

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Funkce imitací a variabilita zpěvu u sedmihláska
hajního (*Hippolais icterina*)**

Diplomová práce

Bc. Zuzana Jůzlová

Školitel: Mgr. Jan Riegert Ph.D.

České Budějovice 2011

Jůzlová, Z., 2011: Funkce imitací a variabilita zpěvu a u sedmihláska hajního (*Hippolais icterina*). [Function of vocal mimicry and song variability in Icterine Warbler (*Hippolais icterina*). Mgr. Thesis, in Czech] – 36 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: The variability of vocal mimicry in Icterine Warblers from České Budějovice was studied. Three hypotheses concerning its function were tested and influence of kinship, neighbours and acoustic environment on vocal mimicry learning was investigated.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě 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 14.12. 2011

.....
Zuzana Jůzlová

Poděkování: Ráda bych tímto krátce poděkovala všem, kteří mi pomáhali, ať už radami nebo aktivně při tvorbě této práce, jmenovitě: školiteli Honzovi Riegertovi, za cenné podněty, pomoc při zpracování dat a jeho ochotu najít si čas vždy, když jsem potřebovala, dále Štěpánce Říčanové, Oldovi Říčanovi a Luboši Piálkovi za rady a pomoc při práci v laboratoři, katedře zoologie za finanční podporu a přínosné připomínky při prezentování výsledků na katedrovém semináři, Petrovi Šmilauerovi za pomoc se statistikou, mojí rodině za skvělé zázemí a samozřejmě všem sedmihláskům, přičemž pokud jsem některého z nich při odběru napíchla trochu více, tímto se mu dodatečně omlouvám.

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Studovaný druh.....	1
1.2. Hlasové imitace.....	1
1.2.1. „Beau Geste hypothesis“.....	2
1.2.2. „Batesian acoustic mimicry hypothesis“.....	2
1.2.3. „Mistake learning hypothesis“.....	3
1.3. Učení zpěvu u pěvců	3
2. Cíle	5
3. Materiál a metodika	6
3.1. Terénní práce.....	6
3.1.1. Studovaná oblast, odchyt a značení jedinců.....	6
3.1.2. Záznam zpěvu samců.....	7
3.1.3. Mapování ostatních druhů ptáků v teritoriích sameců.....	7
3.1.4. Analýza zpěvu.....	8
3.2. Laboratorní práce.....	8
3.2.1. Použité markery, zpracování vzorků.....	8
3.2.2. Variabilita molekulárních dat.....	10
3.3. Statistické analýzy.....	10
3.3.1. Individuální variabilita ve zpěvu.....	11
3.3.2. Genetická příbuznost vs. vzdálenost mezi teritorií.....	11
3.3.3. Genetická příbuznost vs. podobnost zpěvu.....	11
3.3.4. Podobnost zpěvu vs. vzdálenost mezi teritorií.....	12
3.3.5. „Beau Geste“ hypotéza.....	12
3.3.6. „Batesian acoustic mimicry“ hypotéza.....	13
3.3.7. „Mistake learning“ hypotéza.....	13
4. Výsledky	14
4.1. Genetická variabilita.....	14
4.2. Složení zpěvu.....	15
4.3. Testované otázky.....	15
4.3.1. Individuální variabilita ve zpěvu.....	15
4.3.2. Genetická příbuznost vs. vzdálenost mezi teritorií.....	16
4.3.3. Genetická příbuznost vs. podobnost zpěvu.....	17

4.3.4. Podobnost zpěvu vs. vzdálenost mezi teritorii.....	17
4.3.5. „Beau Geste” hypotéza.....	18
4.3.6. “Batesian acoustic mimicry” hypotéza.....	19
4.3.7. “Mistake learning” hypotéza.....	20
5. Diskuze.....	22
5.1. Imitace ve zpěvu sedmihláska hajního.....	22
5.2. Filopatrie u sedmihláska hajního.....	25
5.3. Učení imitacím.....	25
5.4. Funkce imitací.....	26
6. Závěr.....	27
7. Literatura.....	29
8. Příloha.....	34

1. Úvod

1.1. Studovaný druh

Sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*) je malý pěvec z čeledi pěnicovitých (Sylviidae). Jeho přirozeným habitatem jsou řídké listnaté a smíšené lesy a háje, zejména jejich okraje, porosty v blízkosti vodních toků, remízy a aleje, v urbánním prostředí pak parky, zahrady (Šťastný et al. 2006). Přestože se vyskytuje téměř na celém území naší republiky, jeho denzita může být v jednotlivých typech prostředí značně variabilní (urbánní prostředí 1,0 - 11,4 párů/10ha, lužní lesy 1 - 10 ex./10ha, rozptýlená zeleň v zemědělské krajině 0,2 - 12 párů/10ha) (Šťastný et al. 2006). Sedmihlásek patří stejně jako špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) nebo rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*) mezi naše ptačí imitátory. Jeho zpěv se skládá z imitací a vlastního druhově specifického zpěvu, který můžeme charakterizovat jako řadu pískavých zvuků. Zpěv má značný frekvenční rozsah a individuální variabilitu v melodičnosti a počtu imitovaných druhů (Benson 1897, Nicholson 1922, Cramp 1992). Například studie z Petrohradu uvádí, že někteří samci imitovali jen 3-4 druhy a jiní až 9-10 druhů (Malchevski & Pukinski 1983). Většinou se jednalo o imitace volání. Africké druhy ve zpěvu sedmihláška zmiňuje Akkermann (2006). Možnou souvislost mezi akustickým prostředím a imitacemi uvádí Mercier (1921).

Sedmihlásek je tažný druh, ze zimovišť ve východní Africe se vrací od konce dubna a v průběhu května. Zpívá během jarního tahu, na zimovištích a existují dokonce záznamy o zpěvné aktivitě během tahu na podzim (Cramp 1992). Ihned po příletu na hnízdiště si samci začínají obhajovat svá teritoria intenzivním zpěvem. To trvá až do doby spárování, poté intenzita klesá a obnovuje se v případě náhradního hnízdění (Cramp 1992).

Přestože se jedná o poměrně běžný druh, nebyla u sedmihláška dosud provedena statistická analýza variability zpěvu, nebyla ani testována žádná z níže uvedených hypotéz vysvětlujících funkci imitací.

1.2. Hlasové imitace

Hlasové imitace jsou velmi zajímavým fenoménem ptačího zpěvu. Setkáme se s nimi u tří ptačích řádů: kukaček, papoušků a pěvců (15-20% druhů) (Kelley et al. 2008, Marshall 1950, Vernon 1973). Imitace zahrnují napodobování zpěvu a hlasů jiných ptačích druhů, ale i hlasů jiných zvířat a dalších zvuků z okolí. Častěji se přitom setkáváme s imitacemi volání

než zpěvu nejspíše proto, že jsou snáze napodobitelné (Kelley et al. 2008). Imitátoři se liší rozsahem imitací ve svém zpěvu, jejich kvalitou i počtem imitovaných druhů (Jůzlová 2010). V poslední době se imitacím u ptáků věnuje stále více studií, ze kterých vyplývá, že jsou zřejmě mnohem častější, než se předpokládalo. O jejich učení a funkci se zatím příliš neví. Přestože existuje řada hypotéz (Kelley et al. 2008), nebyla doposud nalezena žádná, která by byla schopna spolehlivě vysvětlit většinu případů hlasových imitací. Výjimkou je „Mistake learning hypothesis“ (viz. níže). V této diplomové práci testuji dvě adaptivní hypotézy a jeden z předpokladů výše zmíněné „Mistake learning hypothesis“.

1.2.1. „Beau Geste hypothesis“

Původní aplikace této teorie na vnitrodruhové úrovni (Krebs 1977) byla Rechtenem (1978) rozšířena i mezidruhově na případ heterospecifických imitací a to především u teritoriálních druhů. Podle této hypotézy mohou být imitace velkého počtu kompetujících druhů výhodné při jejich odrazování od obsazení teritoria imitátora. Tuto teorii podporuje například studie na dvou druzích leskňáčků (rod *Batis*) (Wilson & Scantlebury 2006). Hypotéza je aplikovatelná především pro druhy obývající nepřehledný habitat, během hlasového projevu skrytých ve vegetaci a často při zpěvu měnících svou pozici (Krebs 1977). Předpokladem je i existence vztahu mezi velikostí repertoáru (počtu imitovaných druhů) a úspěšností v obhajobě teritoria před kompetičními druhy. V neposlední řadě by imitace měly být dostatečně přesvědčivé, aby imitované druhy nebyly schopny rozpoznat zpěv imitátora od vlastního druhu (Hindmarsh 1986).

1.2.2. „Batesian acoustic mimicry hypothesis“

Tato hypotéza předpokládá, že daný druh imituje hlasy predátorů a dalších agresivních či nebezpečných druhů k zastrašení kompetitorů, případně jiných predátorů (Dobkin 1979). Imitátoři se tyto hlasové projevy neučí od vlastního druhu, ale přímo od predátora (Hindmarsh 1986). Imitace by dále měly být používány ve správném kontextu a skrytě před zraky kompetitora/predátora. Přestože imitace agresivních druhů a predátorů byly zaznamenány ve zpěvu řady druhů (lemčik skvrnitý *Ptilonorhynchus maculatus* – Kelley & Healy 2011, drongo vlajkový *Dicrurus paradiseus* - Goodale & Kotagama 2006, drozdíci *Cossypha* sp. – Ferguson et al. 2002), málokdo zatím testoval jejich přesvědčivost a efektivitu při odrazování kompetitorů či predátorů. Například zpěv lyrochvosta *Menura*

novaehollandiae i když zbavený druhově specifických pasáží (imitace agresivních druhů tvoří u tohoto druhu více jak 90% všech imitací) je spolehlivě rozpoznáván jako zpěv lyrochvosta jak jedinci vlastního druhu, tak ostatními druhy (Robinson 1974). Pro tuto hypotézu zatím existuje jen málo důkazů, nebo spíše žádné spolehlivé (Kelley et al. 2008).

1.2.3. „Mistake learning hypothesis“

Hindmarsh (1984) tuto teorii aplikoval na zpěvné imitace u špačka obecného. Hypotéza předpokládá, že imitace nemají adaptivní funkci a vznikly důsledkem chybného učení zpěvu. Imitovány by měly být jednoduché a v prostředí často slyšené zvuky nebo ty, které jsou podobné vlastnímu druhově specifickému zpěvu imitátora. Imitacím by se imitátoři měli učit spíše od více zdrojů než od jediného (Hindmarsh 1986). Dalším předpokladem je, že nemusí být vždy použity ve správném kontextu a že zpěv imitátorů s kratší senzitivní periodou by měl obsahovat i méně imitací v porovnání s druhy, které se učí po delší období. Napodobování jiných zvuků z okolí a jejich nepřesnost či modifikace mohou též podpořit tuto hypotézu. Studie zpěvu afrických drozdů rodu *Cossypha* splňuje většinu těchto předpokladů (Ferguson et al. 2002).

1.3. Učení zpěvu u pěvců

U pěvců podřádu Oscines se mladí samci učí zpěvu od starších jedinců vlastního druhu. Preference vnitrodruhového zpěvu byla zjištěna u většiny z nich. Přesto existuje řada druhů, které nejspíše nemají striktně daný model vlastního zpěvu a jsou schopny zahrnovat do svého repertoáru i zpěv či hlasy jiných druhů nebo dalších zvuků z okolí (review Beecher & Brenowitz 2005). Mezi tyto ptačí imitátory patří například drozdec mnohohlasý (*Mimus polyglottos*), rákosník zpěvný, lyrochvost (rod *Menura*), a nebo právě sedmihlásek hajní. Přestože existuje řada detailních studií o učení zpěvu u ptáků (Marler & Slabbekoorn 2004), zůstává stále otázkou v jakém věku, za jakých podmínek a od koho se mu mladí ptáci učí (Wheelwright et al. 2008). Klasická představa učení zpěvu zahrnuje 4 fáze: senzitivní periodu, senzomotorickou fázi, „subsong“ a vykrytalizovaný zpěv (Veselovský 2001). Výsledný zpěv je pak tvořen jen částí zpěvu naučeného během senzitivní periody (Marler & Slabbekoorn 2004). Délka senzitivní periody se u jednotlivých druhů liší. Existují druhy, které se učí jen v průběhu prvního roku svého života (např. pěnkava obecná *Fringilla coelebs* - Lachland & Slater 2003), jiné se dokáží učit i během dalších let (např. slavík

obecný *Luscinia megarhynchos* - Todt & Geberzahn 2003, špaček obecný - Mountjoy & Lemon 1995, drozdec mnohohlasý - Derrickson 1987).

Z hlediska mé práce je nejdůležitější otázkou, od koho se mladí ptáci učí svému zpěvu. Na základě podobnosti zpěvu mezi jedincem a jeho modelem bývají uvažovány tři možné zdroje – otec, sousední jedinci v roce narození či sousedi v prvním roce hnízdění (Marler & Slabbekoorn 2004).

Část terénních studií vyzdvihuje vliv jedinců slyšených v prvním roce života mláděte. Učení zpěvu od otce bylo zjištěno u dvou druhů Darwinových pěnkav (*Geospizidae*) (Marler & Slabbekoorn 2004). Další studie ale ukazují, že mláďata od tohoto zpěvu často upouští a upřednostňují zpěv slyšený až po disperzi z hnízda. To bylo prokázáno např. u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) (DeWolfe et al. 1989), střízlíka pokřovního (*Thryomanes bewickii*), laločníka sedlatého (*Philesturnus carunculatus*) a zebříčky pestré (Marler & Slabbekoorn 2004). Zpěv otce může být ale dlouhodobě uchovávan v paměti a pak znovu používán (tzv. „selective attrition“), jako je tomu u strnádky růžovozobé (*Spizella pusilla*) (Nelson 1992). Možný vliv sourozenců v hnízdě dokládá studie na špačcích, kdy měla mláďata podobnější zpěv mezi sebou než s dospělci, jejichž zpěvu byla vystavena (Bertin et al. 2007).

Některé terénní studie zdůrazňují spíše vliv sousedních jedinců v roce prvního hnízdění (strnádka vrabcovitá *Spizella passerina* - Lui & Kroodsma 2006). Učení zpěvu právě od nich má totiž řadu výhod. Pomáhá například vlastníkovu teritoria na základě zpěvu rozpoznat souseda od cizího samce (Marler & Slabbekoorn 2004) a snižuje tak agresivitu mezi jedinci (Hernandez & MacDougall-Shackleton 2004).

Další studie pak podporují vliv obou, jak zpěvu slyšeného v roce narození, tak v roce prvního hnízdění (strnadec skvrnitý *Passerculus sandwichensis* - Wheelwright et al. 2008, rákosník proužkovaný *Acrocephalus schoenobaenus* - Nicholson et al. 2007). Omezený počet studií však bere v potaz existenci extrapárové paternity (EPP), která byla dosud zjištěna u 86% druhů pěvců (Griffith et al. 2002). Z tohoto důvodu je nutné odlišovat genetického a sociálního otce (Wheelwright et al. 2008). Na vliv genetické složky při učení zpěvu poukazuje např. studie na dvou podruzích strnada bělokorunkatého (Nelson et al. 1995).

U ptačích imitátorů zůstává dosud otázkou, zda se jedinci učí imitacím spíše od jedinců vlastního druhu (špaček obecný - Hausberger 1991), přímo od imitovaných druhů (nejspíše rákosník zpěvný - Dowsett-Lemaire 1979), nebo od obou zdrojů (vdovky rodu *Vidua* - Payne et al. 1998, lyrochvost - Putland et al. 2006).

Na vlastní učení zpěvu mohou mít vliv také sociální interakce. Například studie na špačkovi obecném a strnadci zpěvném (*Melospiza melodia*) ukazují, že mláďata se signifikantně více učila od dospělců se kterými byla kromě akustického i ve vizuálním kontaktu (Bertin et al. 2007, Nordby et al. 2000). Strnadci navíc při učení upřednostňovali zpěv, který sdílelo ve svém repertoáru více jedinců (Nordby et al. 2000). Byla prokázána i preference zpěvu starších reprodukčně úspěšných samců, samců v dobré kondici (Wheelwright et al. 2008, Marler and Slabbekoorn 2004) a těch jedinců, kteří zpívali častěji (Nelson 1992).

Z environmentálních faktorů je možný vliv data narození mláděte. Mláďata narozená dříve v sezóně totiž mají větší pravděpodobnost, že při učení zpěvu budou ovlivněna otcem a sousedy než mláďata narozená později v sezóně, kdy zpěvná aktivita dospělců značně klesá (Wheelwright et al. 2008).

Dále byl zjištěn vliv kondice mláděte, tzv. „the nutrition stress hypothesis“, podle které vede stres v raném období mláďat k tvorbě jednoduššího zpěvu (Buchanan et al. 2003). Zajímavý je i fakt, že u řady druhů, jejichž poddruhy se liší v migrační aktivitě a dalších ekologických nárocích, existují odlišné způsoby učení zpěvu. Například u střízlíka *Cistothorus platensis* bylo zjištěno, že sedentární populace ve Střední a Jižní Americe získávají zpěvný repertoár imitací ze zpěvu sousedních jedinců, kdežto nomadické severoamerické populace stejného druhu improvizují (Kroodsma et al. 1999).

2. Cíle

- 1) Stanovit míru genetické variability ve studované populaci.
- 2) Stanovit individuální variabilitu ve zpěvu sedmihláska hajního na základě imitovaných druhů.
- 3) Ověřit, zda existuje korelační vztah mezi genetickou a geografickou vzdáleností (míra filopatrie).
- 4) Otestovat vliv genetické příbuznosti na podobnost zpěvu mezi jedinci.
- 5) Zjistit, zda existuje souvislost mezi podobností zpěvu jedinců a vzdáleností mezi jejich teritorii v rámci jednoho roku a mezi roky (učení od sousedních jedinců).
- 6) Otestovat dvě hypotézy, které předpokládají adaptivní funkci imitací – “Batesian acoustic mimicry hypothesis” a “Beau Geste hypothesis”.
- 7) Zjistit, zda jsou druhy přítomné v hnízdním biotopu častěji imitovány než druhy, které se v něm nevyskytují – jeden z předpokladů “Mistake learning hypothesis”.

3. Materiál a metodika

3.1. Terénní práce

3.1.1. Studovaná oblast, odchyt a značení jedinců

Výzkum probíhal v hnízdních sezónách 2007-2011 v Českých Budějovicích, kde sedmihlásci běžně hnízdí v parcích a další městské zeleni (Prkna 1997). Vlastní odchyt byl proveden v období od konce dubna do konce května. Samci byli odchyceni za pomoci nahrávky teritoriálního zpěvu do japonské nárazové sítě a následně okroužkování klasickými hliněnými kroužky a unikátní kombinací kroužků barevných (**Obr. 1**). Díky tomu bylo možné jedince snadno odlišit a zabránit vzniku pseudoreplikací v datovém souboru. Každý jedinec byl též standardně změřen (ocas, křídlo, běhák, podle metodiky Záruby 1975), zvážen a byl od něho získán vzorek krve (cca 0,2 ml) odběrem z *v. axillaris* na spodní straně křídla. Krevní vzorky byly uchovávány v 96% ethanolu. Všechny tyto manipulace byly provedeny v souladu se schváleným projektem pokusů (č. j. 3854). Celkem bylo v průběhu pěti let odchyceno 70 jedinců, průměrná fidelita byla 37,1% (**Tab. 1**).

Tab. 1 Počet odchycených jedinců, fidelita a abundance sedmihláska hajního v průběhu studovaných let 2007-10.

rok	počet odchycených samců	fidelita (%)	abundance (počet párů/10ha)
2007	11	-	0,06
2008	21	27,3	0,08
2009	14	37,5	0,07
2010	14	47,8	0,05
2011	10	36,0	0,05



Obr. 1 Odchyt sedmihláska hajního do japonské nárazové sítě.

3.1.2. Záznam zpěvu samců

Nahrávání zpěvu označených samců probíhalo v květnu a červnu. Nahrávky byly pořízeny nejdříve s odstupem dvou dnů po odchytu. Používala jsem digitální minidiskový rekordér MZ-RH1, Hi-MD a mikrofon Sony ECM-T6 s plastovým kondenzorem (k usměrnění zvuku) upevněným na 0,7 m dlouhé dřevěné násadě. Před nahráním byli samci identifikováni dalekohledem (zvětšení 8x42). Většina nahrávek byla pořízena v dopoledních hodinách a jejich délka byla minimálně 10 minut pro každého jedince. Dohromady byly získány zvukové záznamy od 43 samců (2007 – 5, 2008 – 15, 2009 – 13, 2010 – 9, 2011 – 8).

3.1.3. Mapování ostatních druhů ptáků v teritoriích samců

V teritoriu nahraných jedinců byla standardní mapovací metodou (Bibby et al. 2000) stanovena přítomnost ostatních druhů ptáků s cílem určit, jaké druhy by mohly být potenciálními vzory při učení hlasových imitací. Mapování teritoria bylo provedeno minimálně třikrát v průběhu sezóny s minimálním odstupem 5-ti dní mezi jednotlivými kontrolami.

3.1.4. Analýza zpěvu

Díky značné časové náročnosti byl analyzován zpěv 23 samců (2007 – 1 jedinec, 2008 - 11, 2009 – 6, 2010 – 5) (**Příloha I a, b, c, d**). Pro každého jedince byla zpracována nahrávka o délce 8,2 min, která byla stanovena na základě kumulativního histogramu přírůstku počtu imitovaných druhů v čase (Jůzlová & Riegert in press). Tato délka nahrávky by měla být dostatečná ke stanovení 95% imitovaných druhů ve zpěvu všech jedinců.

Analýza nahrávek zpěvu probíhala za pomoci programu RAVEN Lite1.0. Na základě poslechu a průběhu spektrogramů jsem nahrávku rozdělila na sekvence identifikované jako vlastní druhově specifický zpěv sedmihláska a na sekvence tvořené imitacemi. Každá taková sekvence dostala specifický kód, který byl použit vždy, když se právě tato sekvence objevila v analyzované nahrávce. Imitace pak byly akusticky porovnány se zpěvem naší avifauny a určeny do druhů, popř. rodů či čeledí (při analýzách bylo pracováno jen se sekvencemi určenými do druhů - 92% sekvencí určených jako imitace). K určování jsem používala především kolekci CD s hlasy evropských druhů (Schulze 2003) a internetové stránky <http://xeno-canto.org/europe/>.

Části zpěvu, které nebyly identifikovány jako imitace, ani jako vlastní zpěv sedmihláska byly označeny otazníkem a specifickým číslem a zahrnuty do společné kategorie Unidet („unidentified“).

3.2. Laboratorní práce

3.2.1. Použité markery, zpracování vzorků

Genetickou variabilitu v rámci populace sedmihláska jsem testovala analýzou mikrosatelitů. Mikrosatelity jsou krátké (1-6bp) úseky DNA, které obsahují opakující se specifické motivy nukleotidových sekvencí (Queller et al. 1993). Variabilita v jejich délce je dána odlišným počtem motivů, který je důsledkem tzv. “replication slippage” (sklouznutí polymerázy při replikaci DNA) (Schlötterer & Tautz 1992). Mikrosatelity se vyskytují v nekódujících úsecích jaderné DNA, a proto se v nich mohou dlouhodobě uchovávat tyto mutace. Použití mikrosatelitů je běžně ve studiích na úrovni populací a v rámci jedné populace (např. zjišťování příbuznosti mezi jedinci, genetická variabilita uvnitř a mezi populacemi atd.).

Pro stanovení genetické variability v rámci českobudějovické populace sedmihláska (pracováno s N = 21) bylo použito celkem šest mikrosatelitů (**Tab. 2**). Ty byly původně

vyvinuty za účelem studování populační struktury rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*), ale poté úspěšně testovány i na řadě dalších druhů z čeledi pěnicovitých (Richardson et al. 2000). Vybrány byly dostatečně polymorfní lokusy - Ase 11, Ase 12, Ase 19, Ase 34, Ase 37, Ase 38, Ase 48, Ase 56, Ase 58 a Ase 63, přičemž Ase 38 a 63 byly později vyřazeny z důvodu nefunkčnosti primerů a u lokusů Ase 12 a 58 nebyla v rámci testovaných 21 jedinců zjištěna žádná variabilita. Reverzní sekvence primerů byly na 5' konci označeny fluorescenčním barvivem 6-FAM.

Tab. 2 Šest mikrosatelitů použitých ke stanovení genetické variability populace sedmihláska hajního v Českých Budějovicích.

lokus	EMBL přístupové číslo	opakující se motiv	sekvence 5'-3'
<i>Ase11</i>	AJ287394	(AC) ₁₄	F: TCCCCAAATCTCTCAATTCC R: AGTTCTAAGCCTGCCTGTGC
<i>Ase19</i>	AJ276376	(CA) ₄ GA(CA) ₅	F: TAGGGTCCCAGGGAGGAAG R: TCTGCCCATTAGGGAAAAGTC
<i>Ase34</i>	AJ276636	(CT) ₁₁	F: GTTAATTCTTTTGGCCCTCAGC R: GGAGACACCACACCAATGC
<i>Ase37</i>	AJ276639	(AC) ₉	F: TAATTCATGGAGAAGCCCAG R: TCAAAACAACAGTTTTACAGC
<i>Ase48</i>	AJ276777	(CCTTCT) ₆	F: TTTATTTCTGGACTGGAACAATC R: GAACATTGGGCTACTGGGC
<i>Ase56</i>	AJ276785	(GT) ₁₈	F: TTCACTGAGAAGTGAGAATGTG R: GTCCTTGATTGATTACAGGCT

DNA byla získána z krevních vzorků za pomoci Genomického DNA Mini Kitu (GeneAid Biotech Ltd.) dle přiloženého návodu, a následně byla skladována při teplotě - 5 °C. Příprava vzorků pro PCR (Polymerase Chain Reaction) byla provedena následovně: každý vzorek obsahoval 12,5 µl Master Mixu (HotStarTaq Master Mix kit, Qiagen), 9,5 µl PCR vody, 2 µl DNA, 0,5 µl forward primeru a 0,5 µl reverse primeru. Amplifikace lokusů probíhala v termocykleru (BIOER XP Thermal Cycler) dle následujícího nastavení: (1) počáteční denaturace 94°C /15minut, (2) 35 cyklů: denaturace 94 °C/1 min, nasednutí primerů 55 °C/1

min, syntéza DNA při 72 °C/1 min, (3) závěrečná fáze elongace při 72 °C/10 minut. Funkčnost primerů a přítomnost PCR produktů byla zjišťována pomocí ELFO na agarózovém gelu s vizualizací pod UV světlem. Poté bylo 0,5 µl PCR produktu z každého vzorku smícháno s 10,25 µl formamidu a 0,25 µl velikostního standardu (GeneScan™ – 500 LIZ™ Size Standard, Applied Biosystems) a zasláno na fragmentační analýzu, při které byly fragmenty odděleny kapilární elektroforézou. Fragmentační analýza probíhala na sekvenátoru ABI 3130 (Applied Biosystems) formou služby. Délka jednotlivých alel byla stanovena za použití softwaru GeneMapper 3.7 (Applied Biosystems).

3.2.2. Variabilita molekulárních dat

K popisu vnitropopulační genetické variability byly použity následující parametry: rozsah alel, počet alel daného lokusu, očekávaná a pozorovaná heterozygosita a koeficient inbreedingu F_{IS} (Fstat v 2.9.3 2, Goudet 2001). Koeficient inbreedingu se používá ke stanovení genetické variability uvnitř populace a to na základě poklesu počtu heterozygotů v důsledku nenáhodného párování (inbreedingu). Jako alternativa k F_{IS} se používá test možné odchylky od Hardy-Weinbergovy rovnováhy, který jsem testovala pomocí exaktního testu za použití Markovova řetězce (100 000 permutací) v programu Arlequin 3.11 (Schneider et al. 2000). Genotypová nerovnováha (genotypic disequilibrium), tedy nezávislost mezi testovanými lokusy, byla testována v programu Fstat v 2.9.3 2.

3.3. Statistické analýzy

Při testování cílů této práce byly použity následující statistické analýzy (**Tab. 3**).

Tab. 3 Testované otázky a použité statistické analýzy.

testovaná otázka	typ testu	program
individuální variabilita ve zpěvu	PCA (Principal component analysis)	Canoco for Windows 4.5.
genetická příbuznost vs. distance	Mantel test	PASSAGE 1.0
genetická příbuznost vs. podobnost zpěvu	Mantel test	PASSAGE 1.0

podobnost zpěvu vs.distance	Mantel test	PASSAGE 1.0
“Beau Geste” hypotéza	2x2 tabulka	STATISTICA 8.0
	GLMM	Program R
“Batesian acustic mimicry” hypotéza	2x2 tabulka	STATISTICA 8.0
	GLMM	Program R
“Mistake learning” hypotéza	GLMM	Program R
	Regrese	STATISTICA 8.0

3.3.1. Individuální variabilita ve zpěvu

Jedinci byli porovnání na základě procenta času stráveného imitacemi jednotlivých druhů z celkovém času stráveného zpěvem. K testování byla použita PCA v programu Canoco for Windows 4.5. Jako „samples“ jsem zadala jedince a jako „species“ jednotlivé imitované druhy. Před vlastní analýzou byla procentická data zlogaritmována. Čas strávený imitacemi všech druhů sýkor (rody *Parus*, *Cyanistes*, *Poecile* a *Periparus*) a stejně tak obou druhů vrabců (rod *Passer*) byl shrnut do společných kategorií *Parus* sp. a *Passer* sp. Důvodem byla přítomnost imitací sýkor sp. a vrabců sp. ve zpěvu některých jedinců, které se nepodařilo přesně určit do druhů.

3.3.2. Genetická příbuznost vs. vzdálenost mezi teritorii

Vztah mezi příbuzností a vzdáleností mezi teritorii jedinců dokládá míru filopatrie. Porovnávala jsem matici příbuznosti (procento sdílených alel mezi jedinci) s maticí vzdáleností mezi teritorii. Vztah byl testován jak pro jednotlivé roky (2008, 2009, 2010) zvlášť, tak pro vzdálenost mezi teritorii v průběhu všech let (2007-2010). Ke statistickému ověření byl použit Mantel test v programu PASSAGE 1.0.

3.3.3. Genetická příbuznost vs. podobnost zpěvu

Byly vytvořeny dvě matice. První představovala příbuznost mezi jedinci a byla stanovena na základě procenta sdílených alel, druhá charakterizovala podobnost zpěvu a to buď na základě procenta sdílených imitovaných druhů mezi jedinci, nebo pomocí indexu Pianka (Pianka 1974), který se používá ke kvantitativnímu stanovování podobnosti potravních spekter:

$A = \Sigma p_i q_i / (\Sigma p_i^2 \Sigma q_i^2)^{0.5}$ (kde p_i je podíl času stráveného imitací druhu i z celkového času stráveného imitacemi u jednoho jedince a q_i podíl času stráveného imitací druhu i z celkového času stráveného imitacemi u druhého jedince). Korelační vztah mezi oběma maticemi byl testován pomocí Mantel testu v programu PASSAGE 1.0.

3.3.4. Podobnost zpěvu vs. vzdálenost mezi teritorii

Srovnány byly opět dvě matice – podobnost zpěvu stanovená jako procento sdílených imitovaných druhů, či index Pianka (Pianka 1974) a vzdálenost mezi teritorii. Analýza byla provedena pro všechny roky dohromady a pro jednotlivé roky zvlášť. Mantel test v programu PASSAGE 1.0 byl použit ke stanovení průkaznosti/neprůkaznosti korelačního vztahu mezi maticemi.

3.3.5. „Beau Geste” hypotéza

Jedním z předpokladů „Beau Geste“ hypotézy je, že imitátor by měl do svého repertoáru zahrnovat hlasy kompetičních druhů přítomných na lokalitě. Hindmarsh (1984) tento předpoklad testoval u ostrovní populace špačka obecného na základě počtu kompetitorů/nekompitorů vyskytujících na ostrově, kteří špačkem byli/nebyli imitováni. Ze souhrnného seznamu druhů zjištěných při mapování teritorií byly vytvořeny 4 kategorie. Druhy byly do některé z těchto kategorií přiřazeny podle toho, zda jsou kompetitory/nekompitory sedmihláska a zda jím byly imitovány/neimitovány. Seznam kompetitorů sedmihláska byl stanoven na základě biotopu, převládající potravy a způsobu jejího sběru za pomoci publikací Hudce et al. (1972, 1977, 1983) (**Příloha II**). Takto vytvořená čtyřpolní tabulka byla testována pomocí kontingenčních tabulek v programu STATISTICA 8.0.

Pokud jsou imitace kompetitorů sedmihláskem preferovány, měl by existovat i průkazný rozdíl mezi poměrem pozorované a očekávané hodnoty času stráveného imitacemi u kompetitorů a nekompitorů. Pro každého jedince byl spočítán čas strávený imitacemi kompetitorů a nekompitorů (pozorované hodnoty) a tyto hodnoty byl následně vyděleny časem získaným rozdělením celkového času stráveného imitacemi v poměru stanoveném z počtu druhů v obou kategoriích (očekávané hodnoty). Takto získané podíly byly zlogaritmovány (záporná čísla tedy znamenala vyšší hodnotu očekávanou a kladná naopak pozorovanou). K porovnání těchto podílů bylo použito „Linear mixed effect models“

v programu R, kde vysvětlující proměnou byl kompetitor/nekompetitor (1,0) a jedinec byl použit jako faktor s náhodným efektem. Směr průkaznosti (zda je větší pozorovaná hodnota ve srovnání s očekávanou u kompetitorů či nekompetitorů) byl zjištěn porovnáním zlogaritmovaných podílů pro kompetitory a nekompetitory pomocí „Box plots“ v programu STATISTICA 8.0.

Obdobně byl testován i vztah mezi frekvencí kompetitorů/nekompetitorů ve zpěvu. Pozorované hodnoty byly v tomto případě vyděleny průměrnou frekvencí imitace vynásobenou počtem druhů v kategorii kompetitor či nekompetitor.

3.3.6. “Batesian acoustic mimicry” hypotéza

Tato funkční hypotéza byla testována obdobně jako předchozí, dle příkladu Hindmarshe (1984) na základě počtu predátorů/nepredátorů ve zpěvu. Ze soupisu druhů zjištěných při mapování teritorií byl stanoven seznam potenciálních predátorů/nepredátorů sedmihláska. Jako predátory jsem přitom uvažovala všechny druhy, které predují alespoň jedno z vývojových stádií - vajíčko, mládě, dospělec (**Příloha II**). Hypotéza byla testována opět pomocí kontingenčních tabulek v programu STATISTICA 8.0.

Dále jsem porovnávala i frekvenci a čas strávený imitací predátorů a nepredátorů. Při testování jsem postupovala obdobně jako v případě Beau Geste hypotézy.

3.3.7. “Mistake learning” hypotéza

Jedním z předpokladů „Mistake learning“ hypotézy je, že druhy, které jsou v prostředí početnější by měly být imitovány s větší pravděpodobností. Jelikož jsem konkrétní abundance druhů neměla k dispozici, byla početnost druhů simulována přes jejich přítomnost v teritoriích jednotlivých samců (čím abundantnější druh, tím byl přítomen ve větším počtu teritorií). Testována pak byla závislost počtu sedmihlásků (0-23) v jejichž zpěvu se daný druh objevoval na počtu teritorií (0-23) v kterých byl zaznamenán. Použita byla regresní analýza v programu STATISTICA 8.0.

Testována byla i možná závislost mezi přítomností/nepřítomností daného druhu v hnízdním biotopu sedmihláska a ve zpěvu jednotlivých samců. Jako přítomnost druhu v biotopu sedmihláska byl brán alespoň jeden jeho výskyt v některém ze 23 teritorií, patřící 23 studovaným sedmihláskům, pro něž byl mapovací metodou stanoven soupis přítomných druhů. Data měla binární rozdělení (0,1) a vztah byl testována pomocí GLMM („General

linear mixed effect models“) v programu R. Jako kritérium při výběru faktoru jsem využila hodnotu AIC. Jedinec a druh byly do nulového modelu včleněny jako faktory s náhodným efektem.

4. Výsledky

4.1. Genetická variabilita

Z šesti mikrosatelitů, které byly použity pro stanovení genetické variability, byl nejvíce polymorfní lokus *Ase48* s 11 alelami, nejméně pak *Ase37* s 2 alelami (**Tab. 4**). Výsledky testu genotypové nerovnováhy ukázaly, že lokusy jsou vzájemně nezávislé ($p \geq 0.43$). Vypočítaný index F_{IS} poukazuje na nižší heterozygositu v populaci pro všechny testované lokusy vyjma *Ase19*, kde pozorovaná heterozygosita předčila očekávanou. Signifikantní odlišnost od Hardy-Weinbergovy rovnováhy vyšla pouze u posledního lokusu *Ase56*. Jelikož by se jeho vyřazením snížil počet lokusů použitých pro stanovení genetické variability, rozhodla jsem se, že budu všechny analýzy pracující s genetickou příbuzností testovat jak s příbuzností stanovenou pomocí všech šesti lokusů, tak jen na základě pěti lokusů, které se od H-W rovnováhy signifikantně nelišily.

Tab. 4 Parametry popisující genetickou variabilitu populace sedmihláska hajního v Českých Budějovicích.

lokus	rozsah	počet alel	heterozygosita očekávaná	heterozygosita pozorovaná	F_{IS}	p (H-W rovnováha)
<i>Ase11</i>	109-119	4	0.45877	0.38095	0.173	0.18738
<i>Ase19</i>	157-176	3	0.53891	0.66667	-0.244	0.09722
<i>Ase34</i>	216-251	11	0.88037	0.80952	0.082	0.39962
<i>Ase37</i>	234-238	2	0.04762	0.04762	0.000	1.00000
<i>Ase48</i>	260-426	20	0.93961	0.85714	0.090	0.39080
<i>Ase56</i>	284-317	14	0.92218	0.47619	0.490	0.00000

4.2. Složení zpěvu

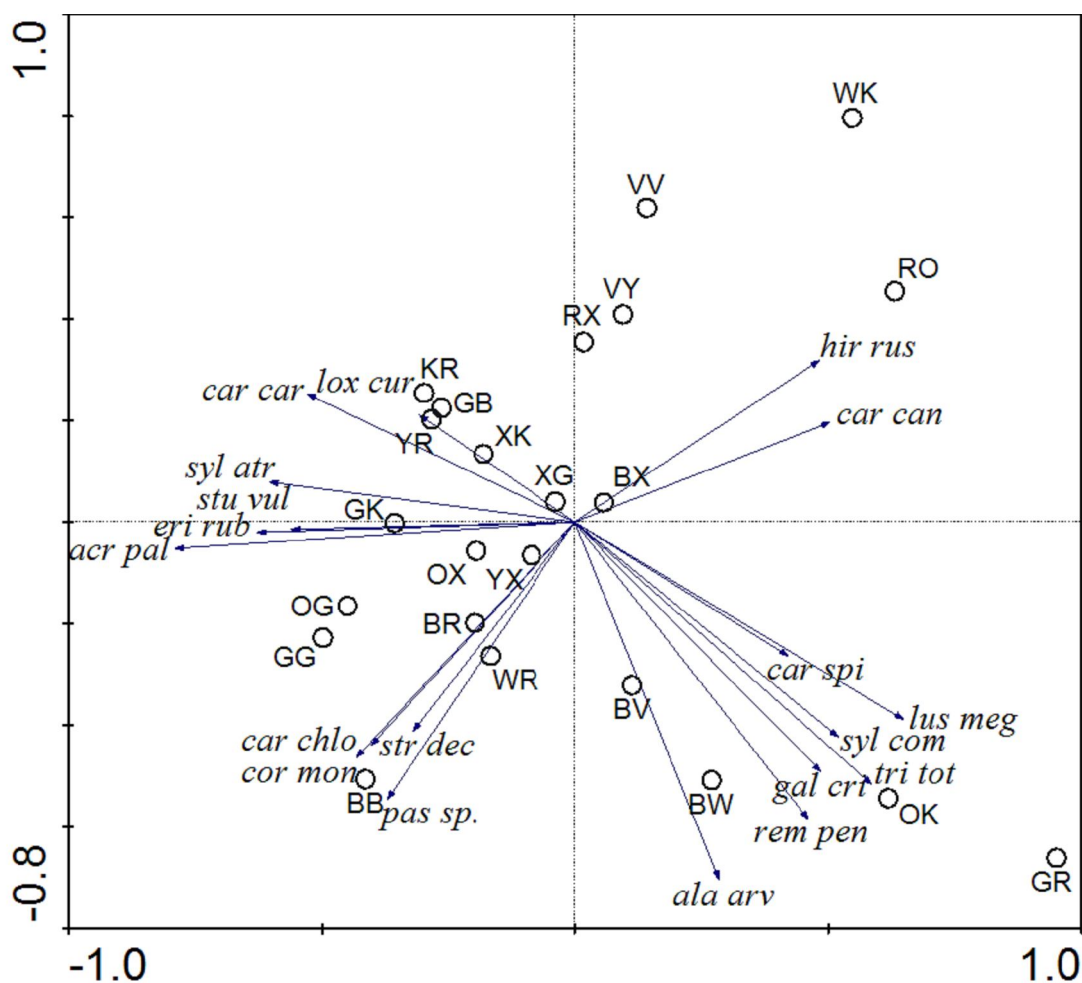
Zpěv sedmihláska byl tvořen vlastním druhově specifickým zpěvem a imitacemi. Imitace se ve zpěvu objevovaly samostatně (oddělené pomlčkou či druhově specifickým zpěvem sedmihláska), nebo na sebe plynule navazovaly. Celkový čas nahrávek všech jedinců dohromady tvořil 11306,8 s, z čehož vlastní zpěv (bez pomlky) 6486,6s (57,4%). Dohromady bylo rozlišeno 8821 sekvencí (průměr \pm SD, 363 \pm 93).

Určené sekvence tvořily 85,6% z celkového času zpěvu (5552,4s), zbylých 14,4% (934,2s) bylo zařazeno do kategorie „neidentifikováno“ (Unidet). Imitace zaujímaly 71,3% (4623,9s) z celkového času a vlastní druhově specifický zpěv sedmihláska 14,3% (928,5s). Ve zpěvu 23 jedinců bylo nalezeno 52 imitovaných druhů (průměr \pm SD, 24 \pm 5), přičemž rozsah v počtu imitovaných druhů se pohyboval mezi 12 až 35 druhy. Procento sdílených druhů mezi jedinci bylo v rozmezí 85,7 - 23,7%. Imitované druhy patřily do šesti ptačích řádů (Accipitriformes – 2 druhy, Charadriiformes – 5 druhů, Columbiformes – 1 druh, Galliformes – 1 druh, Passeriformes – 41 druhů a Piciformes – 2 druhy).

4.3. Testované otázky

4.3.1. Individuální variabilita ve zpěvu

Výsledky PCA prokázaly existenci individuální variability ve zpěvu sedmihlásků. První a druhá ordinační osa dohromady vysvětlily 32,1% z celkové variability. Pro výsledný graf bylo použito 19 druhů (popř. rodů), které z 8% fitovaly na I. a II. ordinační osu (**Obr. 2**). Nebyly nalezeny žádné ekologické skupiny, které by byly imitovány společně, snad s výjimkou dvojice druhů moudivláček lužní (*Remiz pendulinus*) a vodouš rudonohý (*Tringa totanus*) vyskytující se v blízkosti vodních ploch a druhů otevřených biotopů jako je skřivan polní (*Alauda arvensis*) a chocholouš obecný (*Galerida cristata*). Nejvíce odlišný zpěv od většiny jedinců a navzájem nejpodobnější má trojice samců BW, OK a GR, kteří spolu v sezóně 2010 bezprostředně sousedili. Odlišný zpěv samců VV, WK a RO je možno vysvětlit tím, že tito jedinci imitovali ze všech 23 samců nejméně druhů (VV – 14, WK – 12, RO – 19).



Obr. 2 Výsledky PCA; ordinační diagram popisuje podobnost zpěvu mezi 23 sedmihlásky na základě % času stráveného imitacemi jednotlivých druhů („samples“ – sedmihlásci, „species“ – imitované druhy). Obě hlavní ordinační osy vysvětlily dohromady 32,1% z celkové variability. Graf byl vytvořen na základě 19 druhů (popř. rodů), které z 8% fitovaly na I. a II. ordinační osu. Zobrazené druhy jsou uváděny třípísmennou zkratkou jejich rodového a druhové latinského jména.

4.3.2. Genetická příbuznost vs. vzdálenost mezi teritorii

Pouze v roce 2010 hníždili příbuznější jedinci blíže u sebe než jedinci méně příbuzní (**Tab. 5**). Když byla v testu použita matice genetické příbuznosti stanovená jen na základě pěti lokusů, které se významně nelišily od H-W rovnováhy, nevyšla tato závislost průkazně ani pro rok 2010 (**Tab. 5**). Mezi vzdáleností a příbuzností mezi jedinci tedy nejspíše neexistuje žádný vztah.

Tab. 5 Testování souvislosti mezi genetickou příbuzností a vzdáleností mezi jedinci.

rok		korelační koeficient	t	p
6 lokusů	2008 (N=9)	0,1919	0,8932	0,81411
	2009 (N=6)	0,0713	0,2398	0,59477
	2010 (N=5)	-0,7855	-2,3135	0,01035
	2007-2010 (N=21)	-0,1314	-1,2252	0,11025
5 lokusů	2008 (N=9)	-0,0193	-0,0904	0,46399
	2009 (N=6)	-0,2648	-0,8399	0,20047
	2010 (N=5)	0,0832	0,2574	0,60156
	2007-2010 (N=21)	0,0801	0,7346	0,76870

4.3.3. Genetická příbuznost vs. podobnost zpěvu

Nebyl nalezen vztah mezi příbuzností a podobností zpěvu stanovenou na základě procenta sdílených imitovaných druhů a indexu Pianka. Obdobně vyšly výsledky za použití jen pěti lokusů, které se signifikantně nelišily od H-W rovnováhy (**Tab. 6**).

Tab. 6 Testování vlivu genetické příbuznosti na podobnost zpěvu mezi jedinci.

rok 2007-2010 (N=21)		korelační koeficient	t	p
6 lokusů	% sdílených druhů	0,0167	0,1335	0,55311
	Pianka index	0,0476	0,4084	0,65853
5 lokusů	% sdílených druhů	0,0159	0,1248	0,54965
	Pianka index	0,0502	0,4224	0,66364

4.3.4. Podobnost zpěvu vs. vzdálenost mezi teritorii

a) podobnost zpěvu stanovená na základě procenta sdílených druhů

Předpoklad, že jedinci hnízdící blíže u sebe zpívají podobně byl prokázán pro všechny roky dohromady, ale ne pro jednotlivé roky zvlášť (i když pro rok 2010 byl výsledek na hranici průkaznosti) (**Tab. 7**). Korelační koeficient u všech testů vyšel záporně, což naznačuje, že se vzrůstající vzdáleností mezi jedinci klesá i procento sdílených druhů.

Tab. 7 Testování souvislosti mezi podobností zpěvu (stanovené jako % sdílených imitovaných druhů) a vzdáleností mezi jedinci.

rok	korelační koeficient	t	p
2008 (N=11)	-0,2384	-1,0128	0,15557
2009 (N=6)	-0,1938	-0,5660	0,28571
2010 (N=5)	-0,5012	-1,5501	0,06056
2007-2010 (N=23)	-0,3264	-2,3963	0,00828

b) podobnost zpěvu stanovená za pomoci indexu Pianka

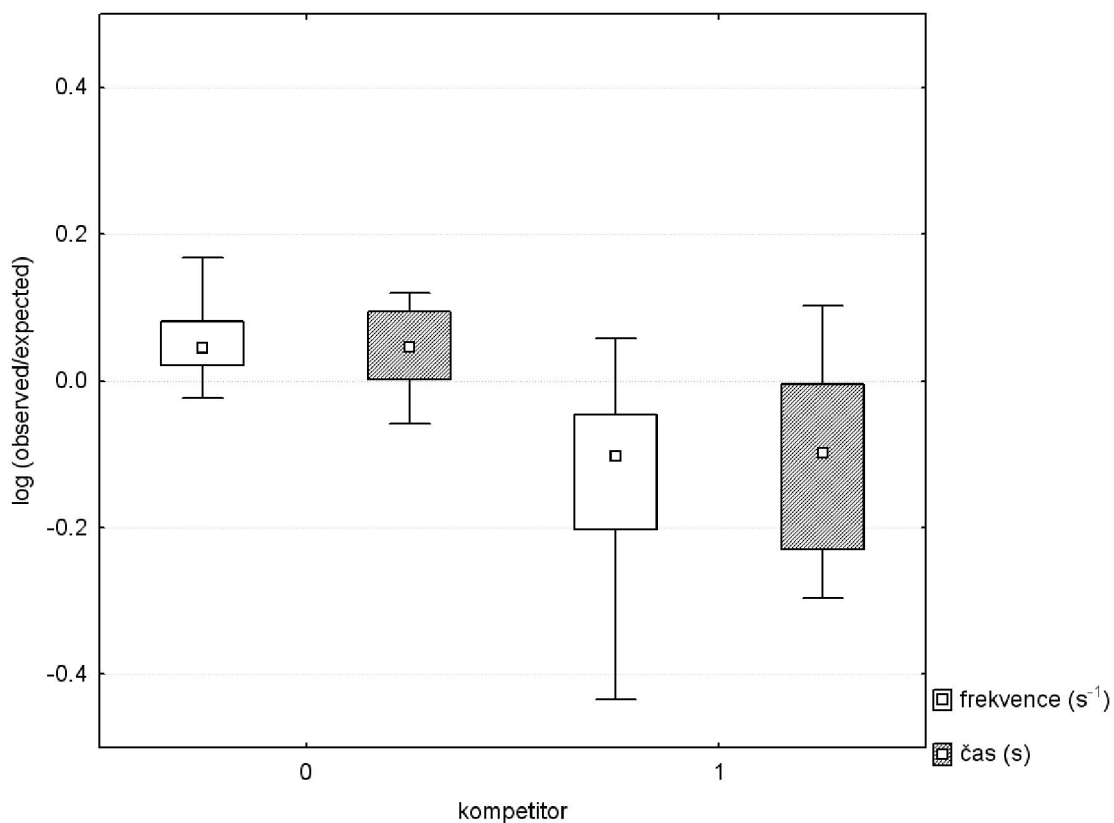
Také v tomto případě korelační koeficienty vykazují negativní vztah mezi podobností zpěvu a vzdáleností mezi teritoriemi, ale všechny testy s výjimkou roku 2010 byly neprůkazné (**Tab. 8**).

Tab. 8 Testování souvislosti mezi podobností zpěvu (stanovené pomocí Pianka indexu) a vzdáleností mezi jedinci.

rok	korelační koeficient	t	p
2008 (N=11)	-0,0540	-0,2790	0,39013
2009 (N=6)	-0,2310	-0,7287	0,23308
2010 (N=5)	-0,6949	-2,1660	0,01516
2007-2010 (N=23)	-0,1374	-1,0872	0,13847

4.3.5. „Beau Geste” hypotéza

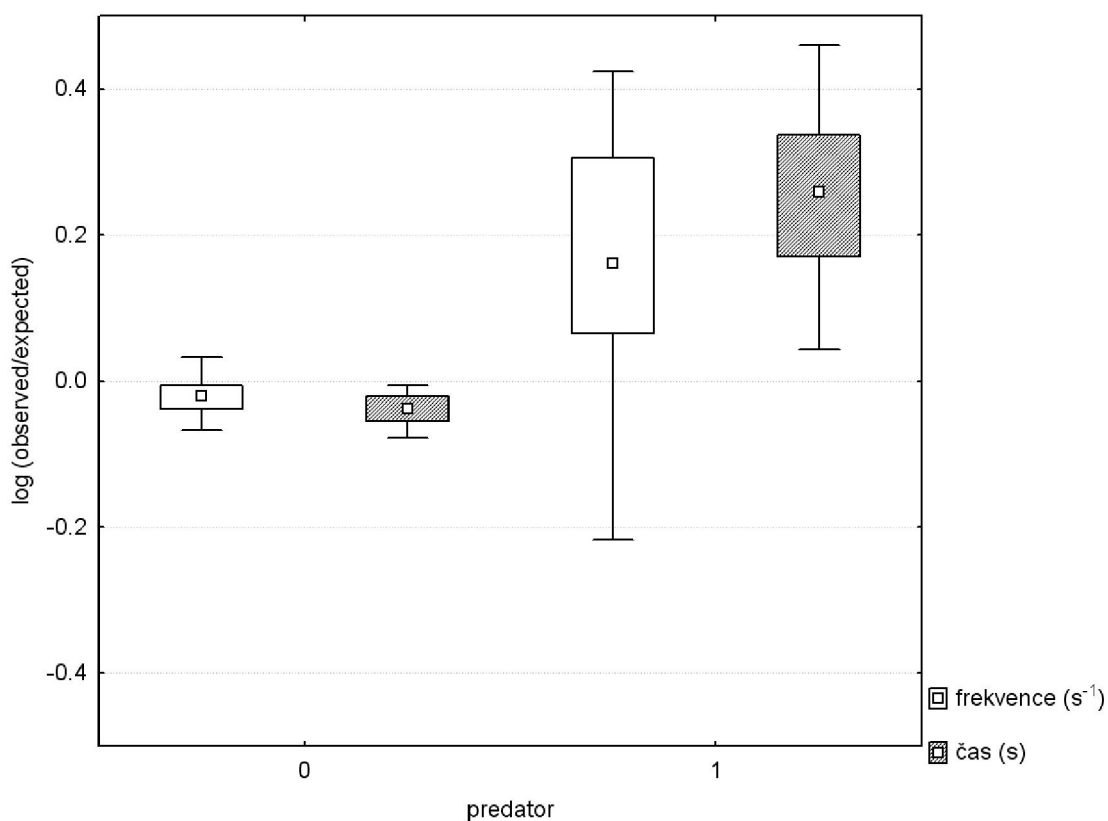
Test této hypotézy na základě počtu druhů dle Hindmarshe (1984) nevyšel signifikantně (Chi-square = 0.30, df = 1, p = 0.5825). Naopak průkazný byl rozdíl mezi kompetitory a nekompetitory na základě frekvence imitací (Chi-square = 18.706, df = 1 p < 10⁻⁴) a času stráveného imitacemi (Chi-square = 8.6617, df = 1, p = 0.00325). Očekávané hodnoty však byly u kompetitorů vyšší než pozorované a u nekompetitorů přesně naopak (**Obr. 3**), což naznačuje, že nekompetitorové druhy jsou imitovány déle a častěji než jsem předpokládala.



Obr. 3 Existuje průkazný rozdíl mezi kompetitory a nekompetitory na základě času i frekvence strávené imitacemi. Záporná čísla znamenají vyšší hodnotu očekávanou a kladná naopak pozorovanou. Nekompetitoři jsou imitováni více a častěji, než by se předpokládalo na základě očekávaných hodnot (square - median, boxes – 25-75%, whiskers – non-outlier range).

4.3.6. “Batesian acoustic mimicry” hypotéza

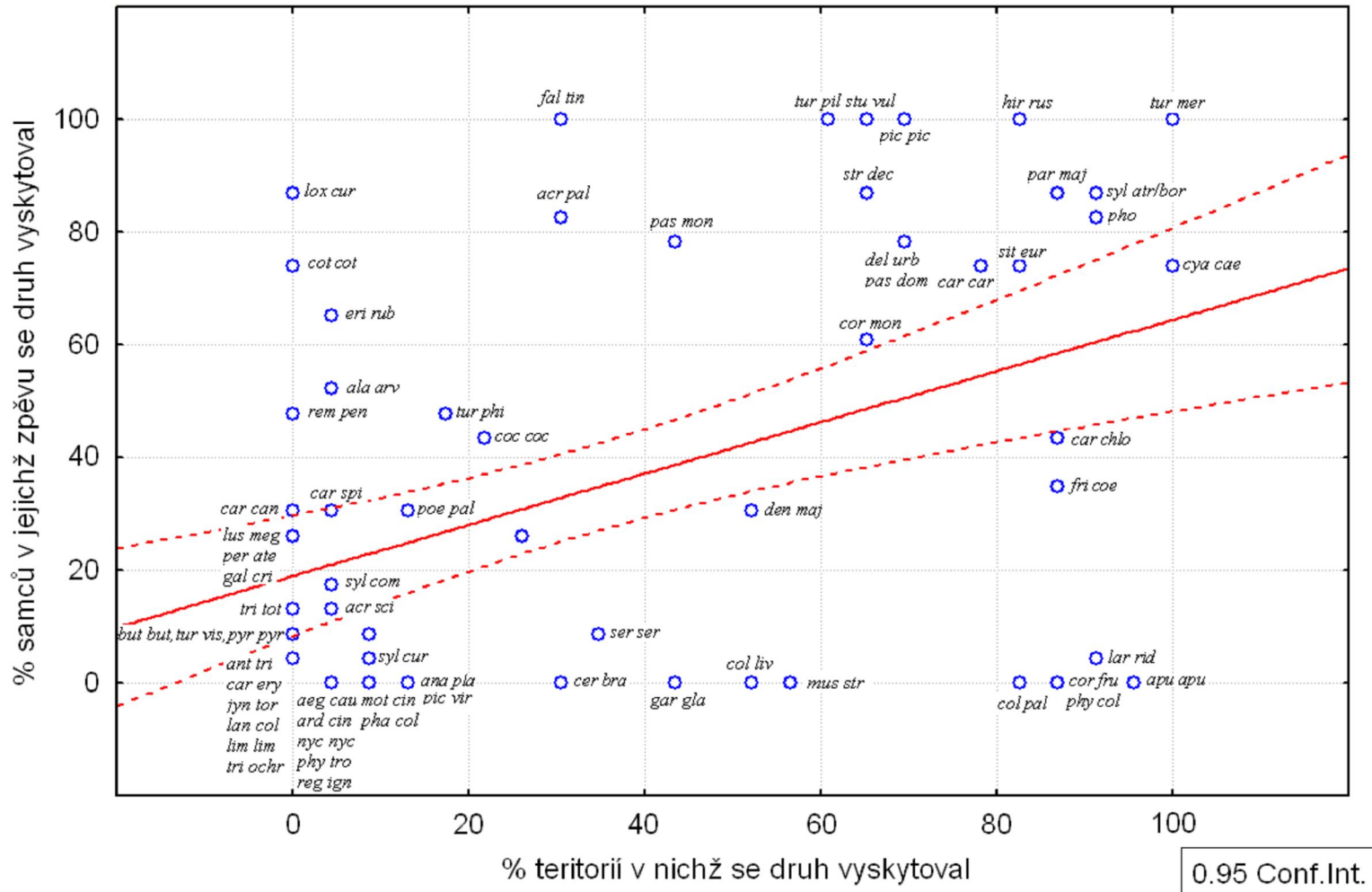
Stejně jako u výsledků předchozí hypotézy i zde test na základě počtu druhů nevyšel signifikantně (Chi-square: 0.000595, $df = 1$, $p = 0.980547$). Porovnání predátorů a nepredátorů na základě frekvence (Chi-square = 41.068, $df = 1$, $p < 10^{-4}$) a času (Chi-square = 96.292, $df = 1$, $p < 10^{-4}$) stráveného imitacemi však průkazně vyšlo. V tomto případě ale byly očekávané hodnoty pro predátory nižší než pozorované a u nepredátorů přesně naopak (**Obr. 4**), což podporuje hypotézu, že imitovány by měly být přednostně predátorské druhy.



Obr. 4 Existuje průkazný rozdíl mezi predátory a nepredátory na základě času i frekvence strávené imitacemi. Záporná čísla znamenají vyšší hodnotu očekávanou a kladná naopak pozorovanou. Predátoři jsou imitováni více a častěji, než by se předpokládalo na základě očekávaných hodnot (square - median, box – 25-75%, whiskers – non-outlier range).

4.3.7. “Mistake learning” hypotéza

Nebyl zjištěn signifikantní vliv samotné přítomnosti druhu (0-1) v teritoriích sedmihlásků na jeho výskyt (0-1) ve zpěvu jednotlivých samců (AIC hodnota pro model, který obsahoval vysvětlující proměnou byla vyšší než hodnota nulového modelu). Přítomnost druhu na lokalitě tedy není podmínkou k tomu, aby byl daný druh imitován. Pokud ale byla přítomnost druhu kvantifikována, výsledky byly odlišné. Druhy přítomné ve větším počtu teritorií sedmihlásků byly imitovány signifikantně větším počtem jedinců než druhy přítomné jen v některých teritoriích, nebo druhy, které se tam nevyskytovaly vůbec (**Obr. 5**, $r = 0,46279$, $p = 0,000076$). Z grafu je dále patrné, že sedmihlásci imitovali některé druhy, které se v teritoriu nevyskytovaly, a zároveň neimitovali některé druhy, které v teritoriu byly přítomné.



Obr. 5 Výskyt všech imitovaných druhů a druhů zaznamenaných při mapování teritorií ve zpěvu a teritoriích 23 sedmihlásků (correlation = 0,45474, $p = 0,000092$). Počty jedinců/teritorií jsou převedeny na procenta (23 jedinců/23 teritorií = 100%). Zobrazené druhy jsou uváděny třípísmennou zkratkou jejich rodového a druhové latinského jména.

5. Diskuze

5.1. Imitace ve zpěvu sedmihláška hajního

Imitace ve zpěvu 23 jedinců tvořily dohromady 71,3% z celkového času zpěvu (40,9% z celkového času nahrávek). Poměrně vysoký podíl imitací je srovnatelný například se zpěvem rákosníka zpěvného (Dowsett-Lemaire 1979) nebo lyrochvosta (Robinson 1974). Celkem bylo nalezeno 52 imitovaných druhů (průměr \pm SD, 24 ± 5), sedmihlášek má tedy středně velký repertoár imitací o něco větší než špaček obecný (21 druhů ve zpěvu 35 samců, Hindmarsh 1984). Počet druhů imitovaných jednotlivými samci se pohyboval mezi 12 až 35 druhy, což je vyšší počet než uvádí Malchevski & Pukinski (1983) – 3 až 10 druhů. Rozdíl může být způsoben odlišnou délkou analyzovaných nahrávek, zmínění autoři však tento údaj neuvádějí.

Imitace mechanických zvuků nebyly ve zpracovaných nahrávkách nalezeny, ale v práci Jůzlová & Riegert (in press) uvádíme jeden zjištěný mechanický zvuk. Pozorování sedmihláška imitujícího zvuk pumpy zmiňuje Neumann (1940 in Cramp 1992). Pokud se tyto imitace objevují, tvoří zřejmě jen minoritní část zpěvu sedmihláška.

Výskyt imitací exotických druhů ve zpěvu sedmihláška nemohu vyloučit, protože nemám s identifikací jejich zpěvu zkušenosti. Potenciální exotické hlasy byly řazeny do neurčených sekvencí („Unidet.“). Jejich podíl na celkovém zpěvu ale nejspíše nebude větší než 1%. Africké druhy ve zpěvu sedmihláška uvádí např. Akkermann (2006). **Tab. 9** srovnává soupis druhů imitovaných sedmihláškem v studiích Akkermanna (2006), Crampa (1992), Malchevského & Pukinského (1983) a této práce. Zde uvádím i další druhy, které nebyly zjištěny v nahrávkách analyzovaných v této práci, ale jsou součástí článku Jůzlová & Riegert (in press) – 3 druhy, nebo byly zaznamenány ve zpěvu sedmihlášků v Českých Budějovicích – 1 druh. Imitované druhy reflektují urbánní prostředí s výjimkou několika vysloveně lesních druhů (např. křivka obecná *Loxia curvirostra*, čížek lesní *Carduelis spinus*, sluka lesní *Scolopax rusticola*), polních druhů (např. křepelka obecná *Coturnix coturnix*, skřivan obecný) a druhů vázaných na vodní prostředí (např. vodouš rudonohý, čejka chocholatá *Vanellus vanellus*, rybák obecný *Sterna hirundo*). S těmito druhy se sedmihlášek pravděpodobně setkává za tahu, na zimovištích, nebo na místech, kde tyto biotopy sousedí s biotopy obývanými sedmihláškem.

Tab. 9 Porovnání publikovaných seznamů druhů imitovaných sedmihláskem hajným - Akkermann (2006), Cramp (1992), Malchevski & Pukinski (1983) a této studie (včetně práce Jůzlová & Riegert (in press)).

řád	Akkermann (2006)	Cramp (1992)	Jůzlová & Riegert (in press) a tato studie	Malchevski & Pukinski (1983)
Ciconiiformes	-	<i>Ardea sp.</i>	-	-
Accipitriformes	<i>Buteo buteo, Falco tinnunculus</i>	-	<i>Buteo buteo, Falco tinnunculus,</i>	<i>Falco tinnunculus</i>
Galliformes	<i>Coturnix coturnix</i>	-	<i>Coturnix coturnix</i>	-
Charadriiformes	<i>Haematopus ostralegus, Vanellus vanellus, Tringa totanus</i>	<i>Vanellus vanellus, Numenius arquata, Larus canus, Sterna paradisaea</i>	<i>Gallinago gallinago, Limosa limosa, Tringa ochropus, Tringa totanus, Larus ridibundus, Sterna hirundo,</i>	<i>Scolopax rusticola, Tringa ochropus</i>
Columbiformes	<i>Streptopelia decaocto</i>	-	<i>Streptopelia decaocto</i>	-
Piciformes	<i>Picus viridis, Dendrocopos major, Jynx torquilla</i>	<i>Dryocopus martius</i> (Durango 1948 in Cramp 1992)	<i>Picus viridis, Dendrocopos major, Jynx torquilla</i>	<i>Dendrocopos major, Dendrocopos minor</i>
Caprimulgiformes	-	-	-	<i>Caprimulgus europeus</i>
Passeriformes	<i>Alauda arvensis, Hirundo rustica, Motacilla alba, Luscinia megarhynchos, Phoenicuros ochruros, Saxicola torquata, Turdus merula, Turdus pilaris, Turdus viscivorus, Acrocephalus arundinaceus, Acrocephalus scirpaceus, Sylvia communis,</i>	<i>Turdus philomelos, Turdus viscivorus, Carpodacus erythrinus</i>	<i>Galerida cristata, Alauda arvensis, Hirundo rustica, Delichon urbica, Anthus trivialis, Motacilla alba, Erithacus rubecula, Luscinia megarhynchos, Phoenicurus sp., Turdus merula, Turdus philomelos, Turdus pilaris, Turdus viscivorus, Acrocephalus palustris,</i>	<i>Hirundo rustica, Phoenicurus phoenicurus, Turdus iliacus, Turdus pilaris, Phylloscopus trochilus, Parus major, Oriolus oriolus, Corvus monedula, Sturnus vulgaris, Passer montanus, Fringilla coelebs, Carduelis spinus, Loxia curvirostra</i>

Passeriformes	<i>Sylvia atricapilla, Ficedula hypoleuca, Parus major, Oriolus oriolus, Corvus monedula, Sturnus vulgaris, Passer domesticus, Fringilla coelebs, Carduelis cannabina, Carduelis carduelis, Carduelis chloris</i>		<i>Acrocephalus scirpaceus, Sylvia communis, Sylvia curruca, Sylvia atricapilla/borin, Phylloscopus trochilus, Periparus ater, Cyanistes caeruleus, Poecile palustris, Parus major, Sitta europaea, Remiz pendulinus, Oriolus oriolus, Lanius collurio, Pica pica, Corvus monedula, Garrulus glandarius, Sturnus vulgaris, Passer domesticus, Passer montanus, Fringilla coelebs, Serinus serinus, Carduelis cannabina, Carduelis carduelis, Carduelis chloris, Carduelis spinus, Loxia curvirostra, Carpodacus erythrinus, Pyrrhula pyrrhula, Coccothraustes coccothraustes</i>	
ostatní	hlasy afrických druhů ze zimovišť	mechanický zvuk (Neumann 1940 in Cramp 1992)	mechanický zvuk (Jůzlová & Riegert (in press))	-

5.2. Filopatrie u sedmihláska hajního

Studie z Kaliningradské oblasti v Rusku uvádí návratnost mlád'at sedmihláska do místa narození (2km²) na 27% (Sokolov 1981 in Cramp 1992). 70% se vrátilo do oblasti, kam dispergovala až po vylétnutí z hnízda. Z výsledků zpětných odchytů v České republice vyplývá, že šest ze sedmi mlád'at sedmihláska hnízdilo v následujícím roce ve vzdálenosti 3 km od rodiště (Cepák et al. 2008). Výsledky mé práce ukazují, že příbuznější jedinci sedmihláska neměli teritoria blíže u sebe než jedinci méně příbuzní. Pouze v roce 2010 hnízdili příbuznější jedinci blíže u sebe, což však může být artefakt malého počtu testovaných jedinců (N = 5), nebo zahrnutím lokusu, který byl signifikantně odlišný od H-W rovnováhy. Mladí samci se tedy nevracejí do bezprostřední blízkosti místa narození, což ale nevyklučuje možný vyšší stupeň filopatrie ve větším geografickém měřítku. Zjištěné výsledky mohou být také důsledkem již obsazených vhodných teritorií v bezprostřední blízkosti rodiště mlád'at.

5.3. Učení imitacím

Vztah mezi genetickou příbuzností a podobností zpěvu nebyl potvrzen. Zpěv u sedmihláska tedy pravděpodobně není geneticky podmíněn. Pokud je výskyt mimopárových mlád'at u tohoto druhu zanedbatelný, lze výsledky interpretovat i tak, že se jedinci imitacím neučí od svého otce (tedy po paternální linii). Míra EPP zatím nebyla u sedmihláska studována. Průměrný výskyt mimo-párových mlád'at u sociálně monogamních pěvců, u kterých byla EPP studována je 16,2% (Griffith et al. 2002). V čeledi Sylviidae, kam patří i sedmihláska, byla zatím EPP studována u 5 sociálně monogamních druhů (rody *Acrocephalus* a *Phylloscopus*), přičemž průměrný výskyt mimopárových mlád'at je 6,6%. Genetického otce tedy můžeme s velkou pravděpodobností považovat i za otce sociálního. Další možností je, že sedmihláska se imitacím od otce sice učí, ale ve svém zpěvném repertoáru je využívají jen částečně („selective attrition“) (Marler & Slabbekoorn 2004).

Průkaznost vztahu mezi podobností zpěvu (stanovenou jako procento sdílených druhů) a vzdáleností mezi teritorii v průběhu let 2007-10 poukazuje na možnost, že mladí ptáci se učí imitacím od sousedních samců v místě narození či hnízdění. Například dvojice samců OG a GG hnízdila v roce 2009 v bezprostřední blízkosti a podobnost jejich zpěvu by dokazovala, že samec GG se učil některým imitacím od OG. Podobný je také zpěv dvojice samců KR a YR, kteří hnízdili na stejném místě, ale v jiný rok. Průkaznou podobnost zpěvu

sousedních jedinců v roce 2010 lze vysvětlit spíše učením od sebe navzájem než přímo od imitovaných druhů. Z pěti jedinců testovaných pro tento rok byli totiž tři samci (BW, OK a GR) bezprostřední sousedi a jejich zpěv obsahoval i imitace druhů, které běžně nehnízdí v urbánním prostředí (viz. výsledky).

Další možností je učení imitací přímo od imitovaných druhů („Mistake learning hypothesis“). Výsledky mé práce ukazují, že druhy, které se častěji vyskytují v hnízdním biotopu sedmihláska (kos černý *Turdus merula*, pěnice černohlavá *Sylvia atricapilla*, vlaštovka obecná *Hirundo rustica*, rehek sp. *Phoenicurus* sp. a sýkora koňadra *Parus major*), jsou imitovány většinou jedinců a naopak druhy, které se v biotopu objevují jen příležitostně (např. pěnice pokřovní *Sylvia curruca* a hnědokřídla *Sylvia communis*, rákosník obecný *Acrocephalus scirpaceus*, sýkora babka *Poecile palustris*, čížek lesní) jsou imitovány jen některými jedinci. Ne všechny druhy přítomné v hnízdním biotopu ale sedmihlásek imituje (např. holub hřivnáč *Columba palumbus*, rorýs obecný *Apus apus*, havran polní *Corvus frugilegus*, budníček menší *Phylloscopus collybita*, lejsek šedý *Muscicapa striata*) a ne všechny druhy přítomné v jeho zpěvu se vyskytují i v jeho hnízdním biotopu (např. křivka obecná, křepelka polní, moudivláček lužní), což by poukazovalo na určité „constraints“ při učení imitací. Sedmihlásci si zřejmě vybírají z prostředí jen ty druhy, které se jim učí snáze nebo jsou podobné jejich specifickému zpěvu (např. křivka obecná, vodouš rudonohý, krutihlav obecný *Jynx torquilla*) (**Příloha III**). „Mistake learning“ hypotézu podporuje i fakt, že složitější imitace, jako je např. zpěv pěnice černohlavé/slavíkové, byly pro většinu jedinců unikátní a nejspíše se je tedy nenaučili od sebe navzájem, ale přímo od pěnice samotné. K učení zpěvu přímo od imitovaných druhů a tím i velké proporcii imitací ve zpěvu může vést i snížená zpěvná aktivita dospělých samců sedmihláska v době po spárování. Mláďata si pak mohou kompenzovat nedostatek akustických podnětů ze strany jedinců vlastního druhu učením od jiných druhů z okolí hnízda. Stejným způsobem interpretuje Dowsett-Lemaire (1979) učení od imitovaných druhů u rákosníka zpěvného.

5.4. Funkce imitací

„Beu Geste“ hypotéza, předpokládající preferenci hlasů kompetitorů, nebyla na základě mých výsledků podpořena. Co se týče času i frekvence, byly přednostně imitovány nekompetitorské druhy. Naopak některé podmínky „Batesian acoustic mimicry“ a „Mistake learning“ hypotézy potvrzeny byly.

Z výsledků tří nezávislých analýz testujících „Batesian acoustic mimicry“ hypotézu lze vyvodit následující závěry. Sedmihlásci sice nemusí imitovat všechny potenciální predátory, se kterými se mohou v teritoriu setkat, ale jejich imitace se objevují ve zpěvu častěji a sedmihlásci jimi stráví též více času než by se očekávalo. Vzhledem k tomu, že tato hypotéza má řadu dalších předpokladů (viz. úvod), které jsem netestovala, nemohu ji plně potvrdit. Například očekávaná snaha imitátora skrývat se během zpěvu před zraky kompetitorů či jiných predátorů je spekulativní. Ze zkušeností z terénu mohu potvrdit, že často není úplně snadné zpívajícího samce v koruně stromů dohledat. Také schopnost zastrašit tímto způsobem ostatní druhy jsem nepozorovala, ale imitace obou hlavních imitovaných predátorů – poštolky a straky obecné jsou akusticky velice přesvědčivé. Navíc jsou (na rozdíl od imitací kompetitorů) častěji používány samostatně, bez okamžité návaznosti na další imitace či vlastní druhový zpěv sedmihláška.

Jediný testovaný předpoklad „Mistake learning“ hypotézy, že druhy se kterými se sedmihlásci setkávají častěji i častěji imitují, byl potvrzen. Existuje ale řada dalších, které nebyly testovány. Učení od více zdrojů - přímo od imitovaných druhů a od sousedních jedinců je vzhledem k výše zmíněným výsledkům pravděpodobné. Dalším předpokladem je, že imitovány by měly být spíše jednoduché zvuky, tzn. hlasy a jednoduchý zpěv. To se potvrdilo v případě některých druhů – např. pěnky obecné, dlaska tlustozobého *Coccothraustes coccothraustes*, rehka sp. Na druhou stranu část imitací měla spíše charakter krátkých úseků mnohdy značně komplexního zpěvu, například imitace zpěvu pěnice černošedé/slavíkové, kosa černého a rákosníka zpěvného. Také zpěvy či hlasy podobné vlastnímu druhově specifickému zpěvu sedmihláška by měly být upřednostňovány. Například imitace křivky obecné a poštolky obecné (*Falco tinnunculus*), které se objevovaly ve zpěvu většiny jedinců, jsou podobné zpěvu sedmihláška přítomností harmonických tónů (**Příloha III**). Podpořit tuto hypotézu by mohly i imitace jiných zvuků z okolí, ale mechanické zvuky se ve zpěvu sedmihlášků objevují ojediněle.

6. Závěr

Analyzovala jsem zpěv 23 samců sedmihláška hajního v Českých Budějovicích.

- 1) Imitace zpěvu a hlasů jiných ptáků tvořily dohromady 71,3% z celkového času, imitováno bylo celkem 52 druhů (průměr \pm SD, 24 ± 5) z šesti čeledí.
- 2) Byly nalezeny individuální rozdíly ve zpěvu samců na základě imitovaných druhů.
- 3) Geneticky příbuzní jedinci nehnízдили blíže u sebe než jedinci méně příbuzní.

- 4) Vliv genetické příbuznosti na podobnost zpěvu mezi jedinci nebyl potvrzen.
- 5) Sousední jedinci vykazovali v některých případech podobnější zpěv.
- 6) Funkce imitací u sedmihláska nelze vysvětlit pomocí „Beu Geste“ hypotézy.
- 7) Byly potvrzeny některé předpoklady „Batesian acoustic mimicry“ hypotézy a „Mistake learning“ hypotézy. Sedmihlásci využívají hlasy predátorů častěji a déle než zpěv a hlasy jiných druhů. Také druhy, které se v hnízdním biotopu sedmihláska vyskytují častěji, jsou imitovány větším počtem jedinců. Ne všechny druhy přítomné v biotopu jsou ale imitovány a ne všechny imitované druhy jsou přítomné v biotopu, což by poukazovalo na určitý výběr ze strany sedmihláska.

7. Literatura

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

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

Benson, Ch. W. 1897. The Icterine Warbler, *Hypolais icterina*. Garten Laubvogel. Spott Vogel. *The Irish Naturalist*, **5**, 117-119.

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

Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A. & Mustoe, S. H. 2000. Bird census techniques. 2nd edition Academic Press, London.

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

Cepák, J., Klvaňa, P., Škopek, J., Schröpfer, L., Jelínek, M., Hořák, D., Formánek, J. & Zárbynický, J. 2008. Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. pp. 423-424, Aventinum, Praha.

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

Derrickson, K. C. 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in Northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Auk*, **104**, 198-207.

DeWolfe, B., Baptista, L. F. & Petrinovich, L. 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's white-crowned sparrows. *The Condor*, **91**, 397-407.

- Dobkin, D. S. 1979. Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **50**, 348-363.
- Dowsett-Lemaire, F. 1979. Imitative range of song of marsh warbler, with special reference to imitations of the African birds. *Ibis*, **121**, 453-467.
- Ferguson, J. W. H., van Zyl, A. & Delport, K. 2002. Vocal mimicry in African Cossypha robin chats. *Journal für Ornithologie*, **143**, 319-330.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. & Thuman, K.A.. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, **11**, 2195–2212.
- Goudet, J. 2001. Fstat version 2.9.3., a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (available at <http://www.unil.ch/Jahia/site/dee/op/edit/pid/36921>).
- Hernandez, A. M. & MacDougall-Shackleton S. A. 2004. Effects of early song experience on song preferences and song-control and auditory brain regions in female house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Journal of Neurobiology*, **59**, 247-258.
- Hindmarsh, A. M. 1984. Vocal mimicry in starlings. *Behaviour*, **90**, 87–100.
- Hindmarsh, A. M. 1986. The functional significance of vocal mimicry in song. *Behaviour*, **99**, 87-100.
- Hudec, K. & spolupracovníci. 1972, 1977, 1983. Fauna ČSSR. Ptáci 1,2,3. Academia, Praha.
- Jůzlová, Z. 2010. Variabilita zpěvu u sedmihláska hajního (*Hippolais icterina*). Bakalářská práce PřF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 1-59.
- Jůzlová, Z. & Riegert, J. Vocal mimicry in the song of the icterine warbler, *Hippolais icterina* (Sylviidae, Passeriformes). *Folia Zoologica* (in press).
- Kelley, L. A, Coe, R. L., Madden, J. R. & Healy, S. D. 2008. Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour*, **76**, 521–528.

- Kelley, L. A. & Healy, S. D. 2011. The mimetic repertoire of the spotted bowerbird *Ptilonorhynchus maculatus*. *Naturwissenschaften*, **98**, 501-507.
- Krebs, J. R. 1977. Significance of song repertoires: Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, **25**, 475-478.
- Kroodsma D. E., Liu W. C., Goodwin E. & Bedell P. A. 1999. The ecology of song improvisation as illustrated by North American sedge wrens. *The Auk*, **116**, 373–386.
- Lachlan, R. & Slater, P. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour*, **65**, 957–969.
- Liu, W.C. & Kroodsma, D.E. 2006. Song learning by chipping sparrows: when, where, and from whom. *Condor*, **108**, 509–517.
- Malchevski A. & Pukinski Y. 1983: Pticy Leningradskoy oblasti i sopredelnykh teritoriy. Vol. 2. Leningrad University Press, Leningrad.
- Marler, P., Slabbekoorn, H. 2004: Nature's music: The science of birdsong. pp. 80-107, 108-131. Elsevier academic press, London.
- Marshall, A.J. 1950: The function of vocal mimicry in birds. *Emu*, **50**, 5–16.
- Mercier, A. 1921. L'Hypolais contrefaisant. *Gerfaut*, **11**, 19-23.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E. 1995. Extended song learning in wild European Starlings. *Animal Behaviour*, **49**, 357–366.
- Nelson, D.A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 415–424.
- Nelson, D. A., Marler, P. & Palleroni, A. 1995. A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour*, **50**, 83–97
- Nicholson, E. M. 1922. Some notes on the Icterine Warbler. *British Birds*, **16**, 142-144.

- Nicholson, J. S., Buchanan, K. L., Marshall, R. C. & Catchpole C. K. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour*, **74**, 1585-1592.
- Nordby, J. C., Campbell, S. E., Burt, J. M. & Beecher, M. D. 2000. Social influences during song development in song sparrow: a laboratory experiment simulating field conditions. *Animal Behaviour*, **59**, 1187-1197.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Woods, J. L. 1998. Song learning in brood-parasitic indigobirds *Vidua chalybeata*: song mimicry of the host species. *Animal Behaviour*, **55**, 1537-1553.
- Pianka, E. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. natl. Acad. Sci. (USA)* **71**, 2141-2145.
- Prkna, V. 1997. Rozšíření a biotopové preference pěnicovitých (Sylviidae) v městském prostředí. Bakalářská práce BF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 1-20.
- Putland, D. A., Nicholls, J. A., Noad, M. J. & Goldizen, A. W. 2006. Imitating the neighbours: vocal dialect matching in a mimic model system. *Biology Letters*, **2**, 367-370.
- Queller, D. C., Strassmann, J. E. & Hughes, C. R. 1993. Microsatellites and kinship. *Tree*, **8**, 285-288.
- Rechten, C. 1978. Interspecific mimicry in birdsong: does the Beau Geste hypothesis apply? *Animal Behaviour*, **26**, 305-306.
- Richardson, D.S., Jury, F.L., Dawson, D.A., Salgueiro, P., Komdeur, J. & Burke, T. 2000. Fifty Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*) microsatellite loci polymorphic in Sylviidae species and their cross-species amplification in other passerine birds. *Molecular Ecology*, **9**, 2226-2231.
- Robinson, F. N. 1974. The function of vocal mimicry in some avian displays. *Emu*, **74**, 9-10.

Schneider, S., Roessli, D. & Excoffier, L. 2000. Arlequin ver 2.000: a software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland (available at <http://anthro.unige.ch/software/arlequin/software/>).

Schlötterer, C. & Tautz, D. 1992. Slippage synthesis of simple sequence DNA. *Nucleic Acids Research*, **2**, 211–215.

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

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

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

Vernon, C.J. 1973: Vocal imitation by South African birds. *Ostrich*, **44**, 23–30.

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

Wheelwright, N. T., Swett M. B., Levin I. I., Kroodsma D. E., Freeman-Gallant C. R. & Williams H. 2008. The influence of different tutor types on song learning in a natural bird population. *Animal Behaviour*, **75**, 1479-1493.

Wilson, P. L., Towner, M. C. & Vehrencamp, L. S. 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the Song Sparrow. *The Condor*, **102**, 355-363.

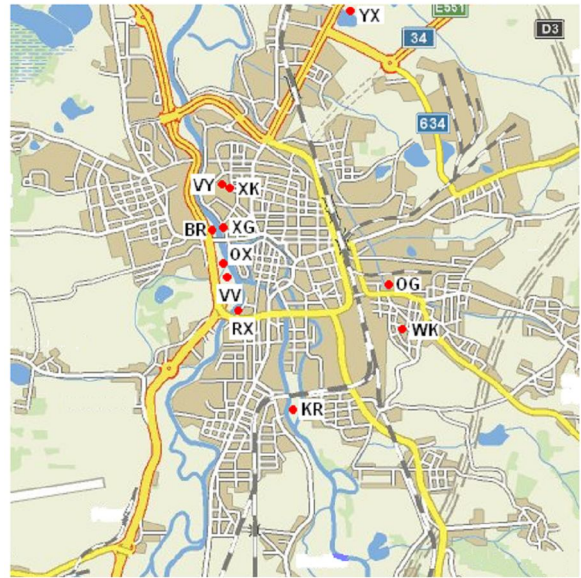
Záruba, M. 1975. Metodika kroužkování a získávání některých dat v ornitologii. pp.36-49, 67-69, Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

8. Přílohy

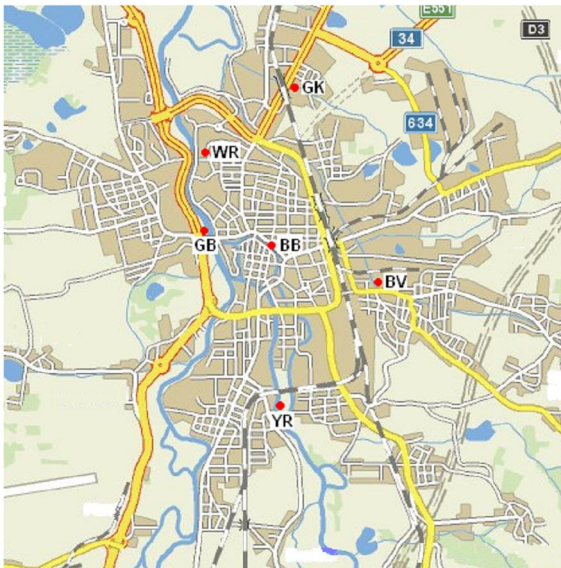
Příloha I. Distribuce 23 samic sedmihláska hajního v Českých Budějovicích jejichž zpěv byl analyzován: a) rok 2007 (1 jedinec), b) 2008 (11 jedinců), c) 2009 (6 jedinců), d) 2010 (5 jedinců). Sedmihlásci jsou označeni dvou-písmennou zkratkou barevného kroužku.



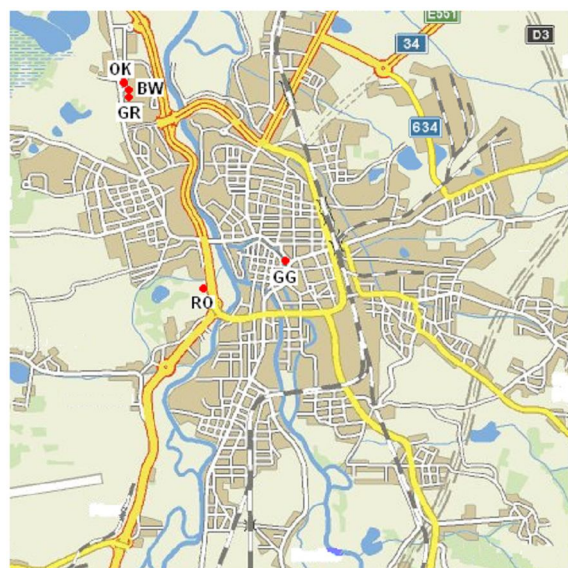
a)



b)



c)



d)

Příloha II. Výběr potenciálních kompetitorů a predátorů z celkového seznamu druhů imitovaných a zjištěných při mapování teritorií.

druh	kompetitor ano/ne	predátor ano/ne
<i>Acrocephalus palustris</i>	A	N
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	N	N
<i>Aegithalos caudatus</i>	A	N
<i>Alauda arvensis</i>	N	N
<i>Anas platyrhynchos</i>	N	N
<i>Anthus trivialis</i>	N	N
<i>Apus apus</i>	N	N
<i>Ardea cinerea</i>	N	N
<i>Buteo buteo</i>	N	A
<i>Carduelis cannabina</i>	N	N
<i>Carduelis carduelis</i>	N	N
<i>Carduelis chloris</i>	N	N
<i>Carpodacus erythrinus</i>	N	N
<i>Carduelis spinus</i>	N	N
<i>Certhia brachydactyla</i>	A	N
<i>Coccythraustes coccythraustes</i>	N	N
<i>Columba livia</i>	N	N
<i>Columba palumbus</i>	N	N
<i>Corvus frugilegus</i>	N	N
<i>Corvus monedula</i>	N	N
<i>Coturnix coturnix</i>	N	N
<i>Delichon urbica</i>	N	N
<i>Dendrocopos major</i>	N	N
<i>Erithacus rubecula</i>	A	N
<i>Falco tinnunculus</i>	N	A
<i>Fringilla coelebs</i>	A	N
<i>Galerida cristata</i>	N	N
<i>Garrulus glandarius</i>	N	A
<i>Hirundo rustica</i>	N	N
<i>Jynx torquilla</i>	N	N
<i>Lanius colurio</i>	A	A
<i>Larus ridibundus</i>	N	N
<i>Limosa limosa</i>	N	N
<i>Loxia curvirostra</i>	N	N
<i>Luscinia megarhynchos</i>	A	N

<i>Motacilla alba</i>	N	N
<i>Motacilla cinerea</i>	N	N
<i>Muscicapa striata</i>	A	N
<i>Nycticorax nycticorax</i>	N	N
<i>Oriolus oriolus</i>	A	N
<i>Cyanistes caeruleus</i>	A	N
<i>Parus major</i>	A	N
<i>Passer domesticus</i>	N	N
<i>Passer montanus</i>	N	N
<i>Periparus ater</i>	N	N
<i>Phasianus colchicus</i>	N	N
<i>Phoenicurus sp.</i>	A	N
<i>Phylloscopus collybita</i>	A	N
<i>Phylloscopus trochilus</i>	A	N
<i>Pica pica</i>	N	A
<i>Picus viridis</i>	N	N
<i>Poecile palustris</i>	A	N
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	N	N
<i>Regulus ignicapillus</i>	N	N
<i>Remiz pendulinus</i>	A	N
<i>Serinus serinus</i>	N	N
<i>Sitta europea</i>	A	N
<i>Sterna hirundo</i>	N	N
<i>Streptopelia decaocto</i>	N	N
<i>Sturnus vulgaris</i>	A	N
<i>Sylvia atricapilla/borin</i>	A	N
<i>Sylvia comunis</i>	A	N
<i>Sylvia curruca</i>	A	N
<i>Tringa ochropus</i>	N	N
<i>Tringa totanus</i>	N	N
<i>Turdus merula</i>	N	N
<i>Turdus philomelos</i>	N	N
<i>Turdus pilaris</i>	N	N
<i>Turdus viscivorus</i>	N	N

Příloha III. Podobnost ve struktuře spektrogramů čtyř imitovaných druhů (a - křivka obecná, b - vodouš rudonohý, c - krutihlav obecný, d - poštolka obecná) a sedmihláska (e, f, g, h).

