

**Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
České Budějovice**



**Variabilita zpěvu u sedmihláska hajního
(*Hippolais icterina*)**

Bakalářská práce

Zuzana Jůzlová

Vedoucí práce: Mgr. Jan Riegert Ph.D.

České Budějovice
Leden 2010

Jůzlová, Z., 2010: Variabilita zpěvu sedmihláska hajního (*Hippolais icterina*). [Variability in song of Icterina warbler (*Hippolais icterina*). Bc. Thesis, In Czech] – 59 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budejovice, Czech Republic.

Annotation: I studied variability in vocal mimicry of Czech Budweiser's population of Icterine warbler (*Hippolais icterina*). I also examined some of the functional aspects of vocal mimicry.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala 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 jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 5.1.2010

.....
Zuzana Jůzlová

Poděkování: Chtěla bych poděkovat především svému školiteli Honzovi Riegertovi, který toto zajímavé téma vymyslel a podporoval mě při práci v terénu i při následném zpracování dat a formálních úpravách textu. Dále bych chtěla poděkovat i Romanu Fuchsovi za zapůjčení rozsáhlého souboru nahrávek hlasů evropských druhů ptáků, které byly velmi užitečné při určování imitací ve zpěvu sedmihláska. Nakonec bych chtěla poděkovat i celé katedře zoologie za podnětné připomínky při prezentování výsledků na semináři a samozřejmě celé mojí rodině, za dlouhodobou podporu při všech mých aktivitách.

Obsah

1. Sedmihlásek hajní	4
1.1. Charakteristika druhu.....	4
1.2. Zpěv.....	4
2. Učení zpěvu	5
2.1. Úvod do problematiky.....	5
2.2. Fáze učení.....	6
2.3. Jak mládě rozpozná druhově specifický zpěv?.....	7
2.4. Jak se liší velikost repertoáru u jednotlivých druhů?.....	7
2.5. Rozdíly v učení zpěvu.....	7
2.5.1. Jak dlouhé je období během kterého se pták učí svému zpěvu?.....	8
2.5.2. Kopíruje pták přesně zpěvu modelového jedince, nebo se jedná spíše o improvizaci?.....	8
2.5.3. Jsou ptáci schopni zahrnovat do svého repertoáru i jiné zvuky a hlasy ptáků?.....	8
2.5.4. Jak si ptáci vybírají modelového jedince od kterého se budou učit a jaký je vliv sociálních interakcí při učení zpěvu?.....	9
2.6. Jak se liší repertoár zpěvu naučeného v senzitivní periodě od repertoáru využívaného k tvorbě vlastního zpěvu?.....	9
2.7. Vliv dalších faktorů.....	9
2.8. Shrnutí.....	10
3. Zpěvné imitace	10
3.1. Obecná charakteristika.....	10
3.2. Jaký je rozsah imitací?.....	11
3.3. Jaká je kvalita imitací?.....	11
3.4. Jaká existují „constraints“ při učení imitací?.....	12
3.5. Od koho se imitátoři tyto imitace učí (od jedinců vlastního druhu nebo přímo od modelových druhů)?.....	12
3.6. Kdy se imitátoři učí svému zpěvu?.....	13
3.7. Jaká je funkce imitací?.....	13
3.7.1. Funkce mezidruhová.....	13
3.7.1.1. „Beau Geste hypothesis“ („Deceptive mimicry hypothesis“).....	13
3.7.1.2. „Batesian acoustic mimicry“.....	14
3.7.1.3. „Third species hypothesis“.....	14
3.7.1.4. „Exploitative hypothesis“.....	14
3.7.1.5. „Facilitating brood parasitism“.....	15
3.7.2. Funkce vnitrodruhová.....	15
3.7.2.1. „Sexual selection“.....	15
3.7.2.2. „Social affiliation“.....	16
3.7.3. „Mistake learning“.....	16
3.8. Rod <i>Hippolais</i>	16
4. Cíle práce	17
5. Materiál a metodika	17
5.1. Studovaná oblast a populace.....	17
5.2. Metody odchyty a značení.....	18
5.3. Metoda nahrávání zpěvu.....	18
5.4. Metodika mapování teritorií.....	19
5.5. Metodika analýzy zvukových záznamů.....	20
5.6. Metodika statistického zpracování dat.....	21

5.6.1. Optimalizace vyhodnocení nahrávek.....	21
5.6.2. Složení zpěvu (podíl imitací, spektrum imitovaných druhů).....	22
5.6.3. Předběžné analýzy.....	22
5.6.3.1. Existuje individuální variabilita ve zpěvu?.....	22
5.6.3.2. Jaká je podobnost ve zpěvu sousedních jedinců?	22
5.6.3.3. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy kompetitorů (testování „Beau Geste hypothesis“)?.....	22
5.6.3.4. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“)?.....	23
5.6.3.5. Jsou druhy přítomné v teritoriu častěji imitovány, než druhy, které se v teritoriu nevyskytují? (testování jednoho z předpokladů „Mistake-learning hypothesis“)?.....	23
6. Výsledky	23
6.1. Optimalizace vyhodnocení nahrávek zpěvu.....	23
6.2. Složení zpěvu.....	25
6.2.1. Druhově specifický zpěv.....	25
6.2.2. Imitace.....	26
6.2.3. Neurčené sekvence, exotické hlasy a mechanické zvuky.....	28
6.3. Předběžné analýzy.....	28
6.3.1. Existuje individuální variabilita ve zpěvu sedmihláška?.....	28
6.3.2. Jaká je podobnost ve zpěvu sousedních jedinců?	30
6.3.3. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy kompetitorů (testování „Beau Geste hypothesis“)?.....	30
6.3.4. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“)?.....	31
6.3.5. Jsou druhy přítomné v teritoriu častěji imitovány, než druhy, které se v teritoriu nevyskytují? (testování jednoho z předpokladů „Mistake-learning hypothesis“)?.....	31
7. Diskuze	32
7.1. Početnost sedmihláška v Českých Budějovicích.....	32
7.2. Imitované druhy a vliv prostředí.....	33
7.3. Rozsah imitací.....	35
7.4. Funkce imitací.....	35
8. Závěr	36
9. Literatura	37
10. Přílohy	44

1. Sedmihlásek hajní

1.1. Charakteristika druhu

Sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*) je pěvec z čeledi pěnicovitých (Sylviidae). Rozšířen je téměř v celé Evropě mimo její západní a nejjižnější část. V přirozeném prostředí se s ním nejčastěji setkáme v lužních lesích a stromořadích podél vodotečí, v urbánním prostředí pak v parcích, zahradách a alejích. Při výběru svého teritoria upřednostňuje místa s dostatečným zápojem keřového i stromového patra (Akkermann 2006). Densita populací se v přirozeném prostředí pohybuje mezi 0,2 a 18,0 párů/ 10 ha, ve městech pak mezi 1,0 – 11,4 párů/ 10 ha (Šťastný a kol. 2006).

Sedmihlásek je tažný pták, který se vrací ze svých zimovišť v tropické Africe až koncem dubna a zpět odlétá na konci srpna. Návratnost byla u adultních jedinců odhadnuta na 80%, u mláďat na 27% (Cramp 1992).

Jedinci tráví většinu času v korunách stromů a keřů, na zem slétají jen výjimečně. Zde také sbírají většinu potravy kterou tvoří hmyz (převažně dvoukřídlí, dále i motýli, brouci, blanokřídlí, škvoři, mšice aj.), pavouci a drobní měkkýši, v létě a na podzim pak i bobule a další plody (bez, rybíz, třešně...) (Hudec et al. 1983).

Samci obhajují svá teritoria intenzivním zpěvem, který s počátkem hnízdění utichá. Sedmihlásek patří mezi monogamní druhy a hnízdí pouze jedenkrát během sezóny. Hnízdo je umístěno v keři či na stromě 2 - 5 m nad zemí. Snůška se skládá ze 4 - 5 vajíček, na kterých sedí pouze samice (Akkermann 2006).

1.2. Zpěv

Zpěv sedmihláška je rychlý a hlasitý (dobře slyšitelný i na vzdálenost 150 - 500m), v některých úsecích sice hrubší, ale melodický. Nápadný je především pískavými zvuky, často se opakujícími pasážemi a imitacemi hlasů jiných druhů ptáků. Zpěv vyniká také značným frekvenčním rozsahem a individuální variabilitou (především v počtu imitovaných druhů a v melodičnosti Cramp 1992). Na rozdíl od zpěvu příbuzného rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*) je hlasitější (Akkermann 2006).

Se zpívajícím jedincem se můžeme setkat v období od května do června, kdy samci intenzivně obhajují svá teritoria. Při zpěvu se často pohybuje v korunách stromů nebo vytrvale zpívá z nápadného místa. Zpěv umlká po spárování obvykle uprostřed června a

samci se pak ozývají už jen varovnými hlasy („tä-tä-lüit“) či vábením („täck“, „tä-tä-tä“). Zpěv se obnovuje v případě náhradního hnízdění. V nejaktivnějším období zpívají sedmihlásci po celý den (4:50 – 21:20), nejintenzivněji však dopoledne. Zhoršení počasí má přitom na zpěvnou aktivitu jen malý vliv (Akkermann 2006, Cramp 1992).

Zpěv sedmihláska hajního se skládá ze 3 částí (Cramp 1992): druhově specifických krátkých hlasů, delších druhově specifických melodických pasáží a imitací. Ve zpěvu sedmihláska ze Švédska bylo ve 2 minutách zaznamenáno 8 imitovaných druhů (Cramp 1992). Imitace následovaly buď hned po sobě, nebo byly střídány vlastním druhově specifickým zpěvem sedmihláska (hlas „yu-pkyu“ nebo jiný hlas připomínající volání). Zpěv obsahoval i další krátké hlasy (opakuující se hlas „chur-chur“, hrubé „tsche-tsche“ střídající se s vysokým „pssüü“ a hlas „tittelu“ střídající se s „ku-yu“) a dlouhé melodické pasáže (hlas „whee che che fy-you vooyoooo“). Celkový zpěv byl nápadný kontrastními změnami výšky tónu a hlasitosti. Výsledky výzkumu v oblasti Petrohradu dokládají imitace až 20 různých druhů ptáků. Někteří jedinci imitovali pouze 3 - 4 druhy, jiní 9 - 10 druhů (Cramp 1992). Většinou se jednalo o imitace volání, méně pak o imitace teritoriálního zpěvu. Toto zjištění potvrzuje i Akkermann (2006). Kromě imitací evropských druhů ptáků jsou podle Akkermann (2006) součástí zpěvu sedmihláska i imitace afrických druhů, to je ale v rozporu se zjištěním Dowsetta-Lemaira (1979). Podle Merciera (1921) imitace u sedmihláska reflektují druhovou diverzitu na dané lokalitě.

2. Učení zpěvu

2.1. Úvod do problematiky

Schopnost druhově specifické vokalizace je u velké části živočišných druhů vrozená a není tedy ovlivňována žádnými zásahy z vnějšího prostředí. Pouze člověk, kytovci, některé druhy netopýrů a tři skupiny ptáků – pěvci (Passeriformes), papoušci (Psittaciformes) a kolibříci (Trochilidae) se druhově specifické vokalizaci musí učit. V rámci pěvců se navíc zpěvu učí pouze skupina Oscines a několik málo druhů ze skupiny Suboscines např. zvonovec (rod *Procnias*).

Učení zpěvu u ptáků se stalo důležitým modelovým systémem pro pochopení neurobiologie učení obecně. Většina toho, co je dosud známo o vývoji a učení zpěvu, pochází z výsledků studií na několika málo druzích: strnadu střešním (*Zonotrichia leucophrys*), zebříčce pestré (*Taeniopygia guttata*), kanáru divokém (*Serinus canaria*),

slavíku obecném (*Luscinia megarhynchos*), strnadci zpěvném (*Melospiza melodia*) a strnadci mokřadním (*Melospiza georgiana*) (Marler & Slabbekoorn 2004).

2.2. Fáze učení

Klasická představa učení zpěvu zahrnuje 4 fáze (Veselovský 2001). V první fázi tzv. senzitivní či kritické periodě, která začíná již během pobytu mláděte na hnízdě, si mladý pták zapamatuje znaky druhově specifického zpěvu. Tato fáze u většiny druhů trvá přes rok. Následuje tichá perioda, trvající až 8 měsíců, během níž se zpěv uchovává v paměti až do období senzomotorické fáze, kdy se mladý pták učí zpívat. Tento zprvu neúplný zpěv se nazývá „subsong“. Koncem zimy se pak „raný subsong“ mění v „plastický subsong“. V poslední fázi dochází k tvorbě vlastního již vykrytalizovaného zpěvu, který je v konečné podobě tvořen pouze malou částí zpěvu naučeného během senzitivní periody. Rozsah redukce se přitom může pohybovat od 8% u druhů s velkým repertoárem až do 80% u druhů s malým repertoárem (Marler & Slabbekoorn 2004). Při učení zpěvu je též nezbytné, aby se mládě slyšelo. Jakákoliv porucha sluchového ústrojí totiž učení zpěvu zcela vyloučí (Veselovský 2001).

Délka senzitivní periody se mezi druhy liší. Například špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), který byl v průběhu prvního roku života vystaven akustické izolaci, si byl v pozdějším období schopen vytvořit téměř normální repertoár (Chaiken & Böhner 2007). K opačnému výsledku však došli ve studii na kanáru divokém (Lohongre et al. 2006).

Hlavní roli v procesu učení hraje nejspíš hladina testosteronu, která se na konci senzitivního období zvyšuje. S vysokou hladinou se snižuje i schopnost naučit se novému zpěvu a naopak se urychluje přechod z „plastického subsongu“ na vykrytalizovaný zpěv (Whaling et al. 1998). Tento jev byl zjištěn např. u slavíka obecného, u kterého se schopnost učení v průběhu jednotlivých fází snižovala a hladina testosteronu naopak zvyšovala (Todt & Geberzahn 2003).

Konec senzitivní periody však není určen pouze časově, svojí úlohu hraje i množství již získaných zpěvných zkušeností. Pokud se mláďata dostanou do akustické izolace dříve než skončí jejich kritické období během kterého se učí zpívat, dojde k prodloužení této periody (Kroodsma & Pickert 1980).

2.3. Jak mládě rozpozná druhově specifický zpěv?

Bylo zjištěno, že mláďata se učí zpěvu od samce, který je s nimi v akustickém kontaktu, a to i v případě, že se jedná o jiný druh. Pokud je však mláděti přehráván zpěv více druhů, je schopno mezi ním rozpoznat druhově specifický zpěv a naučit se ho. Tato schopnost je zřejmě geneticky kódována, ale k jejímu projevu je potřebná akustická stimulace (Marler & Slabbekoorn 2004). Existenci genetické predispozice pro tvorbu vlastního druhově specifického zpěvu dokazuje i studie na špačcích. Ti, přestože byli v raném období vystaveni úplné akustické izolaci, měli ve zpěvu přítomny některé specifické parametry špaččího zpěvu (Chaiken & Böhner 2007). Předpokládá se, že existují určité druhově specifické pasáže, které by mohly sloužit jako vodítko pro jeho rozpoznání jedinci vlastního druhu. Např. u strnada střešního je tímto vodítkem hvizd na začátku zpěvu, který je společný pro všechny jeho poddruhy (Soha & Marler 2000).

2.4. Jak se liší velikost repertoáru u jednotlivých druhů?

Přibližně 70% dosud studovaných pěvců má svůj repertoár tvořený více jak jedním typem zpěvu. Velikost repertoáru může být malá (< 5 typů zpěvu) např. u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), střední (~ 10 typů zpěvu) u strnadce zpěvného, velká (>100) u slavíka obecného až značně rozsáhlá (>1000) u drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*). Nejčastější jsou přitom druhy, které mají malý až středně velký repertoár (review Beecher & Brenowitz 2005). Druhy s malým repertoárem po prvním roce života už obvykle velikost svého repertoáru nemění. Opačně je tomu u druhů s velkým repertoárem, které svůj zpěv obohacují po delší období. I v této skupině však můžeme najít výjimky, např. rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) nebo rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*) (Catchpole 1986, Dowsett - Lemaire 1979).

2.5. Rozdíly v učení zpěvu

Jak zpěv tak průběh jeho učení se u jednotlivých druhů značně liší. Tyto rozdíly můžeme charakterizovat v následujících 4 bodech.

2.5.1. Jak dlouhé je období během kterého se pták učí svému zpěvu?

Některé druhy se učí pouze v krátkém období senzitivní periody omezeném na několik měsíců jako např. zebříčka obecná nebo strnad střešní (review Beecher & Brenowitz 2005). Pěnkava obecná má toto období prodloužené na jeden rok (Lachlan & Slater 2003). Ptáci s takto krátkým obdobím učení se nazývají „close-ended learners“. Opačným příkladem jsou druhy schopné učit se během delšího období života, tzv. „open-ended learners“. Klasickým příkladem je špaček obecný (Mountjoy & Lemon 1995) a slavík obecný (Todt & Geberzahn 2003). Rozšiřování repertoáru po prvním roce života bylo zjištěno i u vlhovce (*Agelaius phoeniceus*) (Yasukawa et al. 1980), budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*) (Gil et al. 2000) a drozdce mnohohlasého (Derrickson 1987). Otázkou ale stále zůstává, zda se „open-ended learners“ svému zpěvu učí opravdu v průběhu života, nebo pouze každý rok využívají jinou část z repertoáru naučeného během rané senzitivní periody („Selective attrition hypothesis“, viz kap.2.6.).

2.5.2. Kopíruje pták přesně zpěv modelového jedince, nebo se jedná spíše o improvizaci?

Dalším aspektem při učení zpěvu je přesnost s jakou mladý jedinec napodobuje zpěv svého modelu. Zpěvný repertoár střízlíka bažinného (*Cistothorus palustris*) (Brenowitz et al.1995) je tvořen téměř výlučně kopiemi zpěvu modelového jedince. U jiných druhů mohou tyto kopie obsahovat menší či větší modifikace, popř. se může jednat až o výlučnou improvizaci, kdy většina repertoáru je důsledkem tvorby úplně nových zpěvů, jak bylo zjištěno u drozdce černošedého (*Dumetella carolinensis*) (Kroodsma et al. 1997).

2.5.3. Jsou ptáci schopni zahrnovat do svého repertoáru i jiné zvuky a hlasy ptáků?

Některé druhy jsou při učení omezeny parametry vlastního zpěvu a zpěv ostatních druhů se nejsou schopny naučit. Jiné naopak napodobují zpěv i značně velkého spektra dalších ptačích druhů. Takové schopnosti byly zjištěny u ptačích imitátorů jako je např. drozdec mnohohlasý, rákosník zpěvný, lyrochvost (rod *Menura*) aj. (review Beecher & Brenowitz 2005).

2.5.4. Jak si ptáci vybírají modelového jedince od kterého se budou učit a jaký je vliv sociálních interakcí při učení zpěvu?

Podle klasické představy se mláďata učí druhově specifickému zpěvu od dospělých jedinců vlastního druhu obvykle od otce (Veselovský 2001). Laboratorní studie na špačcích ale prokázala, že mláďata se raději učila od sebe navzájem než od dospělců vlastního druhu. Mláďata, která měla vizuální i akustický kontakt s dospělcem si navíc vytvořila složitější zpěv než mláďata, která byla s dospělcem jen v akustickém kontaktu (Bertin et al. 2007). Také mláďata strnadce zpěvného se učila signifikantně více zpěvu od dospělců, se kterými byla ve vizuálním kontaktu. Strnadci navíc při učení upřednostňovali zpěv, který sdílelo ve svém repertoáru více jedinců (Nordby et al. 2000). U strnada střešního se zjistilo, že sociální interakce s dospělými samci urychlují krystalizaci zpěvu mladých samců (DeWolfe et al. 1989). Učení zpěvu od sousedů bylo zaznamenáno např. u vdovek (rod *Vidua*), kde sousední jedinci parazitující stejného hostitele sdílejí velkou část svého zpěvu (Payne et al. 1998).

2.6. Jak se liší repertoár zpěvu naučeného v senzitivní periodě od repertoáru využívaného k tvorbě vlastního zpěvu?

Jednou otázkou je jaký zpěv se pták učí a druhou jaký zpěv pak využívá k tvorbě vlastního repertoáru. Zdá se, že tento výběr je aktivním procesem. Podle tzv. „Selective attrition hypothesis“ mladí ptáci v prvním roce hnízdění selektivně zařazují do svého repertoáru zpěv, který se nejvíce podobá zpěvu sousedních jedinců. Tuto teorii podporují např. studie na strnadovi (*Zonotrichia leucophrys*) (DeWolfe et al. 1989) a strnádce (*Spizella pusilla*) (Nelson 1992).

2.7. Vliv dalších faktorů

Tvorba zpěvu může být ovlivněna i dalšími faktory např. stresem. Negativní vliv stresového faktoru v raném období (tzv. „Nutritional stress hypothesis“) byl popsán u řady druhů. Studie na špačcích prokázala, že jedinci se sníženou denní dávkou potravy se vyznačovali sníženou imunitní odpovědí, zvýšenou hladinou kortikosteronu a v důsledku toho i sníženou zpěvnou aktivitou a složitostí zpěvu (Buchanan et al. 2003). Podobný vliv stresu na zpěv byl zjištěn i u strnadce zpěvného (Nowicki et al. 2002).

2.8. Shrnutí

V poslední době se ukazuje, že proces učení zpěvu je mnohem flexibilnější než se dosud předpokládalo a může se měnit podle ekologických podmínek. Dlouhodobá studie na čtyřech poddruzích strnada střešního ukázala, že jednotlivé poddruhy se lišily dobou učení zpěvu v závislosti na míře tažnosti populace a podobností zpěvu se sousedy v závislosti na různé míře fidelity. (Nelson et al. 1995, Nelson 1999, 2000).

3. Zpěvné imitace

3.1. Obecná charakteristika

Heterospecifické hlasové projevy ve zpěvu mnohých druhů ptáků jsou velmi nápadným fenoménem. Jejich funkce a způsob jakým se jim imitátoři učí zajímala zoology odjakživa. Mezi imitace zahrnujeme napodobování zpěvu, volání či varovných hlasů jiných druhů ptáků, hlasů jiných zvířat popř. dalších zvuků z prostředí. Je důležité zdůraznit, že za pravé (heterospecifické) imitace nepovažujeme ani imitace vnitrodruhového zpěvu, ani tzv. „vocal matching“, což je přizpůsobování vlastního zpěvu zpěvu jiného jedince stejného druhu. Častěji se setkáváme s imitacemi volání než s imitacemi zpěvu. Volání ale bývá, právě pro svou jednoduchost, u některých druhů podobné, a proto musíme být velmi opatrní, zda budeme dané projevy považovat za pravé imitace, nebo pouze za evoluční konvergenci mezi druhy. V poslední době se začíná právě zpěvu a imitacím u ptáků věnovat stále více pozornosti. Ukazuje se, že imitace jsou zřejmě mnohem častější, než se dosud předpokládalo. Kromě pěvců, kde se s nimi setkáme u 15 – 20% druhů, byla jejich přítomnost zaznamenána i v hlasových projevech kukaček a papoušků (review Kelly et al. 2008).

O učení a funkci imitací máme zatím jen málo informací. Přestože existuje množství hypotéz, které se snaží vysvětlit jejich funkci, žádná z nich zatím nebyla dostatečně podložena. Problém je i v nedostatku prací, které by tyto hypotézy testovaly (review Kelly et al. 2008). Jediná hypotéza, kterou můžeme aplikovat na většinu případů ptačích imitací, je tzv. „Mistake learning hypothesis“ (Hindmarsh 1984). Podle ní hlasové imitace nemají žádnou funkci a jsou pouze důsledkem chybného učení zpěvu. K podobnému výsledku došla i rozsáhlá studie Garamszegi et al. (2007), která srovnávala ekologii a parametry zpěvu u 241 druhů evropských pěvců s cílem najít takové faktory, které by byly společné

pro většinu imitátorů a které by tak mohly poukázat na společnou funkci imitací. Jako kovariáta byla použita intenzita výzkumu na daném druhu a fylogeneze. V souvislosti s imitacemi vyšly průkazně následující parametry: plynulost zpěvu, početnost druhu, disperzní vzdálenost, délka senzitivního období, kognitivní schopnosti a vliv predace (zda jsou však imitace důsledkem predace, nebo naopak, z výsledků říci nelze). Kupodivu neprůkazně vyšel vztah u velikosti repertoáru, pohlavního výběru, hybridizace a hnízdního parazitismu. Imitace tedy neslouží k zvětšení repertoáru, ani nehrají roli při pohlavním výběru. Jsou však častější u druhů početných a u druhů s velkou disperzní vzdáleností, které mají větší kontakt s různorodým akustickým prostředím. Výsledky tedy ukazují spíše na pasivní proces učení a podporu tzv. „Mistake learning hypothesis“. Autoři v závěru této studie soudí, že hlasové imitace buď žádnou funkci nemají, a pokud ano, tak alespoň ne žádnou společnou.

3.2. Jaký je rozsah imitací?

Imitátoři se vzájemně liší rozsahem imitací ve svém zpěvu. Některé druhy imitují jen výjimečně a to zřejmě v důsledku nedostatku akustických podnětů od jedinců vlastního druhu, což bylo zjištěno na strnádce *Poecetes gramineus* (Kroodsma 1972). U špačka obecného imitace tvoří přibližně polovinu repertoáru (Hindmarsh 1984). U rákosníka zpěvného nebo lyrochvosta je pak zpěv tvořen už převážně imitacemi (*Menura novaehollandiae* - 80%, *M. alberti* - 70%) (Dowsett - Lemaire 1979, Robinson 1974). Počet imitovaných druhů přitom může být malý (rákosník východní (*Acrocephalus bistrigiceps*) - 8 druhů ve zpěvu 13 samců, Hamao & Eda-Fujiwara 2004), střední (špaček obecný - 21 druhů ve zpěvu 35 samců, Hindmarsh 1984) ale i značně rozsáhlý (rákosník zpěvný - 212 druhů ve zpěvu 30 samců, Dowsett - Lemaire 1979).

3.3. Jaká je kvalita imitací?

Kvalitu imitací můžeme posoudit dle schopnosti imitátora oklamat jedince jiného druhu imitací zpěvu jeho vlastního druhu. Tuto úspěšnost je však potřeba testovat jak pro imitace prezentované samostatně, tak pro imitace v kontextu celého zpěvu imitátora (Hindmarsh 1986). O přesvědčivosti některých imitací mluví studie na vlhovci červenokřídlém (*Agelaius phoeniceus*), ten nebyl neschopen rozeznat konspicivní zpěv od jeho imitace drozdem mnohohlasým (Brenowitz 1982). Při tomto experimentu ale byla vlhovci pouštěna

imitace pouze samostatně bez kontextu celého zpěvu imitátora. Opačného výsledku naopak dosáhli v práci, která se zabývala reakcí sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) na nahrávku imitací jejích agonistických hlasů drozdem mnohohlasým. Zjistilo se, že sojky byly schopny rozlišovat mezi nahrávkami druhově specifického hlasu a imitacemi (ať byly prezentovány samostatně či v kontextu celého zpěvu). Na první z nich přitom reagovaly velmi intenzivně a na druhou téměř vůbec (Owen-Ashley et al. 2002). Z toho je patrné, že schopnost oklamat imitovaný druh nezávisí pouze na schopnostech imitátora dobře imitovat, ale i na schopnostech imitovaného druhu imitace rozpoznat.

3.4. Jaká existují „constraints“ při učení imitací ?

Určitá omezení zřejmě existují i při učení zpěvu obecně. Morfologie zobáku a zpěvného ústrojí pravděpodobně ovlivňuje rychlost a frekvenční rozsah zpěvu (Podos 2001). Studie imitací drozda mnohohlasého ukazuje jistá omezení právě v těchto dvou parametrech. Tóny mimo svůj frekvenční rozsah drozd vynechává nebo je nahradí jinými. U příliš rychlého zpěvu pak uspořádá tóny do klastrů a mezi nimi nechá delší pomlky pro nádech, ale vždy zachovává stejnou délku zpěvu (Zollinger & Suthers 2004). Určitým omezením je i hmotnost imitátora. Tímto způsobem vysvětluje Gorissen et al. (2006) nepřítomnost imitací hlasů sýkory koňadry (*Parus major*) ve zpěvu sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*), i když opačně to funguje.

3.5. Od koho se imitátoři tyto imitace učí (od jedinců vlastního druhu nebo přímo od modelových druhů)?

Původ naučených imitací by mohla objasnit i přítomnost imitací konkrétních druhů v jejich repertoáru. Bylo zjištěno, že např. špačkové se učí z větší části od jedinců vlastního druhu, konkrétně od sousedů v okolí jejich teritoria. Ostrovní populace, kterou sledoval Hindmarsh (1984), sice jako celek imitovala stejné druhy, ale jednotlivé lokální populace v rámci ostrova zahrnovali do svého repertoáru odlišné typy zpěvu těchto druhů. Také jedinci, kteří se přesunuli do jiné oblasti s odlišným dialektem pak tento nový dialekt zahrnuly do svého repertoáru. U rákosníka zpěvného bylo zjištěno, že samci během líhnutí mláďat téměř nezpívají a mladí se tak svému zpěvu učí nejspíše od jedinců jiných druhů a to jak z místa hnízdiště, tak zimoviště (Dowsett - Lemaire 1979). Lyrochvost *Menura alberti* se učí imitacím přímo od imitovaných druhů, ačkoliv jejich následnému uspořádání

od sousedních jedinců vlastního druhu (Putland et al. 2006). U hnízdních parazitů vdovek hraje při učení zpěvu roli jak zpěv pěstounů, který si mláďata zapamatují v raném období a slouží následně jako vzor hostitelského zpěvu, tak zpěv sousedních jedinců vlastního druhu, kteří imitují stejný hostitelský druh (Payne et al. 1998, 2003, 2004).

3.6. Kdy se imitátoři učí svému zpěvu?

Mezi imitátory můžeme řadit jak tzv. „open-ended learners“, kteří se učí během delšího období svého života např. drozdec mnohohlasý (Derrickson 1987) nebo špaček obecný (Mountjoy & Lemon 1995), tak i tzv. „close-ended learners“ jako je rákosník zpěvný, který se zpěvu učí pouze během prvního roku a repertoár pak po zbytek svého života nemění (Dowsett - Lemaire 1979).

3.7. Jaká je funkce imitací?

Tuto otázku dobře nastínily již 2 nedávno vyšlé práce (review Kelly et al. 2008, Garamszega et al. 2007). Kelly rozdělila hypotézy do dvou skupin - na funkce mezidruhové a funkce vnitrodruhové.

3.7.1. Funkce mezidruhová

3.7.1.1. „Beau Geste hypothesis“ („Deceptive mimicry hypothesis“)

Tato hypotéza byla původně jedním z funkčních vysvětlení variability zpěvu v rámci druhu. Jedinec, který zpívá několik odlišných typů vlastního druhově specifického zpěvu, tak informuje konkurenty o tom, že dané teritorium je již obsazeno velkým počtem jedinců, a odradí je tak od snahy toto teritorium obsadit (Krebs 1977). Rechten (1978) navrhl aplikaci této teorie i na mezidruhové imitace. Napodobování zpěvu jiných druhů by tedy mělo zamezit konkurenci ze strany imitovaných druhů. Tuto teorii podporuje např. pozorování Wilsona a Scantleburyho (2006), kteří zaznamenali imitace teritoriálního zpěvu lesňáčka *Batis fratrum* ve zpěvu příbuzného lesňáčka *Batis molitor*. Imitace se zdály být přesvědčivé, protože se ze strany imitovaného druhu setkaly s pozitivní odezvou. Také imitace hlasů sýkory modřinky sýkorou koňadrou by mohly sloužit k odrazování

konkurenta při obsazování teritoria. Reakce modřinek na tyto imitace však zatím nebyla testována (Gorissen et al. 2006).

3.7.1.2. „Batesian acoustic mimicry“

Dobkin (1979) přišel s teorií, že přítomnost hlasů predátorů či nebezpečných druhů ve zpěvu imitátora by mohla sloužit k odrazení kompetitorů či jiných predátorů. Dosud ale existuje jen málo důkazů, nebo spíš žádné spolehlivě svědčící o této funkci.

3.7.1.3. „Third species hypothesis“

Podle této hypotézy by imitace varovných hlasů měly vyvolat společný „mobbing“ predátora, nebo upozornit jiného predátora na přítomnost kořisti a při následném střetu obou dravců tak kořisti umožnit útek. Přítomnost varovných hlasů jiných druhů byla zjištěna ve zpěvu papila *Pipilo erythrophthalmus*. Následná reakce imitovaných druhů na tyto imitace však zatím nebyl studována (Greenlaw et al. 1998). U palmovníka *Phainopepla nitens* bylo zjištěno, že se ve stresových situacích ozývá imitacemi varovných a kontaktních hlasů jiných druhů ptáků a predátorů. Následnými playbackovými experimenty však bylo zjištěno, že konspecifické varování palmovníka je pro mobbing predátora mnohem účinnější než varování heterospecifické (Chu 2001a,b). U sedmi samic libohláska *Euphonia lanirostris* byla pozorována reakce na přítomnost člověka v blízkosti jejich hnízda (Morton 1976). Ve všech případech samice na vyrušení reagovaly imitováním varovných hlasů druhů, které hnízdily v okolí. Ve dvou případech byl v důsledku toho zaregistrován i „mobbing“ a to druhem, jehož varovný hlas byl imitován. Použití imitací varovných hlasů však bylo u tohoto druhu zaznamenáno i v jiném kontextu. Goodale & Kotagama (2006a) zjistili, že drongo vlajkový (*Dicrurus paradiseus*) imituje ve stresových situacích varovné hlasy druhů přítomných v hejnu, jehož je součástí. Ve stejném kontextu však u něho byly zaznamenány i jiné než pouze varovné hlasy.

3.7.1.4. „Exploitative hypothesis“

Tato hypotéza předpokládá, že imitace napomáhají imitátorovi k získání určitých hmotných výhod, mnohdy i na úkor ostatních jedinců. Autoři předchozí studie (Goodale & Kotagama 2006a) zjistili, že drongo vlajkový je úspěšnější při získávání potravy, pokud je součástí

hejna. Proto se nabízí vysvětlení, že imitace „nevarovných“ hlasů by mohly sloužit právě k zformování takového hejna. V průběhu dalšího studia se zjistilo, že imitace opravdu přilákaly více druhů, většinou se ale jednalo o jiné druhy než ty imitované (Goodale & Kotagama 2006b).

3.7.1.5. „Facilitating brood parasitism“

Zpěvné imitace zřejmě mohou hrát určitou roli i u hnízdních parazitů. U mláďat některých kukaček byla zjištěna podobnost žebavých hlasů s mláďaty jejich pěstounů. Tuto podobnost ale můžeme pozorovat jak u druhů, jejichž parazitická mláďata vyrůstají v hnízdě spolu s mláďaty hostitele, tak u druhů, jejichž mláďata své nevlastní sourozence z hnízda vyhazují (nemají tedy od koho by se žebavým hlasům naučila). Studie těchto imitací na kukačce *Chalcites basalis* (jejíž mláďata vyhazují hostitelská mláďata z hnízda) ukázala, že mladé kukačky mají zřejmě genetické predispozice k tvorbě žebavých hlasů jejich nejčastějšího hostitele – modropláštíka *Malurus cyaneus*. Pokud se pak dostanou do hnízda jiného hostitele, upraví své žebání podle následné reakce hostitelských rodičů tak, aby se podobala žebání mláďat nového hostitele (Langmore et al. 2008). U jiné skupiny hnízdních parazitů - vdovek bylo zjištěno, že jejich mláďata se učí zpěvu jak od svých pěstounů, tak od jedinců vlastního druhu, které imitují stejný hostitelský druh (Payne et al. 1998, 2003, 2004). Tímto zpěvem samci lákají své partnerky. Samice si pak vybírají jen takové samce, kteří imitují zpěv stejného hostitelského druhu, u něhož samy vyrůstaly.

3.7.2. Funkce vnitrodruhová

3.7.2.1. „Sexual selection“

Existují případy, kde imitace hrají důležitou roli v pohlavním výběru. Počet imitovaných druhů a přesnost těchto imitací může být totiž pro samice dobrým indikátorem kvality samce. Studie na lemčíku hedvábném (*Ptilonorhynchus violaceus*) ukázala, že starší samci měli díky přesnějšímu zpěvu a širšímu repertoáru větší úspěchy u samic než samci mladí. Zpěv lemčíků ale obsahoval pouze imitace 5 druhů, což není moc velký potenciál k testování úspěšnosti v pohlavním výběru (Coleman et al. 2007). Podobné výsledky byly zjištěny i u lyrochvosta (*Menura novaehollandiae*) (starší samci měli širší repertoár a přesnější imitace než samci mladí), v tomto případě ale nebyl testován vztah mezi zpěvem a

preferenci samicemi (Zann & Dunstan 2008). U dalších imitátorů - rákosníka východního (*Acrocephalus bistrigiceps*) a zpěvného nebyl naopak zjištěn žádný pozitivní vztah mezi délkou či složitostí zpěvu a úspěšností při pohlavním výběru (Hamao & Eda-Fujiwara 2004, Dowsett - Lemaire 1979).

3.7.2.2. „Social affiliation“

Imitace zvuků, které se lépe šíří v daném typu prostředí, by mohly sloužit k snazšímu navázání kontaktu mezi jedinci vlastního druhu (k identifikaci jedinců, k zjištění dominance či jejich pozice v teritoriu). Tímto způsobem vysvětluje Robinson vznik imitací u lyrochvosta (Robinson 1974, Robinson 1990).

3.7.3. „Mistake learning“

Jediná hypotéza, která je schopna vysvětlit většinu případů zpěvných imitací je tzv. „Mistake learning hypothesis“. Hindmarsh (1984) ji aplikoval na zpěvné imitace u špačka obecného. Hypotéza přepokládá, že imitace nemají žádnou funkci a vznikly důsledkem chybného učení zpěvu. Přednostně by tedy měly být imitovány jednoduché a v prostředí často slyšené zvuky, které jsou podobné vlastnímu druhově specifickému zpěvu imitátora. Dalším předpokladem je, že imitace nemusí být nutně použity vždy ve správném kontextu a zpěv imitátorů, kteří mají kratší senzitivní periodu, by měl obsahovat i méně imitací než zpěv druhů, které se učí po delší období. Většinu z výše zmíněných předpokladů splňují výsledky studie imitací u afrických drozdíků rodu *Cossypha* (Ferguson et al. 2002).

3.8. Rod *Hippolais*

U rodu *Hippolais* zatím nebyla provedena žádná studie, která by testovala některou z výše zmíněných hypotéz nebo se zabývala způsobem, jakým jedinci tohoto druhu získávají svůj zpěvný repertoár. I když podle pozorování Merciera (1921) imitace u sedmihláška reflektují druhovou diverzitu na dané lokalitě.

4. Cíle práce

Hlavní cíle mé práce shrnují následující dva body:

- 1) Najít optimální délku nahrávky zpěvu sedmihláska, která by stačila k stanovení spektra 95% imitovaných druhů.
- 2) Zjistit podíl imitací na celkovém zpěvu a stanovit spektrum imitovaných druhů.

Chci též provést předběžné analýzy k následujícím 5 otázkám, které bude možno plně testovat až na větším množství dat:

- 1) Existuje individuální variabilita ve zpěvu sedmihláska hajního?
- 2) Jaká je podobnost ve zpěvu sousedních jedinců?
- 3) Imituje sedmihlásek přednostně hlasy kompetitorů (testování „Beau Geste hypothesis“)?
- 4) Imituje sedmihlásek přednostně hlasy predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“)?
- 5) Jsou druhy přítomné v teritoriu častěji imitovány, než druhy, které se v teritoriu nevyskytují? (testování jednoho z předpokladů „Mistake-learning hypothesis“)?

5. Materiál a metodika

5.1 Studovaná oblast a populace

Výzkum by prováděn v hnízdních sezónách 2007 - 2009 v Českých Budějovicích. Potenciální biotopy byly vytipovány na základě rozmístění vegetace ve studované oblasti a údajů o rozšíření sedmihláska v Českých Budějovicích z let 1995 - 1996 (Prkna 1997).

Metodou sčítání zpívajících samců jsem v letech výzkumu zjistila následující početnosti: 2007 – 33 (0,06 samců/ 10 ha) (**Příloha I.a**), 2008 – 42 (0,08 samců/ 10 ha) (**Příloha I.b**) a 2009 – 40 samců (0,07 samců/ 10 ha) (**Příloha I.c**). Záznam z prvního roku výzkumu je přitom nutno brát jako informativní, protože se jednalo o zkušební sezónu. Největší populační hustota byla zjištěna v centru města (park Na Sadech: 2007 – 12,32 samců/ 10 ha, 2008 – 19,72 samců/ 10 ha, 2009 – 17,25 samců/ 10 ha). Toto místo je také jedno z prvních, kde je možno na jaře zpívající samce zastihnout (vlastní pozorování).

5.2 Metody odchyty a značení

Odchyt samců byl prováděn od konce dubna do konce května, tedy v době jejich přiletu ze zimovišť a následné intenzivní obhajoby teritorií, kdy ptáci nejlépe reagují na provokaci nahrávkou (Cibulková 1993).

Jedinci byli ihned po přiletu a jejich zaregistrování na lokalitě odchytení do japonské nárazové sítě za pomoci nahrávky teritoriálního hlasu. Odchyt a manipulace probíhala v souladu se schváleným projektem pokusů č.j. 3854. Odchytení samci byli okroužkováni klasickými hliníkovými kroužky a zároveň specifickou kombinací kroužků barevných. Tato kombinace pak měla sloužit k jejich zpětné identifikaci při nahrávání zpěvu. Ptáci byli dále standardně změřeni (délka ocasu, křídla a běháku) (Záruba 1975), zváženi (pomocí pesoly do 40 g) a následně vypuštěni. Celkem se mi za tři sezóny podařilo odchytit a okroužkovat 45 samců (2007 - 11, 2008 - 21 a 2009 - 13) (**Příloha II.**). návratnost byla v roce 2008 - 3 jedinci (okroužkovaní v roce 2007) a v roce 2009 - 8 jedinců (1 jedinec okroužkovaný v roce 2007 a 7 jedinců okroužkovaných v roce 2008).

5.3. Metoda nahrávání zpěvu

Označení jedinci byli nejprve za pomoci triedru identifikováni dle barevné kombinace kroužků a následně nahráni. K nahrávání jsem použila digitální minidiskový rekordér MZ-RH1, Hi-MD a mikrofon Sony ECM-T6 s plastovým kondenzorem (sloužícím k usměrnění zpěvu) upevněným na 0,7 m dlouhé dřevěné tyči (**Obr. 1**). Nahrávky byly pořízeny nejdříve 2 dny od dne odchyty. Nahrávky pochází především z měsíců května a června. Délky nahrávek se pohybují v rozmezí 20 - 40 minut. Většina nahrávek byla získána během ranních hodin mezi 6:00 a 11:00, výjimečně v hodinách odpoledních. Dohromady se mi podařilo nahrát 28 samců (2007 - 5, 2008 - 15 a 2009 - 13), přičemž každý jedinec byl nahrán alespoň 1x v průběhu některé sezóny (**Příloha III.**). Tři samce se mi podařilo nahrát ve dvou sezónách a jednoho samce ve všech třech sezónách (**Tab. 1**).

Tab. 1 Počet nahrávek získaných
v průběhu jednotlivých sezón.

jedinec	2007	2008	2009
BX	3	0	0
XW	1	0	0
WX	1	0	0
XY	1	0	0
RX	1	1	1
XG	0	3	3
BR	0	2	1
BB	0	1	2
VY	0	3	0
GG	0	1	0
VV	0	1	0
OG	0	3	0
OX	0	2	0
XK	0	2	0
KR	0	1	0
WK	0	1	0
YX	0	1	0
WW	0	1	0
RR	0	1	0
YY	0	0	1
WR	0	0	1
OY	0	0	1
GB	0	0	2
YG	0	0	1
BV	0	0	1
GK	0	0	2
RG	0	0	1
YR	0	0	2



Obr. 1 Nahrávání zpěvu v terénu.

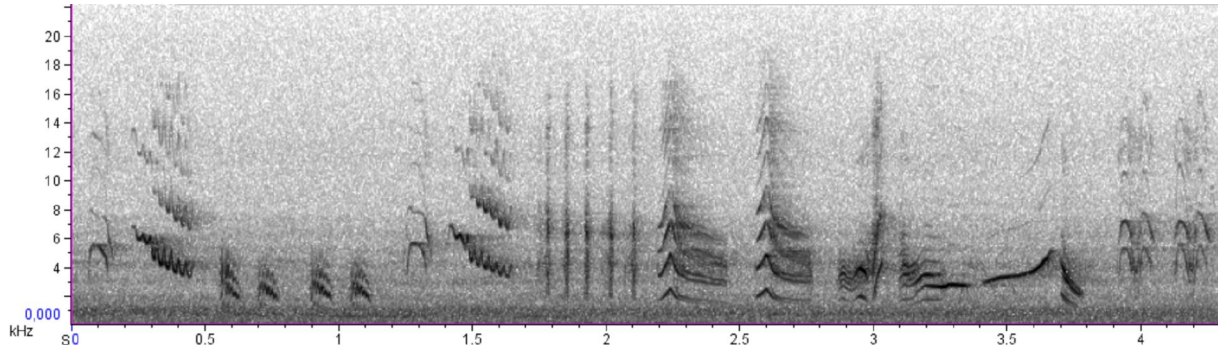
5.4 Metodika mapování teritorií

Mapovací metodou byla stanovena přítomnost ostatních druhů ptáků v teritoriu, jejichž hlasy mohly být potenciální vzorem pro imitace ve zpěvu sedmihláska. Zaznamenány byly všechny slyšené druhy, včetně přeletujících nehnízdících jedinců. Mapování teritorií bylo provedeno minimálně 3x v průběhu sezóny s rozstupem minimálně 5 dní mezi jednotlivými sčítáními. Sčítala jsem především v dopoledních hodinách, v některých případech i odpoledne (**Příloha IV.**). Někteří jedinci se v průběhu sezóny přemísťovali a žádné pevné teritorium očividně neměli. V tom případě bylo mapování provedeno na všech známých místech, kde se samec zdržoval před nahráním. Do analýz pak byl použit souhrnný seznam druhů ze všech těchto lokalit.

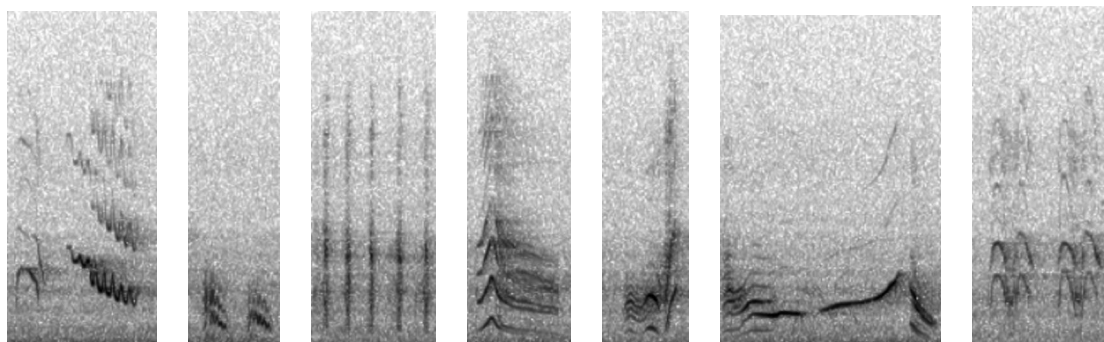
V teritoriu byl také stanoven procentuální podíl vegetace s rozlišením na stromové a keřové patro s cílem charakterizovat hnízdní biotop.

5.5. Metodika analýzy zvukových záznamů

Nahrávky zpěvu jsem audio-vizuálně zpracovala pomocí programu RAVEN Lite 1.0. Na základě poslechu a průběhu sonogramů jsem celou nahrávku rozdělila do sekvencí a tyto sekvence jsem následně identifikovala buď jako specifický zpěv sedmihláska nebo jako imitace jiných ptačích druhů (**Obr. 2**). Imitace pak byly na základě akustického porovnání s autentickými nahrávkami hlasů naší avifauny (Schulze 2003) zařazeny do druhů, rodů nebo alespoň čeledí. Každá takto určená sekvence byla označena specifickým kódem (šesti písmennou zkratkou imitovaného druhu a specifickou kombinací čísla a písmena např. Cor mon G12). Neurčené sekvence byly označeny otazníkem a specifickým kódem. Do tabulky byl pak zaznamenán čas - počátek a konec dané sekvence, doba trvání a její kód. Stejný kód pro danou sekvenci byl použit vždy, kdykoliv se tato sekvence objevila v nahrávce zpěvu u kteréhokoliv z nahraných jedinců. Potenciální hlasy exotických druhů byly zařazeny do společné kategorie - Exot a jejich přesnější identifikací jsem se již dále nezabývala.



Obr. 2 a) ukázka části stopy



del urb G1 acr sciG1 tur pilG1 hip ict6 hir rusG1 ? G1 hir rusO4

b) rozčlenění části stopy do sekvencí

5.6. Metodika statistického zpracování dat

K testování hypotéz bylo použito několik typů analýz (**Tab. 2**).

Tab. 2 Seznam provedených statistických analýz.

otázka	typ testu	program
optimalizace vyhodnocení nahrávek	Regrese	STATISTICA 8.0
individuální variabilita ve zpěvu	PCA (Principal component analysis)	Canoco for Windows 4.5.
podobnost zpěvu sousedních jedinců	Mantel test	PASSAGE 1.0
testování „Beau Geste hypothesis“	Test dobré shody	STATISTICA 8.0
testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“	Test dobré shody	STATISTICA 8.0
testování „Mistake-learning hypothesis“	GLM (general linear models)	S-PLUS

5.6.1. Optimalizace vyhodnocení nahrávek

Dohromady bylo zpracováno 10 nahrávek. Abych zjistila délku nahrávky, která by sloužila k stanovení 95% imitovaných druhů, vytvořila jsem kumulativní histogramy přírůstku počtu druhů v čase pro všech 10 jedinců. Nahrávka každého jedince se skládá z několika stop, které dohromady tvoří celkový čas 20 - 30 minut. Kumulativní histogram pro jedince je tedy průměrem z těchto kumulativních křivek vytvořených pro jednotlivé stopy. U každé z 10 nahrávek jsem pak zjistila čas, kdy bylo dosaženo 95% imitovaných druhů a z takto zjištěných hodnot jsem spočetla průměr.

Pro ověření, zda opravdu dochází ke stagnaci kumulativních křivek, jsem provedla regresní analýzu závislosti maximálního počtu imitovaných druhů na čase v programu STATISTICA 8.0.

5.6.2. Složení zpěvu (podíl imitací, spektrum imitovaných druhů)

Zpěv jsem rozdělila na vlastní druhově specifický zpěv sedmihláška, imitace jiných druhů, neurčené sekvence, hlasy exotických druhů a mechanické zvuky. Byl počítán celkový čas, procentuální podíl z celkového zpěvu, průměrná délka a průměrná frekvence těchto dílčích složek.

5.6.3. Předběžné analýzy

5.6.3.1. Existuje individuální variabilita ve zpěvu?

K porovnání variability zpěvu u 10 samců jsem použila metodu PCA v programu Canoco for Windows 4.5. Vstupní jednotkou „samples“ byli jednotliví barevně označení sedmihlásci, „species“ představovaly imitované druhy. Jedinci byli porovnáni na základě podílu imitací jednotlivých druhů (% z celkového času). Data byla zlogaritmována.

5.6.3.2. Jaká je podobnost ve zpěvu sousedních jedinců?

Byly vytvořeny dvě matice. Jedna s distančními vzdálenostmi mezi jedinci a druhá s procentem sdílených imitací mezi jedinci. Pro zjištění korelačního koeficientu těchto dvou matic byl použit Mantel test v programu PASSAGE 1.0. Pro tuto analýzu byli použiti pouze jedinci nahraní v roce 2008 (8 samců). Pro zbývající 2, nemohla být stanovena distanční vzdálenost od ostatních samců, protože jejichž nahrávky pochází z jiné sezóny (2007 a 2009).

5.6.3.3. Imituje sedmihlášek přednostně hlasy kompetitorů (testování „Beau Geste hypothesis“)?

Abych mohla testovat tuto hypotézu, musela jsem nejdříve z celkového seznamu imitovaných druhů vybrat ty, které by mohly být potenciálními kompetitory sedmihláška. Výběr jsem prováděla na základě preferencí biotopu, potravy a způsobu jejího sběru. Informace byly získány z publikací Hudce et al. (1972, 1977, 1983). Jako možné kompetitory jsem vybrala všechny druhy, které se v době hnízdění vyskytují ve stejném

biotopu jako sedmihlásek a zároveň se živí alespoň z části drobným hmyzem, který sbírají v korunách stromů či keřů (**Příloha V.**). Byl spočítán celkový čas strávený imitací kompetitorů a „nekompetitorů“, tyto hodnoty pak byly pomocí testu dobré shody (v programu STATISTICA 8.0.) porovnány s hodnotou odpovídající polovině času stráveného imitacemi. Stejně jsem postupovala i pro frekvenci. Spočítala jsem průměrnou frekvenci imitací kompetitorů a „nekompetitorů“ a pomocí testu dobré shody porovнала tyto hodnoty s hodnotou odpovídající průměrné frekvenci všech imitací.

5.6.3.4. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“)?

V tomto případě jsem postupovala stejně jako při testování hypotézy „Beau Geste“ (5.6.3.3.). Pouze jsem na místo seznamu kompetitorů stanovila seznam potenciálních predátorů (**Příloha V.**). Hypotéza pak byla opět testována pomocí testu dobré shody.

5.6.3.5. Jsou druhy přítomné v teritoriu častěji imitovány, než druhy, které se v teritoriu nevyskytují? (testování jednoho z předpokladů „Mistake-learning hypothesis“)?

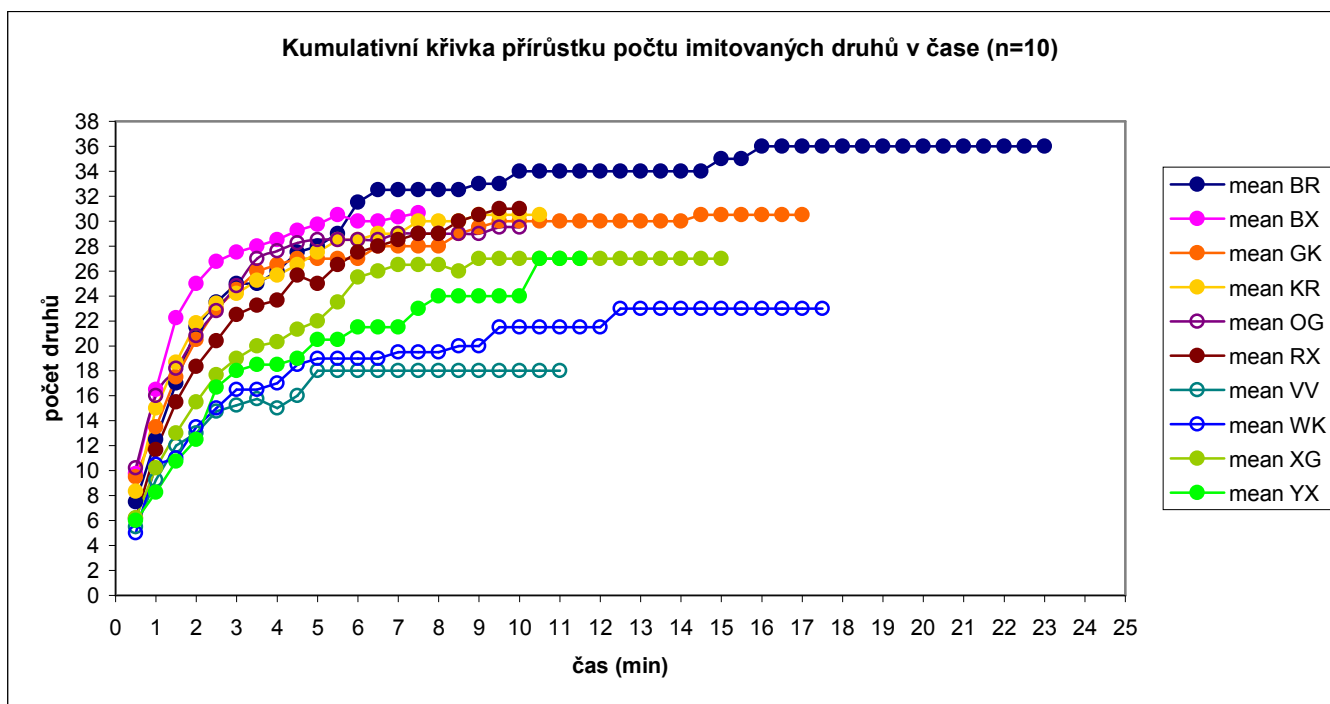
Vytvořila jsem celkový seznam imitovaných druhů a druhů zjištěných při mapování teritorií. Pro každého jedince zvlášť pak byly druhy rozděleny do 4 kategorií podle toho, zda je daný jedinec imitoval či ne a zda druhy byly či nebyly přítomny v jeho teritoriu. Následně byl sečten počet druhů v dané kategorii pro všech 10 jedinců dohromady. Hypotéza pak byla testována pomocí GLM s binárním rozdělení v programu S-PLUS, jedinec byl přítom uvažován jako kovariáta. Vysvětlující proměnná byla přítomnost/absence druhu v teritoriu.

6. Výsledky

6.1. Optimalizace vyhodnocení nahrávek zpěvu

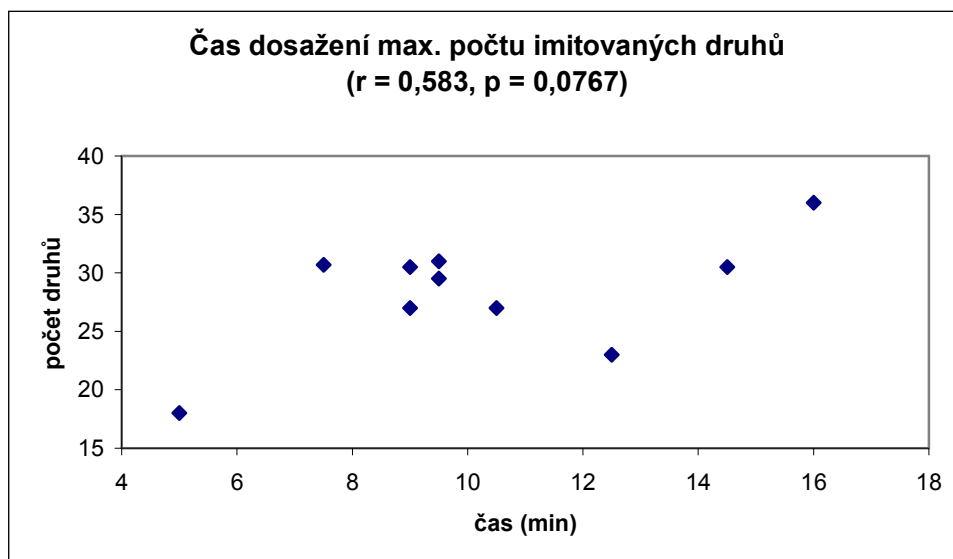
Z výsledného kumulativního grafu (**Obr. 3**) je patrné, že křivka začíná u většiny jedinců stagnovat už kolem 3 minuty a po 10 minutách nahrávky se přírůstek počtu nových imitovaných druhů v čase již téměř nemění. Přestože tento výsledek pochází pouze

z nahrávek deseti jedinců, je nápadné, že ke stagnaci dochází přibližně ve stejném čase u všech jedinců. Poklesy v křivkách jsou důsledkem rozdílné délky nahraných stop z jejichž kumulativních křivek byla udělána křivka průměrná. Ke stanovení 95% imitovaných druhů by měla stačit 8,2 minutová nahrávka. Další testování na větším počtu nahrávek je však nutné k ověření tohoto předpokladu.



Obr. 3 Kumulativní křivka přírůstku počtu imitovaných druhů v čase (n = 10 jedinců) (kumulativní křivka každého jedince je průměrem z kumulativních křivek pro jednotlivé stopy, které tvoří celkovou nahrávku jeho zpěvu).

Výsledky z regresní analýzy ukazují, že se vzrůstající délkou nahrávky roste i počet imitovaných druhů (**Obr. 4**), tento vztah je ale pouze indikativní ($r = 0,583$; $p = 0,0767$). S rostoucí délkou nahrávky tedy dochází k postupné stagnaci v počtu imitovaných druhů.



Obr. 4 Čas dosažení maximálního počtu imitovaných druhů ($n = 10$ jedinců).

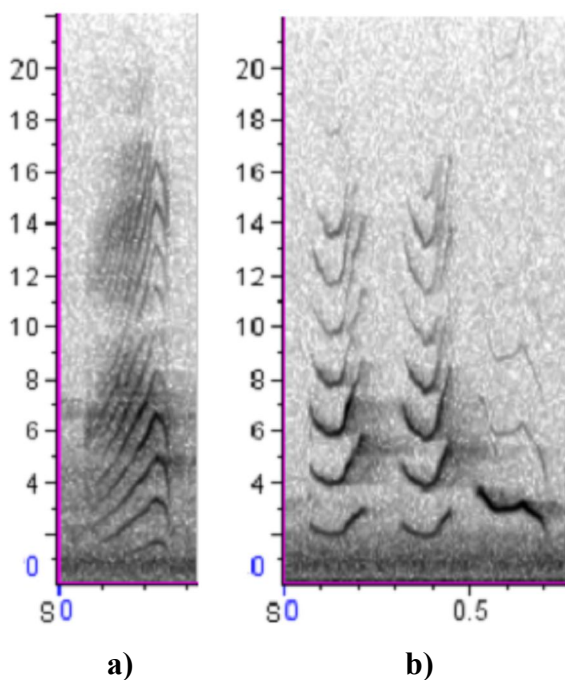
6.2. Složení zpěvu

Identifikované složky zpěvu tvořily 90,99% času z celkové nahrávky, zbylých 9,01% nebylo determinováno (**Příloha VI.**). Dohromady bylo nalezeno 14 081 sekvencí.

6.2.1. Druhově specifický zpěv

Druhově specifický zpěv sedmihláska tvořil v průměru 14,78% času z celkového zpěvu. Průměrná délka byla $0,94 \pm 0,22$ s a průměrná frekvence $0,1675 \pm 0,0437$ s⁻¹ (**Příloha VI.**). Ve zpěvu 10 jedinců jsem našla dohromady 34 druhově specifických sekvencí (**Příloha VII.**). Všechny tyto sekvence byly typické přítomností harmonických tónů (**Obr. 5a,b**). Z akustického hlediska je můžeme charakterizovat je jako „pískavé zvuky“. Dle poslechu i vizuálního vzhledu sonogramů byly tyto sekvence u všech 10 jedinců velmi podobné (**Příloha VIII.**).

Druhově specifické sekvence byly vmezeřeny mezi imitace, nebo se nacházely samostatně. V druhém případě pak bylo umístěno více různých sekvencí za sebou, nebo se jednalo o opakování jediné sekvence vícekrát.



Obr. 5 Dvě sekvence druhově specifického zpěvu sedmihláška charakteristické přítomností harmonických tónů (osa x [s], osa y [kHz]).

6.2.2. Imitace

Imitace tvořily v průměru 76,2% z celkového času všech nahrávek. Ve zpěvu 10 jedinců bylo dohromady zaznamenáno 42 imitovaných druhů (průměrně 27 ± 5 druhů) (**Příloha VI.**). Počet druhů imitovaných jedincem se pohyboval mezi 15 až 32 druhy. Identifikované druhy patří do 6 ptačích řádů (**Tab. 6**), pěvci přitom tvoří většinu (83,3%) imitovaných druhů.

Tab. 6 Ptačí řády, do kterých patří imitované druhy (procento času stráveného imitacemi všech druhů v rámci každého řádu a počet těchto druhů).

řád	% času z imitací	počet druhů
Pěvci (Passeriformes)	85,2	35
Dravci (Falconiformes)	10,9	1
Měkkozobí (Columbiformes)	2,1	1
Hrabaví (Galliformes)	1,3	1
Dlouhokřídli (Charadriiformes)	0,2	1
Šplhavci (Piciformes)	0,3	3

Seznam deseti druhů, jejichž imitace tvořily největší podíl z celkového času, a deseti druhů, které byly nejčastěji imitovány co se týče frekvence, se v 80% shoduje. Jejich pořadí je však odlišné (**Tab. 7**). Podíl imitací všech identifikovaných druhů/rodů/čeledí na celkovém zpěvu a jejich frekvence ukazují grafy v **Příloze IX. a, b**.

Tab. 7 Deset nejčastěji imitovaných druhů co se týče % podílu imitací na celkovém zpěvu a jejich frekvence (srovnání).

% času z celkového	pořadí pro %	pořadí pro frekvence	frekvence [s ⁻¹]
8,3	poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)	vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	0,1186
7,5	vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	0,1041
7,3	drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>)	poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)	0,0834
6,7	kos černý (<i>Turdus merula</i>)	drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>)	0,0495
5,1	rákosník zpěvný (<i>Acrocephalus palustris</i>)	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	0,0421
4,6	pěnice černohlavá/slavíková (<i>Sylvia atricapilla/borin</i>)	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	0,0369
2,8	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>)	0,0354
2,7	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	rákosník zpěvný (<i>Acrocephalus palustris</i>)	0,0342
2,2	špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	pěnice černohlavá/slavíková (<i>Sylvia atricapilla/borin</i>)	0,0326
1,6	hrdlička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>)	křepelka polní (<i>Coturnix coturnix</i>)	0,0288

6.2.3. Neurčené sekvence, exotické hlasy a mechanické zvuky

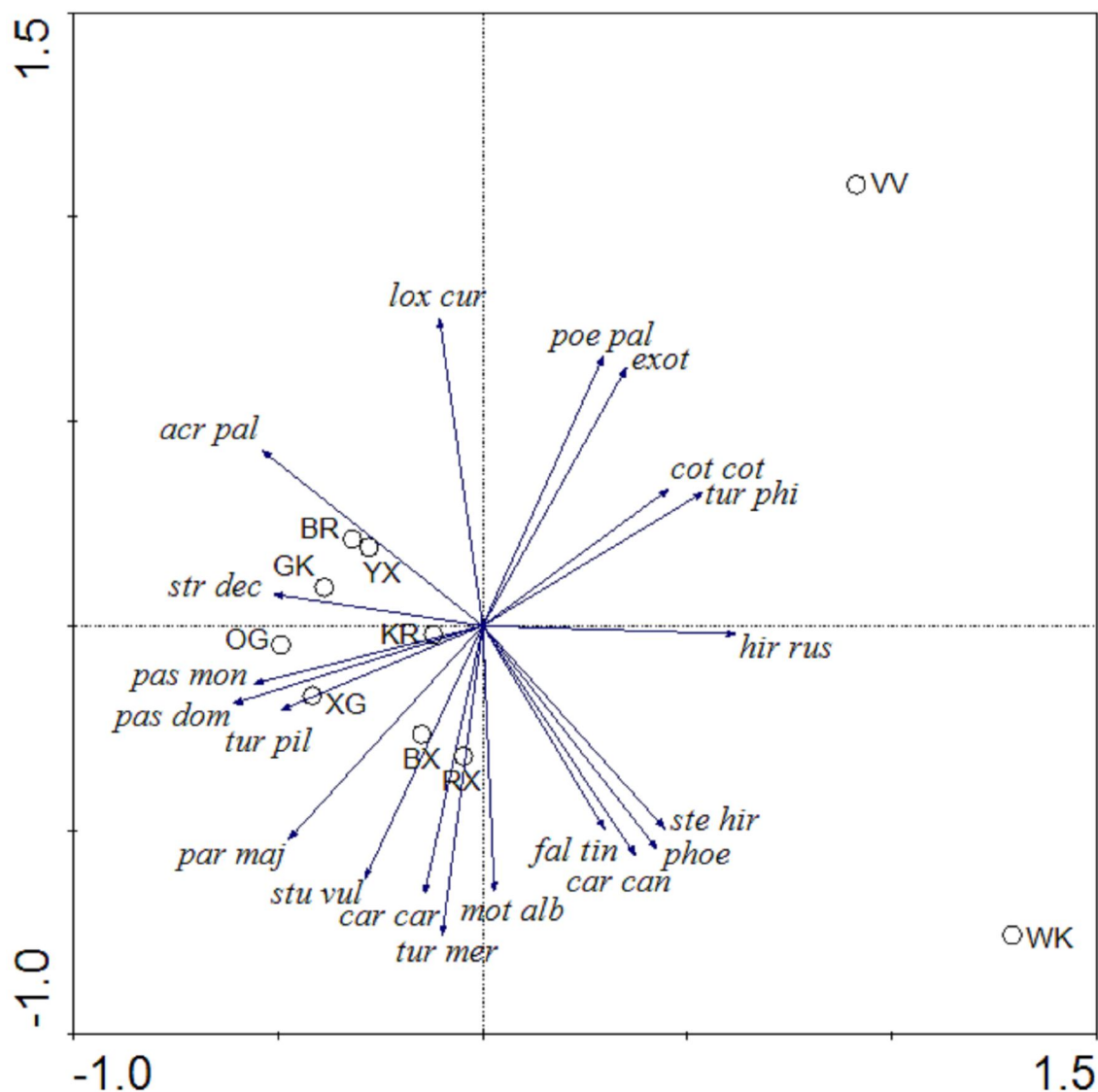
Neurčené sekvence tvořily v průměru 9,01% času nahrávky (dohromady 897,4 s), exotické hlasy 0,15% (dohromady 15,4 s) a jediná sekvence určená jako mechanický zvuk, pocházející z nahrávky jediného jedince, odpovídala 0,05% nahrávky (4,8 s).

6.3. Předběžné analýzy

6.3.1. Existuje individuální variabilita ve zpěvu sedmihláska?

Pro PCA analýzu bylo vybráno 20 druhů, které z 51% fitovaly I a II ordinační osu (**Graf. 1**). Zpěv jedinců VV a WK je značně odlišný od zpěvu všech ostatních. Důvodem je nejspíše fakt, že oba imitovali nejméně druhů (VV- 15, WK – 21), samec VV imitoval ze všech jedinců nejvíce sýkoru babku, samec WK imitoval často kosa černého, stehlíka obecného a konipase bílého. Ostatní jedinci mají zpěv sice vzájemně mnohem podobnější, ale přesto jsou vidět individuální rozdíly mezi jednotlivci. Nejpodobnější zpěv, co se týče imitovaných druhů, mají jedinci BR a YX a pak dvojice BX a RX.

Zpěv, který obsahuje imitace obou dvou našich druhů vrabců (domácího i polního) obsahuje i imitace drozda kvíčaly. Druhy jako rybák obecný, rehci, konopka obecná a poštolka obecná jsou také často imitovány společně. Přítomnost těchto druhů ve zpěvu naopak snižuje pravděpodobnost, že zpěv bude obsahovat i imitace křepelky polní a drozda zpěvného. Společně se objevují také imitace kosa černého, stehlíka obecného, konipase bílého a špačka obecného, které kontrastují s přítomností imitací hrdličky zahradní. Imitace sýkory babky jsou pak časté ve zpěvu, kde se objevují i imitace exotických druhů ptáků. Ve zpěvu jedinců, kteří imitovali rákosníka zpěvného bylo naopak málo imitací sýkory koňadry (**Graf. 1**).



Graf 1. Výsledky PCA analýzy – podobnost zpěvu 10 samců na základě 20 imitovaných druhů, které z 51% fitovaly I a II ordinační osu; „samples“ - jednotliví barevně označení sedmihlásci, „species“ - imitované druhy, porovnání provedeno na základě podílu imitací jednotlivých druhů (% z celkového času); (acr pal – rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*), car car – stehlík obecný (*Carduelis carduelis*), car can – konopka obecná (*Carduelis cannabina*), cot cot – křepelka polní (*Coturnix coturnix*), exot – exotické druhy, fal tin – poštolka obecná (*Falco tinnunculus*), hir rus – vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*), lox cur – křivka obecná (*Loxia curvirostra*), mot alb – konipas bílý (*Motacilla alba*), par maj – sýkora koňadra (*Parus major*), pas dom – vrabec domácí (*Passer domesticus*), pas mon – vrabec polní (*Passer montanus*), phoe – rehek (*Phoenicurus.sp.*), poe pal – sýkora babka (*Poecile palustris*), ste hir – rybák obecný (*Sterna hirundo*), str dec – hrdlička zahradní (*Streptopelia decaocto*), tur mer – kos černý (*Turdus merula*), tur phi – drozd zpěvný (*Turdus philomelos*), tur pil – drozd kvíčala (*Turdus pilaris*)).

6.3.2. Jaká je podobnost ve zpěvu sousedních jedinců?

Výsledky Mantel testu ukazují, že korelace je neprůkazná ($p = 0,96452$). Záporný korelační koeficient (correlation = $-0,3343$) ale dokládá, že určitý náznak předpokládaného trendu (že se vzrůstající vzdáleností klesá počet společně imitovaných druhů) tu je.

6.3.3. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy kompetitorů (testování „Beau Geste hypothesis“)?

Výsledky nevykazují žádný rozdíl mezi vypočítanými průměrnými frekvencemi kompetitorů a „nekompetitorů“ a očekávanou průměrnou frekvencí (Chi-Square = $0,0021863$; $df = 1$; $p = 0,962706$) (Tab. 8). Naopak průkazně vyšel rozdíl u časů strávených imitacemi kompetitorů a „nekompetitorů“ a očekávanou polovinou hodnoty času stráveného všemi imitacemi (Chi-Square = $375,8021$; $df = 1$; $p < 10^{-7}$). Následným porovnáním hodnot času stráveného imitacemi kompetitorů a „nekompetitorů“ (Tab. 9) jsem zjistila, že imitovány nejsou přednostně hlasy kompetitorů, jak předpokládá „Beau Geste hypothesis“, ale naopak hlasy „nekompetitorů“. „Beau Geste hypothesis“ tedy můžeme zamítnout.

Tab. 8 Výsledky testu dobré shody: Liší se průměrné frekvence imitací kompetitorů a „nekompetitorů“ od průměrné frekvence všech imitací?

Chi-Square = 0,0021863; df = 1; p = 0,962706				
	observed (O)	expected (E)	O-E	(O-E)**2 / E
kompetitor	0,015364	0,019921	-0,004557	0,001042
nekompetitor	0,024694	0,019921	0,004774	0,001144
suma	0,040058	0,039841	0,000217	0,002186

Tab. 9 Výsledky testu dobré shody: Liší se čas strávený imitací kompetitorů a „nekompetitorů“ od poloviny času stráveného všemi imitacemi?

Chi-Square = 375,8021; df = 1; p < 10 ⁻⁷				
	observed (O)	expected (E)	O-E	(O-E)**2 / E
kompetitor	2673,600	3767,400	-1093,80	317,5661
nekompetitor	4235,800	3767,400	468,40	58,2361
suma	6909,400	7534,800	-625,40	375,8021

6.3.4. Imituje sedmihlásek přednostně hlasy predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“)?

Výsledky jsou podobné jako u testování „Beau Geste hypothesis“. I zde vyšel vztah mezi průměrnou frekvencí predátorů a „nepredátorů“ a očekávanou průměrnou frekvencí neprůkazně (Chi-Square = 0,0056552; df = 1; p = 0,940055) (**Tab. 10**). Průkazný rozdíl byl však zjištěn u časů strávených imitacemi predátorů a „nepredátorů“ a očekávanou polovinou hodnoty času stráveného všemi imitacemi (Chi-Square = 3752,657; df = 1; p < 10⁻⁷). Když pak porovnáme hodnoty časů strávených imitacemi predátorů a „nepredátorů“ (**Tab. 11**) zjistíme, že imitace predátorů nejsou preferovány a naopak hlasy „nepredátorů“ ano. Na základě těchto výsledků můžeme tedy „Batesian acoustic mimicry hypothesis“ zamítnout.

Tab. 10 Výsledky testu dobré shody: Liší se průměrné frekvence imitací predátorů a „nepredátorů“ od průměrné frekvence všech imitací?

Chi-Square = 0,0056552; df = 1; p = 0,940055				
	observed (O)	expected (E)	O-E	(O-E)**2 / E
predátor	0,030479	0,019921	0,010559	0,005596
nepredátor	0,018838	0,019921	-0,001083	0,000059
suma	0,049317	0,039841	0,009476	0,005655

Tab. 11 Výsledky testu dobré shody: Liší se čas strávený imitací predátorů a „nepredátorů“ od poloviny času stráveného všemi imitacemi?

Chi-Square = 3752,657; df = 1; p < 10 ⁻⁷				
	observed (O)	expected (E)	O-E	(O-E)**2 / E
predátor	1121,000	3786,450	-2665,45	1876,328
nepredátor	6451,900	3786,450	2665,45	1876,328
suma	7572,900	7572,900	0,00	3752,657

6.3.5. Jsou druhy přítomné v teritoriu častěji imitovány, než druhy, které se v teritoriu nevyskytují (testování jednoho z předpokladů „Mistake-learning hypothesis“)?

Složení avifauny v teritoriu sedmihlásky významně ovlivňuje druhové zastoupení imitací (% vysvětlené variability = 2,7%; F = 21,81033; df = 1; p = 3,74.10⁻⁶). Počty druhů v jednotlivých kategoriích naznačují, že druhy, které se nacházely v teritoriu daného jedince, byli častěji imitovány a naopak (**Tab. 12**).

Tab. 12 Rozdělení imitovaných druhů a druhů přítomných v teritoriu do 4 kategorií (imitován/neimitován, přítomen/nepřítomen v teritoriu); pro všech 10 jedinců dohromady.

imitace		druhy v teritoriu	
		přítomen	nepřítomen
	imitován	143	137
	neimitován	96	204

7. Diskuze

Sedmihlásek hajní, je pták z čeledi pěnicovitých, který je známý imitováním hlasů a zpěvu jiných druhů ptáků popř. dalších zvuků z okolí. Jeho sesterským taxonem je rod *Acrocephalus* – rákosník (Helbig 1998), do něhož patří i další z našich ptačích imitátorů - rákosník zpěvný. O jeho zpěvu a imitacích je již hodně známo (Lemaire 1974, Dowsett - Lemaire 1979). Z důvodu blízké příbuznosti obou druhů je možné, že některé aspekty týkající se učení a funkce imitací by mohly být podobné. Proto budu své výsledky konfrontovat především ve vztahu k tomuto druhu.

7.1. Početnost sedmihlásky v Českých Budějovicích.

Hnízdní hustota sedmihlásků zjištěná metodou zpívajících jedinců byla v Českých Budějovicích odhadnuta na 0,08 samců/ 10 ha pro rok 2008 a 0,07 samců/ 10 ha pro rok 2009. Tyto hodnoty jsou nižší než můžeme najít v literatuře. Šťastný et al. (2006) pro urbánní prostředí uvádí 1,0 – 11,4 párů/ 10 ha. Rozdílné výsledky mohou být způsobené odlišnou metodikou, Šťastný et al. (2006) prováděli sčítání min 2x během sezóny na základě metodiky Jednotného programu sčítání ptáků (JPSP). Já jsem se zjišťování početnosti sedmihlásky zabývala především na začátku sezóny (v období odchyty), pak už jsem se věnovala především nahrávání okroužkovaným samců. Další možností je, že jsem zřejmě nevěnovala dostatek pozornosti některým periferním čtvrtím, jak je patrné z absence záznamů v těchto místech (**Příloha I**). V neposlední řadě se pak nabízí i možnost, že České Budějovice jsou na sedmihlásky neobvykle málo početné.

7.2. Imitované druhy a vliv prostředí

Ve své práci jsem se zabývala především imitacemi. Ve zpěvu 10 samců sedmihláska jsem zaznamenala imitace 42 ptačích druhů. Z čehož 83,3% tvořily imitace pěvců, přítomny byly ale i další ptačí řády – dravci, šplhavci, měkkozobí, dlouhokřídlí a hrabaví. To odpovídá i seznamu imitovaných řádů v souhrnné práci Akkermanna (2006). Také konkrétní seznam imitovaných druhů se až na některé výjimky téměř shoduje (**Tab. 13**). Švédská studie, která ve dvou minutovém záznamu zpěvu jednoho sedmihláska zaznamenala 8 imitovaných druhů, dokládá přítomnost některých dalších druhů (Cramp 1992) (**Tab. 14**). Ve všech třech případech (Akkermann 2006, Cramp 1992, tato práce) se jedná o druhy, které se běžně vyskytují ve městech a městských parcích snad s výjimkou několika polních druhů (káně lesní, křepelka polní, bramborníček hnědý, skřivan polní, chocholouš obecný, atd.) a druhů vyskytujících se v blízkosti vodních ploch (řád dlouhokřídlí, rákosník velký, rákosník obecný, moudivláček lužní...).

Dvě výše zmíněné práce jsou spíše výčtem imitovaných druhů, které sedmihlásek imitoval a neposkytují bližší informace o teritoriu a druzích v něm přítomných. Já jsem se naopak věnovala i souvislosti mezi druhy imitovanými a druhy přítomnými v teritoriu. Předběžná analýza vyšla signifikantně, tedy druhy přítomné v teritoriu daného jedince mají větší pravděpodobnost být imitovány a naopak. To potvrzuje i původní domněnku Merciera (1921). Vztah mezi akustickým prostředím a repertoárem dokládá i Dowsett Lemaire (1979) u blízce příbuzného rákosníka zpěvného.

Zpěvný repertoár tohoto rákosníka je tvořen více jak z poloviny hlasy afrických druhů ptáků (ve zpěvu 30 samců bylo zaznamenáno 113 afrických a 99 evropských druhů) (Dowsett - Lemaire 1979). Ten samý autor naopak při poslechu několika nahrávek zpěvu sedmihláska přítomnost afrických hlasů nezjistil. Já jsem ve zpěvu 10 samců našla imitace, které by mohly potenciálně patřit exotickým druhům. Tyto imitace však tvořily pouze 0,15% z celkového času nahrávek. Přítomnost imitací afrických druhů u sedmihláska zmiňuje i Akkermann (2006), i když nespecifikuje o jaké druhy se jedná a jak jsou tyto imitace časté.

Mechanické zvuky tvořily 0,05% času z celkového zpěvu všech 10 sedmihlásků a byly součástí repertoáru pouze jediného samce. S mechanickými zvuky se však běžně můžeme setkat i ve zpěvu špačka obecného (Hausberger et al. 1991) či drozdce mnohohlasého (Gander 1929).

Tab.13.

Seznam imitovaných druhů, které byly zjištěny ve zpěvu sedmihláška (Akkermann 2006).

řád	druhy
Dravci (Accipitriformes)	káně lesní (<i>Buteo buteo</i>), poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)
Hrabaví (Galliformes)	křepeka polní (<i>Coturnix coturnix</i>)
Dlouhokřídli (Charadriiformes)	ústřičník obecný (<i>Haematopus ostralegus</i>), vodouš rudonohý (<i>Tringa totanus</i>), čejka chocholátá (<i>Vanellus vanellus</i>)
Měkkozobí (Columbiformes)	hrdlička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>)
Šplhavci (Piciformes)	žluna zelená (<i>Picus viridis</i>), strakapoud velký (<i>Dendrocopos major</i>), krutihlav obecný (<i>Jynx torquilla</i>)
Pěvci (Passeriformes)	skřivan polní (<i>Alauda arvensis</i>), vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>), konipas bílý (<i>Motacilla alba</i>), rehek domácí (<i>Phoenicurus ochruros</i>), drozd brávník (<i>Turdus viscivorus</i>), kos černý (<i>Turdus merula</i>), drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>), rákosník obecný (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>), rákosník velký (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>), pěnice hnědokřídla (<i>Sylvia communis</i>), pěnice černohlavá (<i>Sylvia atricapilla</i>), lejsek černohlavý (<i>Ficedula hypoleuca</i>), bramborníček hnědý (<i>Saxicola torquata</i>), slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>), sýkora koňadra (<i>Parus major</i>), žluva hajní (<i>Oriolus oriolus</i>), kavka obecná (<i>Corvus monedula</i>), špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>), vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>), pěnkava obecná (<i>Fringilla coelebs</i>), stehlík obecný (<i>Carduelis carduelis</i>), konopka obecná (<i>Carduelis cannabina</i>), zvonek zelený (<i>Carduelis chloris</i>) a hlasy dalších afrických druhů ze zimovišť.

Tab. 14 Seznam 8 imitovaných druhů ze 2 minutového záznamu zpěvu sedmihláška ze Švédska (Cramp 1992).

řád	druhy
Dlouhokřídlí (Charadriiformes)	rybák dlouhokřídlý (<i>Sterna paradisaea</i>), čejka chocholatá (<i>Vanellus vanellus</i>), koliha velká (<i>Numenius arquata</i>), racek bouřní (<i>Larus canus</i>)
Pěvci (Passeriformes)	hýl rudý (<i>Carpodacus erythrinus</i>), drozd brávník (<i>Turdus viscivorus</i>), drozd zpěvný (<i>Turdus philomelos</i>)

7.3. Rozsah imitací

Imitace tvořily 76,2% času z celkového zpěvu 10 samců sedmihláška hajního. Průměrně každý jedinec imitoval 27 druhů (15 - 32). Ještě větší podíl imitací ve zpěvu byl zjištěn u rákosníka zpěvného, jehož repertoár je tvořen téměř výhradně imitacemi. Studie zpěvu 20 rákosníků ukázala, že jedinec imituje v průměru 76 druhů (63 - 84) (Dowsett - Lemaire 1979). Také dle počtu imitovaných druhů rákosník sedmihláška značně převyšuje. Dowsett - Lemaire (1979) zaznamenal ve zpěvu 30 samců rákosníka 99 evropských a 113 afrických druhů, já jsem ve zpěvu 10 sedmihlášků zaznamenala 42 druhů.

7.4. Funkce imitací

Funkce imitací u rákosníka zpěvného zatím nebyla uspokojivě vysvětlena žádnou hypotézou. Zamítnuta byla možnost vnitrodruhového rozpoznávání a role při pohlavním výběru. V úvahu tedy přichází tzv. „Beau Geste hypothesis“, nebo by imitace mohly být způsobem jak zabránit mezidruhové hybridizaci s ostatními druhy rodu *Acrocephalus*, které jsou si morfologicky značně podobné. Prozatím však nebyla prokázána rozdílná divergence ve zpěvu sympatrických a alopatrických populací rákosníků. Byla ale zjištěna souvislost mezi přítomností ptačích druhů v akustickém prostředí a jejich imitacemi. Čím častěji se druh vyskytoval v teritoriu daného jedince a čím hlastěji se ozýval, tím častěji byl imitován Dowsett - Lemaire (1979). Statistická analýza však nebyla provedena.

Předběžné výsledky mé práce neukazují, že by zpěv sedmihláška sloužil k odrazování kompetitorů či predátorů (testování „Batesian acoustic mimicry hypothesis“ a „Beau Geste hypothesis“). Ale souvislost mezi přítomností druhů v teritoriu a jejich přítomností v podobě imitací ve zpěvu sedmihláška byla potvrzena (jeden z předpokladů

tzv. „Mistake learning hypothesis“). Tyto výsledky je však nutno brát s nadhledem, jelikož byly testovány jen na 10 jedincích.

8. Závěr

Studovala jsem hlasové imitace ve zpěvu 10 jedinců sedmihláska hajního. Imitace tvořily v průměru 76,2% času z celkového zpěvu. Dohromady bylo identifikováno 42 imitovaných druhů (průměrně 27 ± 5 druhů). Celkový seznam imitovaných druhů ukazuje **Příloha VI**. Největší % podíl na celkovém času má následujících deset imitovaných druhů: poštolka obecná, vlaštovka obecná, drozd kvíčala, kos černý, rákosník zpěvný, pěnice černohlavá/slavíková, straka obecná, sýkora koňadra, špaček obecný a hrdlička zahradní. Soupis deseti nejčastěji imitovaných druhů je až na dva poslední druhy (špaček obecný a hrdlička zahradní) shodný s předchozím. Tyto dva druhy jsou nahrazeny vrabcem domácím a křepekou polní.

Zjistila jsem, že ke stanovení 95% imitovaných druhů ve zpěvu sedmihláska stačí zpracovat 8,2 minutovou nahrávku.

PCA analýza ukázala, že zpěv jednotlivých samců je individuálně odlišný. K zjištění, jak velké tyto rozdíly jsou, je však potřeba většího množství dat.

Jaký je původ a funkce imitací ve zpěvu sedmihláska zatím nelze říci. Předběžné analýzy ukázaly, že sedmihlásek nepreferuje imitace kompetičních druhů ani predátorů. Nebyla prokázána ani podobnost imitací ve zpěvu sousedních jedinců. Naopak signifikantně vyšel vztah mezi přítomností druhů v teritoriu a jejich přítomností ve zpěvu.

9. Literatura

Akkermann, R. 2006. Gelbspötter. *NVN/BSH-Öko-Porträt*, **41**, 1-8.

Beecher, M. D. & Brenowitz, E. A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds (review). *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 143–149.

Bertin, A., Hausberger, M., Henry, L. & Richard-Yris, M. - A. 2007. Adult and Peer influences on starling song development. *Developmental Psychobiology*, **49**, 362-374.

Brenowitz, E. A. 1982. Aggressive response of Red-winged blackbird to mockingbird song imitations. *Auk*, **99**, 584-586.

Brenowitz, E. A., Lent, K. & Kroodsma, D. E. 1995. Brain space for learned song in birds develops independently of song learning. *Journal of Neuroscience*, **15**, 6281–6286.

Buchanan, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**, 1149-1156.

Catchpole, C. K. 1986. Song repertoire and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 439-445.

Cibulková, M. 1993. Metody odchyty sedmihláška hajního (*Hippolais icterina*) do nárazových sítí. *Zprávy ČSO*, **36**, 3-11.

Coleman, S. W., Patricella, G. L., Coyle, B., Siani, J. & Borgia, G. 2007. Female preferences drive the evolution of mimetic accuracy in male sexual displays. *Biology Letters*, **3**, 463-466.

Cramp, S. 1992. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of the Western Palearctic, Vol.VI., Oxford University Press, pp.286-299.

- Derrickson, K. C. 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in Northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Auk*, **104**, 198-207.
- DeWolfe, B., Baptista, L. F. & Petrinovich, L. 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's white-crowned sparrows. *The Condor*, **91**, 397-407.
- Dobkin, D. S. 1979. Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **50**, 348-363.
- Dowsett-Lemaire, F. 1979. Imitative range of song of marsh warbler, with special reference to imitations of the African birds. *Ibis*, **121**, 453-467.
- Ferguson, J. W. H., van Zyl, A. & Delport, K. 2002. Vocal mimicry in African Cossypha robin chats. *Journal für Ornithologie*, **143**, 319-330.
- Gander, F. F., 1929. Notes of bird mimicry with special reference to the mockingbird (*Mimus polyglottos*). *The Wilson Bulletin*, **41**, 93-95.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., Pavlova, D. Z., Aviles, J. M. & Møller, A. P. 2007. A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. *Behavioral Ecology*, **18**, 1001-1009.
- Gil, D., Cobb, J. L. S. & Slater, P. J. B. 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, **62**, 689-694.
- Goodale, E. & Kotagama, S. W. 2006a. Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**, 875-880.
- Goodale, E. & Kotagama, S. W. 2006b. Vocal mimicry by a passerine bird attracts other species involved in mixed-species flocks. *Animal Behaviour*, **72**, 471-477.
- Gorissen, L., Gorissen, M. & Eens, M. 2006. Heterospecific song matching in two closely related songbirds (*Parus major* and *P. caeruleus*): great tits match blue tits but not vice versa. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 260-269.

Greenlaw, J. S., Shackelford, C. E. & Brown, R. E. 1998. Call mimicry by eastern towhees and its significance in relation to auditory learning. *The Wilson Bulletin*, **110**, 431-434.

Hamao, S. & Eda-Fujiwara, H. 2004. Vocal mimicry by the blackbrowed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: objective identification of mimetic sounds. *Ibis*, **146**, 61-68.

Hausberger, M., Jenkins, P. F. & Keen, J. 1991. Species-specificity and mimicry in bird song: are they paradoxes? *Behaviour*, **117**, 53-81.

Helbig, A. J. & Seibold, I. 1999. Molecular Phylogeny of Palearctic–African *Acrocephalus* and *Hippolais* Warblers (Aves: Sylviidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 11, **2**, 246–260.

Hindmarsh, A. M. 1984. Vocal mimicry in starlings. *Behaviour*, **90**, 87–100.

Hindmarsh, A. M. 1986. The functional significance of vocal mimicry in song. *Behaviour*, **99**, 87-100.

Hudec, K. & spolupracovníci. 1972, 1977, 1983. Fauna ČSSR. Ptáci 1,2,3. Academia, Praha.

Chaiken, M. & Böhner, J. 2007. Song learning after isolation in the open-ended learner the european starling: dissociation of imitation and syntactic development. *The Condor*, **109**, 968-976.

Chu, M. 2001a. Heterospecific responses to scream calls and vocal mimicry by phainopeplas (*Phainopepla nitens*) in distress. *Behaviour*, **138**, 775-787.

Chu, M. 2001b. Vocal mimicry in distress calls of phainopeplas. *The Condor*, **103**, 389-395.

Kelly, L. A, Coe, R. L., Madden, J. R. & Healy, S. D. 2008. Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour*, **76**, 521–528.

- Krebs, J. R. 1977. Significance of song repertoires: Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, **25**, 475-478.
- Kroodsma, D. E. 1972. Variations of songs in vesper sparrows in Oregon. *The Wilson Bulletin*, **84**, 173-178.
- Kroodsma, D. E. & Pickert, R. 1980. Environmentally dependent sensitive periods for avian vocal learning. *Nature*, **288**, 477-479.
- Kroodsma, D. E., Houlihan, P. W., Fallon, P. A. & Wells, J. A. 1997. Song development by grey catbirds. *Animal Behaviour*, **54**, 457-464.
- Lachlan, R. & Slater, P. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour*, **65**, 957-969.
- Langmore, N. E., Maurer, G., Adcock, G. J. & Kilner, R. M. 2008. Socially acquired host specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze-cuckoo *Chalcites basalis*. *Evolution*, **62-7**, 1689-1699.
- Lehongre, K., Lenouvel, P., Draganoiu, T. & Del Negro, C. 2006. Long-term effect of isolation rearing conditions on songs of an 'open-ended' song learner species, Canary. *Animal Behaviour*, **72**, 1319-1327.
- Lemaire, F. 1974. Dialectal variation in the imitative song of the marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) in western and eastern Belgium. *Gerfaut*, **65**, 95-106.
- Marler, P., Slabbekoorn, H. 2004: Nature's music: The science of birdsong. pp. 80-107, 108-131. Elsevier academic press, London.
- Mercier, A. 1921. L'Hypolais contrefaisant. *Gerfaut*, **11**, 19-23.
- Morton, E. S. 1976. Vocal mimicry in the Thick-billed Euphonia. *The Wilson Bulletin*, **88**, 485-487.

Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E. 1995. Extended song learning in wild European Starlings. *Animal Behaviour*, **49**, 357–366.

Nelson, D. A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 415-424.

Nelson, D. A. 1999. Ecological influences on vocal development in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, **58**, 21–36.

Nelson, D. A. 2000. Song overproduction, selective attrition and song dialects in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, **60**, 887–898.

Nelson, D. A., Marler, P. & Palleroni, A. 1995. A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour*, **50**, 83–97

Nordby, J. C., Campbell, S. E., Burt, J. M. & Beecher, M. D. 2000. Social influences during song development in song sparrow: a laboratory experiment simulating field conditions. *Animal Behaviour*, **59**, 1187-1197.

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, Series A*, **188**, 1003-1014.

Owen-Ashley, N. T., Schoech, S. J. & Mumme, R. L. 2002. Context-specific response of Florida scrub-jay pairs to northern mockingbird vocal mimicry. *The Condor*, **104**, 858-865.

Payne, R. B., Payne, L. L. & Woods, J. L. 1998. Song learning in brood-parasitic indigobirds *Vidua chalybeata*: song mimicry of the host species. *Animal Behaviour*, **55**, 1537-1553.

Payne, R. B., Parr, C. S. & Payne, L. L. 2003. Song mimicry, song dialects, and behavioural context of songs in brood-parasitic Straw-tailed Whydahs, *Vidua fischeri*. *Ostrich*, **74**(1-2), 87–96.

Payne, R. B., Barlow, C. R., Balakrishnan, C. N. & Sorenson, M. D. 2004. Song mimicry of Black-bellied firefinch *Lagonosticta rara* and other finches by the brood-parasitic Cameroon Indigobird *Vidua camerunensis* in West Afrika. *Ibis*, **147**, 130-143.

Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, **409**, 185-188.

Prkna, V. 1997. Rozšíření a biotopové preference pěnicovitých (Sylviidae) v městském prostředí. Bakalářská práce BF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 1-20.

Putland, D. A., Nicholls, J. A., Noad, M. J. & Goldizen, A. W. 2006. Imitating the neighbours: vocal dialect matching in a mimic model system. *Biology Letters*, **2**, 367-370.

Rechten, C. 1978. Interspecific mimicry in birdsong: does the Beau Geste hypothesis apply? *Animal Behaviour*, **26**, 305-306.

Robinson, F. N. 1974. The function of vocal mimicry in some avian displays. *Emu*, **74**, 9-10.

Robinson, F. N. 1991. Phatic communication in bird song. *Emu*, **91**, 61-63.

Soha, J. A. & Marler, P. 2000. A species-specific acoustic cue for selective song learning in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, **60**, 297-306.

Schulze, A. 2003. Die Vogelstimmen Europas, Nordafrikans und Vorderasiens. CD 1-17. Musikverlag Edition AMPLE.

Šťastný, K., Bejček, V. & Hudec, K. 2006. Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. pp.312-313. Aventinum, Praha.

Todt, D. & Geberzahn, N. 2003. Agedependent effects of song exposure: song crystallization sets a boundary between fast and delayed vocal imitation. *Animal Behaviour*, **65**, 971-979.

Veselovský, Z. 2001. Obecná ornitologie. pp.223-242. Academia, Praha.

Whaling, C. S., Soha, J. A., Nelson, D. A., Lasley B. & Marler, P. 1998. Photoperiod and tutor access affect the process of vocal learning. *Animal Behaviour*, **56**, 1075–1082.

Wilson, J. W. & Scantlebury, M. 2006. The Chinspot Batis (*Batis molitor*) mimics the Woodward's Batis (*Batis fratrum*): evidence of interspecific competitive acoustic mimicry? *Ostrich*, **77**(3-4), 233–234.

Yasukawa, K., Blank, J. L. & Patterson, C. B. 1980. Song repertoire and sexual selection in Red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 233-238.

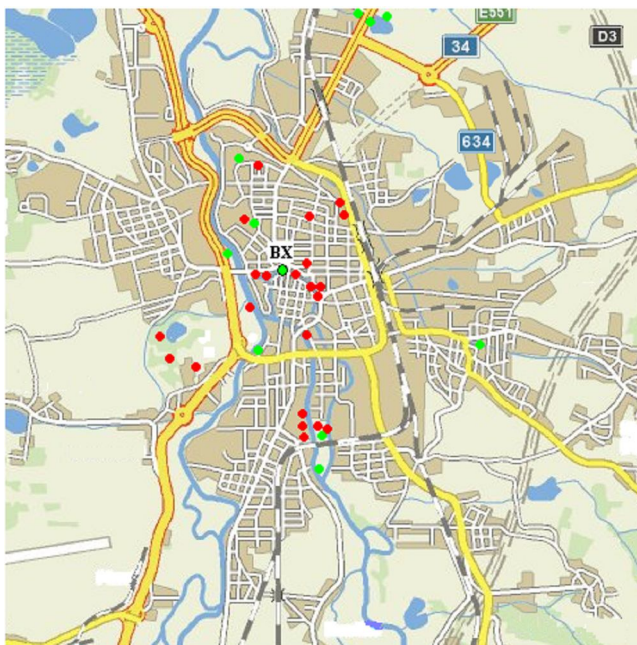
Zann, R. & Dunstan, E. 2008. Mimetic song in superb lyrebirds: species mimicked and mimetic accuracy in different populations and age classes. *Animal Behaviour*, **76**, 1043-1054.

Záruba, M. 1975. Metodika kroužkování a získávání některých dat v ornitologii. pp.36-49, 67-69, Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

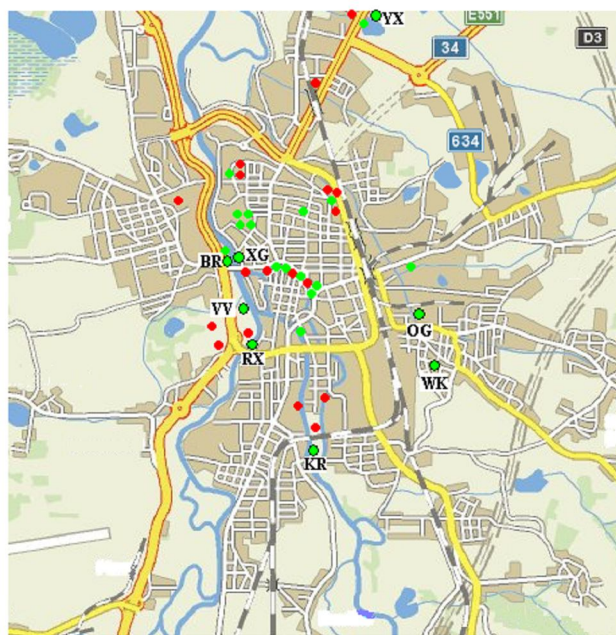
Zollinger, S. A. & Suthers, R. A. 2004. Motor mechanisms of a vocal mimic: implications for birdsong production. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **271**, 483-491.

10. Přílohy

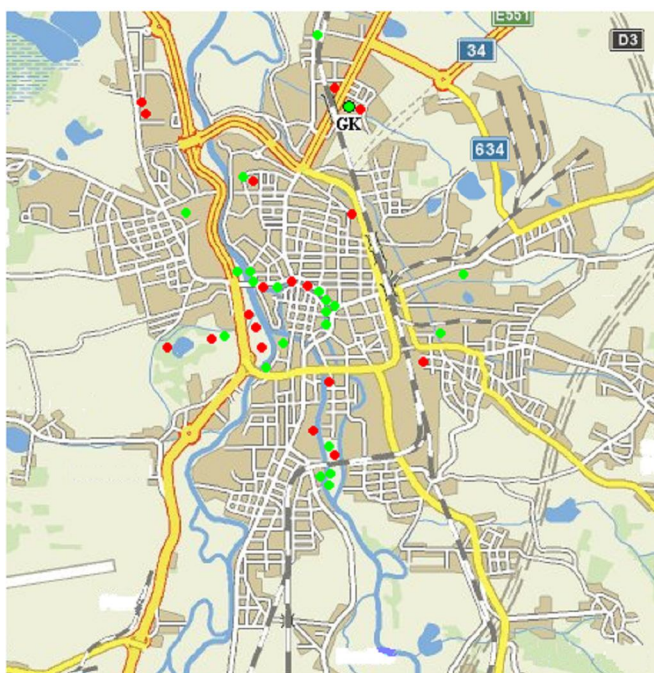
Příloha I. Výskyt sedmihláška hajního v Českých Budějovicích - v letech **a) 2007, b) 2008, c) 2009** (zeleně – nahraní jedinci; červeně – nenahraní jedinci; zeleně s černým ohraničením a písmennou zkratkou barevného kroužku – jedinci dosud vyhodnocení).



a)



b)



c)

Příloha II. Odchyt samců v průběhu sezón 2007-2009.

ROK 2007							
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	datum	lokality	křídlo (mm)	ocas (mm)	běhák (mm)	váha (g)
XY	TA1299	23.5.2007	Zimní stadion	?	?	?	?
RX	TA1300	23.5.2007	Malše -dětské hřiště	?	?	?	?
XO	TH17706	23.5.2007	Malše - zahrádka	?	?	?	?
YX	TH17709	25.5.2007	Čečova	80	57	23,1	13
OX	TH17710	25.5.2007	Družba - park	79	58	24,4	15
XR	TH17711	26.5.2007	Nemanice - rybník	79	59	23,3	?
RV	TH17714	27.5.2007	Nemanice - zahrada	80	61	23,2	14
XV	TH17713	27.5.2007	Nemanice – hřiště	79	56	24,2	?
WX	TH17721	31.5.2007	Dlouhý most - zleva	77	69	23,8	?
XW	TH17727	31.5.2007	Suché Vrbné-točna	78	58	22,6	?
BX	TH17730	3.6.2007	Na Sadech	78	58	24,1	?

ROK 2008							
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	datum	lokality	křídlo (mm)	ocas (mm)	běhák (mm)	váha (g)
XK	TH17794	5.5.2008	Na Sadech	78	55	20	13
WW	TH17797	5.5.2008	Na Sadech	79	54	19	12
RR	TH17798	5.5.2008	Na Sadech	80	55	20,8	14
BB	TH17800	5.5.2008	Družba - park	80	57	20,5	14
YY	TH17795	5.5.2008	Na Sadech	77	56	19,5	12
GX	TH92201	5.5.2008	Jírovcová – zahrada	79	59	19,6	13
OO	TH92204	5.5.2008	Nádražní	77	54	22,2	14
XG	TH90001	7.5.2008	Dlouhý most – zprava	79	58	20	13
GG	TH90002	9.5.2008	Na Sadech	77	52,5	21	14
VV	TH90004	10.5.2008	park Vltava -tenis.kurty	?	?	20,9	?
XB	TH90003	10.5.2008	Stromovka	81	50	20	12
YB	TH90005	11.5.2008	Rozhlas	79	51,5	20,8	12
KK	TH90006	11.5.2008	Družba - park	79	55,5	21,4	11,5

GW	TH90007	11.5.2008	Nemanice - rybník	80	58,5	21	12,5
BR	TH90008	13.5.2008	Dlouhý most – zleva	77	52,5	20,05	14
VY	TH90009	13.5.2008	Družba - park	76,5	53,5	21,3	13
KR	TH90012	13.5.2008	Malše - zahrádky	83	55,5	21	13,7
OW	TH90010	13.5.2008	Družba - park	79	54,5	20,04	13,5
BG	TH90011	13.5.2008	Čečova	78	52,5	20	13,5
WK	TH90013	16.5.2008	park Bořivojova	79	54,5	20,7	12,5
OG	TH90014	19.5.2008	Suché Vrbné - strouha	81	56,5	21	14

ROK 2009							
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	datum	lokality	křídlo (mm)	ocas (mm)	běhák (mm)	váha (g)
WR	TH90015	10.5.2009	Čečova	80	56	19,5	13
YG	TH90016	11.5.2009	Malše - zahrádky	77	50	21	13
OB	TH90017	11.5.2009	Malše - zahrádky	79	52	22	13
OY	TH90018	12.5.2009	Dlouhý most - zprava	80,5	48	20,4	13,5
VW	TH90019	12.5.2009	Dlouhý most - zleva	80	54	20,3	14
YR	TH90020	15.5.2009	Malše - zahrádky	78	51	19,4	13
GB	TH90021	15.5.2009	Dlouhý most-zleva	79,5	55	20	?
GK	TH90023	18.5.2009	žel.viadukt - Pražská	79	55	20,2	13,5
KB	TH90022	18.5.2009	Malše – dětské hřiště	81,5	57	21,1	14,5
BV	TH90024	21.5.2009	Suché Vrbné - strouha	79	53	19,3	13
VO	TH90025	21.5.2009	K. Dvory - Budvar	78	56	20,1	13,5
RG	TH90026	22.5.2009	Stromovka	83	51	20,5	13,5
WY	TH90027	23.5.2009	Výstaviště	78	55	20,2	13

Příloha III. Nahrávky a charakteristika biotopu (2007 - 2009).

ROK 2007						
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	nahrávky			vegetace	
		datum	lokality	čas	stromy	keře
XY	TA1299	26.5.2007	Zimní stadion	10:00 - 11:00	20	20
RX	TA1300	26.5.2007	Malše - dětské hřiště	7:00 - 8:00	60	50
WX	TH17721	1.6.2007	Dlouhý most - zleva	6:30 - 7:45	40	10
XW	TH17727	21.6.2007	Malše - zahradky	9:00 - 9:50	30	20
BX	TH17730	5.6.2007	Na Sadech	7:30 - 8:30	50	30
		21.6.2007	Na Sadech	7:00 - 7:15	50	30
		30.6.2007	Na Sadech	6:25 - 7:15	50	30

ROK 2008						
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	nahrávky			vegetace	
		datum	lokality	čas	stromy	keře
XK	TH17794	30.5.2008	Družba - park	7:20 - 8:00	70	50
		6.6.2008	Družba - park	8:45 - 9:45	70	50
WW	TH17797	9.5.2008	Na Sadech	8:00 - 9:00	70	30
RR	TH17798	9.5.2008	Na Sadech	9:15 - 10:15	70	30
BB	TH17800	10.5.2008	Na Sadech	7:15 - 8:25	50	20
XG	TH90001	9.5.2008	Dlouhý most – zprava	11:30 - 12:15	90	0
		2.6.2008	Dlouhý most – zprava	8:00 - 9:00	90	0
		24.6.2008	Muzeum	9:00 - 10:00	80	0
GG	TH90002	17.5.2008	Na Sadech	8:00 - 8:45	70	20
VV	TH90004	16.5.2008	park Vltava - tenis.kurty	7:15 - 8:10	50	0
BR	TH90008	15.5.2008	Dlouhý most – zleva	7:30 - 8:15	60	20
		9.6.2008	park Vltava - tenis.kurty	7:30 - 8:15	50	50
VY	TH90009	15.5.2008	Družba – park	8.45 - 9:15	100	10
		26.5.2008	Družba – park	11:00 - 12:00	100	10
		11.6.2008	Družba – park	7:45 - 8:15	100	10
KR	TH90012	16.5.2008	Malše - zahrádky	9:15 - 9:50	30	20
WK	TH90013	18.5.2008	park Bořivojova	10:50 - 11:30	60	10
OG	TH90014	23.5.2008	Suché Vrbné - strouha	12:40 - 13:30	50	30
		6.6.2008	Jesle - Rudolfovska	11:45 - 12:20	20	30
		13.6.2008	Družba - park	7:45 - 8:45	100	10
YX	TH17709	23.5.2008	Nemanice - rybník	9:30 - 10:15	20	30
OX	TH17710	26.5.2008	park Vltava - tenis.kurty	7:10 - 8:00	100	10
RX	TA1300	17.6.2008	Havličova kolonie-strouha	9:00 - 10:00	70	10
		17.5.2008	Zimní stadion	9:45 - 10:15	90	40

ROK 2009						
jedinec (barev.kroužek L,P)	kroužek	nahrávky			vegetace	
		datum	lokality	čas	stromy	keře
YY	TH17795	2.5.2009	Na Sadech	6:00 - 7:30	70	30
WR	TH90015	13.5.2009	Čečova	12:30 - 14:00	60	10
RX	TA1300	12.5.2009	Zimní stadion	7:15 - 9:00	90	40
BR	TH90008	12.5.2009	Dlouhý most - zprava	11:00 - 12:00	40	20
YG	TH90016	17.5.2009	Malše - zahrádka	8:45 - 10:15	30	20
OY	TH90018	15.5.2009	Dlouhý most - zprava	7:30 - 9:20	90	0
BB	TH17800	16.5.2009	Na Sadech	6:45 - 7:45	60	40
		18.6.2009	Na Sadech	6:35 - 7:42	60	40
XG	TH90001	16.5.2009	Na Sadech	8:15 - 9:30	70	10
		26.5.2009	Malše - zahrádka	8:15 - 9:25	50	10
		17.6.2009	Malše - tenis.hřiště	9:15 - 10:12	100	50
YR	TH90020	2.6.2009	Malše - zahrádka	9:50 - 11:00	30	20
		17.6.2009	Malše - zahrádka	10:20 - 11:20	30	20
GB	TH90021	17.5.2009	Dlouhý most-zleva	7:00 - 8:10	60	20
		19.6.2009	Stromovka	14:00 - 15:00	20	5
GK	TH90023	24.5.2009	žel.viadukt - Pražská	6:10 - 6:50	50	50
		18.6.2009	stromořadí u železnice K.Dvory	9:02 - 10:03	100	0
BV	TH90024	23.5.2009	Suché Vrbné - strouha	8:30 - 9:50	50	30
RG	TH90026	24.5.2009	park Hájek	10:00 - 11:00	40	40

Příloha IV. Mapování druhů; sezóny: 2007 - 2009 (pouze pro nahrané jedince).

ROK 2007			
jedinec	lokality	datum	čas
RX	Malše – dětské hřiště	26.5.	8:00 - 9:00
		5.6	11:30 - 12:15
		29.6	10:30 - 11:30
YX	Zimní stadion	26.5	11:00 - 12:00
		5.6	8:45 - 9:45
		29.6	7:45 - 8:30
		7.7	10:00 - 10:30
XW	Malše - zahrádky	21.6	10:00 - 11:00
		30.6	9:00 - 10:00
		7.7	8:15 - 9:00
BX	Na Sadech	21.6	6:30 - 7:00
		30.6	7:30 - 8:00
		7.7	6:30 - 7:00
WX	Dlouhý most – zleva	31.5	7:00 - 7:30
		18.6	8:15 - 9:30
		1.7	7:30 - 8:00
		8.7	6:30 - 7:30
XW	Suché Vrbné - točna	20.6	10:45 - 11:15
		25.6	8:00 - 8:20
		1.7	8:40 - 9:00

ROK 2008			
jedinec	lokalita	den	čas
GG,RR,WW,BB	Na Sadech	10.5.	10:00 – 11:00
		31.5.	9:00 - 9:40
		16.6.	18:10 - 18:45
		27.6.	11:40 – 12:20
XG	Dlouhý most – zprava	12.5.	8:00 – 9:00
		31.5.	19:05 – 19:30
		13.6.	9:55 – 10:30
		25.6.	10:55 – 11:25
VV	park Vltava – tenis.kurty	22.5.	17:30 - 18:00
		31.5.	7:45 - 8:30
		16.6.	16:45 – 17:20
		24.6.	7:25 – 7:50
BR,OX	Dlouhý most – zleva	22.5.	18:50 - 19:15
		31.5.	18:10 - 18:50
		16.6.	17:35 – 18:05
		26.6.	18:45 – 19:15
XK,VY,OG	Družba - park	26.5.	10:00 - 10:40
		1.6.	12:00 - 12:30
		13.6.	9:10 - 9:40
		25.6.	10:00 – 10:25
KR	Malše - zahrádky	28.5.	9:00 - 9:45
		1.6.	9:50 - 10:45
		12.6.	9:45 – 10:20
		26.6.	16:55 – 17:30
RX	Zimní stadion	22.5.	18:00 - 18:30
		31.5.	10:25 - 11:20
		12.6.	8:50 – 9:20
		24.6.	8:00 – 8:30
WK	park Bořivojova	17.5.	11:30 - 11:50
		2.6.	10:00 - 10:30
		17.6.	10:45 – 11:00

		27.6.	9:50 – 10:05
OG	Suché Vrbné - strouha	23.5.	14:00 - 14:30
		4.6.	18:15 - 18:35
		12.6.	11:30 – 11:55
		21.6.	9:00 – 9:25
YX	Nemanice - rybník	23.5.	10:45 - 11:40
		4.6.	15:55 - 16:20
		18.6.	8:40 - 9:15
		25.6.	8:35 - 9:45
OG	Jesle - Rudolfovská	12.6.	11:00 - 11:20
		21.6.	8:35 – 8:50
		7.7.	7:45 – 8:00
OX	Havlíčková kolonie - strouha	18.6.	11:00 – 11:15
		26.6.	18:00 - 18:10
		5.7.	8:30 – 8:45
XG	Muzeum	26.6.	16:25 – 16:38
		5.7.	9:00 – 9:15
		10.7.	8:00 – 8:20
BR	Stromovka	12.6.	7:45 – 8:20
		21.6.	10:00 - 10:30
		10.7.	8:55 – 9:25

ROK 2009			
jedinec	lokalita	den	čas
BB, YY, XG	Na Sadech	1.5.2009	9:55 - 10:15
		14.5.2009	9:50 - 10:15
		25.5.2009	9:40 - 10:00
		6.6.2009	10:00 - 10:30
		25.6.2009	7:22 - 7:48
BX, OY	Dlouhý most – zprava	14.5.2009	7:15 - 7:40
		22.5.2009	9:50 - 10:15
		28.5.2009	7:10 - 7:30
		8.6.2009	7:55 - 8:15
BX, GB	Dlouhý most – zleva	22.5.2009	6:10 - 6:35
		28.5.2009	6:35 - 7:05
		8.6.2009	7:25 - 7:50
		19.6.2009	6:30 - 7:00
BV	Suché Vrbné - strouha	23.5.2009	10:15 - 10:40
		28.5.2009	9:10 - 9:40
		9.6.2009	8:20 - 8:40
		22.6.2009	10:18 - 10:41
YG, GX,YR	Malše - zahrádky	18.5.2009	6:40 - 7:15
		25.5.2009	8:25 - 8:55
		8.6.2009	9:00 - 9:25
		22.6.2009	8:42 - 9:09
RX	Zimní stadion	14.5.2009	8:35 - 9:00
		25.5.2009	9:10 - 9:25
		6.6.2009	8:45 - 9:00
		17.6.2009	8:02 - 8:28
GK	Malše - dětské hřiště	28.5.2009	10:25 - 10:50
		8.6.2009	9:25 - 9:50
		22.6.2009	9:10 - 9:36
		28.6.2009	9:55 - 10:30
GB	Stromovka	25.5.2009	10:30 - 10:50
		29.5.2009	9:20 - 9:40
		6.6.2009	8:15 - 8:35
		22.6.2009	7:12 - 7:37

RG	park Hájek	24.5.2009	11:15 - 11:35
		29.5.2009	9:50 - 10:20
		6.6.2009	9:05 - 9:20
		22.6.2009	7:53 - 8:15
GK	žel. viadukt - Pražská	24.5.2009	7:05 - 7:30
		29.5.2009	6:50 - 7:20
		5.6.2009	8:35 - 8:55
		18.6.2009	11:20 - 11:38
WR	Čěčova	14.5.2009	17:00 - 17:20
		22.5.2009	9:05 - 9:25
		28.5.2009	7:50 - 8:10
		5.6.2009	9:25 - 9:45
		18.6.2009	8:15 - 8:28
GK	stromořadí u železnice– K.Dvory	18.6.2009	10:33 - 11:12
		25.6.2009	8:34 - 9:01
		28.6.2009	11:15 - 11:30

Příloha V. Výběr potenciálních kompetitorů a predátorů sedmihláška ze seznamu imitovaných druhů.

druh	predátor Ano/Ne	kompetitor Ano/Ne
rákosník zpěvný (<i>Acrocephalus palustris</i>)	N	A
rákosník obecný (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>)	N	A
skřivan polní (<i>Alauda arvensis</i>)	N	N
konopka obecná (<i>Carduelis cannabina</i>)	N	A
stehlík obecný (<i>Carduelis carduelis</i>)	N	A
zvonek zelený (<i>Carduelis chloris</i>)	N	N
čížek obecný (<i>Carduelis spinus</i>)	N	N
dlask tlustozobý (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>)	N	A
kavka obecná (<i>Corvus monedula</i>)	N	N
křepelka obecná (<i>Coturnix coturnix</i>)	N	N
sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	N	A
jiříčka obecná (<i>Delichon urbica</i>)	N	N
strakapoud velký (<i>Dendrocopos major</i>)	N	N
červenka obecná (<i>Erithacus rubecula</i>)	N	A
poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)	A	N
pěnkava obecná (<i>Fringilla coelebs</i>)	N	A
chocholouš obecný (<i>Galerida cristata</i>)	N	N
sojka obecná (<i>Garrulus glandarius</i>)	A	N
vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	N	N
krutihlav obecný (<i>Jynx torquilla</i>)	N	N
ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	A	A
křivka obecná (<i>Loxia curvirostra</i>)	N	N
slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	N	A

konipas bílý (<i>Motacilla alba</i>)	N	A
sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	N	A
vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>)	N	A
vrabec polní (<i>Passer montanus</i>)	N	A
rehek (<i>Phoenicurus</i> sp.)	N	A
budníček větší (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	N	A
straka obecná (<i>Pica pica</i>)	A	N
žluna zelená (<i>Picus viridis</i>)	N	N
sýkora (<i>Poecile</i>)	N	A
moudivláček lužní (<i>Remiz pendulinus</i>)	N	A
zvonohlík obecný (<i>Serinus serinus</i>)	N	N
brhlík lesní (<i>Sitta europea</i>)	N	A
rybák obecný (<i>Sterna hirundo</i>)	N	N
hrdlička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>)	N	N
špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	N	A
pěnice čenohlavá/slavíková (<i>Sylvia atricapilla/borin</i>)	N	A
kos černý (<i>Turdus merula</i>)	N	N
drozd zpěvný (<i>Turdus philomelos</i>)	N	N
drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>)	N	N

Příloha VI. Seznam dílčích složek zpěvu (druhově specifického zpěvu sedmihláska, imitací a neurčených sekvencí = UNIdet) včetně pro ně zjištěných parametrů.

řád	čeleď	druh	% času (z celkového)	průměrná délka imitace ± s.d. [s]	průměrná frekvence ± s.d. [s ⁻¹]	celkový čas imitace druhu [s]
Pěvci (Passeriformes)	Pěnicovití (Sylviidae)	sedmihlášek hajní (<i>Hippolais icterina</i>)	14,78	0,94±0,22	0,1675±0,0437	1472,2
UNIdet			9,01	0,76±0,17	0,1153±0,0272	897,4
Dravci (Falconiformes)	Sokolovití (Falconidae)	poštolka obecná (<i>Falco tinnunculus</i>)	8,25	1,04±0,37	0,0834±0,0268	822,4
Hrabaví (Galliformes)	Bažantovití (Phasianidae)	křepelka polní (<i>Coturnix coturnix</i>)	1,01	0,26±0,06	0,0288±0,0205	100,2
Dlouhokřídlí (Charadriiformes)	Rybákovití (Sternidae)	rybák obecný (<i>Sterna hirundo</i>)	0,16	0,24±0,14	0,0038±0,0119	15,5
Měkkozobí (Columbiformes)	Holubovití (Columbidae)	hrdička zahradní (<i>Streptopelia decaocto</i>)	1,61	1,01±0,67	0,0155±0,0099	160,6
Šplhavci (Piciformes)	Datlovití (Picidae)	žluna zelená (<i>Picus viridis</i>)	0,10	0,05±0,00	0,0017±0,0000	9,8
		strakapoud velký (<i>Dendrocopos major</i>)	0,08	0,17±0,00	0,0004±0,0000	8,4
		kruhlahv obecný (<i>Jynx torquilla</i>)	0,01	0,10±0,00	0,0001±0,0000	1,0
Pěvci (Passeriformes)	Skřivanovití (Alaudidae)	skřivan polní (<i>Alauda arvensis</i>)	0,67	0,78±0,74	0,0093±0,0086	66,5
		chocholouš obecný (<i>Galerida cristata</i>)	0,47	0,31±0,19	0,0051±0,0173	46,6
	Vlaštovkovití (Hirundinidae)	vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>)	7,53	0,68±0,22	0,1186±0,0275	750,0
		jiříčka obecná (<i>Delichon urbica</i>)	0,42	0,49±0,48	0,0062±0,0067	42,0
	Konipasovití (Motacillidae)	konipas bílý (<i>Motacilla alba</i>)	1,13	0,60±0,54	0,018±0,0018	113,0
	Ťuhýkovití (Laniidae)	ťuhýk obecný (<i>Lanius collurio</i>)	0,18	0,16±0,00	0,0008±0,0000	18,0

Pěvci (Passeriformes)	Pěnicovití (Sylviidae)	rákosník zpěvný (<i>Acrocephalus palustris</i>)	5,11	1,41±0,54	0,0342±0,0172	509,0
		pěnice černošedá/slavíková (<i>Sylvia atricapilla/borin</i>)	4,62	1,55±0,80	0,0326±0,0109	460,3
		budníček větší (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	0,97	0,81±0,31	0,0126±0,0088	96,5
		pěnice černošedá (<i>Sylvia atricapilla</i>)	0,78	1,65±3,18	0,0023±0,0021	77,8
		rákosník obecný (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>)	0,21	0,12±0,15	0,0023±0,0118	20,9
	Drozdovití (Turdidae)	drozd kvíčala (<i>Turdus pilaris</i>)	7,30	1,52±0,52	0,0495±0,0186	727,1
		kos černý (<i>Turdus merula</i>)	6,72	0,65±0,12	0,1041±0,0292	669,7
		červenka obecná (<i>Erithacus rubecula</i>)	1,50	0,77±0,76	0,0154±0,0251	149,4
		drozd zpěvný (<i>Turdus philomelos</i>)	1,03	0,97±1,26	0,0082±0,0058	102,9
		drozd/kos (<i>Turdus</i>)	0,79	0,94±1,18	0,0069±0,0065	78,8
		rehek (<i>Phoenicurus</i>)	0,66	0,31±0,51	0,0063±0,0154	66,1
		slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	0,02	0,06±0,00	0,0003±0,0000	1,8
		drozdovití (<i>Turdidae</i>)	0,11	0,21±0,18	0,0017±0,0029	10,6
	Moudivláčkovití (Remizidae)	moudivláček lužní (<i>Remiz pendulinus</i>)	0,26	0,45±0,23	0,0037±0,0037	26,0
	Sýkorovití (Paridae)	sýkora koňadra (<i>Parus major</i>)	2,66	0,55±0,28	0,0421±0,0136	264,9
		sýkora modřinka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	0,72	0,47±0,57	0,0208±0,0201	72,0
		sýkora babka (<i>Poecile palustris</i>)	0,31	0,31±0,23	0,0047±0,0118	30,5
		sýkorovití (<i>Paridae</i>)	4,82	0,83±0,19	0,0553±0,0170	480,1
	Brhlíkovití (Sittidae)	brhlík lesní (<i>Sitta europaea</i>)	0,69	0,29±0,27	0,0159±0,0088	69,0
		křivka obecná (<i>Loxia curvirostra</i>)	1,56	0,80±0,25	0,0210±0,0135	155,8

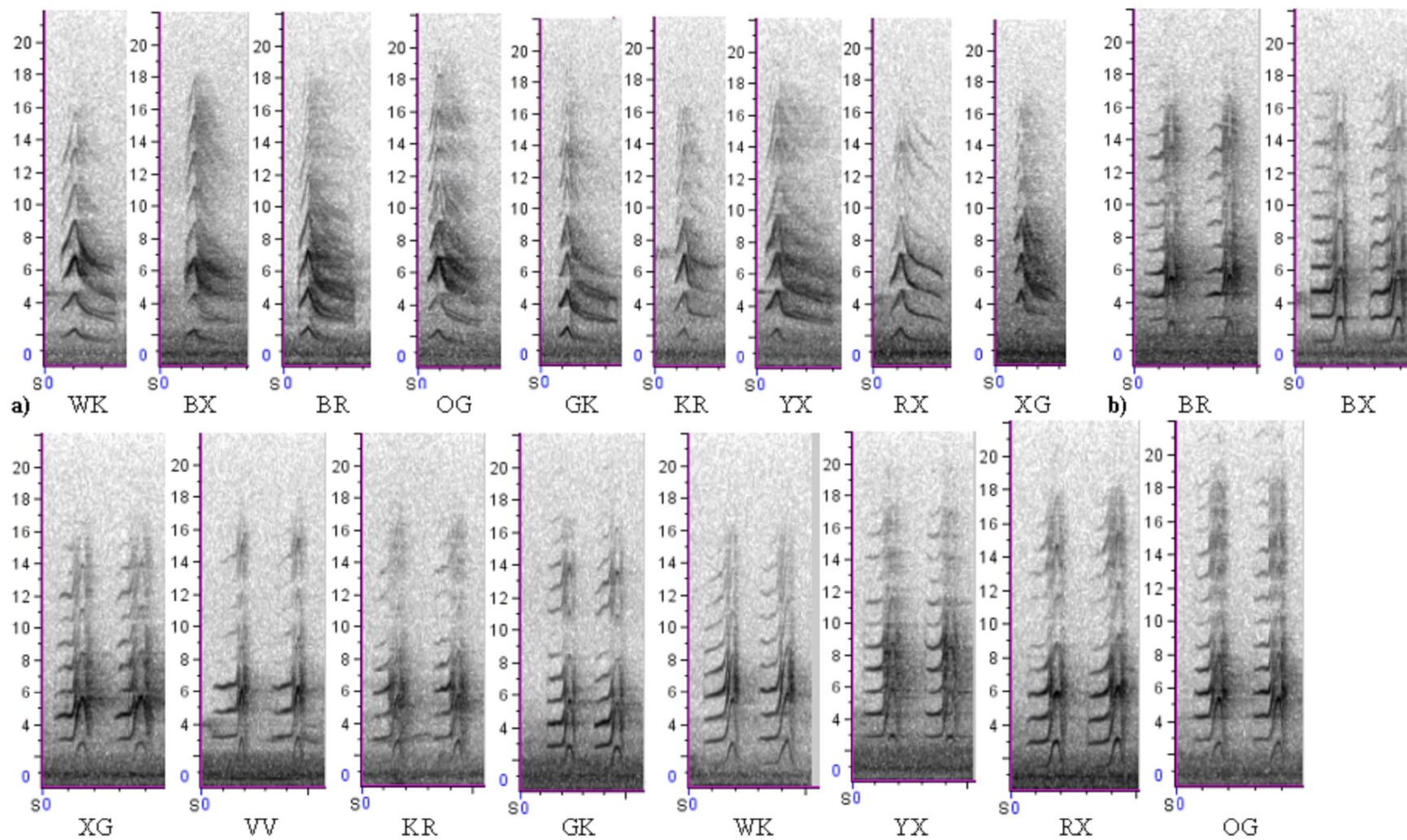
Pěvci (Passeriformes)	Pěnkavovití (Fringillidae)	stehlík obecný (<i>Carduelis carduelis</i>)	1,22	1,60±1,62	0,0097±0,0085	121,1	
		zvonek zelený (<i>Carduelis chloris</i>)	0,68	0,50±0,55	0,0109±0,0057	67,7	
		konopka obecná (<i>Carduelis cannabina</i>)	0,58	0,25±0,17	0,0083±0,0145	57,4	
		pěnkava obecná (<i>Fringilla coelebs</i>)	0,40	0,21±0,06	0,0128±0,0104	39,8	
		dlask tlustozobý (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>)	0,27	0,18±0,24	0,0081±0,0107	27,0	
		čížek lesní (<i>Carduelis spinus</i>)	0,23	0,46±1,04	0,0022±0,0038	23,4	
		zvonohlík zahradní (<i>Serinus serinus</i>)	0,07	0,28±0,12	0,0007±0,0034	6,8	
		pěnkavovití (<i>Fringillidae</i>)	0,29	0,52±0,61	0,0026±0,0081	28,7	
	Vrabcovití (Passeridae)	vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>)	1,47	0,33±0,09	0,0354±0,0189	146,9	
		vrabec polní (<i>Passer montanus</i>)	1,46	0,50±0,16	0,0225±0,0153	145,3	
		vrabec (<i>Passer</i>)	0,88	0,37±0,04	0,0227±0,0249	87,5	
	Špačkovití (Sturnidae)	špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>)	2,19	0,76±0,39	0,0294±0,0135	218,7	
	Krkavcovití (Corvidae)	straka obecná (<i>Pica pica</i>)	2,77	0,84±0,35	0,0369±0,0163	276,1	
		kavka obecná (<i>Corvus monedula</i>)	0,99	0,90±0,81	0,0114±0,0087	98,8	
		sojka obecná (<i>Garrulus glandarius</i>)	0,05	0,05±0,00	0,0009±0,0000	4,5	
		krkavcovití (<i>Corvidae</i>)	0,01	0,03±0,00	0,0004±0,0000	1,2	
	exotické druhy			0,15	0,37±0,88	0,0013±0,0026	15,4
	mechanické zvuky			0,05	0,08±0,00	0,0009±0,0000	4,8

Příloha VII. 34 sekvencí druhově specifického zpěvu sedmihláska; jejich procentuální a frekvenční zastoupení (zeleně - nejčastější sekvence **Obr. 5a**, žlutě - % nejdelší sekvence **Obr. 5b**).

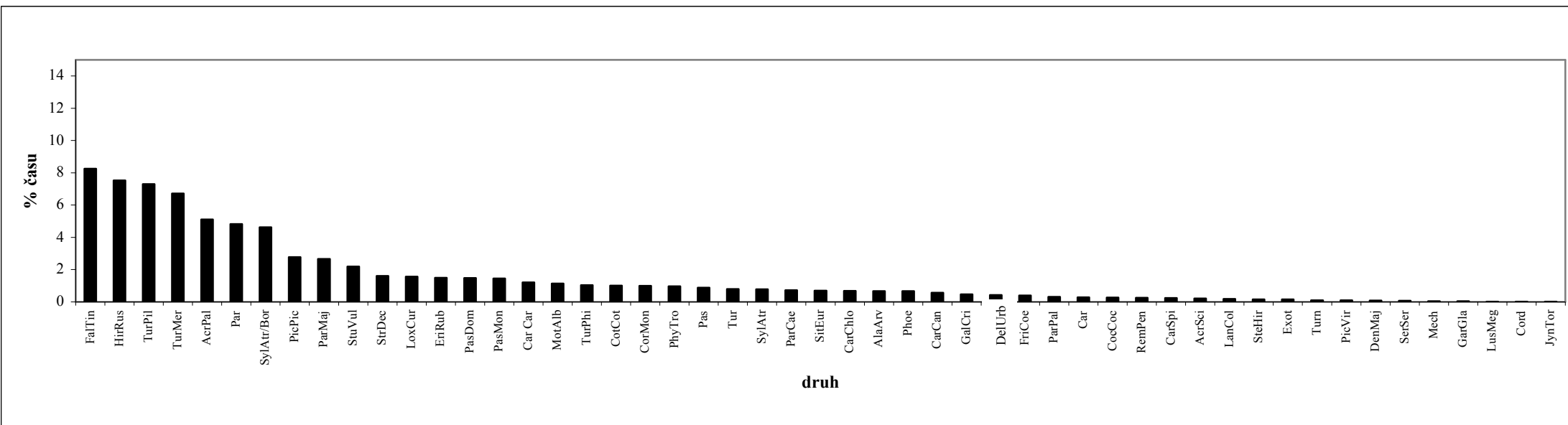
sekvence	% z druhově spec.zpěvu	frekvence[s ⁻¹]
hip ict11	14,16	0,073
hip ict4	12,45	0,096
hip ict10	8,48	0,169
hip ict6	7,75	0,094
hip ict2	6,83	0,055
hip ictF5	5,93	0,063
hip ictF4	5,48	0,045
hip ict9	5,23	0,029
hip ict13	4,94	0,178
hip ictJ7	3,21	0,049
hip ictB6	2,87	0,041
hip ictJ8	2,41	0,025
hip ictJ1	2,39	0,015
hip ict1	2,27	0,018
hip ict7	2,02	0,035
hip ict3	1,80	0,041
hip ictF6	1,67	0,016
hip ictB4	1,67	0,022
hip ictF2	1,47	0,043
hip ictF1	1,00	0,003
hip ictJ5	0,75	0,014
hip ictJ6	0,68	0,011
hip ictJ2	0,61	0,011
hip ictF3	0,60	0,013
hip ictJ4	0,59	0,004
hip ictC1	0,51	0,009
hip ictX2	0,50	0,012
hip ictB7	0,48	0,002
hip ictB5	0,29	0,004
hip ictJ9	0,26	0,002
hip ictJ3	0,25	0,004
hip ictB8	0,21	0,002
hip ictJ10	0,13	0,003
hip ict5	0,08	0,001
hip ictX1	0,04	0,001

Příloha VIII. Stejně sekvence druhově specifického zpěvu sedmihláška byly u všech jedinců vizuálně i akusticky podobné; ukázka 2 sekvencí:

a) sekvence „hip ict6“ přítomná u 9 z 10 jedinců, **b)** sekvence „hip ict10“ přítomná u všech 10 jedinců (osa x [s], osa y [kHz]).



Příloha IX. a) Procento času stráveného imitacemi jednotlivých druhů/rodů/čeledí (průměr pro všech 10 jedinců).



b) Frekvence [s^{-1}] výskytu imitací jednotlivých druhů/rodů/čeledí ve zpěvu (průměr pro všech 10 jedinců).

