

**Přírodovědecká fakulta Jihočeské Univerzity
České Budějovice**



***Zpěv jako signál kompetičního potenciálu a
motivace u budníčka menšího***

Bc. Pavel Jaška



***Vedoucí práce: RNDr. Roman Fuchs CSc.
Mgr. Pavel Linhart***

Jaška, P., 2010: Zpěv jako signál kompetičního potenciálu a motivace u budníčka menšího. [Song as a signal of competitive ability and motivation in Chiffchaff. Mgr. Thesis, In Czech.] - p. 26, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The basic aim of the thesis was testing the role of song length and syllable rate in male – male interactions in chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). I looked for correlations between morphological measurements and vocal characteristics. I also presented stimuli manipulated in length and syllable rate to the chiffchaff males in the field playback experiments.

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

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

24.4.2010

Poděkování:

Rád bych poděkoval svým školitelům, Romanovi Fuchsovi a zejména pak Pavlu Linhartovi, za veškerou pomoc, která mě doprovázela od prvních teoretických příprav přes terénní a analytickou práci až do závěrečných korektur téměř hotové práce. Dále bych chtěl poděkovat všem svým blízkým, kteří tolerovali mé brzké vstávání při terénní části práce a mou častou zaneprázdněnost při zpracování dat, vyhodnocování a sepisování výsledků. Bez jejich tolerance a pomoci by tato práce nemohla nikdy vzniknout. Výzkum byl finančně podpořen GAJU (042/2008/P) a výzkumným záměrem MSMT (30-801D).

Obsah:

1. Úvod.....	1
2. Metodika.....	6
2.1. Studovaný druh.....	6
2.2. Studijní plocha.....	6
2.3. Příprava experimentálních stimulů.....	7
2.4. Provedení pokusů.....	8
2.5. Fyzická měření.....	8
2.6. Zpracování nahrávek.....	9
2.7. Statistické zpracování.....	10
3. Výsledky.....	11
3.1. Fyzické vlastnosti testovaných ptáků.....	11
3.2. Korelace fyzických vlastností ptáků s jejich zpěvem.....	11
3.3. Rozdíly ve zpěvech testovaných ptáků před a po experimentu.....	12
3.4. Vliv experimentálních stimulů na chování testovaných ptáků.....	13
3.4.1. Popis chování kompozitními proměnnými.....	14
3.4.2. Vliv stimulů na intenzitu agresivní reakce a parametry zpěvu.....	14
3.4.3. Korelace zpěvu s intenzitou agresivní reakce.....	16
4. Diskuse.....	17
4.1. Korelace fyzických parametrů a vlastností zpěvu.....	17
4.2. Změny parametrů zpěvu před a po playbackovém experimentu.....	19
4.3. Vliv délky a rychlosti přehrávaného zpěvu na intenzitu fyzické agrese při playbackovém experimentu.....	20
4.4. Vliv délky a rychlosti přehrávaného zpěvu na parametry zpěvu po playbackovém experimentu.....	21
4.5. Shrnutí.....	21
5. Literatura.....	23

1. Úvod

Zpěv je výrazným znakem pěvců a plní celou řadu funkcí. Pravděpodobně se rozvinul jako prostředek hrající významnou roli v kompetici o partnery (Kroodsma a Byers 1991). Zvířata v přírodě soutěží o partnery zpravidla dvěma způsoby. V prvním případě se snaží zaujmout potenciálního partnera, zatímco v druhém případě soutěží s jedinci stejného pohlaví o získání výhody (zpravidla zdrojů), která by zvýšila jejich šanci v párování. Má-li hrát signál roli v interakcích, musí nést informaci, která ovlivní chování posluchačů.

Při volbě partnera se samice zpravidla rozhodují podle vlastností samců. Volba určitého partnera přináší samici zisk ve formě kvalit, jež byly při namlouvání prezentovány (Nowicki a Searcy 2004). Preference samic pro určité charakteristiky zpěvu se mezi druhy liší. Samice mohou například preferovat samce schopné zpívat fyziologicky náročný zpěv, zpěv s velkým repertoárem, případně zpěv charakteristický pro populace určité geografické oblasti (Nowicki a Searcy 2004). Tyto znaky by pak měly korelovat s vlastnostmi samců, které zajistí, případně usnadní produkci úspěšného potomstva. Například samci rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*) s větším repertoárem poskytují lepší rodičovskou péči (Buchanan a Catchpole 2000). Konzistentně vysoká amplituda zpěvu reflektuje vyšší podíl mimopárových potomků (EPP - extra pair paternity) u samců budníčka temného (*Phylloscopus fuscatius*) a zároveň pozitivně koreluje s jejich věkem (Forstmeier et al. 2002). U samců budníčka většího (*Phylloscopus trochillus*) je naopak délka zpěvu faktorem, který se promítá do EPP. Samci s dlouhým zpěvem mají méně cizích potomků ve vlastním hnízdě než samci s krátkým zpěvem (Gil et al. 2007). Otcové mimopárových mláďat měli také zpravidla delší zpěv než samci podvedení. Vlastnosti zpěvu tak hrají významnou roli v intersexuální selekci.

V samčích interakcích spolu jedinci soupeří buď přímo o samice, nebo o zdroje (teritoria). Protože jsou fyzické konflikty velice energeticky nákladné a nesou s sebou značná rizika, vyplatí se soupeřícím samcům boji vyhnout (Bradbury a Vehrencamp 1998). K odhadnutí sil soupeřů bez fyzického konfliktu dochází prostřednictvím signálů, které reflektují kompetiční kvality (fighting ability, resource holding power) nebo motivaci jedinců. Na základě signalizace se pak souboj buď neuskuteční, protože asymetrie mezi motivací/kompetiční kvalitou je velká a jeden ze soupeřů ustoupí, anebo je tomu naopak (Vehrencamp 2001). K boji dochází v zásadě ve dvou případech. V prvním případě není možné výsledek střetu odhadnout ze signálů, protože asymetrie je příliš malá. V druhém případě by slabší samec ztratil ústupem příliš mnoho, a proto bojuje se značnou motivací.

Velká motivace může někdy způsobit porážku i fyzicky zdatnějšího soupeře (Grafen 1987). Zpěv tak může reflektovat kompetiční potenciál a motivaci samců. Ovlivňuje tím průběh interakcí, čímž se podílí na udržování a obhajobě teritorií.

Pokud ptačí zpěv funguje jako signál kompetiční kvality / motivace jedinců, musí být nějak zajištěna věrohodnost informace, již nese. Systém je chráněn proti nepravdivé signalizaci formou poplatku, který si slabší jedinci nemohou dovolit (Zahavi 1975). Existuje množství "hypotéz" vysvětlujících fungování takového mechanismu v případě zpěvu. Jednou z nich je například hypotéza vývojového stresu (developmental stress hypothesis), která předpokládá závislost vývoje mozkových hlasových center na dostatku potravy v raných fázích vývoje (Nowicki et al. 1998). Samec schopný kvalitního zpěvu tak ukazuje na schopnost svých rodičů zajistit mu dostatek zdrojů v kritickém období, a tedy na vlastní geny vhodné pro výchovu potomstva. Další hypotéza předpokládá, že samotná energetická nákladnost zpěvu znemožňuje méně kvalitním ptákům investici do náročné hlasové produkce. Některé studie tuto hypotézu podporují (Ward et al. 2003, Oberweger a Goller 2001), jiné ale zpochybňují (např. Gaunt et al. 1996). Samotná produkce zpěvu však může být energeticky náročná, nebo může být spojena s náklady i nepřímo. Zpívající ptáci například nemohou při zpěvu přijímat potravu nebo se vystavují predaci (Gil a Gahr 2002). Třetí hypotéza navrhuje, že určité signály (tzv. konvenční) nejsou náročné samy o sobě, ale jejich použití může vyvolat zvýšenou agresi ze strany ostatních samců. Samci s nižší kompetiční kvalitou, kteří by nepravdivě takový signál použili k zastrašování soupeřů, by pak museli čelit reakcím kompetičně kvalitnějších samců (Gil a Gahr 2002).

Práce, které se věnují funkci zpěvu v agresivních interakcích mezi samci, často kladou důraz na využití různých typů zpěvů během střetu (song matching, song switching) (Todt a Naguib 2000, Searcy a Beecher 2009). Samci mohou během interakce odpovídat stejným typem zpěvu, který použil jejich soupeř (song matching), nebo mohou přepnout na jiný typ zpěvu (song switching). Použití stejného typu zpěvu signalizuje motivaci k agresivnímu střetu, zatímco přepnutí na jiný typ zpěvu funguje spíše jako signál submisivity a má agresivnímu střetu předejít. (Todt a Naguib 2000). Někdy může být však i song switching signálem vyvolávajícím agresi (Searcy et al. 2000). Song matching a song switching jsou však strategie, které mohou využívat jen ptáci s komplexními repertoáry slabik a typů zpěvu. Oproti tomu ptáci s jednoduchými repertoáry jsou při regulování agresivních interakcí a odhadování kompetičních kvalit soupeře odkázáni na základní časové a frekvenční charakteristiky zpěvu, jako je délka, frekvence, rychlost zpěvu (syllable rate), překrývání zpěvu (overlapping) apod.

Velká pozornost byla věnována rozdílům v načasování zpěvů během interakcí (song alternating, song overlapping). Při vokální interakci se samci často svými zpěvy snaží nepřekrývat (alternating). Taková komunikace umožňuje určení rolí posluchač vs. zpívající samec, čímž je zajištěna plnohodnotná výměna signálů. Načasování zpěvů mezi samci pak může vypovídat o motivaci, vzrušení, nebo sociálním postavení. Pokud si samci “skákají do řeči“, tedy se navzájem překrývají, jedná se o overlapping. Slouží pravděpodobně jako výzva soupeře, případně jako zastrašení. (viz review Todt a Naguib 2000, Searcy a Beecher 2009).

Příkladem signálu kompetiční kvality může být frekvence zpěvu. Frekvence zpěvu často negativně koreluje s velikostí těla (viz review ten Cate et al. 2002). Protože výsledek střetu je často dán velikostí těla (u pěvců viz Jonart et al. 2007), může frekvence sloužit jako index velikosti, potažmo schopností soupeře. Frekvence části zpěvu vlaštovky obecné koreluje s hmotností samců (Galeotti et al. 1997). Playback stimulu o nižší frekvenci způsobil ústup majitele teritoria u sýkory černošedé (*Poecile atricapillus*) (Shackelton a Ratcliffe 1994), což naznačuje, že nižší frekvence zpěvu u tohoto druhu funguje jako signál kompetiční kvality.

Dalším signálem kompetiční kvality může být hlasitost zpěvu. Samci kosa (*Turdus merula*) reagují více na hlasitý zpěv (Todt 1981). Samec ale z konfliktu odstoupí, pokud je mu po delší dobu přehráván stimul hlasitější, než je jeho vlastní (Dabelsteen 1981). Při vokální interakci zvyšuje slavík (*Luscinia megarhynchos*) hlasitost zpěvu o 5 dB, což je mnohem více než při konfrontaci se zpěvem jiného druhu (Brumm a Todt 2004).

Signalizace kompetiční kvality může být rovněž spojena s produkcí náročných slabik. Například samci lindušky horské (*Anthus spinoletta*) s větším počtem snarr elementů ve zpěvu jsou těžší a jejich teritoria nejsou překrývána teritorií jiných samců. Snarr element tak může varovat ostatní samce před samci kvalitními (Rehsteiner et al. 1998).

Také délka zpěvu může být ukazatelem kompetiční kvality samců. Subadultní a adultní jedinci rehka (*Phoenicurus ochruros*) mají rozdílné délky určitých částí zpěvu. Dospělí samci pak útočí více na delší zpěvy charakteristické pro dospělé, než na kratší zpěvy. U subadultních jedinců je tomu naopak (Cucco a Malacarne 1999). Počet impulzů v konkrétní části zpěvu (rattle), a tedy jeho celková délka u vlaštovky (*Hirundo rustica*), koreluje s množstvím testosteronu a může tak signalizovat agresivitu jedinců (Galleotti et al. 1997). Samci dlaskovce modrého (*Passerina caerulea*) používají delší zpěv (více elementů ve zpěvu) v průběhu agresivnějších interakcí a současně na něj také agresivněji reagují. Starší jedinci přitom zpívají delším zpěvem než mladí (Lattin a Ritchison 2009). U pěnice hnědokřídlé (*Sylvia communis*) reagují samci více na dlouhý zpěv (Balsby a Dabelsteen

2001). Reakce samců koňader (*Parus major*) na zpěv narušitele teritoria pozitivně koreluje s délkou jeho zpěvu (McGregor a Horn 1992).

Rychlost, s jakou pták zpívá (syllable rate), je další důležitou charakteristikou akustické komunikace. Samci zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) reagují méně na rychlý zpěv než na zpěv pomalý (počet elementů ve zpěvu v čase). Podle autorů by rychlý zpěv mohl znamenat nebezpečnějšího soka, který odradí ostatní od konfliktu (Cardoso et al. 2007). Je ovšem možná i opačná interpretace. Také samci střízlíka páskovaného (*Thryothorus pleurostictus*) rozlišují mezi rychlým a pomalým trylkem. Rychlejší trylek vyvolává rychlejší reakci (Illes et al. 2006).

Pokud chceme porozumět roli zpěvu v samčích interakcích, musíme hledat souvislosti mezi zpěvem, chováním při interakcích a současně fyzickými, případně jinými kvalitami (teritorium) jedinců. Recentní studie se zpravidla zaměřily „jen“ na dílčí otázky, a tak poskytují neúplné informace, jejichž interpretace je problematická. Další výzkumy by se tedy měly zaměřit na odhalování širších souvislostí samčích vokálních interakcí. Klíčem pro potvrzení základních hypotéz by měly být jednotné metodické přístupy a vhodně zvolené druhy pro studium.

Budníček menší (*Phylloscopus collybita*) je drobný hmyzožravý pěvec z čeledi Sylviidae s palearktickým areálem. Mezi středoevropskými ptáky patří k nejběžněji hnízdícím druhům všech typů lesů i rozptýlené zeleně. Monotónní zpěv budníčka tvoří v podstatě jen neustále se opakující velice podobné slabiky, dobře známé „cilpcalp“. Vzhledem k vysoké početnosti a silné teritorialitě je budníček menší ideálním modelovým organismem pro studium komunikačních signálů u pěvců s uniformním zpěvem. Navíc lze výsledky srovnávat s příbuzným budníčkem větším, jehož zpěv je mnohem složitější. Protože je hlasový projev budníčka menšího tak jednoduchý, je možné předpokládat, že selekce upřednostňovala jedince schopné dosahovat fyziologických mantinelů hlasové produkce, než ptáky rozvíjející nějakým způsobem různorodost vokalizace v podobě repertoárů. McGregor (1988) již zkoumal vliv playbackové nahrávky na délku zpěvu budníčka menšího. Předpokládal, že pokud délka zpěvu je signálem kvality samců, budou jejich zpěvy po provokaci nahrávkou delší, protože se samci budou snažit dosahovat svých limitů. Zjistil však, že zpěvy byly naopak po provokaci nahrávkou spíše kratší. Jeho předpoklad však nemusí být správný. Martin-Vivaldi et al. (2004) zjistili, že rovněž délka fráze dudka se při interakci zkracuje, nicméně délka fráze v playbackem neovlivněných zpěvech pozitivně korelovala s hmotností samců a s intenzitou jejich reakce v playbackových experimentech.

Předkládaná práce je součástí širšího projektu, který se zabývá významem různých parametrů zpěvu v agresivních interakcích u budníčka menšího.

Cílem této práce bylo zjistit:

- 1) Koreluje délka a rychlost zpěvu s fyzickými parametry jednotlivých samců? Mohou tedy sloužit k odhadu fyzických kvalit soupeřů?
- 2) Ovlivňuje délka a rychlost zpěvu intenzitu reakce samců testovaných v experimentech?

2. Metodika

2.1. Studovaný druh

Budníček menší patří mezi nejmenší zástupce pěnicovitých (*Sylviidae*) v Evropě (7-9g). Areál rozšíření zahrnuje Kanárské ostrovy, severní Afriku, celou Evropu a sahá až na východní Sibiř. Ve střední Evropě zimuje jen ojedinele. Většina evropských ptáků táhne do středomoří a do Afriky. Početnost v ČR je odhadována na 900-1800 tisíc hnízdících párů (Šťastný et al. 2006). Na naše hnízdiště se budníčci vrací především v druhé polovině března, podobně tomu je i ve Velké Británii, kde byly prováděny klíčové behaviorální studie. Načasování přiletu samic je zpravidla opožděno týden až čtrnáct dní po přiletu prvních samců. Přibližně poslední týden v březnu začínají samci soupeřit o teritoria. Ta se ustálí v období od konce března do poloviny dubna (Rodrigues 1998b). Na začátku dubna dochází k poklesu interakcí mezi samci a k prvním stavbám hnízd. Toto období je označováno jako preferilní období. Protože místo hnízdění vybírá samice, dojde v této době asi u třetiny ptáků ke změně teritorií. 29% hnízd je mimo původní teritorium samců. Od poloviny dubna začínají být samice fertlní a dochází tedy ke kladení vajec. Dobu fertility lze vymezit jako dobu začínající devět dní před snesením prvního vejce a končící tři dny poté (Rodrigues 1996b). V tomto období dochází k mírnému zmenšení teritorií (Rodrigues 1998b). První mláďata přicházejí na svět začátkem května. Inkubace trvá 11-16 dní. Rodiče krmí 9-16 dní. 33-75% párů se snaží zahnízdit podruhé, i když vyhnízdlily úspěšně. Druhá vlna hnízdění začíná přibližně koncem května. V krajních případech se objevují poslední mláďata ještě v první polovině srpna (Rodrigues a Crick 1997).

Hlasová aktivita samců začíná přibližně v druhé polovině března, tedy v době utváření teritorií. Vrchol sezónní vokální aktivity samců (délka zpěvu, doba strávená zpěvem) nastává v době fertility samic, době kladení a postfertlní periodě (Rodrigues 1996). Po nakladení vajec, ale ještě i při krmení mláďat je tedy vokální aktivita samců poměrně vysoká. Zjištěná míra polygynie se pohybuje kolem 25% (Rodrigues 1996). Mimopárové kopulace (EPC) jsou poměrně vzácné (5% kopulací) (Rodrigues 1996).

2.2. Studijní plocha

Výzkum byl prováděn na bývalém tankodromu na severozápadním okraji Českých Budějovic. Studijní plocha zahrnovala přibližně 1 km² terénu. Na ploše dominují často podmáčené travnaté porosty, fragmentální lesíky (*Populus sp.*, *Betula sp.*, *Quercus sp.*) a křoviny (především *Salix sp.*). Zastoupeny jsou také vodní plochy.

Lokalita byla pravidelně navštěvována od první poloviny března. V březnu a dubnu byli ptáci pravidelně sčítáni. Jejich pohyb a místa, odkud zpívali, jsem zaznamenával do podrobné mapy lokality. První budníčci byli zjištěni 25.3., kdy se na lokalitě pohybovalo přibližně 5 samců. K nejmasovějším příletům došlo na samém konci března. Již 2.4. na tankodromu zpívalo přibližně 56 samců. Na základě těchto záznamů byla stanovena přibližná teritoria. Celkovou početnost budníčků menších na studované ploše jsem odhadl na cca 80 zpívajících samců.

Samotné experimenty a odchty byly prováděny v době od 22.4. do 3.5. Tato doba odpovídá nejvyšší hlasové aktivitě samců v průběhu sezóny (fertilní a postfertilní období) (Rodrigues 1996). Pokusy jsem prováděl zpravidla od východu slunce (cca 5:30) do 10. hodiny dopoledne.

2.3. Příprava experimentálních stimulů

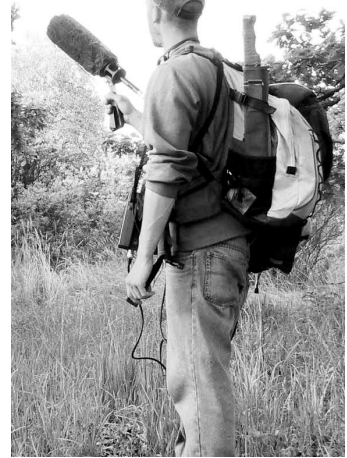
Vzhledem k tomu, že mě zajímal vliv délky zpěvu (tzn. počet slabik v jednom zpěvu) a rychlost zpěvu (tzn. počet slabik za určitý časový interval), byly pro experimenty připraveny čtyři různé stimuly. Základem pro úpravu zpěvů se stal minutový úsek zpěvů od dvanácti různých jedinců nahraných v letech 2005 a 2006. Každý z těchto zpěvů byl:

- a) prodloužen o tři slabiky a zrychlen zkrácením intervalů mezi slabikami o 0,04 sekund
- b) prodloužen o tři slabiky a zpomalen prodloužením intervalů mezi slabikami o 0,04 sekund
- c) zkrácen o 3 slabiky a zrychlen zkrácením intervalů mezi slabikami o 0,04 sekund
- d) zkrácen o 3 slabiky a zpomalen prodloužením intervalů mezi slabikami o 0,04 sekund
- e) jako kontrola ponechán nezměněn

Tímto způsobem vzniklo 5 x 12 stimulů. Prodloužení / zkrácení zpěvu bylo provedeno tak, že jsem zdvojnásobil, případně odstranil úsek od 3.-5. slabiky v každém zpěvu (odpovídá přibližně směrodatné odchylce tohoto parametru v populaci - viz tabulka 3). Manipulovány nebyly první dvě slabiky, protože bývají odlišné od ostatních slabik (nižší intenzita, odlišný tvar). Zrychlení / zpomalení bylo provedeno manipulací intervalu mezi slabikami o 0,04 s, což odpovídá přibližně polovině rozdílu mezi maximální (0,28 s) a minimální (0,20 s) hodnotou v populaci.

2.4. Provedení pokusů

Každý experiment se skládal ze tří částí. Před samotným pokusem byl pták bez vyrušení nahráván přibližně pět minut (Obr.1). Během této doby jsem podchytil nejméně 15 samostatných zpěvů následně pokusovaného jedince. Akustický záznam před pokusem se nepodařilo pořídit u 16 z 60 pokusovaných samců. Účelem této části bylo podchytit normální zpěv neovlivněný interakcí. Druhá část pokusu byla experimentální (Obr.2). Každému jedinci byl po dobu pěti minut uvnitř teritoria přehráván jeden náhodně vybraný experimentálně



Obr.1: Nahrávání zpěvu.

změněný zpěv. V průběhu pokusu byla reakce samce zaznamenávána na diktafon. Sledovány byly tyto parametry: čas strávený ve vzdálenosti < 2 m od reproduktoru, počet přeletů a čas strávený útoky (kontakt s reproduktorem). Rovněž jsem sledoval latence jednotlivých typů chování. Třetí část zahrnovala opětovné pětiminutové nahrávání testovaného jedince bez playbacku. Z 60 testovaných jedinců se nepodařilo po pokuse nahrát 17 samců. Pokud byl pokus významně rušen nějakým faktorem (nejčastěji vnitrodruhová interakce s jiným samcem), případně došlo k selhání vybavení apod., pokus byl přerušen a vyřazen. Z těchto důvodů bylo nutné 16



Obr.2: Útok budníčka na reproduktor.

experimentů opakovat, tentokrát však bez nahrávání spontánního zpěvu a zpěvu po interakci. Pokusy nebyly prováděny za deštivého, případně příliš větrného počasí. Po každém experimentu byl pták odchycen do nárazové sítě. Následovala měření tělesných parametrů a označení jedinců barevnými kroužky, aby nedošlo k nahrávání, případně testování jednoho jedince vícekrát. Zpěv ptáků byl zaznamenáván na nahrávač MARANTZ PROFESSIONAL PMD660 směrovým mikrofonem SENNHEISER ME67. Experimentální stimuly byly přehrávány z reproduktoru JBL CONTROL 1 připojeného na discman PHILIPS.

2.5. Fyzická měření

Měření fyzických parametrů prováděl Pavel Linhart a data mi následně poskytl. Z 60 testovaných samců se jich podařilo odchytit 40. Měřila se délka, křídla, ocasu (obě pravítkem

s přesností na 0,5mm), tarsu, zobáku (Obr. 3) od špičky k lebce (obojí posuvným měřítkem s přesností na 0,1 mm). Ptáci byli dále zváženi pružinovou váhou Pesola (přesnost 0,1 g) a bylo stanoveno množství tuku (v okolí furculy a v oblasti břicha). Stupnice byla převzata od Kaisera (1993), který pro stanovení tučnosti u pěvců

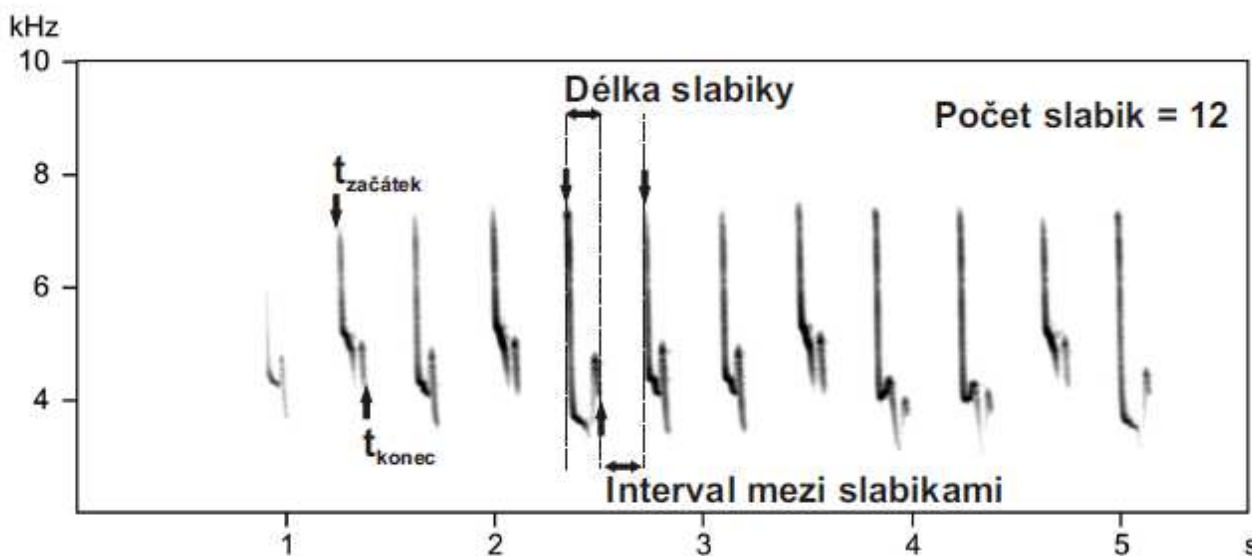


Obr.3: Měření délky zobáku.

používá 31 stupňů. Tučnost námi odchycených jedinců se pohybovala v rozsahu prvních osmi stupňů. Dále byla zaznamenána velikost prsních svalů podle tříbodové stupnice (Gosler 1991). Rovněž byl stanoven stupeň parazitace peří na pětibodové stupnici (Thompson et al. 1997). Obecně byl stupeň parazitace u testovaných samců velmi nízký (0-1).

2.6. Zpracování nahrávek

Každá nahrávka byla před samotným měřením vyčištěna „band-pass FIR“ filtrem v rozsahu 2,5 kHz – 9 kHz a každý zpěv byl zesílen na 90% maximální amplitudy. Měření zpěvů bylo prováděno automaticky v programu Avisoft SASLab Pro v. 5.0.07 (Specht 2002): funkce Automatic parameter measurement, single threshold = - 15dB, hold time = 100 ms). Měřené parametry byly: čas na počátku a na konci slabiky (Obr.4). Z těchto parametrů jsem spočítal délku každé slabiky a interval mezi slabikami. Slabiky, které byly špatně změřené (např. překryté zpěvem jiného druhu), jsem do dalších analýz nezahrnul. Současně jsem spočítal počet slabik v každém zpěvu. Z těchto dat jsem vypočítal průměrnou délku zpěvu a intervalu mezi slabikami pro každého ptáka.



Obr.4: Spektrogram ukazující strofu budníčka menšího s ukázkou měřených hodnot.

2.7. Statistické zpracování

Statistické analýzy byly prováděny v programu STATISTICA. Statistické metody použité k analýze nasbíraných dat byly: dvoustranný párový t-test (srovnání zpěvů před a po pokusu), faktoriální Anova s interakcemi (vliv stimulu na intenzitu reakce, vliv stimulu na délku a rychlost zpěvů po pokuse) a Pearsonova parametrická korelace (určení vztahu mezi hlasovými charakteristikami, reakcemi na stimul a fyzickými parametry ptáků). Jako charakteristiky intenzity reakce a fyzických parametrů ptáků byly použity kompozitní proměnné získané z analýzy hlavních komponent (PCA) (McGregor 1992).

3. Výsledky

3.1. Fyzické vlastnosti testovaných ptáků

Abych snížil počet proměnných pro nalezení vztahu mezi vlastním zpěvem a fyzickými parametry a odstranil jejich vzájemné korelace, provedl jsem se změřenými fyzickými vlastnostmi PCA (Body PCA, tab. 1). Získal jsem čtyři hlavní komponenty (eigenvalue > 1). Body PC1 korelovala nejvíce s velikostí křídla, ocasu, tarsu a váhou. Vysvětlovala 29% variability (eigenvalue = 2,88). Body PC2 korelovala nejvíce s tukem v oblasti furculy i břicha a s velikostí svalů. Vysvětlovala 20% variability (eigenvalue = 2,01). Body PC3 korelovala nejvíce s kondičním indexem (hmotnost/křídlo). Vysvětlovala 15% variability (eigenvalue = 1,45). Poslední hlavní komponenta (Body PC4) reflektovala stupeň parazitace peří. Vysvětlovala přitom 11% variability (eigenvalue = 1,07). Hodnoty Body PC1 až Body PC4 jsem následně použil jako charakteristiky fyzických vlastností do dalších analýz.

Tab.1: PCA fyzické parametry

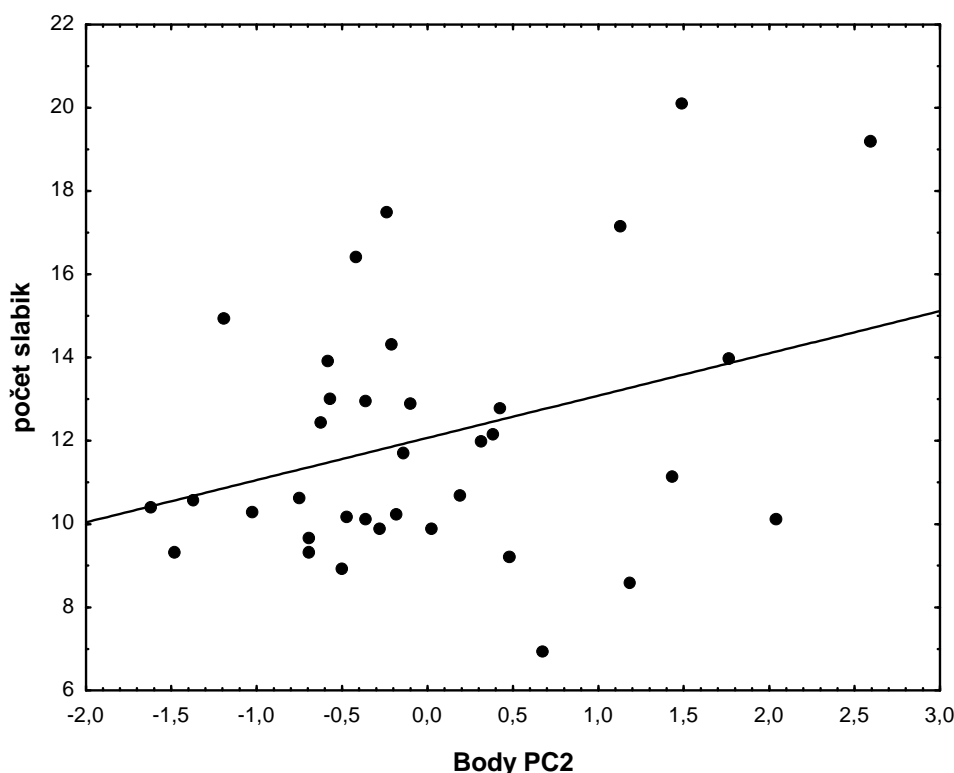
variable	Body PC 1	Body PC 2	Body PC 3	Body PC 4
vaha	0,70	-0,31	-0,50	-0,17
kridlo	0,92	0,19	0,16	-0,14
ocas	0,86	0,10	0,05	0,05
tarsus	0,71	-0,24	-0,04	0,25
zobak l	0,23	-0,21	-0,51	0,31
CI hmotnost/kridlo	-0,38	-0,53	-0,67	-0,01
peri	-0,14	-0,32	0,31	0,82
svaly	0,16	0,66	0,02	0,23
tuk F	-0,27	0,70	-0,35	-0,06
tuk B	0,01	0,67	-0,49	0,36
eigenvalue	2,88	2,01	1,45	1,07
% total variance	28,82	20,10	14,50	10,70

3.2. Korelace fyzických vlastností testovaných ptáků s jejich zpěvem

Zjišťoval jsem, jestli délka a rychlost zpěvů zaznamenaných před pokusem koreluje s fyzickými parametry ptáků vyjádřených čtyřmi hlavními komponentami. Jediná komponenta, která statisticky průkazně korelovala s nějakou charakteristikou zpěvu byla druhá komponenta (Body PC2). Body PC2 korelovala pozitivně s délkou zpěvu ($r = 0,33$, $p = 0,048$, $N = 36$, viz graf 1). S rychlostí zpěvu nekorelovala, žádná z hlavních komponent (tab.2).

Tab. 2: Korelace fyzický paramaterů a zpěvu

variable	pocet slabik	interval
Body PC1	$r=-,22$; $p=,203$	$r=-,05$; $p=,792$
Body PC2	$r=,33$; $p=,048$	$r=,15$; $p=,386$
Body PC3	$r=-,20$; $p=,253$	$r=,13$; $p=,461$
Body PC4	$r=,12$; $p=,498$	$r=,02$; $p=,923$



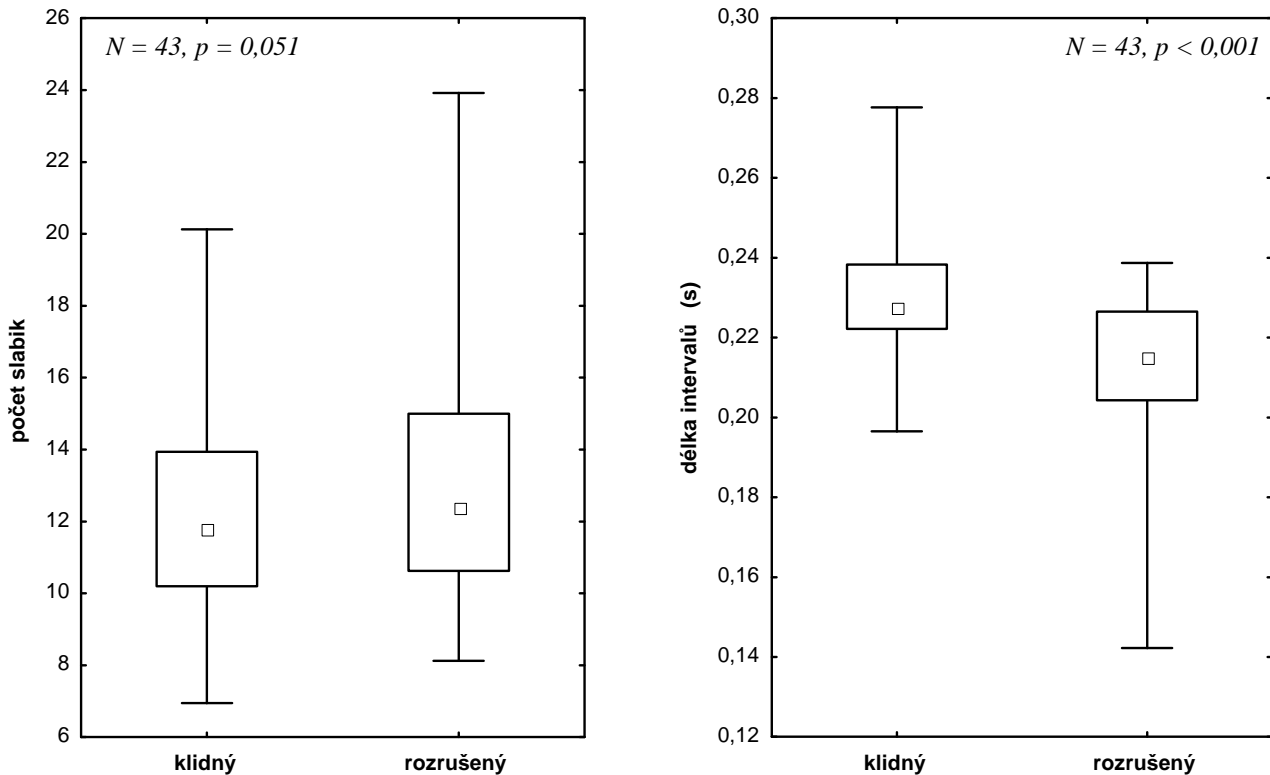
Graf 1: Korelace komponenty PC2 (tuk, svaly) s délkou zpěvu ($r = 0,33$, $p = 0,048$, $N=36$). Pro znázornění trendu byla použita přímka lineární regrese.

3.3. Rozdíly ve zpěvech testovaných ptáků před a po experimentu

Porovnával jsem, jak se liší zpěv ptáků před playbackovým pokusem a po playbackovém pokusu, kdy byl testovaný samec rozrušen (tab. 3, graf 2,3). Samci po simulované interakci signifikantně zkrátily intervaly mezi jednotlivými slabikami ve zpěvu ($t_{42} = 5,81$, $p < 0,001$). Samci měli rovněž tendenci zpěv prodlužovat ($t_{42} = -2,01$, $p = 0,051$).

Tab. 3: Srovnání zpěvů neovlivněných, ovlivněných a exp.nahrávek

zpěvy	délka zpěvu (poč.slabik) $\bar{x} \pm SD$	rychlost zpěvu (intervaly) $\bar{x} \pm SD$
před interakcí	12,28 ± 2,95	0,23 ± 0,02 (s)
po interakci	13,37 ± 3,68	0,21 ± 0,02 (s)
testovací stimul	10,57 ± 1,41	0,25 ± 0,02 (s)



Graf 2, 3: Zpěv samců před a po přehrávání experimentálních stimulů. Počet slabik reflektuje délku zpěvu samců. Rychlost zpěvu ukazuje délka intervalů mezi jednotlivými slabikami ve zpěvu. Boxplot zobrazuje medián, horní a dolní kvartil, min. a max. hodnoty (95%).

3.4. Vliv experimentálních stimulů na chování testovaných ptáků

Samci v pokusech reagovali na přehrávání stimulu intenzivně. K první reakci většinou došlo v 60 sekundě ($\bar{x} = 60,5s$, $SD = 45,1s$) po spuštění stimulu. Kromě jednoho samce se všichni přiblížili do vzdálenosti < 2 m, 32 ze šedesáti samců alespoň jednou zaútočilo na reproduktor. Ve vzdálenosti nižší než 2 m trávili samci průměrně 112s ($\bar{x} = 112,6s$, $SD = 53,6s$). Ptáci strávili útoky 13s ($\bar{x} = 13,1s$, $SD = 19,4s$). Průměrný počet přeletů nad

reproduktorem byl 14 ($\bar{x} = 14,6$, $SD = 9,3$). Během experimentu budničci prakticky nezpívali a ani se jinak hlasově neprojevovali.

3.4.1. Popis chování kompozitními proměnnými

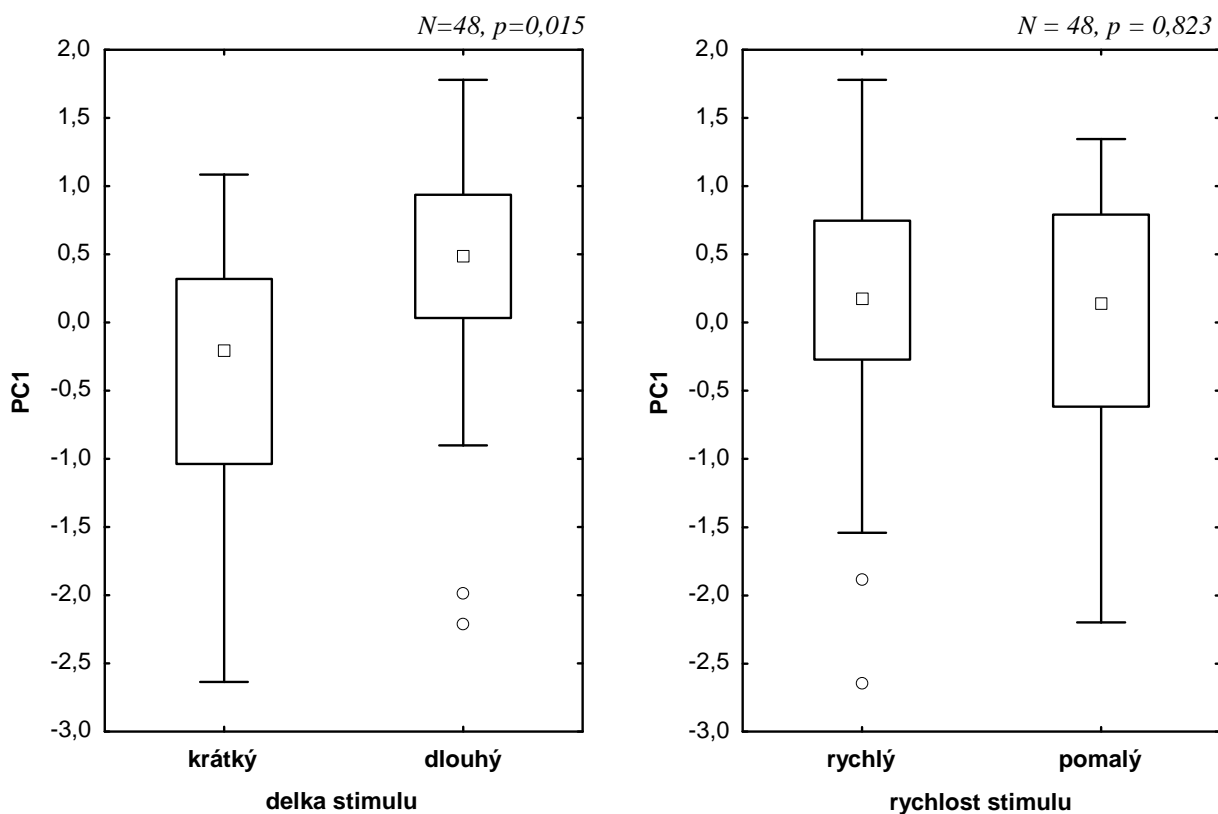
Abych snížil počet proměnných pro stanovení vlivu stimulů na intenzitu reakce a odstranil jejich vzájemné korelace, provedl jsem se sledovanými charakteristikami chování PCA (tab. 5). Získal jsem dvě hlavní komponenty (eigenvalue > 1). PC1 korelovala nejvíce s rychlostí přiblížení do 2 m a s časem stráveným ve vzdálenosti < 2m od reproduktoru. Vysvětlovala 44% variability (eigenvalue = 2,66). PC2 korelovala nejvíce s dobou strávenou útoky a počtem přeletů nad reproduktorem (tab. 5). Vysvětlovala 30% variability (eigenvalue = 1,81). Hodnoty PC1 a PC2 byly použity jako charakteristiky intenzity reakce v dalších analýzách.

Tab. 5: PCA reakce samců na stimul

variable	PC1	PC2
útoky	0,33	0,83
čas v < 2m	0,75	0,19
1. přelet	-0,70	0,51
1.útok	-0,65	-0,61
1.překročení 2m	-0,88	0,10
počet přeletů	0,56	-0,66
eigenvalue	2,66	1,81
% total variance	44,35	30,20

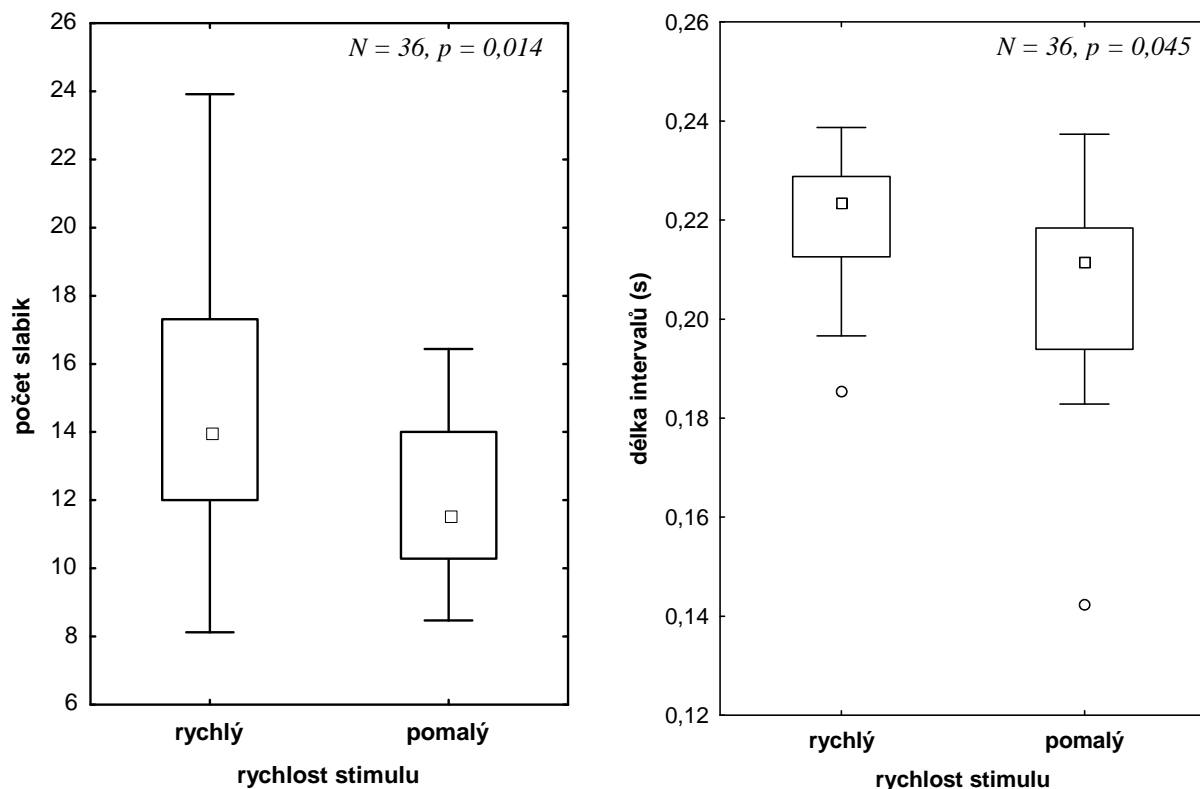
3.4.2. Vliv stimulů na intenzitu agresivní reakce a parametry zpěvu

Zjišťoval jsem, jestli se intenzita reakce liší v závislosti na přehrávaném stimulu. Intenzita reakce popsaná první hlavní komponentou (PC1) byla signifikantně ovlivněna délkou experimentálního stimulu. ($F_{1,47} = 6,47$, $p = 0,015$, graf 4). Samci více reagovali na dlouhý zpěv. Rychlost stimulu PC1 neovlivňovala ($F_{1,47} = 0,05$, $p = 0,823$, graf 5). Druhá hlavní komponenta (PC2) intenzity reakce nebyla ovlivněna ani délkou zpěvů ($F_{1,47} = 0,01$, $p = 0,985$) ani rychlostí zpěvu ($F_{1,47} = 2,41$, $p = 0,128$). Také jsem nenašel průkazný efekt interakce délky a rychlosti zpěvu ($F_{2,45} = 0,42$, $p = 0,522$).



Graf 4,5: Reakce samců na různě dlouhý a různě rychlý zpěv. PC1 reflektuje dobu strávenou v <2m od stimulu. Boxplot zobrazuje medián, horní, dolní kvartil, min., max. hodnoty (95%) a hodnoty extrémní (kruhy).

Také jsem zjišťoval jestli má délka, případně rychlost přehrávaného stimulu vliv na zpěv testovaného ptáka po pokuse. Po vystavení rychlému zpěvu samci zpívali zpěvy o větším počtu slabik ($F_{1,35} = 6,86$, $p=0,014$, graf 6), než při vystavení zpěvu pomalejšímu a zároveň zpívali pomaleji ($F_{1,35} = 4,37$, $p = 0,045$, graf 7). Délka pouštěného stimulu na rychlost zpěvu vliv neměla ($F_{1,35} = 1,14$, $p = 0,294$) a stejně tak neovlivnila ani délku zpěvu po interakci ($F_{1,35} = 0,084$, $p = 0,774$). Efekt interakce délky zpěvu stimulu a rychlosti zpěvu stimulu nebyl průkazný v případě vlivu na délku zpěvu ($F_{1,35} = 0,245$, $p = 0,624$) ani na rychlost zpěvu po pokuse ($F_{1,35} = 0,103$, $p = 0,317$).



Graf 6,7: Vliv rychlosti stimulu na zpěv samců po experimentu. Délku zpěvu samců reflektuje průměrný počet slabik ve zpěvu samců. Rychlost zpěvu reflektuje průměrná délka intervalu mezi slabikami. Boxplot zobrazuje medián, horní, dolní kvartil, min., max. hodnoty (95%) a hodnoty extrémní (kruhy).

3.4.3. Korelace zpěvu s intenzitou agresivní reakce

Zjišťoval jsem také, jestli délka a rychlost zpěvu zaznamenané před pokusem koreluje s intenzitou agresivní reakce ptáků vyjádřenou dvěma hlavními komponentami (PC1, PC2). S PC1 nekorelovala ani délka zpěvu ($r = -0,04$, $p = 0,808$, $N = 44$), ani rychlost zpěvu ($r = -0,10$, $p = 0,574$, $N = 44$). Korelace s PC2 také nevyšla průkazně ani pro délku zpěvu ($r = 0,04$, $p = 0,833$, $N = 44$), ani pro rychlost zpěvu ($r = -0,07$, $p = 0,688$, $N = 44$).

4. Diskuse

4.1. Korelace fyzických parametrů a vlastností zpěvu

Z kompozitních proměnných (PCA) fyzických parametrů samců korelovala se zpěvem jen jedna proměnná, reflektující množství tukových zásob a svaly na hrudi. Ptáci tučnější a svalnatější používali delší zpěvy. Lipidy tvoří hlavní energetickou zásobu u ptáků. Ptáci spotřebovávají značné množství energie při běžných aktivitách a na udržení vysoké tělesné teploty. Velikost energetických zásob tedy určuje dobu, jakou bude jedinec schopen čelit fyziologickému stresu (hladovění, chlad, nadměrná aktivita) (review Blem 1990). Množství energetických zásob je přitom úzce závislé na podmínkách prostředí a pravděpodobně vypovídá o množství potravy, kterou mají ptáci k dispozici. U velmi malých druhů by proto mohlo množství tuku být lepším ukazatelem kondice než běžné kondiční indexy (délka křídla / hmotnost, délka tarsu/hmotnost). Tradiční kondiční indexy mohou jen velmi málo ukazovat nadbytek potravy, obzvláště v době hnízdění, kdy jsou tukové zásoby menší než při migraci, protože celková hmotnost těla je nejvíce ovlivněna délkou křídla a ocasu, případně velikostí kostry (tarsus) (Gosler et al. 1998). Vzhledem k tomu, že budničci omezují své potravní aktivity výlučně na vlastní teritorium (Rodrigues 1998b), může množství tuku, potažmo tedy délka zpěvu, reflektovat kvalitu teritoria, případně i kvality vlastníka, který dokáže hodnotné teritorium udržet a/nebo využít. Každopádně délka zpěvu by mohla informovat o dobré okamžité kondici jedince a v důsledku i jeho kompetiční schopnosti.

Existuje řada důkazů, že množství tuku hraje významnou roli nejen při migraci (Lindstrom et al. 2002), ale také v reprodukci (Esler a Grand 1994, Morrison a Hobson 2004) a přežívání ptáků (Morrison et al. 2007). Může také souviset se sociálním postavením (Gosler 1996). Množství nashromážděného tuku může také ovlivňovat riziko predace (Mcleod et al. 2005, Cimprlich a Moore 2006). Hodnocení množství tuku jako ukazatele kondice/kvality samců však bylo v dosavadních pracích opomíjeno.

Velikost prsních svalů není parametrem, který by byl v behaviorálních studiích běžně užíván. Podle Goslera (1991) vypovídá o zásobách proteinů, pak by její význam mohl být obdobný jako u tukových zásob.

Existuje řada studií, jež se zabývaly vztahem vokalizace a fyzických parametrů (např. Lampe a Espmark 1994, Parker et al. 2006). Některé z nich rovněž objevily pozitivní korelaci délky zpěvu a kondice. Samci dudka (*Upupa epops*) s relativně delšími zpěvy přilétají dříve ze zimovišť a jsou v lepší kondici (váha/délka tarsu) (Martin-Vivaldi et al. 1998). U pěvců přímá korelace kondice a délky zpěvu zatím doložena nebyla. V studii na sýkoře koňadře

(Lambrechts a Dhondt 1986) délka zpěvu nekorelovala s žádným fyzickým parametrem (sledovány byly ovšem jen váha, křídlo, délka tarsu, ale nikoliv kondice). Délka zpěvu však korelovala se sociálním postavením v zimních hejnech. Dominance v zimních hejnech přitom ovlivňuje přežití a kondici koňader (De Laet 1985). Tito dominantní samci si pak mohli díky lepším startovním podmínkám nebo přístupem k lepším teritoriím udržet svou lepší kondici i v časném jaru, kdy Lambrecht a Dhondt (1986) zpěvy koňader nahrávali. Rovněž stáří může mít vliv na délku zpěvů. Starší samci rehků domácích prodlužují určité části zpěvu (Cucco a Malacarne 1999). Podobně starší samci dlaskovce modrého mají delší zpěvy (Lattin a Ritchison 2009). Starší samci mohou být přitom obratnější při získávání potravy (Morrison et al. 1978) nebo zkušenější při výběru a udržení teritoria (Ralph a Pearson 1971, Hill 1988), což by mohlo ovlivnit jejich kondici a následně délku jejich zpěvu.

I výsledky dalších prací, které se délkou zpěvu zabývaly, je možné interpretovat z hlediska kondice, případně jiných fyzických kvalit testovaných ptáků. Samci sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) s dlouhým tarsem mají tendenci zpívat delší strofy ve zpěvu, ty tedy mohou být ukazatelem velikosti samců (Parker et al. 2006). Samci lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) zpívající dlouhým zpěvem mají více HSPs (heat shock proteins), jež hrají důležitou úlohu v rezistenci vůči stresu. Délka zpěvu tak může ukazovat schopnost samce vypořádat se s podmínkami prostředí (Garamszegi et al. 2006).

Větší délka zpěvu může být i přímým ukazatelem větších kompetičních schopností, které následně vedou k získání lepšího teritoria, větší pravděpodobnosti jeho uhájení apod. To naznačuje práce Galleottiho et al. (1997) na vlaštovce obecné. Délka specifické části zpěvu u ní koreluje s množstvím testosteronu v krvi. Jedinci s větším množstvím testosteronu jsou obecně agresivnější (Saino a Moller 1995, Owen-Ashley a Butler 2004). U savců je navíc znám vliv testosteronu na tvorbu svalové hmoty (Bhasin et al. 1996, Hartgens a Kuipers 1996). Některé studie určitou závislost svalů na hladině testosteronu ukazují i u ptáků (Buttemer et al. 2008). U sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) však hladina testosteronu nekorelovala s kondicí, jež byla odvozena z velikosti tarsu a hmotnosti (Foerster et al. 2002). Některé studie nicméně ukazují vztah testosteronu a hlasové produkce samců (Van Duyse et al. 2002, Foerster et al. 2002).

Na základě uvedených studií a nasbíraných dat lze shrnout, že délka zpěvu u budníčka menšího je ukazatelem kondice vyjádřené množstvím podkožního tuku a svalů. Pokud nemá jedinec nouzi o potravní zdroje, může si dovolit trávit více času jinými aktivitami, než je shánění potravy, a má tak možnost více zpívat (Gil a Gahr 2002). Dlouhé zpěvy rovněž

mohou znamenat větší energetický výdej (viz review Gil a Gahr 2002) a jen jedinci v dobré kondici by měli být schopni produkovat dlouhé zpěvy opakovaně..

Rychlost zpěvu nekorelovala s žádnou z kompozitních proměnných, a tak pravděpodobně nereflektuje samčí fyzické kvality. Studií, jež by se zabývaly vztahem rychlosti zpěvu (syllable rate) a fyzických parametrů, je velice málo. Gil et al. (2001) zjistili, že rychlost zpěvu roste s věkem u blízce příbuzného budníčka většího. Rychlost zpěvu však bývá nejčastěji spojována s náročností produkce z hlediska koordinace svalového aparátu syringu (Podos 1997, Ballentine et al. 2004) a u kanára (*Serinus canaria*) bylo prokázáno, že je sama o sobě významným parametrem samičího výběru (Draganoiu et al. 2002). Zřejmě však neodráží vlastnosti významné pro samčí kompetici. Alespoň samci budníčka menšího nepoužívají rychlost zpěvu jako indikátor fyzických kvalit svých soupeřů.

4.2. Změny parametrů zpěvu před a po playbackovém experimentu

Po akusticky simulovaném narušení teritoria samci prokazatelně zrychlili zpěv. Rovněž měli tendenci zpěv prodlužovat (statisticky však neprůkazně). Podobné tendence v délce zpěvu budníčka popisuje McGregor (1988) ve svých experimentech. Současně se však pozastavuje nad zkrácením zpěvu samců při samotném přehrávání stimulů. V našich experimentech budníčci při přehrávání zpěvu prakticky nezpívali a znovu začali až po jeho vypnutí. V kontrastu s tím například sýkora uhelníček (*Parus ater*) přestává zpívat naopak až po vypnutí experimentálního stimulu (Adhikerana a Slater 1993). Rovněž samci sýkory koňadry zpívající dlouhé strofy před interakcí je při vystavení playbacku ještě prodlouží. Jedinci s krátkými strofami je naopak zkrátí (Lambrechts a Dhondt 1987). Podobně studie Langemanna et al. (2000) ukazuje schopnost koňader délku zpěvu během interakce výrazně měnit. Také staří samci dlaskovce (*Passerina caerulea*) zpívají zpěv o větším počtu slabik během agresivních interakcí. Delším zpěvem se samci mohou snažit překrývat zpěv svých soupeřů (overlapping), což lze považovat za agresivní signalizaci (Lattin a Ritchison 2009). Modulace délky zpěvu u koňadry a dalších druhů tak zřejmě slouží jako aktivní prostředek komunikace v agresivních interakcích. V mých experimentech však budníčci délku ani rychlost zpěvu k regulaci agresivních interakcí nepoužívali, protože během přehrávání stimulu téměř nezpívali. Domnívám se, že samci při playbacku nezpívali kvůli tomu, že stimulu považovali za velmi hrubé narušení teritoria, které vyvolalo rovnou vysoce agresivní odpověď, aniž by se rezidentní samec pokoušel o nějakou komunikaci. Příčinou by mohla být vysoká denzita budníčků na sledované lokalitě. Teritoria jsou zde malá a bezprostředně

navazují. Objevení se nového samce (přehrávaný zpěv nebyl testovaným ptákům znám) by v takových podmínkách mohl znamenat bezprostřední ohrožení.

Hodnověrnou interpretaci změn délky a rychlosti ve zpěvech samců před a po experimentu ztěžuje to, že tento parametr nebyl dosud soustavně studován. Zvýšení rychlosti bych byl v pokušení interpretovat jako projev rozrušení. Dýchací pohyby a vokalizace jsou synchronizované (Suthers 2004). Pták, který dýchá rychleji v důsledku stresu, by měl rychleji i zpívat. Na druhou stranu jedinec čelící stresu je sice nucen k větší dechové frekvenci, zároveň však nemusí být nucen produkovat slabiky s každým nádechem. Naopak si myslím, že by maximální rychlostí zpěvu při interakci zbytečně ztrácel energii potřebnou pro překonání stresových podmínek. Studie, zabývající se vlivem samčí interakce na zpěv v závislosti na dechové frekvenci, mi není známa. Zajímavá je poměrně nevýrazná změna délky zpěvu, která by mohla být dalším dokladem její závislosti na fyzické kondici.

4.3. Vliv délky a rychlosti přehrávaného zpěvu na intenzitu fyzické agrese při playbackovém experimentu

V souladu s počátečním předpokladem jsem zjistil, že budníčci reagují intenzivněji na dlouhé zpěvy. Podobně dlaskovec modrý (*Passerina caerulea*) reaguje více na dlouhý zpěv (Lattin a Ritchison 2009). Stejně tak dlouhý zpěv vyvolává silnější reakci u pěnice hnědokřídlé (*Sylvia communis*) (Balsby a Dabelsteen 2001) a sýkory uhelníčka (*Parus ater*) (Adhikerana a Slater 1993). Intenzivnější reakce na určitý stimul je obecně interpretována tak, že daný stimul představuje pro držitele větší hrozbu (Searcy a Beecher 2009). V případě budníčka menšího delší zpěv zřejmě představuje komeptičně kvalitnějšího samce (v lepší kondici) a tím pádem i větší riziko ztráty teritoria pro testovaného jedince. V takovém případě bychom ale rovněž předpokládali, že i testovaní samci s delšími zpěvy budou v playbackových experimentech reagovat intenzivněji. To bylo u jiných ptáků prokázáno. Například u sýkory koňadry sice dlouhé a krátké zpěvy nevyvolávají odlišnou odpověď, ale samci s delšími zpěvy reagují intenzivněji (McGregor a Horn 1992). Rovněž u dudka reagují samci s delšími zpěvy intenzivněji (Martin-Vivaldi et al 2004). U budníčka menšího jsem ale podobný vztah neprokázal. Intenzita reakce testovaných samců s délkou jejich zpěvu nijak nekorelovala. Ke stejnému výsledku došel u budníčka menšího McGregor (1988), který používal nemanipulované stimuly. V mém případě by to mohlo být způsobeno vysokou motivací všech testovaných samců, kterou dokládá mimořádná agresivita interakcí, projevující se obecným výskytem fyzických útoků i absencí „pěveckých soubojů“.

Oproti původnímu očekávání rychlost zpěvu neměla na intenzitu fyzické agrese samců budníčka průkazný vliv. Studií, které se zabývají vlivem rychlosti zpěvu na agresivní reakce, je velmi málo. Samci zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) reagovali v laboratorních podmínkách méně na rychlejší zpěv (Cardoso et al. 2007). U střízlíka páskovaného (*Thryothorus pleurostictus*) vyvolávalo přehrávání rychlých trylků rychlejší reakci samců (Illes et al. 2006). Ačkoliv reakce byla opačná, byla rychlost zpěvu v obou případech interpretována jako signál představující větší hrozbu. U budníčka se rychlost zpěvu mění v průběhu interakce, nicméně nenašel jsem žádný důkaz o tom, že by rychlost zpěvu ovlivňovala intenzitu fyzické agrese.

4.4. Vliv délky a rychlosti přehrávaného zpěvu na parametry zpěvu po playbackovém experimentu

Zpěv testovaných ptáků po playbackovém experimentu ovlivňovala jen rychlost přehrávaného zpěvu. Zpěv samců po experimentu byl pomalejší a delší, pokud jim byl přehráván rychlý stimulus a rychlejší, kratší po stimulu pomalejším. Délka přehrávaného stimulu neměla průkazný vliv ani na rychlost, ani na délku zpěvu testovaných samců. Tyto výsledky jsou alespoň na první pohled vnitřně rozporné. Obecné zrychlení a prodloužení zpěvu po playbackovém experimentu ukazuje na to, že oba parametry odrážejí větší vzrušení a/nebo motivaci testovaného ptáka. Tomu by odpovídalo, že rychlý playback následný zpěv prodlužuje více než pomalý, nikoliv však to, že rychlý playback zrychluje zpěv méně než pomalý. Jako vysvětlení, ovšem vysoce spekulativní, se snad nabízí jen to, že testovaný jedinec v případě rychlého playbacku nechce konflikt eskalovat, neboť by mohl přerůst ve fyzickou agresi. Zároveň však chce prodloužením zpěvu ukázat svoji fyzickou kondici a připravenost případnou agresi odrazit. Každopádně je zřejmé, že rychlost zpěvu má ve vnitropohlavní komunikaci budníčka menšího nezpochybnitelný význam nikoliv však jako indikátor samčích vlastností, ale jako konvenční signál..

4.5. Shrnutí

Délka zpěvu korelovala pouze s velikostí prsních svalů a tukových zásob. Rychlost zpěvu nekorelovala s žádným fyzickým parametrem. Délka zpěvu tak může být indikátorem kondice, zatímco rychlost zpěvu zřejmě o fyzických kvalitách nevyovídá. Samci reagovali více na dlouhé zpěvy, ty tedy mohou představovat nebezpečnějšího soka. Délka zpěvu by pak

představovala kompetiční vlastnosti. Rychlost přehrávaného stimulu významně ovlivňuje zpěv po experimentu. Rychlost tak zřejmě signalizuje motivaci interagujících samců.

5. Literatura

- ADHIKERANA, A. & SLATER, P., 1993.** Singing interactions in coal tit, *Parus ater*: an experimental approach. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 46(6), 1205-1211.
- BALLENTINE, B., HYMAN, J. & NOWICKI, S., 2004.** Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 15(1), 163-168.
- BALSBY, T. & DABELSTEEN, T., 2001.** The meaning of song repertoire size and song length to male whitethroats *Sylvia communis*. *BEHAVIOURAL PROCESSES*, 56(2), 75-84.
- BHASIN, S., Storer, T.W., Berman, N., Callegari, C., Clevenger, B., Phillips, J., Bunnell, T.J., Tricker, R., Shirazi, A. & Casaburi, R., 1996.** The effects of supraphysiologic doses of testosterone on muscle size and strength in normal men. *NEW ENGLAND JOURNAL OF MEDICINE*, 335(1), 1-7.
- BLEM, C. R. 1990.** Avian energy stores, p. 59-114. In R. F. Johnston [ed.], *Current ornithology*. Vol. 7. Plenum Press, New York.
- BRADBURY, J.W. & VEHCAMP, S.L., 1998.** *Principles of Animal Communication* 1 ed., Sinauer Associates.
- BRUMM, H. & TODT, D., 2004.** Male-male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 67, 281-286.
- BUCHANAN, K. & CATCHPOLE, C., 2000.** Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 267(1441), 321-326.
- BUTTEMER, W., Warne, S., Bech, C. & Astheimer, L. B., 2008.** Testosterone effects on avian basal metabolic rate and aerobic performance: Facts and artefacts. *COMPARATIVE BIOCHEMISTRY AND PHYSIOLOGY A-MOLECULAR & INTEGRATIVE*, 150(2), 204-210.
- CARDOSO, G., MOTA, P. & DEPRAZ, V., 2007.** Female and male serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 61(9), 1425-1436.
- TEN CATE, C., SLABBEKOORN, H. & BALLINTIJN, M., 2002.** Birdsong and male-male competition: Causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *ADVANCES IN THE STUDY OF BEHAVIOR*, VOL 31, 31, 31-75.
- CIMPRICH, D. & MOORE, F., 2006.** Fat affects predator-avoidance behavior in gray catbirds (*Dumetella carolinensis*) during migratory stopover. *AUK*, 123(4), 1069-1076.
- CUCCO, M. & MALACARNE, G., 1999.** Is the song of Black Redstart males an honest signal of status? *CONDOR*, 101(3), 689-694.
- DABELSTEEN, T., 1981.** The sound pressure level in the dawn song of the Blackbird *Turdus merula* and a method for adjusting the level in experimental song to the level in natural song. *ZEITSCHRIFT FÜR TIERPSYCHOLOGIE-JOURNAL OF COMPARATIVE ETHOLOGY*, 56(2), 137-149.
- DELAET, J., 1985.** Dominance and anti-predator behavior of great tits *Parus-major* - a field study. *IBIS*, 127(3), 372-377.
- DRAGANOIU, T., NAGLE, L. & KREUTZER, M., 2002.** Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 269(1509), 2525-2531.
- ESLER, D. & GRAND, J., 1994.** The role of nutrient reserves for clutch formation by northern pintails in Alaska. *CONDOR*, 96(2), 422-432.
- FOERSTER, K., Poesel, A., Kunc, H. & Kempnaers, B., 2002.** The natural plasma testosterone profile of male blue tits during the breeding season and its relation to song output. *JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY*, 33(3), 269-275.

- FORSTMEIER, W., Kempenaers, B., Meyer, A. & Leisler, B., 2002.** A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 269(1499), 1479-1485.
- GALEOTTI, P., Saino, N., Sacchi, R. & Moller, A.P., 1997.** Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 53, 687-700.
- GARAMSZEGI, L., Merino, S., Torok, J., Eens, M. & Martinez, J., 2006.** Indicators of physiological stress and the elaboration of sexual traits in the collared flycatcher. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 17(3), 399-404.
- GAUNT, A., BUCHER, T.L., GAUNT, S.L.L. & BAPTISTA, L.F., 1996.** Is singing costly? *AUK*, 113(3), 718-721.
- GIL, D., COBB, J. & SLATER, P., 2001.** Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 62, 689-694.
- GIL, D. & GAHR, M., 2002.** The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 17(3), 133-141.
- GIL, D., SLATER, P. & GRAVES, J., 2007.** Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY*, 38(3), 291-297.
- GOSLER, A., 1996.** Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 65(1), 1-17.
- GOSLER, A., 1991.** On the use of greater covert molt and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the great tit *Parus major*. *BIRD STUDY*, 38, 1-9.
- GOSLER, A. ET AL., 1998.** The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. *BIRD STUDY*, 45, 92-103.
- GRAFEN, A., 1987.** The logic of divisively asymmetric contests - respect for ownership and the desperado effect. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 35, 462-467.
- HARTGENS, F. & KUIPERS, H., 2004.** Effects of androgenic-anabolic steroids in athletes. *SPORTS MEDICINE*, 34(8), 513-554.
- HILL, G., 1988.** Age, plumage brightness, territory quality, and reproductive success in the Black-Headed Grosbeak. *CONDOR*, 90(2), 379-388.
- ILLES, A., HALL, M. & VEHCENCAMP, S., 2006.** Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 273(1596), 1907-1912.
- JONART, L., HILL, G. & BADAIEV, A., 2007.** Fighting ability and motivation: determinants of dominance and contest strategies in females of a passerine bird. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 74, 1675-1681.
- KAISER, A., 1993.** A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *JOURNAL OF FIELD ORNITHOLOGY*, 64(2), 246-255.
- KROODSMA, D. & BYERS, B., 1991.** The function(s) of bird song. *AMERICAN ZOOLOGIST*, 31(2), 318-328.
- LAMBRECHTS, M. & DHONDT, A., 1987.** Differences in singing performance between male Great Tits. *ARDEA*, 75(1), 43-52.
- LAMBRECHTS, M. & DHONDT, A., 1986.** Male quality, reproduction and survival in the Great Tit (*Parus major*). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 19(1), 57-63.
- LAMPE, H. & ESPMARK, Y., 1994.** Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula-hypoleuca*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 47(4), 869-876.
- LANGEMANN, U., TAVARES, J.P., PEAKE, T.M. & MCGREGOR, P.K., 2000.** Response of great tits to escalating patterns of playback. *BEHAVIOUR*, 137, 451-471.
- LATTIN, C. & RITCHISON, G., 2009.** Intra- and intersexual function of singing by male Blue Grosbeaks: the role of within-song variation. *WILSON JOURNAL OF ORNITHOLOGY*, 121(4), 714-721.
- LINDSTROM, A., KLAASSEN, M., PIERSMA, T., HOLMGREN, N. & WENNERBERG, L., 2002.** Fuel stores of juvenile waders on autumn migration in high arctic Canada. *ARDEA*, 90(1), 93-101.

- MACLEOD, R., Barnett, P., Clark, J.A. & Cresswell, W., 2005.** Body mass change strategies in blackbirds *Turdus merula*: the starvation-predation risk trade-off. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 74(2), 292-302.
- MARTIN-VIVALDI, M., PALOMINO, J. & SOLER, M., 1998.** Song structure in the Hoopoe (*Upupa epops*) - Strophe length reflects male condition. *JOURNAL OF ORNITHOLOGY*, 139(3), 287-296.
- MARTIN-VIVALDI, M., PALOMINO, J. & SOLER, M., 2004.** Strophe length in spontaneous songs predicts male response to playback in the hoopoe *Upupa epops*. *ETHOLOGY*, 110(5), 351-362.
- MCGREGOR, P., 1988.** Song length and male quality in the Chiffchaff. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 36, 606-608.
- MCGREGOR, P., 1992.** *Playback and Studies of Animal Communication* 1 ed., Springer.
- MCGREGOR, P. & HORN, A., 1992.** Strophe length and response to playback in Great Tits. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 43(4), 667-676.
- MORRISON, M., SLACK, R. & SHANLEY, E., 1978.** Age and foraging ability relationships of Olivaceous Cormorans. *WILSON BULLETIN*, 90(3), 414-422.
- MORRISON, R., DAVIDSON, N. & WILSON, J., 2007.** Survival of the fattest: body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*. *JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY*, 38(4), 479-487.
- MORRISON, R. & HOBSON, K., 2004.** Use of body stores in shorebirds after arrival on High-Arctic breeding grounds. *AUK*, 121(2), 333-344.
- NOWICKI, S., PETERS, S. & PODOS, J., 1998.** Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *AMERICAN ZOOLOGIST*, 38(1), 179-190.
- NOWICKI, S. & SEARCY, W., 2004.** Song function and the evolution of female preferences - Why birds sing, why brains matter. *BEHAVIORAL NEUROBIOLOGY OF BIRDSONG*, 1016, 704-723.
- OBERWEGER, K. & GOLLER, F., 2001.** The metabolic cost of birdsong production. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY*, 204(19), 3379-3388.
- OWEN-ASHLEY, N. & BUTLER, L., 2004.** Androgens, interspecific competition and species replacement in hybridizing warblers. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 271, S498-S500.
- PARKER, T., BARR, I. & GRIFFITH, S., 2006.** The blue tit's song is an inconsistent signal of male condition. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 17(6), 1029-1040.
- PODOS, J., 1997.** A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes:Emberizidae). *EVOLUTION*, 51(2), 537-551.
- POWER, D.M., 1990.** *Current Ornithology*, Springer.
- RALPH, C. & PEARSON, C., 1971.** Correlation of age, size of territory, plumage, and breeding success in white-crowned sparrows. *CONDOR*, 73(1), 77-&.
- REHSTEINER, U., GEISSER, H. & REYER, H., 1998.** Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55, 1471-1481.
- RODRIGUES, M., 1998a.** Mate guarding in the chiffchaff *Phylloscopus collybita*. *ETHOLOGY ECOLOGY & EVOLUTION*, 10(1), 55-66.
- RODRIGUES, M., 1998b.** No relationship between territory size and the risk of cuckoldry in birds. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55, 915-923.
- RODRIGUES, M., 1996.** Song activity in the chiffchaff: Territorial defence or mate guarding? *ANIMAL BEHAVIOUR*, 51, 709-716.
- RODRIGUES, M. & CRICK, H., 1997.** The breeding biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in Britain: a comparison of an intensive study with records of the BTO Nest Record Scheme. *BIRD STUDY*, 44, 374-383.
- SAINO, N. & MOLLER, A., 1995.** Testosterone correlates of mate guarding, singing and aggressive-behavior in male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *ANIMAL BEHAVIOUR*, 49(2), 465-472.

- SEARCY, W. & BEECHER, M., 2009.** Song as an aggressive signal in songbirds. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 78(6), 1281-1292.
- SEARCY, W., NOWICKI, S. & HOGAN, C., 2000.** Song type variants and aggressive context. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 48(5), 358-363.
- SHACKLETON, S. & RATCLIFFE, L., 1994.** Matched counter-singing signal escalation of aggression in Black Capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *ETHOLOGY*, 97(4), 310-316.
- SPECHT, R., 2009.** Avisoft-SASLab Pro Sound Analysis and Synthesi Laboratory. A PC-software for MS – Windows95/ME/NT/2000/XP
- SUTHERS, R., A., 2004.** How birds sing and why it matters. In Natrue´s music the science of birdsong (Marler, P.R. & Slabbekoorn, H., eds.), pp. 272-295, Elsevier Academic Press.
- ŠTASTNÝ K., BEJČEK V. & HUDEC K., 2006.** Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČR 2001-2003. AVENTINUM, p.328-329.
- THOMPSON, C., Hillgarth, N., Leu, M. & McClure, H.E. 1997.** High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *AMERICAN NATURALIST*, 149(2), 270-294.
- TODT, D., 1981.** On functions of vocal matching - effect of counter - replies on song post choice and singing. *ZEITSCHRIFT FUR TIERPSYCHOLOGIE-JOURNAL OF COMPARATIVE ETHOLOGY*, 57(1), 73-93.
- TODT, D. & NAGUIB, M., 2000.** Vocal interactions in birds: The use of song as a model in communication. *ADVANCES IN THE STUDY OF BEHAVIOR, VOL. 29, 29*, 247-296.
- VALLET, E., BEME, I. & KREUTZER, M., 1998.** Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55, 291-297.
- VAN DUYSE, E., PINXTEN, R. & EENS, M., 2002.** Effects of testosterone on song, aggression, and nestling feeding behavior in male great tits, *Parus major*. *HORMONES AND BEHAVIOR*, 41(2), 178-186.
- VEHRENCAMP, S., 2001.** Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 268(1476), 1637-1642.
- WARD, S., SPEAKMAN, J. & SLATER, P., 2003.** The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 66, 893-902.
- ZAHAVI, A., 1975.** Mate selection - selection for a handicap. *JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY*, 53(1), 205-214.