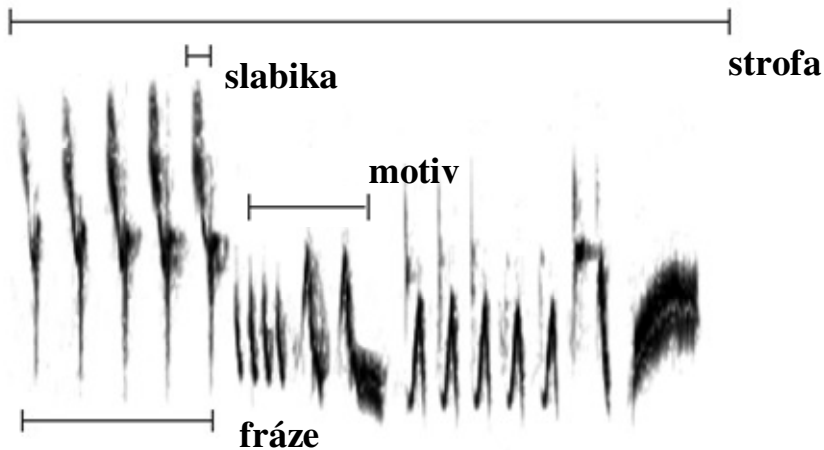
Ideální kombinací výrazného spektra hlasových projevů a schopnosti učit se disponují v rámci ptáků především 3 skupiny. Jsou to papoušci (350+druhů), kolibříci (300+druhů) a skupina pravých pěvců (*Oscines*, 4500+druhů). Záměrně zde neuvádím *Suboscines* (1150 druhů), druhou část skupiny pěvců (*Passeriformes*), známé z Nového světa. Tato skupina je pro komplexní studium hlasové komunikace vhodná méně, neboť se zpěv neučí (Williams 2004). Další kapitoly této práce jsou z výše uvedených důvodů věnovány především pěvcům skupiny *Oscines*.

Cílem této práce je podat ucelený přehled dosavadních vědomostí o behaviorální ekologii ptačího zpěvu s důrazem na intraspecifické interakce mezi jedinci obou pohlaví, neboť právě ty prozrazují význam samotné komunikace. Část práce je věnována také samotné struktuře zpěvu, která je klíčová pro pochycení funkčních aspektů ptačí komunikace.

1.2. Klasifikace vokalizace

Ptáci mají oproti savcům dva zdroje zvukové produkce. Jsou jimi dvě průdušinky (bronchi), tvořící vokální orgán syrinx. Obě části syrinxu mohou produkovat buď stejný zvuk a tím zdvojovat celkovou hlasitost, nebo může každá část zvlášť přispívat k různé části zpěvu. Příspěvky obou částí syrinxu k celkové akustické produkci přitom nemusejí být symetrické. Např. Notebohm (1971) při pokusu s oddělením levého hypoglosálního nervu pěnkavy (*Fringilla coelebs*) zjistil, že levá část syrinxu přispívá k většině tónů ve zpěvu. Podrobné sledování spektrogramu Borrorem a Reesem (1953,1956) prozradilo, že zpěvy lesňáčka kápoitého (*Wilsonia citrina*) a drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) často obsahují části s výrazně rozdílnou frekvencí, a musí být tedy produkovány dvěma různými zdroji (Baptista & Gaunt 1994).

Druhá specifita u zvuků vydávaných ptáky je kódována rychlostí, rytmem, frekvencí nebo celkovou tónovou kvalitou (Becker 1982). Tónová kvalita je dána harmonickou strukturou zvuku (Davis 1964, Marler 1969). Veškerý obsah funkčně a strukturně odlišných typů vokalizace se nazývá repertoár. Dělíme ho na **volání** (calls) a **zpěv** (Baptista & Gaunt 1994). Jednotlivé úseky zpěvu nazýváme strofami, ty se dále obvykle skládají z jednotlivých motivů, či frází. Ty jsou tvořeny ze základních jednotek zpěvu, kterými jsou slabiky. Motiv se na rozdíl od fráze skládá z nestejných slabik (obr.1).



Obr.1. Popis zpěvu pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*). Spektrogram převzat od Laitao et al. (2004), popis částí převzat z Veselovský (2001)

Každý pták užívá různě velký repertoár **volání** pro komunikaci. Volání (nebo také vábení) je kratší a jednodušší než zpěv, avšak jeho uplatnění je daleko širší. Informuje o potravních zdrojích, slouží ke koordinaci aktivit párů, rodinných skupin nebo hejn. Rovněž signalizuje situaci při agresivních a sexuálních konfliktech. Výstražná volání (alarm calls) se často liší v závislosti na behaviorálním kontextu, přičemž nejčastějším typem jsou tíšňová a zaháněcí (mobbing calls) volání a hlasy oznamující přítomnost predátora (hawk alarm calls). V poslední době se ukazuje, že výstražný typ volání hraje významnou roli i na úrovni mezidruhové komunikace (Forsman & Monkkonen 2001). Repertoár volání se dosti liší mezi druhy. Někdy dosahuje až dvaceti různých typů. Hrubý odhad u pěvců se pohybuje mezi 5-10 typy, avšak například u kurovitých (*Galliformes*) je to až dvakrát více. Užití volání je často pohlavně specifické, mění se v průběhu sezony a v závislosti na fyziologickém stavu. Většina volání se zdá být vrozená, novější poznatky ale naznačují také získávání v průběhu života (Riebel & Slater 1998). I v rámci volání narážíme na dialekty (Marler 2004).

Ptačí **zpěv** je ve srovnání s voláním obvykle mnohem komplexnější a slouží k jiným funkcím (viz dále). Popis ptačího zpěvu (birdsong) je značně problematický a v průběhu let se k němu také různě přistupovalo. Hartshorne (1956) dělil produkci zpěvu na souvislou a nesouvislou. Typické souvislé zpěváky reprezentuje např. skřivan polní (*Alauda arvensis*) produkující dlouhý zpěv s krátkými intervaly ticha mezi jednotlivými strofami. Oproti tomu ptáci projevující se nesouvisle zpívají krátkým zpěvem (dvě až čtyři sekundy), rozděleným obvykle delšími pauzami. Interval ticha mezi jednotlivými strofami, tedy kadence, mohou být druhově specifické. Kadence je často v terénu používána pozorovateli ptáků jako významný determinační znak. (Beletsky 1989). Nejběžnější, ale také nejproblematictější, je charakterizování zpěvu pomocí velikosti repertoáru. Repertoár je charakterizován typy zpěvu, jimiž jedinec disponuje, případně slabikami, které tyto zpěvy tvoří. Druhy – a to i značně příbuzné - se mohou výrazně lišit ve velikosti repertoáru.. V čeledi strnadovitých

(*Emberizidae*) najdeme druhy jako strnádka vrabcovitá (*Spizella passerina*) s jediným typem zpěvu na straně jedné, a strnádka pětipruhá (*Aimophila quinquifasciata*) s 200 typy zpěvu na straně druhé, přičemž většina ostatních druhů tvoří v podstatě kontinuum pohybující se v rámci tohoto rozpětí (Marler & Isaac 1960, Groschupf & Mills 1982).

Velikost zpěvového repertoáru je obecně definována jako počet různých elementů nebo typů zpěvů, které je samec schopen produkovat. Problematika mezidruhového srovnání není dodnes zcela vyřešena. U druhů, jako je sýkora koňadra (*Parus major*), může být zpěv samce rozdělen do dvou kategorií (song types), charakterizovaných unikátní sekvencí elementů (Peake et al. 2005). U jiných druhů, např. u rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*), se zpěv skládá ze sekvence náhodně poskládaných elementů, vzácněji opakovaných ve stejném pořadí. V takovém případě je jako měřítko velikosti repertoáru počítán celkový počet elementů. Některé druhy mají v tomto směru přechodný styl zpěvu - například u budníčka většího (*Phylloscopus trochillus*) netvoří jednotlivé typy zpěvu homogenní kategorie, ale obsahují společné elementy (Gil & Slater 2000).

V otázce velikosti repertoáru naráží většina dosavadních studií na problém srovnatelnosti jednotlivých druhů či skupin ptáků, především pak v souvislosti s volbou vhodného měřítko či kvantitativně srovnatelné jednotky. Ve většině komplexních srovnávacích analýz velikosti repertoáru Read & Weary (1992) použili jako ukazatel počet typů zpěvu (song types) a počet elementů. Ačkoliv je to dobrý kompromis, není takový přístup zcela vhodný, což je zjevné z následujícího příkladu. Rákosník proužkovaný (*Acrocephalus schoenobaenus*) byl zařazen mezi druhy s obrovským (největším možným) repertoárem díky své schopnosti kombinovat, přestože jeho repertoár obsahuje přibližně 60 elementů. V kontrastu s tím strnádka zpěvná (*Melospiza melodia*) má repertoár o 15 typech zpěvu a každý obsahuje průměrně pět elementů. Celkové množství "materiálu" zpěvu je tedy stejné, a tak není tedy zcela jasné jeho zařazení do jiné skupiny. Zatím zřejmě nejpoužitelnější srovnávací jednotkou míry velikosti repertoáru se zdá být celková délka (čas) repertoáru. Ta je rovna součtu sekund délky všech rozdílných elementů v repertoáru (Irwin 2000). Nervový mechanismus odpovědný za skladování informací je pravděpodobně stejný jak pro velikost repertoáru, tak pro délku částí zpěvu. Z tohoto důvodu se délka repertoáru zdá být nejlépe použitelným měřítkem pro mezidruhové srovnávací analýzy.

Zpěv může být také klasifikován podle charakteristik nezávislých na konkrétním obsahu. Jde především o kvantitativní vlastnosti, jako je čas strávený zpěvem, rychlost zpěvu, délka nebo amplituda. Terénní studie ukazují, že i tyto znaky jsou předmětem sexuální selekce a jejich vypovídací hodnota není tedy nikterak bezvýznamná. Významu zpěvu v sexuální selekci se věnuje celá kapitola 2.5.

2. Funkce zpěvu

Pokud se chceme zabývat nějakou problematikou, musíme si nejdříve položit základní otázku, na kterou hodláme odpovídat. Při hledání smyslu ptačí vokalizace je ta nejzjevnější otázka: Jaký mají ptáci důvod ke zpěvu? Univerzální hypotézu vyslovili Krebs & Dawkins (1984). Jejím základem je skutečnost, že zvířata signalizují pouze tehdy, je-li to v jejich zájmu a pokud jim to poskytuje vlastní výhodu. Primárně jde tedy pouze a jedině o vlastní užitek, nikoliv o snahu kooperovat nebo být vůči někomu altruistou.

Ve světle tohoto postulátu se nezdá co nejhlasitější hlasová produkce z viditelného, často co nejvyššího místa na stromě, ideální cestou ke zvýšení vlastního fitness. Už kvůli času strávenému něčím jiným než sháněním potravy nebo vystavováním se riziku predace. Přes veškerou vznešenost tohoto chování jde především o sex. Z reprodukčního a evolučního pohledu jde o to vyslat své geny napříč generacemi. Samci vábí samice k párování a stimulují je k páření. Zpěv je také určen jiným samcům, ale hlavní smysl úsilí je získat přístup k místům,

kteřá jsou prostorem pravděpodobně v budoucnu obývaným samicemi, a tedy místem potencionálního hnízdění. Význam samčího teritoria samozřejmě nespočívá jen v budoucí přítomnosti samice a hnízda, ale také v dostupnosti zdrojů, jimiž je kvalita teritoria často definována. To však spolu úzce souvisí.

Cílem tohoto oddílu je shrnout dosavadní znalosti mechanismů a evolučního pozadí vnitro- a mezipohlavních vokálních interakcí u ptáků.

2.1. Zpěv jako soubor funkčních jednotek

Celkovou výslednou podobu zpěvu definují druhově specifická pravidla. Jsou užívána k organizaci a určují souvislost signálu s okolím. Sekvence mohou být regulovány rychlostí změn nebo uspořádáním jednotlivých motivů, jejich počtu apod. Informace, jež je podávána zpěvem, může být modifikována změnou fyzikální (akustické) struktury. Jednotlivé druhy mohou obměňovat zpěv nejrozmanitějšími způsoby. Zástupci z různých vývojových větví používají různé zpěvy, aby poskytly různé informace o chování. Základní znaky zpěvu jsou paradoxně často bližší u nepříbuzných druhů. Dosud víme jen velmi málo o tom, jak ptáci vnímají širokou variabilitu zpěvu a jak ji používají pro rozlišování. Dosavadní výzkumy se soustřeďují především na to, jakou vyvolávají různé typy zpěvů reakci u posluchačů stejného nebo opačného pohlaví. Bohužel, i přes množství pokusů máme v tomto ohledu k dispozici jen velmi omezené vědomosti. Klíčovou otázkou není, jak pták reaguje na různé zpěvy či jejich části, ale jestli reaguje různě a zda konkrétní typ zpěvu koreluje s rozdílným typem chování u posluchače.

2.1.1. Význam strukturních proměnných

Pro začátek je asi nevhodnější podívat se na význam struktury ptačího zpěvu. Celková struktura je dána konkrétními charakteristikami, mezi které patří rytmicita, kompozice, struktura elementů, syntax a celkové spektrum. Při přenosu prostředím jsou vlastnosti těchto proměnných značně ovlivněny akustickou degradací. Dá se předpokládat, že ty nejméně zkreslené a nejvíce variabilní parametry budou mít velký význam pro komunikaci, tzn. ponese klíčové informace. Problematika vlivu charakteristických částí na vyvolání teritoriální odpovědi byla zkoumána např. na střízlíkovi obecném (*Troglodytes troglodytes*) (Holland et al. 2000). Zjistilo se, že nejdůležitější roli v teritoriální signalizaci hraje ve zpěvu střízlíka struktura jednotlivých elementů (rozdíly ve frekvenci, amplitudě a délce). Přestože rytmus, syntax a celkové spektrum jsou v teritoriální signalizaci spíše méně důležité, i tyto parametry hrají při rozpoznávání jistou roli. Tak např. vnitrodruhové rozpoznávání zpěvu u sýkory koňadry (*Parus major*) je velmi rychlé. Weary (1991) zjišťoval, zdali koňadra rozlišuje na základě frekvence a délky slabik nebo celého zpěvu. Přestože ptáci zřejmě využívali všechny akustické parametry, nejvýznamnějším rozlišovacím znakem byla frekvence a následně délka jednotlivých slabik. Díky tomu může pták rozlišit jedince dříve, než přednese celý zpěv. U strnada zahradního (*Emberiza hortulana*) byla největší variabilita ve frekvenci mezi samci zjištěna na úrovni slabik, přičemž nejvíce kolísaly úvodní slabiky zpěvu (Osiejuk 2004). To naznačuje možný potenciál pro rozlišování jednotlivců podobným způsobem jako u koňadry. U všech tří výše zmíněných (navíc málo příbuzných) druhů hrají zřejmě hlavní roli v individuálním rozpoznávání a v důraznosti signálu obsaženém ve zpěvu především frekvenční charakteristiky. Frekvence by tedy mohla být tou důležitou proměnnou v komunikaci, sloužící k individuálnímu rozpoznávání.

2.1.2. Song types a song categories

Velmi důležitým problémem v komunikačních studiích je určit základní jednotku pro analýzy. Typy zpěvu (song types) jsou široce užívány výzkumníky jako základní jednotka pro hodnocení komplexity u mnoha ptáčích druhů. U přibližně 75% pěvců skupiny *Oscines* disponují samci dvěma nebo několika (výjimečně až stovkami) typy zpěvu (song types) (MacDougall-Shackleton 1997). Některé dřívější studie pracovaly s hypotézami, že všechny typy zpěvu poskytují stejnou informaci. Za primární smysl více typů zpěvu bylo považováno zvýšení diverzity stimulů, snížení přizpůsobení posluchače nebo redukce jednostranného namáhání syringeálního aparátu (Searcy 1992). Recentní studie však indikují užívání rozdílných typů zpěvu v odlišných kontextech, které naznačují různorodou funkci.

Výběr určitých typů zpěvu pro konkrétní situace byl zjištěn u střízlíka páskovaného (*Thryothorus pleurostictus*), který užívá kolem 20 různých typů zpěvu (středně velký repertoár). Druh zpívá více typy zpěvu v přítomnosti cizí samice a jeden konkrétní zpěv ve společnosti vlastní partnerky. V sousedských interakcích zpívá těmi typy, jež sdílí se sousedem. V případě vyrušení neznámým samcem volí opět jiný repertoár (Trillo & Vehrencamp 2005). Tři druhy amerických lesňáčků: lesňáček lejskovitý (*Setophaga ruticilla*), l. žlutotemenný (*Dendroica pensylvanica*) a l. žlutý (*D. petechia*) mají každý dva typy zpěvu. U všech tří druhů je jeden typ používán u nerušených a nespárovaných samců, zatímco druhý typ je běžnější po spárování a během teritoriálních interakcí. Podobné užití dvou typů zpěvu můžeme sledovat u hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) (Bjorklund 1989, tato práce). Dva typy zpěvu byly zjištěny i u strnada obecného (*Emberiza citrinella*) (Hiatt & Catchpole 1981) a mnoha dalších. Pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) umí zpívat 2-4 typy (Riebel & Slater 2000). Strnad luční (*Miliaria calandra*), mající dva typy repertoáru, odpovídá na každý z nich song matchingem, tedy tím stejným typem (McGregor 1986).

U ptáků s malým repertoárem je typ zpěvu (song type) definován nejjasněji, protože zde každý typ plní jinou behaviorální funkci. (Bjorklund 1989). U druhů s velkým repertoárem se taková definice typu zpěvu poněkud ztrácí. Slavík (*Luscinia megarhynchos*) je schopen produkovat obrovské množství vokalizace popisované stovkami typů. Jak vyplývá z recentních studií, velké repertoáry se vyvinuly především pod sexuální selekcí, a ne pod tlakem teritoriálního soupeření. A tak velké množství typů zpěvu pravděpodobně nemá funkci na úrovni behaviorálních interakcí, ale na úrovni prezentace vlastních kvalit v podobě schopnosti pojmout velký repertoár (Laisler & Catchpole 1992). U druhů s tak velkým repertoárem je pak jistá charakteristika zpěvu použita pro rozlišení do kategorií, které mohou do jisté míry významově splývat se song types u druhů s menším repertoárem.

Ve velké rozmanitosti slavičího repertoáru převažuje jedna kategorie, a to hvízdavý zpěv (whistle song). Od ostatních částí zpěvu se liší syntakticky a akusticky. Zatímco "normální" zpěv se skládá ze sérií strukturně odlišných elementů, whistle song obsahuje série modifikovaných, případně neupravovaných opakujících se hvízdů. Hvízdavý zpěv je zpestřen různými intervaly bez zjevné organizace. Slavík reaguje více na zpěv obsahující větší množství hvízdavých částí než na zpěv bez hvízdů. Rovněž za přítomnosti hvízdů reaguje song matchingem. Přítomnost a variabilita whistle songu má tedy u slavíka zásadní význam v samčích interakcích (Naguib et al. 2002). U pěnkavy (druh s malým repertoárem) se všechny typy zpěvu skládají ze dvou strukturně odlišných částí (obr.1). První, označovaná jako trylek (trill), je série dvou až pěti frází opakujících se slabik. Druhá, koncová část, je mnohem komplexnější, skládá se z krátkých, většinou neopakujících se slabik a je označována anglickým termínem flourish, což by se dalo přeložit jako „květnatá“ část či fanfára, spíše ale jde o zvukomalebné označení (Leitao 2004). Samci často zpívají nekompletní zpěv bez koncové části, ale jeho funkce je zatím neznámá. V samčích interakcích vyvolává nejsilnější reakci dlouhý trill a krátký flourish, zatímco samice upřednostňují dlouhý

flourish. Odlišná preference u samců a u samic naznačuje střed zájmů mezi intra- a intersexuální selekcí (Leitao 2002).

2.1.3. Soft songs

Kromě “klasické“ vokalizace pěvců, které se zeširoka věnují v celé své práci, je třeba krátce zmínit i méně častý, ale významný způsob dorozumívání pomocí záhadného, ne příliš často zkoumaného tichého zpěvu. Zpěv o malé amplitudě, často nazývaný “soft song“ nebo také “quiet song“ (Dabelsteen et al. 1998), je produkován samci pěvců ve dvou odlišných kontextech. U některých druhů, jako lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) a sýkora koňadra (*Parus major*), je soft song používán pouze při námluvách (Dabelsteen et al. 1998), zatímco u jiných (*Zonotrichia albicollis*, *Turdus iliacus*, *Melospiza melodia*) je produkován pouze při agresivních setkáních (Dabelsteen et al. 1998, Anderson et al. 2007). Kos černý (*Turdus merula*) a pěvuška modrá (*Prunella modularis*) využívají zpěv jak při námluvách, tak při agresi (Dabelsteen & Pedersen 1990, Dabelsteen et al. 1998).

Protože je soft song velmi málo probádaná část ptačí komunikace, nebudu se mu již více věnovat. Pro úplnost jsem ho však zařadil do této kapitoly.

2.2. Velikost repertoáru: velké vs. malé repertoáry

Vysvětlení rozdílů ve velikosti repertoáru u různých druhů pěvců bylo jedním z primárních zájmů výzkumů. Velký potenciál odhalit korelaci mezi repertoárovou velikostí a fylogenetickou příslušností či ekologickými podmínkami mají především srovnávací studie. Ideální by bylo užít takové studie pro mezidruhové, případně mezipopulační srovnání. Nezbytným předpokladem k provedení takových studií je především dokonalá znalost fylogenetických vztahů jednotlivých druhů v rámci vyšších taxonomických jednotek, aby bylo možné říci, jak dlouhou dobu se určitá vokální charakteristika nezávisle vyvíjela. Takovýchto studií bylo však do ještě zcela nedávné doby jen minimální množství, proto naše dosavadní znalosti jsou v tomto ohledu dosti omezené.

Ve třech mezidruhových srovnáních prováděných v sedmdesátých a osmdesátých letech dvacátého století, zabývajících se velikostí repertoáru, nebyla fylogeneze dosud známa (Kroodsma & Byers 1991). Výsledky každé studie jsou dále používány jako předpoklad pro další výzkumy. Například hustota hnízdicích samců, tedy vliv možné frekvence vzájemných interakcí, byla pozitivně korelována s velikostí repertoáru (Kroodsma 1977, Catchpole 1980). Kroodsma (1977) rovněž našel korelaci mezi stupněm polygynie (což je běžně užívaná charakteristika korelující s mírou sexuální selekce) a velikostí repertoáru. V následujících studiích byl však zjištěn opačný trend např. u rákosníků r. *Acrocephalus* (Catchpole 1980). U některých skupin se vztah mezi pohlavním výběrem a velikostí repertoáru nepodařilo najít vůbec (Nowicki et al. 1998). Vysvětlení rozporných výsledků tohoto vztahu u různých druhů není vůbec jednoduché. Je možné, že pokud sexuální selekce ovlivňuje spíše učení a ne jeho vyústění v behaviorálních interakcích, může být lepším ukazatelem samičího výběru míra schopnosti samců učit se. Přitom zřejmě ani tak nezáleží na tom, jak moc je samec schopen se naučit, ale jak dobře (Nowicki et al. 1998). O samičím výběru však pojednává jiná kapitola.

Porozumět malému repertoáru o několika málo typech zpěvu je někdy těžší než porozumět velkému. A to především proto, že se pravděpodobně nevyvíjí pod sexuální selekcí. V kontrastu s velkými repertoáry se zdá, že malé repertoáry se vyvíjely primárně na základě vnitrosexuálních (samčích) interakcí. Hlavní teorie vysvětlující existenci malých repertoárů předpokládají, že jejich hlavní funkcí je znemožnit posluchači odhalit, kolik samců současně zpívá, případně že malé velikosti repertoárů zpěvu slouží jako mechanismus, jak se vyhnout svalové únavě hlasového aparátu (Slater 2003). Nejpravděpodobnější se zdá být

tvrzení, že jednoduchý zpěv se dá efektivně použít při vzájemných interakcích, kdy samci využívají překryv zpěvu soka (song overlapping), případně přecházení na jiný typ zpěvu (song switching) pro signalizaci vlastní agrese apod.

2.3. Denní charakteristiky ptačí komunikace

Denní aktivita ve zpěvu se mezi jednotlivými druhy liší. Na mezidruhově úrovni jsou znát velké rozdíly v načasování vrcholů hlasové produkce jak během dne, tak v průběhu sezóny. Rovněž panuje značná nejednotnost v chování, jež zpěv doprovází. Některé druhy nevykazují žádný vrchol v průběhu dne, jiné druhy zpívají nejvíce před rozbřeskem (dawn chorus), přes den nebo večer (dusk chorus). Vokální aktivita se zpravidla zvyšuje při intenzivnějších sociálních interakcích. Celkově lze však říci, že ptáci zpívají nejvíce na začátku a na konci své denní aktivity (Thomas 1999). Dawn chorus je jedním z nejdůležitějších aspektů denní periody ve zpěvu ptáků. Vokalizace jednotlivých druhů začíná většinou 30-60 minut před rozedněním, kdy teritoriální samci mnoha druhů zpívají velmi intenzivně. Kolem východu slunce přijde relativní ticho a dále pokračuje hlasová produkce s poněkud menší intenzitou. Smysl denního rytmu v aktivitě zpěvu je méně zjevný než denní cykly jiných behaviorálních aktivit, jako například pohybu a hledání potravy. Pokud chceme pochopit význam denní aktivity ve zpěvu a dawn chorus samotný, je třeba podchytit co nejvíce druhů a individuální variabilitu. Některé znaky denní vokální aktivity ze starší literatury shrnul Staicer et al. (1996).

1. Začátek vokální aktivity se u různých druhů liší. Je obvykle druhově specifický a jednotlivé druhy se tedy přidávají každé ráno k chóru v předpověditelném pořadí.
2. Jednotlivé druhy končí svou denní aktivitu ve víceméně převráceném pořadí, než v jakém ráno se zpěvem začínaly, ale uspořádání není tak striktní, jako je tomu ráno
3. Čas, ve kterém různé druhy začínají zpívat, určuje světelná intenzita. Většina druhů obvykle začíná zpívat za nižší světelné intenzity, než za jaké končí se zpěvem ve večerních hodinách.
4. Začátek zpěvu ovlivňuje i počasí, světelná intenzita je však nejdůležitější
5. Načasování začátku a konce zpěvu se mění se zeměpisnou šířkou, a tedy rozdílným načasováním rozbřesku.
6. Začátek a konec zpěvu za větší světelné intenzity než v nižších zemských šířkách probíhá v Arktidě; i tak se načasování řídí světelnou intenzitou a časově koliduje s denní dobou, kdy se světelná intenzita mění nejvíce.
7. Celkově vzato, druhy mají v rámci taxonomických skupin podobné načasování vokální aktivity, vzájemně příbuzné druhy tedy začínají zpívat za podobné světelné intenzity.
8. Druhy se liší v charakteru hlasové aktivity v průběhu sezony.
9. Aktivita se mění s fází hnízdění.
10. Jak postupuje hnízdní sezona, zpěv v dawn a dusk choru zabírá čím dál tím větší část celodenní vokální aktivity.

Existuje dlouhý seznam hypotéz, vysvětlujících denní a sezonní rytmus v hlasových projevech ptáků. Vzhledem k tomu, že detailní rozbor této konkrétní problematiky není cílem této práce, pokouším se dále o generalizující shrnutí.

Celkově lze rozdělit hypotézy vysvětlující časově vymezený vrchol aktivity do tří velkých skupin (Staicer et al. 1996):

1. Sezonně vyšší intenzita zpěvu během dawn choru může být vysvětlena hladinou hormonů. Zvýšení hladiny testosteronu obecně podněcuje ke zpěvu a k receptivitě na něj.

Pokud je dawn chorus atributem vrcholu testosteronové hladiny, pak se dá očekávat, že sezonně se měnící intenzita dawn choru odpovídá sezonním výkyvům v hormonální koncentraci. Data od teritoriálních temperátních ptáků naznačují, že hladina testosteronu je nejvyšší pouze v době hnízdění, což koresponduje s načasováním dawn choru (Wingfield & Hahn 1994). Zpěv konspicivních samců a jejich zapojení v teritoriálních interakcích stimuluje zpěv, teritoriální chování a zvýšení hladinu testosteronu (Wingfield et al. 1990). Zdá se také, že vlastní zpěv ptáka může způsobit růst gonád, a tím pádem i produkci hormonů (Wingfield & Farner 1993). Tato hypotéza (self-stimulation hypothesis) navrhuje, že dawn chorus může být způsobem regulace sezonního růstu gonád a produkce jejich hormonů. Dawn chorus by potom měl regulovat připravenost jedince na sociální interakce.

2. Další okruh hypotéz se zabývá načasováním vrcholu intenzity zpěvu do konkrétní denní doby. Převažujícím hlediskem se zdá být především načasování sociálních interakcí: např. v případě dawn choru by se tedy samci mohli snažit upoutávat potencionální partnerky v době nejvhodnější, čili v době, kdy hledají potravu a jsou nejvíce receptivní. Pokud tomu tak skutečně je, mělo by např. platit, že nespárovaní samci zvýší svou vokální aktivitu během úsvitu (Staicer et al. 1996).

Samice sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) preferují starší samce. Ti začínají zpívat v dawn choru dřív než samci jednoletí (Poesel et al. 2006), což dává samicím možnost hodnocení samčích kvalit podle věku. Starší samci sýkory lužní (*Parus montanus*) zpívají v dawn choru více než mladší (Welling et al. 1995). Bohužel o denní aktivitě ve zpěvu je známo jen málo, a proto čeká tato hypotéza na více dat. Jiná alternativa předpokládá stimulaci partnerek, a tudíž pozitivní ovlivňování hnízdního chování a růstu samičích gonád (Wingfield & Farner 1993). Např. samec slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) zpívá v noci v době, kdy není spárován. Po spárování zpívá převážně ve dne a během kladení své samice zvyšuje opět zpěv přes noc (Amrhein et al. 2002). To naznačuje možnost, že zpěv funguje jako faktor stimuluující samici ke kladení vajec. Tato skutečnost dobře koresponduje i se zjištěnou korelací prodlužování dawn choru a načasování kladení vajec partnerky u kosa černého (*Turdus merula*) a koňadry (*Parus major*) (Mace 1987, Cuthill & Macdonald 1990). Význam vokální komunikace mezi partnery v dawn choru naznačuje Gorissen & Eeans (2004), který prokázal oboustrannou výměnu signálů u sýkory koňadry právě v této době. Samice zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) vystavené více samčímu zpěvu se věnovaly intenzivněji stavbě hnízda. Oproti tomu jiní samci na playback nereagovali, což naznačuje jeho směřování k samicím (Mota & Depraz 2004). Vliv zpěvu na hnízdní chování samic je nepopiratelný a větší intenzita zpěvu v dawn choru pravděpodobně přispívá ke správné stimulaci. Další možnost je mate guarding (hlídání samice). Samci zpívají za rozbřesku, protože se snaží uchránit partnerky před mimopárovými kopulacemi (EPC), které jsou běžné a mohou značně ovlivnit reprodukční úspěšnost. Zpěv může redukovat EPC, protože odrazuje konkurenční samce a utvrzuje svazek se samicí demonstrací jeho plné síly a kvality. Na jednu stranu se nezdá, že by dawn chorus měl význam při obhajobě teritoria, protože nejčastější vpády do teritoria byly u mnoha druhů načasovány na jinou dobu, než je dawn chorus. Oproti tomu se objevuje řada důkazů o jeho zapojení do systému teritoriální obrany. Intenzita zpěvu u střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*) v dawn choru stoupla, když byl pták den před tím vystaven teritoriálnímu konfliktu (Amrhein & Erne 2006). Zdá se, že pro rezidentní samce slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) je zpěv v dawn choru prostředkem k oznamování a udržování teritoria, zatímco pro samce bez teritoria slouží k hodnocení a zjišťování obsazenosti biotopu jinými samci (Amrhein et al. 2004), což poukazuje na význam dawn choru i při obhajobě teritoria. Sociální situace je při rozednění značně nestabilní, a tak by mohl dawn chorus hrát roli v hodnocení sousedů a jejich vzájemných vztahů, jak bylo již zmíněno u mladých slavíků. Modřinka (*Parus caeruleus*) získává před rozedněním informace

od okolních zpívajících samců a ty pak využívá v teritoriálních interakcích (Poesel et al. 2004).

Rovněž nelze opomenout teorii handicapu. Při hlasové produkci před rozbřeskem na sebe vokalizující samec upozorňuje, a tak se může stát snadněji kořistí jak nočních predátorů, kteří za svítání snižují aktivitu, tak denních, kteří lovit začínají. Pokud i přesto přežívá, reflektuje to jeho kvality a samice podle toho může volit (Moller et al. 2005).

3. Do poslední skupiny spadají hypotézy zahrnující tlak prostředí. Ptáci by mohli zpívat více za rozednění, protože atmosférické podmínky jsou v této denní době k přenosu zvuku nejvhodnější (Henwood & Fabrick 1979). Špatná viditelnost v čase rozbřesku může znesnadnit shánění potravy, a proto zpěv je rozumným naplněním "volného času". Další hypotéza se týká energetického rozvrhu. Vzhledem k možnému příchodu nečekaných podmínek je ráno nejvhodnější dobou ke zpěvu, neboť ptáci shromažďují mnoho energie pro přežití chladných nocí. Pokud chladná noc nepříjde, mají ptáci ráno přebytek energie, který si mohou dovolit investovat do zvýšené hlasové produkce (Hutchinson et al. 1993).

Z uvedených publikací vyplývá, že dawn chorus slouží především k získávání informací o ustanovených teritoriích a jejich vlastních. Na základě informací získaných během dawn choru mohou samci i samice přizpůsobovat své chování při obhajobě teritorií a při pohlavním výběru

2.4. Funkce zpěvu v teritoriálních interakcích

Teritorium může být definováno jako víceméně stabilně obsazené území, které je obýváno a bráněno konkrétním jedincem po určitou dobu jeho života. V důsledku konečné velikosti vhodného prostoru v prostředí splňujícím nároky konkrétního druhu vzniká obvykle sousedství několika teritorií s dlouhodobými a stabilními vzájemnými interakcemi jejich majitelů. Změny v hodnotě prostředí, hnízdních statutů partnerů a kondici sousedů vyžadují neustálou výměnu informací potřebných k hodnocení okolí. Na základě vyhodnocení takových informací ptáci volí vhodný typ chování. Komunikace je v jistém slova smyslu prostředkem pro získání adaptivních výhod pro signalizujícího i posluchače. Selektivní tlak ovlivňující evoluci schopnosti vnímat je u ptáků do značné míry ovlivněn aspektem teritoriality. Existuje několik zásadních schopností příjemce signálu, jež jsou zjevnou adaptací ke zvýšení efektivity teritoriální obrany. Patří mezi ně určení vzdálenosti, identifikace a výběr vhodné reakce. Pro hodnocení okolní situace je nejzákladnější schopnost identifikace jedinců a odhad jejich vzdáleností (McGregor 1993).

2.4.1. Rozpoznávání

2.4.1.1. Přenos zpěvu a odhad vzdálenosti

Teritoriální zvířata schopná stanovit, zdali je signalizující jedinec uvnitř nebo mimo teritorium, mají výhodu ve dvou směrech. Za prvé redukuje náklady vynaložené na přiblížení a určení pozice jedince. Za druhé minimalizují risk zranění, které je možno utřít v blízkosti někoho jiného, často oprávněného majitele sousedního teritoria.

Vliv vzdálenosti na šíření a změnu parametrů zvuku produkovaného zvířaty je dobře znám (Naguib & Wiley 2001). Se vzdáleností se zmenšuje amplituda a zvyšuje se stupeň degradace signálu. Degradace je způsobena přítomností překážek, jako jsou stromy a jiná vegetace. Nepravidelné fluktuační změny v amplitudě bývají zaviněny např. změnami rychlosti proudění vzduchu, tedy větrem. Klíčem k určení vzdálenosti může být míra degradace, protože na rozdíl od amplitudy není ovlivněna chováním signalizujícího (McGregor 1993).

Playbackové experimenty prokázaly schopnosti rozlišit vzdálenost u mnoha druhů (Naguib et al. 2000). Ptáci reagují na zpěv poznamenaný větší degradací méně než na zpěv

nedegradovaný. Na málo ovlivněný zpěv reagují často tichým přiblížením, kdežto na zpěv simulující větší vzdálenost pouze zpěvem z větší vzdálenosti.

2.4.1.2. Individuální rozpoznávání

Rozpoznávání je bazálním aspektem veškerých sociálních interakcí. Při interakcích je třeba rozlišovat mezi několika nestejnými úrovněmi identifikace. Mezi ně patří rozpoznávání pohlaví, partnera, členů rodiny, přátel, sousedů, nepřítele, predátora nebo kořisti. Je definováno jako zařazování konkrétního jedince do určité skupiny podle jeho unikátních charakteristik, které jej odlišují od ostatních (Dale et al. 2001). Při rozpoznávání na základě vokální signalizace identifikuje posluchač konkrétního volajícího jedince na základě unikátních znaků v hlasovém projevu; identifikace dotyčného jedince je následně využívána při nejrůznějších interakcích. I pro zvířata je důležité vědět, kdo je kdo (Tibbetts & Dale 2007). Já se zde zabývám funkcemi zpěvu, a tak následující řádky budou zaměřeny čistě na rozpoznávání podle zpěvu u pěvců.

Etologové nejdříve zkoumali vokální rozpoznávání jako součást generálního programu na vysvětlení organizace a vnímání zpěvu. Úspěchy na tomto poli posunuly studie na úroveň dialektů, rozpoznávání mezi sousedy a cizími a mezi sousedy navzájem. Nejzajímavějším zjištěním, vycházejícím z těchto prací, je, že schopnost rozpoznávat sousedy podle zpěvu ovlivňuje velikost repertoáru daného druhu (Kroodsma 1976, Falls 1982). Mnoho prací se věnuje rozpoznávání potomků a rodičů, například u koloniálně hnízdících ptáků. V této kapitole se zaměřuji především na interakce dospělců v rámci teritoriálního chování.

Terénní studie rozpoznávání sousedů odkryly mnoho komplikací. Jedním ze základních a nejdůležitějších problémů je nalezení způsobu, kterým by bylo možno stanovit rozpoznávací schopnosti. Pokud totiž pták neprojevuje různé chování při odpovědi na rozdílné zpěvy, může to mít několik příčin: 1) Jedinec nerozpoznává, a tak nemůže odpovědět různě. 2) Zpěv stimuluje oběma způsoby sociální situaci, na kterou se reaguje stejným způsobem. 3) Výzkumník selhal ve vyvolání odpovědi, nebo naopak neumí odpověď rozpoznat (Stoddard 1996). Srovnávací studie o rozpoznávání sousedů mezi druhy s různou velikostí repertoáru byly založeny na předpokladu, že sociální podmínky, jako je teritorialita, jsou podobné mezi příbuznými druhy, a tak rozdíly v odpovědích musí být dány rozdíly v rozpoznávací schopnosti posluchače.

2.4.1.3. Vokální kódování identity

Výsledky dosavadních výzkumů naznačují, že identita jedince (samce) je v hlasovém projevu (zpěvu) u pěvců kódována čtyřmi možnými způsoby: (1) Každý jedinec používá unikátní typ zpěvu nebo soubor typů zpěvu (repertoár). Tato strategie byla zjištěna např. u strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) (Beecher et al. 1994). (2) Každý jedinec může sdílet typ zpěvu s jiným jedincem (song sharing), ale přesto zůstává každý v rámci tohoto sdílení rozeznatelný. Tuto strategii zřejmě využívá např. strnádka růžovozobá (*Spizella pusilla*) (Nelson 1989). (3) Unikátní spektrální či hlasové charakteristiky mohou být zahrnuty ve všech hlasových projevech jedince. Tato situace je známa např. u sýkory koňadry (*Parus major*) (Weary & Krebs 1992). (4) Sekvence, ve kterých se typy zpěvu objevují, mohou také vypovídat o individuální variabilitě. To však zatím zůstává neotestováno. U druhů s obrovským repertoárem nemusí být ani čtyři výše uvedené mechanismy k individuální identifikaci samostatně postačující – příkladem může být např. špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) (Gentner & Hulse 1998). U těchto druhů může poskytovat identifikační informace stupeň organizace repertoáru. Uspořádání je ve zpěvu klíčem k poznání jednotlivců např. u červenky obecné (*Erithacus rubecula*), u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) jen částečně (Naguib & Todt 1998). Červenka má repertoár o 100-250 elementech na jednoho jedince. Variabilita se zde pohybuje v rámci určitých pravidel, a tak jsou ptáci schopni

rozeznat nejen narušitele, ale také sousedy navzájem (Brindley 1991). Zatím se však neví, zdali červenka provádí rozpoznávání na základě jednotlivých elementů či celých sekvencí.

2.4.1.4. Velikost repertoáru vs. rozeznávání sousedů

Kroodsma (1976) poprvé přišel s myšlenkou, že velikost repertoáru interferuje se schopností rozpoznávat souseda a narušitele. Bylo navrženo teoretické vysvětlení, proč by zvýšení velikosti repertoáru mělo snížit schopnost rozpoznávat sousedy (Stoddard 1996): (1) Jak se repertoár zvětšoval, operační paměť posluchače přestávala stačit na přibývajícím množství podnětů k rozlišení a kategorizování. (2) Každý zpěv je oproti velkému počtu ostatních zpíván méně často, a tak je posluchači dán menší čas na to, aby se konkrétní klíčové zpěvy naučil. (3) Rozdíly mezi typy zpěvu se zmenšily, čímž se zpěv samců stal podobnějším a začal mást posluchače. Srovnávací studie tyto teorie do značné míry podporují. Druhy s malým repertoárem rozpoznávají sousedy a narušitele velmi dobře, druhy se střední velikostí repertoáru (kolem 10 zpěvů) reagují méně a druhy s velkým repertoárem nerozlišují vůbec (Falls 1982). Celkově lze tuto závislost považovat za platnou především na škále cca 1 – 25 typů zpěvu, tedy spíše u druhů s menším repertoárem. U druhů s velkým repertoárem se tato závislost projevuje vzácněji.

2.4.1.5. Dear enemy efekt

Studie zaměřené na sousedské rozpoznávání těží z dear enemy efektu, což je tendence teritoriálních ptáků vykazovat nižší agresi vůči známým jedincům, čili sousedům. Důvodem je nepotřeba tropit povyk, když se soused ozývá ze svého vlastního teritoria, kde se normálně projevuje. Pokud však zpívá poblíž pták neznámý, jedná se pravděpodobně o jedince shánějícího vlastní teritorium nebo EPC, a tedy o nechtěného narušitele, který ohrožuje suverenitu majitele teritoria. Rezidentní samec tedy reaguje slaběji na samce sousedského a silněji na neznámého. Průkazný rozdíl mezi odpovědí na souseda a narušitele lze považovat za důkaz o schopnosti tyto 2 kategorie rozpoznat. Rozlišení mezi jednotlivými sousedy je však obvykle složitější než rozlišení souseda a narušitele. První případ vyžaduje pouze schopnost odlišit známé a neznámé, kdežto rozlišení mezi známými jedinci navzájem znamená třídit informace do mnoha skupin podle určitých charakteristik – a to je zřejmě mnohem náročnější (Stoddard 1996).

2.4.1.6. Song sharing

Kombinace velikosti teritoria, věrnosti danému okrsku a učení zpěvu často vyústí v sousedství ptáků, kteří sdílejí typy zpěvu (song sharing). Sdílení zpěvu u sousedů může vést až k extrémní podobnosti mezi jednotlivými ptáky. Sdílení repertoáru je zajímavý znak ptačí komunikace, protože je často používáno v samčích interakcích (song matching). Charakter sdílení zpěvu se často odráží v úspěšnosti při ustanovení a obhajobě teritoria; jde tedy především o chování spojené s teritorialitou.

2.4.1.6.1. Song sharing a rozpoznávání

Mnoho, pokud ne dokonce většina druhů, u nichž bylo zjištěno rozlišování sousedů a narušitelů, vykazovala sdílení zpěvu (Stoddard 1996). Song sharing může ulehčit rozlišování narušitele, protože sousedi zpívají navzájem sobě podobně, na rozdíl od nově příchozích. Objevuje se však i opačný názor, tedy že podobnost ve zpěvu by mohla dokonce znemožnit individuální rozpoznávání jednotlivců podle zpěvu. Schrodeder & Wiley (1983) navrhli ovlivnění identifikace sousedů sdílením zpěvu na základě svého výzkumu na sýkoře rezavoboké (*Parus bicolor*). Druh je znám značným sdílením zpěvu, je schopen rozlišovat narušitele od sousedů, ale nikoliv sousedy od sebe. Podobné ovlivnění bylo zjištěno i u sýkory

koňadry (*Parus major*) (McGregor & Avery 1986), ale rozpoznávání jednotlivých sousedů není zcela vyloučeno (Stoddard 1996).

Přestože sdílení zpěvu (song sharing) většinou zcela nevyklučuje schopnost rozlišovat sousedy, může dát paradoxně příležitost narušitelům. Samec, který hledá teritorium, se může vloupat mezi teritoria několika vzájemně sousedících samců a naučit se jejich sdílený zpěv. Ten pak může využít jako nástroj pro zmatení rezidentních samců, kteří nejsou schopni zpěv rozlišit od ostatních samců – tento jev je ústředním tématem tzv. hypotézy akustických mimikry (*Acoustic mimicry hypotheses*). Takovýmto způsobem obýval své teritorium, které bylo součástí teritorií jiných samců, samec strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) (Arcese 1990). Přestože rezidentní samci obvykle rozpoznají cizího jedince, v tomto případě jej nejsou schopni odlišit od ostatních sousedů. Sdílení zpěvu může samozřejmě znesnadnit začlenění samců ze vzdálenějších míst čistě proto, že nejsou schopni naučit se příliš odlišný zpěv. Pokud se jim to i přesto podaří, můžou mít nadále problém s rozpoznáváním sousedů a dalších narušitelů, což jim ztěžuje udržení teritoria mezi ostatními samci.

2.4.1.6.2. Song sharing vs. úspěšnost v samčích interakcích

Protože se zpěv skládá z různých strukturálních částí může být předmětem sdílení zpěvu i různá stavební úroveň vokálního repertoáru. Sdílení základních elementů se může lišit od sdílení typů zpěvu, které obsahují takové jednotky nižší úrovně (slabiky). Samci s velmi podobným repertoárem na úrovni slabik, mohou tvořit odlišné typy zpěvu na úrovni syntaktické. Rovněž mohou sdílet různé sekvence zpěvu zpívané v určitém pořadí. Sdílení na každé hladině může reflektovat informaci o plasticitě vokálních schopností a může mít rozdílné funkční aplikace. Taková hierarchie byla zjištěna u slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*). Samci sdílejí velkou část základních komponent zpěvu (až 80 %) nezávisle na tom, zda jde o sousedy či vzájemně naprosto neznámé jedince. Na úrovni typů zpěvu však sdílejí prokazatelně větší část repertoáru samci navzájem si sousedící. To naznačuje vliv selekce na konkrétní hierarchické jednotky celkové syntaxe zpěvu u pěvců a jejich potencionální roli v sociálních interakcích (Griesmann & Naguib 2002).

Protože sdílení zpěvu dává potenciál užití zpěvu v řadě sociálních interakcí, dá se předpokládat, že míra sdílení zpěvu může reflektovat sociální uspořádání a s tím související schopnost udržet teritorium. Špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) je druhem, u kterého zpívají obě pohlaví. V mimohnízdni době se pohybuje v různě velkých skupinách, které jsou nezřídka jednopohlavné. Zatímco ve skupinách samic bylo sdílení rovnoměrné mezi všemi samicemi, mezi samci odráželo sociální postavení (Hauserger et al. 1995). Přesto, že se jedná o mimohnízdni období, dokazuje tato práce vliv schopnosti sdílet zpěv na sociální uspořádání.

Pokud míra sdílení reflektuje sociální hierarchii ve skupině zimujících špačků, mohla by rovněž reflektovat kondici jedince a tedy schopnost uhájít teritorium v hnízdni době. Velikost repertoáru u poddruhu strnadce zpěvného (*Melospiza melodia cooperi*) kolísá mezi 7-14 typy zpěvu. Sdílení zpěvu je prokazatelně větší mezi sousedy a klesá se vzdáleností samčích teritorií. Samci ze vzájemně sousedících teritorií sdílí průměrně 22% typů zpěvu (0-86%). Pravděpodobnost přežití a udržení teritoria koreluje v konkrétní subpopulaci s procentem sdíleného zpěvu (Wilson et al. 2000). Schopnost jedince sdílet repertoár tak může sloužit jako indikátor samčích kompetitivních schopností udržet a obhájit preferované teritorium.

2.4.1.7. Zvyk vs. rozpoznávání

Menší odpověď na souseda je považována za sousedské rozpoznávání. Může se jednat o pouhé zvyknutí si posluchače na známý zpěv, přicházející ze známého místa (Falls 1982). Pozorovaná redukce agresivity na sousedův zpěv přicházející z jeho teritoria je v souladu s tímto mechanismem (Stoddard 1996). Zvyknutí si bylo často nejoblíbenějším, ale také zřejmě

příliš jednoduchým vysvětlením redukce agresivity. Recentní pokusy však naznačují, že odpověď na souseda může mít daleko komplikovanější pozadí. Samec strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) neodpovídá na sousedního samce stejným sdíleným zpěvem (song matching), ale zpívá jiným typem zpěvu, který s ním ale rovněž sdílí (repertoire matching). Repertoire matching nemůže být považován za pouhé zvyknutí, neboť vyžaduje zapamatování každého typu zpěvu ze sousedova repertoáru nebo jeho sdílení. Vzhledem k tomu, že takových sousedů je obvykle několik, vyžaduje tento jev schopnost přiřazování jednotlivých částí repertoáru konkrétním samcům (Beecher et al. 1994).

2.4.2. Komunikační sítě

Většina akustických signálů, používaných ptáky, je přenášena na velké vzdálenosti, a tak se objevuje možnost interakcí mnoha jedinců a to zdaleka nejen sousedů. Téměř všechny studie jsou zaměřeny na komunikaci mezi dvěma jedinci (dyady), hlavně pro jednoduchost a interpretovatelnost jednotlivých situací. Recentní studie přestávají opomínat velký význam komunikačních sítí, jejichž uspořádání a v nich probíhající interakce mají skutečnou výpovědní hodnotu o reálných situacích v životě zvířat.

Efektivita přenosu na určitou vzdálenost úzce souvisí s funkcí některých typů vokalizace. Některé ptačí signály, například volání (alarm calls, distress calls), jsou utvářeny takovým způsobem, aby mohly dorazit k co nejvzdálenějším posluchačům. U samotného zpěvu, sloužícího teritorialitě i k vábení samic, je situace daleko komplikovanější. Významnou roli hraje také početnost účastníků chórů (komunikačních sítí), která značně ovlivňuje efektivitu přenosu signálů - často více než samotné vlastnosti zpěvu. Paralelou chórů s velkým počtem jedinců u žab a hmyzu můžeme najít i v ptačí říši. Cvrčilký (r. *Locustella*) a hlavně rákosníci (r. *Acrocephalus*) brání navzájem sobě velmi blízká teritoria s relativně velkou početností na omezeném území.

2.4.2.1. Směrování

Ptačí zpěv použitý v teritoriálních interakcích nevyhnutelně vnímá mnoho posluchačů, ale zpravidla je určen jednomu konkrétnímu individu. Pokud je signál majitele teritoria doručen k nějakému narušiteli, ten může buď ustoupit nebo pokračovat v ovlivňování suverenity rezidentního samce. Narušitel pak ustoupí jen v případě akustické výhrůžky nebo přímé fyzické agrese. Aby taková situace mohla v rámci komunikačních sítí vůbec nastat, je nutné označit jedince, jemuž je signál určen (Brumm & Todt 2004). Způsob, jak označit konkrétního partnera interakce, je změnit nějakou charakteristiku vokálního chování. To může proběhnout např. tak, že rezidentní samec začne zpívat nebo pokud už zpívá, změní vlastní zpěv na zpěv zaměřeného posluchače (song matching). Taková změna chování má jasný účel: zastrašit narušitele. Mnoho studií song matchingu studuje song type matching, což je změna typu zpěvu. Song matching však může zahrnovat jakoukoliv část zpěvu. Jiným způsobem označení (směrování) vokálního chování je založeno na frekvenčním rozsahu. Volání o vysoké frekvenci může směřovat k určitému posluchači, zatímco nízká frekvence slouží širokému okolí posluchačů (Naesbye & Dabelsteen 1990). Mnoho druhů se také otáčí hlavou k jedinci, se kterým interagují. I takové chování může napomoci k rozlišení cílů komunikace.

2.4.2.2. Soukromá komunikace

V některých případech může zpěvák získat výhodu zadržováním informací před většinou účastníků komunikační sítě. Stává se to v případech, kdy by signál vyvolal nechtěnou aktivitu okolních samců. Jiní samci by mohli na základě signálu využít situace, kterou signalizující pták zamýšlel a pokusit se vniknout do jeho teritoria, popřípadě se snažit o

EPC s jeho partnerkou. Díky využití dotyčné informace má cizí samec menší šanci, že bude přistižen. Tichý zpěv u červanky (*Erithacus rubecula*) nebo twitter song u kosa (*Turdus merula*) jsou používány ve velmi agresivních sporech, což naznačuje snahu vyhnout se přítomnosti dalších narušitelů v době vlastního zaneprázdnění (McGregor & Dabelsteen 1996). Směrování zvuku je ovlivněno kombinací několika faktorů, a to velikostí těla a hlavy, rozevíráním zobáku a frekvencí vokalizace. Další možností minimalizace nechtěného šíření je vhodná kombinace s jinými typy signálů. U ptáků jsou to hlavně signály vizuální. Komunikace za pomoci zraku je však umožněna pouze tehdy, jsou-li dva jedinci na dohled. Teprve v tomto případě může být využita vhodná kombinace akustických a behaviorálních signálů k navázání soukromého komunikačního kanálu.

2.4.2.3. Eavesdropping

Přes pokusy o zabezpečení komunikačních kanálů může mnoho jiných jedinců, nepodílejících se na aktivní komunikaci, zachycovat signály a tím se podílet na tvorbě komunikačních sítí. Posluchač tak může obdržet informace monitorováním cizích interakcí. Extrahování informací z cizích "rozhovorů" je univerzálním rysem komunikačních sítí (Shennan et al. 1994). Posluchač je označován jako nelegitimní účastník (Verrell 1991) a jeho chování se pak popisuje jako eavesdropping (naslouchání).

Monitorování aktivity sousedů skrz jejich vokalizaci může poskytnout použitelné a užitečné informace o směru či pozici narušitele v teritoriálním systému (Naguib et al. 2004). Systém propojení teritorií komunikační sítí byl dobře popsán např. u kardinála černobrvého (*Paroaria gularis*), kde informace o pozici narušitele byla jasně indikována interakcí mezi sousedy (Eason & Stamps 1993). Tento druh brání lineární teritoria podél řek a jezer. Narušitel vyvolá volání s následným pronásledováním a je okamžitě vyprovozen rezidentním samcem na hranice teritoria dobře viditelnými eskortovacími lety. Většina narušitelů byla detekována neprodleně poté, jakmile byli vyhnáni ze sousedního teritoria (90%). V opačném případě, tedy pokud nebyl dotyčný vetřelec zaznamenán v sousedních teritoriích, byl rezidentním samcem odhalen pouze v 15% případů. Většina vniknutí ze strany, kde není žádné obsazené teritorium, byla zachycena ihned v 55% případů. To nastiňuje pozornost samců vůči sousedům a tendenci narušitelů vyhýbat se hájeným teritoriím, jakožto cestám k vniknutí (Eason & Stamps 1993). Naslouchání při interakcích mezi sousedy může poskytnout mnohem více informací, než je pouhá přítomnost narušitele (Peake et al. 2001). Využití naslouchání může spočívat také ve vzájemném vyhnutí dvou úspěšných sousedů. Rezidentní samci mohou využít své sousedy v komunikační síti jako měřítko k hodnocení kvalit jiných samců (McGregor 1993). Tato myšlenka má základ v předpokladu dobrého odhadu bojových schopností sousedů nabytého ze vzájemných interakcí a schopnosti srovnávat. Koňadry (*Parus major*) hodnotí podle vlastních zkušeností a informací získaných odposlechem. Samci zpívají více v odpovědi na jedince, kteří vyhráli nějakou sousedskou rozepři nebo na samce úplně neznámé. Na ty, co prohráli, reagují méně (Peake et al. 2001, 2002). Slavíci (*Luscinia megarhynchos*) reagují více na samce, kteří v sousedské interakci projevovali větší agresi ve formě načasování překryvu zpěvu rivala (Naguib & Todt 1997).

To, že zpěv poskytuje zásadní informace pro hodnocení relativních kompetitivních schopností, je dáno dvěma fakty (McGregor & Dabelsteen 1996): (1) Zpěv je individuálně odlišný a schopnost rozpoznávat jedince podle zpěvu je široce využívána (viz Individuální rozpoznávání). (2) Charakter interakcí, přesněji načasování, poskytuje informace o ochotě jedinců navyšovat agresivní chování a tedy o jeho schopnostech bojovat.

Hodnocení potencionálních konkurentů za pomoci odposlechu má čtyři selektivní výhody pro posluchače (McGregor & Dabelsteen 1996): 1) Informace je získána bez rizika zranění v blízkých interakcích. 2) Poslech na určitou vzdálenost není nijak energeticky nákladný. 3) Zvířata zpravidla vyhrávají šarvátky pokud mají výhodu předešlého varování (to

však může být dáno odhalením velké síly protivníka během naslouchání a následném vyhnutím se předem prohranému konfliktu). 4) Informace o relativní bojové schopnosti jedince může umožnit vlastníku teritoria zvážit náklady a zisk z hájení zdrojů a zvolit nejvýhodnější strategii. Odposlouchávající jedinec také může odhadovat změny v kondici sousedů podle změn úspěšnosti v šarvátkách, což mu může napomoci při hodnocení šancí na vlastní uchwácení jejich držav.

Velká část problematiky zabývající se odposlechem u ptáků, je zatím jen teoretická a nabízí široké pole působnosti pro další výzkum.

2.4.3. Vokální interakce dvou samců

Většina zvířecích komunikačních systémů je charakterizována reciprocitou, tzn. role posluchače a zpěváka se může měnit, kolísá také postavení jednotlivých ptáků při interakci. Znamená to, že komunikace je dynamická a zahrnuje interaktivní výměnu signálů. Dobrým příkladem je zpěv teritoriálních samců, u kterých se může měnit jak typ zpěvu, tak načasování v relativně krátkém čase, někdy i zpěv od zpěvu. Přesto, že interaktivní výměna signálů je často popisována jako fenomén dvou samců (dyad), většina samců se projevuje v rámci zvukových polí jiných samců, a tak se stává součástí komunikační sítě v rámci niž interaguje (Mcgregor 1993). Reakce teritoriálních samců na stimul v podobě konspicivního zpěvu je různá nejen mezi druhy, ale i mezi jednotlivci stejného druhu, ba dokonce v rámci jedince. Smith (1996) rozděluje reakce do čtyř základních skupin. (1) Jedinec se v reakci na zpěv stává pozorným, ale nepřibližuje se, zpívá rychleji, nebo rovnoměrně, může také odpovídat. (2) Pták ztichne a zkoumá, přistupuje, zastavuje se a zase pokračuje, často až za zdroj zvuku, dále zkoumá a může přijít blíž. Stále je potichu. (3) Přiblíží se, nebo ne a zpívá aby vyvolal odpověď neviditelného, často začíná potichu. (4) snaží se přiblížit a hlasově projevoval, pokouší se vyvolat konfrontace. Snaha vyvolat odpověď se nazývá *probing*.

2.4.3.1. Zpěv jako zbraň teritoriální obrany

U většiny druhů je vrchol vokální aktivity v době hnízdění. Během sezóny samci zpívají hodiny, přitom není úplně jasné, komu je zpěv určen, zdali samicím nebo jiným samcům. Ptáci se mohou chovat odlišně v závislosti na tom, jestli jsou posloucháni nebo ne. Výrazný vliv na zpěvovou aktivitu samců má i to, kdo je zrovna poslouchá – samozřejmě pouze v případě, že jsou si posluchače vědomi, resp. o něm vědí. Výsledky pokusů naznačují použití samčího zpěvu v dyadových interakcích, které slouží k obraně teritoria a hájení pozice ve společenském žebříčku. Samci zpívají proti sobě, čemuž se obecně říká *countersinging*.

Veliký význam zpěvu v systému teritoriální obrany, byl dokázán při pokusech, které se zabývaly vlivem zbarvení samců na schopnost zpívat (*muting*). Metodika takových pokusů spočívala v "odstřížení" inervace syringeálního aparátu, nebo propíchnutí interklavikulárního vaku (Peek 1972, Smith 1979). Poté bylo sledováno, zda němota ovlivňuje obranu teritoria. McDonald (1989) zbavoval hlasu strnadce pobřežní (*Ammodramus maritimus*). Ztráta schopnosti zpívat obvykle znamenala ztrátu části, nebo i celého teritoria ve prospěch samců z okolních teritorií.

Pokud ztráta hlasu snižuje schopnosti samce bránit teritorium, může být zpěv považován za prostředek k jeho udržení? Aby vědci zodpověděli tuto otázku, odstranili samce z jejich teritorií a nahradili je zařízením, které produkovalo v pravidelných intervalech nahrávky hlasu. Výsledky studia sýkory koňadry (*Parus major*), vlvovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*), strnadce bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*) a strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) (Nowicki & Searcy 2004) naznačují, že tomu tak skutečně je. Obsazení

teritorií s nahrávkou trvalo déle, než obsazení teritorií bez nahrávky. Zpěv je tedy významným prostředkem k udržování a obhajobě teritoria.

2.4.3.2. Interakce dvou samců

Vokální interakce mezi samci jsou nápadným chováním a jsou tak pravděpodobně nejvíce studovaným aspektem akustické komunikace u ptáků. Pro co nejlepší podchycení interakcí je třeba stanovit základní otázky problematiky. Ptáme se v zásadě na tři: 1) Kdo se účastní interakcí?, 2) Proč k interakcím dochází? a 3) Co se při nich odehrává, tedy co sledujeme? :

Ad 1) Nejdůležitější jednotkou komunikačních systémů je jedinec a v dyadových interakcích, jenž jsou nejčastějším objektem analýz, rozlišujeme obvykle rezidentního teritoriálního samce a narušitele.

Ad 2) K interakcím dochází hlavně kvůli odstrašení narušitele a udržení nebo ustanovení teritoria.

Ad 3) Na poslední otázku je rovněž jednoduchá odpověď. Sledujeme chování při zpěvu a obsah zpěvu samotného.

Nejčastěji jsou popisovány dva aspekty vokální komunikace. **Výběr** vokalizace ptákem z jeho repertoáru a **načasování** interakcí mezi jedinci. Ptáci mohou vybírat mnoho znaků zpěvu během interakcí. Nejjednodušší hladina výběru zpěvu je změna vokalizace, když protějšek změní zpěv (song switching). U mnoha druhů je song switching kombinován se song matching. Při *song matching* se ptáci snaží zpívat zpěvem, který je alespoň v některých parametrech co nejpodobnějším zpěvu oponenta (Smith 1991). U některých druhů se děje přesně naopak. Ptáci odpovídají úplně jiným zpěvem a snaží se vyhnout účasti v song matchingu. *Song switching* je u některých druhů problematický, protože různé typy zpěvu v jejich repertoáru nejsou funkčně ekvivalentní a znaky zpěvu souvisejí spíše s hladinou intenzity reakce. Kos černý (*Turdus merula*) například využívá k vyjádření různého vyladění při interakcích různých kombinací změny intenzity a typu zpěvu (Smith 1996).

Při vzájemných interakcích se mohou měnit také různé aspekty načasování zpěvu. Nejjednodušší aspekt je stupeň synchronizace. Zde jsou k dispozici dvě extrémní strategie - jedinci se buď pokouší vyhnout se současné vokalizaci (*song alternating*) nebo se naopak snaží svým zpěvem časově překrývat zpěv protivníka (*song overlapping*). Ve speciálních případech nepřekrývatého zpěvu se jeden z partnerů komunikace ujímá role vedoucího, či naopak následovníka – to bylo zjištěno např. u střízlíka bažinného (*Cistothorus palustris*) vlvovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) (Kroodsma 1979, Smith & Norman 1979). V některých interakcích mohou být kombinovány aspekty výběru zpěvu a načasování současně. Při song matching využívá sýkora koňadra (*Parus major*) k napodobování délky strof a typu zpěvu (McGregor et al. 1992). Načasování při interakcích na velkou vzdálenost je komplikováno pomalou rychlostí zvuku. Relativní pozice ptáka je také důležitou proměnnou.

2.4.3.2.1. Song matching a switching jako konvenční signál

Konvenční signály jsou komunikační signály libovolné formy, které souvisí se specifickým kontextem společenských zvyklostí. Oproti jiným signálům jsou konvenční signály charakteristické tím, že náklady na jejich produkci jsou malé, až zanedbatelné (Vehrencamp 2001). Na vývoj a stabilitu konvenčního signálu u zvířat tedy nemají vliv nějaká energetická, případně fyzikální omezení. Mezi signalizujícími zvířaty vzniká konflikt, ze kterého zpravidla vyjde jeden vítěz a jeden poražený. Cena, kterou poražený jedinec zaplatí, udržuje stabilitu tohoto chování. Pokud tedy jedinec signalizuje nepravdivě, je potrestán oponentem, kterého způsob signalizace (v tomto případě nepravdivá) vyprovokuje

k odpovědi. Systém konvenční signalizace je tak chráněn proti podvodníkům, kteří by chtěli falešně signalizovat na určité signální úrovni (Zahavi 1993).

Model hry konvenčních signálů pro svárlivé situace vytvořil Enquist (1985). Kritický předpoklad takového modelu je přítomnost dvou kompetitorů, kde každý zná své kvality, ale nezná ty soupeřovy. Ve většině modelů každý oponent disponuje dvěma alternativními signály mezi nimiž volí (A, B). Evolučně stabilní rozhodnutí je použít signál A pokud se jedinec cítí silný, nebo je silně motivovaný. Signál B v opačném případě. K napadení dochází pokud se oba jedinci projevují stejnou silou. V případě velkého rozdílu volí slabší útěk, silnější vyčkává, aby dal možnost ústupu a poté napadá. Politika takového chování naznačuje, že se soupeři navzájem testují, zvláště ti signalizující podobnou sílu. Poctivost je udržována vysokou daní za falešnou signalizaci síly, která spočívá v napadení silnějším jedincem. Pokud jsou kompetitoři velmi rozdílní pak těžší ze vzájemného vyhnutí. Neriskují ztrátu energie, případně zdraví.

Na základě mnoha studií se zdá, že pěvci v samčích interakcích využívají právě konvenčních signálů. Aby tomu tak skutečně bylo, musel by zvukový signál poskytovat rychlou informaci o kondici a motivaci jedince, podobně jako některé klasické konvenční signály v podobě skvrn na kůži ještěřů případně peří některých ptáků (Lemel & Wallin 1993, Qvarnstrom 1997). Rychlost při song matching, případně song switching mezi typy zpěvu je vhodným kandidátem (Searcy et al. 1999).

2.4.3.2.2. Song matching

Type matching, při kterém proti sobě zpívají samci sdílející alespoň část typů zpěvu, spočívá v odpovídání si stejným typem zpěvu. To bylo jako první považováno za způsob směřování, jinak nekontrolovaně se šířícího signálu, ke konkrétnímu jedinci (Bremond 1968). Signál, který směřuje k jinému jedinci (jako napodobení) může blíže určit jeho specifitu. V současné době je *type matching* považován za chování s agresivním podtextem. *Type matching* je obvykle asociován se zvyšující se agresivitou a ustanovováním teritoria na začátku sezóny. U mnoha druhů vyvolává agresivní odpověď. Patří mezi ně např.: pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*) (Hinde 1958), sýkora koňadra (*Parus major*) (Krebs et al. 1981) a strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*) (Beechere et al. 2000). Pokud má samec pouze jeden typ zpěvu, může jeho dočasným přizpůsobením docílit vhodného použití v interferencích, případně se pokusit vyhnout konfrontaci (Wasserman 1977). Sýkora černohlavá (*Poecile atricapilla*) mající jen jeden typ zpěvu v repertoáru využívá k *song matching* rozdíly ve frekvenci a časových parametřích zpěvu. Za pomoci *song matching* ve frekvenci navyšuje hladinu agresivity při interakci (Otter et al. 2002). Jestliže samec imituje mnoho typů zpěvu a jeho repertoár obsahuje mnoho rozdílných typů, zvětšuje se i potenciál pro plnohodnotné zapojení do interakcí v podobě *countersinging* (hlasová interakce dvou jedinců). Strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*) reaguje nejvíce na *matching*, ve kterém je využito více typů zpěvu (Anderson et al. 2005). Předmětem studia bylo i to, jakou roli hraje *song matching* v signalizaci sociálního uspořádání mezi jednotlivými samci amerických střízlíků (dominance/podřízenost). V terénních podmínkách však nemohly být vzájemné vztahy jednotlivých samců náležitě dokumentovány, především v důsledku značné komplexity jak repertoáru, tak jednotlivých interakcí (Kroodsma 1979). Zkoumání ptáků vychovaných v laboratořích prokázalo roli učení v osvojování jednotlivých typů zpěvu. Rovněž se potvrdila nenáhodnost role lídra a následovníka. Z pokusů také vyplývá, že uspořádání v duelech reflektuje velikost samců, věk a dominanci. Tyto parametry by tedy mohly být použity jak samci tak samicemi k hodnocení fitness potenciačních rivalů či partnerů (Kroodsma 1979).

Snažím se důsledně rozlišovat mezi *song matching* a *song sharing*, kterému se záměrně věnuji jinde. Domnívám se, že by se tyto dva pojmy měly rozlišovat daleko důsledněji než tomu skutečně je. V případě *song sharing* je sdílením zpěvu dosahováno

vytvoření sousedství navzájem známých ptáků, kteří vůči sobě reagují výrazně méně agresivně, než vůči cizím narušitelům. Song sharing vyúsťuje v utváření populací samců zpívajících víceméně podobnými zpěvy, které pak mohou určovat genetickou příbuznost (v případě, že se jedinci vracejí nebo zůstávají v místě narození a sdílí místní zpěv, tzn. projevují výraznou míru filopatrie). Druhou možností je učení se zpěvu nepřibuzných sousedů a vytvoření tzv. *song neighbourhoods* (sousedství), kdy samci dávají najevo sousedům obhajujícím sousední teritoria svou stálou přítomnost. Song sharing tedy považují za způsob vyhnutí se agresivním interakcím díky identifikaci společným zpěvem. Sdílení zpěvu je samozřejmě nezbytnou podmínkou pro možnost připodobňování zpěvu (song matching). Song matching a s ním související song switching naopak slouží k napodobování ve snaze konfrontaci vyvolat. Song matching tedy také znamená sdílení, ovšem toto sdílení je využito k ustavení vztahu dominance vs. podřízenost (pravděpodobně rolemi lídr/následovník). Neznamená to, že jedinci kteří spolu sdílejí zpěv (song sharing), spolu nemohou přicházet do agresivních interakcí, při kterých dochází k matching a switching sdíleným zpěvem. K takové situaci však dojde obvykle pouze v případě, že samci poruší dohodnuté sousedské hranice.

Tyto dva pojmy jsou v některých člancích zaměňovány a na čtenáře to může působit poněkud zmateně. Celá problematika rozlišení těchto pojmů a jejich testování je velmi dobře podchycena Burtem et al. (2001). Ten zkoumal rozdíly v reakci na song type matching, který považuje především za prostředek směřování signálu k určitému jedinci, ale také za snahu o ustanovení společenského žebříčku, a repertoire matching. Sdílení celého repertoáru se obvykle děje v rámci skupiny vzájemně si známých sousedů. Samci strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*) reagovali agresivněji na song type matching, než na repertoire matching. Nejsilnější reakce byla v souladu s mým chápáním jak song sharingu, tak song matchingu zjištěna na neznámý zpěv, který simuluje interakci dvou naprosto neznámých samců (narušitel vs. rezidentní samec).

2.4.3.2.3. Song switching

Mezi pěvci se často setkáváme s existencí mnoha typů zpěvu s ekvivalentní funkcí. Taková rozmanitost zpěvu může poskytovat možnost střídání či přepínání mezi jednotlivými typy zpěvu během souvislé produkce (song-type switching). Rychlost střídání je značně variabilní mezi druhy. Na jedné straně samci některých druhů zpívají jeden typ zpěvu nesčetněkrát před tím, než přepnou na nový, zatímco jiné druhy zpěv přepínají na jiný typ po každém zpěvu. Zvýšení frekvence přepínání mezi různými typy zpěvu může sloužit jak k vábení samice, tak odrazování narušitelů teritoria. Samci mění typy zpěvu více při vystavení receptivní samici např. u střízlíka pokřovního (*Thryomanes bewickii*), střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*), střízlíka obecného *Troglodytes troglodytes* (Kroodsma 1977) a vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) (Smith & Reid 1979) nebo když samice opustí samec – to bylo zjištěno u vlhovce západního (*Sturnella neglecta*) (Horn & Falls 1991). Searcy & Yasukawa (2004) zjistili, že frekvence song switching u vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) je třikrát větší po stimulu samice, než po samčím stimulu. Pěvuška modrá (*Prunella modularis*) přeskakuje ze zpěvu na zpěv desetkrát rychleji při hledání samice, než při samčích interakcích (Langmore 1997).

Přes velký význam song switching ve vábení samic nelze opomenout jeho užití v samčích interakcích. Vlhovec východní (*Sturnella magna*) zvyšuje frekvenci song switching v odpovědi na narušení teritoria jiným samcem (D'Agincourt & Falls 1983) a vlhovec západní (*Sturnella neglecta*) před, během a po pronásledování cizího samce a při upozorňování na hranice svého teritoria (Horn & Falls 1991). Strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*) zvýší rychlost song switching v agresivnějších samčích interakcích (Kramer et al. 1985) a střízlík karolinský (*Thryothorus ludovicianus*) zvýší frekvenci song switching v odpovědi na playback konkurence (Simpson 1985).

Výsledky těchto studií naznačují, že zvýšení rychlosti song switching hraje roli jak v mezi- tak ve vnitropohlavních interakcích. Rapidní song switching může přitahovat samice a naopak odrazovat cizí samce ukázkou velikosti repertoáru, využívat samičí náklonnosti pro variabilitu, nebo hrát roli graduujícího signálu v agresivních interakcích (Langmore 1997).

Song switching je velmi často doprovázen song matching a při výzkumu interakcí by neměl být jejich vztah opomenut; např. sýkora koňadra (*Parus major*) reaguje daleko méně na song switching bez zapojení song matching než naopak, tzn. pokud je při song switchingu používán také zpěv, který je zároveň napodobením (matching), vyvolává silnější reakci (Peak et al. 2005).

2.4.3.2.4. Alternating a overlapping

Jedním z nejzajímavějších aspektů samčích vokálních interakcí je načasování zpěvu. Načasování produkce může být relativně jednoduchou strategií, protože poskytuje možnost specifikovat hodnotu signálu bez velké variability repertoáru. Individuální rozpoložení jedince v konfliktech pak mohou druhy s malým repertoárem oznamovat rychlostí zpěvu, případně zkracováním jeho částí. Samci se také mohou pokusit jednoduše vyhnout současnému zpívání. Mohou koordinovat zpěv během dyadické interakce tak, aby se střídali (*alternating*) nebo překrývali (*overlapping*). V extrémních případech může dojít k překryvu každého zpěvu druhého samce.

Koncept song alternating a song overlapping a s nimi asociovaných typů chování ptáků vedl k vytvoření tří odlišných hypotéz: (1) ani jedno chování nemá zvláštní význam, všechno je to více méně náhodný fenomén. (2) oba způsoby výměny signálů mají stejný význam spočívající v určení a označení protějšku v interakci. (3) signál rovněž označuje posluchače, ale signální hodnota obou parametrů je rozdílná, overlapping reprezentuje větší vzrušení (nabuzení) zpěváka (Dabelsteen et al. 1997).

Ačkoliv byla možnost výzkumu funkce překryvu (*overlapping*) pomocí playbacků navržena již před řadou let, velmi málo pokusů se problematice skutečně věnovalo (Dabelsteen & McGregor 1996). Přesto existuje relativně dost důkazů o použití překryvu zpěvů ve svárlivých interakcích. Většina studií v terénu se zabývala signální hodnotou song overlapping u sýkory koňadry (*Parus major*), červenky obecné (*Erithacus rubecula*) a u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) (Dabelsteen et al. 1996, Dabelsteen et al. 1997, Naguib 1999, Naguib et al. 2006). Tyto pokusy prozradily důležitost song overlapping ve stupňování odpovědi na blízké vzdálenosti. Mennill & Ratcliffe (2004) ukázali, že overlapping u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) je výhružným signálem s různými dopady na oponentovo chování. Na mezidruhovové úrovni může chování doprovázející načasování zpěvu značně kolísat. Například slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) během překryvu zpívá rychleji a přerušuje více zpěv než během střídání (Naguib 1999). Sýkora koňadra (*Parus major*) reaguje na overlapping větší variabilitou v délce frází a celkového zpěvu (Dabelsteen et al. 1996). Naguib & Kipper (2006) posunuli znalosti tohoto fenoménu ještě dál když zjistili, že slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) signalizuje míru agresivity mírou overlappingu, což naprosto jasně ukazuje na jeho velký význam v komunikaci.

Song alternating (střídání) se zdá být důležitým spíše na větší vzdálenosti. Červenka obecná (*Erithacus rubecula*) se při interakcích s rivaly projevuje jak střídáním, tak překryvem – využívá tedy obě strategie za obdobným účelem. Zatímco překrývání se však objevovalo typicky v blízkosti oponenta, alternating byl prováděn na jakoukoliv vzdálenost (Brindley 1991). Je to pravděpodobně dáno omezenou rychlostí přenosu zvuku vzduchem na delší vzdálenost. Při překrývání je nejspíš také velmi těžké lokalizovat partnera duelu jednoduše proto, že ptáci se překrývají, zpívají tedy ve stejnou dobu, a tak jim činí problém sledovat pozici protějšku. Problematice pozice a překryvu se věnoval Poesel & Dabelsteen (2005). Zkoumali vliv pozice protějšku na míře song overlapping u sýkory modřinky (*Parus*

caeruleus). Pokud byl překryv velký a pozice jednotlivých ptáků se měnila, ptáci byli při zachování intenzity (četnosti) zpěvu schopni sledovat zdroj (protivníka) výrazně pomaleji. To naznačuje možný problém lokalizace při současném vokálním projevu. Samci strnada lučního (*Miliaria calandra*) přistupovali ke zdroji zpěvu při playbackovém experimentu zaměřeném na song alternating rychleji a trávili u něj více času, což naznačuje snadnější nalezení protějšku (Osiejuk et al. 2007).

Za hlavní funkci overlapping a alternating považují směřování odpovědi a signalizování momentálního rozpoložení. Overlapping slouží především k oznamování nabuzení a vzrušení při blízkých setkáních, zatímco alternating je používán na libovolnou vzdálenost. Alternating tedy pravděpodobně plní zejména funkci objasnění pozic rivalů a následně umožňuje signalizaci agrese ve formě overlapping nebo podobných projevů (song matching) při větším přiblížení (Osiejuk et al. 2003). Reakce na overlapping vlastního zpěvu se liší v rámci druhů. Nemusí nutně vyvolávat agresi, často pták změni některý parametr zpěvu, případně se snaží o vyhnutí překrytí, což může znamenat snahu zabránit agresivnímu konfliktu.

2.5. Funkce zpěvu v mezipohlavních interakcích

Ptačí zpěv je velmi rozmanitý a jeho funkce v mezipohlavních interakcích je předmětem zájmu vědců už poměrně dlouhou dobu. Mnoho souvisejících aspektů v behaviorální ekologii ptáků podporuje hypotézu o funkci zpěvu coby jednoho z klíčových mechanismů v párování. Data na podporu této hypotézy se hromadila po několik generací. Hlavním smyslem kapitoly je shrnout vývoj pohledu na funkci samčího zpěvu v interakci s opačným pohlavím a nastínit hlavní teorie, které se zabývají fenoménem funkce zpěvu v pohlavním výběru.

2.5.1. Vliv přítomnosti samice na zpěv samce

Pozorování zpěvu a s ním spojeného chování naznačují, že funkce zpěvu spočívá také v komunikaci se samicemi. Vrchol frekvence samčího zpěvu se objevuje během období, kdy se samci pokoušejí nalákat potencionální partnerky do svého teritoria, případně později, když samice snášejí vajíčka (Moller 1991). Jinou, spíše však komplementární možností k hypotéze uvedené výše je vysvětlení vrcholu samčího zpěvu časově situovaného do období hnízdění v souvislosti se snahou samců zvýšit svou fitness skze mimopárové kopulace (EPC). Výzkumný zájem vědců nejdříve směřoval k odhalení skutečnosti, zda má přítomnost samice vliv na samčí vokální chování. Po odebrání partnerky začali samci drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*) (Logan & Hyatt 1991) a sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*) (Otter & Ratcliffe 1993) zpívat více. Po jejich navrácení došlo zpravidla k obnovení předešlé situace. Přítomnost či absence samice ovlivňuje zpěv i na kvalitativní úrovni. Např. samci již zmíněného drozdce *Mimus polyglottos* zpívají v přítomnosti samice více variabilně (Derrickson 1987). Kubánka malá (*Tigris canora*) v přítomnosti samice zvyšuje užití určitých typů zpěvu (Baptista 1978). U vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) dochází v přítomnosti samice k častějšímu přepínání mezi různými typy zpěvu (Searcy & Yasukawa 1990). Samci špačka obecného (*Sturnu vulgaris*) zpívají více typů zpěvu v přítomnosti samice (Eeans et al. 1993).

Na základě výsledků uvedených studií můžeme celkem s jistotou říci, že samci svou vokální aktivitu mění v závislosti na tom, zda je partnerka přítomna či nikoliv. Jednou z významných funkcí zpěvu je tedy i vábení samic. Změny kvalitativních aspektů zpěvu v přítomnosti samic rovněž poukázaly na možný význam různých částí zpěvu při interakci s opačným pohlavím.

2.5.2. Vliv zpěvu na chování samic

Nyní již jistě víme, že přítomnost, případně chování samic ovlivňuje samčí zpěv. Stále zbývá ukázat, že zpěv přímo ovlivňuje i chování samic – posluchačů. Eriksson & Wallin (1986) jako jedni z prvních poskytli data, která tuto hypotézu podporovala. Umístili hnízdní boxy do smíšené populace lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) a lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*), vybavili každý box vycpaninou samce a do některých umístili nahrávku zpěvu. Samice navštěvovaly více boxy s nahrávkou než bez nahrávky. Podobně tomu bylo u mnoha dalších druhů např. u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) (Mountjoy & Lemon 1991), střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*) (Johnson & Searcy 1996) a dalších.

Rovněž efekt zpěvu na samičí reprodukční chování byl demonstrován na řadě druhů ptáků. Hinde & Steele (1976) dokázali, že samice kanára (*Serinus canaria*) zvýší aktivitu při stavění hnízda, jsou-li vystaveny zpěvu samce. Samice špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) kladou snůžku dříve, pokud jejich samec více zpívá (Wright & Cuthill 1992). Zpěv také provokuje samice k typickému předkopulačnímu chování, při kterém se samice přikrčí a zvedne ocas v očekávání kopulace, často za doprovodu třepání křídel a předkopulačního volání.

Je tedy zjevné, že zpěv hraje roli jak v upoutání pozornosti samic, tak v ovlivňování jejich chování a stimulaci v době hnízdění.

2.5.3. Zpěv jako klíč k pohlavnímu výběru

Samice více investují do reprodukce, a tak by měly být náročnější ve výběru partnera než samci. Volba co nejkvalitnějšího partnera přináší samici zisk v podobě různých výhod. Kvalitní samec může poskytovat např. lepší rodičovskou péči, může disponovat lepší schopností efektivně bránit a udržet teritorium, lépe čelit predátorům nebo poskytnout kvalitní geny, které budou předány potomkům a zvýší jejich schopnost přežít (např. Searcy & Yasukawa 1996). Má-li být zpěv klíčem samic v hodnocení potencionálních partnerů v pohlavním výběru, musí tedy nějakým způsobem reflektovat samčí kvality. Zpěv je tedy znakem nabývajícím různých hodnot u odlišných jedinců. Tyto hodnoty by pak měly korelovat s vlastnostmi, jež jsou středem zájmu opačného pohlaví. Pokus o shrnutí nashromážděných poznatků reprezentuje **Tab. 1**.

Aby samice mohly využít jako nástroj pohlavního výběru právě zpěv, je nezbytné, aby nemohla být vlastní prezentace zpěvem zneužita podvodníky, tedy samci, kteří chtějí ukazovat kvality, jichž nedosahují. Hodnověrnost signálu jako indikátoru důležitých vlastností jedince musí být nějakým způsobem chráněna proti zneužití. Asi s nejlepším mechanismem udržujícím věrohodnost signálu přišel Zahavi (1975). Tvrdil, že signál je důvěryhodný tehdy, je-li nákladný. Hodnota signálu se tedy zvyšuje s nákladem na něj vynaloženým. Pokud je poplatek za signalizaci na dané úrovni pro odlišné jedince různě náročný, pak je různá i optimální signální hladina pro kvalitativně odlišné jedince. Pokud Zahaviho mechanismus platí, pak si samice mohou dovolit důvěřovat věrohodnosti zpěvu, protože ne každý jedinec si dobře zpívá.

Druh	Charakteristika zpěvu	Korelující samčí kvality	Literatura
Motacillidae Anthus spinoletta	zastoupení snarr elementu ve zpěvu	kondice	Rehsteiner et al. 1998
Estrilidae Taeniopygia guttata	velikost repertoáru (typy)	velikost Fabriciovy burzy, hladina T-lymfocytů	Garamszegi et al. 2003
Muscicapidae Ficedula hypoleuca Ficedula albicollis Ficedula albicollis	velikost repertoáru (slabiky), různorodost zpěvu délka a proměnlivost zpěv velikost repertoáru (slabiky)	jasnost zbarvení, váha, kondice, zkušenosti, kvalita teritoria hladina heat shock proteins věk	Lampe & Espmark 1994, 2003 Garamszegi et al. 2006 Garamszegi et al. 2007
Turdidae Luscinia megarhynchos Luscinia megarhynchos Phoenicurus ochruros	velikost repertoáru (typy) rychlost zpěvu frekvence, časové rozložení zpěvu	datum přiletu, délka křídla, váha velikost teritoria věk	Kipper et al. 2006 Naguib et al. 2001 Cucco & Malacarne 1999
Sturnidae Sturnus vulgaris Sturnus vulgaris	velikost repertoáru (fráze) rychlost zpěvu, délka zpěvu	věk, kondice imunokompetence	Mounjoy & Lemon 1996, 1997 Duffy & Ball 2002
Sylviidae Sylvia communis Sylvia communis Acrocephalus arundinaceus Acrocephalus schoenobaenus Phylloscopus trochilus Phylloscopus trochilus Phylloscopus fuscatus	intenzita letů doprovázených zpěvem velikost repertoáru (slabiky) velikost repertoáru velikost repertoáru velikost repertoáru (slabiky) rychlost zpěvu konzistentně vysoká amplituda	otcovská péče, kondice věk, délka křídla věk, kvalita teritoria otcovská péče, přežití mláďat schopnost mláďat začlenit se do populace schopnost hledat potravu dožití	Halupka & Borowiec 2006 Balsby 2000 Forstmeier & Leiser 2004 Buchanan & Catchpole 2000, Hasselquist et al. 1996 Gil & Slater 2000 Radesater 1987 Forstmeier et al. 2002
Hirundinidae Hirundo rustica	přítomnost konkrétní ostré slabiky	hladina testosteronu	Galeotti et al. 1997
Paridae Parus major Parus caeruleus Parus caeruleus Parus caeruleus	rychlost zpěvu délka slabik a intenzita zpěvu začátek v dawn choru velikost repertoáru (typy)	kvalita potomků, otcovská péče kondice věk délka tarsu	Verhulst 2003 Parker et al. 2006 Poessel et al. 2006 Doutrelant et al. 2000
Emberizidae Junco hyemalis	velikost repertoáru (typy)	velikost Fabriciovy burzy, hladina T-lymfocytů	Garamszegi et al. 2003

Tab. 2. Konkrétní charakteristiky ptáčích zpěvů korelující s určitou kvalitou samce u různých druhů.

2.5.3.1. Energetická náročnost zpěvu

Zahaviho teorie handicapu je významným kandidátem na vysvětlení evolučního pozadí pro samičí preference založené na zpěvu. Má však zpěv skutečně vliv na celkovou energetickou bilanci ptáka? Výsledky laboratorních studií ukazují, že náročnost zpěvu na energii zřejmě příliš významná není (Ward et al. 2003, Ward et al. 2004). V tomto ohledu skeptické studie však spoléhají na výsledky testů v laboratoři, kde ptáci obecně nezpívají s takovým nasazením jako v přirozeném prostředí. Výsledky pokusů, při nichž byli ptáci přikrmováni v terénu, ukazují, že dodávka energie v podobě potravy zvyšuje rychlost zpěvu samců (Searcy 1979, Gottlander 1987). Srovnávací analýzy vycházející z více taxonomických skupin ukazují, že druhy s vysokou metabolickou rychlostí mají menší celkovou produkci zpěvu (Nowicki & Searcy 2004), což naznačuje energetickou limitaci hlasové produkce. Bohužel přímý test skutečných energetických nákladů zatím proveden nebyl. Je třeba si také uvědomit, že přestože přímá produkce zpěvu energeticky náročná příliš není, mohou zde hrát roli ještě některé další faktory. Energetická náročnost zpěvu nemusí nutně zahrnovat množství spálené energie během hlasové produkce. Zpěv může být náročný čistě z časových důvodů. Hledání potravy je totiž zjevně dost špatně slučitelné se zpíváním na nějaké vysoké větvi. A tak samci, kteří si mohou dovolit dlouze zpívat, jsou buď rychlí, a tedy šikovní v hledání potravy, nebo mají kvalitní teritorium poskytující jim dostatek zdrojů, čímž se snižuje čas na jejich hledání. Náklady v podobě nějaké energetické investice nemusejí být do aktuálního fenotypového projevu (v našem případě zpěvu) vloženy v době, kdy je znak „používán“ - viz předchozí příklad. Investice mohla být vložena v období vývoje jedince, případně v čase, kdy se jedinec znakem již neprojevuje (Gil & Gahr 2002).

2.5.3.2. The developmental stress hypothesis – hypotéza vývojového stresu

Nowicki spolu s kolegy (1998) popisuje investici v rané fázi vývoje jedince ve své hypotéze potravního stresu (*nutritional stress hypothesis*). Hypotéza nastiňuje možnost, že učené znaky zpěvu (důležitý aspekt v samčím repertoáru) mohou sloužit jako hodnověrný signál indikující samčí kvality, protože mozkové struktury, ležící na pozadí schopnosti učit se a produkovat zpěv, trpí nejvíce nedostatky, které souvisejí s přísunem potravy. Jedinci se mohou lišit jak ve velikosti stresu, jemuž byli v mládí vystaveni, tak ve schopnosti se s ním vyrovnat. Pokud je jedinec v dospělosti schopen zpívat na vysoké úrovni, pak se v mládí buď dobře vyrovnával se stresem, kterému čelil, nebo měl tak kvalitní rodiče, že nebyl nějakému stresu vůbec vystaven. Oba případy vypovídají o dobrých kvalitách samce, protože v druhém případě je dosti pravděpodobné, že geny rodičů pro kvalitní péči o potomstvo disponuje také on. Spárováním s takovým samcem samice určitě trazit nebude, protože bude mít buď životaschopné potomstvo, nebo samce, jenž se umí dobře postarat. Je to tedy každopádně velmi prospěšné pro její fitness (Nowicki & Searcy 2004).

Buchanan et al. (2003) však argumentovali, že i jiné faktory, než jen podvýživa, mohou ovlivňovat vývoj mozku a tak navrhli přejmenování hypotézy na hypotézu vývojového stresu (*developmental stress hypothesis*). Asi nejvhodnějším příkladem byla míra parazitace během ranného vývoje. Parazité útočící na mladé ptáky mají různě škodlivý efekt. Vliv parazitů může být někdy obdobný jako u podvýživy, neboť ti buď přímo odnímají mláděti zdroje nezbytné pro kvalitní rozvoj skrze sání krve, nebo stojí za zvýšenými energetickými náklady v podobě úsilí vynaloženého k obraně proti nim (Sheldon & Verhulst 1996). Schopnost ptáka zpívat je prokazatelně negativně korelovaná s mírou parazitace i v dospělosti (Buchanan et al. 1999). Garamszegi et al. (2003) našel korelaci mezi velikostí Fabriciovy burzy (bursa Fabricii) a hladinou T-lymfocitů s velikostí repertoáru u zebřičky (*Teanopigya guttata*) a strnadce zimního (*Junco hyemalis*) (Garamszegi et al. 2003). Mnoho typů stresu může hrát roli ve vývoji mozku ptáků, a tak i jejich schopnosti se učit. Z tohoto hlediska

může tedy hlasový projev samců reflektovat jejich kvality, pokud ovšem náročnost zvukové produkce přímo souvisí s kvalitami mozku, které není levné vybudovat.

Testování této hypotézy bylo třeba rozdělit do několika částí. Zprv bylo třeba zjistit, zdali má stres ve vývojové fázi trvalý vliv na mozkové struktury, včetně paměťových struktur a těch odpovědných za hlasovou produkci. U strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*) má krátké vystavení nedostatku potravy v prvních pár týdnech měřitelný a trvalý vliv na struktury předního mozku RA (*robustus archistriatalis*) a HVC (high vocal center) (Nowicki et al. 2002), které jsou odpovědné za zpěv. Za druhé, stres musí ovlivňovat ty znaky zpěvu, které samice využívají pro pohlavní výběr. Dautrelant et al. (2000) zjistil pozitivní korelaci mezi velikostí repertoáru a délkou tarsu u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*). Délka tarsu je známým ukazatelem nedostatku potravy v mládí. Rovněž růst peří u mlád'at je přímo ovlivněn množstvím přijímané potravy. U rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) koreluje růst peří v mládí s množstvím slabik v repertoáru dospělého (Nowicki et al. 2000). Samci špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) vystavení stresu ve fázích citlivých pro vývoj měli v následujícím roce celkově nižší produkci zpěvu, a to nejen celkový čas strávený zpěvem, ale také počet a délku jednotlivých zpěvů. Délka zpěvů je přitom jednou z klíčových charakteristik při samičím výběru (Mountjoy & Lemon 1996, 1997, Gentner & Hulse 2000, Buchanan et al. 2003). Podobně je tomu u zebříček - při nedostatku potravy ve vývojové důležité fázi je negativně ovlivněna délka zpěvu, frekvenční rozsah a počet slabik u jednoročních samců (Spencer et al. 2003).

2.5.3.3. Zpěv jako adrenalinový sport

Kromě přímé energetické náročnosti zpěvu a nákladnosti na cerebrální struktury odpovědné za zpěv je třeba ještě zmínit poslední formu „poplatku“. Patří do ní všechny následky, kterým pták čelí, protože zpíval. Byla vyslovena hypotéza, že čestnost signálu je zaručena skrze neustálé sociální procesy, při kterých ptáci signalizují své kvality. Při tomto chování jsou vystaveni útokům jiných samců, jenž se snaží získat dominantní postavení, které v době párování a ustanovování teritorií hraje důležitou roli. A tak zpívající samec je pro samici atraktivní čistě z toho důvodu, že si může dovolit zpívat, protože mezi ostatními samci obhájí své postavení. Energetické náklady na obhajobu postavení v sociálním žebříčku vyvolané zpěvem nejsou jediným následkem hlasového projevu. Predátoři mohou znamenat nebezpečí, jemuž samci musí čelit, protože na sebe upozorňují zpěvem. Recentní studie ukázaly, že některé druhy predátorů, např. chaluha *Stercorarius antarctica*, lokalizují kořist podle hlasových projevů (Mougeot & Bretagnolle 2000).

2.5.3.4. Zpěv vypovídá o věku, původu a sociálním postavení

Velikost repertoáru, případně jiné aspekty ptačího zpěvu, vypovídají o věku (O'Loghlen & Rosthstein 1995), který je důležitý při pohlavním výběru. Sdílení zpěvu (song sharing) nebo užití zpěvu v interakcích (song matching, alternating) může vypovídat o odhodlání v samčích sociálních interakcích, a tedy o kvalitách samce. Samičí výběr je pak založen na zpěvu, jenž v tomto případě vypovídá o agresivitě a s ní spojené síle signalizujícího ptáka. Song sharing úzce souvisí s dialekty, které některé druhy vytvářejí i na relativně malém území (Marler & Tamura 1962). Schopnost sdílení dialektu může vypovídat o kvalitách samce. Dialekty jsou zachovávány poměrně dlouhou dobu a samci neschopní zpívat ustanoveným dialektem nejsou akceptováni jako sousedé, a tedy považováni za narušitele. Důvodem, proč se konkrétní samec není schopen naučit místnímu dialektu, může být například jeho původ ze vzdálenějších lokalit. Samice tedy bude těžit ze spárování se samcem zpívajícím místním dialektem, protože je pravděpodobné, že je místní a jeho geny jsou lépe adaptované na zdejší prostředí (Nottebohm 1972). Tato teorie má však nedostatky. Některé druhy se učí zpěvu až v druhém roce života nebo po opuštění domovské lokality a

proto zpěv jako takový není úplně dobrým ukazatelem alel adaptovaných na dané prostředí (Babista & Morton 1988). Druhý rozpor lze nalézt u druhů, u nichž geografické rozdíly ve zpěvu jsou pozvolné (klinální), a tak mají samice jen malou šanci, že se během života dostanou za hranice areálu domovského zpěvu. Třetí rozpor spočívá v nedostatku důkazů o tom, že by cizí zpěv mohl znamenat nějakou nevýhodu (Nowicki & Searcy 2005).

2.5.3.5. Fischerův mechanismus a senzorická zaujatost

Existují dvě další hypotézy, jež mohou vysvětlit výběr samice pro určitý signál. Oproti ostatním teoriím nezahrnují energetickou nákladnost, a tak jsou alternativami Zahaviho teorie handicapu. Fischerův mechanismus popisuje preference pro určitý fenotyp jen na základě korelace samičího genotypu s daným samčím znakem. Oba faktory, jak preference, tak znak, se zveličily v průběhu evoluce. Některé druhy skutečně disponují velmi obsáhlými repertoáry, ale zda-li je to pozůstatek bezúčelného zveličování následkem pohlavního výběru nelze v současné době říci (Nowicki & Searcy 2005).

Druhé možné vysvětlení poskytuje hypotéza senzorové zaujatosti. Hypotéza je založena na předpokladu, že samičí preference pro samčí znaky jsou neadaptivní následek samičích senzorických a neurobiologických mechanismů, jež jsou adaptovány v jiném kontextu (Ryan & Rand 1993).

Mně osobně se zdá, že Fischerova hypotéza dobře vysvětluje rozvoj excesivních repertoárů u některých druhů, které jsou schopny zpívat stovky typů zpěvu. Ty se zdají být zbytečné vzhledem k předpokládanému omezenému počtu komunikačních funkcí, ke kterým mohou být využity. Ostatní otázky, související s pohlavním výběrem a zpěvem podle mého názoru nejlépe vysvětlí Zahaviho teorie handicapu.

2.5.4. Prvky zpěvu ovlivňující samičí výběr

Není velkým překvapením, že ne všechny druhy vykazují preference pro stejné charakteristiky zpěvu. Pokus o shrnutí dosavadních poznatků poskytuje **Tabulka 2**. Přestože samice upřednostňují velmi široké spektrum znaků ve zpěvu, lze je rozřadit do čtyř základních kategorií. Patří mezi ně celková produkce (*song output*), komplexita, kvalitativní znaky zpěvu (*song performance* - vokální schopnosti) a lokální struktura. Udržení výpovědní hodnoty signálu jednotlivých kategorií je diskutována v podkapitole 2.5.3..

2.5.4.1. Celková produkce zpěvu

U mnoha druhů samice jednoduše preferují samce, kteří více zpívají. Samci špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) zpívající déle získávají dříve partnerku a často jich mají také více (Eeans et al. 1991). Samci sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) vyluzující delší zpěv jsou úspěšnější v mimopárových kopulacích a je u nich méně pravděpodobná ztráta paternity u mláďat vlastních partnerek (Kempnaers et al. 1997). Samice strnadce bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*) v laboratoři reagují více na dlouhý zpěv samce (Wasserman & Cigliano 1991). Některé druhy preferují samce zpívající rychlejším zpěvem. Rychleji zpívající jedinci lejska černošedého (*Ficedula hypoleuca*) se rychleji párují (Gottlander 1987). V laboratoři vyvolává časnější odpověď u samice zebřičky pestrá (*Taeniopygia guttata*) rovněž rychlejší zpěv (Collins et al. 1994).

Přestože výsledky některých výzkumů zpochybňují energetickou nenáročnost zpěvu (viz výše), samice některých druhů volí podle schopností samce produkovat nějakým způsobem co největší množství zpěvu. Musí tedy existovat nějaké hladiny v celkové produkci dané energetickou penalizací, které rozliší kvalitní od méně kvalitních samců. Produkce zpěvu je tedy buď energeticky, nebo časově náročná. Ptáci, kteří více zpívají, jsou také více vystaveni agresivním interakcím a predaci. Je možné, že úroveň zpěvu v tomto případě vypovídá o nestejných kvalitách samců u různých druhů.

Druh	Preferovaný znak	Důsledek samicích preferencí	Poznámka	Lit.
Fringillidae				
<i>Serinus canaria</i>	velikost repertoáru (slabiky), přítomnost speciální slabiky	intenzivnější stavba hnízda, více vajec	velmi malý vzorek v pokusu (9 samic)	1.
<i>Fringilla coelebs</i>	délka terminální části zpěvu	přístup samice		2.
Motacillidae				
<i>Anthus spinoletta</i>	zastoupení snarr elementu ve zpěvu	šance na spárování	koreluje s kondicí, ale ne s věkem nebo teritoriím	3.
Ploceidae				
<i>Vidua chalybeata</i>	rychlost zpěvu	velikost harému		4.
Estrildidae				
<i>Taeniopygia guttata</i>	rychlost zpěvu	EPC		5.
Muscicapidae				
<i>Ficedula hypoleuca</i>	velikost repertoáru, rychlost zpěvu	přístup a preference samic	rychlost ovlivněna přikrmováním	6.
Mimidae				
<i>Mimus polyglottos</i>	velikost repertoáru	rychlejší párování	3. faktor-velikost teritoria	7.
Sturnidae				
<i>Sturnus vulgaris</i>	délka zpěvu, velikost repertoáru (typy)	rychlejší párování	kontrola přiletu v lab., samci neposkytují lepší otcovskou péči	8.
Sylviidae				
<i>Sylvia communis</i>	velikost repertoáru (slabiky)	šance na spárování	variabilita negativně korelovala s datem párování	9.
<i>Sylvia communis</i>	intenzita letů doprovázených zpěvem	rychlejší párování	koreluje se samčí otcovskou péčí a kondicí	10.
<i>Sylvia atricapilla</i>	rychlost zpěvu	reprodukční úspěch		11.
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	velikost repertoáru (slabiky)	rychlejší párování, podbízání	kontrola v laboratoři (nepravděpodobný 3. faktor)	12.
<i>Acrocephalus palustris</i>	velikost repertoáru	párování, hnízdní úspěšnost		13.
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	velikost repertoáru (slabiky)	EPF	3. faktor pod kontrolou	14.
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	velikost repertoáru (slabiky)	velikost harému, velikost snůšky	3. faktor-velikost teritoria	15.
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	konzistentně vysoká amplituda	EPP		16.
<i>Phylloscopus trochilus</i>	rychlost zpěvu	rychlejší párování		17.
Hirundinidae				
<i>Hirundo rustica</i>	rychlost zpěvu	šance na spárování	rychlost zpěvu slouží samicím k rozlišení dlouhoočasných samců	18.
Paridae				
<i>Parus caeruleus</i>	kadence	šance na spárování	negativní korelace	19.
<i>Parus caeruleus</i>	délka zpěvu	EPF, jistota paternity		20.
<i>Parus caeruleus</i>	začátek v dawn choru	počet partnerek, EPC	koreluje s počtem partnerů	21.
<i>Parus major</i>	velikost repertoáru (typy)	podbízání		22.
Emberizidae				
<i>Melospiza melodia</i>	velikost repertoáru (typy)	podbízání		23.
<i>Melospiza melodia</i>	schopnost naučit se zpěv	podbízání	jedná se o schopnost učit se zpěv z přírody při výchově v lab.	24.
<i>Melospiza georgiana</i>	rychlý trilek+široký frekvenční rozsah	podbízání		25.
<i>Zonotrichia albicollis</i>	rychlost zpěvu, délka zpěvu	hlasová odpověď samice		26.
<i>Emberiza citrinella</i>	velikost repertoáru (typy)	podbízání		27.
Icteridae				
<i>Molothrus ater</i>	síla zpěvu (song potency)	počet kopulací		28.
<i>Agelaius phoeniceus</i>	velikost repertoáru (typy)	velikost harému	3. faktor -věk	29.

Tab. 2. Konkrétní charakteristiky ptáčích zpěvu a jejich vliv na samčí hnízdní úspěšnost. Je-li znám 3. faktor ovlivňující přímý vztah, pak je uveden v Poznámce. Lit.: 1. Kroodma 1976, Vallet & Kreuzer 1995, 2. Riebel & Slater 1998, 3. Rehsteiner et al. 1998, 4. Payne & Payne 1977, 5. Houtman 1992, Collins et al. 1994, 6. Gottlander 1987, Rinden et al. 2000, 7. Howard 1974, 8. Mountjoy & Lemon 1996, 1997, Gentner & Hulse 2000, Eens et al. 1991, 9. Balsby 2000, 10. Halupka & Borowiec 2006, 11. Hoi-Leitner et al. 1993, 12. Catchpole et al. 1984, Buchanan & Catchpole 1997, 13. Bell et al. 2004, 14. Hasselquist 1994, 15. Catchpole 1986, Forstmeier & Leisler 2004, 16. Forstmeier et al. 2002, 17. Radesater et al. 1987, 18. Moller et al. 1998, 19. Poesel et al. 2001, 20. Kempnaers et al. 1997, 21. Poesel et al. 2006, 22. Baker et al. 1986, 23. Searcy & Marler 1981, 24. Nowicki et al. 2002, 25. Ballentine et al. 2004, 26. Wasserman & Cigliano 1991, 27. Baker et al. 1987, 28. West et al. 1981, 29. Yasukawa et al. 1980.

2.5.4.2. Komplexita

Jedna z nejčastěji zmiňovaných preferencí spočívá v upřednostňování velikosti (komplexity) repertoáru. Komplexita může být měřena rozmanitými způsoby (viz kapitola Klasifikace vokalizace). U jedinců daného druhu se měří zpravidla podle počtu typů zpěvu, případně konkrétních slabik. Samci rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*) s větším počtem slabik ve zpěvu se dříve párují (Buchanan & Catchpole 1997). Počet slabik má vliv na získávání EPC u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) (Hasselquist et al. 1996), stejně jako na počet partnerek (Forstmeier & Leisler 2004). Počet partnerek u vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) koreluje zase s počtem typů zpěvu (Yasukawa et al. 1980). Samice strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) vykazovaly v laboratoři více předkopulačního chování v reakci na více typů zpěvu (Searcy & Marler 1981, Searcy 1984), stejně je tomu i u sýkory koňadry (*Parus major*) (Baker et al. 1986). Samice uvedených rákosníků se chovají stejně, ale v odpovědi na velký počet slabik.

Na rozdíl od celkové produkce zpěvu se velikost repertoáru obtížněji vysvětluje jako indikátor kvality, protože není úplně jasné, jak by mohla být komplexita zpěvu produkčně náročnější. Možné vysvětlení se nabízí v kontextu developmental stress hypothesis, případně Fischerova mechanismu.

2.5.4.3. Vokální schopnosti

Hlasová zdatnost samce spočívá v kvalitě jeho zpěvu, tedy v dovednosti produkovat hlasově náročné komponenty repertoáru. Zdá se, že existují určité fyzikální a fyziologické mantinely hlasové produkce, jejichž důsledkem je mj. existence rozdílů v kvalitě zpěvu jednotlivých samců. Tyto rozdíly spočívají především ve schopnosti přiblížit se těmto hranicím. Objevuje se stále více důkazů o kvalitách samců, reflektovaných v hlasových schopnostech (Vallet et al. 1998). Samice kanára (*Serinus canaria*) preferují samce schopné zpívat určitou třídu komplexních slabik (Vallet & Kreutzer 1995). Samec budníčka temného (*Phylloscopus fuscatus*) je upřednostňován podle schopnosti udržet neustále velkou amplitudu u co největší počet slabik (Forstmeier et al. 2002). Zpěv velmi dobrého partnera u strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*) musí obsahovat jak rychlý trylek, tak co nejširší frekvenční rozsah (Ballentine et al. 2004). Biomechanika stojící za posledním příkladem je velmi často diskutována. Dochází zde k trade off mezi frekvenčním rozsahem a rychlostí zpěvu. Produkovat zpěv o vysoké frekvenci je náročné, protože samci musí hodně otvírat zobák. Přitom se zmenšuje vokální trakt a zvyšuje jeho rezonanční frekvence. K produkci nízké frekvence musí být zobák otevřen jen málo, což prodlužuje vokální trakt a snižuje rezonanční frekvenci. Pro produkci slabik obsahující široký frekvenční rozsah musí samci otvírat a zavírat zobák pod širokým úhlem. Jak se rychlost zpívání zvyšuje, zbývá čím dál tím méně času na otvírání a zavírání zobáku. Tak vzniká překážka pro rychlý zpěv s velkým frekvenčním rozsahem. Samci s nejlepšími pěveckými schopnostmi z pohledu samic se pohybují co nejbližší hornímu mantinelu, zpívají tedy co nejrychleji a s co největším frekvenčním rozsahem (Nowicki & Searcy 2005).

2.5.4.4. Lokální struktura

Dalším, a také posledním diskutovaným aspektem samičího pohlavního výběru, je lokální struktura. Ta souvisí se známostí určitého zpěvu. Týká se především geografické variability. Rozdíly ve zpěvech ptáků stejného druhu se zvětšují se vzdáleností lokalit, čímž mohou vznikat místní dialekty, které mohou hrát roli v pohlavním výběru a také při udržování filopatrie. U většiny druhů je však různorodost spíše postupná (klinální) a je zjevná až na značné vzdálenosti (Searcy et al. 2002). Každopádně samice preferují samce se známým, tedy lokálním zpěvem (Nowicki & Searcy 2004). Rozřešení problematiky volby samic na základě

lokálních, či známých zpěvů od těch neznámých je zatím velkou neznámou a samozřejmě tedy neexistuje žádné univerzální vysvětlení pro nastavení pohlavního výběru tímto směrem.

2.5.5. Existuje univerzální hypotéza?

Z důkazů nashromážděných při jednotlivých experimentech vyplývá, že neexistuje vševysvětlující hypotéza samičích preferencí v pohlavním výběru. Samice různých druhů preferují různé znaky zpěvu, které, jak se zdá, mohou reflektovat různé kvality samce. Charakteristiky, jež jsou středem zájmu samic, se pak odrážejí v reprodukční úspěšnosti samců i samic. Pokud nějaká samičí volba zvýší její fitness, pak existuje velká pravděpodobnost, že její volbu budou opakovat její dcery. Synové pak budou sdílet znaky, jež budou voleny dalšími generacemi samic. Takový znak a zaujatost pro něj se může rozvinout v excesivní struktury, jež dají vzniknout velkým repertoárům čítajícím stovky typů zpěvu. Celkově se mi zdá nejpravděpodobnější platnost Zahaviho teorie, která mohla stát na počátku ustanovení preferencí. Následné převládnutí určité volby u některých druhů určilo směr evoluce zřejmě mj. podle Fischerova mechanismu.

3. Pár slov závěrem

Na základě výsledků výzkumu behaviorální ekologie za několik posledních desetiletí lze celkem s jistotou tvrdit, že hlavní funkce ptačího zpěvu spočívá v teritoriálních samčích interakcích a v pohlavním výběru skrze samičí výběr partnera. Pochopení funkčních aspektů ptačí komunikace dává dobrý základ pro porozumění evoluce zpěvu jako znaku.

V této části práce jsem se pokusil postihnout rozsáhlou problematiku ekologie ptačího zpěvu a tak poskytnout na relativně malém počtu stránek ucelený soubor informací vypovídajících o současném i minulém výzkumu ptačího zpěvu a shrnout tak dosavadní úroveň znalostí, od kterých je možné se odrazit do dalšího rozvoje jednoho pro mě z nejkrásnějších oborů biologie, tedy behaviorální ekologie.

Funkční a geografická variabilita zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*)

1. Úvod:

Významným fenoménem v problematice zpěvu mezi pěvci je variabilita daná geografickým výskytem (Leader et al. 2000). Pokud dosahuje druh velkého zeměpisného rozšíření, je málo pravděpodobné, aby se setkávali jedinci ze vzdálených částí areálu, dokonce vzniká reálná šance izolací jednotlivých populací. Zůstanou-li dvě populace relativně dlouho izolované, může vzniklá situace vést až k speciálním procesům a vzniků dvou oddělených druhů, (Slabbekoorn & Smith 2002). Jedním ze znaků, který může speciální procesy výrazně akcelarovat je i zpěv: vzdálené populace mohou vyvinout velmi odlišné formy akustické komunikace a jedinci ze dvou takovýchto distantních populací se pak již nerozpoznávají. Jedním z nejčastějších modelů, podle něhož speciální procesy v takovém případě probíhají, je parapatrická speciace jejímž hlavním hnacím mechanismem bývá nejčastěji proces nenáhodného páření (assortative mating) (Irwin 2000).

Variantám ve zpěvu, daným makrogeografickým rozložením populací, říkáme regiolekty, pokud zabraňují typickému druhovému rozpoznávání. Oproti tomu dialekty, které jsou dány rovněž geografickým rozložením, nezabraňují vnitrodruhovému rozpoznávání jedinců. Dialekty jsou sdíleny lokálními populacemi, přičemž hranice mezi jednotlivými populacemi používajícími odlišné dialekty jsou obvykle neostře a existují i přechodné zóny. Vzniká mozaikovitě rozložení dialektů, v rámci něj se ptáci poznávají a jsou schopni se spolu rozmnožovat (Martens 1996). Místní zpěv se zpravidla předává z generace na generaci učením (Lynch 1996, Payne 1996).

Rozložení zpěvu populace na mikrolekty je ještě poněkud jemnější. Do příslušného mikrolektu se řadí samci, kteří hnízdí ve vzájemné blízkosti a sdílejí spolu různé velké části repertoáru (Martens & Kessler 2000).

Hýl rudý (*Carpodacus erythrinus*) vydává relativně jednoduchý a nekomplikovaný zpěv (Björklund 1989). Björklund (1989) zkoumal zpěv tohoto druhu v centrální části Švédska (Rattvik) v letech 1986-1988. Ve svých výsledcích popisuje kromě individuální variability a kvalitativních změn zpěvu u konkrétních jedinců v několika po sobě jdoucích sezónách také existenci dvou typů zpěvu. První - krátký a hlasitý, jímž samci prezentují svou přítomnost, druhý - dlouhý a tichý, který je podobný u všech samců. Druhý typ zpěvu podle Björklunda začíná slabikami obdobnými hlasitému krátkému zpěvu. Je však tišší, a tedy nenápadný. Delší a tišší hlasový projev považuje za "duel song", používaný při konfliktech, případně při prvním přístupu samice. Navržené funkční rozdíly obou hlavních typů zpěvu však dosud nebyly testovány. Makrogeografický popis zpěvu hýla byl středem zájmu Martense a Kesslera v devadesátých letech (Martens & Kessler 2000). Hýl rudý vytváří na širokém areálu svého rozšíření několik poddruhů. Cílem práce bylo popsat regiolekty, případně dialekty, které mohou v extrémním případě indikovat proces speciace. Přes určité rozdíly ve zpěvu nebyla zjištěna statisticky signifikantní hranice mezi poddruhy, a tak se nezdá, že by bylo možné mluvit o existenci regiolektů. V souvislosti s níže zmiňovanou expanzí druhu na západ se zabývá práce také mikrogeografickými rozdíly. Jsou popisovány celkem tři populace, a to z Nizozemí, Švédska a také z České republiky z oblasti Vltavského luhu, jíž je věnována největší pozornost. Při zjišťování hlasových charakteristik populace podchytili autoři 6 mikrolektů nepravidelně rozložených po celém území studované lokality (**Obr. 16**).

Akustickou analýzou zpěvu studovaného druhu se zabýval ještě Zvonov (2004). Srovnával zpěv dvanácti jedinců z moskevského regionu nahraný v roce 2003. Studie je čistě

popisná a poskytuje jen minimální informace, které by umožnily pohled do problematiky zpěvu hýla rudého na studovaném území.

Cílem této části práce je shrnutí výsledků vlastních výzkumů několika aspektů vokální komunikace hýla rudého z let 2005 – 2007 z oblasti Vltavského luhu. Ten byl zaměřen především na podchycení velikosti repertoáru, ověření významu dvou hlavních typů zpěvu a mikroloktovou, případně dialektovou, charakteristiku subpopulace daného území. Vlastní výsledky se pokouším porovnat se třemi předešlými pracemi. Na jejich základě a v propojení s vlastní studií se snažím vyvodit obecné makrogeografické schéma, vypovídající o funkci typů zpěvu u hýla rudého.

2. Metodika:

2.1. Studovaný druh a zkoumaná populace

Hýl rudý je malý (23g) pěnkavovitý palearktický pěvec (**Obr. 2.**), který migruje v rámci celého svého areálu rozšíření, a jako většina jeho příbuzných hájí teritorium pouze v době hnízdění. V posledních padesáti letech došlo k rozšíření jeho areálu na západ, a tak vzniklo mnoho populací například v Německu, Nizozemí, na Britských ostrovech a v neposlední řadě také v České republice (Martens & Kessler 2000). V nově okupovaném regionu ve střední Evropě se zformovaly malé izolované populace, často čítající méně než deset párů. Poměrně výjimečnou v tomto směru je populace obývající oblast Vltavského luhu na hranici NP Šumava, která čítá zhruba 60 – 80 hnízdících párů (Martens, Kessler 2000). Celá česká populace čítá 1300-2000 párů (Šťastný et al. 2006).



Obr. 2. Samec hýla rudého z mikropopulace západně od Slunečné.

Výzkum jsem prováděl v letech 2005-2007 právě na šumavské populaci v území mezi obcemi Pernek a Volary na hranici Šumavského národního parku (**Obr. 3.**). Druh zde upřednostňuje podmáčené travnaté plochy a bažiny v okolí řek s roztroušenými stromy a lesíky. Větší hnízdní lokality jsou odděleny pastvinami, zemědělskými plochami, případně lesy. Hnízdo se nejčastěji nachází v keřovitých porostech tavolníků vrboolistých (*Spirea salicifolia*). Ptáci hnízdí jednotlivě i ve skupinkách také ve vesnicích a v okolí silnic, kde zpívají z korun vysokých stromů. Hýl rudý k nám přilétá mezi 15.-20. květnem, k hledání partnerů dochází v prvních několika dnech po přiletu samic (přilétají o několik dní později). Kladení začíná přibližně na přelomu měsíce května a června. Mladí ptáci ze sledované lokality se do místa narození po zimování nevracejí. Za několikaleté období intenzivního kroužkování se navrátil jen jeden samec a to až po třech letech od vylétnutí z hnízda (Schnitzer in verb.). U starých již dříve rezidentních ptáků je návratnost zjištěná na základě kroužkování-přibližně 30% (Albrecht in verb.)

2.2. Terénní práce



Obr. 3. Vltavský luh mezi obcemi Volary a Pernek: studijní plocha.

samci bez přítomnosti zvukového playbacku zpěvu naprosto nereagovali. Atrapa byla umístěna do konstantní výšky dvou metrů nad zemí, zpravidla do keře stolovníku, případně do nízké vrby (**Obr. 6**) do blízkosti zpívajícího samce. Během pokusu byl v těsné blízkosti atrapy pouštěn playback obou nahrávek. Design pokusu spočíval v tři minuty trvajícím přehrávání záznamu jednoho typu zpěvu. Poté následovala desetiminutová pauza a po ní přišel na řadu druhý typ zpěvu, který trval rovněž 3 minuty. Pořadí přehrávaných dvou typů zpěvu jsem pravidelně střídal, abych zabránil možné chybě. Ta by mohla nastat, pokud by pro samce bylo směrodatné specifické pořadí za sebou jdoucích nahrávek. Přerušování potencionální vazby mezi oběma playbacky je nezbytné, protože se ptáme na rozdíl mezi danými dvěma typy zpěvu. V průběhu třímínutového pokusu jsem zaznamenával veškerou pohybovou a hlasovou aktivitu samce na digitální zvukový nahrávač. Nahrávání začalo vždy se spuštěním playbacku, samotný pokus však začal až s počáteční aktivitou samce. Pohybová aktivita samce během pokusu byla zaznamenávána ve formě změn vzdálenosti samce od atrapy, případně v míře agresivity vyjádřené nálety nebo fyzickým

K nahrávání samců jsem využíval digitální minidiskový walkman Sony MZ-RH1/B, Hi-MD s mikrofonom Panasonic RP-VC 151E-S opatřeným plastovým kondenzorem. Nahrávání jsem začal na lokalitě s výskytem nejpočetnější mikropopulace (cca 20 párů) nacházející se přibližně 1,5 km západním směrem od Slunečné v nivě řeky Vltavy (**Obr. 4**). Při prvním roce studií, jsem si její uniformitou ve zpěvu nebyl vůbec vědom, a tak výzkum spočíval pouze v nahrávání každého samce, kterého jsem slyšel. V druhé sezóně, již velmi dobře obeznámen s variabilitou zpěvu a hnízdní biologií hýla rudého na lokalitě, jsem mohl začít cíleně nahrávat samce při určitých interakcích (**Obr. 5**). Na základě materiálu získaného v roce 2006 jsem pomocí softwarových úprav (viz níže) vytvořil nahrávky se dvěma typy zpěvu., které byly v roce 2007 použity k testování reakce samců na dva základní typy zpěvu (dlouhý a krátký).

Pokusy se odehrávaly mezi 6. až 11. hodinou ráno, tedy v době největší aktivity samců.

K pokusu byla využita atrapa ze sádry, na niž



Obr. 4. Vltavský luh západně od Slunečné: letecký snímek.

napadením atrapy. Nálet jsem definoval jako let samce přímo směrem k atrapě, při čemž samec změnil směr těsně před atrapou, a tedy nedošlo k napadení. Pokud došlo k vyrušení samce nějakým jiným mnou zaznamenaným faktorem (jiný samec, jiný výzkumník), musel být pokus přerušen a nebyl zahrnut do vyhodnocení. Původní záměr počítal s provedením třikrát deseti experimentů na stejném množství samců, a to 10 v době párování, 10 během stavění hnízda a 10 během sezení či krmení. Naneštěstí náročnost pokusu byla daleko větší než jsem očekával. Samci hýla velmi neradi spolupracovali, a pokud už se opravdu spolupracovat snažili, přiletěl jiný samec, který celý pokus znehodnotil. Pokud se pokus povedl, následoval odchyt samce, kterého jsem barevně značil individuální kombinací barevných kroužků, abych měl přehled o již pokusovaných jedincích.



Obr. 5. Nahrávání hlasů hýlů v terénu.

Pro podchycení variability zpěvu v širším geografickém měřítku bylo v roce 2006 provedeno transektové nahrávání zpěvu co největšího počtu hýlích samců a to v údolí Vltavy mezi obcemi Pernek a Volary (**Obr. 3**). Území a načasování výzkumu (29.5.-1.6.) bylo totožné s daty získanými Martensem & Kesslerem (2000) v letech 1995 a 1997 – tak, aby mohly být získané údaje srovnány s výsledky tehdejšího výzkumu.

Samotnou práci v mikropopulaci západně od Slunečné mi mělo usnadňovat odečítání kombinací barevných kroužků na nohou nahrávaných samců. Díky odečtu bych mohl stoprocentně znát identitu samců a mohl tak nahraný zpěv srovnávat s prací dalších výzkumníků, kteří se ve stejném území zabývají komplexním studiem hnízdní biologie tohoto druhu;

pro velkou část zdejší subpopulace tak existují data o rozsahu a intenzitě červeného zbarvení samců, paternitě, hnízdní úspěšnosti apod. (Albrecht et al. 2007). Bohužel v době pro mě klíčové byla prokroužkovanost populace velmi malá, protože značení probíhalo až při samotném hnízdění. Prořidnutí okroužkované populace po návratu ze zimovišť a náročnost odečítání rozličných barev z krátkonožného hýla výrazně ztěžovalo získávání dat. I přesto se mi během výzkumu podařilo odečíst a nahrát několik desítek ptáků. Objevovaly se však další a další komplikace, které znemožnily zamýšlené analýzy možné korelace mezi parametry zpěvu a nejrůznějšími daty, získanými ostatními výzkumníky. Velmi často se nepodařilo odečteného a nahraného jedince v témže roce chytit a následně změřit rozsah a intenzitu zbarvení, což způsobilo nepoužitelnost dat.

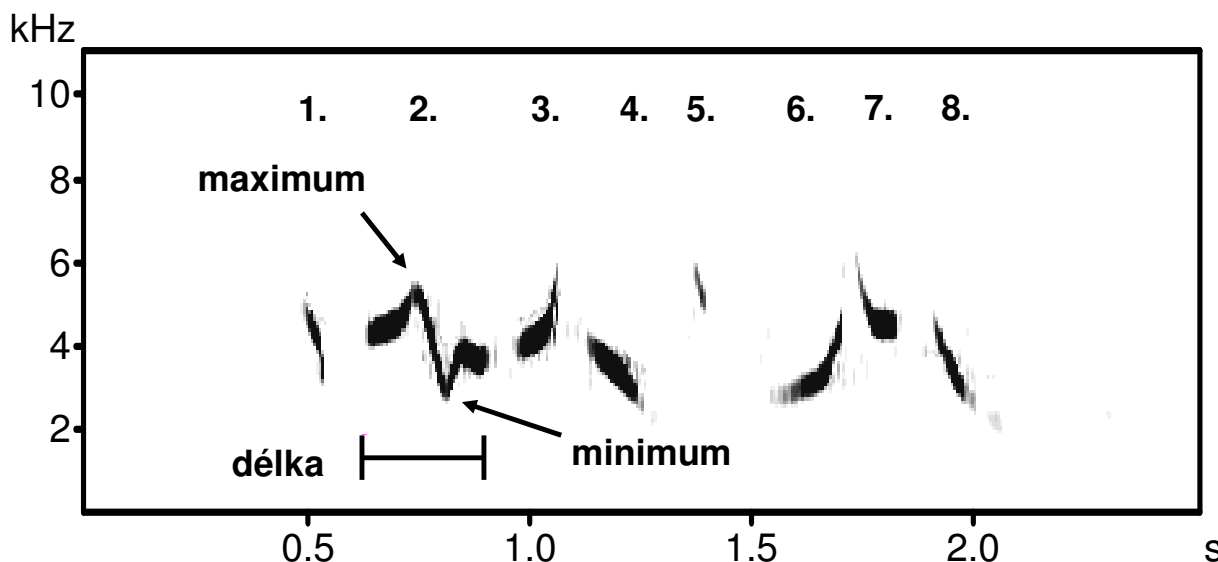


Obr. 6. Průběh playbackového experimentu s atrapou.

2.3. Příprava a zpracování výsledků

Nahrávky zpěvu byly analyzovány pomocí programu Avisoft-SASLab Pro. Nahrávka pro playbackový experiment byla vytvořena rovněž pomocí tohoto programu. Výsledná nahrávka sestávala ze smyčky tvořené 10 x 5, respektive 9 x 5 strofami pro dlouhý a krátký typ zpěvu, přičemž každých 5 strof pocházelo od jiného samce. Použito bylo tedy zpěvu 10 samců pro nahrávku dlouhého zpěvu a 9 samců pro nahrávku krátkého zpěvu. Intervaly mezi jednotlivými zpěvy odpovídaly času, který se rovnal průměrným intervalům mezi deseti zpěvy u deseti samců, zpívajících bez přerušení. Intervaly se mírně lišily mezi dvěma typy zpěvu, to bylo samozřejmě zohledněno i ve výsledné nahrávce použité pro playbackový experiment.

Vyhodnocování pokusu spočívalo především v převedení pohybové aktivity samce na veličinu vyjadřující "ochotu přiblížit se". Ochotu přiblížit se definuje jedno číslo pro každého samce (u každého pokusovaného typu zpěvu), jež je vypočítáno ze vzdáleností od atrapy, ve kterých trávil samec určitý čas v průběhu pokusu. Celkové tři minuty pokusu samci trávili v osmi mnou definovaných vzdálenostních kategoriích, kdy jsem např. nejbližší vzdálenost



Obr. 7. Měřené časové a frekvenční parametry zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*).

definoval (<0,5m, <1m, <2m, <5m, <10m, <15m, <20m, >20m). Činnost každého jedince jsem tak rozčlenil na čas strávený v určité vzdálenosti. Celkový čas strávený v konkrétní vzdálenosti byl následně vynásoben odpovídajícím číslem (1-8), kdy nejvyšší číslo reprezentovalo nejnižší vzdálenost. Čas strávený v každé z definovaných vzdáleností měl tedy různou váhu; pokud tedy trávil jedinec 1min ve vzdálenosti např. 1m a 1 min ve vzdálenosti 10 m, dostal vyšší skóre v celkovém součtu (= indexu ochoty přiblížit se) čas strávený ve vzdálenosti 1m. Tento index zahrnuje celkovou pohybovou aktivitu (vyjádřenou vzdáleností) v průběhu třeminutového pokusu charakterizovanou jedním jediným číslem. Na konci takového postupu reprezentovala každého samce dvě čísla pro pohybovou aktivitu, jedno v reakci na krátký zpěv, druhé v reakci na dlouhý zpěv. Míru hlasové aktivity zastupoval celkový počet zazpívání během pokusu, tedy opět dvě srovnatelná čísla pro každého samce. Celkově tak poskytuje každý samec čtyři čísla za kompletně provedený pokus, dvě za

hlasovou aktivitu a dvě za pohybovou aktivitu. Monitorování počtů přeletů, náletů a času útoků nemělo příliš velký smysl vzhledem k jejich malé četnosti v průběhu pokusů. Statistické srovnání výsledných čísel jsem provedl neparametrickým Wilcoxonovým párovým testem. Všechny statistické výpočty byly prováděny pomocí programu Statistica 7.0 (Statsoft Inc.).

Rozdělení zpěvů do jednotlivých kategorií (mikrolektů, dialektů) bylo provedeno pomocí klastrové analýzy na základě 8 kvalitativních a 41 kvantitativních znaků: každý zpěv byl charakterizován celkovým počtem slabik; každá slabika byla dále popsána pomocí těchto parametrů: délka, počáteční, maximální, minimální a konečné frekvence (**Obr. 7**). Nejdelší zpěvy (níže popisované jako dlouhé zpěvy) se skládaly z 8 slabik. U kratších zpěvů byly parametry chybějících slabik nahrazeny nulou. Kvalitativní parametry popisující každou slabiku se týkaly celkové tonální charakteristiky – potažmo jejího tvaru vizualizovaného pomocí spektrogramu (celkem 13 možných kategorií). Při analýze bylo použito několik klastrovacích metod (UPGMA, Single linkage, Complete linkage), přičemž všechny přinesly velmi podobné výsledky. V grafickém výstupu je použit výsledek analýzy UPGMA. (**Obr. 14**). Zpěvy samců jsem zařazoval do jednotlivých mikrolektů na základě několika kritérií. Zpěv jsem považoval za mikrolekt tehdy pokud byl zjištěn a zařazen mezi mikrolekty Martensem v roce 1997. Pro srovnání mezi Martensovými a mými zpěvy jsem použil jako klíčový krátký typ zpěvu, protože jím samci zpívají více a tak i většina nahrávek zachycuje jen krátký zpěv. Zpěv jsem rovněž považoval za mikrolekt tehdy, pokud jsem měl k dispozici kompletní repertoár zpívajícího samce, jehož složky (různé typy zpěvu) odlišila klastrovací analýza od ostatních variant srovnatelných typů.

Pro nalezení ekvivalentních zpěvů mezi našimi daty a daty z uvedených tří studií, pro časové a makrogeografické srovnání, používám srovnávací analýzu, která vychází z přiřazování jednotlivých námi nahraných zpěvů (21 zpěvů-malá písmena) ke zpěvům převzatým z jmenované literatury (24 zpěvů-velká písmena). K tomu bylo využito deseti lidí, kteří nezávisle přiřazovali vytištěné spektrogramy zpěvů z Vltavského luhu k odpovídajícím (= podobným či stejným) spektrogramům zpěvů publikovaných z jiných oblastí. Dotyční spolupracovníci byli před vlastním hodnocením podobnosti jednotlivých zpěvů obeznámeni s problematikou existence dvou typů zpěvu u hýla a byli rovněž informováni o skutečnosti, že ptáci mohou zpívat jen části svého zpěvu. Výsledky srovnání byly vyhodnoceny pomocí kontingenčních tabulek.

Při popisu rozdílů mezi pracemi se snažím všechny opětovně zjištěné typy zpěvu popisovat v souladu s prací Martense & Kesslera (2000). Je-li zpěv popsán velkým tiskacím písmenem A - F pak odpovídá zpěvu zjištěnému těmito autory ve Vltavském luhu (**Tab. 3**). Zpěvy označené G-X odpovídají variantám zpěvu zjištěným v jiných částech Evropy (**Tab. 3**). Mnou nahrané zpěvy převedené do spektrogramů jsou popisovány malými písmeny. Pokud je nezbytné uvést zpěv zjištěný během této práce i ekvivalentní zpěv popsáný v některé z publikovaných prací, značím jejich vztah rovnítkem, pokud si odpovídají na základě srovnávací analýzy (**Tab. 3**). Mnou vytvořené spektrogramy (= zjištěné zpěvy) bylo nezbytné popisovat jinak pro jejich velkou početnost. Výsledná mapa transektu na území mezi obcemi Pernek a Slunečná vyplývá ze srovnávací analýzy a je doplněna o kompletní mikrolekty (dva zpěvy v jednom spektrogramu), definované na základě podchycení odlišného komplexního repertoáru. Kompletně podchycený mikrolekt, značím v textu písmeny, kterými jsou popisovány jeho jednotlivé části tedy typy zpěvu. Např. mikrolekt bg+bi vyjadřuje kompletní mikrolekt, kterým zpívají samci na daném území. Velikost repertoáru se v tomto případě skládá ze dvou typů zpěvu bg a bi. Pokud byly námi nahrané zpěvy významně přiřazeny zahraničním zpěvům a Martens je na Šumavě nezmiňuje, ani v naší mapce Vltavského luhu nejsou zachyceny, obdobně jako zpěvy zjištěné pouze naším mapováním

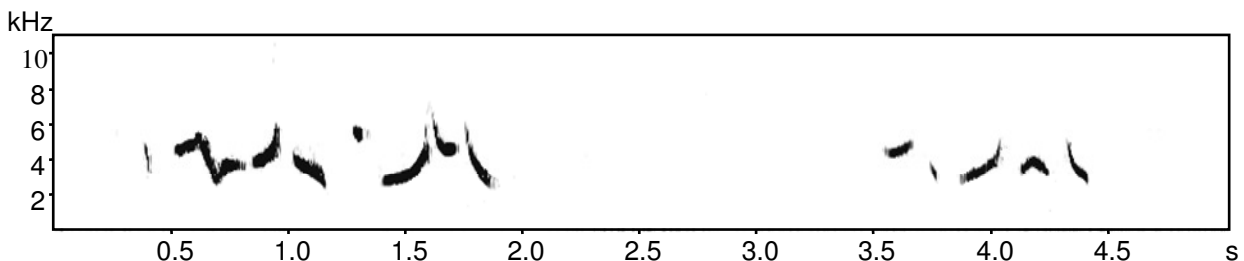
3. Výsledky:

3.1. Dva typy zpěvu a jejich funkce

3.1.1. Playbackový experiment

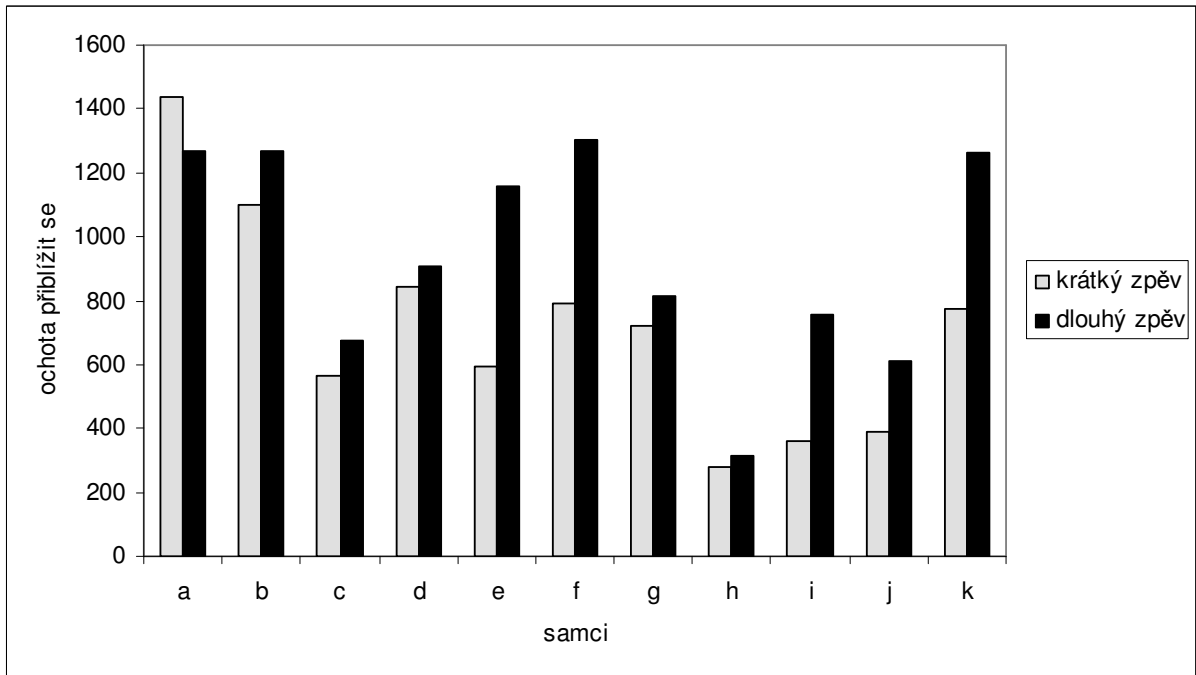
Během první sezóny (2005) jsem zjistil značnou uniformitu ve zpěvu mikropopulace západně od Slunečné. Potvrdil se předpoklad o existenci dvou naprosto odlišných typů zpěvu v lokalitě. Výsledky však nebyly použity pro následnou analýzu pro celkově nízkou kvalitu vzhledem k použití jiného typu nahrávacího média, než v letech následujících. V roce 2006 se mj. poprvé podařilo nahrát prokazatelně tři různé samce z lokality, kteří měnili zpěv z krátkého typu na dlouhý (**Obr. 8.**). Na základě tohoto zjištění a po konfrontaci s existujícím písemnictvím (cf. Björklund 1989) byl v následující sezóně (2007) proveden playbackový experiment za účelem zjištění možných funkčních rozdílů obou zpěvů.

Ptáci skutečně reagovali na každý z obou zpěvů rozdílně (**Obr. 9, 10, 11, 12.**).

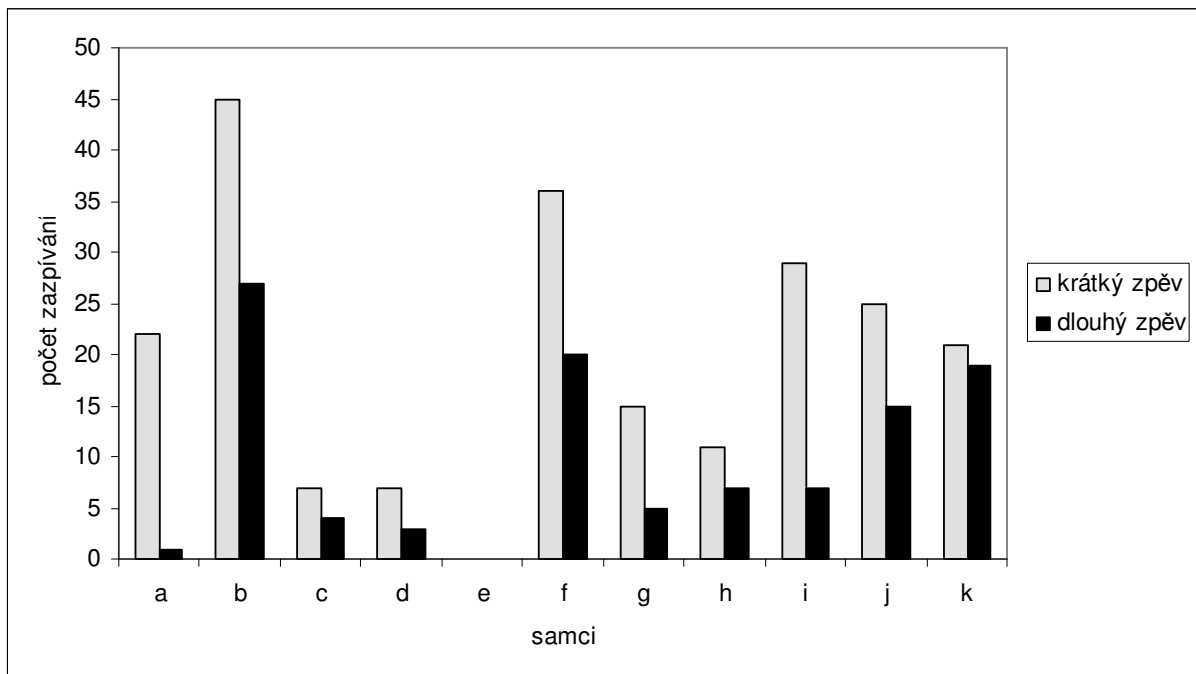


Obr. 8. Dva funkčně odlišné typy zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*), zpívané současně jedním samcem.

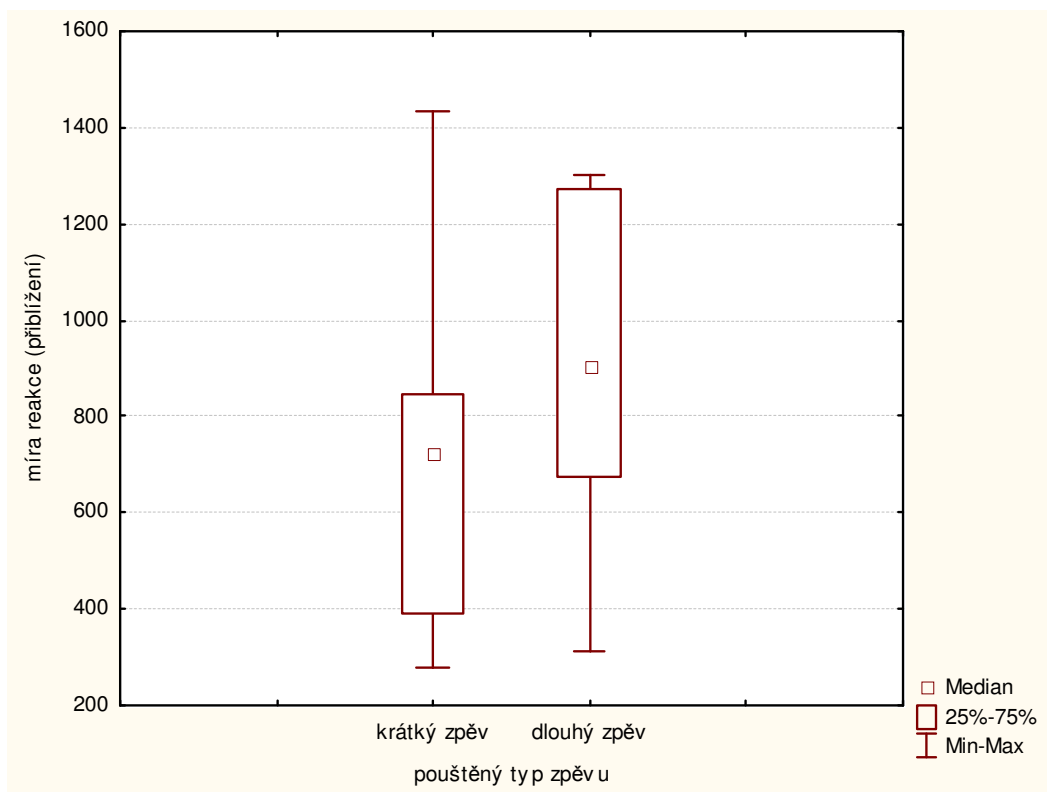
V reakci na dlouhý zpěv se signifikantně více přibližovali ke zdroji (atrapě) ($N=11$, $p<0,01$). Pouze při produkci dlouhého zpěvu docházelo k náletům (3 pokusy) a k napadení atrapy (2 pokusy). 2 z 11 samců v reakci na dlouhý zpěv jen nalétali na atrapu, další jeden samec přímo fyzicky napadal. Další jeden samec prováděl v reakci na dlouhý zpěv kombinaci obou těchto aktivit. Z toho vyplývá, že u čtyř z jedenácti pokusovaných samců došlo k projevu zjevné agrese (nálet, napadení), a to vždy jen při pouštění dlouhého zpěvu. Při pouštění krátkého zpěvu se sice samci nepřibližovali do takové míry jako při dlouhém zpěvu, ale o to více zpívali ($N=11$, $p<0,005$). 10 z 11 samců odpovídalo na oba typy zpěvů vždy krátkým zpěvem. Jeden samec hlasově nereagoval ani na jeden typ zpěvu. Při jednom pokusu vyvolal playback reakci, kdy samec používal oba dva typy zpěvu. V tomto případě byl pokus prováděn nedaleko hnízda v době, kdy už samice snášela vejce (5.6.). Pokus jsem do analýzy nezahrnul pro obtížnou srovnatelnost s ostatními.



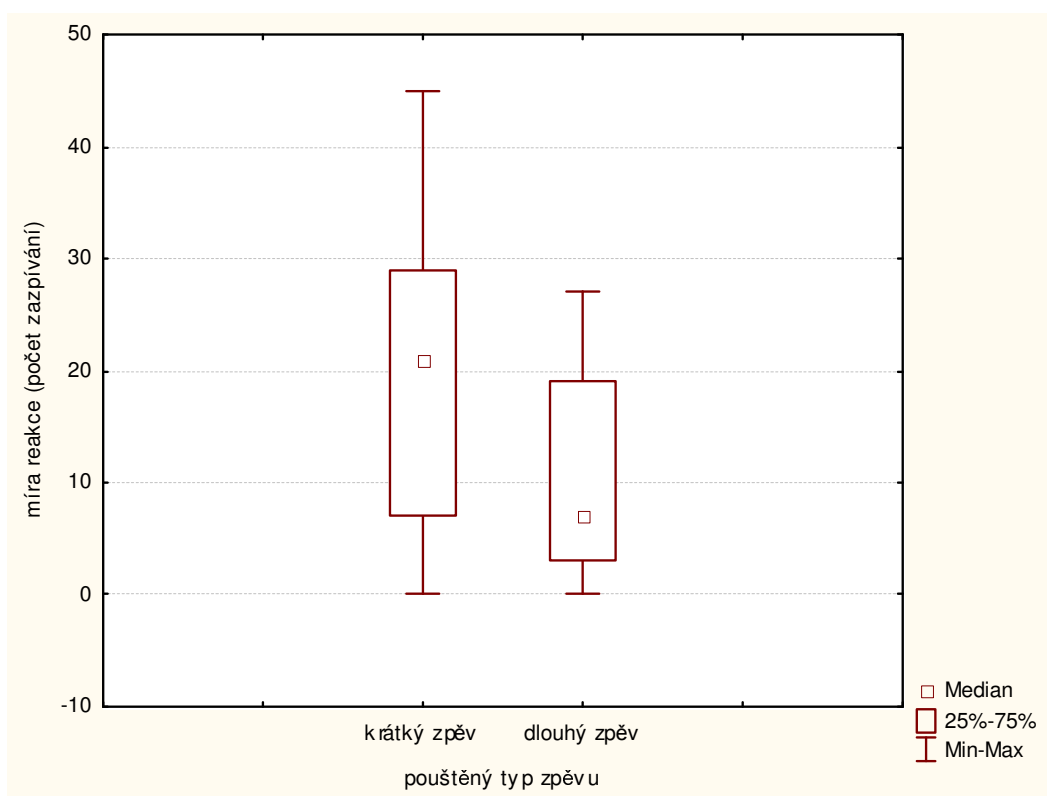
Obr. 9. Pohybová reakce jedenácti samců na dva různé typy zpěvu pouštěné z playbacku.



Obr.10. Hlasová reakce jedenácti samců (počet zazpívání) na dva různé typy zpěvu pouštěné z playbacku. Samec „e“ nevykazoval žádnou hlasovou reakci.



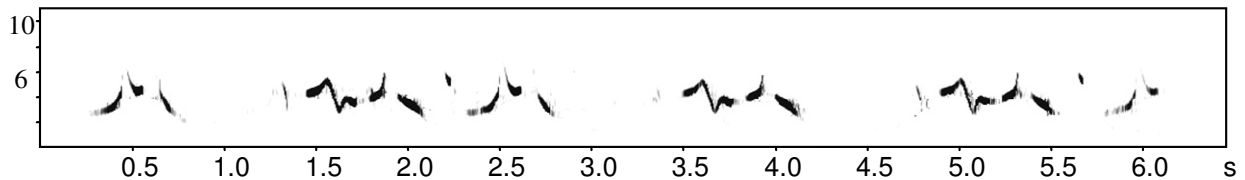
Obr.11. Pohybová reakce jedenácti samců na dva různé typy zpěvu



Obr.12. Hlasová reakce jedenácti samců na dva různé typy zpěvu

3.1.2. Další pozorování

V druhé sezóně se mi podařilo zaznamenat několik samců na lokalitě, kteří aktivně zpívali oběma typy zpěvu. Nejčastěji situace vypadala následovně: samec zpíval krátkým zpěvem (bg). Po příletu, při potyčce a zahánění cizího samce zpíval samec dlouhým zpěvem případně jeho částí. Po zahánění narušitele zpíval vítězný samec po nějakou dobu dlouhým zpěvem. Za chvíli se zase vrátil ke zpěvu krátkému. V roce 2007, kdy jsem se aktivně podílel na odchytu a barevném značení, se mi podařilo odchytit samce zpívajícího dlouhým zpěvem (na dlouhý typ nahrávky). Po jeho odchytu ho na jeho oblíbené pozici vystřídal jiný samec (náhradník), který začal zpívat rovněž dlouhým zpěvem. Po vypuštění a vzpamatování samce, ze zákroku na něm prováděném, došlo k delší a často přerušované šarvátce vypuštěného a náhradního samce. Při této šarvátce samci zpívali první polovinou dlouhého zpěvu, který jen vzácně zazpívali celý (**Obr. 13.**) Po vítězství jednoho z nich opět začal silnější samec zpívat na preferovaném viditelném vysokém místě a to dlouhým zpěvem. Ten zpíval nejdříve jen částečně a poté celý. Po nějaké době opět změnil zpěv na normální. V této části lokality



Obr.13. Samec střídající v kontinuálním projevu úplné a neúplné strofy v rámci jednoho typu zpěvu.

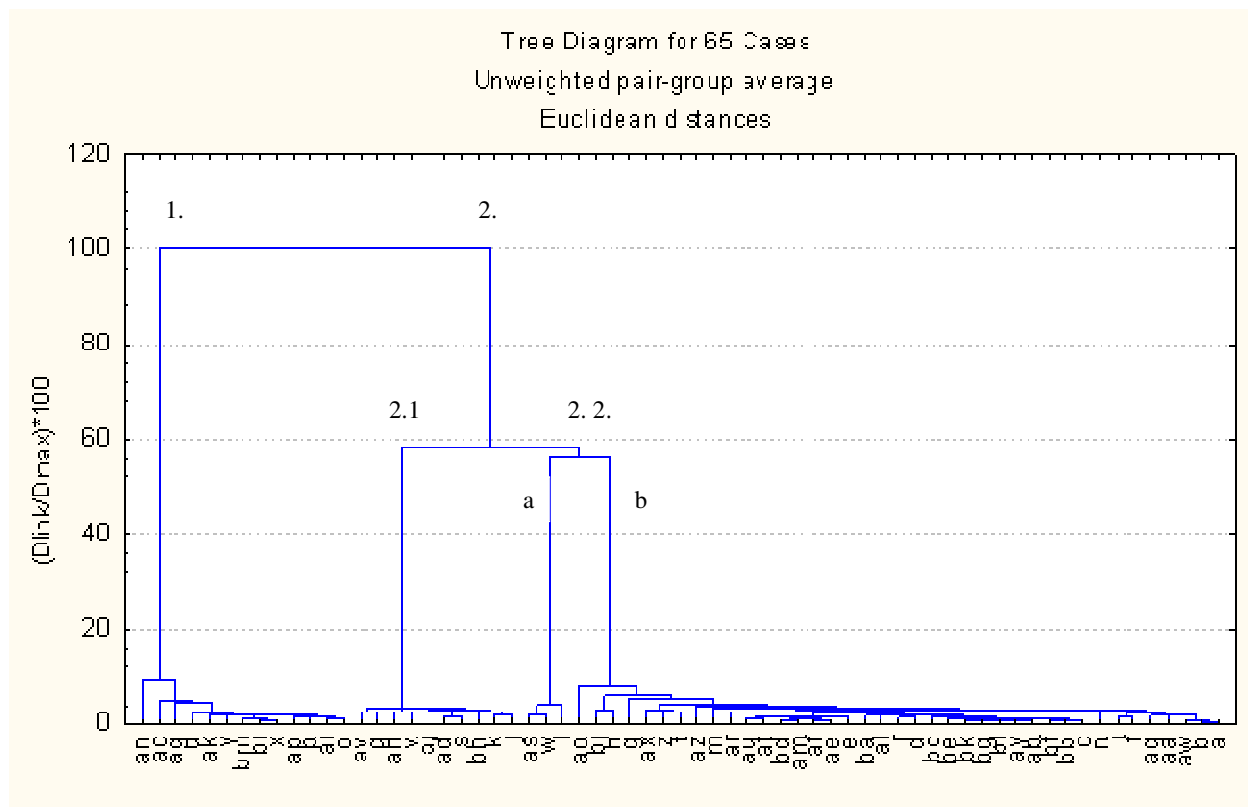
zpívalo a posléze i hnízdilo největší množství samců. Dlouhým zpěvem zde zpíval vždy jen jeden samec a to ten sedící na nejviditelnějším a nejvyšším stromě. Ostatní samci sice také zpívali, ale zpěvem krátkým. Podobné situace jsem sledoval i na jiných místech v mikropopulaci, tam jsem však konflikt nezpůsobil odstraněním samce zpívajícího na nejvyšším nebo jinak vhodném místě. Rovněž zde samci zpívali jen část dlouhého zpěvu a to hlavně před nebo při kontaktu s cizím samcem, projevujícím známky agrese.

3.2. Variabilita zpěvu populace hýlů rudých ve vltavském luhu

Celkem bylo během mapování a nahrávání v roce 2006 v území mezi Volary a Pernekem zaznamenáno a nahráno 65 zpívajících samců. Rozložení populace ve studovaném území ukazuje mapa na (**Obr. 15**). Nejvyšší početnosti dosahovala mikropopulace ve vltavském luhu západně od Slunečné kde zpívalo 20 jedinců. Po celé délce transektu se pak vyskytovaly lokality, často ve vesnicích a jejich okolí, kde zpívalo do deseti samců.

Zpěvy všech nahraných jedinců byly na základě klastrové analýzy kombinace kvalitativních a kvantitativních znaků rozděleny do dvou velkých skupin (**Obr. 14**).

První skupina (1) obsahovala pouze kompletní dlouhé zpěvy. Druhá velká skupina se dále dělí na dvě menší podskupiny. Jedna z nich (2.1.) obsahuje neúplné dlouhé zpěvy, případně zpěvy, které počtem elementů a dalšími charakteristikami neodpovídají ani dlouhým zpěvům, ani následujícím podskupinám. Druhá podskupina (2.2.) obsahuje jen krátké typy zpěvu. Tato nejpočetnější skupina je tvořena zpěvy, které jsou často velmi podobné, přesto je i v rámci této skupiny z klastrové analýzy patrná jistá nevelká míra diferenciace. Některé varianty krátkého typu zpěvu ze skupiny 2.2b zachycuje **Obr. 17**.



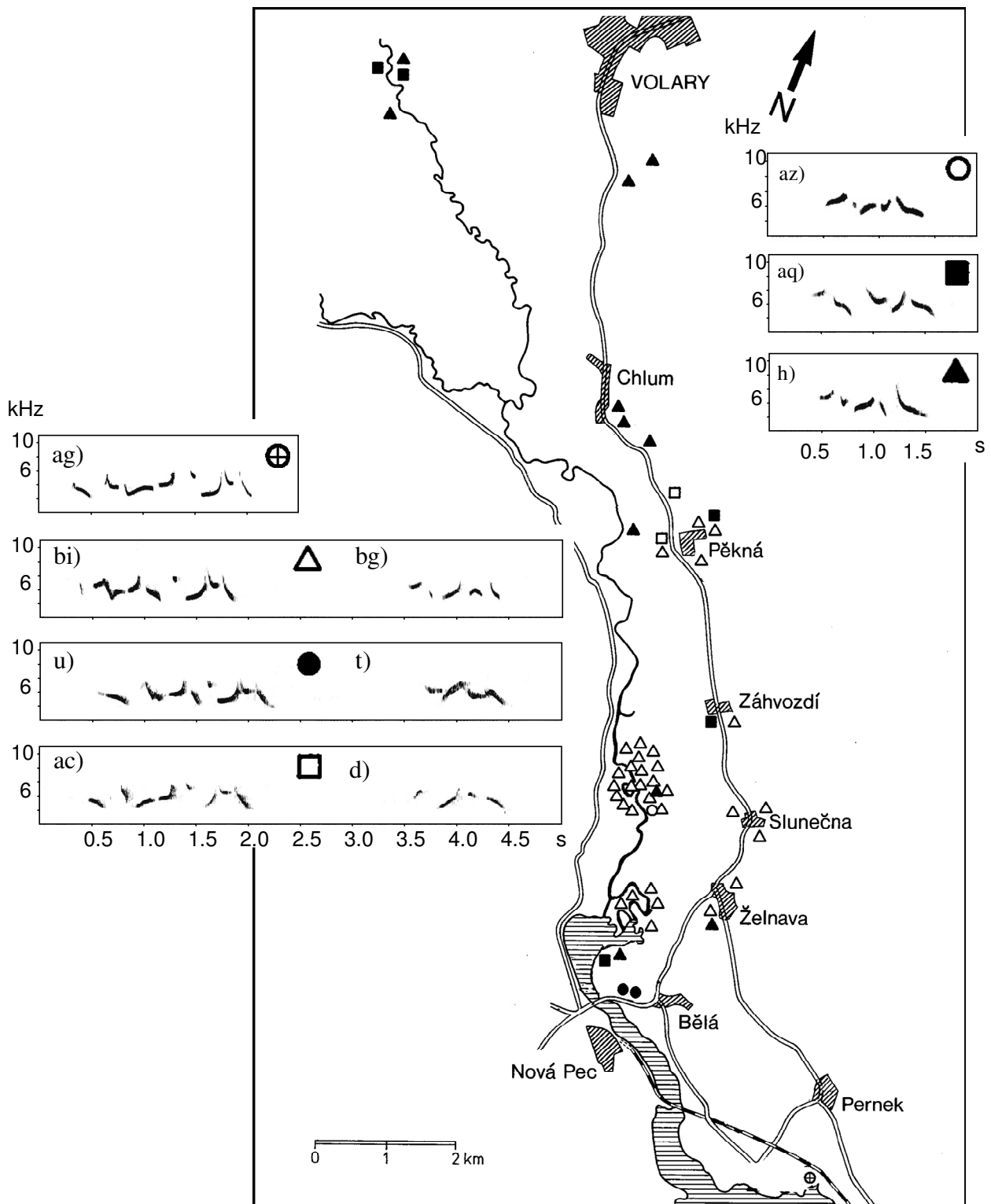
Obr.14. Výsledná klastrová analýza zpěvu 65 samců zaznamenaných ve vltavském luhu v roce 2006 mezi obcemi Volary a Pernek

Výsledky obdobného mapování rozložení populace i jednotlivých mikrolektů provedeného v letech 1995 a 1997 ve stejném území Martensem & Kesslererem (2000) shrnuje **Obr. 16**. Na základě srovnávací analýzy zpěvů zjištěných v r. 2006 a zpěvů popsanych ve výše uvedené práci byly zjištěny následující skutečnosti:

Celkově jsme zjistili všech šest mikrolektů popisovaných Martensem z roku 1997 (A=az, B=bg, C=bi, D=aq, E=h, F=ag-pravděpodobnost podobnosti zjištěné na základě srovnávací analýzy uvádí **Tabulka 3.**). Zpěvy C (=bi) a F (=ag) jsem nepovažoval za mikrolekty, protože oproti zbývajícím zpěvům reprezentují jiný typ zpěvu (a to dlouhý). Zpěvy A (=az), B (=bg), D (=aq), E (=h) jsou krátkými typy zpěvu.

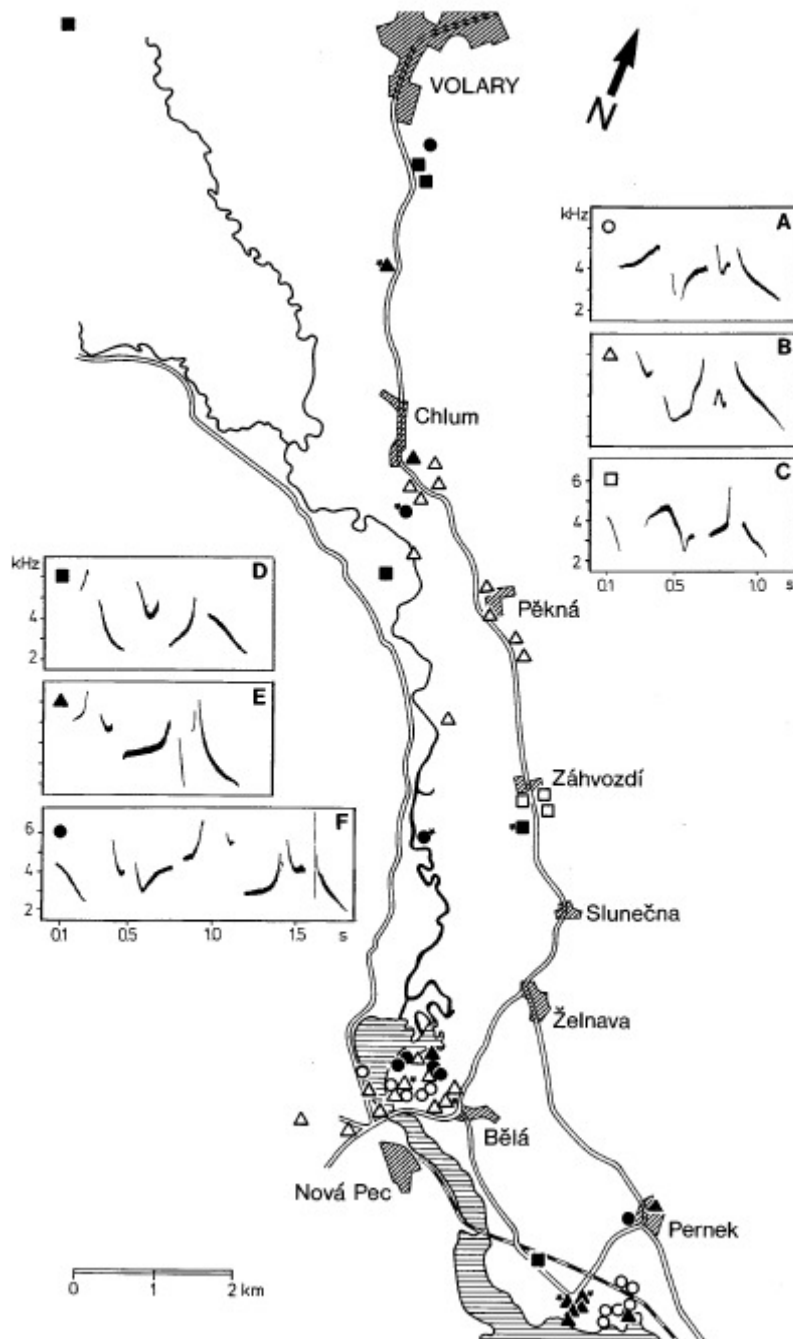
Zpěvem A (=az) se projevoval jen jeden samec v mokřinách u Bělé. Nejpočetnější variantou zpěvu byl zpěv B (=bg). Samci jím v roce 2006 zpívali nejvíce na lokalitě západně od Slunečné. Tento zpěv zde téměř úplně převažuje. Zpěv C (=bi), což je dlouhý typ, považoval Martens za srovnatelný mikrolekt s variantami krátkého typu zpěvu (A, B, D, E). Díky podchycení kompletního repertoáru u tří samců v mikropopulaci západně od Slunečné a dvou přímo ve Slunečné zpívajících jak krátkým typem zpěvu B (=bg), tak dlouhým typem zpěvu C (=bi) víme, že C společně s B (=bg) tvoří ucelený repertoár dvou typů zpěvu s různými behaviorálními funkcemi. Oběma typy jsou pak schopni zpívat samci sdílející tento mikrolekt. Tak splývají dva Martensovy mikrolekty (B a C) do jednoho mikrolektu (B+C, nebo podle mého značení bg+bi). Tímto mikrolektem zpívalo v roce 2006 v celé studované oblasti 33 samců, přičemž mikropopulace západně od Slunečné tvořila více než polovinu celkového počtu (18). Varianta D (=aq) se objevovala jednotlivě v celé oblasti (opět krátký typ zpěvu). Většina zpívajících samců mezi obcemi Pěkná a Volary zpívala variantou E (=h). Celkovou početností patří mezi druhý nejpočetnější zpěv na sledovaném území. Zpěvem F

(=ag) oproti tomu zpíval pouze jediný samec a to na břehu Lipna u obce Pernek. Jednalo se však o dlouhý typ zpěvu a tak jej nelze považovat za mikroelekt.

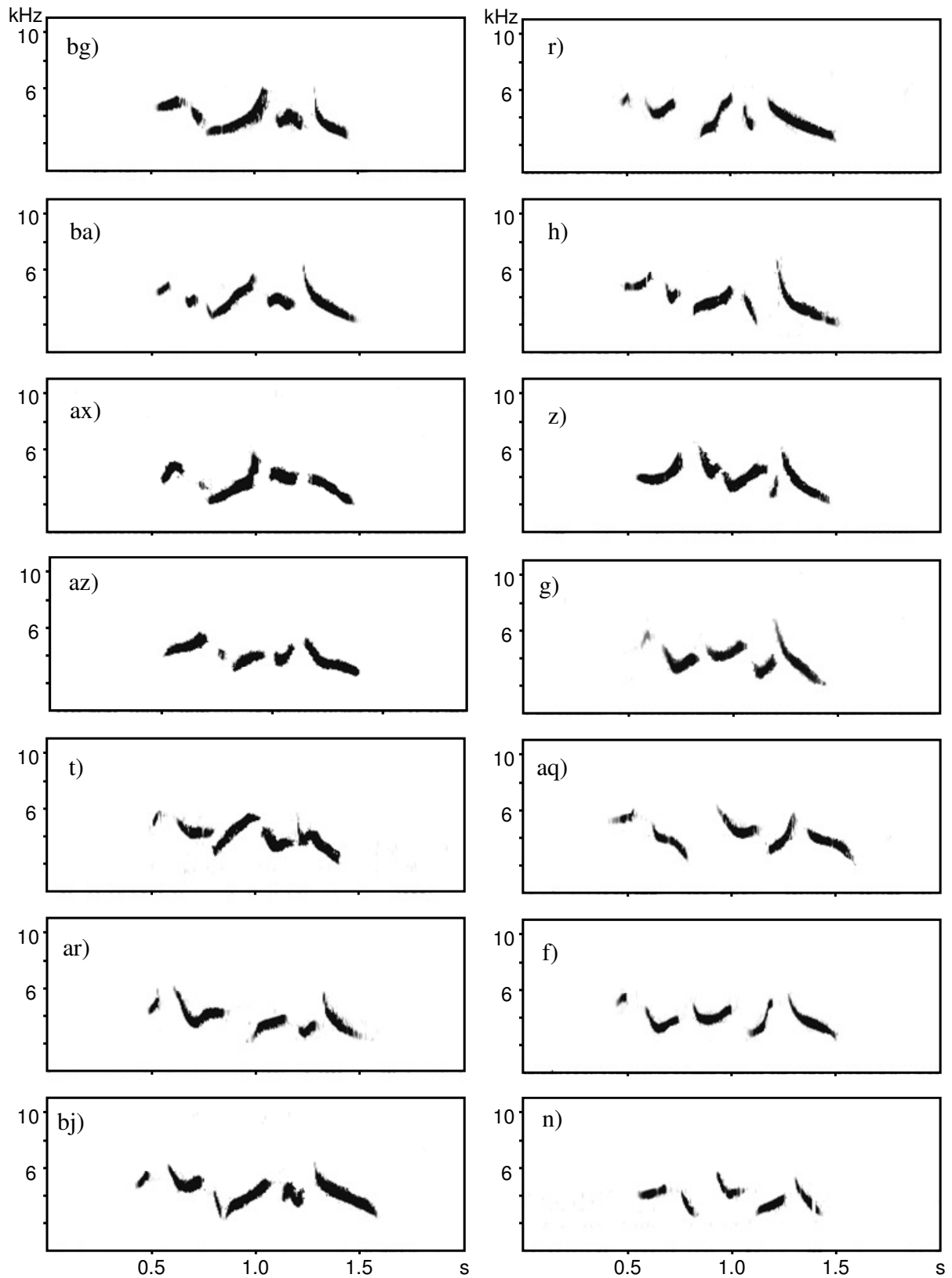


Obr.15. Mapování hlasové rozmanitosti zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) mezi obcemi Pernek a Volary v roce 2006.

V roce 2006 se nám podařilo zaznamenat další dva kompletní mikrolekty a to v Nové Peci (t+u) a v Pěkné (d+ac). V Nové Peci zpívali dva samci jak krátkým (t) tak dlouhým (u) typem zpěvu odlišným od mikrolektu ustanoveného v mikropopulaci západně od Slunečné (bg+bi). Podobně tomu bylo i v Pěkné, kde zpíval jeden samec kompletním repertoárem dalšího mikrolektu (d+ac) a jeden jen krátkým zpěvem tohoto mikrolektu (d).



Obr.16. Mapování hlasové rozmanitosti zpěvu hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*) mezi obcemi Pernek a Volary v roce 1997 (Martens & Kessler 2000).



Obr.17. Variabilita krátkého typu zpěvu zjištěná na území mezi obcemi Volary a Pernek v roce 2006

Lokalita	Zpěv (převzato-literatura)	Nejvíce podobné	p	Podobnost	Publikováno
ČR-vltavský luh	A	A=az?	0,000008	A=az	Martens a Kessler 2000
ČR-vltavský luh	B	B=bg?	0,000643	B=bg	Martens a Kessler 2000
ČR-vltavský luh	C	C=bi?	0,000008	C=bi	Martens a Kessler 2000
ČR-vltavský luh	D	D=aq?	0,000643	D=aq	Martens a Kessler 2000
ČR-vltavský luh	E	E=h?	0,000347	E=h	Martens a Kessler 2000
ČR-vltavský luh	F	F=ag?	0,002409	F=ag	Martens a Kessler 2000
Rusko,zapad.Sibiř	G	G=nic?	0,0578	bez podobnosti (statistické)	Martens a Kessler 2000
Rusko, jiozap.Sibiř	H	H=bi?	0,142279	bez podobnosti (statistické)	Martens a Kessler 2000
Svédsko-Göteborg	I	I=bi?	0,000347	I=bi	Martens a Kessler 2000
Svédsko-Rattvik	J	J=n?	0,002409	J=n	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	K	K=aq?	0,009564	K=aq	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	L	L=f?	0,009564	L=f	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	M	M=h?	0,000347	M=h	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	N	N=nic?	0,009564	bez podobnosti (vizuální)	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	O	O=nic?	0,028422	bez podobnosti (vizuální)	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	P	P=g?	0,009564	P=g	Björklund 1989
Svédsko-Rattvik	Q	Q=u?	0,445926	bez podobnosti (statistické)	Björklund 1989
Rusko-region-Moskva	R	R=nic?	0,028422	bez podobnosti (vizuální)	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	S	S=nic?	0,000008	bez podobnosti (vizuální)	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	T	T=g,f	0,911509	bez podobnosti (statistické)	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	U	U=nic?	0,000008	bez podobnosti (vizuální)	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	V	V=z?	0,0578	bez podobnosti (statistické)	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	W	W=f?	0,007292	W=f	Zvonov 2004
Rusko-region-Moskva	X	X=nic?	0,000008	bez podobnosti (vizuální)	Zvonov 2004

Tab.3. Výsledné srovnání zpěvů zjištěných v ČR, Švédsku a Rusku podle srovnávací analýzy. Ve sloupci Lokalita jsou místa kde byly nahrány zpěvy uvedené v druhém sloupci. Sloupec nejvíce podobné znázorňuje možnou podobnost s mými zpěv z vltavského luhu (2006). Sloupec podobnost vyjadřuje rovnost jednotlivých zpěvů na základě statistického porovnání (výslednou hladina významnosti uvádí sloupec p)

Zpěv	Pernek-Volary	Pernek-Volary 1997	Svédsko-Göteborg 1995-1997	Svédsko-Rattvik 1986-1988	Rusko-Moskva 2003
az	ano	ano	ne	ne	ne
bg	ano	ano	ne	ne	ne
bi	ano	ano	ano	ne	ne
aq	ano	ano	ne	ano	ne
h	ano	ano	ne	ano	ne
ag	ano	ano	ne	ne	ne
n	ano	ne	ne	ano	ne
f	ano	ne	ne	ano	ano
g	ano	ne	ne	ne	ano

Tab.4. Zpěvy nahrané ve vltavském luhu v roce 2006, které zjistiili také jiní badatelé. Data uvedená v prvním řádku odpovídají místu a období kdy byly zpěvy autory nahrávány. (Pernek-Volary 1997-Martens & Kessler 2000, Švédsko-Goteborg-Martens & Kessler 2000, Švédsko-Rattvik-Bjorklund 1989, Rusko-Moskva-Zvonov (2004))

3.3. Srovnání zpěvů z Vltavského luhu se zpěvy z jiných oblastí Evropy

Pomocí srovnávací analýzy byl také srovnán celkový repertoár pošumavské populace s publikovanými repertoáry populací v jiných částech Evropy (**Tab. 3.**). Spektrogramy krátkého typu zpěvu jsou uvedeny na **Obr. 17.** **Obr. 18.** zachycuje zpěvy zjištěné na více místech Evropy. Mikrolekt D (= aq) používali samci v České republice (při obou mapování) a Švédsku (Björklund 1989). Zpěv typu f (=W, L), zaznamenal Zvonov v Rusku (2004), Björklund ve Švédsku (1989) i já na Šumavě. Zpěv n (=J) se vyskytoval jak na Šumavě tak ve Švédsku (Björklund 1989). Zpěv g (=P) byl zjištěn mnou na Šumavě a Zvonovem v moskevském regionu. Existence dalšího mikrolektu prezentovaného dlouhým zpěvem bi (=C, I) byla zjištěna zároveň v ČR (obě mapování) a Švédsku (Martens & Kessler 2000). Zpěvem h (= E) zpívali samci při obou mapování na Šumavě, ale také ve Švédsku (Björklund 1989). Mnoha variantám zpěvu z Ruska a Švédska nebyly přiřazeny české ekvivalenty (obdobně tomu bylo i naopak).

4. Diskuse

4.1. Funkce dvou typů zpěvu

Během terénního výzkumu bylo zjištěno, že přestože velká část samců zpívá především krátkým typem zpěvu, existují situace, kdy stejní ptáci mění zpěv z krátkého na dlouhý (**Obr. 8.**). **Tento typ** zpěvu (na studované lokalitě ve variantě bi) nápadně připomínal dlouhý zpěv, který popisuje Björklund (1989) a u kterého předpokládá agresivní funkci.

Pokud skutečně každý typ zpěvu hýlího repertoáru plní odlišnou funkci v behaviorálních interakcích, pak musejí u posluchačů vyvolávat různou reakci. Protože zatím nikdo netestoval a následně statisticky neprokázal odlišnou funkci typů zpěvu u hýla rudého, vyústilo mé dvouleté snažení v playbackový experiment v třetím roce výzkumu. Na krátký zpěv samci prokazatelně více zpívali, zatímco na dlouhý zpěv se více přibližovali a občas dokonce napadali. Krátký zpěv tedy pravděpodobně slouží k neagresivní prezentaci vlastních kvalit. Samec jím na sebe upozorňuje, což může mít funkci nejen při lákání potencionální partnerky, ale samec jím může oznamovat svým sousedům, svou stálou přítomnost, čímž se zapojuje do složitých a dynamických komunikačních sítí (Staicer et al. 1996). Toto chování je nezbytné obzvláště u druhů hnízdících v relativně velkých hustotách, kde dochází velmi často ke změnám ve vlastnictví teritoria konflikty mezi samci, případně predací (Staicer et al. 1996). Pokud jedinci daného druhu disponují agresivním typem zpěvu, pak není rozlišení agresivního a neagresivního samce žádný problém. Jasně rozlišení soka od souseda předchází zbytečným energetickým výdajům, spojeným s ověřováním identity samce, které může ohrozit vlastní existenci (Stoddard 1996). Celkově lze potvrdit, již dříve pozorované (Björklund 1989) rozdělení hýlího repertoáru na dva typy zpěvu. Protože hýl rudý disponuje dvěma typy zpěvu jak ve Švédsku tak v České Republice, dalo by se předpokládat, že přes značnou variabilitu v obou typech zpěvu se skládá hýlí repertoár ze dvou funkčně definovaných částí. Pokud tedy chceme definovat variabilitu ve zpěvu v mikro- i makro-geografickém měřítku, musíme přihlížet ke složení celého repertoáru druhu, abychom tak zamezili špatným interpretacím vlastních výsledků – viz níže.

4.2. Výsledky klastrové analýzy

Rozdělení zpěvů do skupin podle klastrové analýzy vyšlo poněkud zmateně (**Obr. 14.**). Kromě typických krátkých a dlouhých typů zpěvu byly zvlášť vyděleny dvě skupiny zpěvů, které zahrnovaly neúplné případně výrazně abnormální zpěvy, jež se na lokalitě objevovaly jen velmi výjimečně. Tyto zpěvy neodpovídaly ani jedné z hlavních dvou skupin především pro zvláštní počet slabik. Rozložení zpěvů v nejpočetnější skupině neposkytuje očekávané rozdělení do mikrolektů zaznamenaných Martensem a Kesslerem (2000). Po hlubším prozkoumání výsledků lze postřehnout několik skupin zpěvů, ve kterých převažují jen málo odlišné alternativy zpěvu B (bg). Od těch se dále odštěpují poněkud odlišné zpěvy, mezi kterými se nacházejí zpěvy ekvivalentní mikrolektům definovaným Martensem (az=A, bg=B, aq=D, h=E) Všechny takto odštěpené varianty krátkého typu zpěvu mohou reprezentovat mikrolekty, což potvrzují dva zpěvy (t, d), k nimž jsme zjistili dlouhé typy zpěvu, jež jsou opět odděleny obdobným způsobem ve větvi s dlouhým zpěvem (u, ac).

4.3. Rozložení populace a variabilita zpěvu hýlů rudých ve Vltavském luhu: diverzita repertoáru, mikrolekty, změny repertoáru v čase

V podstatě vedlejším produktem výzkumu variability zpěvu hýlů rudých na území Vltavského luhu bylo i podchycení početnosti místní populace, která čítala mezi lety 1993-1996 přibližně 56-80 zpívajících samců (Martens & Kessler 2000, Šťastný et al. 2006). Během mapování v rámci našeho výzkumu byl stav pro rok 2006 odhadnut na min. 65 zpívajících samců, což dobře koresponduje se stavem zjištěným v předešlých sčítáních početnosti.

Velmi zajímavé jsou výsledky mapování prostorového rozložení jednotlivých typů zpěvu především v kontextu srovnání s výsledky obdobného mapování provedeného zde před zhruba 10 lety (Martens & Kessler 2000). Po první sezóně strávené v luhu mi při pohledu na výslednou Martensovu transektovou mapku (**Obr. 16.**) bylo jasné, že nezohlednil možnost existence více typů zpěvu v repertoáru jednoho samce, který zmiňoval již Bjorklund (1989). Díky tomu chybně považuje mikrolektové varianty dvou typů zpěvu za šest rovnocenných mikrolektových variant (A,B,D,E-krátký zpěv, F, D-dlouhý zpěv-**Obr.16.**). Na základě uvedených zjištění nelze hodnotit nashromážděná data pouhým srovnáním nahraných zpěvů.

Pokud tedy chceme sledovat geografické rozdíly mezi lokálními populacemi, musíme znát celý repertoár druhu, a je-li to alespoň trochu možné, i funkci jednotlivých typů zpěvu (jednotek repertoáru) v behaviorálních interakcích. Neznalost komplexity repertoáru může vést k různým interpretačním omylům, ke kterým bezesporu došlo nesprávným pochopením této problematiky.

Zpěv A (=az) zjistil Martens u jedenácti samců s těžištěm výskytu v mokřinách u Bělé a na břehu Lipna u Perneku. My jsme zjistili pouze jednoho samce s tímto zpěvem a to na první z výše uvedených dvou lokalit (**Obr. 15**). Nejpočetnější variantou zpěvu byl shodně s Martensovým výzkumem zpěv B (=bg) - 33 samců. V naší mapce je krátký typ zpěvu ve variantě bg (=B) znázorněn s dlouhým typem zpěvu ve variantě bi (=C), protože spolu tvoří jeden mikrolekt (bg+bi), jímž zpívají samci převážně v mikropopulaci západně od Slunečné (18 samců). Jak krátký typ zpěvu (bg=B) tak dlouhý (bi=C) používají i někteří samci ve Slunečné, Želnavě, v mokřinách u Bělé (kde jsme zjistili pouze tento mikrolekt) a v Pěkné. Ve jmenovaných lokalitách je tento mikrolekt oproti ostatním dominantní. Domnívám se, že většina samců, kteří zpívají mikrolektem (bg+bi) byla pod vlivem nějakého jiného samce, pocházejícího z lokality západně od Slunečné. Od něho se naučili mikrolekt této populace a mohou ovlivňovat jiné samce. Tím si vysvětlují značnou distribuci tohoto mikrolektu mezi

obcemi Bělá a Pěkná. Hypotézu podporuje jeden samec, kterého jsem nahrával v Pěkné a jež byl kroužkován v mikropopulaci západně od Slunečné. Zpíval krátkým zpěvem bg (=B), který je součástí jmenovaného mikrolektu (bg+bi). Data o výskytu tohoto mikrolektu z roku 1997 jsou zatížena chybou nepočítající s existencí dvou typů zpěvu v rámci mikrolektu. Podle Martensova zpěvu B (=bg) však mohu říci, že mikrolekt B(=bg+bi), nebyl v devadesátých letech zjištěn v Želnavě, Slunečné a pravděpodobně ani v mikropopulaci západně od Slunečné. Díky značnému zastoupení v mokřinách u Bělé a vesnicích Pěkná a Chlum byl krátký zpěv B (=bg) i v devadesátých letech nejpočetnějším zjištěným zpěvem. Zpívalo jím 21 samců. Vzhledem k chybnému zařazení nelze považovat distribuci zpěvu C z roku 1997 (Martens, Kessler 2000) za věrohodný údaj, protože zpěv C je pouze částí dlouhého typu zpěvu (bi) mikrolektu (bg+bi). Pokud tedy nějaký samec zpíval zpěvem bi, Martens jej nepochybně zařadil jako zpěv F (=ag), který je jediným kompletním dlouhým typem zpěvu, popisovaným v jeho práci. Další zpěv (E=h) se na transektu před deseti lety vyskytoval pouze jednotlivě. Jen na březích Lipna u Perneku jím zpívalo 6 samců (na celém území celkem 10). V námi studovaném období tvořilo E (=h) většinu zaznamenaných zpěvů mezi obcemi Pěkná a Volary a svou početností (11 samců) se řadí na druhé místo. Početnost a distribuce zpěvu D (=aq) se nijak zásadně nelišila. Při obou mapováních se zpěv D vyskytoval sporadicky a jednotlivě. Již zmiňovaný zpěv F (=ag), jsem zastihl jen v Perneku u jednoho samce. Celková mikropopulace se zde velmi rapidně zmenšila. V roce 1997 zde zpívalo 12 samců (zpěvem A=az a E=h).

Souhrnně lze poznamenat, že se na území i po devíti letech od prvního mapování vyskytuje stále všech šest zpěvů a to v zásadě s podobnou celkovou distribucí. V roce 1997 zpívalo nejvíce samců (21) v mokřinách u Bělé. V roce 2006 se populace výrazně zmenšila, avšak dva km proti proudu Vltavy pravděpodobně vznikla zcela nová populace, čítající 20 zpívajících samců. S přihlédnutím k velikosti repertoáru hýla rudého se v roce 1997 vyskytovaly na daném území čtyři mikrolekty, které v Martensově mapce zastupují krátké typy zpěvu, jmenovitě: A (=az), B (=bg), D (=aq), E (=h). V roce 2006 se kromě těchto čtyř mikrolektů podařilo zaznamenat další dva mikrolekty (t+u, d+ac) a to díky podchycení kompletního repertoáru. Nemůžu však říci, zda-li se na území nevyskytovaly již v letech minulých a nebyly chybně zařazeny k uvedeným čtyřem mikrolektům. S největší jistotou lze popsat existenci pouze tří mikrolektů, které jsou podloženy celým repertoárem (oběma typy zpěvu).

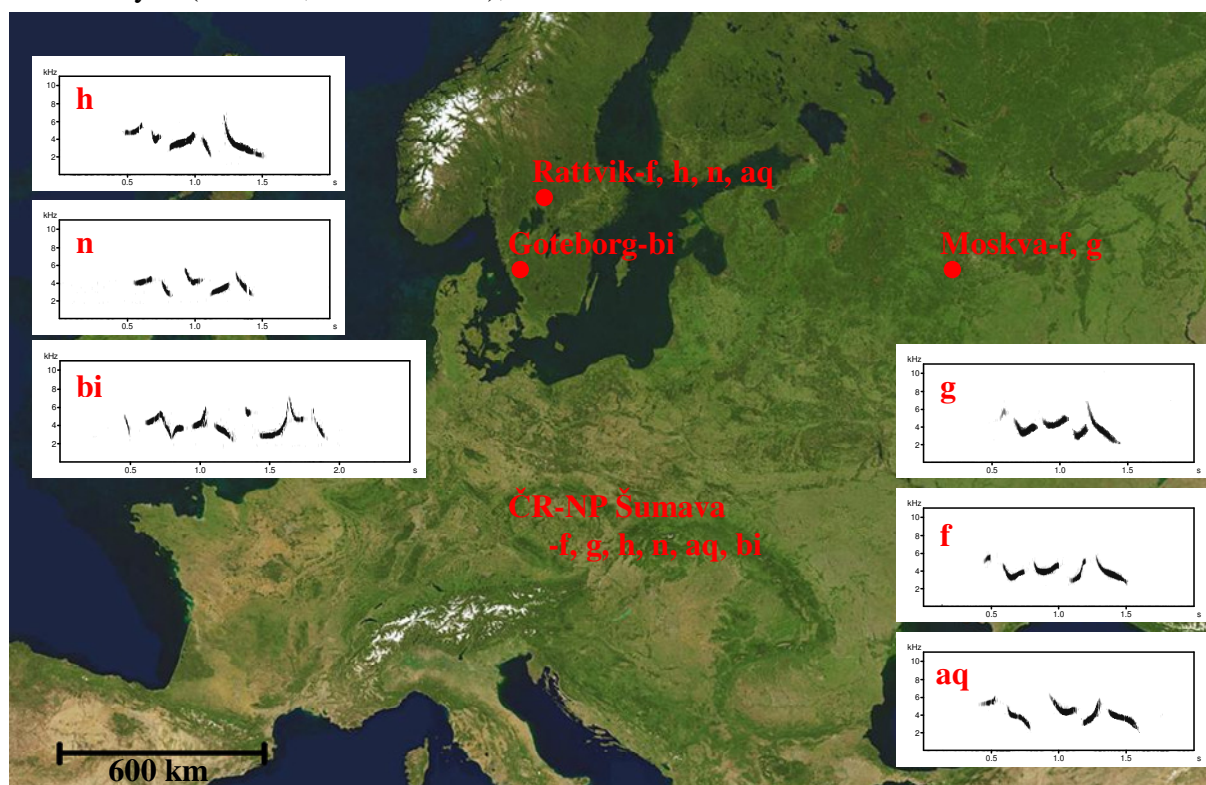
Přežití jednotlivých mikrolektů přes desetileté období výrazně přesahuje přežití jedinců (Schnitzer in verb.). Vzhledem k tomu, že na základě kroužkovacích dat byla zjištěna v podstatě nulová návratnost ptáků vyvedených na lokalitě (Schnitzer in verb.) musí za udržování mikrolektů stát jiný mechanismus, než učení během ranné fáze ontogeneze. Nejpravděpodobnějším vysvětlením je zřejmě napodobování zpěvů na lokalitě již přítomných nově přichozími cizími jedinci – situace popisovaná Martensem & Kesslerem (2000). Tato situace by dobře vysvětlila výskyt jednotlivých seskupení vzájemně sousedících samců zpívajících stejným mikrolektem. Zpěv na daném území pak přežívá předáváním jednotlivých mikrolektových forem z dospělého samce na jiného. Na lokalitě se však objevují zelení samci, kteří ve svém prvním roce ještě nehnízdí (Albrecht in verb.). Ti zpívají velmi podivně, což pravděpodobně zapříčiní jejich hnízdní neúspěšnost, jsou-li již hnízdění schopni. Hypotézu převzetí repertoáru přítomného na lokalitě lze ověřit dosti obtížně – podle Martense & Kesslera (2000) dochází u nově přichozích k adopci místního zpěvu během velmi krátkého časového úseku. Jednou z možností by bylo pokusit se srovnat zpěv prvně přilétuvších samců se zpěvem, který převládne na lokalitě po příletu celé populace. Dalším zdrojem zajímavých informací by mohlo být sledování některé z populací, do kterých se zařazují samci vyvedení na lokalitě ve Vltavském luhu a zjištění, zda zpívají zpěvem původním

v domovské populaci, či zpěvem dominantním v jejich hnízdní lokalitě. Tyto možnosti udávají i směr budoucích výzkumů.

Důležitým výsledkem této práce je, že se alespoň v několika případech podařilo zjistit kompletní repertoár, tzn. oba typy zpěvu, kterými konkrétní jedinci zpívají. Rovněž se podařilo zaznamenat několik samců vícekrát v průběhu sezóny, při zpěvu oběma typy (tři samci v roce 2006). Na základě takového zjištění můžeme předpokládat, že ptáci zpívají stále jednou variantou pro každý typ zpěvu, po celou hnízdní sezónu. K obdobným závěrům dospěl i Bjorklund (1989), avšak bez zahrnutí dvou typů zpěvu u jednoho ptáka.

4.4. Geografické rozdíly

Devět zpěvů nahraných ve Vltavské populaci v roce 2006 zaznamenali i jiní autoři ve svých výzkumech (**Tab. 4.**). Šest z nich zastihli badatelé mimo Českou Republiku (**Obr.18.**), jmenovitě ve Švédsku nebo v Rusku. Dlouhý typ zpěvu (bi=C) byl zjištěn u města Göteborg ve Švédsku Martensem & Kessler (2000), což koresponduje s výše zmiňovaným předpokladem jednotnosti velikosti hýlího repertoáru na rozsáhlém areálu výskytu sahajícím až do Švédska, kde již v roce 1989 popisuje Bjorklund dva funkční typy zpěvu (dlouhý a krátký). Používání obou typů zpěvu lze tedy vysledovat ze Švédska z Rattviku (Bjorklund 1989), Göteborgu (Martens & Kessler 2000) a z České Republiky a to nejen z let devadesátých (Martens, Kessler 2000), ale také z let 2005 - 2007.



Obr.18. Zpěvy zjištěné na více místech Evropy

Jeden krátký typ zpěvu (varianta f=L=W) byl zjištěn ve všech třech zmiňovaných státech (L-Bjorklund 1989, W-Zvonov 2004, ČR – naše výsledky). Martens & Kessler (2000) variantu f nepopisují. Domnívám se však, že jej rovněž zaznamenali, ale pro jeho podobnost s typem aq (aq ~ f) jej zařadil k mikrolektu D (= aq). Nepovažuji to za chybu, protože i já

jsem oba zpěvy zjistil ve stejné mikropopulaci v Dobré, kde každým z nich zpívali dva samci ze 6 přítomných na lokalitě. Do mapky jsem f nezařadil, protože ho srovnávací analýza nepřiradila k žádnému Martensovu mikrolektu. Ze srovnávací analýzy tedy víme, že jak zpěv f (=L, W) tak zpěv aq (=D) můžeme zastihnout na různých místech Evropy přes jejich velikou podobnost. Rozřešení problému, zda-li jsou zpěvy dvěma případně jedním mikrolektem by mohlo poskytnout podchytení dlouhého typu zpěvu (f, aq jsou varianty krátkého typu) u obou zpěvů. Pokud by samci zpívající aq (krátký typ) používali stejný dlouhý typ zpěvu mohli bychom zpěv aq a f považovat za jeden mikrolekt.

Díky srovnání mezi zpěvy ve větším geografickém měřítku se mi zdá rozdělení do mikrolektů a dialektů podle Martense & Kesslera (2000) poněkud nejasné a zmatené, především v souvislosti se skutečností, že přinejmenším některé z nich se objevují ve dvou tak vzdálených oblastech, jakými jsou ČR a Švédsko. Jinými ve Vltavském luhu zjištěnými zpěvy zpívají ptáci nejen ve Švédsku, ale také v Rusku. Otázkou zůstává, jestli je možné aby se vytvářely stejné mikrolekty na tak rozsáhlém území. Taková situace by mohla nastat tehdy pokud by samci zpívající konkrétním mikrolektem v severské, případně východní domovině, zahnízdili v nově kolonizované střední Evropě a svůj původní mikrolekt by přenesli do nově vzniklé populace. Pokud se tak děje, vzniká nám mozaika opakujících se mikrolektů po celém areálu rozšíření hýla rudého. V tom případě je otázkou, do jaké míry můžeme mluvit o mikrolektech a ne o dialektech. Ověření této možnosti by mohlo být provedeno pokusem zaměřeným např. na vliv samičího výběru na různé dialekty či mikrolekty v různých částech areálu. Podle míry náklonnosti samic (solicitation display), bychom mohli stanovit preference pro určité zpěvy a na jejich základě se pokusit definovat hranici mezi mikrolekty a dialekty.

Literatura:

- Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerova, A., Bryja, J. Munclinger, P. 2007. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology*, 18(2):477-486.
- Amrhein, V., Erne, N. 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Animal Behaviour*, 71:1075-1080.
- Amrhein, V., Korner, P., Naguib, M. 2002. Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour*, 64:939-944.
- Amrhein, V., Kunc, P., Naguib, M. 2004. Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 271:167-169.
- Anderson, R. C., Nowicki, S., Searcy, W. A. 2007. Soft song in song sparrows: response of males and females to an enigmatic signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:1267-1274.
- Anderson, R. C., Searcy, W. A., Nowicki, S. 2005. Partial song matching in an eastern population of song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 69:189-196.
- Arcese, P. A. 1990. Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in Song Sparrows. *Animal Behaviour*, 38:958-979.
- Baker, M. C., Bjerke, K. T., Lampe, H., Espmark, O. Y. 1986. Sexual response of female Great Tits to variation in size of males' song repertoires. *American Naturalist*, 128:491-498.
- Baker, M. C., Bjerke, K. T., Lampe, H., Espmark, O. Y. 1987. Sexual response of female Yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire size. *Animal Behaviour*, 35:395-401.
- Ballentine, B., Hyman, J., Nowicki, S. 2004. Singing performance influence female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, 15:163-168.
- Balsby, J. S. T. 2000. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis*. *Journal of Avian Biology*, 31:56-62.
- Baptista, L. F. 1978. Territorial, courtship and duet songs of the Cuban Grassquit (*Tiaris canora*). *Journal of Ornithology*. 119:91-101.
- Baptista, L. F., Gunt S. L. L. 1994. Historical perspectives – Advances in studies of avian sound communication. *The Condor*, 96:817-830.
- Baptista, L. F., Morton, M. L. 1988. Song learning in montane White-crowned Sparrows: from whome and when. *Animal Behaviour*, 36: 1753-1764.
- Becker, P. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In *Historical perspectives-Advances in studies of avian sound communication*. (Baptista, F. L., Gaunt, L. L. S.). pp.818, *Condor*, 96:817-830
- Beecher, M. D., Campbell, S. E., Burt, J. 1994. Song perception in the song sparrow: birds classify by song type but not by singer. *Animal Behaviour*, 47:1343-1351.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E., Burt, J. M., Hill, C. E., Nordby, J. C. 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour*, 51:917-923.
- Beletsky, L. D. 1989. Communication and the Kadence of Birdsong. *American Midland Naturalist*, 122(2):298-306.
- Bell, D. B., Borowiec, M., Lontkowsky, J., Pledger, S. 2004. Short records of Marsh Warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting sukses. *Journal of Ornithology*, 145:8-15.
- Bjorklund, M. 1989. Microgeographic variation in the song of the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Ornis Scandiaca*, 20(4):255-264.

- Brémond, J. C. 1968. Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), p.1638. In S. L. Vehrencamp, Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions?. Proceeding Royal Society of London, Series B, 268:1637-1642.
- Brindley, E. L. 1991. Response of European Robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, 41:503-512.
- Brumm, H., Todt, D. 2003. Facing the rival: Directional singing behaviour in nightingales. *Behaviour*, 140 (1):43-53.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K. 1997. Female choice in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory. Proceeding Royal Society of London, Series B, 264: 521-526.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K. 2000. Song as an indicator of male parental effort in the Sedge Warbler. Proceeding Royal Society of London, Series B, 267:321-326.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Lewis, J. W. 1999. Song as an indicator of parasitism in the Sedge Warbler. *Animal Behaviour*, 57:307-314.
- Buchanan, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, R. A. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). Proceeding Royal Society of London, Series B, 270:1149-1156.
- Burt, M. J., Campbell, E. S., Beecher, D. M. 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour*, 62:1163-1170.
- Catchpole, C. K. 1973. The function of advertising song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed Warbler (*A. scirpaceus*). In *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds*.(Kroodsma, D. E., Miller, E.H., eds). pp. 448, Cornell University press.
- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, 74:149-166
- Catchpole, C. K. 1986. Song repertoire and reproductive success in the Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19:439-445.
- Catchpole, C. K., Dittami, J., Leisler, B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature*, 312:563-564.
- Collins, S. S., Hubbard, S., Houtman, A. M. 1994. Female mate choice in the Zebra Finch—the effect of male beak colour and male song. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 35:21-25.
- Cucco, M., Malacarne, G. 1999. Is the song of Black Redstart males an honest signal of status? *The Condor*, 101:689-694.
- Cuthill, I. C., Macdonald W. A. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the blackbird (*Turdus merula*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26:209-216.
- D'Agincourt, L. G., Falls, J. B. 1983. Variation of repertoire use in the eastern meadowlark, *Sturnella neglecta*. In *Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks*, *Prunella modularis*.(Langmore, N. E.). *Animal Behaviour*, 53:757-766.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K. 1996. Communication Network. In *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds). pp. 409-424, Cornell University press.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Holland, J., Tobias, J. A., Pedersen, B. S., 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Animal Behaviour*, 53:249-256.
- Dabelsteen, T., Pedersen, S. B. 1990. Song and information about aggressive responses of blackbirds, *Turdus merula*: evidence from interactive playback experiments with territory owners. *Animal Behaviour*, 40:1158-1168.

- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Lampe H. M., Langmore N. E., Holland, J. 1998. Quiet song in birds: an overlooked phenomenon. *Bioacoustics*, 9:80-105.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Shepherd, M., Whittaker, X., Pedersen, S. B. 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits?. *Journal of Avian Biology*, 27:189-194.
- Dale, J., Lank, B. D., Reeve, K. H. 2001. Signaling individual identity versus quality: A model and case studies with Ruffs, Queleas and House Finches. *The American Naturalist*, 158:75-86.
- Davis, L. I. 1964. Biological acoustics and the use of the sound spectrograph. *The Southwestern Naturalist*, 9(3):118-145.
- Derrickson, K. C. 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Auk*, 104:198-207.
- Doutrelant, C., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. M. 2000. Blue Tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. *Journal of avian biology*, 31: 360-366.
- Duffy, D. L., Ball, G. F. 2002. Song predicts immunocompetence in male European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 269, 847-852.
- Eason, P. K., Stamps, J. A. 1993. An early-warning system for detecting intruders in a territorial animal. *Animal Behaviour*, 46:1105-1109.
- Eens, M., Pinxten, R., Verheyen, R. 1991. Male song as a cue for mate choice in the European Starling. *Behaviour*, 116:210-238.
- Eens, M., Pinxten, R., Verheyen, R. 1993. Function of song and song repertoire in the European Starling (*Sturnus vulgaris*): an aviary experiment. *Behaviour*, 125:51-66.
- Enquist, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behaviour*, 33:1152-1161.
- Eriksson, D., Wallin, L. 1986. Male bird song attracts females: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19:297-299.
- Falls, J. B. 1982. Individual recognition by sound in birds. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds). pp. 356, 368, 372. Cornell University Press.
- Forsman, J. K., Monkkonen, M. 2001. Response by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour*, 62:1067-1073.
- Forstmeier, W., Kempenaers, B., Meyer, A. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 269:1479-1485.
- Forstmeier, W., Leisler, B. 2004. Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: changing patterns in space and time. *Behavioral Ecology*, 15 (4):555-563.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R., Moller, P. A. 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male Barn Swallows. *Animal Behaviour*, 687-700.
- Garamszegi, Z. L., Moller, P. A., Erritzoe, J. 2003. The evolution of immune defense and song complexity in birds. *Evolution*, 57 (4):905-912.
- Garamszegi, L. Z., Merino, S., Torok, J., Eens, M., Martinez, J. 2006. Indicators of physiological stress and the elaboration of sexual traits in the Collared Flycatcher. *Behavioral Ecology*, 17(3):399-404.
- Garamszegi, L. Z., Torok, J., Hegyi, G., Szollosi, E., Rosivall, B., Eens, M. 2007. Age-dependent expression of song in the Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*, 113:246-256.
- Gentner, Q. T., Hulse, S. H. 1998. Perceptual mechanisms for individual vocal recognition in European Starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 56:579-594.

- Gentner, Q. T., Hulse, S. H. 2000. Female European Starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behaviour*, 59:443-458.
- Gil, D., Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(3): 133-141.
- Gil, D., Slater, J. B. P. 2000. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47:319-326.
- Gorissen, L., Eens, M. 2004. Interactive communication between male and female great tits (*Parus major*) during the dawn chorus. *The Auk*, 121(1):184-191.
- Gottlander, K. 1987. Variation in the song rate of the male Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*-causes and consequences. *Animal Behaviour*, 35:1037-1043.
- Griesmann, B., Naguib, M. 2002. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implication for Communication. *Ethology*, 108:377-387.
- Groschupf, K., Mills G. S. 1982. Singing behaviour of the Five-striped Sparrow. *The Condor*, 84:226-236.
- Halupka, K., Borowiec, M. 2006. Male Whitethroats, *Sylvia communis*, advertise their future contribution to parental care. *Behaviour*, 143:1-14.
- Hartshorne, C. 1956. The monotony-threshold in singing bird. *Auk*, 83:176-192.
- Hasselquist, D. 1994. Male attractiveness, mating tactics and realized fitness in the polygynous Great Reed Warbler. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp.457, Cornell University press, Ithaca, New York.
- Hasselquist, D., Bensch, S., Schanz, T. V. 1996. Correlation between male song repertoire, extra pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. *Nature*, 381: 229-232.
- Hausberger, M., Richardyris, M., Henry, L., Lepage, L., Schmidt, I. 1995. Song sharing reflects the social-organization in a captive group of European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 109:222-241.
- Henwood, K., Fabrick, A. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *American Naturalist*, 114:260-274.
- Hiett, J. C., Catchpole, C. K. 1982. Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Animal Behaviour*, 30:568-574.
- Hinde, R. A. 1958. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Animal Behaviour*, 6:211-218.
- Hinde, R. A., Steele. 1976. The effect of male song on an estrogen-dependent behaviour in the female canary, *Serinus canarius*. In *Song function and the evolution of female preferences-Why Birds Sing, Why Brains Matter* (Nowicki. S., Searcy, W. A.). pp. 706, Annals of New York Academy of Sciences. 1016:704-723.
- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H. M., Dittami, J. 1993. The relationship between individual differences in male song frequency and parental care in Blackcaps. *Behaviour*, 126:1-12.
- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H., Hoi, H. 1995. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37:399-405.
- Holland, J., Dabelsteen, T., Paris, A. 2000. Coding in the song of the Wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour*, 60:463-470.
- Horn, A. G., Falls, J. B. 1991. Song switching in mate attraction and territory defense by Western Meadowlarks (*Sturnella neglecta*). In *Song switching in monandrous and polyandrous Dunnocks, *Prunella modularis** (Langmore, N. E.). *Animal Behaviour*, 53:757-766.

- Houtman, A. M. 1992. Female Zebra Finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 249:3-6.
- Howard, R. D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on Mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution*, 28:428-438.
- Hutchinson, J. M. C. 1993. Song, sexual selection, starvation and strategic handicaps. *Animal Behaviour*, 45:1153-1177.
- Irwin, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution*, 54 (3):998-1010.
- Johnson, L. S., Searcy, W. A. 1996. Female attraction to male song in House Wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, 133:357-366.
- Kempenaers, B., Verheyen, G. R., Dhondt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the Blue Tit (*Parus caeruleus*): Female choice, male choice male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8:481-492.
- Kipper, S., Mundry, R., Sommer, Ch., Hultsch, H., Todt, D. 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in Common Nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour*, 71:211-217.
- Kramer, H. G., Lemon, R. E., Morris, M. J. 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five test. *Animal Behaviour*, 33:135-149.
- Krebs, J. R. & Dawkins, R. 1984. Animal signals: mind-reading and manipulation. In *Fifty years of bird song research: a case study in animal behaviour* (Slater, P. J. B.). pp. 635. *Animal Behaviour*, 65:633-639.
- Krebs, J. R., Ashcroft, R., Orsdol, V. 1981. Song matching in the great tit *Parus major*. *Animal Behaviour*, 29:918-923
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192: 574-575.
- Kroodsma, D. E. 1976. The effect of large song repertoires on neighbor "recognition" in male Song Sparrow. *Condor*, 78:97-99.
- Kroodsma, D. E. 1977. Correlates of song organization among North American wrens. *American Naturalist*, 111: 995-1008.
- Kroodsma, D. E. 1979. Vocal dueling among male Marsh Wrens: evidence for ritualized expression of dominance/subordination. *Auk*, 96:506-515.
- Kroodsma, D. E., Byers B. E. 1991. The Function(s) of Bird song. *American Zoologist*, 31(2):318-328.
- Laisler, B., Catchpole, C. 1992. The evolution of polygamy in European Reed Warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach. *Ethology, Ecology and Evolution*, 4: 225-243.
- Lampe, H. M., Espmark, O. Y. 1994. Song structure reflects male quality in Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 47:869-876.
- Lampe, H. M., Espmark, O. Y. 2003. Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis*, 145:E24-E33.
- Langmore, N. E. 1997. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis*. *Animal Behaviour*, 53:757-766.
- Leader, N., Wright, J., Yom-Tov, Y. 2000. Microgeographic song dialects in the Orange-Tufted sunbird (*Nectarinia osea*). *Behaviour*, 137:1613-1627.
- Leitao, A., Riebel, K., 2002. Are good ornaments bad armaments? Male chaffinch perception of song with varying flourish length. *Animal Behaviour*, 66:161-167.
- Leitao, A., Dooren, T. J. M., Riebel, K. 2004. Temporal variation in chaffinch *Fringilla coelebs* song: interrelations between the trill and flourish. *Journal of Avian Biology*, 35:199-203.
- Lemel, J., Wallin, K. 1993. Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the Great Tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 45:549-558.

- Lynch, A. 1996. The population memetics of birdsong. In *Ecology and evolution of acoustic communication in bird* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.) pp. 179-197. Cornell University Press. Ithaca
- Logan, C. A., Hyatt, E. L. 1991. Mate attraction by autumnal song in the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk*, 108:429-432.
- MacDougall-Shackleton, S. A. 1997. Sexual selection and the evolution of song repertoires. *Current Ornithology*, 14:81-124.
- Mace, R. 1987. The dawn chorus in the Great Tit, *Parus major*, is directly related to female fertility. *Nature*, 330:745-746.
- Marler, P. 1969. Tonal duality of bird sounds. In *Historical perspectives-Advances in studies of avian sound communication* (Gaunt, L.L. et al.). pp.818. *The Condor*, 96:817-830.
- Marler, P. 2004. Bird Calls-Their Potential for Behavioral Neurobiology. *Annals New York Academy of Sciences*, 1016: 31-44.
- Marler, P., Isaac D. 1960. Physical analysis of a simple bird song as exemplified by the Chipping Sparrow. *The Condor*, 62:124-135.
- Marler, P., Tamura, M. 1962. Song dialects in three populations of White-crowned Sparrows. *Condor*, 64:368-377.
- Martens, J. 1996. Vocalization and Speciation of Palearctic Birds. In *Ecology and evolution of acoustic communication in bird* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.) pp. 221-257. Cornell University Press. Ithaca
- Martens, J., Kessler, P. 2000. Territorial song and song neighbourhoods in the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Journal of avian biology*, 31:399-411.
- McDonald, M. V. 1989. Function of song in Scott's Seaside Sparrow, *Ammodramus maritimus penninsulae*. *Animal Behaviour*, 38:468-485.
- McGregor, P. K. 1986. Song Types in the Corn Bunting *Emberiza calandra*: Matching and Discrimination. *Journal of Ornithology*, 127:37-42.
- McGregor, P. K. 1993. Signalling in Territorial Systems: A Context for Individual Identification, Ranging and Eavesdropping, *Philosophical Transaction Royal Society of London, Serie B*, 340:237-244.
- McGregor, P. K., Avery, M. I. 1986. The unsung songs of Great Tits (*Parus major*). In *Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher Empidonax alnorum* (Lovell, S. F., Lein, N. R.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57:623-630.
- McGregor, P. K., Dabelsteen, T. 1996. Communication Networks. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.) pp:409-425. Cornell University Press.
- McGregor, P. K., Dabelsteen, T., Shepherd, M., Pedersen, S. B., 1992. The signal value of matched singing in Great Tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour*, 43:987-998.
- Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M. 2004. Overlapping and matching in the song contests of Black-capped Chickadees. *Animal Behaviour*, 67:441-450.
- Moller, A. P. 1991. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist*, 138:994-1014.
- Moller, A. P., Nielsen, T. J., Garamszegi, L. Z. 2005. Song post exposure, song features, and predation risk. *Behavioral Ecology*, 17:155-163.
- Moller, P. A., Saino, N., Taramino, G., Galeotti, P., Ferrario, S. 1998. Paternity and multiple signaling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the Barn Swallow. *The American Naturalist*, 151:236-242.
- Mota, G. P., Depraz, V. 2004. A test of the Effect of Male Song on Female Nesting Behaviour in the Serin (*Serinus serinus*): a Field Playback Experiment. *Ethology*, 110:841-850.

- Mougeot, F., Bretagnolle, B. 2000. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour*, 60: 647-656.
- Mountjoy, D. J., Lemon, R. E. 1991. Song as an attractant for male and female European Starlings and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28:97-100.
- Mountjoy, D. J., Lemon, R. E. 1996. Female choice for complex song in the European Starling a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38:65-71.
- Mountjoy, D. J., Lemon, R. E. 1997. Male song complexity and parental care in the European starling. *Behaviour*, 134:661-675.
- Naesbye, O., Dabelsteen, T. 1990. Directionality of Blackbird vocalization. Implications for vocal communication and its further study. *Ornis Scandinavica*, 21:37-45.
- Naguib, M. 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour*, 58:1061-1067.
- Naguib, M., Altenkamp, R., Griessmann, B. 2001. Nightingales in space: song and extra-territorial forays of radio tagged song birds. *Journal of Ornithology*, 142:306-312.
- Naguib, M., Amrhein, V., Kunc, H. P. 2004. Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbors: communication networks in nightingales. *Behavioral Ecology*, 15:1011-1015.
- Naguib, M., Kipper, S. 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59:419-426.
- Naguib, M., Todt, D. 1997. Effects of dyadic vocal interactions on other conspecific receivers in Nightingales. *Animal Behaviour*, 54:1535-1543.
- Naguib, M., Todt, D. 1998. Recognition of neighbor's song in a species with large and complex song repertoires: the Thrush Nightingale. *Journal of Avian Biology*, 29:155-160.
- Naguib, M., Wiley, H. 2001. Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour*, 62:825-837.
- Naguib, M., Mundry, R., Hultsch, H. 2002. Responses to playback of whistle songs and normal songs in male Nightingales: effects of song category, whistle pitch, and distance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52:216-223.
- Naguib, M., Klump, G. M., Hillmann, E., Griesmann, B., Teige, T. 2000. Assessment of auditory distance in a territorial songbird: accurate feat or rule of thumb?. *Animal Behaviour*, 59:715-721.
- Nelson, D. A. 1989. Song frequency as a cue for recognition of species and individuals in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Journal of Comparative Psychology*, 103:171-176.
- Nottebohm, F. 1972. The origins of vocal learning. *The American Naturalist*, 106:116-140.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. 2004. Song Function and the Evolution of Female Preferences. *Annals of New York Academy of Sciences*, 1016:704-723.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. 2004. Song function and the evolution of female preferences-why birds sing, why brains matter. *Annals of New York Academy Sciences*, 1016:704-723.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. 2005. Song and mate choice in birds: how the development of behavior helps us understand function. *The Auk*, 122 (1):1-14.
- Nowicki, S., Peters, S., Podos, J. 1998. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *The American Zoologist*, 38:179-190.
- Nowicki, S., Peters, S., Podos, J. 1998. Song Learning, Early Nutrition and Sexual Selection in Songbirds. *American Zoologist*, 38:179-190.

- Nowicki, S., Hasselquist, D., Bensch, S. 2000. Nestling growth and song repertoire size in Great Reed Warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 267:2419-2424.
- Nowicki, S., Searcy, W. A., Peters, S. 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis". *Journal of Comparative Physiology (A)* 188:1003-1014.
- Nowicki, S., Searcy, W. A., Peters, S. 2002. Quality of song learning affects female response to male bird song. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 269:1949-1954.
- O'Loughlen, A. L., Rothstein, A. L. 1995. Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 36:251-259.
- Osiejuk, S. T., Ratyńska, K., Cygan, J. P. 2003. Signal value of alternating and overlapping singing in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Journal of Ethology*, 22:55-61.
- Osiejuk, S. T., Ratyńska, K., Cygan, J. P. 2007. Corn Bunting (*Miliaria calandra*) males respond differently to alternating and overlapping playback of song. *Journal of Ethology*, 25:159-168.
- Osiejuk, S. T., Ratyńska, K., Cygan, J. P., Dále, S. 2004. Frequency shift in homologue syllables of the Ortolana Bunting *Emberiza hortulana*. *Behavioural Processes*, 68(1):69-83.
- Otter, A. K., Ratcliffe, L. 1993. Changes in singing behaviour of male Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*) following mate removal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33:409-414.
- Otter, A. K., Ratcliffe, L., Njegovan, M., Fotheringham, J. 2002. Importance of frequency and temporal song matching in Black-Capped Chickadees: Evidence from Interactive playback. *Ethology*, 108:181-191.
- Parker, H. T., Barr, R.I., Griffith, C. S. 2006. The Blue Tit's song is an inconsistent signal of male condition. *Behavioral Ecology*, 17 (6): 1029-1040.
- Payne, R. B. 1996. Song traditions in Indigo Buntings: origin, improvisation, dispersal, and extinction in cultural evolution. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp. 198-220. Cornell University Press. Ithaca
- Payne, R. B., Payne, K. 1977. Social organization and mating success in local song populations of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp.471, Cornell University press, Ithaca, New York.
- Peak, T. M., Matessi G., McGregor P. K., Dabelsteen T. 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male Great Tits. *Animal Behaviour*, 69:1063-1068.
- Peak, T. M., Matessi, G., McGregor, P. K., Dabelsteen, T. 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male Great Tits. *Animal Behaviour*, 69:1063-1068.
- Peak, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K., Dabelsteen T. 2001. Male Great Tits Eavesdrop on Simulated Male-to-Male Vocal Interactions. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 268:1183-1187.
- Peak, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K., Dabelsteen, T. 2002. Do Great Tits assess rivals by combining direct experience with information gathered by eavesdropping? *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 269:1925-1929.
- Peck, F. W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, 20:112-118.
- Poesel, A., Kunc, P. H., Foerster, K., Johnsen, A., Kempenaers, B. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72: 531-538.

- Poesel, A., Dabelsteen, T. 2005. Territorial responses of male Blue Tits to simulated dynamic intrusions: effects of song overlap and intruder location. *Animal Behaviour*, 70:1419-1427.
- Poesel, A., Dabelsteen, T., Pedersen, B. S. 2004. Dawn song of male Blue Tits as a predictor of competitiveness. *Acta Ethologica*, 6:65-71.
- Poesel, A., Foerster, K., Kempenaers, B. 2001. The dawn song of the Blue Tit *Parus caeruleus* and its role in sexual selection. *Ethology*, 107:521-531.
- Poesel, A., Kunc, H., P., Foerster, K., Johnsen, A., Kempenaers, G. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, 72:531-538.
- Qvarnstrom, A. 1997. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male paternal care in the Collared Flycatcher. *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 264:1225-1231.
- Rädesater, T., Jakobsson, S., Andbjør, N., Bylin, A., Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, 35:1645-1651.
- Read, A.F., Weary, D.M. 1992 The evolution of birdsong: comparative analyses. In *The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits* (Gil, D., Gahr, M.). pp. 134. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (3):133-140.
- Rehsteiner, U., Geisser, H., Reyer, H. U. 1998. Singing and mating success in Water Pipit: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour*, 55:1471-1481.
- Riebel, K., Slater, B. J. P. 1998. Male chaffinch (*Fringilla coelebs*) can copy calls from tape tutor. *Journal of Ornithology*, 139 (3):353-355.
- Riebel, K., Slater, B. J. P. 1998. Testing female chaffinch song preference by operant conditioning. *Animal Behaviour*, 56:1443-1453.
- Riebel, K., Slater, B. J. P. 2000. Testing the flexibility of song type bout duration in the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Animal Behaviour*, 59:1135-1142.
- Rinden, H., Lampe, H. M., Slagsvold, T., Espmark, Y. O. 2000. Song quality does not indicate male parental abilities in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour*, 137 (6):809-823.
- Ryan, M. J., Rand, A. S. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution*, 47:647-657.
- Searcy, W. A. 1979. Sexual selection and body size in male Red-winged Blackbird. *Evolution*, 33:649-661.
- Searcy, W. A. 1984. Song repertoire size and female preferences in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 281-286.
- Searcy, W. A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist*, 32:71-80.
- Searcy, W. A., Marler, P. 1981. A test for responsiveness to song structure and intrasexual contexts by male Red-winged Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:123-128.
- Searcy, W. A., Marler, P. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female Sparrows. *Science*, 213:926-928.
- Searcy, W. A., Yasukawa, K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male Red-winged Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27:123-128.
- Searcy, W. A., Yasukawa, K. 1996. Song and Female Choice. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.), pp. 453-473, Cornell University press, Ithaca, New York.
- Searcy, W. A., Yasukawa, K. 2004. Use of the song repertoire in intersexual contexts by male Red-winged Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27:123-128.

- Searcy, W. A., Nowicki, S., Hughes, M. 2002. Geographic song discrimination in relation to dispersal distances in song sparrows. *The American Naturalist*, 159:221-230.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., Peters, S. 1999. Song types as fundamental units in vocal repertoires. *Animal Behaviour*, 58:37-44.
- Sheldon, B. C., Verhulst, S. 1996. Ecological immunity: costly parasite defense and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:317-321.
- Shennan, M. G. C., Waas, J. R., Laver R. J. 1994. The warning signals of parental convict Cichlids are socially facilitated. *Animal Behaviour*, 47:974-976.
- Schroeder, D. J., Wiley, R. H. 1983. Communication with shared song themes in Tufted Titmice. *Auk*, 100:414-424.
- Simpson, B. S. 1985. Effects of location in territory and distance from neighbours on the use of song repertoires in Carolina Wrens. *Animal Behaviour*, 33:793-804.
- Slater, P. J. B. 2003. Fifty years of bird song research: a case study in animal behaviour. *Animal Behaviour*, 65:633-639.
- Slabbekoorn, H., Smith, T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transaction Royal Society of London, Series B*, 357:493-503.
- Smith, D. G. 1979. Male singing ability and territoriality integrity in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour*, 68:193-206.
- Smith, D. G., Norman, D. O. 1979. Leader-follower singing in Red-winged Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5:279-290.
- Smith, D. G., Reid, F. A. 1979. Roles of the song repertoire in Red-winged Blackbirds. *Condor*, 81:83-84.
- Smith, W. J. 1991. Singing is based on two markedly different kinds of signaling. *Journal of Theoretical Biology*, 152:241-253.
- Smith, W. J. 1996. Using Interactive playback to study how song and singing contribute to communication about behavior. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp. 377-397. Cornell University press.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R. 2003. Song as a honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, 44:132-139.
- Staicer C. A., Spector A. D., Horn G. A. 1996. The dawn chorus and Other Diel Patterns in Acoustic Signaling. In *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp. 426-453. Cornell University press.
- Stoddard P. K. 1996. Vocal Recognition of Neighbors by Territorial Passerines. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp. 356-374. Cornell University Press.
- Šťastný K., Bejček V., Hudec K. 2006. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. AVENTINUM, p.464.
- Thomas, R. J. 1999. Two tests of a stochastic dynamic programming model of daily singing routines in birds. *Animal Behaviour*, 57:277-284.
- Tibbetts, E. A., Dale, J. 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(10):529-537.
- Trillo, P. A., Vehrencamp, S. L. 2005. Song types and their structural features are associated with specific context in the Banded Wren. *Animal Behaviour*, 70:921-935.
- Vallet, E., Kreutzer, M. 1995. Female Canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, 49:1603-1610.
- Vallet, E., Beme, I., Kreutzer, M. 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, 55:291-297.
- Vehrencamp, S. L. 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceeding Royal Society of London, Series B*, 268:1637-1642.

- Verhulst, S. 2003. Song as a signal to negotiate a sexual conflict? *Animal Biology*, 53 (2):159-171.
- Verrell, P. A. 1991. Illegitimate exploitation of sexual signalling systems and the origin of species. *Ethology, Ecology and Evolution*, 3:273-283.
- Veselovský, Z. 2001. *Obecná ornitologie*. pp.235,236. Academia, Akademie věd České Republiky.
- Ward, S., Lampe, H., Slater, B. J. P. 2004. Singing is not energetically demanding for Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*, 15:477-485.
- Ward, S., Speakman, R. J., Slater, B. J. P. 2003. The energy cost of song in the canary *Serinus canaria*. *Animal Behaviour*, 66:893-902.
- Wasserman, F. E. 1977. Intraspecific acoustical interference in the White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Animal Behaviour*, 25: 949-952.
- Wasserman, F. E., Cigliano, J. A. 1991. Song output and stimulation of the female in White-throated Sparrow. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29:55-59.
- Weary, D. M. 1991. How Great Tits use song-note and whole-song features to categorize their songs. *Auk*, 108:187-190.
- Weary, D. M., Krebs, J. R. 1992. Great Tits classify songs by individual voice characteristics. *Animal Behaviour*, 43:283-287.
- Welling, P., Koivula, K., Lahti, K. 1995. The dawn chorus is linked with female fertility in the willow tit *parus montanus*. *Journal of Avian Biology*, 26:241-246.
- West, M. J., King, A. P., Eastzer, D. H. 1981. Validating the female bioassay of Cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour*, 29: 490-501.
- Williams H. 2004. Birdsong and singing behaviour. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016:1-30.
- Wilson, P. L., Towner, M. C., Vehrencamp, L. S. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the Song Sparrow. *The Condor*, 102:355-363.
- Wingfield, J. C., Farner, D. S. 1993. Endocrinology of reproduction in wild species. In *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E., Miller, E. H., eds.). pp. 427. Cornell University press.
- Wingfield, J. C., Hahn, P. T. 1994. Testosterone and territorial behaviour in sedentary and migratory sparrows. *Animal Behaviour*, 47:77-89.
- Wingfield, J. C., Hegner, E. R., Dufty M. A., JR., G. F. Ball. 1990. The "Challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *The American Naturalist*, 136:829-846.
- Wright, J., Cuthill. 1992. Monogamy in the European starling. *Behaviour*, 120:269-285.
- Yasukawa, K., Blank, J. L., Petterson, C. B. 1980. Song repertoires and sexual selection in the Red-winged Blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7:233-238.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53:205-214.
- Zahavi, A. 1993. The fallacy of conventional signalling. *Philosophical Transactions Royal Society of London, Series B*, 340:227-231.
- Zeigler, A. 2004. Introduction. *Annals of New York Academy of Sciences*, 1016: xv-xviii.
- Zvonov. 2004. Acoustic Image of Common Rosefinch *Carpodacus erythrinus* (Pall.). *Biology Bulletin*, 31(5), p. 461-464.