

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE



**VOKALIZAČNÍ CHOVÁNÍ  
ROSNÍČKY ZELENÉ (*Hyla arborea*):  
Ovlivňuje sociální kontext hlasový projev samců?**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Tomáš Bodnár

VEDOUCÍ PRÁCE: Mgr. Michal Berec, PhD.  
(ZU JČU v Českých Budějovicích)

České Budějovice 2011

**Bodnár, T. 2011.** Vokalizační chování rosničky zelené (*Hyla arborea*): Ovlivňuje sociální kontext hlasový projev samců? [Vocalisation behavior in European treefrog (*Hyla arborea*): Does the social context influence male calling patterns? Mgr. Thesis, in Czech.] – p. 29, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:**

In this study I investigate for two consecutive breeding seasons male calling patterns in natural population of European treefrog (*Hyla arborea*), a hylid frog with prolonged breeding season and a lek mating system. I tested the hypothesis that males modify their vocal behavior in different ways when faced with stimuli of competitors with various body size. Further here, the influence of water temperature and size of advertising males on their call properties were concerned.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 27.4. 2011

Tomáš Bodnár

### *Poděkování*

*Chtěl bych poděkovat svému školiteli Michalu Berecovi za vedení této práce, cenné rady a poznatky a notnou dávku trpělivosti.*

*Zvláště bych rád poděkoval Pavlu Linhartovi za přátelské gesto v podobě zapůjčení akustické nahrávací aparatury, rovněž tak za veškeré konzultace ohledně metodiky a analyzování výsledků. Simoně Polákové děkuji za pomoc a rady při statistickém vyhodnocování této práce a Tomáši Tymlovi za bezednou ochotu, a nejednu nezištnou kamarádskou výpomoc během dlouhého vzniku této studie.*

*Můj nemalý dík též patří i mé rodině, přátelům a známým za morální podporu.*

## Obsah:

1. Úvod .....	1
1.1 Úvod do akustické komunikace - vymezení základních pojmů .....	1
1.2 Vokalizační chování během interakcí s ostatními samci .....	3
1.3 Cíle práce .....	6
2. Metodika .....	7
2.1 Studovaný taxon a jeho reprodukční chování .....	7
2.2 Lokalita v průběhu experimentu .....	7
2.3 Uspořádání experimentu .....	8
2.3.1 Sběr dat .....	8
2.3.2 Syntetický stimul .....	9
2.4 Zpracování nahrávek .....	10
2.5 Etická poznámka .....	10
2.6 Statistické zpracování .....	11
3. Výsledky .....	12
3.1 Vliv velikosti těla vokalizujících samců a teploty vody na charakter hlasu .....	12
3.2 Modifikace hlasu samců v odpovědi vůči stimulům simulujících volání různě velkých kompetitorů .....	13
4. Diskuze .....	16
4.1 Variabilita hlasu vlivem morfologických faktorů (velikosti těla) .....	16
4.2 Variabilita charakteristik hlasu vlivem teploty prostředí .....	16
4.3 Modifikace hlasu během interakcí s ostatními kompetitory .....	17
5. Závěr .....	22
6. Použitá literatura .....	23
7. Přílohy .....	27

# 1. ÚVOD

V živočišné říši je hlasová komunikace jednou ze základních metod jak oznámit ostatním jedincům stejného druhu svou přítomnost v určitém prostředí. Komunikovat pomocí vokalizace je běžné především u těch zvířat, jejichž populace na stanovišti je hodně rozptýlená, která se pohybují letem či skokem a nezanechávají tak souvislou stopu, sledovatelnou např. chemickou cestou, nebo u kterých jim jejich způsob života neumožňuje použít vizuální komunikaci (např. noční aktivita, hustá vegetace) (Duellman & Trueb 1994).

Akustická komunikace žab je obecně mezi obojživelníky na té nejvyšší úrovni a pro většinu žabích druhů jsou charakteristické skvěle vyvinuté audio-komunikační struktury, schopné produkovat a přijímat nemalou škálu signálů, sloužících k úkonům jako vábení reprodukčního partnera, obhajoba teritoria nebo vyjádření stavu úzkosti (Duellman & Trueb 1994). Tomu odpovídá i fakt, že některé druhy jsou pomocí morfologických znaků od sebe prakticky nerozlišitelné, ale výrazně se liší svými bioakustickými charakteristikami (např. Glaw et al. 2001).

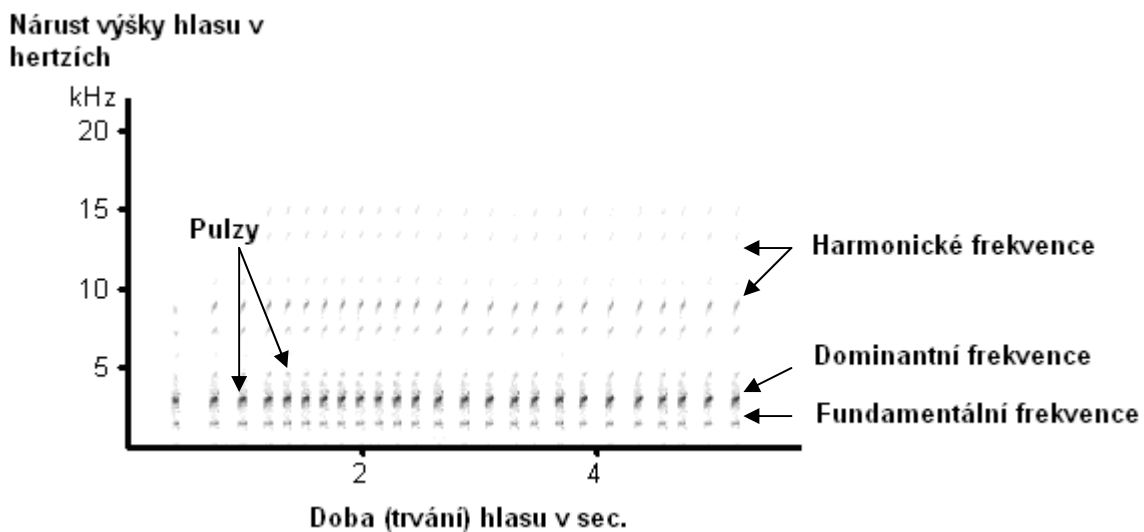
## 1.1 Úvod do akustické komunikace - vymezení základních pojmů

Akustické signály, vznikající průchodem vzduchu přes hlasivky a obvykle ještě zesílené díky rezonančnímu vaku (popříp. rezonančním vakům), jsou vysílány do prostředí (vzduch, voda, půda), které ovlivňuje jejich přenos.

Intenzita hlasu se udává v decibelech (dB). Jednotlivé akustické parametry hlasu je možné zobrazit pomocí oscilogramu nebo audiospektrogramu (viz obr. 1, popis charakteristik hlasu převzato z práce Duellman & Trueb 1994):

1. *Hlas* či *hlasová skupina* (angl. „call, call group“) je celé seskupení akustických signálů produkované v dané sekvenci. Může být tvořen jediným tónem, sérií stejných tónů nebo skupinou tónů s různými akustickými charakteristikami.
2. *Rychlost hlasu* (call rate) je rychlost s jakou je hlas (hlasová skupina) vysílána. Většinou se měří v *počtu hlasů za minutu*.
3. *Tón* (note) je jednotlivá část hlasu. Může být krátká, tvořená jediným pulzem, delší, tvořená sérií pulzů (pak mluvíme o trylku).
4. *Rychlost opakování tónů* (note repetition rate) je rychlost, s jakou jsou produkovány tóny ve vícetónovém hlasu. Měří se v *počtu hlasů za minutu*.
5. *Pulzy* (pulses) jsou zvýrazněné energetické impulzy v časové struktuře tónu.

6. Spektrální frekvence (spectral frequency, spectral bandwidth) tvoří výšku (hloubku) hlasu. Každý hlas je tvořen několika harmonickými frekvencemi měřenými v hertzích (Hz). Vzduch při průchodu skrz hlasivky vyvolává oscilace, které primárně závisejí na velikosti a napětí hlasivek. Hlasivky vytvářejí první (nejhlubší) harmonickou frekvenci, obvykle označovanou jako fundamentální frekvence (fundamental frequency). Rezonancí fundamentální frekvence v rezonančních útvarech vzniká nejvýraznější frekvence, zvaná dominantní (dominant frequency).



Obr. 1: Audiospektragram oznamovacího hlasu rosničky zelené s označením jednotlivých hlasových komponent.

V komunikaci žab rozlišujeme celkem čtyři základní typy hlasu (Bogert 1960). Jako zdroj informací byla použita práce autorů Wells (1978) a Duellman & Trueb (1994):

1. *Oznamovací hlas* (angl. „advertisement call“) – je základním typem vokalizace žab. U většiny druhů je produkován pouze samcem během reprodukčního období a má dvě hlavní funkce: (1) vábení samic stejného druhu k páření a (2) upozornění ostatním samcům (stejného i různého druhu) o zabraném a hájeném teritoriu. Hlas mezi jednotlivými druhy nabývá velké variability. U řady druhů může být tvořen pouze jediným tónem (např. rod *Bombina*), u jiných celou skupinou několika stejných tónů (někteří zástupci rodu *Hyla*). Oznamovací hlas lze dále rozlišit na:
  - (A) *Namlouvací* (courtship) hlas slouží jen pro vábení samic stejného druhu.
  - (B) *Teritoriální / agresivní* hlas obsahující agonistické signály je vyluzován rezidentním samcem tehdy, pokud se v jeho okolí (uvnitř teritoria) objeví cizí vokalizující samec.

(C) *Setkávací* (encounter) hlas většinou následuje po hlasu teritoriálním v případě, že samec-vetřelec ignoroval prvotní hlasovou hrozbu. Často je tento hlas doprovázen dalšími výhružnými signály (postoje) a většinou těsně předchází fyzickému souboji.

2. *Reciproční hlas* (reciprocation call) – je hlasem vydávaným pouze samicemi jako odpověď na oznamovací hlas samce. Prozatím byl popsán jen u dvou druhů žab (*Alytes obstetricans* a *Tomodactylus angustidigitum*).
3. *Osvobozovací hlas* (release call) – tento hlas může být vysílán samcem nebo nereceptivní samicí při pokusu o amplex ze strany jiného samce. Funkce spočívá v předání signálu o nepřipravenosti partnera k páření. Výstražné volání je doprovázeno chvěním těla, způsobeným krátkými, avšak impulzivními sériemi uvolněného vzduchu. Osvobozovací hlas je mezi jednotlivými druhy široce rozšířený (s výjimkou čeledi Microhylidae), vykytuje se dokonce i u některých druhů, které postrádají oznamovací hlas (např. *Pleurodema bufonina*, *Hemiphysalis fasciatus*, *Bufo boreas*).
4. *Stresový hlas* (distress call) – jedná se o hlasitý, explozivní projev, podobný výkřiku, který jedinec (samec i samice) vyprodukuje při vyrušení nebo při polapení predátorem. U různých druhů může být hlas doprovázen dalšími varovnými signály (široce otevřená tlama, předvádění výstražného zbarvení, apod.)

## 1.2 Vokalizační chování během interakcí s ostatními samci

Období reprodukce znamená pro samce mnoha druhů žab jednu z nejnáročnějších sezónních aktivit (Grafe 1997). Jedná se právě o advertisivní vokalizaci, která na volající samce klade nemalé energetické nároky (Pough et al. 1992, Wells 2001).

Jak již bylo naznačeno, oznamovací hlas hraje klíčovou roli v reprodukčním systému žab v soutěži mezi samci o samice (Duellman & Trueb 1994). Za tímto účelem dochází u samců mnoha druhů žab na počátku rozmnožovacího období ke shromažďování na místech, která zpravidla bývají vhodná pro samice ke kladení vajíček. A jelikož jsou tato místa obecně svým množstvím omezená, schází se zde žab (samic i samců) obvykle velmi vysoký počet. Takovéto agreagace akusticky signalizujících zvířat jsou nazývány chóry (angl. „choruses“). Typickým znakem chórů je vysoká kompetice mezi samci. Ta je způsobena nevyrovnaným poměrem obou pohlaví na lokalitě, které je v těchto případech vždy vychýleno ve prospěch samců. Tato asymetrie je převážně způsobena odlišnou strategií v přístupu a obývání

rozmnožiště. Zatímco samci stráví v chóru na téže lokalitě zpravidla několik dní až týdnů, samice navštěvují tato rozmnožiště jednotlivě a jen na krátkou dobu, potřebnou k páření a kladení vajec (upraveno podle Halliday & Tejedo 1994, Gerhardt & Huber 2002).

Ve vytvořených chórech samci spolu navzájem vokálně interagují, snažíce se každý udržet či posílit pomocí svého hlasu svoji atraktivnost oproti ostatním. Byl popsán nespočet způsobů, kterými samci pozměňují charakter svého hlasu, ať již v upravené rychlosti, délce vokalizace, hlasové intenzitě, složitosti repertoáru, atd. (viz Davies a Halliday 1978, Lopez et al. 1988, Wagner 1989b, Bee et al. 1996, Bee & Bowling 2002, Tárano 2002, Rodríguez et al. 2010). A jelikož samice dávají přednost samcům, kteří investují nejvíce energie do svého volání (Halliday 1987), mohlo by se zdát, že samčí kompetice tak často nabývá formu spíše soutěže o to být co nejatraktivnějším objektem pro samice, nežli formy přímé mezisamčí agrese (Halliday & Tejedo 1994).

Samci řady druhů žab však právě akustické signalizace využívají i k přímé komunikaci se svými konkurenty. Pomocí hlasu předávají informace blízkému okolí o své velikosti a bojové způsobilosti při obhajobě vokalizačních míst a teritorií (Wells 1978). U některých druhů bylo zjištěno, že samci užívají dominantní frekvence hlasu kompetitorů ke zjištění jejich velikosti těla (viz studie Davies & Halliday (1978) u *Bufo bufo*, Arak (1983) u *Bufo calamita*, Bee et al. (1999) u *Rana clamitans*). To, že spektrální charakteristiky hlasu, jako je dominantní či fundamentální frekvence, bývají u žab negativně korelovány s velikostí těla (Gerhardt 1994, McClelland et al. 1996) a že samci s větší velikostí těla mnohem pravděpodobněji vyhrávají souboje se samci menšími (Arak 1983, Wagner 1989b) utvrzuje všeobecný názor, že na základě frekvence hlasu oponentů porovnávají samci vlastní šanci na vítězství během příštího vygradovaného střetu. To podporují i uskutečněné playbackové experimenty autorů Davies & Halliday (1978), Arak (1983) a Wagner (1989b), které ukázaly, že samci některých druhů žab s vyšší pravděpodobností opakovaně útočí na zdroje simulující hlasy o vyšších frekvencích, zatímco sami utichnou či dokonce opouští svou vokalizační pozici, jakmile v blízkosti uslyší stimul s nižší frekvencí hlasu, simulující většího oponenta.

Zároveň však přibývající studie přináší důkazy o plasticitě zmiňovaných spektrálních charakteristik, ke které dochází během sociálních interakcí mezi kompetujícími samci (např. Lopez et al. 1988, Wagner 1989b, Bee et al. 1996, Bee & Bowling 2002).

Tyto výše zmíněné studie zaměřily své experimenty na druhy, pro které je mezi samci během reprodukčního období typická přítomnost kontaktních soubojů o samice či při obhajobě teritorií (tzv. „scramble competition“). Základním kamenem této práce byla položená otázka, zdali sociální kontext (vliv hlasového projevu kompetitorů) ovlivňuje

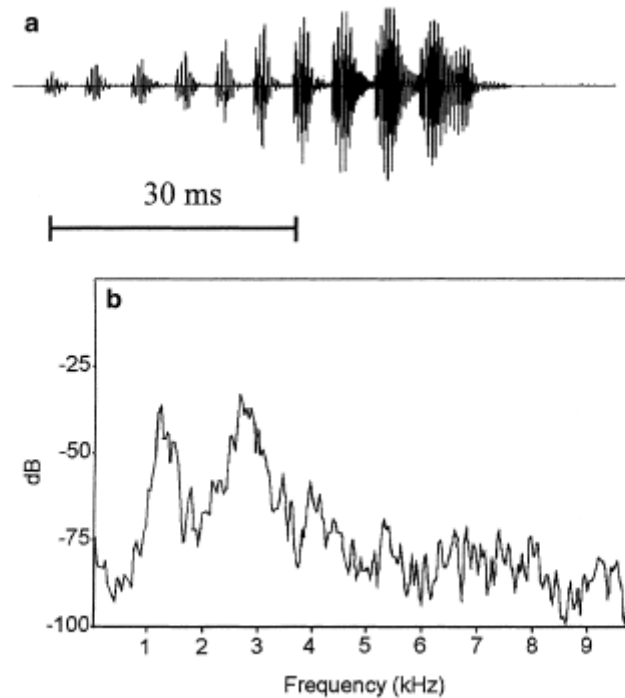


spektrální charakter hlasu i u druhů žab s neteritoriálním chováním a bez náznaků mezisamčích interakcí typu „scramble“ kompetice.

Jako modelový druh byla pro tuto práci zvolena rosnička obecná (*Hyla arborea*), na kterou je pohlíženo jako na jednoho z klasických zástupců žab s lekovým systémem reprodukce.

Lekový systém rozmnožování je definovaný čtyřmi hlavními kritérii: 1) Samci neposkytují žádnou parentální péči a budoucí generaci nepřispívají ničím jiným, nežli svým spermatem. 2) Samci se shlukují na rozmnožistích (lekovištích), na která se samice dostavují k páření. 3) Místa na shromaždišti, vhodná pro vokalizaci, neobsahují žádné zdroje, které by samice mohly využít ke zvýšení vlastního reprodukčního úspěchu. Místa pro amplexus a pokládání snůšek nejsou totožná se samčími „vokalizačními“ místy a leží vždy mimo ně opodál (viz Friedl & Klump 2005). 4) Samice si na rozmnožistě vybírají své partnery vždy samy. (Sullivan et al. 1995).

V době páření je rosnička zelená primárně aktivní v noci, během dne se ukrývá v různých dutinách a vegetaci obklopující vodní plochu. Za soumraku jedinci vcházejí do vody a v této době se samci obzvlášť hlasitě ozývají (za dnů s nižší světelností se mohou hlasitě ozývat i přes den). Jejich hlas je totiž zesílen dobře vyvinutým hrdelním rezonátorem. Protože je tento rezonátor vnější a samci skřehotají z povrchu hladiny, obvykle přichyceni na stoncích či listech vodní vegetace, je hlas samců rosničky velmi silný a může se nést do vzdálenosti až několika kilometrů (upraveno podle: Blankenhorn 1971; Baruš, Oliva a kol. 1992; Zwach 2009). Samci rosničky zelené se na rozmnožistě po soumraku většinou sdružují v mnohačetné chóry, kde mezi sebou udržují přibližně stejnoměrné vzdálenosti. Samci se mezi sebou chovají neagresivně. Literatura neuvádí případy samčích fyzických kontaktních interakcí v souboji o lepší místo v chóru nebo ve snaze nahradit soky v amplexu. Rovněž nebyly zaznamenány žádné případy, kdy by se samci pokusili uchvátit procházející samici. Naopak, samci jsou k amplexu vždy vybidnuti fyzickým kontaktem samice (bez tohoto signálu samec na samici nijak nereaguje) (Marques et al. 1990, Friedl & Klump 2005). Samci rosniček se do reprodukce mohou zapojovat již ve svém druhém roce života po své první hibernaci (Moravec 1990).



Obr. 2: Oscilogram (a) a frekvenci spektrum (b) oznamovacího hlasu rosničky zelené. (zdroj: Castellano et al. 2002)

### 1.3 Cíle práce

Zjistit, zdali dochází k modulaci spektrálních hlasových charakteristik u samic rosničky zelené vlivem sociálního kontextu v době reprodukce.

Hlavní otázky práce:

- a) Dochází u rosničky zelené na základě přehraného playbacku hlasů o různých frekvencích k rozpoznání velikosti kompetitorů a následně specifickému pozměnění vlastní spektrální charakteristiky hlasové odpovědi?
- b) Reagují samci na stimul cizího kompetitora ve svém hlasu i jinými modifikacemi nežli tou frekvenční?
- c) Jaký je vliv velikosti těla a teploty prostředí na hlasový projev samce rosničky zelené?

## 2. METODIKA

### 2.1 Studovaný taxon a jeho reprodukční chování

Rosnička zelená (*Hyla arborea*, Linnaeus 1758) je jediným zástupcem čeledi Hylidae na území České republiky.

Je popisována jako druh s prodlouženou dobou rozmnožování (Wells 1977, Moravec 1993). Reprodukční období trvá zhruba 3 měsíce, většinou od dubna (někdy již od konce března) až do června (toto rozmezí platí pro střední Evropu).

### 2.2 Lokalita v průběhu experimentu

Vokalizační chování samců rosničky zelené (*Hyla arborea*) bylo studováno v rozmezí měsíců duben-červen (asi od poloviny dubna do první dekády června) v sezonách 2009 a 2010 na dvou lokalitách: Velký Vávrovský rybník u Českých Budějovic a jednu vodní plochu městského parku Stromovka v Českých Budějovicích (obr. viz Přílohy – obr. 1, 2, 3).

V obou případech lokalit se experimentálními stanovišti staly uměle vybudované vodní nádrže, které díky svým příhodným podmínkám prostředí byly shledány jako ideální shromaždiště rosničky zelené v době páření. K tomu je vždy zapotřebí velmi mělký litorál s prohrátou vodou a dostatkem živin, tedy vždy s vodními rostlinami, na něž samice připevňuje shluky vajíček (Zwach 2009).

Největší nádrž, Velký Vávrovský rybník, je typickou umělou nádrží určenou k produkci kapra. Zaujímá rozlohu přibližně 1,5 ha a průměrná hloubka vodní plochy se odhadem pohybovala od 0,2 m do 0,5 m. V dobách provádění experimentu nedocházelo k umělému manipulování s vodní hladinou, přirozeně kolísající jen vlivem počasí. Z původně holého dna i břehu (počátek dubna) postupně došlo k velmi hustému zapojení hladiny litorální vegetací. Rostlinné dominanty pokrývající dno rybníku z poměrně velké části (až 50%) tvořily hlavně orobinec široolistý (*Typha latifolia*) a rákos obecný (*Phragmites australis*). Celý břeh rybníka je lemován četnými porosty keřů a stromů, s převahou vrb (*Salix* sp.)

Z ostatních druhů obojživelníků, které sdílely společně s rosničkou zelenou prostor Velkého Vávrovského rybníku, lze uvést kuňku obecnou (*Bombina bombina*), v menší míře byly zastoupeny jedinci ropuchy obecné (*Bufo bufo*) a skokana štíhlého (*Rana dalmatina*) a v pozdějším období se zde vyskytovali velmi hojní skokani zelení (*Pelophylax* kl. *esculenta* a *P. lessonae*) (upraveno podle Bajgar 2006).

Druhá, menší nádrž, v blízkosti areálu parku Stromovka měří rozlohou max. do 80 m<sup>2</sup>. Jedná se o bezrybnou nádrž, vybudovanou v rámci protipožární ochrany, která si během obou pokusných sezon udržovala stálou vodní hladinu do 0,5 m. Povrch vodní hladiny se postupem sezony zapojil plovoucí litorální vegetací, jejíž masu hojně počali využívat samci rosničky zelené jako svá vokalizační místa. Břehy nádrže byly v dobách experimentu porostlé doprovodnou vysokou zelení (stromy a keře), poskytující rosničkám dostatečnou nabídku potravy i úkrytů.

Vedle rosničky zelené doplňovaly batrachofaunu lokality zelení skokani (*Pelophylax* synkl. *esculenta*) s několika jedinci ropuchy zelené (*Bufo viridis*).

Na obou zmíněných lokalitách probíhalo shromažďování jedinců rosničky zelené po celé sezónní reprodukční období (duben až červen). Populace druhu jsou zde proto uvažovány za poměrně početné a stabilní, což třeba např. v případě Velkého Vávrovského rybníku potvrzují i předchozí proběhlé studie (Fráňová 1999, Bajgar 2006).

## 2.3 Uspořádání experimentu

### 2.3.1 Sběr dat

Stěžejním úkolem této práce bylo zhotovit audio-záznamy samčí vokalizace (oznamovacího hlasu) během nočních chórů rosničky zelené. Každý audio-záznam byl pořízen vždy od konkrétního jedince a obsahoval 3 různé části, z nichž každá trvala 4 minuty (celá sekvence audio-záznamu trvala 12 minut čistého času nahrávání).

První částí byl vždy samcův spontánní hlas, zaznamenaný bez playbackového stimulu. Tato část vokalizace sloužila později během analyzování jako kontrola. Část druhá a část třetí tvořily dohromady sekvenci dvou nahrávek. Každá obsahovala hlasovou odpověď vybraného jedince vůči playbackově přehrávanému stimulu simulujícímu a) velkého a b) malého reprodukčního kompetitora. Obě tyto části s použitými playbackovými stimuly byly od sebe odděleny jednodílnou „klidovou“ přestávkou. V pokusu bylo pracováno se dvěma typy zmíněné sekvence playbackové nahrávky. Oba typy (Sekvence A a Sekvence B, viz tab. 1) se lišily pouze v převráceném pořadí vysílání obou stimulů. Snahou bylo pořídit v každé sekvenci stejný počet audio-záznamů.

**Tab. 1:** Schéma akustické nahrávky

	<b>Nahrávací čas</b>	<b>Sekvence A</b> ( <i>n</i> = 20)	<b>Sekvence B</b> ( <i>n</i> = 20)
1	4 min	Bez stimulu	Bez stimulu
2	4 min	"Velký samec"	"Malý samec"
3	4 min	"Malý samec"	"Velký samec"

Po dokončení audio-záznamu byl vždy nahrávaný jedinec odchyten a byla změřena jeho velikost – celková délka těla (dále už jen popisována jako SVL – „snout-vent length“) a délka tibio-fibulární kosti (popisována jako TFL – „tibia-fibula length“). Následně byl jedinec označen zastřížením koncového článku třetího prstu na zadní končetině a vypuštěn zpět na místě odchyty. Po příchodu na lokalitu byla rovněž zaznamenávána teplota vody, a to vždy na počátku samčího chóru.

Hlasový projev žab byl zaznamenáván na nahrávač MARANTZ PROFESSIONAL PMD660 pomocí směrového mikrofону SENNHEISER ME67 drženého ve vzdálenosti zhruba 0,5 metru od nahrávaného subjektu. Experimentální stimuly byly přehrávány z reproduktoru značky HAMA připojeného na digitální mp3-rekordér PHILIPS.

### 2.3.2 Syntetický stimul

Jak již bylo zmíněno výše, v experimentu bylo použito dvou upravených hlasových stimulů vokalizujícího samce rosničky zelené. Předloha hlasu pro playbackové stimuly pocházela z nahrávek vokalizujících samců pořízených v roce 2008. Z těchto záznamů byl nakonec použit hlas středně velkého samce (dominantní frekvence o 2205 Hz a SVL o 40 mm), z jehož spontánního projevu byl vybrán 1 minutový úsek, který byl dále modifikován:

- a) zvýšením dominantí frekvence hlasu o cca 9% (2.400 Hz) pro vytvoření stimulu „Malého samce“.
- b) snížením dominantí frekvence hlasu o cca 10% (na 1.980 Hz) pro vytvoření stimulu „Velkého samce“.

Takto upravené úseky byly namnoženy a sestaveny do konečné požadované délky čtyř minut. Kromě frekvence nedošlo k žádným jiným modifikacím hlasových charakteristik obou stimulů. Pro úpravu frekvence byl použit program AUDACITY (v. 1.3.12-beta).

## 2.4 Zpracování nahrávek

Měření frekvencí akustického projevu bylo prováděno v programu Avisoft SASLab Pro v. 5.0.07 (Specht 2002). Ostatní hodnoty zájmových hlasových charakteristik byly odečítány v programu AUDACITY (v. 1.3.12-beta).

Z každé 4 minutové části audio-záznamu byla z měření vyřazena úvodní první minuta. K tomuto úseku bylo přistupováno jako k době potřebné pro nahrávaného samce k povšimnutí a přivyknutí si na stimul. Zbylý třiminutový čas již byl podroben zpracování akustických údajů. Za tímto účelem byly vybrány tyto hlasové charakteristiky: z temporálních zvukových komponent *rychlost hlasu* (angl. „call rate“, v pozdějším textu je pro charakteristiku užívána zkratka CaR), *čas trvání jedné hlasové skupiny* („call group duration“, CGD), *počet tónů jedné hlasové skupiny* („number of notes“, NN) a *rychlost opakování tónů* („note repetition rate“, NRR). Z harmonických frekvencí hlasu byly zájmové hlasové charakteristiky doplněny o *dominantní frekvenci* („dominant frequency“, DoF) a *fundamentální frekvenci* („fundamental frequency“, FF).

## 2.5 Etická poznámka

Zastříhávání prstů (angl. „toe-clipping“) platí při ekologických výzkumech stále za standardní metodu značení jedinců u obojživelníků. Vědecká veřejnost se v dnešní době zdá být rozdělena v otázce humánnosti této používané metody. Vlny negativního ohlasu rozčeřila asi především studie McCarthyho & Parrise (2004) uvádějících, že míra přežívání odchycených a tímto způsobem označených jedinců se snižuje se vzrůstajícím počtem zastřižených prstů. Těmto výsledkům se naopak snaží oponovat kolektiv autorů Funk, Donnelly & Lips (2005). Zastříhávací techniku též porovnávají s dalšími značícími způsoby, které se však díky své možné nepraktičnosti, časté nespolehlivosti nebo dokonce i vyšší invazivnosti pro značený organismus v mnoha případech nedají použít.

V této práci nebyl během vlastního značení jedinců pozorován jakýkoliv příznak vážného narušení či stresu. Provedený zákrok se nezdál být překážkou v pohybu odchycených zvířat a rovněž neovlivnil jejich další chování. Stejně pozorování uvádí i další studie (např. Bee & Gerhardt 2001, Tarano & Ryan 2002, Friedl & Klump 2005, Bajgar 2006, Grafe et al. 2011).

V České republice patří rosnička zelená mezi silně ohrožené druhy živočichů a na celém území je chráněná zákonem. Uskutečnění této studie bylo umožněno na základě

povolení výjimky z ochranných podmínek zvláště chráněného druhu, které bylo uděleno příslušným správním orgánem podléhajícím Ministerstvu životního prostředí ČR (č.j. SR/0011/TR/2009-3).

## **2.6 Statistické zpracování**

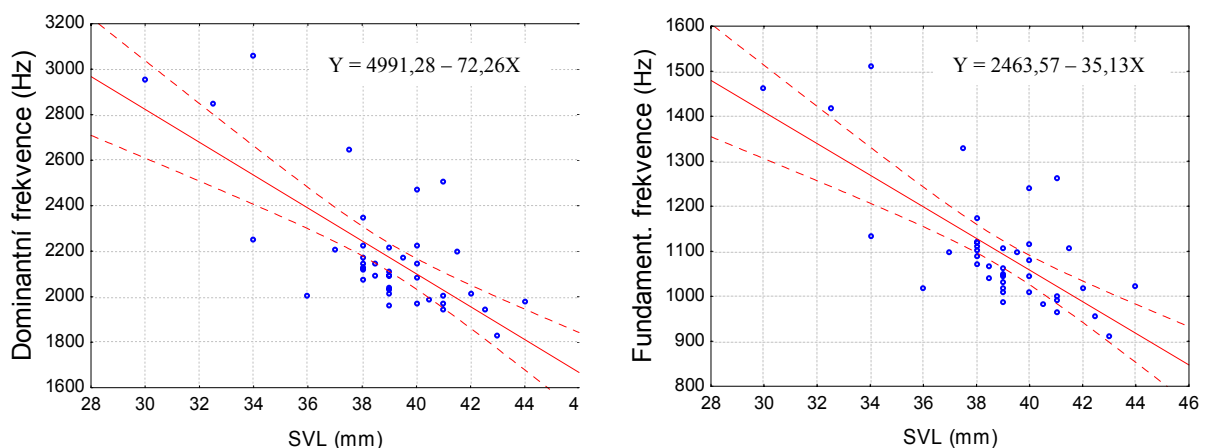
K analýze získaných hodnot hlasových charakteristik bylo použito zobecněného lineárního smíšeného modelu pro opakovaná měření (data byla počítána v programu R pomocí funkce glmmPQL, Cran.r-project, 2010). Statistické regresní testy užití ke zjištění vzájemných korelačních vztahů mezi zvolenými charakteristikami byly prováděny v programu STATISTIKA 8 (Statsoft, Inc., 2010).

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1 Vliv velikosti těla vokalizujících samců a teploty vody na charakter hlasu

Během dvou pokusných sezon bylo dohromady odchyceno 40 dospělých vokalizujících samců. Rozmezí jejich naměřených velikostí těla (SVL) bylo 30 mm až 44 mm, průměrná hodnota velikostí spočítána na 39 mm (SD = 3 mm). Druhý měřený tělesný rozměr – délka tibio-fibulární kosti (TFL) nabyl rozmezí hodnot od 13 mm do 19 mm, s průměrem 16,5 mm (SD = 1,7 mm). Mezi celkovou velikostí těla a délkou tibio-fibulární kosti byla prokázána pozitivní korelace ( $r = 0,84$ ;  $p < 0,05$ ; viz Přílohy - obr. 4).

Vliv kovariátu velikosti těla (SVL, tab. 2) byl patrný u dominantní frekvence ( $t_{40} = -8,96$ ;  $p < 0,001$ ) a fundamentální frekvence ( $t_{40} = -9,08$ ;  $p < 0,001$ ). Provedené regresní testy rovněž potvrdily takřka shodnou negativní korelaci velikosti těla (SVL) s dominantní frekvencí ( $r = -0,72$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 3a) a fundamentální frekvencí ( $r = -0,72$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 3b).

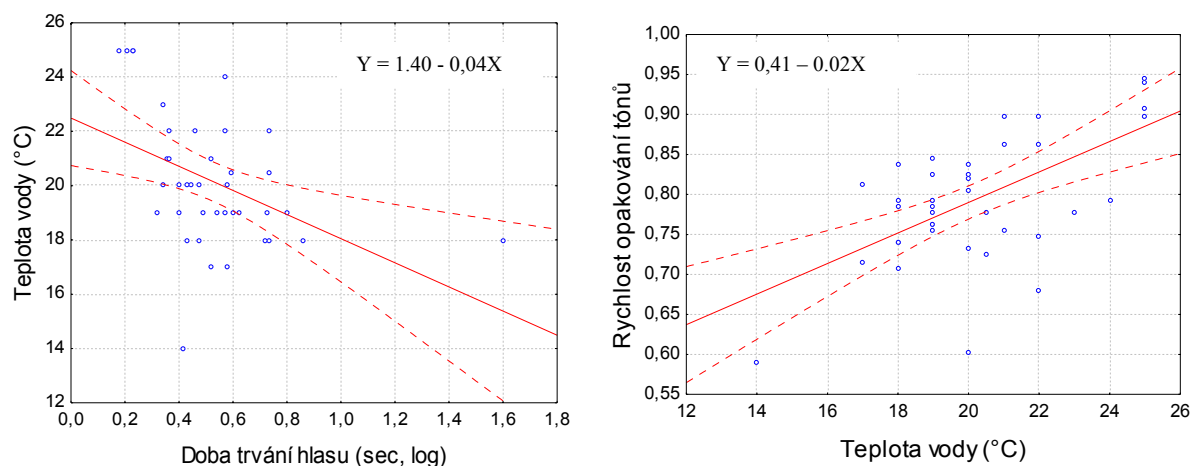


**Obr. 3a, b:** Korelace délky těla (SVL) s (a) dominantní frekvencí ( $r = -0,72$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 40$ ), (b) s fundamentální frekvencí ( $r = -0,72$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 40$ ).

Průměrná hodnota teploty vody, měřená v době provádění pokusu, byla 19,5 °C (celkové teplotní rozmezí: 14 – 25 °C, SD = 2,5 °C).

Vliv teploty vody (tab. 2) nabyl průkaznosti u rychlosti hlasu (CaR;  $t_{40} = 6,17$ ;  $p < 0,001$ ), době volání (CGD;  $t_{40} = -3,57$ ;  $p < 0,001$ ), počtu tónů (NN;  $t_{40} = -2,36$ ,  $p < 0,05$ ) a rychlosti opakování tónů (NRR;  $t_{40} = 6,85$ ;  $p < 0,001$ ). Teplotní korelační vztah byl potvrzen u doby volání (CGD,  $r = -0,44$ ;  $p < 0,05$ ; obr. 4a) a rychlosti opakování tónů (NRR,  $r = 0,60$ ;  $p < 0,001$ ; obr. 4b).





**Obr. 4a, b:** Korelace teploty vody s (a) dobou trvání hlasu (log hodnoty;  $r = -0,44$ ;  $p < 0,05$ ;  $N = 39$ ), (b) s rychlostí opakování tónů (log hodnoty;  $r = 0,60$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 39$ ).

**Tab. 2:** Podíl vlivu velikosti těla (SVL) a teploty vody na projev hlasových charakteristik

Hlasová charakteristika	vliv SVL (odfiltrována teplota)		vliv teploty vody (odfiltrována SVL)	
	t-hodnota	p	t-hodnota	p
CaR	1,89	0,061	6,17	< 0,001
CGD	-0,28	0,784	-3,57	< 0,001
NN	-0,03	0,979	-2,36	< 0,05
NRR	1,87	0,065	6,85	< 0,001
DoF	-8,96	< 0,001	1,39	0,170
FF	-9,08	< 0,001	1,55	0,126

### 3.2 Modifikace hlasu samců v odpovědi vůči stimulům simulujících volání různě velkých kompetitorů

Rozdílná reakce mezi oběma stimuly po odfiltrování vlivu SVL a teploty vody byla rozpoznána v *časе trvání jedné hlasové skupiny (CGD)* a v *počtu tónů na hlasovou skupinu (NN)* (viz tab. 3, obr. 5a, obr. 5b). Samci v reakci na hlas většího kompetitora záměrně prodlužovali dobu své vokalizace ( $t_{40} = -3,21$ ,  $p < 0,01$ ) a s ní zároveň zvýšili počet tónů ( $t_{40} = -3,24$ ,  $p < 0,01$ ). Ve skutečnosti samci vůči stimulu většího kompetitora průměrně vyprodukovali během jedné hlasové série o 4,9 tónů více (nárůst o 23,7% vůči kontrole), čímž sérii prodloužili o 0,26 s (doba volání delší o 5,6%, změna hodnoty viz obr. 6a). V interakci se stimulem malého kompetitora k vyšší produkci tónů prakticky nedošlo a dle získaných údajů

samci dokonce zmenšili dobu trvání jedné hlasové série o 0,9 s (snížení o 19%, změna hodnoty viz obr. 6b)!

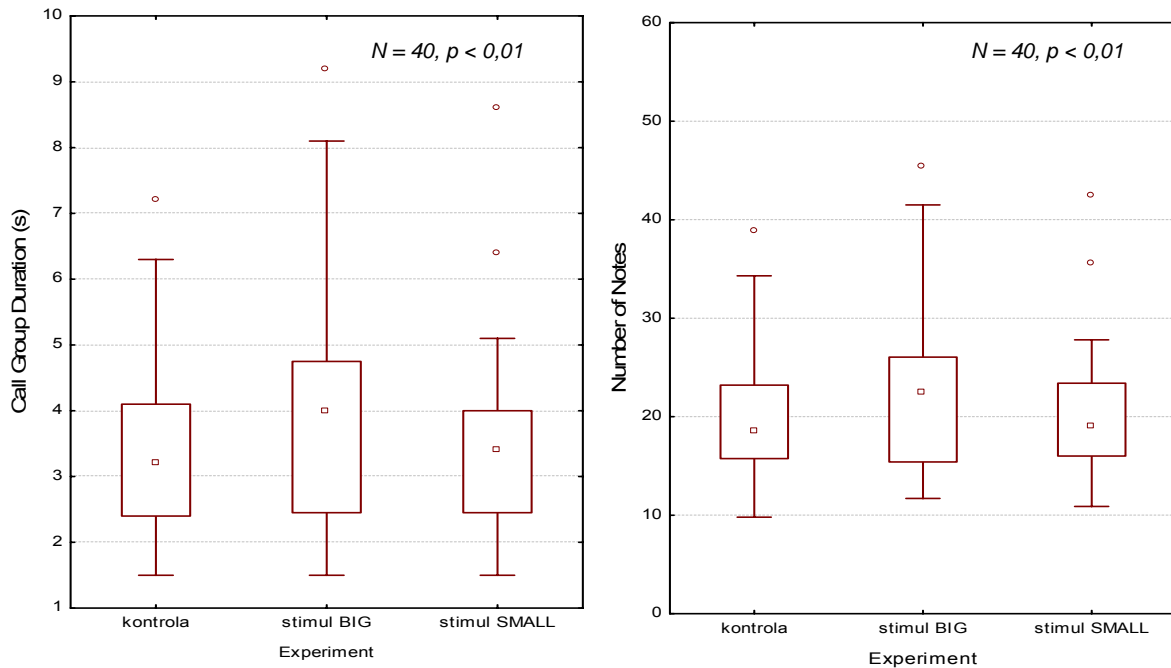
Též lze upozornit na (sice) neprůkazný, ale přesto malý náznak trendu v *rychlosti opakování tónů* (NRR), k jejímuž malému snížení došlo v reakci se stimulem většího kompetitora ( $t_{40} = 1,84$ ;  $p = 0,074$ ). Naopak nebyla zaznamenána žádná průkazná změna v odpovědi vůči stimulům u obou měřených frekvencí (*dominantní frekvence* (DoF),  $t_{40} = -0,67$ ;  $p = 0,507$ ; *fundamentální frekvence* (FF),  $t_{40} = -0,08$ ;  $p = 0,935$ ; viz tab. 3). Test výsledných hodnot pokusu byl propočítáván po odfiltrování vlivu kovariantních jednotek SVL, teploty a pořadí přehrávání stimulů.

*Rychlost opakování tónů* (NRR) byla rovněž jedinou charakteristikou, u které se průkazněji projevil vliv kovarianční jednotky *pořadí přehrávání stimulů* ( $t_{40} = -2,12$ ;  $p = 0,042$ ; tab. 3). Přestože se tato pravděpodobnost blíží hranici průkaznosti, nelze ji plně vyloučit. Vliv pořadí přehrávaných stimulů se u ostatních charakteristik signifikantně již neprokázal.

**Tab. 3:** Srovnání průměrů hodnot hlasových charakteristik u spontánního hlasu samců rosničky a u záznamů po vystavení stimulům „Velkého“ a „Malého“ kompetitora.

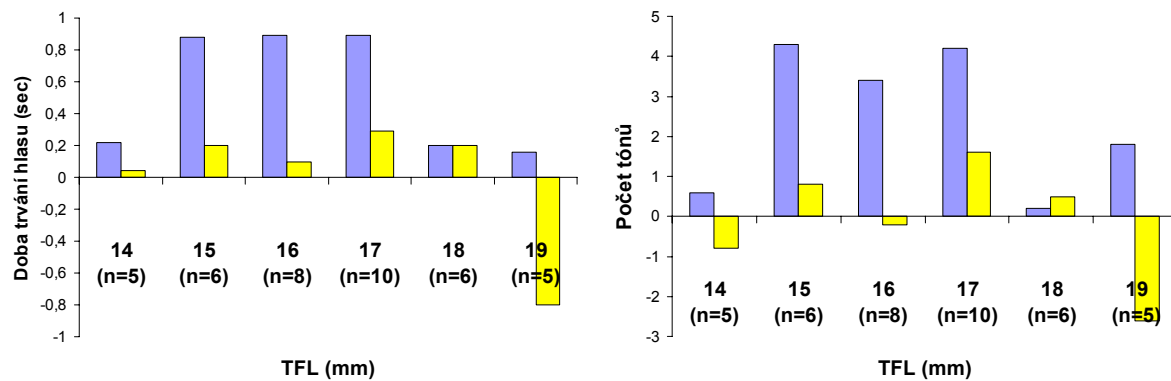
	spontánní hlas	Stimul "Velký samec"	Stimul "Malý samec"	Pokus*		Pořadí	
	$x \pm SD$	$x \pm SD$	$x \pm SD$	t	p	t	p
<i>Spektrální charakteristiky</i>							
DoF (Hz)	2185,7 $\pm$ 274,0	2189,6 $\pm$ 279,6	2183,8 $\pm$ 256,0	-0,67	0,507	-0,75	0,456
FF (Hz)	1099,5 $\pm$ 133,0	1098,4 $\pm$ 136,4	1097,5 $\pm$ 127,4	-0,08	0,935	-0,9	0,376
<i>Temporální charakteristiky</i>							
CaR	8,63 $\pm$ 2,65	8,61 $\pm$ 2,90	8,91 $\pm$ 2,76	0,84	0,408	0,92	0,363
CGD (sec)	4,46 $\pm$ 6,00	4,72 $\pm$ 4,61	3,56 $\pm$ 1,60	<b>-3,21</b>	<b>&lt;0,01</b>	0,22	0,828
NN	20,7 $\pm$ 7,71	25,6 $\pm$ 19,9	20,6 $\pm$ 7,44	<b>-3,24</b>	<b>&lt;0,01</b>	-0,03	0,974
NRR	6,29 $\pm$ 1,11	6,02 $\pm$ 1,17	6,13 $\pm$ 1,18	1,84	0,074	<b>-2,12</b>	<b>&lt;0,05</b>

\* Pokus – heterogenita dat mezi skupinami „velký samec“ a „malý samec“



**Obr. 5a, b:** Srovnání dvou hlasových charakteristik samečů po jejich vystavení různým stimulům. Heterogenita dat testována mezi záznamy skupin po vystavení stimulům velkého (stimul BIG) a malého (stimul SMALL) kompetitora. Na **obr. 5a** doba trvání hlasové skupiny (CGD), na **obr. 5b** počet tónů na hlasovou skupinu (NN).

\*Boxplot zobrazuje průměrnou hodnotu, horní a dolní kvartil, min. a max. hodnoty



**Obr. 6a, b:** Zaznamenané rozdíly hodnot hlasových charakteristik v odpovědi vůči stimulu velkého samce (modře) a malého samce (žlutě) u různě velkých samečů. Rozdělení samečů do velikostních tříd bylo provedeno podle parametru délky tibio-fibulární kosti (TFL). Rozdíly byly odečítány od hodnot bezstimulového záznamu – spontánního hlasu. Na **obr. 6a** změna doby trvání hlasové skupiny (CGD), na **obr. 6b** změna počtu tónů hlasové skupiny (NN).

## 4. DISKUZE

Základní příčiny variability ve vlastnostech hlasu mezi samci téhož druhu akusticky se dorozumívajících obojživelníků mohou zahrnovat vlivy environmentálních, morfologických a sociálních faktorů (viz Howard & Young 1998, také Duellman & Trueb 1994, Ryan 2001, Gerhardt & Huber 2002, Wells 2007). Velikost těla vokalizujících samců, teplota prostředí (konkrétně teplota vody) a playbackový experiment s hlasovými stimuly různě velkých kompetitorů byly použity v této práci s cílem přiblížit a definovat základní vzory akustického chování rosničky zelené.

### 4.1 Variabilita hlasu vlivem morfologických faktorů (velikosti těla)

Podobně jako u jiných druhů žab (např. viz Gerhardt 1994) i testy této práce potvrdily u samců rosničky zelené spojitost mezi velikostí těla a frekvencemi hlasu (dominantní i fundamentální). To zapříčiňuje velikost vokalizujícího samce, která pozitivně koreluje s jeho masou hrtanových struktur - hlasivkami a arytenoidními chrupavkami (McClelland et al. 1996).

Druh *Hyla arborea* vykazuje podobný vztah mezi velikostí těla (SVL) a frekvencí hlasu (vztah negativní korelace, viz Castellano et al. 2002, Fiedl & Klump, 2002, tato studie) jako u těch případů druhů žab, u nichž velikost těla samců hraje významnou roli během mezi-samčích interakcí v jejich vokalizačních duelech (Arak 1983, Wagner 1989a, Bee et al. 1996).

Na tomto místě by bylo též vhodné upozornit sice na neprůkazný, ale přesto malý náznak korelačního vztahu (tentokrát pozitivního) mezi velikostí těla (SVL) a *rychlostí hlasu* (CaR). Pozorování u bezblanky druhu *Eleutherodactylus glamyrus* (Rodríguez et al. 2010) indikují, že produkce jakéhokoli hlasu zahrnuje kontrakci svalů rezonančního vaku, čímž by mohlo metabolické constraints vysvětlovat i pozitivní korelaci mezi teplotou a rychlostí hlasu. Vyšší rychlost hlasu s sebou bezesporu přináší i vyšší energetické nároky, čímž samci mohou nepřímo dokazovat svou dobrou kondici (Wells 1997).

### 4.2 Variabilita charakteristik hlasu vlivem teploty prostředí

Jelikož žáby patří mezi ektotermní živočichy, lze snadno očekávat, že u nich jednotlivé akustické vlastnosti hlasu mohou být ovlivňovány teplotou prostředí (Zweifel 1968, Gayou 1984, Fiedl & Klump 2002, Wells 2007). To potvrzují i výsledky této práce. Na variabilitu

hodnot všech testovaných temporálních charakteristik (CaR, CGD, NN, NRR) byl zaznamenán prokazatelný vliv teploty vody.

Vysoce signifikantní výsledek negativní korelace, který byl zjištěn mezi teplotou a *dobou trvání hlasu* (CGD), odporuje výsledkům prezentovaných u Howard & Young (1998). Naopak, shodující se závěr učinili i Zweifel (1968), Gayou (1984), Kaya & Simmons (1999), Friedl & Klump (2002). Druhý ze skupiny uvedených autorů (Gayou 1984), ve své studii na druhu *Hyla versicolor* vysvětluje, že kratší doba hlasu za vyšších teplot je způsobena změnou rychlosti hlasových pulzů (v této práci nebyla tato charakteristika vyhodnocována). Čím je při vyšších teplotách tato rychlost větší (intervaly mezi pulzy se zkracují), tím dochází i ke zkrácení celkové doby hlasové skupiny.

Některé studie se zabývaly teplotním vlivem i u spektrálních charakteristik hlasu (Zweifel 1968, Gayou 1984, Howard & Young 1998). Avšak signifikantní vztah mezi teplotou a hlasovou frekvencí nebyl u nich prokázán, stejně jako i v této práci. Důvodem je, že frekvenční charakteristiky závisejí více na morfologických znacích hlas vytvářejících struktur (velikost hlasivek a rezonančních vaků). Tyto studie rovněž popisují teplotní vliv na další spektrální charakteristiky hlasu – *velikost pulzů a jejich rychlost opakování* (Zweifel 1968, Gayou 1984), jejichž analýza nebyla v rozsahu této práce.

### **4.3 Modifikace hlasu během interakcí s ostatními kompetitory**

Přestože rosnička zelená (*Hyla arborea*) nepatří k druhům, u kterých svádí samci během reprodukčního období přímé kontaktní souboje o samice nebo o obranu vybudovaných teritorií, výsledky této práce naznačují, že by rovněž i její samci mohli být schopni rozpoznat velikost těla konkurenta podle jeho hlasu. Provedený experiment zaznamenal odlišnou hlasovou odpověď samců u dvou ze šesti zkoumaných hlasových charakteristik v reakci na stimul simulující tělesně většího kompetitora v porovnání s reakcí na stimul hlasu kompetitora o menší velikosti těla. Vedle změn vokalizačních nebyly zaznamenány žádné případy pozměněného chování v reakci na playbackové stimuly.

Různě modifikovaný hlas na odpověď různě velkým kompetitorům po rozpoznání jejich velikosti se zdá být pevnou součástí akustické kompetice mezi samci a byl zaznamenán u mnoha druhů žab (např. Davies a Halliday 1978, Lopez et al. 1988, Wagner 1989b, Bee et al. 1996, 1999 a 2000, Bee & Bowling 2002, Tárano 2002, Rodríguez et al. 2010). Jednou z nejčastějších změn hlasu, ke které se samci během akustické interakce uchylují, je změna v

*dominantní frekvenci* hlasu. Lopez et al. (1988) popisuje pozměňování hlasové frekvence u hvízdalky druhu *Leptodactylus albilabris*. Samci přizpůsobují hloubku svého hlasu podle velikosti svého soupeře, buď tedy dominantní frekvenci snižují nebo zvyšují. S podobnými výsledky přichází i Wagner (1989b) u rosničky druhu *Acris crepitans blanchardi* nebo Bee et al. (1996) u druhu severoamerického skokana druhu *Rana clamitans*. Adaptací spektrálních charakteristik během sociálních interakcí žab se zabývala i studie Beeho a Bowlinga (2002), která však u skokana druhu *Rana catesbeiana* místo dominantní frekvence testovala frekvenci fundamentální. Dle závěrů jejich práce je projekce mezisamčí agresivní signalizace spojena se snížením fundamentální frekvence oznamovacího hlasu.

Co vede samce k tomu, aby se snažili během vokalizační interakce snížit vlastní frekvenci hlasu, se pokouší vysvětlit Wagner (1992) ve svých třech hypotézách: Zaprvé, jelikož dominantní frekvence negativně koreluje s velikostí těla, poté by vokalizující samec jejím snížením mohl dosáhnout produkce matoucí informace, lživě vypovídající o své skutečné velikosti (tzv. „dishonest-signal of size“ hypothesis). Jako druhá možnost je uvedeno to, že se samci naopak snaží svému okolí pomocí snížené frekvence předat informaci o sobě a svých parametrech co možná nejpřesnější (tzv. „signal of size“ hypothesis). Třetí a poslední hypotéza uvažuje o samcově možnosti informovat o jiné vlastnosti, nežli je velikost těla, např. vlastní fyziologické kondici (tzv. „signal of size-independent fighting ability“).

A neboť je dominantní frekvence hlasu u tohoto druhu negativně korelována s velikostí těla, mohl by se nízkofrekvenční hlas velkých samců stát vyhledávaným samičím preferenčním znakem (teoreticky může být s větší velikostí spojován vyšší dosažený věk a lepší schopnosti přežití, samice by tak získaly nepřímé genetické benefity zajišťující větší fitness potomstva, viz Wilbur et al. 1978). Avšak Friedl (2006) ve své studii, ve které porovnával několik hlasových charakteristik samců rosničky zelené s jejich zjištěnou reprodukční úspěšností (spárování v amplexu), zjistil, že pro samčí nízkofrekvenční hlas (zastupující samcovu větší velikost těla) samice nevykazují žádný zájem. Vytvořený přehled některých starších terénních experimentů (Friedl & Klump 2005) dokládá velkou vzácnost výskytu reprodukční výhody větší samcovy velikosti u druhů s lekovým systémem páření, pro něž je typická právě samičí volba partnera, při které samice nezískávají od samce žádný přímý bonus pro své potomstvo.

V této práci byly spektrální charakteristiky hlasu a jejich potenciální změny během mezisamčích interakcí u rosničky zelené rovněž sledovány. Po jejich vyhodnocení se ukázalo, že se během akustických interakcí hodnoty dominantní i fundamentální frekvence jeví jako vysoce konstantní, bez jakýchkoliv statisticky výrazných rozdílů. Samci podrobení

playbackovému experimentu nijak neuzpůsobovali hloubku svého hlasu, ať již byli vystaveni stimulu tělesně většího samce, než byli sami, nebo stimulu samce menších tělesných rozměrů. V případě druhu *Hyla arborea* tak podle získaných výsledků nelze podpořit žádnou z popsaných Wagnerových teorií (1992). Výše zmíněné příklady druhů žab (viz Lopez et al. 1988, Wagner 1992, Bee et al. 1996, Bee & Bowling 2002) se vyznačují agresivním průběhem mezisamčí soutěže o samice, plným kontaktních soubojů (scramble competition). A pakliže velikost těla (SVL), co by dobrý prediktor soubojové zdatnosti (Wells 1978), je u těchto druhů negativně korelována s dominantní frekvenční hlasu, vývin takového mechanismu modifikace frekvence hlasu se zdá být na místě. Ve studii kolektivu Bee et al. (2000) je na něj dokonce pohlíženo jako na jistou alternativní strategii, signifikantně více uplatňovanou mezi menšími samci (druh *Rana clamitans*), kteří se v reakci na playbackový stimul nahrávky velkého samce snaží předstírat rovněž větší rozměr vlastního těla (podpoření první hypotézy Wagnera, 1992).

Rosnička obecná je oproti tomu druhem, u kterého nedochází mezi jednotlivými samčími konkurenty na rozmnožišti ke kontaktímu napadení a samice si svobodně vybírají mezi vokalizujícími samci (Marques et al. 1990, Friedl & Klump 2005). Přestože samci nebrání ani žádná teritoria či místa vhodná ke kladení snůšek, mělo by u nich docházet k obhajobě vokalizačních pozic. Friedl & Klump (2002) svým průzkumem doložili, že někteří samci rosničky zelené vokalizovali i několik po sobě jdoucích nocí z téhož místa. Marques et al. (1990) dokonce i popisuje u tohoto druhu jistý náznak „teritoriální interakce“, když (patrně) recesivnější samec postoupil své místo na lekovišti samci jinému, charakterizovanému jako „více agresivněji vokalizujícímu“. Jedná se ale o nahodilé pozorování, které nebylo prověřeno žádným testovacím experimentem.

Provedený pokus této práce poodhalil, že pomocí frekvence hlasu dokáží samci rosničky rozlišit velikostní stupeň svých konkurentů. V testu s umělými stimuly samci po vystavení hlasu většího kompetitora prodlužovali celkovou dobu své vokalizace. Prodloužení hlasové série se poté projevilo i v celkovém počtu vyprodukovaných tónů (tóny na jednu sérii). Nárůst v počtu tónů tak průměrně činil téměř 24 % rozdílu oproti původnímu spontánnímu hlasu jedinců. Hodnoty pro dobu hlasového projevu a počtu vyprodukovaných tónů se naopak nezvýšily, pokud byl samcům přehráván stimul s hlasem menšího kompetitora. Na tyto zaznamenané rozdíly v hlase lze pohlížet dvěma způsoby: 1) jako na cílené úsilí jedince dát hlasem vetřelci najevo, že vstoupil do již obsazené vokalizační zóny. 2) jako na snahu „rezidentního“ samce pokusit se sama sebe více zatraktivnit pro potenciálně se přibližující samice.

Schwartz, Buchanan & Gerhardt (2002) a Wells (2007) upozorňují, že u druhů produkujících trylkový hlas dochází během vokalizační interakce často k prodlužování *doby trvání hlasu*. Prvně jmenovaní autoři poukazují na svůj experiment s rosníčkou měnivou (*Hyla versicolor*), který demonstroval zajímavý prvek senzitivity samců ke svému akustickému prostředí. Při tomto pokusu bylo během manipulace s velikostí chóru (s počtem vokalizujících kompetitorů) dosaženo výsledku, který zaznamenával, že samci upravují svoji *dobu trvání hlasu* podle počtu vokalizačně aktivních konkurentů – prodlužovali hlasy při větším počtu a naopak je snižovali při menším. Zároveň s touto obměnou *doby trvání* protichůdně pozměňovali i svoji *rychlost hlasu* (což se ale u naší práce neprokázalo) v uváděném důsledku celkové energetické náročnosti projevu (dlouhá doba trvání za vysoké rychlosti hlasu). Bohužel, studie autorů Schwartz, Buchanan & Gerhardt (2002) nezahrnula do své analýzy změny v *počtu tónů a jejich rychlosti opakování*.

Zdá se, že zmíněné chování má své opodstatnění díky samicím a jejich volbě partnerů, při které si v oznamovacím hlasu samců všímají jistých prvků (Gerhardt & Huber 2002). Všeobecně samice preferují u samčích hlasových projevů jak vyšší rychlost hlasu, tak i dlouhou dobu trvání, ale celkově dávají přednost delšímu hlasu s nižší rychlostí před hlasem rychlejším a kratším (Klump & Gerhardt 1987). U druhů žab s lekovým způsobem rozmnožování vytváří samčí chór ve svém blízkém prostředí značný hluk, který snižuje samičí schopnost akusticky rozpoznávat jednotlivé samce, a proto se řídí hlavně podle detekování nejkratších hlasů. Pro blízko sebe shromážděné samce to znamená, že pokud se budou snažit vokalizovat hlasem navzájem si podobným svou rychlostí a délkou (ne však menší), budou mít všichni relativně rovnocennou šanci v samičím výběru (Schwartz, Buchanan & Gerhardt 2001, převzato a upraveno podle Friedl & Klump 2005, Wells 2007).

Přidávání tónů do hlasového projevu je běžné při akustických interakcích v choru mezi ostantími ozývajícími se samci (Wells 1988). U některých druhů dochází k prodloužení sekvence tónů v důsledku opakování její části (např. *Rana clamitans*, Bee & Perrill 1996), jiné druhy žab produkují hlas s dobře od sebe rozlišitelnými primárními a sekundárními tóny během interakcí s kompetujícími narušiteli, coby případ agresivní hlasové signalizace, podrobněji popsanou např. u zástupců rodu *Hyla* v pracích autorů Wells (1988) a Wells & Schwarz (1984b). Tři druhy panamských rosníček (*Hyla ebraccata*, *H. microcephala* a *H. phlebodes*) mají také jako středoevropská *Hyla arborea* lekový systém páření. Samci zde nehájí místo ovipozice, ale brání vokalizační místa mezi sebou, k čemuž užívají odstupňovaný agresivní hlas (charakterizován Wellsem, 1978). Pro takové varování je typické navýšení



rychlosti hlasu a prodloužení doby hlasu díky přidání více tónů do hlasové skupiny, často zakončené ještě skupinkou speciálních klik-tónů (převzato od Gerhardt a Huber 2002).

Tyto sekundární tóny (s jasnou výstražnou funkcí) však nebyly v naší práci u rosníčky zelené rozpoznány, a proto existence agresivního hlasu během mezisamčích interakcí u tohoto druhu nelze potvrdit ani vyloučit.

## 5. ZÁVĚR

V sezonách 2009 a 2010 bylo sledováno vokalizační chování rosničky zelené (*Hyla arborea*) během jejího období rozmnožování. Cílem bylo zjistit, zdali u tohoto druhu s prodlouženou dobou rozmnožování a s lekovým systémem páření dochází u vlastností oznamovacího hlasu vokalizujících samců k jeho ovlivnění sociálním kontextem na rozmnožišti.

Během provedeného playbackového experimentu bylo od 40 různých samců pořízeno stejný počet audio-nahrávek s jejich hlasem spontánním a s hlasem postupně reagujícím na přehrávané hlasové stimuly simulující na základě upravené dominantní frekvence různě velké samce.

Ze získaných výsledků vyplývá, že u samců rosničky zelené v interakci s různě velkými kompetitory nedochází k modifikaci jejich frekvence hlasu, čímž se odlišují od druhů žab, jejichž chování je během reprodukce silně teritoriální s častými fyzickými souboji mezi samci (tzv. „scramble“ kompetice), u kterých větší velikost těla (negativně korelována s nízkofrekvenčním hlasem) může hrát důležitou roli v samčí reprodukční úspěšnosti. Oproti tomu různé studie prokázaly, že samičí volba partnera u rosničky samcovu větší velikost těla nijak nezvýhodňuje.

Změna v hlase rezidentních samců v reakci na stimul většího kompetitora byla zaznamenána u hlasových charakteristik ve zvýšeném *počtu tónů* (průměrný nárůst počtu tónů o 23,7% vůči nahrávkou nestimulovanému spontánnímu hlasu) a prodloužené *doby trvání hlasové skupiny* (zvýšení o 5,6% času jedné hlasové skupiny). Vysvětlení prodloužení doby vokalizace může spočívat v okamžitém rozrostení okolního chóru o nového atraktivního kompetitora. Obdobným způsobem se rovněž může projevat agresivní (teritoriální) hlas samců některých druhů žab při akustickém narušení jejich vokalizačních center na rozmnožišti cizím hlasem „vetřelce“.

## 6. POUŽITÁ LITERATURA

- Arak, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. *Nature* 306: 261-262.
- Bajgar, A. 2006. Rozmnožování a reprodukční strategie samců rosničky zelené (*Hyla arborea*) ve vztahu k velikosti jedince. Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Baruš, V., Oliva, O. a kol. 1992. Fauna ČSFR: Obojživelníci-Amphibia. Eds. Academia, Praha. 340 pp.
- Bee, M. A. & Bowling, A. C. 2002. Socially mediated pitch alteration by territorial male bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Journal of Herpetology* 36: 140-143.
- Bee, M. A. & Perrill, S. A. 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour* 133: 283-301.
- Bee, M. A., Perrill, S. A. & Owen, P. C. 1999. Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behaviour, Ecology and Sociobiology* 45: 177-184.
- Bee, M. A., Perrill, S. A. & Owen, P. C. 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology* 11: 169-177.
- Blankenhorn, H. J. 1972. Meteorological Variables Affecting Onset and Duration of Calling in *Hyla arborea* L. and *Bufo calamita calamita* Laur. *Oecologia* 9: 223-234.
- Bogert, C. M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. Pp. 137-320. In: *Animal sound and communication*. Lanyon, W. E. & Tavolga, W. N. (eds.). American Institute of Biological Sciences Publications 7.
- Castellano, S., Cuatto, B., Rinella, R., Rosso, A. & Giacoma, C. 2002. The advertisement call of the European treefrog (*Hyla arborea*): A multilevel study of variation. *Ethology* 108: 75-89.
- Cran.r-project, 2010. CRAN (The Comprehensive R Archive Network), version R-2.12. [www.cran.r-project.org](http://www.cran.r-project.org)
- Davies, N. B. & Halliday, T. R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* 274: 683-685.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore & London.

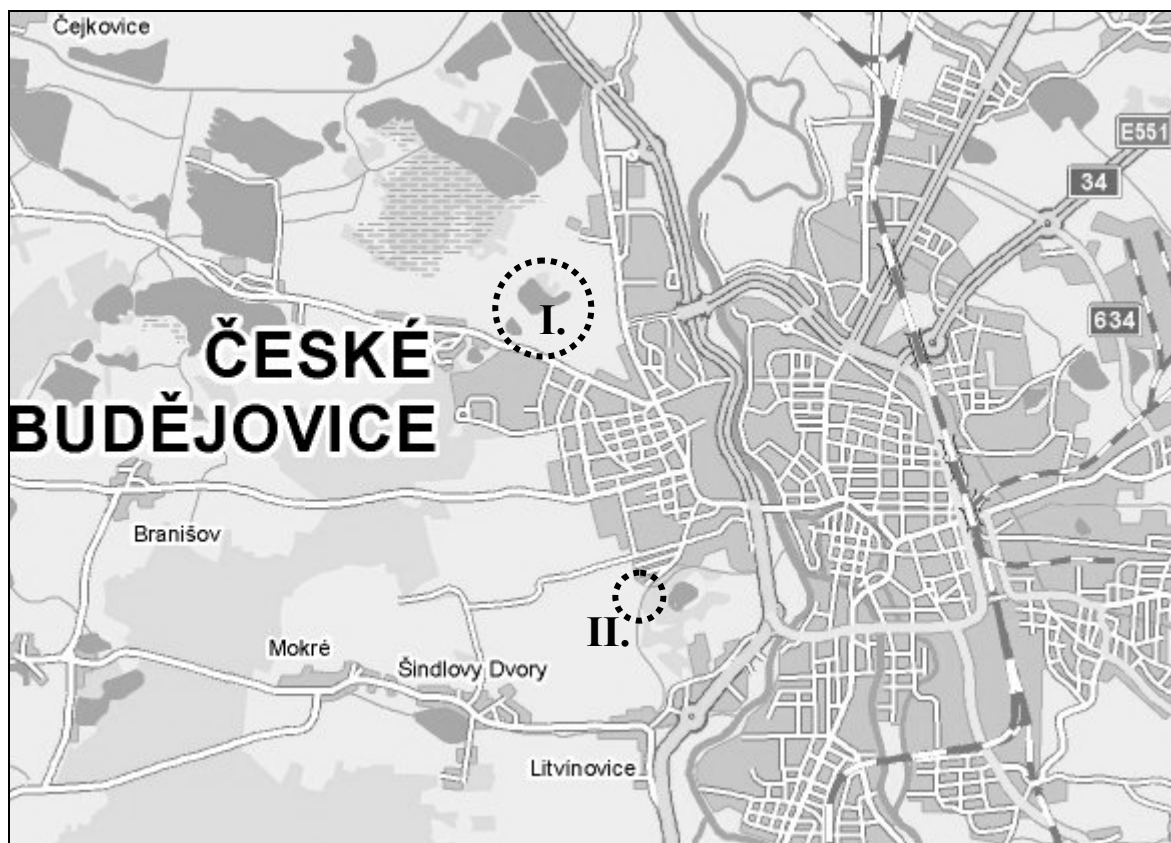
- Fráňová, I. 1999. Rosnička zelená (*Hyla arborea*): průběh rozmnožování, věková struktura a růst. Magisterská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Fiedl, T. W. 2006. Individual male calling pattern and mate mating success in the European treefrog (*Hyla arborea*): Is there evidence for directional or stabilizing selection on male calling behaviour? *Ethology* 112: 116-126.
- Fiedl, T. W. & Klump, G. M. 2002. The vocal behaviour of male European treefrog (*Hyla arborea*): implications for inter- and intrasexual selection. *Behaviour* 139: 113-136.
- Fiedl, T. W. & Klump, G. M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog (*Hyla arborea*): body size, chorus attendance, random mating, and good genes. *Animal Behaviour* 70: 1141-1154.
- Funk, W. C., Donnelly, M. A. & Lips, K. R. 2005. Alternative views of amphibian toe-clipping. *Nature* 433: 193.
- Gayou, D. C. 1984. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor*. *Copeia* (3): 733-738.
- Gerhardt H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 293-324.
- Gerhardt, C. H. & Huber, F. 2002. Acoustic communication in insects and amphibians. The University of Chicago Press, Ltd., London.
- Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Vallan, D. 2001. Revision of the *Boophis major* group (Amphibia: Ranidae: Rhacophorinae) from Madagascar, with description of five new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*: 495-529.
- Grafe, T. U. 1997. Use of metabolic substrates in the gray treefrog *Hyla versicolor*: Implications for calling behavior. *Copeia* 1997: 356-362.
- Grafe, T. U., Stewart, M. M., Lampert, K. P. & Rodel, M. O. 2011. Putting toe clipping into perspective: a viable method for marking anurans. *Journal of Herpetology* 45(1): 28-35.
- Halliday, T. 1987. Physiological constraints on sexual selection. Pp. 247-264. In: *Sexual selection: testing the alternatives*. Bradbury, J. W. & Andersson, M. B. (eds.), John Wiley and Sons, Chichester.
- Halliday, T., Tejedo, M. 1994. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. Pp. 419-468. In: *Amphibian biology – volume 2*. Heatwole, H. & Sullivan, B. K. (eds.), Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

- Howard, R. D. & Young, J. R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour* 55: 1165-1179.
- Kaya, U. & Simmons, A. M. 1999. Advertisement calls of the tree frogs, *Hyla arborea* and *Hyla savignyi* (Anura: Hylidae) in Turkey. *Bioacoustics* 10: 175-190.
- Klump, G. M. & Gerhardt, H. C. 1987. Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature* 326: 286-288.
- Lopez, P. T., Narins, P. M., Lewis, E. R. & Moore, S. W. 1988. Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Animal Behaviour* 36: 1295-1308.
- Marques, R. M. & Tejedo, M. 1990. Size-based Mating Pattern in the Tree Frog *Hyla arborea*. *Herpetologica* 46(2): 176-182.
- McCarthy, M. A. & Parris, K. M. 2004. Clarifying the effect of toe-clipping on frogs with Bayesian statistics. *Journal of Applied Ecology* 41: 780-786.
- McClelland, B. E., Wilczynski, W. & Ryan, M. J. 1996. Correlations between call characteristics and morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Journal of Experimental Biology* 199: 1907-1919.
- Moravec, J. 1990. Postmetamorphic Growth in the European Treefrog (*Hyla arborea*). *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* 34: 359-370.
- Pough, F., Magnusson, W., Ryan, M., Wells, K. & Taigen, T. 1992. Behavioral energetics. Pp. 395-436. In: *Environmental Physiology in amphibians*. Feder, M. & Burggren, W. (eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- Rodríguez, A., Nuez, D. & Alonso, R. 2010. Intraspecific variation in the advertisement call of the Cloud-forest frog *Eleutherodactylus glamyrus* (Anura: Eleutherodactylidae). *Journal of Herpetology* 44: 457-466.
- Ryan, M. J. 2001. Anuran communication. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Schwartz, J. J., Buchanan, B. W. & Gerhardt, H. C. 2001. Female mate choice in the gray treefrogs (*Hyla versicolor*) in three experimental environments. *Behaviour, Ecology and Sociobiology* 49: 443-455.
- Schwartz, J. J., Buchanan, B. W. & Gerhardt, H. C. 2002. Acoustic interactions among male gray treefrogs, *Hyla versicolor*, in chorus settings. *Behaviour, Ecology and Sociobiology* 53: 9-19.
- Specht, R. 2009. Avisoft-SASLab Pro Sound Analysis and Synthesi Laboratory. A PC-Software for MS - Windows 95/ ME/ NT/ 2000/ XP.

- StatSoft, Inc. 2001. STATISTIKA (data analysis software system), version 8. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Sullivan, B. K., Ryan, M. J. & Verrell, P. A. 1995. Female choice and mating system structure. Pp. 469-517. In: *Amphibian biology – volume 2*. Heatwole, H. & Sullivan, B. K. (eds.), Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Tárano, Z. 2002. Vocal responses to conspecific call variation in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Journal of Herpetology* 36: 615-620.
- Wagner, W. E. Jr. 1989a. Social correlates of variation in male calling behavior in Blanchard's cricket frog, *Acris crepitans blanchardi*. *Ethology* 30: 27-45.
- Wagner, W. E. Jr. 1989b. Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behaviour, Ecology and Sociobiology* 25: 429-436.
- Wagner, W. E. Jr. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour* 44: 449-462.
- Wells, K. D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalization and agonistic behaviour. *Animal Behaviour* 26: 1051-1063.
- Wells, K. D. 1988. The effects of social interactions on anuran vocal behavior. Pp: 433-454. In: *The evolution of the amphibian auditory system*. Fritszch, B., Ryan, M. J., Wilczynski, W., Hetherington, T. E. & Walkowiak, W. (eds.), John Wiley and Sons, New York.
- Wells, K. D. & Schwartz, J. J. 1984b. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: Aggressive calls. *Behaviour* 91: 128-145.
- Wells, K. D. 2001. The energetics of calling in frogs. Pp. 45- 60. In: *Anuran communication*. Ryan M.J. (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Wells, K. D. 2007. Ecology and behaviour of amphibians. Chicago University Press.
- Wilbur, H. M., Rubenstein, D. I. & Fairchild, L. 1978. Sexual selection in toads: the role of female choice and male body size. *Evolution* 32: 264-270.
- Zwach, I. 2009. Obojživelníci a plazi České republiky. Eds. Grada Publishing, a.s. Praha.
- Zweifel, R. G. 1968. Effects of temperature, body size and hybridization on mating calls of toads, *Bufo americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* 1968: 269-285.

## 7. PŘÍLOHY

**Obrázek 1:** Poloha pokusných lokalit u českých Budějovic. Lokality označeny kroužkem a římskou číslicí. (I.) Velký Vávrovský rybník, (II.) vodní nádrž u městského parku Stromovka.



**Obrázek 2:** Velký Vávrovský rybník, jeho letecký snímek a poloha.



**Obrázek 3:** Nádrž u městského parku Stromovka, jeho letecký snímek a poloha.





**Obrázek 4:** Korelační vztah mezi velikostí těla (SVL) a délkou tibio-fibulární kosti (TFL).  
( $r = 0,84$ ;  $p < 0,050$ ;  $N = 40$ )

