

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Individuální variabilita vokalizace kalouse ušatého
(*Asio otus*)

Bakalářská práce

Lucie Hornátová

Školitelka: Mgr. Alexandra Průchová

České Budějovice 2020

Hornátová, L. (2020): Individuální variabilita vokalizace kalouse ušatého (*Asio otus*) [Vocal individuality of Long-eared owl (*Asio otus*). Bc. Thesis in Czech.] – 53 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The presented work describes the vocalization of Long-eared owl (*Asio otus*). I recorded the territorial calls of males and females within an urban population of České Budějovice. The recordings were analysed and the temporal and frequency characteristics of recorded calls were measured. I tried to seek the distinctiveness among particular individuals using the measured characteristics of the vocalization.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, 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 22. května 2020

Lucie Hornátová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce Saše Průchové za veškerou pomoc a vedení při tvorbě této bakalářské práce, především za pomoc se sběrem dat a jejich analýzou. Dále bych ráda poděkovala Petrovi Veselému a Míše Syrové, jejichž pomoc s teoretickou a analytickou částí této práce byla nenahraditelná a velmi si jí vážím. V neposlední řadě patří velký dík mým rodičům, mému partnerovi a přátelům, kteří mě po celou dobu psaní této práce podporovali, i když to se mnou neměli vždy snadné.

Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Rozdělení zvukových signálů v závislosti na příjemci.....	1
1.1.1 Zvukové signály pro jedince stejného druhu	1
1.1.2 Zvukové signály pro jedince jiného druhu	4
1.2 Individualita ve vokalizaci.....	5
1.2.1 Adaptivní zdroj individuality.....	5
1.2.2 Mechanistický zdroj individuality u ptáků	7
1.3 Výzkum akustické individuální variability u sov.....	12
1.3.1 Druhy s jednoduchou vokalizací.....	13
1.3.2 Druhy se složitější vokalizací	14
2 Cíle práce.....	16
3 Metodika.....	17
3.1 Studovaný druh	17
3.2 Lokalita	19
3.3 Nahrávky.....	20
3.4 Analýza nahrávek.....	21
3.5 Statistická analýza	22
4 Výsledky.....	24
4.1 Samice.....	24
4.1.1 Sezóna 2018.....	24
4.1.2 Sezóna 2019.....	26
4.1.3 Sezóna 2018 a 2019.....	28
4.2 Samci.....	30
4.2.1 Sezóna 2018.....	30
4.2.2 Sezóna 2019.....	32
4.2.3 Sezóna 2018 a 2019.....	33
5 Diskuze	36
5.1 Samice.....	36
5.2 Samci.....	37
6 Závěr	41
7 Literatura	42

1 Úvod

Akustická komunikace je široce užívaným způsobem komunikace mezi živočichy. Využívají ji jak bezobratlí živočichové, tak obratlovci. Akustické signály mají pro mnoho živočichů velký význam především v prostředí, kde se neuplatní optické signály, tj. v nepřehledném prostředí nebo v noci (Owings & Morton 1998).

Produkce i recepce zvukových signálů se mezi jednotlivými skupinami živočichů liší, stejně tak jako komplexita signálů a účel jejich vysílání. Živočichové vydávají různé typy volání v závislosti na své motivaci, reakci na podnět z vnějšího prostředí a v neposlední řadě na typu příjemce signálu (Bradbury & Vehrencamp 1998).

1.1 Rozdělení zvukových signálů v závislosti na příjemci

1.1.1 Zvukové signály pro jedince stejného druhu

Jedním typem příjemců akustického signálu jsou potenciální *partneři*. Živočichové produkují zvukové signály, které mají přilákat jedince opačného pohlaví v době páření. Signál sloužící k tomuto účelu by měl být přenášen na dlouhé vzdálenosti a měl by být dobře lokalizovatelný (Bradbury & Vehrencamp 1998). Nejde nicméně jen o přilákání potenciálního partnera. Mnoho skupin živočichů využívá právě akustickou komunikaci jako zdroj informací o kvalitě vysílajícího jedince. Nejvíce je tento systém studován u ptáků (Bradbury & Vehrencamp 1998).

U velké části ptáků je pravidlem, že samec vyznačuje zpěvem své teritorium a láká do něj samice. Ty podle zpěvu samce hodnotí. Bylo prokázáno, že samice jsou např. schopny určit velikost samce na základě výšky posazení jeho zpěvu (Brumm 2009; Hall et al. 2013) nebo zdraví a nasycenost samce na základě struktury zpěvu (Lampe & Epsmark 1994; Buchanan et al. 1999; Garamszegi et al. 2003; Garamszegi et al. 2004; Barnett & Briskie 2007; Yamada & Soma 2016) nebo rychlosti přednesu (Gottlander 1987).

Samice často hodnotí ty vlastnosti samčího vokálního projevu, které se nedají falšovat a jsou tedy dobrým znakem pro posuzování kvality jedince (Bradbury & Vehrencamp 1998; Collins 2004). Velikost a komplexita repertoáru samce je hojně využívaným kritériem pro posouzení kvality jednotlivých samců, jelikož ti, kteří disponují širším repertoárem, vlastní kvalitnější teritoria (Bradbury & Vehrencamp 1998) a jejich potomci mají vyšší šanci na přežití (Catchpole 1986; Buchanan et al. 1999).

Energetická náročnost vokalizace je také jedním z kritérií, které odráží kvalitu samce a podle kterého se samičky rozhodují (Bradbury & Vehrencamp 1998). Gerhardt et al. (1996)

ve své práci o rosničce měnivé (*Hyla versicolor*) uvádí, že samice tohoto druhu preferují samce, jejichž hlasový projev obsahuje delší volání v kratších intervalech oproti krátkým voláním v rychlém tempu, jelikož produkce dlouhých volání je pro samce energeticky náročnější (Wells & Taigen 1986).

Ačkoli je akustická komunikace a její souvislost s pohlavním výběrem nejvíce studována na ptácích, byl prokázán její význam i u jiných druhů jako jsou například velryby (Tyack & Clark 2000; Smith et al. 2008), sarančata (Klappert & Reinold 2003) a opice (Delgado 2006).

Kromě významu při pohlavním výběru, jsou akustické signály v rámci partnerské komunikace užívány pro utužení vztahu a synchronizaci obou jedinců v páru před rozmnožováním. U některých druhů se vyskytují tzv. duetové zpěvy, kdy jak samec, tak samice produkují zvukové signály. Tyto signály mohou být stejné nebo se mohou lišit. Různá může být i synchronizace vokalizace jedinců v párů (Morton 1996). Dále se vyskytují různé zásnubní zpěvy, především u dlouhodobě monogamních druhů (Cowlshaw 1992).

Akustická komunikace je důležitým nástrojem pro signalizaci *sokům*. Nejčastějším důvodem rivality mezi jedinci stejného druhu je usilování o teritorium nebo partnera k páření, přičemž se může jednat o přímý souboj o partnera nebo o zdroje, které jsou pro oba soky důležité, například vhodné místo pro vyvedení mláďat (Collins 2004).

Opět tento způsob komunikace nejčastěji pozorujeme u ptáků, kde zpívající samec nejen láká partnerku a dává jí informace o svých kvalitách, ale zároveň varuje ostatní samce. Signalizace soupeři je důležitá, jelikož se jedná o ritualizace a často rozhoduje o tom, zda mezi jedinci dojde k souboji, či nikoli (Collins 2004). Zvukový signál vysílaný sokovi obsahuje informace o jeho fyzické zdatnosti a tím ovlivňuje rozhodování jedince o jeho následném chování. Kromě toho vokalizace podává informaci o motivaci a ochotě bojovat (Collins 2004; Hyman & Hughes 2006). Bylo prokázáno, že i ostatní samci jsou schopni ze zpěvu souseda shromáždit obdobné informace o jeho kvalitě jako samice (Appleby & Redpath 1997a; Collins 2004; Hardouin et al. 2008) a na základě těchto informací se rozhodují, zda půjdou do přímé konfrontace. To bylo prokázáno nejen u ptáků, ale i u žab (Davies & Halliday 1978; Friedl & Klump 2002; Meuche et al. 2012) a savců (Reby et al. 2005; Benítez et al. 2016).

Recipientem akustického signálu může být nejen partner, ale i jiný *člen rodiny*. Nejčastěji se jedná o komunikaci rodičů a jejich potomků. Mláďata nejčastěji komunikují pomocí žebavých hlasů („begging call“), pomocí kterých signalizují rodičům potřebu potravy (Morales & Velando 2013), nicméně tyto hlasy slouží i ke komunikaci mezi sourozenci.

Například u sov pálených (*Tyto alba*) bylo zjištěno, že mláďata v nepřítomnosti rodičů stále vokalizují i přestože je toto chování energeticky náročné. Mláďata této vokalizace využívají pro vzájemné vyjednávání o tom, kdo se bude při příštím přeletu rodičů nejvíce hlásit o potravu (Roulin et al. 2000). Využívání žebravých hlasů k vyjednávání bylo také pozorováno u špačků černých (*Sturnus unicolor*), nicméně tento druh používá rozdílné žebravé hlasy pro komunikaci s rodiči a sourozenci (Bulmer et al. 2008).

Alternativní hypotéza vysvětlující výraznou akustickou signalizaci mláďat na hnízdě předpokládá, že signál je určen rodičům, ale mláďata na sebe tímto signálem zároveň přitahují výraznou pozornost např. predátorů (Platzen & Magrath 2004; Haff & Magrath 2011). Rodiče to tak nutí ke zvýšené lovecké aktivitě a k častým návštěvám hnízda (Magrath et al. 2010).

Dalším příkladem komunikace mezi členy rodiny je vysílání varovných signálů. Rodiče vysílají varovné signály, aby upozornili mláďata na přítomnost predátora a ta tak mohla patřičně reagovat. Práce Suzuki (2011) na sýkorách koňadrách (*Parus major*) v Japonsku popisuje přizpůsobení chování mláďat v hnízdě při specifickém varování rodičem před predátorem. Pokud rodič varuje voláním, které je specifické pro ptačího predátora (*Corvus macrorhynchos*), mláďata se přikrčí v hnízdě, v případě varování před hadem (*Elaphe climacophora*) mláďata opustí hnízdo. Běžnou reakcí mláďat na varování rodičů je především ukončení vlastní vokalizace – tzv. utišení mláďat (Platzen & Magrath 2004).

Velmi často je akustická komunikace studovaná u druhů, které tvoří větší a trvalejší společenstva. Komunikace mezi **jedinci society** je zásadní pro život celé skupiny. Zvuková komunikace mezi jednotlivými členy je velmi významná v případech, kdy není možné použít komunikaci vizuální nebo pachovou nebo jsou tyto způsoby v dané situaci nevýhodné. U sociálně žijících zvířat se vyvinula široká škála akustických signálů, které slouží k různým účelům jako je například udržování kontaktu v rámci skupiny (Kondo & Watanabe 2009), pěstování sociálních vztahů (Bolt & Tennenhouse 2017) a varování před predátory (Seyfarth et al. 1980).

Akustické signály předávají ostatním členům skupiny důležité informace o vokalizujícím jedinci, především o jeho věku/zkušenosti (Fischer et al. 2004), velikosti (Reby & McComb 2003), příslušnosti ke skupině (Fan et al. 2011) a postavení v rámci skupiny (Bergman et al. 2003; Fisher et al. 2004). Tyto informace mají vliv na chování ostatních členů skupiny, kteří se na základě vokalizace jedince mohou rozhodnout, jak se zachovají (Chapman & Weary 1990), na kolik budou jeho signálům důvěřovat a jak na ně budou reagovat (Pollard

2011), a tudíž ovlivňují poměry mezi jedinci uvnitř jedné skupiny ale také vztahy mezi různými skupinami (Bolt & Tennenhouse 2017).

1.1.2 Zvukové signály pro jedince jiného druhu

Významným podnětem spouštějícím akustickou vokalizaci u mnoha druhů živočichů jsou *predátoři*. Signály, které jejich přítomnost spouští jsou často adresovány dalším ohroženým jedincům stejného (viz výše) nebo i jiného druhu (viz níže). Nicméně často jsou signály adresovány zároveň i predátorovi. Smyslem antipredační vokalizace je jednak upozornit predátora na to, že byl odhalen a nemůže už svou kořist překvapit útokem ze zálohy (Tilson & Norton 1981; LaGory 1987; Hasson 1991), pak také zahnat ho pomocí nepříjemných zvuků (scolding calls – Lind et al. 2005), a v okamžiku, kdy predátor již kořist napadl, vydávají zvířata často tzv. distress calls. U nich se předpokládá dvojitá funkce, jednak se podobně jako scolding calls snaží odradit predátora od útoku svou nepříjemností (vysoký frekvenční rozsah – Conover 1994; Neudorf & Sealy 2002). Potom ale také mohou upoutávat pozornost jiných jedinců (konspecifiků, heterospecifiků – třeba i jiných predátorů), kteří mohou predátora zahnat (Perrone 1980; Rohwer et al. 1976; Zuberbühler et al. 1999).

Society mohou být tvořeny i více druhů najednou a v takovém případě může fungovat akustická komunikace i na mezidruhové úrovni. Samozřejmě se nejedná o komunikaci za účelem rozmnožování, ale např. informace o výskytu potravy nebo predátorů je využitelná všemi druhy v societě.

Mezidruhovému rozpoznávání varovných hlasů je věnována velká pozornost, toto chování bylo pozorováno u plazů (Vitousek et al. 2007), ptáků (Griffin et al. 2005, Magrath et al. 2007) i savců (Fichtel 2004).

Reakce na heterospecifické varovné hlasy může být naučená, jako je tomu například u modropláštěníka nádherného (*Malurus cyaneus*), který se v přítomnosti medosavky hlučné (*Manorina melanocephala*) naučí rozpoznávat a vhodně reagovat nejen na její varovné hlas, ale i ostatní typy volání (Magrath & Bennett 2012).

Nicméně některé druhy reagují na varovný hlas jiného druhu, i když s ním nikdy předtím nebyly v kontaktu. Varovné hlasy si jsou akusticky podobné, proto může jedinec rozpoznávat určité podobnosti ve varovném hlasu svého druhu s varovným hlasem jiného druhu a přiměřeně na něj reagovat (Fallow et al. 2011, 2013).

Také *konkurence* samozřejmě funguje na mezidruhové úrovni, obzvláště v případě, kdy se různým druhům výrazně překrývá jejich ekologická nika (Bradbury & Vehrencamp 1998). V takovém případě může akustická obrana teritoria mít vliv i na jiné druhy.

Mezidruhová zvuková signalizace sokům je nejčastěji zkoumána pomocí playbackových experimentů. Jeden z takovýchto experimentů provedl Møller (1992), kdy zkoumal, zda se zvýší počet jedinců, kteří vokalizují, při přehrání playbackové nahrávky bělořita černého (*Oenanthe leucura*). Jeho výsledky ukázaly, že se zvýšil jak počet vokalizujících bělořitů černých, tak počet vokalizujících samců jiných druhů. Jedna z vysvětlujících hypotéz tohoto jevu byla, že se jedná o mezidruhovou teritorialitu.

Například lesňáček žlutočelý (*Vermivora celata*) a lesňáček žlutavoprsý (*Vermivora virginiae*) si spolu kompetují o hnízdní teritoria, přičemž lesňáček žlutavoprsý se snaží vyhnout agresivnějšímu lesňáčku žlutočelému na základě jeho vokalizace (Martin & Martin 2001).

1.2 Individualita ve vokalizaci

1.2.1 Adaptivní zdroj individuality

Jak již bylo zmíněno výše, individuální *teritoriální zpěvy* samců v sobě mohou nést informace důležité pro samičí výběr. Vokalizace samce v sobě může nést informace o kvalitě jedince a samice se na základě těchto údajů rozhoduje, zda se s daným samcem spáří či nikoli. Je tedy zjevné, že samice bezpečně rozlišují jednotlivé samce (Marler 2004).

Vokální individualita hraje také významnou roli při obraně teritoria, kdy se v závislosti na rozpoznávání uplatňuje tzv. „dear enemy“ efekt. Samci sousedních teritorií se individuálně rozpoznávají, a pokud nedojde k překročení dříve vymezených hranic, nejsou vůči sobě agresivní (Godard 1991). Individuální rozpoznávání sousedů tudíž přináší výhodu v podobě poklesu energetických nákladů na obranu teritoria, jelikož se jedinec zaměří na obranu svého teritoria před jedinci bez teritorií, kteří představují větší hrozbu (Temeles 1994). Nicméně například u strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) bylo pozorováno, že samci jsou agresivní i vůči svým sousedům a porušují tak „dear enemy“ efekt v době, kdy je samice ve fertilní fázi a samci si chtějí zajistit paternitu (Moser-Purdy et al. 2017). Je zjevné, že míra agresivity vůči jednotlivým sousedům je závislá na míře extrapárové paternity, která od nich hrozí.

Individuální rozpoznávání sousedů nemusí být omezeno pouze na jednu hnízdní sezónu, u lesňáčeků kápočných (*Wilsonia citrina*) bylo dokonce zjištěno meziroční individuální

rozpoznávání sousedů, což znamená, že mohou strávit méně času vymezováním a obhajováním svých teritorií při návratu na hnízdiště (Godard 1991).

Akustické individuální rozpoznávání sousedů není výsadou pouze ptačích druhů (Godard 1991; Stoddard et al. 1991) bylo prokázáno také u žab (Davis 1987) a ryb (Myrberg & Riggio 1985).

Duetové zpěvy hrají významnou roli při rozmnožování a udržování páru a mohou také zahrnovat individualitu ve vokalizaci, kterou může vykazovat pouze jedno z pohlaví, jako je tomu například u samců sojkovce tchajwanského (*Liocichla steerii*). Samice tak mohou rozpoznat své partery a odpovídat jim, což samcům umožní lokalizovat samice v nepřehledném habitatu (Mays et al. 2006). Duetová volání samců a samic se mohou také lišit mezi jednotlivými páry. Duetové zpěvy jeřábů mandžuských (*Grus japonensis*) se výrazně liší mezi páry, a tudíž může být použita k dlouhodobému akustickému monitoringu párů tohoto druhu (Klenova et al. 2008).

Individualita ve vokalizaci je často spojena s hnízděním v koloniích (Tibbetts & Dale 2007), kde hraje klíčovou roli při vzájemném **rozpoznávání rodičů s mládřaty** na základě akustických signálů (Charrier et al. 2001; Levréro et al. 2009). Nejvíce bylo vzájemné individuální rozpoznávání studováno na tučňácích (Aubin et al. 2000; Lengagne et al. 2001; Aubin 2004). Tyto výzkumy studovaly nejen rozpoznávání mládřat a rodičů, ale také individuální rozpoznávání mezi partnery. Aubin (2004) ve své práci uvádí, že tučňáci se navzájem individuálně rozpoznávají na základě tzv. „display calls“, jejichž struktura je stereotypní pro každého jedince.

Významnou roli může individualita ve vokalizaci představovat při identifikaci jedinců **v rámci hejna**. Práce věnující se vokalizaci sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*) prokázaly vokální individualitu v rámci hejna u konkrétního typu volání sýkor tzv. „chick-a-dee call“ (Mammen & Nowicki 1981). Zároveň bylo zjištěno, že je zde i znatelný rozdíl ve vokalizaci mezi hejny, tudíž vokalizace sýkor černohlavých signalizuje i příslušnost k určitému hejnu, která je sýkorami rozpoznávána (Mammen & Nowicki 1981; Nowicki 1983). Nicméně pokud jsou sýkory z různých hejn smíchány do nového hejna, sjednotí svou vokalizaci pomocí imitace tak, aby věděly, že jsou součástí tohoto nového hejna (Mammen & Nowicki 1981).

Přestože pochybování o varovných signálech je velmi riskantní i v případě **antipredační vokalizace** se vyskytuje tendence k rozpoznávání jednotlivých varujících jedinců. Bylo prokázáno, že u sociálně žijících druhů, lze spolehlivost varovných signálů odvodit na základě akustického individuálního rozpoznání jedinců ve skupině. Jedinci se liší ve spolehlivosti své

vokalizace (Cheney & Seyfarth 1988, Blumstein et al. 2004), někteří varují až při vysokém stupni ohrožení predátorem, jiní na druhou stranu vokalizují příliš často z důvodu zmatení nebo plachosti (Pollard 2011). Někteří využívají falešný varovný signál k získání vlastního prospěchu (Munn 1986; Gouzoules et al. 1996).

Individualita ve vokalizaci umožňuje rozlišit spolehlivé jedince od nespolehlivých, což umožňuje příjemcům varovného akustického signálu přizpůsobit své chování na základě předchozích zkušeností (Pollard 2011). Schopnost rozlišit spolehlivé jedince od nespolehlivých byla pozorována u hlodavců, například u sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) (Hare 1998) a sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) (Blumstein & Daniel 2004), a také u primátů, kde toto chování bylo zjištěno u hulmanů ebenových (*Presbytis thomasi*) (Wich & de Vries 2006) a kočkodanů obecných (*Cercopithecus aethiops*) (Cheney & Seyfarth 1988).

Spolehlivost varovného signálu může být odvozena od věku a sociálního statusu jedince ve skupině. Dospělí jedinci sysla veveřího (*Spermophilus beecheyi*) věnují méně pozornosti varovným voláním juvenilních jedinců, kteří jsou ohroženi větším množstvím predátorů než dospělci (Hanson & Coss 2001). Z hlediska sociálního statusu jsou výše postavení jedinci považováni za více spolehlivé než submisivní. U mangust jižních (*Helogale parvula*) jsou varovná volání produkovaná dominantními hlídači považována za spolehlivější než varování od jedinců submisivních (Kern et al. 2016).

Kočkodani červenozelení (*Chlorocebus pygerythrus*) využívají falešného varovného signálu k manipulaci s ostatními členy skupiny za účelem vlastního zisku, nejčastěji potravy. Jedinec vydá specifický signál, kterým ostatním kočkodanům ve skupině sdělí klamnou informaci o přítomnosti predátora a ti se v reakci na tento signál stáhnou do korun stromů, čímž umožní podvodníkovi, aby se zmocnil potravy (Cheney & Seyfarth 1985).

1.2.2 Mechanistický zdroj individuality u ptáků

Vlastnosti zvukového signálu jsou z velké míry určeny vokálním ústrojím jedince. Vokální ústrojí ptáků tvoří syrinx a dále horní cesty dýchacího ústrojí, pomocí kterých je zvuk emitován do prostředí.

Podle source-filter theory, publikované Fantem v roce 1970, je primární akustický signál produkovaný vlastním hlasovým orgánem, tj. v případě ptáků syringem. Tento signál dále putuje vokálním traktem, který funguje jako filtr, a tudíž ovlivňuje výsledné parametry zvukového projevu jedince.

Hlavní části vokálního traktu, které mají vliv na modulaci zvuku vytvořeného syringem, jsou trachea, oropharyngo-esophageální dutina a zobák (Riede & Goller 2010). Tyto struktury tvoří rezonanční systém, jenž určuje rozložení formant (Riede & Goller 2010). Stavba struktur podílejících se na tvorbě akustického signálu není stejná u žádných dvou jedinců, proto hraje morfologie syringu a vokálního traktu důležitou roli při tvorbě individuálně rozdílných hlasů ptáků (Ohms et al. 2010).

Ptáci vokalizují pomocí orgánu, který se nazývá *syrinx*. Tento orgán je uložen v dýchacích cestách na hranici rozvětvení průdušnice na průdušky. Podle toho, kde se v dýchacím ústrojí nachází, rozlišujeme tři typy syringu: *syrinx trachealis*, *syrinx tracheobronchialis* a *syrinx bronchialis* (Veselovský 2001).

Syrinx je tvořen válcovitým bubínkem, po jehož stranách se může nacházet jedna nebo dvě vazivové výdutě, které mají rezonanční funkci. Uvnitř bubínku se nachází chrupavčitá či zkožnatělá struktura zvaná trámec, která na svém vrcholu nese blanitou hlasivku. Níže v syringu, pod úrovní trámce, nalezneme vnitřní bubínkové blány, jež se nejvíce podílí na tvorbě hlasu u pěvců. Vnější bubínkové blány se nacházejí na protilehlých vnějších stěnách syringu a mají největší význam u kurů, holubů a papoušků, kde fungují jako hlasový generátor. Na stěnách průdušek se nacházejí protistojné hlasivkové pysky, které ovlivňují rychlost proudění vzduchu syringem na základě změny jeho světlosti (Veselovský 2001).

Celý syrx je ovládán soustavou vnějších svalů upínajících se na bubínek, které mění délku průdušnice a ovládají její světlost. Vedle vnějších svalů nalézáme u některých skupin ještě vnitřní svaly, které přímo obepínají syrx (Veselovský 2001). Vlastní zvuk je produkován průchodem vzduchu syringem, který rozechvívá blanité hlasivky a bubínkových blan, přičemž vibrace těchto struktur určují fundamentální frekvenci (f_0) vokalizace (Favaro et al. 2015; Veselovský 2001).

Velikost a struktura syringu má vliv na parametry primárního akustického signálu, což bylo ukázáno na příkladu hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*) (Ballintijn et al. 1995). Gvačaro jeskynní (*Steatornis caripensis*) je druh, u něhož se vyskytuje asymetrie vokálního traktu, protože části bronchiálního syringu jsou nesymetricky uloženy v dýchacím ústrojí. Tato poloha syringu se liší mezi jedinci a má vliv na produkci individuálně rozdílných vokalizací (Suthers 1994).

Průchod zvuku vokálním traktem ovlivňuje výsledné parametry vokalizace. Jednotlivé komponenty tohoto filtračního systému mají různě silný vliv na výslednou podobu zvukového

signálu v závislosti na tom, do jaké míry s nimi může být aktivně manipulováno a které parametry primárního signálu mohou modulovat (Riede et al. 2006).

Oropharyngo-esophageální dutina (oropharyngeal-esophageal cavity (OEC)) je významnou rezonanční strukturou vokálního traktu, která byla zkoumána například u hrdličky chechtavé (*Streptopelia risoria*) (Riede et al. 2004), kardinálů červených (*Cardinalis cardinalis*) (Riede et al. 2006) a strnadců bělohrdlých (*Zonotrichila albicollis*) (Riede & Suthers 2009). Poslední dva zmíněné druhy mohou stejně jako ostatní pěvci aktivně měnit objem OEC tak, že rezonuje s takovou frekvencí, která je blízká fundamentální frekvenci vokalizace (Riede et al. 2006; Riede & Suthers 2009).

Významnou součástí filtračního aparátu je **průdušnice**. Aktivní změna její délky je omezená (Riede & Goller 2010), avšak u několika skupin ptáků (např. jeřábů) se nezávisle na sobě vyvinula prodloužená trachea, která proporcčně neodpovídá velikosti jedince (Collins 2004). Takto prodloužená trachea umožňuje ovlivňovat vokalizaci a tím nepravdivě vypovídá o velikosti vokalizujícího jedince (Fitch 1999).

V neposlední řadě má vliv na parametry vokalizace **zobák**. Pohyby zobáku a míra jeho otevření ovlivňuje frekvenční parametry vokalizace, což bylo experimentálně zjištěno u strnadce bělohrdlého (*Zonotrichila albicollis*), strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*) (Westneat et al. 1993) a zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) (Williams 2001). Při pokusech, které ovlivňovaly pohyblivost zobáku, byl zjištěn vliv na frekvenční modulaci výsledné vokalizace u strnadce bělohrdlého, strnadce mokřadního a kanára divokého (*Serinus canaria*) (Hoese et al. 2000). U zebřiček pestrých bylo zjištěno, že míra otevření zobáku ovlivňuje amplitudu, peakovou frekvenci slabik zpěvu a fundamentální frekvenci těchto slabik (Williams 2001; Ohms et al. 2010).

Účinnost šíření zvukového signálu je velmi silně spjata s vlastnostmi a podmínkami okolního prostředí, které může signál zkreslovat a zeslabovat (Bradbury & Vehrencamp 1998). Živočichové se musí často vypořádat s podmínkami prostředí, ve kterém se vyskytují, což má vliv na vývoj jejich hlasové komunikace, která se tímto způsobem může stávat variabilnější (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Šíření akustického signálu prostředím je ovlivněno typem **habitatu**. V lesních habitatech je zvuková vlna atenuována (zeslabena) odrazem této vlny od vegetace a jejím následným rozptylem do prostředí. V otevřených habitatech dochází k atenuaci zvukových signálů také, zde je ale zvuk rozptylován prouděním vzduchu. V tomto důsledku může být zeslabování

zvukového signálu v otevřených habitatech nižší v závislosti na rychlosti proudění vzduchu (Wiley & Richards 1982).

Nicméně, podle práce Martena a Marlera (1977) je přenos zvuku více ovlivněn výškou, ve které se vokalizující jedinec nachází, než typem habitatu, jelikož pokud je zvuk produkován blízko země, je většina frekvencí více atenuována. Kromě výšky vokalizujícího jedince je také velmi důležitým parametrem frekvence vokalizace, protože zvuky o nižší frekvenci se lépe šíří prostorem s nižším rizikem atenuace, a tudíž mohou dosáhnout na delší vzdálenosti (Marten & Marler 1977).

Dalším faktorem, který má vliv na šíření akustického signálu jsou fyzikální vlastnosti vzduchu, především jeho *teplota a vlhkost*, kdy se zvyšujícími se hodnotami těchto proměnných roste i rychlost šíření zvuku (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Prostředí, kterým se zvuk šíří, je často různě teplotně stratifikováno. Zvuková vlna, která se šíří jednotlivými vrstvami o různé teplotě, je ohýbána, přičemž tato vlna, jež přechází z prostředí o vyšší rychlosti do prostředí s nižší rychlostí, se láme od hranice těchto dvou prostředí dále do prostoru s nižší rychlostí zvuku. Pokud dochází k opačnému jevu a zvuk se šíří z prostředí o nižší rychlosti zvuku do prostředí s vyšší rychlostí, láme se zvuková vlna směrem k rozhraní mezi těmito prostředími, zpět do prostředí, ze kterého vycházela (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Teplotní stratifikace vzduchu a způsob, jakým se zvuk při průchodu tímto prostředím šíří, může vytvářet akustické stíny. Příkladem takového jevu může být případ, kdy během slunného počasí je vzduch nad zemí teplý, zatímco s vzrůstající výškou teplota vzduchu klesá. Vokalizace jedince, který se bude nacházet na zemi, se bude lámat směrem do prostředí chladnějšího vzduchu, a tímto způsobem bude vytvářet u země akustický stín nacházející se v určité vzdálenosti od vokalizujícího jedince (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Vítr je jedním z faktorů, který může napomáhat šíření zvuku, stejně tak jako jeho propagaci vzduchem ztěžovat. Rychlost zvuku může být větrem značně ovlivněna a to o 5 až 10 % (Bradbury & Vehrencamp 1998). Zároveň vítr způsobuje značné potíže při přenosu akustického signálu, především pokud se jedná o komunikaci proti směru větru (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Vítr může stejně jako teplotní stratifikace vzduchu tvořit akustický stín, přičemž proces jeho tvorby je velmi podobný (Wiley & Richards 1982; Bradbury & Vehrencamp 1998). Zvukový signál jedince, jenž je vyslán proti směru větru, bude ohýbán z oblasti nízké rychlosti

větru do oblasti s rychlostí vyšší. Při tomto procesu vznikne akustický stín v blízkosti povrchu země, jelikož s vzrůstající výškou roste i rychlost větru (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Hluk okolního prostředí je částečně způsobován větrem, který se šíří vegetací (Brenowitz 1986). Tento hluk je převážně nízkofrekvenční a jen zřídka přesahuje hranici 2 kHz (Brenowitz 1986). Míra hluku způsobená větrem se liší v závislosti na typu habitatu, kdy v lesech je míra tohoto hluku nižší než v otevřených habitatech, a také na denní době, jelikož brzy ráno bývá vítr nejmírnější (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Kromě ruchu prostředí mohou hluk způsobovat také ostatní zvířata v okolí. Významný podíl hluku v prostředí tvoří hmyz, především rovnokřídlý hmyz a cikády. Celkově, hluk tvořený bezobratlými živočichy se pohybuje v rozmezí od 4 do 10 kHz (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Hluk představuje problém pro vokalizující živočichy, jelikož může maskovat jejich vokalizaci, která tak nesplní svůj účel. Aby se živočichové maskování své vlastní vokalizace vyhnuli, mohou využít frekvence, které nejsou ovlivněny hlukem bezobratlých ani hlukem větru (Bradbury & Vehrencamp 1998). Některé druhy lesních ptáků využívají tohoto frekvenčního okna, které se pohybuje v rozmezí 1,5-2,5 kHz (Morton 1975; Ryan & Brenowitz 1985).

Akustické signály ptáků se nepřekrývají pouze s akustickými signály hmyzu, mohou se překrývat také s jinými druhy obratlovců nebo s jinými jedinci stejného druhu. Ptáci se tomuto překryvu snaží vyhýbat různými způsoby, především upravením časových parametrů vokalizace (Ficken et al. 1974; Wasserman 1977; Popp et al. 1985). Většina ptačích druhů se aktivně vyhýbá překryvu vokalizací s příslušníky jiného druhu tím způsobem, že načasují svou vokalizaci ihned po skončení vokalizace jiného druhu (Popp et al. 1985). U jiných druhů se setkáváme s různým načasování vokalizace v rámci dne, což také slouží jako strategie k vyhnutí se překryvu vokalizací (Cody & Brown 1969).

Jedinci stejného druhu, kteří se nacházejí blízko u sebe, se vyhýbají překryvu svých vokalizací, jelikož hlas blízko nacházejícího se jedince může překrývat vokalizaci konkrétního jedince více, než hlas vzdálenějšího (Wasserman 1977).

Účinnost vokalizace ptáků může také ovlivňovat **hluk způsobený člověkem** a jeho činností, nicméně i v tomto případě vzniklo mnoho způsobů, jak hlasový projev adaptovat, aby byl v takto hlučném prostředí slyšitelný. Jednou z možností je snížení frekvenčního rozsahu vokalizace, kdy dojde ke zvýšení minimální frekvence, avšak hodnota maximální

frekvence vokalizace zůstává stejná (Slabbekoorn & Peet 2003). Nejen ptáci ale i savci hojně využívají zvýšení amplitudy vokalizace tzv. Lombardův efekt, kdy se jedinec snaží být hlasitější než jeho okolí (Brumm & Slabbekoorn 2005). Nicméně možnost využívání této strategie je závislá na velikosti jedince (Brumm 2004) a energetických nákladech, které toto chování vyžaduje (Oberweger & Goller 2001). Bohužel, přizpůsobení vokalizace okolnímu ruchu může mít i své neblahé následky, jelikož velké posuny ve frekvenčních parametrech mohou snížit efektivitu daného signálu nebo ztížit rozpoznávání jedinců v rámci druhu (Patricelli & Blickley 2006).

Kromě změny frekvenčních parametrů mohou ptáci svou vokalizaci přizpůsobit také změnou časových parametrů. Za účelem zvýšení detekovatelnosti vokalizace ptáci produkují zvukové signály po delší dobu, popřípadě signály častěji opakují (Brumm & Slabbekoorn 2005). Někteří ptáci využívají stejné strategie jako při hluku způsobeném ostatními zvířaty a snaží se vokalizovat v době, kdy je ruchu co nejméně (Brumm & Slabbekoorn 2005).

1.3 Výzkum akustické individuální variability u sov

Akustická komunikace má pro sovy nezanedbatelný význam, především proto, že se jedná o ptáky s noční aktivitou. Vokalizace sov je velmi jednoduchá a převážně stereotypní. Tvoří ji často jedna nebo několik málo slabik, které jsou monotónně opakovány v krátkých sekvencích (Galeotti et al. 1996). Jelikož jsou sovy převážně teritoriální, slouží hlasy samců k obhajobě teritoria a přilákání partnerky. U některých druhů vokalizují obě pohlaví, kdy hlas opět slouží k obhajování teritoria a k formování páru. Sovy mohou produkovat také duetové zpěvy, které stejně jako u jiných skupin ptáků slouží k formování a udržování páru (Klatt & Ritchison 1993).

Sovy jsou díky své teritorialitě, jednoduché vokalizaci a noční aktivitě ideální skupinou pro výzkum akustické individuální variability. Prokázaná individuální variabilita ve vokalizaci u těchto zvířat může být dále aktivně využívána při akustickém monitoringu jedinců a populací. Individuální variabilita ve vokalizaci byla již prokázána u mnoha druhů sov. Podle vokalizace lze rozlišit sovy na druhy s jednoduchou vokalizací, která se skládá z opakování jedné slabiky (houku), a na druhy s komplexnějším hlasovým projevem. Velká většina prací, které jsou zmíněny níže, se zabývá individualitou vokalizace samců sov, nicméně u některých druhů byla sledována individualita i na hlasových projevech samic.

1.3.1 Druhy s jednoduchou vokalizací

Práce, které se zabývaly individuální variabilitou vokalizace u výřečka malého (*Otus scops*), se shodují na tom, že důležitým parametrem pro rozpoznávání jedinců je délka intervalů mezi houky (Galeotti & Sacchi 2001; Dragonetti 2007) doplněná dalšími parametry jako je délka houku a průměrná fundamentální frekvence (Galeotti & Sacchi 2001) nebo dominantní frekvence na začátku houku a dominantní frekvence celého houku (Dragonetti 2007). Nicméně jiná práce, která se zabývala individualitou u tohoto druhu, prokázala rozpoznatelnost jedinců pouze na základě temporálních parametrů, a to délky houku a délky intervalu mezi houky (Denac & Trilar 2006).

Dalším druhem s jednoduchou vokalizací je sýc americký (*Aegolius acadicus*) u něhož byly k prokázání individuální variability vokalizace použity převážně temporální parametry, kterými byly délka houku a délka intervalu mezi houky, doplněné o průměrnou frekvenci celého houku (Otter 1996). Individuální variabilita vokalizace byla zkoumána i na poddruhu sýce amerického (*Aegolius acadicus brooksi*), kde se jako průkazné ukázaly stejné časové parametry jako u práce Ottera (1996) spolu s frekvencemi houku, které byly měřeny na začátku, uprostřed a na konci houku (Holschuh & Otter 2005).

Podobně jako u sýce rousného i v práci zabývající se vokalizací kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*) (Galeotti et al. 1993) a výřečka sundského (*Otus lempiji*) (Yee et al. 2016) se ukázaly jako nejpodstatnější parametry pro individuální určení jedinců temporální parametry délka trvání houku a délka intervalu mezi houky. Tyto parametry byly doplněny frekvenčními parametry, fundamentální frekvencí houku u kulíška nejmenšího (Galeotti et al. 1993) a nejnižší a nejvyšší frekvencí, průměrnou fundamentální frekvencí a frekvencemi na začátku a na konci houku u výřečka sundského (Yee et al. 2016).

Ačkoli je vokalizace druhu tvořena pouze jednou slabikou, může být slabika rozdělena na několik částí, na kterých se následně měří časové i frekvenční parametry. Lengagne (2001) tento postup zvolil u své práce na výra velkém (*Bubo bubo*), kdy byl houk rozdělen na 3 části – vzestupná, stabilní a klesající. Výsledky této práce a výsledky podobné práce na výra velkém, kterou provedl Grava et al. (2008), ukazují, že jedince lze rozlišit na základě časových parametrů, kterými jsou délka houku a délka vzestupné části houku, a frekvenčních parametrů, kterými jsou minimální frekvence na začátku a na konci houku a maximální frekvence stabilní části houku. U výrů velkých byla navíc prokázána individualita nejen u vokalizace samců ale i u samic, analýza houku samic byla provedena stejně, jelikož vokalizace obou pohlaví je velmi podobná (Grava et al. 2008).

Vokalizace puštíka vousatého (*Strix nebulosa*) se skládá z volání, kdy je jedna slabika opakována po dobu přibližně 6 až 8 sekund, a toto volání se opakuje v intervalech 15 až 30 sekund. Rognan et al. (2009), který se ve své práci zabýval individuální variabilitou ve vokalizaci tohoto druhu, měřil ve své práci 12 frekvenčních a 10 temporálních parametrů, z nichž byly některé proměnné zprůměrovány v rámci každého volání. Právě tyto průměrné hodnoty pro celé volání se ukázaly být důležité pro individuální rozlišení jedinců puštíka vousatého (Rognan et al. 2009). Individuální variabilita vokalizace byla u puštíka vousatého zkoumána jak u samců, tak u samic, s 90,9% úspěšností identifikace jedince pro samce a pouze s 38,5% úspěšností pro samice (Rognan et al. 2009).

1.3.2 Druhy se složitější vokalizací

Vokalizace puštíka obecného (*Strix aluco*) se skládá ze tří slabik, nicméně první zkoumání vokální individuality na tomto druhu prokázalo, že jedinci jsou rozlišitelní pouze na základě měření temporálních parametrů, a to délce všech slabik, délce intervalů mezi první a druhou a druhou a třetí slabikou a délce vysoce modulované části třetí slabiky (Galeotti & Pavan 1991). Další výzkum, který provedli Appleby & Redpath (1997b) potvrdil výsledky, které publikovali Galeotti & Pavan (1991), ale nepotvrdil průkaznost frekvenčních parametrů při rozlišování jedinců. Nejnovější práce na puštíkově obecném zkoumala časové i frekvenční parametry všech slabik houku a prokázala, že nejsignifikantnější vliv na určení jedinců má délka a nejvyšší frekvence třetí slabiky vokalizace (Choi et al. 2019). Nicméně, všechny temporální i frekvenční parametry měřené v této práci vyšly průkazně, a tudíž mohou být všechny použity pro individuální rozlišení jedinců (Choi et al. 2019).

Dalším druhem se složitějším hlasovým projevem je puštík africký (*Strix woodfordii*), jehož vokalizace je tvořena 7 slabikami. Delpont et al. (2002) zkoumali vokální individualitu na tomto druhu nejen u samců ale i u samic. Měřil délky všech slabik zvlášť a také délku trvání všech 7 slabik dohromady. Z frekvenčních parametrů byly měřeny maximální frekvence každé slabiky. Výsledná úspěšnost správného určení jedince byla 80,9 % pro samce, kde byly pro diskriminační analýzu použity převážně temporální parametry, a 96,9 % pro samice, u kterých byl poměr temporálních a frekvenčních parametrů použitý v analýze vyvážený.

Důležitými parametry pro rozlišení jedinců puštíka proužkovaného (*Strix varia*) byly, stejně jako u většiny výše zmíněných prací, délka slabik (konkrétně první a čtvrté) a také délka intervalu mezi slabikami (mezi první a druhou slabikou) (Freeman 2000). Kromě těchto časových parametrů byly v této práci měřeny i intervaly mezi peakovými frekvencemi

jednotlivých slabik, které se také ukázaly jako důležité parametry pro rozlišení jedinců (Freeman 2000), především peakové frekvence první, třetí a čtvrté slabiky.

Rozlišit jedince na základě složité vokalizace se podařilo i u výřečka západního (*Megascops kennicottii*), kde nejpodstatnější vliv na rozlišení měly temporální parametry, jimiž byly celková délka volání, počet slabik v jednom volání a délka intervalu mezi první a druhou slabikou (Tripp & Otter 2006).

Stejně jako u výra velkého i u výra virginického (*Bubo virginianus*) byla vokální individualita studována u samců i samic (Odom et al. 2013). Pro individuální rozlišení samců byly nejdůležitějšími časovými parametry délka intervalu mezi první a druhou a druhou a třetí slabikou a pak délka prvních třech slabik, z frekvenčních parametrů to pak byly minimální a maximální frekvence druhé slabiky. U samic byly významné délky intervalů mezi slabikami doplněné o počet houků ve volání, celkovou délku volání a minimální a maximální frekvence čtvrté slabiky. Diskriminační analýza těchto dat rozlišila samce se 100% úspěšností, samice měly úspěšnost 86 %.

Vokalizace sovky vánoční (*Ninox natalis*) není příliš složitá, skládá se pouze ze dvou slabik. Výzkum vokální individuality u tohoto druhu prokázal, že délka obou slabik dohromady i délky slabik zvlášť jsou průkaznými parametry pro rozlišení jedinců (Hill & Lill 1998). Kromě těchto časových parametrů mají na rozpoznání jedinců vliv fundamentální frekvence obou slabik (Hill & Lill 1998).

Narozdíl od všech výše zmíněných prací, výzkum na výřečkovi americkém (*Megascops asio*) nezahrnoval měření délky jednotlivých slabik, ale měření délky 3 fází hlasového projevu druhu (Nagy & Rockwell 2012). Díky délce těchto fází, které byly doplněné o tempo (počet houků v jednotlivém volání), centrovou frekvenci a frekvence prvního a třetího kvartilu bylo možné rozlišit jedince výřečků amerických s úspěšností 88 % (Nagy & Rockwell 2012).

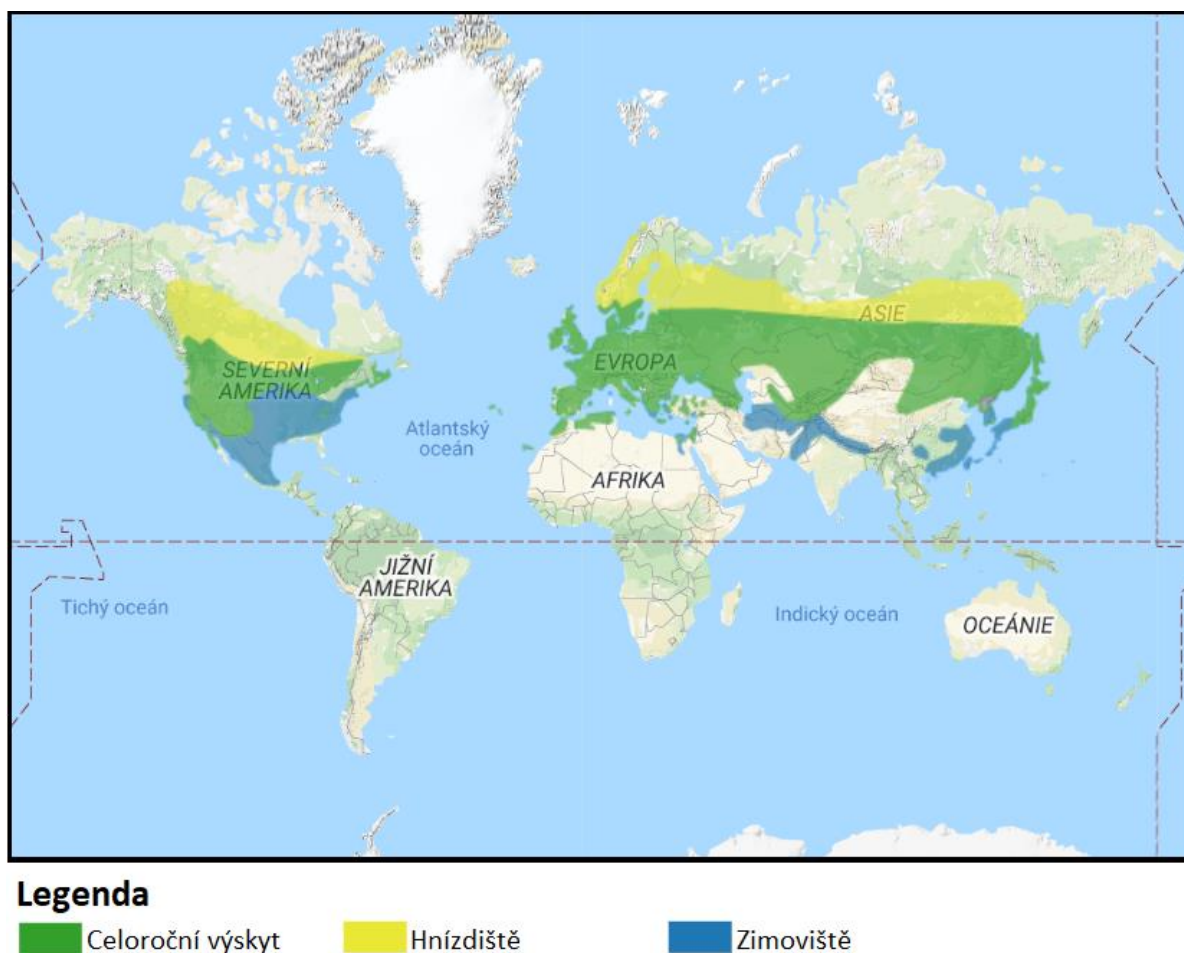
2 Cíle práce

Cílem této bakalářské práce bylo shromáždit nahrávky teritoriálních volání samců i samic kalouse ušatého (*Asio otus*) v urbánní a poměrně husté populaci a pokusit se nalézt parametry jejich hlasových projevů, které mohou být zodpovědné za individuální identifikaci jednotlivých jedinců.

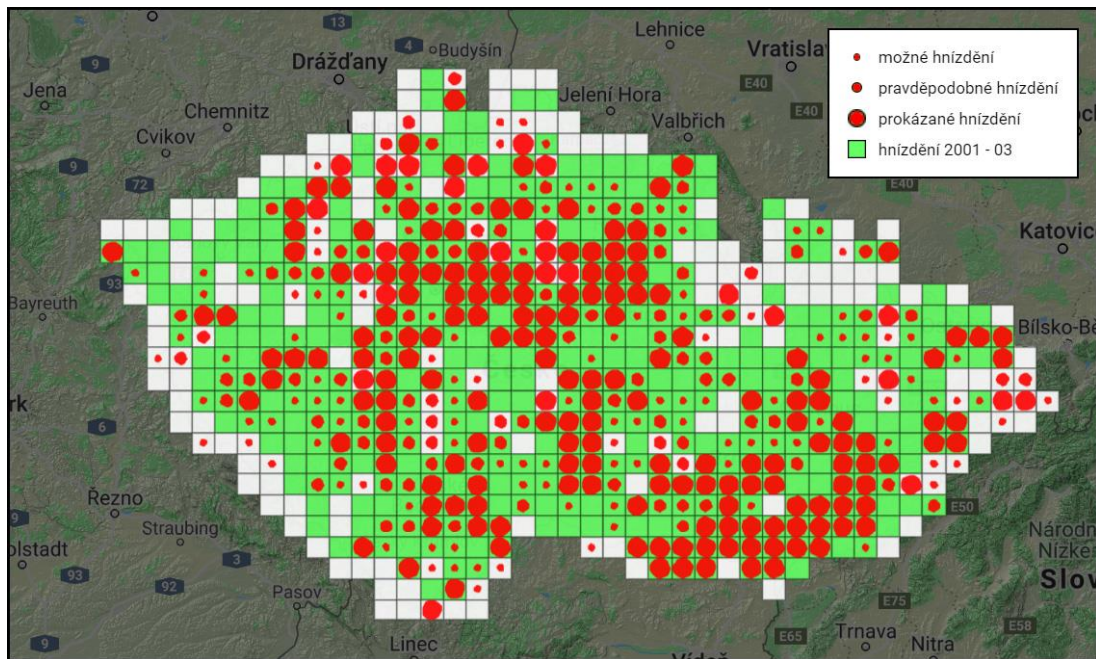
3 Metodika

3.1 Studovaný druh

Kalous ušatý je středně velká sova z čeledi puštíkovití (*Strigidae*) s holarktickým rozšířením (Cramp 1989, viz Obr. 1). V České republice je kalous ušatý druhou nejpočetnější sovou po puštíkově obecném (Albrecht et al. 2015) s početností 4000–7000 hnízdících párů (Šťastný et al. 2006, viz Obr. 2).



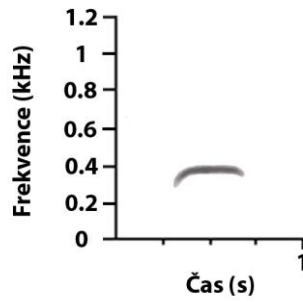
Obr. 1: Mapa rozšíření kalouse ušatého (*Asio otus*; BirdLife International 2020).



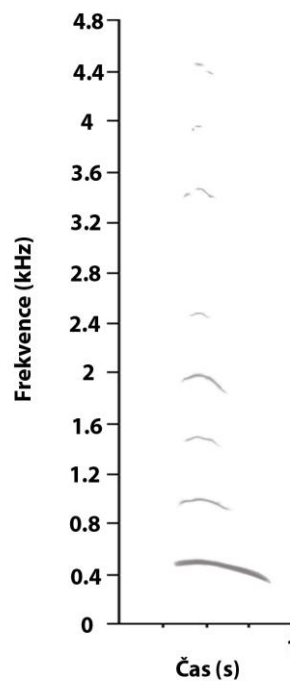
Obr. 2: Mapa hnízdního rozšíření kalouse ušatého (*Asio otus*) v roce 2017 na území ČR (Atlas hnízdního rozšíření ptáků ČR 2014–2017; <https://birds.cz/avif/>).

Obývá lesy všeho druhu, vyskytuje se spíše na jejich okrajích. Kromě toho se s ním také můžeme setkat v městských parcích, na sídlištích a hřbitovech (Šťastný 2017). Kalousi nestaví vlastní hnízda, a proto využívají opuštěná hnízda krkavcovitých ptáků, především strak (*Pica pica*), dravců, holubů i veverek, občas zahnízdí na zemi nebo v dutině stromu (Cramp 1989; Šťastný 2017). Zřídka kdy zahnízdí v budkách (Šťastný 2017).

Hlasová aktivita kalousů je nejvyšší v hnízdním období, přibližně od února do dubna, přičemž obě pohlaví lze od sebe bezpečně rozeznat. Nejčastějším hlasovým projevem samců kalousů je „advertising call“, který se skládá z opakování jedné krátké slabiky (krátká slabika viz Obr. 3). Tento typ volání slouží k obhajobě teritoria samce (Cramp 1989). Samice se nejčastěji projevují bzučivým voláním „nest call“ (viz Obr. 4), které vydávají výhradně v blízkosti hnízda. Nejvíce se samice projevují v době od výběru hnízda po kladení vajec (Cramp 1989). Kromě těchto volání, kalousi také produkují zvukové signály tleskáním křídel, přičemž se toto chování vyskytuje častěji u samců než u samic (Cramp 1989).



Obr. 3: Spektrogram vokalizace samce kalouse ušatého (*Asio otus*).



Obr. 4: Spektrogram vokalizace samice kalouse ušatého (*Asio otus*).

3.2 Lokalita

Veškeré nahrávky kalousů byly pořízeny na území města České Budějovice. Všechny lokality, kde byli kalousi nahráváni, si byly velmi podobné, nejčastěji se jednalo o sídliště panelových domů (sídliště Vltava, Šumava, Máj, Pražské sídliště), v jejichž okolí se nacházejí solitérní jehličnany.

Nahrávání ve městě s sebou neslo výhodu v podobě snadné přístupnosti jednotlivých hnízdišť a nahrávání z těsné blízkosti, jelikož kalousi jsou zde habituováni na přítomnost člověka. Na druhou stranu, přestože nahrávání probíhalo v noci, záznamy byly někdy výrazně rušeny městským hlukem.

3.3 Nahrávky

Nahrávání kalousů probíhalo po dvě sezóny v roce 2018 a 2019 vždy od února do dubna, kdy je vokální aktivita obou pohlaví nejvyšší (Cramp 1989). Jedinci, které jsem nahrávala, nebyli nijak individuálně značeni, nicméně byli vždy nahráváni na stejném místě v blízkosti hnízda. Nahrávala jsem ve večerních až nočních hodinách, převážně od 22:00 do 1:00 hod.

K nahrávání bylo použito nahrávací zařízení Marantz (Marantz Professional PMD 661) a směrový mikrofon Sennheiser ME67. Pořizovala jsem nahrávky spontánního houkání samců i samic bez předchozího provokování playbackem. Vokalizující jedinci byli nahráváni z co nejbližší možné vzdálenosti, přibližně 3-5 m.

Za sezónu 2018 jsem nahrávala na 12 lokalitách (viz Obr. 5), kde jsem pořídila nahrávky o celkové délce 5 hodin a 7 minut. Celkem jsem zaznamenala 13 jedinců, z toho 6 samců a 7 samic. Konečné analýzy jsem prováděla pouze na 4 samcích a 4 samicích (celkem 8 jedinců), ostatní nahraní jedinci museli být vyřazeni kvůli nedostatečnému množství vzorků.

Celková doba nahrávek z roku 2019 činila 9 hodin 8 minut a nahrávky byly pořízeny na 9 lokalitách (viz Obr. 5). V tomto roce jsem nahrála 15 jedinců z toho 8 samců a 7 samic. Z této sezóny jsem použila do analýz všechny samce a 5 samic (celkem 13 jedinců). Zbytek jedinců byl vyřazen kvůli nedostatečnému množství vzorků.



Obr. 5: Mapa lokalit na území města České Budějovice. Modře – sezóna 2018, červeně – sezóna 2019; malé body v obou barvách označují lokality, ze kterých nebyly použity nahrávky. (Podkladová mapa převzata z Google Earth).

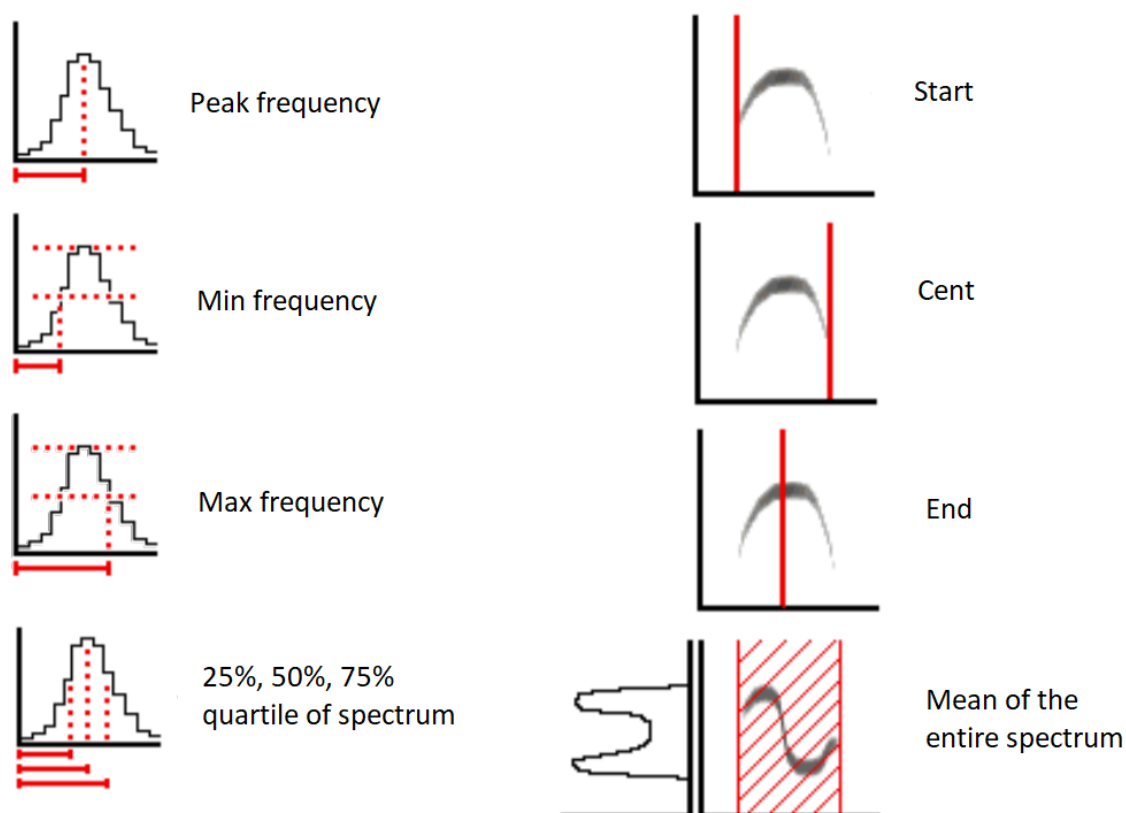
3.4 Analýza nahrávek

Všechny nahrávky byly akusticky zpracovány pomocí programu Avisoft SASLab Pro (verze 5.2.12).

Všechny nahrávky byly zkontrolovány a byly z nich vybrány pouze ty, které nebyly překryty okolním hlukem nebo jakkoli jinak narušeny. K odfiltrování hluku byl navíc použit „high pass FIR“ filtr s hranicí 0,15 kHz.

Měřila jsem jeden temporální parametr, kterým byla délka houku (s), a dále jsem měřila 6 frekvenčních parametrů – peakovou frekvenci (Hz), maximální frekvenci (Hz), minimální frekvenci (Hz) a 25%, 50% a 75% kvartily spektra (Hz) (viz Obr. 6). Jelikož se vokalizace samců i samic kalousů sestává pouze z opakování jedné jednoduché slabiky, měřila jsem všechny frekvenční parametry čtyřikrát v rámci jednoho houku – na začátku (start), uprostřed (cent), na konci (end) a průměr celého spektra houku (mean) (viz Obr. 6). Celkem bylo tedy naměřeno pro každý houk 25 parametrů (viz Tab. 1.).

Parametry houků byly měřeny pomocí funkce automatického měření parametrů („Automatic parameter measurement“).



Obr. 6: Znárodnění měřených frekvenčních parametrů (vlevo) a míst měření frekvenčních parametrů (vpravo) (Avisoft SASLab Pro User's Guide for version 5.2; <http://www.avisoft.com/downloads>).

Tab. 1: Přehled minimálních, maximálních a průměrných hodnot všech měřených parametrů.

Parametry	Samice			Samci			
	min	max	průměr	Min	max	průměr	
duration (s)	0,24	0,86	0,48	0,22	0,6	0,32	
start	peak frequency (Hz)	161	543	447	158	439	346
	minimum frequency (Hz)	140	500	247	140	359	287
	maximum frequency (Hz)	437	2265	782	328	2000	531
	quartile 25% (Hz)	203	593	429	187	546	352
	quartile 50% (Hz)	359	1109	545	218	1406	426
	quartile 75% (Hz)	500	3312	994	359	2500	736
cent	peak frequency (Hz)	386	574	498	285	415	382
	minimum frequency (Hz)	156	562	426	156	406	365
	maximum frequency (Hz)	437	4015	770	328	1109	443
	quartile 25% (Hz)	359	843	509	265	421	391
	quartile 50% (Hz)	421	2875	790	312	984	416
	quartile 75% (Hz)	640	4890	2105	359	2000	597
end	peak frequency (Hz)	171	1187	406	155	487	362
	minimum frequency (Hz)	140	437	207	125	390	295
	maximum frequency (Hz)	459	3437	872	296	2265	529
	quartile 25% (Hz)	234	765	400	187	453	365
	quartile 50% (Hz)	390	1843	537	234	1234	434
	quartile 75% (Hz)	437	4218	922	359	3234	716
mean	peak frequency (Hz)	400	574	499	280	413	379
	minimum frequency (Hz)	140	515	310	140	390	353
	maximum frequency (Hz)	453	2015	667	328	1015	438
	quartile 25% (Hz)	312	687	464	265	421	383
	quartile 50% (Hz)	421	1515	577	312	875	408
	quartile 75% (Hz)	500	4109	1151	343	1625	574

3.5 Statistická analýza

Všechny statistické analýzy jsem prováděla v programu R pro Windows (verze 3.5.2; RStudio Team 2016).

Všechny měřené frekvenční parametry byly upraveny pomocí logaritmické transformace.

Cílem statistických analýz bylo identifikovat parametry, ve kterých se jedinci nahaní na různých místech liší, a tyto parametry následně použít do lineární diskriminační analýzy (LDA). Pro nalezení těchto parametrů jsem použila Kruskal-Wallisův test. Dále jsem spočítala Spearmanův korelační koeficient, abych do LDA použila pouze nekorelované parametry.

Následně jsem provedla lineární diskriminační analýzu, jejímž cílem bylo zjistit úspěšnost, s jakou LDA přiřadí houky k místům jejich nahrání a tudíž i potenciálním jedincům. LDA jsem provedla zvlášť pro samce i samice, pro obě sezóny zvlášť a poté pro obě sezóny dohromady. Před vlastní analýzou byly všechny datasety náhodně rozděleny na trénovací a testovací dataset v poměru 6:4. Pomocí testovacího datasetu bylo na základě vybraných parametrů vytvořeno rozhodovací pravidlo, podle kterého byla následně klasifikována zbylá data (testovací dataset).

Veškeré analýzy byly provedeny separátně pro samce a samice a také zvlášť pro jednotlivé sezóny. Abychom mohli zhodnotit vliv lokality/hnízda byla provedena také analýza pro samice z obou sezón dohromady a pro samce z obou sezón dohromady, kde byli jedinci vyskytující se na stejné lokalitě v obou sezónách kódováni jako odlišní jedinci a bylo sledováno, zda se budou v diskriminační analýze výrazně překrývat.

4 Výsledky

4.1 Samice

4.1.1 Sezóna 2018

Kruskal-Wallisův test prokázal výraznou variabilitu jedinců pro všechny parametry kromě maximální frekvence (end) (viz Elektronické přílohy 1-24). Na základě Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu bylo vybráno celkem 12 parametrů, které jsou označeny hvězdičkou v tabulce (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 151-156).

LDA byla nejprve provedena na trénovacích datech, kde diskriminační funkce LD1 dosáhla 76,96 % separace a diskriminační funkce LD2 20,78 % separace. Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice záměn (viz Tab. 3). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě 12 vybraných parametrů činila 97,5 %.

Poté byla LDA provedena na testovacích datech s úspěšností separace 61,42 % pro funkci LD1 a 36,52 % pro funkci LD2 (viz Obr. 7). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 4). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 92,6 %.

Tab. 2: Přehled jednotlivých parametrů zařazených do diskriminačních analýz.

Parametr	Samice 2018	Samice 2019	Samice 2018+2019	Samci 2018	Samci 2019	Samci 2018+2019
Duration	*	*	*	*	*	*
start	peak frequency					
	minimum frequency	*				
	maximum frequency	*	*	*	*	
	quartile 25%	*				
	quartile 50%				*	
quartile 75%	*					
cent	peak frequency	*				
	minimum frequency					
	maximum frequency					
	quartile 25%					
	quartile 50%	*			*	
quartile 75%						
end	peak frequency					
	minimum frequency	*	*	*	*	
	maximum frequency					*
	quartile 25%	*				
	quartile 50%				*	
quartile 75%	*	*	*			
mean	peak frequency		*			
	minimum frequency	*				
	maximum frequency		*		*	*
	quartile 25%					
	quartile 50%					
quartile 75%	*	*	*	*	*	*

Tab. 3: Matice záměn pro trénovací dataset Samice 2018.

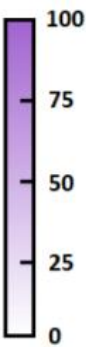
Predikce	Skutečnost			
	FA	FC	FG	FH
FA	13	0	2	0
FC	0	95	0	0
FG	1	1	40	0
FH	0	0	0	10
Celkem	14	96	42	10

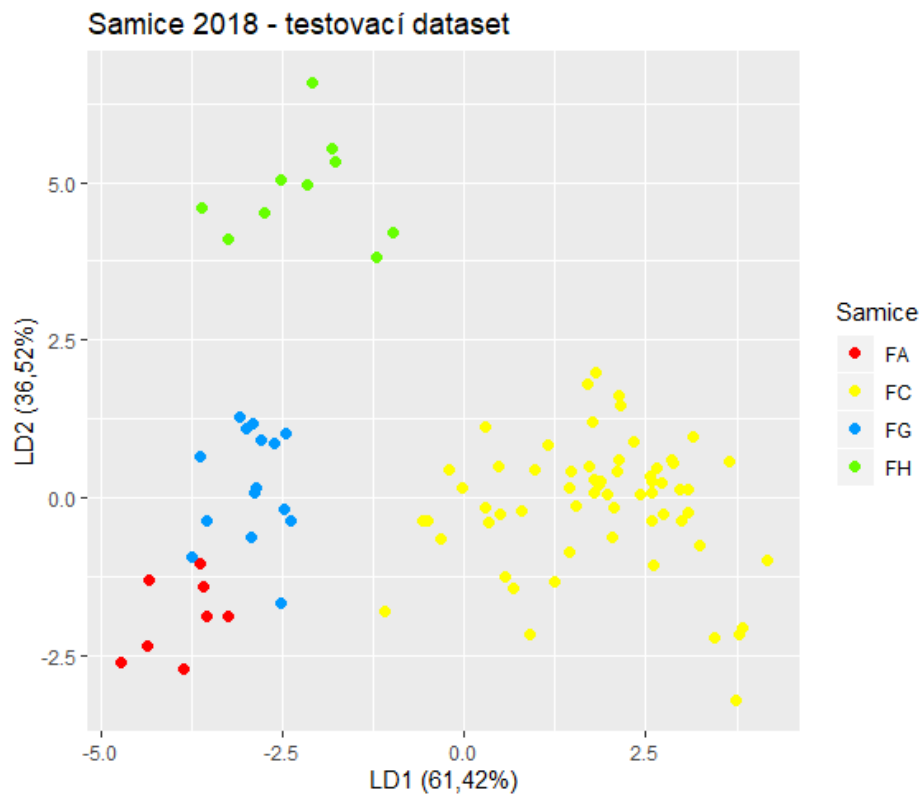
Úspěšnost klasifikace: 97,5 %.

Tab. 4: Matice záměn pro testovací dataset Samice 2018.

Predikce	Skutečnost			
	FA	FC	FG	FH
FA	4	0	2	0
FC	0	60	0	0
FG	4	1	13	0
FH	0	0	0	10
Celkem	8	61	15	10
Úspěšnost klasifikace: 92,6 %.				

Procento úspěšné klasifikace





Obr. 7: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samice 2018.

4.1.2 Sezóna 2019

Pro data samic ze sezóny 2019 prokázal Kruskal-Wallisův test výraznou variabilitu mezi jedinci pro všechny parametry (viz Elektronické přílohy 25-50). Na základě Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu bylo vybráno celkem 7 parametrů, které jsou označeny hvězdičkou v tabulce (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 157-162).

LDA pro trénovací data dosáhla 56,35 % separace pro funkci LD1 a 27,82 % separace pro funkci LD2. Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice

záměn (viz Tab. 5). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě 7 vybraných parametrů činila 88,4 %.

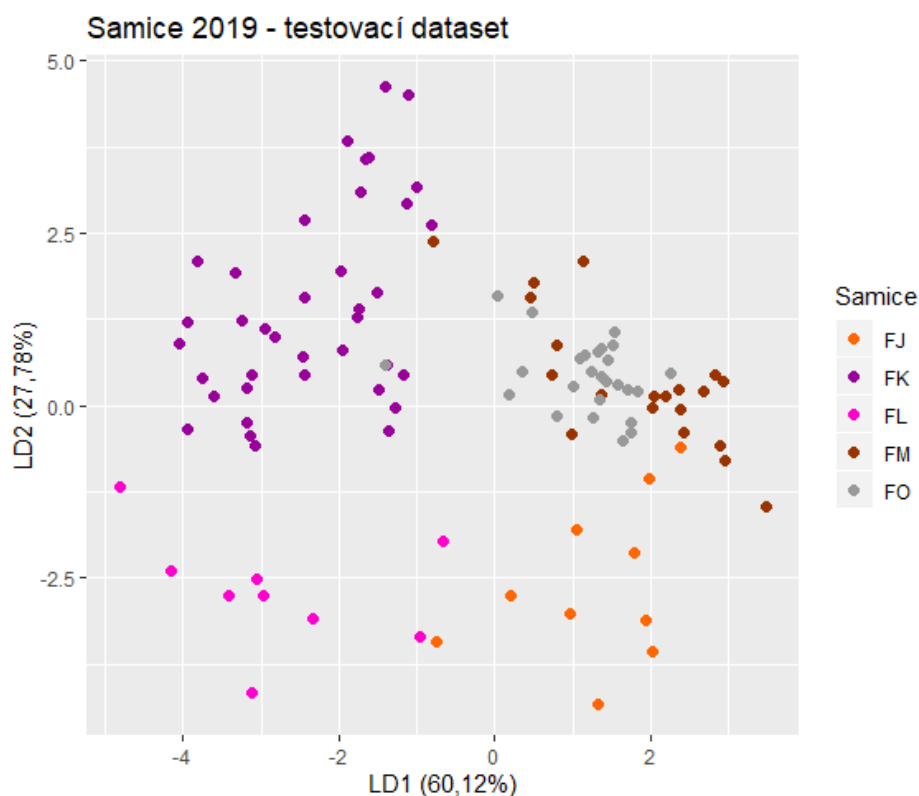
LDA provedená na testovacích datech měla úspěšnost separace 60,12 % pro LD1 a 27,78 % pro LD2 (viz Obr. 8). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 6). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 86,4 %.

Tab. 5: Matice záměn pro trénovací dataset Samice 2019.

Predikce	Skutečnost					Procento úspěšné klasifikace
	FJ	FK	FL	FM	FO	
FJ	15	0	0	1	1	
FK	0	42	0	1	1	
FL	0	2	21	0	0	
FM	3	1	0	47	4	
FO	2	0	0	4	27	
Celkem	20	45	21	53	33	
Úspěšnost klasifikace: 88,4 %.						

Tab. 6: Matice záměn pro testovací dataset Samice 2019.

Predikce	Skutečnost					Procento úspěšné klasifikace
	FJ	FK	FL	FM	FO	
FJ	7	0	0	0	0	
FK	0	38	0	1	1	
FL	1	0	9	0	0	
FM	1	0	0	17	7	
FO	1	0	0	2	18	
Celkem	10	38	9	20	26	
Úspěšnost klasifikace: 86,4 %.						



Obr. 8: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samice 2019.

4.1.3 Sezóna 2018 a 2019

Pro poslední analýzu byly oba samičí datasey spojeny v jeden. Opět byl proveden Kruskal-Wallisův test, který prokázal variabilitu mezi jedinci ve všech parametrech (viz Elektronické přílohy 51-74). Pomocí Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu bylo vybráno 5 parametrů, které byly shodně použity pro LDA z dat sezóny 2018 i sezóny 2019 (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 163-168).

LDA pro trénovací data dosáhla 52,50 % separace pro funkci LD1 a 28,76 % separace pro funkci LD2. Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice záměn (viz Tab. 7). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě vybraných parametrů činila 72,9 %.

LDA provedená na testovacích datech měla úspěšnost separace 48,35 % pro LD1 a 24,61 % pro LD2 (viz Obr. 9). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 8). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 73,8 %.

Tab. 7: Matice záměn pro trénovací dataset Samice 2018 a 2019.

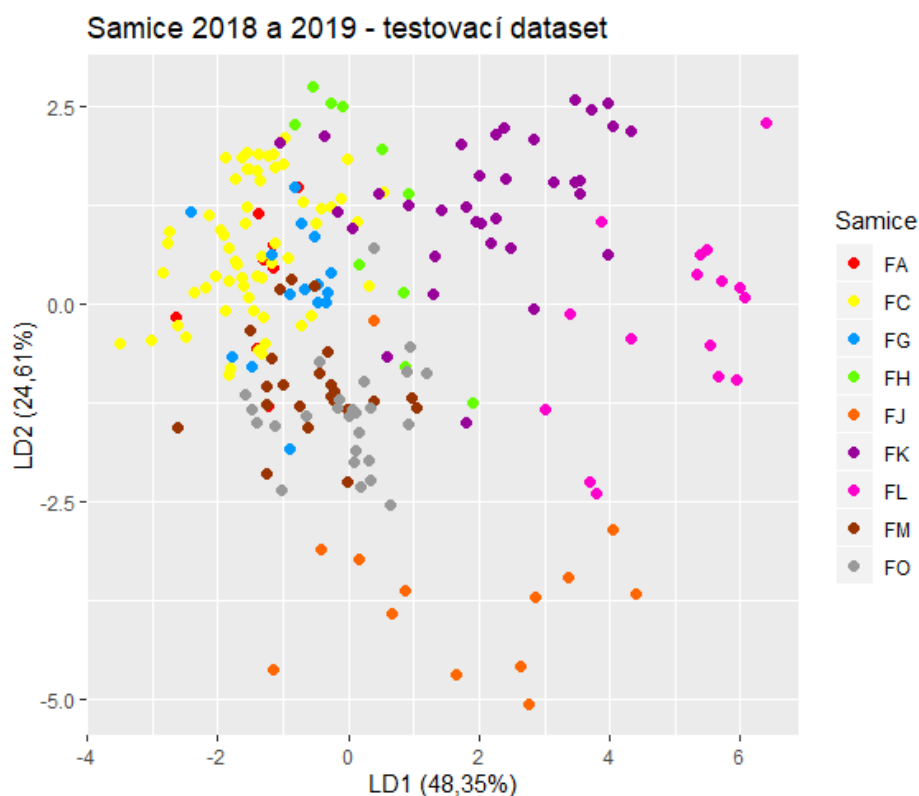
Predikce	Skutečnost								
	FA	FC	FG	FH	FJ	FK	FL	FM	FO
FA	6	0	0	0	0	0	0	0	0
FC	8	88	20	0	0	5	0	9	2
FG	0	5	17	0	1	0	0	0	1
FH	0	0	0	7	0	3	0	0	0
FJ	0	0	0	0	12	0	0	1	1
FK	0	0	0	1	0	34	0	1	3
FL	0	0	0	0	0	4	14	0	0
FM	0	2	3	2	1	1	0	36	3
FO	0	1	2	0	3	2	0	3	23
Celkem	14	96	42	10	17	49	14	50	33

Úspěšnost klasifikace: 72,9 %.

Tab. 8: Matice záměn pro testovací dataset Samice 2018 a 2019.

Predikce	Skutečnost								
	FA	FC	FG	FH	FJ	FK	FL	FM	FO
FA	1	0	0	0	0	0	0	1	0
FC	5	56	7	0	0	4	0	4	3
FG	2	4	7	0	1	1	0	1	0
FH	0	0	0	8	0	2	0	0	0
FJ	0	0	0	0	11	0	2	0	0
FK	0	1	0	1	0	23	2	0	0
FL	0	0	0	0	0	2	12	0	0
FM	0	0	0	1	0	2	0	16	5
FO	0	0	1	0	1	0	0	1	18
Celkem	8	61	15	10	13	34	16	23	26

Úspěšnost klasifikace: 73,8 %.



Obr. 9: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samice 2018 a 2019.

4.2 Samci

4.2.1 Sezóna 2018

Provedený Kruskal-Wallisův test prokázal výraznou variabilitu mezi jedinci pro všechny parametry (viz Elektronické přílohy 75-100). Na základě Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu bylo vybráno celkem 8 parametrů, které jsou označeny hvězdičkou v tabulce (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 169-174).

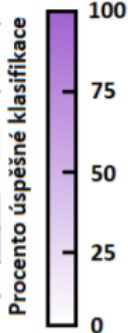
LDA byla nejprve provedena na trénovacích datech, kde diskriminační funkce LD1 dosáhla 67,27 % separace a diskriminační funkce LD2 27,26 % separace. Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice záměn (viz Tab. 9). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě 8 vybraných parametrů činila 90,0 %.

Poté byla LDA provedena na testovacích datech s úspěšností separace 68,25 % pro funkci LD1 a 26,99 % pro funkci LD2 (viz Obr. 10). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 10). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 85,7 %.

Tab. 9: Matice záměn pro trénovací dataset Samci 2018.

Predikce	Skutečnost			
	MA	MC	MD	MF
MA	27	0	2	0
MC	1	133	1	9
MD	3	0	13	2
MF	1	0	3	26
Celkem	32	133	19	37

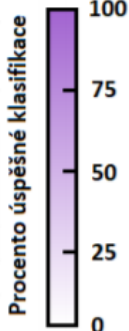
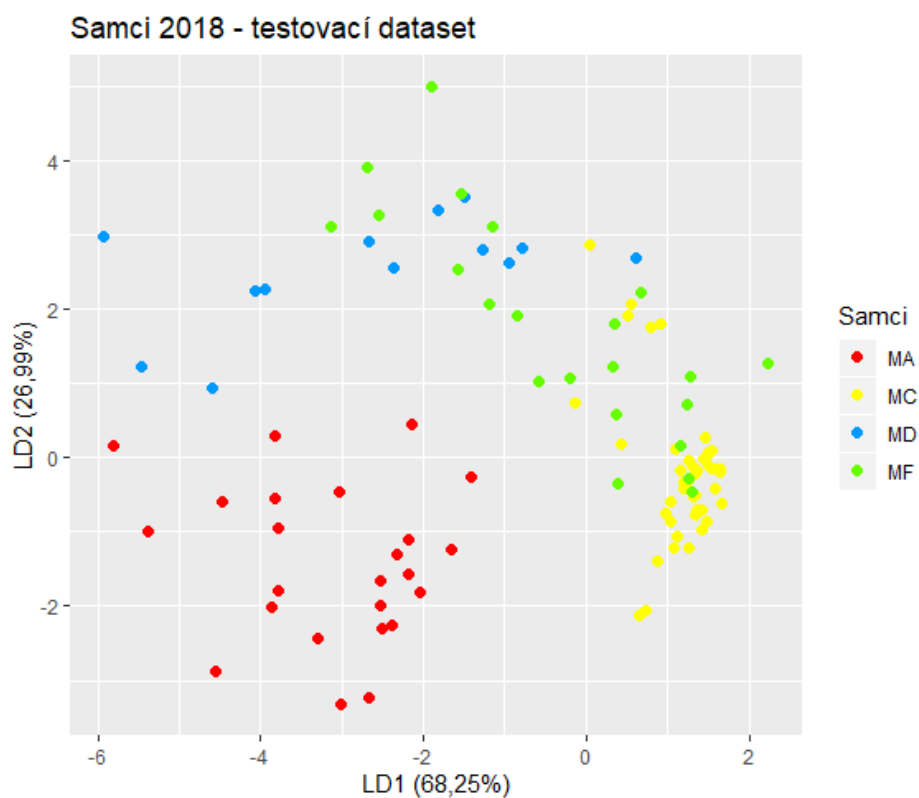
Úspěšnost klasifikace: 90,0 %.



Tab. 10: Matice záměn pro testovací dataset Samci 2018.

Predikce	Skutečnost			
	MA	MC	MD	MF
MA	20	0	0	0
MC	1	73	0	10
MD	2	0	12	3
MF	1	1	1	9
Celkem	24	74	13	22

Úspěšnost klasifikace: 85,7 %.

Obr. 10: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samci 2018.

4.2.2 Sezóna 2019

Pro data ze sezóny 2019 prokázal Kruskal-Wallisův test výraznou variabilitu mezi jedinci pro všechny parametry (viz Elektronické přílohy 101-124). Na základě Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu byly vybrány celkem pouze 4 parametry, jež jsou označeny hvězdičkou v tabulce (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 175-180).

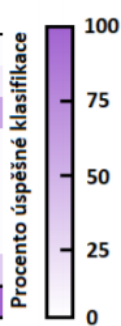
LDA pro trénovací data dosáhla 50,92 % separace pro funkci LD1 a 28,74 % separace pro funkci LD2. Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice záměn (viz Tab. 11). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě 4 vybraných parametrů činila 58,8 %.

Výsledky LDA na testovacích datech měly úspěšnost separace 47,92 % pro LD1 a 31,00 % pro LD2 (viz Obr. 11). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 12). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 59,0 %.

Tab. 11: Matice záměn pro trénovací dataset Samci 2019.

Predikce	Skutečnost							
	MI	MJ	MK	ML	MM	MN	MO	MQ
MI	25	19	14	4	7	6	34	0
MJ	6	296	55	45	2	41	24	9
MK	0	31	468	244	12	9	1	52
ML	0	23	67	204	23	22	0	0
MM	0	0	24	38	154	2	8	0
MN	0	2	14	5	4	13	5	0
MO	1	1	0	5	2	1	44	0
MQ	0	0	0	0	0	0	1	29
Celkem	32	372	642	545	204	94	117	90

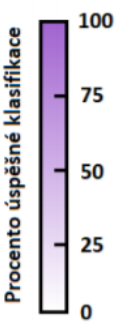
Úspěšnost klasifikace: 58,8 %.

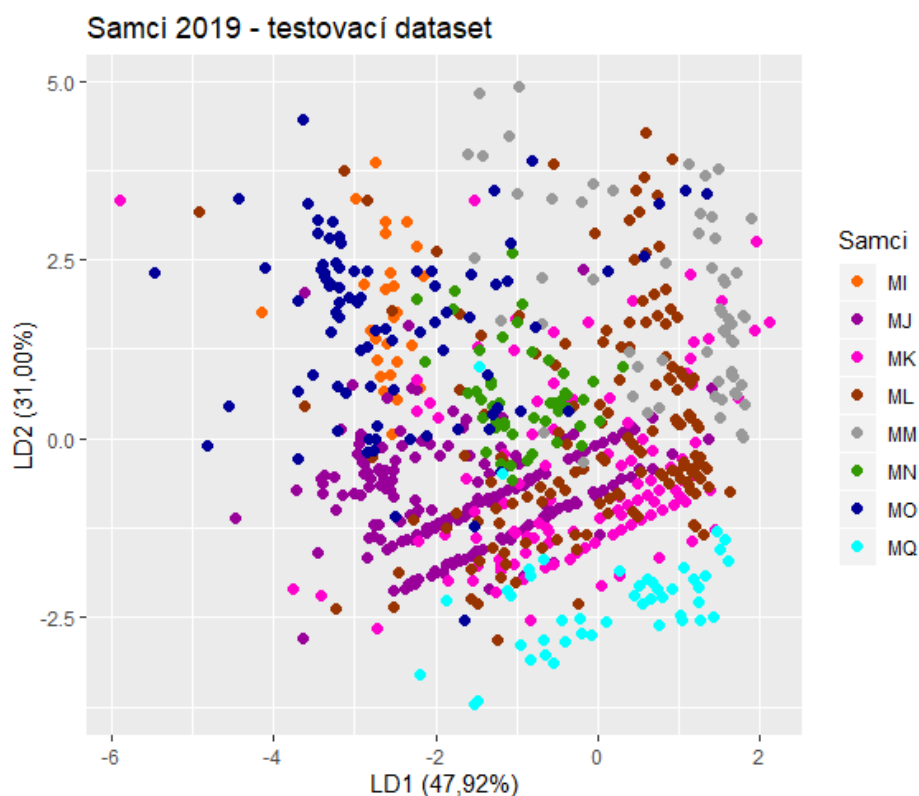


Tab. 12: Matice záměn pro testovací dataset Samci 2019.

Predikce	Skutečnost							
	MI	MJ	MK	ML	MM	MN	MO	MQ
MI	21	18	5	3	5	5	27	0
MJ	3	177	37	29	3	25	11	6
MK	0	28	288	157	9	2	1	25
ML	0	14	51	127	33	10	0	0
MM	0	1	12	15	133	0	6	0
MN	2	0	7	5	2	9	4	0
MO	0	0	0	4	0	0	39	0
MQ	0	0	0	1	0	0	0	21
Celkem	26	238	400	341	185	51	88	52

Úspěšnost klasifikace: 59,0 %.





Obr. 11: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samci 2019.

4.2.3 Sezóna 2018 a 2019

Stejně jako pro samičí datasey, i u samců byly pro poslední analýzu spojeny datasey z let 2018 a 2019 dohromady. Opět byl proveden Kruskal-Wallisův test, který prokázal variabilitu mezi jedinci pro všechny parametry (viz Elektronické přílohy 125-150). Pomocí Spearmanova korelačního koeficientu byly vyřazeny korelované parametry. Pro lineární diskriminační analýzu byly vybrány 3 parametry, které byly shodně použity pro LDA z dat sezóny 2018 i sezóny 2019 (viz Tab. 2 a Elektronické přílohy 181-186).

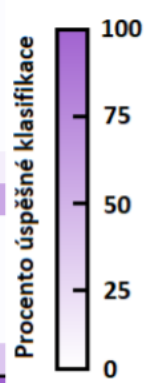
LDA pro trénovací data dosáhla 48,60% separace pro funkci LD1 a 35,78% separace pro funkci LD2 Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna pomocí matice záměn (viz Tab. 13). Celková úspěšnost klasifikace dat trénovacího datasetu na základě vybraných parametrů činila 56,7 %.

LDA provedená na testovacích datech měla úspěšnost separace 48,68 % pro LD1 a 34,85 % pro LD2 (viz Obr. 12). Úspěšnost klasifikace do jednotlivých skupin je znázorněna v tabulce (viz Tab. 14). Celková úspěšnost klasifikace dat testovacího datasetu dosáhla 54,7 %.

Tab. 13: Matice záměn pro trénovací dataset Samci 2018 a 2019.

Predikce	Skutečnost											
	MA	MC	MD	MF	MI	MJ	MK	ML	MM	MN	MO	MQ
MA	10	0	1	0	0	0	6	0	12	0	0	0
MC	1	78	4	0	0	0	0	51	6	0	6	0
MD	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MI	0	0	0	3	11	3	1	2	0	0	16	0
MJ	0	0	3	7	16	306	62	50	4	52	40	8
MK	0	0	5	0	0	50	541	281	40	4	0	49
ML	0	2	4	16	0	14	6	109	1	23	0	0
MM	18	53	2	5	0	0	22	3	166	2	3	0
MN	3	0	0	6	1	3	9	1	2	11	10	0
MO	0	0	0	0	0	0	0	7	1	1	50	0
MQ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	31
Celkem	32	133	19	37	28	376	647	504	232	93	126	88

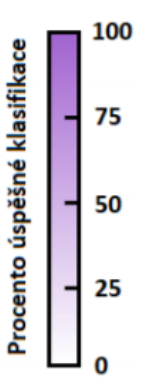
Úspěšnost klasifikace: 56,7 %.

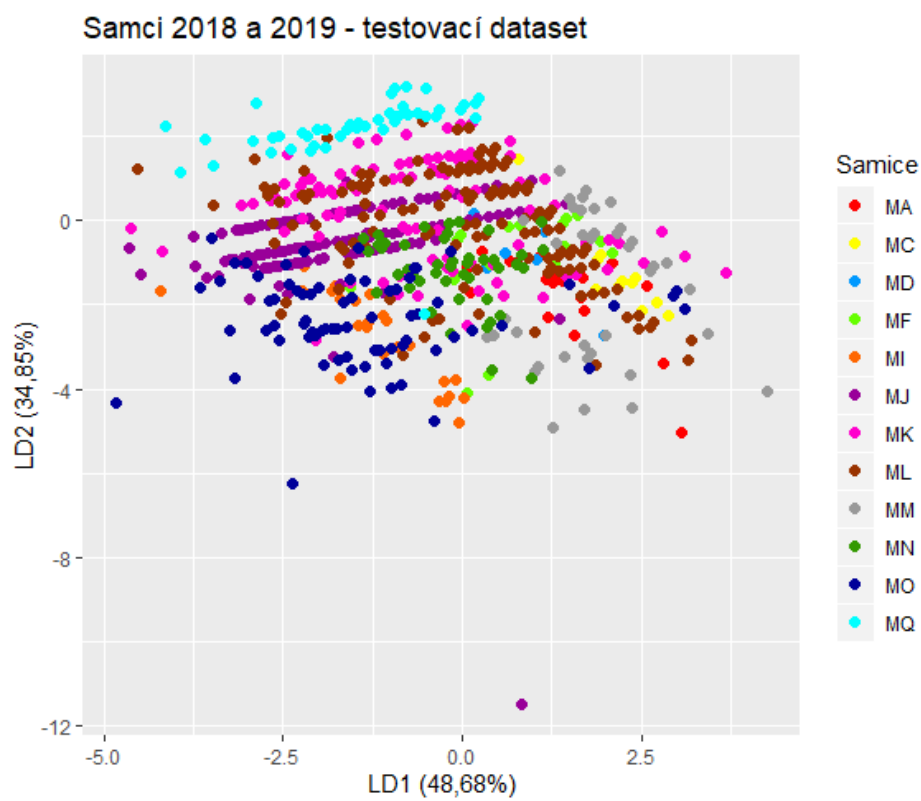


Tab. 14: Matice záměn pro testovací dataset Samci 2018 a 2019.

Predikce	Skutečnost											
	MA	MC	MD	MF	MI	MJ	MK	ML	MM	MN	MO	MQ
MA	6	0	0	0	0	0	1	0	10	2	0	0
MC	0	42	1	0	0	1	1	39	4	0	4	0
MD	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MI	0	0	0	2	12	1	1	1	0	1	9	0
MJ	0	0	1	1	17	185	44	29	0	18	25	4
MK	0	1	2	1	0	38	317	215	32	5	0	24
ML	1	1	8	11	0	8	5	90	0	14	0	0
MM	15	30	1	5	0	0	16	3	108	1	2	0
MN	2	0	0	2	0	0	9	3	3	11	6	1
MO	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	33	0
MQ	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	25
Celkem	24	74	13	22	30	234	395	382	157	52	79	54

Úspěšnost klasifikace: 54,7 %.





Obr. 12: Vizualizace klasifikace dat testovacího datasetu Samci 2018 a 2019.

5 Diskuze

5.1 Samice

Prakticky ve všech parametrech jsem prokázala variabilitu mezi jednotlivými samicemi, a to v obou sezónách. V sezóně 2018 byly peakové frekvence korelovány napříč všemi čtyřmi místy měření, nicméně v sezóně 2019 byly korelované všechny peakové frekvence kromě peakové frekvence měřené na začátku houku (start), která byla korelována pouze s peakovou frekvencí průměru celého spektra (mean). Dále jsem zaznamenala korelaci peakové frekvence s 25% kvartilem spektra v rámci jednoho místa měření, s výjimkou měření na konci houku (end). V sezóně 2019 jsem pozorovala stejný vztah, tentokrát u všech čtyř míst měření.

Do diskriminační analýzy dat samic z roku 2018 byla vybrána délka trvání houku a následující frekvenční parametry: maximální frekvence (start), minimální frekvence (start), 25% kvartil spektra (start), 75% kvartil spektra (start), peaková frekvence (cent), 50% kvartil spektra (cent), minimální frekvence (end), 25% kvartil spektra (end), 75% kvartil spektra (end), minimální frekvence (mean) a 75% kvartil spektra (mean). Do analýzy dat samic z roku 2019 byla rovněž vybrána délka houku a následující frekvenční parametry: maximální frekvence (start), minimální frekvence (end), 75% kvartil spektra (end), peaková frekvence (mean), maximální frekvence (mean) a 75% kvartil spektra (mean). Pro společnou analýzu dat z obou sezón byly vybrány pouze tyto parametry: délka trvání houku, maximální frekvence (start), minimální frekvence (end), 75% kvartil spektra (end) a 75% kvartil spektra (mean). To je ve shodě např. s prací na výru virginském, kde byla k rozlišení samic, kromě dalších parametrů, použita délka slabik spolu s minimální a maximální frekvencí druhé slabiky (Odom et al. 2013).

Diskriminační analýza ukázala, že je úspěšnost identifikace jedinců v testovacím datasetu poměrně vysoká (92,6 % pro sezónu 2018 a 86,4 % pro sezónu 2019). V některých případech jsem prokázala vyšší pravděpodobnost záměny dvou jedinců, ale ve většině případů to bylo způsobeno velkou variabilitou jednoho jedince, která se pak částečně překrývala s jiným, méně variabilním jedincem.

V analýze, ve které byly spojeny datasety z obou sezón, jsem také neprokázala žádné významné překryvy mezi jedinci, což naznačuje, že se vždy jednalo o jiná zvířata. Tento závěr jsem i předpokládala, protože nahrávky samic nebyly nikdy pořizovány opakovaně na stejné lokalitě ve dvou sezónách.

Tyto závěry jsou ve shodě s pracemi, které prokázali individualitu v houkání samic sov puštíka afrického (Delport et al. 2002), výra virginského (Odom et al. 2013) a výra velkého (Grava et al. 2008). Naopak Rognan et al. (2009) prokázal jen 38,5% úspěšnost identifikace samic puštíka vousatého. Důvodem může být odlišná funkce samičí vokalizace. U kalouse slouží vokalizace samic pravděpodobně k vymezení a obraně hnízdního teritoria (Cramp 1989). Individuální rozpoznání zde tedy má význam, protože samice mohou do své vokalizace zakomponovat informace o své fitness. Nízká úspěšnost identifikace jednotlivých samic puštíka vousatého v práci Rognan et al. (2009) je velice pravděpodobně způsobena nízkou teritorialitou samic tohoto druhu, kde analyzovaný houk samice má spíše význam potkávací, udržující kontakt mezi samcem a samicí.

5.2 Samci

Prakticky ve všech parametrech jsem prokázala variabilitu mezi samci v obou sezónách i v datech pro obě sezóny pohromadě. V obou sezónách jsem zaznamenala vzájemnou korelaci peakových frekvencí ve všech čtyřech místech měření. Tento vztah jsem pozorovala také u 75% kvartilu spektra, což naznačuje, že v těchto parametrech je houk na všech místech stejný. Zároveň peaková frekvence je vždy korelována se svým 25% kvantilem spektra v rámci jednoho místa měření.

Do analýzy dat samců z roku 2018 byla vybrána délka trvání houku a následující frekvenční parametry: maximální frekvence (start), 50% kvartil spektra (start), 50% kvartil spektra (cent), minimální frekvence (end), 50% kvartil spektra (end), maximální frekvence (mean) a 75 % kvartil spektra (mean). Do analýzy dat samců z roku 2019 byla vybrána délka houku a 3 frekvenční parametry: maximální frekvence (end), maximální frekvence (mean) a 75% kvartil spektra (mean). Pro společnou analýzu dat z obou sezón byly vybrány pouze tyto parametry: délka trvání houku, maximální frekvence (mean) a 75% kvartil spektra (mean).

Diskriminační analýza samců ze sezóny 2018 prokázala s vysokou úspěšností 85,7 % rozdíly mezi jednotlivými samci; nicméně pro sezónu 2019 i pro sdružená data z obou sezón již byla úspěšnost diskriminací analýzy výrazně nižší (59,0 % a 54,7 %). Důvodem je pravděpodobně nižší počet jedinců analyzovaných v sezóně 2018. Mezi těmito čtyřmi jedinci bylo možné dobře rozlišit, ale v případě 8 jedinců v sezóně 2019 a 12 jedinců z kombinovaných dat, však již byly překryvy mezi jednotlivými samci příliš velké. Lze tedy konstatovat, že na základě měřených parametrů není možné bezpečně rozlišit všechny jedince samců kalouse ušatého.

To je v rozporu se stávajícími pracemi, které prakticky u všech druhů sov našly rozdíly mezi vokalizací jednotlivých samců. Práce na výřečkovi sundském (Yee et al. 2016), který má velmi jednoduchou vokalizaci, prokázala variabilitu samců s pomocí 2 časových a 6 frekvenčních parametrů. Vokalizace výřečka sundského se pohybuje v rozmezí od 350 do 1350 Hz, tudíž je velmi pravděpodobné, že frekvenční parametry hrají při rozpoznání jedinců velmi velkou roli. Oproti tomu Holschuh & Otter (2005) také zkoumali individuální variabilitu vokalizace na druhu s velmi jednoduchým hlasovým projevem (*Aegolicus acadicus brooksi*), kde byli jedinci rozlišeni pomocí 2 časových a 3 frekvenčních parametrů. U tohoto druhu je ovšem frekvenční rozpětí vokalizace menší (od 1150 do 1350 Hz) a lze tedy předpokládat, že frekvenční charakteristiky hlasu nemají takovou váhu jako časové. Z výsledků těchto prací lze předpokládat, že i vokalizace kalousů je frekvenčně příliš uniformní a jedince lze rozlišit spíše s využitím časových parametrů vokalizace.

Z vizualizace diskriminační analýzy je nicméně zjevné, že hlavním důvodem, proč nejsem schopna jednotlivé samce od sebe odlišit, je velká variabilita některých jedinců. Např. samec MQ je dobře odlišený od ostatních s poměrně malou variabilitou (Obr. 11), zatímco samci MJ, ML a MO pokrývají prakticky celou variabilitu všech samců. Je možné, že se v těchto případech jedná o mladé samce, jejichž projev ještě není ustálený. Mladí jedinci často disponují větší vokální variabilitou, která s věkem klesá. Tento jev byl pozorován u pěvců ale také u člověka (Derégnaucourt et al. 2005; Lee et al. 1999).

Druhým možným vysvětlením velké variability v hlasech některých samců kalousů je velká populační densita ve studované populaci. Jeden samec sousedí s několika dalšími, navzájem se slyší a komunikují a každý jedinec musí tedy svou vokalizaci všem svým sousedům přizpůsobovat. Tento fenomén byl prokázán u pěvců, kdy sousedící samci sdílejí určitou část repertoáru, a čím je větší počet sousedů, tím je i variabilnější projev jednotlivých jedinců (McGregor & Krebs 1989; Griesmann & Naguib 2002).

Dalším možným vysvětlením pro vysokou uniformitu vokálního projevu jednotlivých samců kalouse ušatého v českých Budějovicích je adaptace vokalizace kalousů na městský hluk. Bylo prokázáno, že druhy, jejichž vokalizace je posazena v nízkých frekvencích, mají tendenci zvyšovat minimální frekvenci svého hlasového projevu, aby unikli hluku urbánního prostředí, který má zpravidla frekvence do 1-4 kHz. Maximální frekvence už ale tyto druhy zpravidla posouvat nedokáží, často kvůli fyziologickým omezením (Slabbekoorn 2013). Appleby & Redpath (1997b) ve své práci na puštíkovci obecném pozorovali, že jedinci obývající lesní habitat mají odlišné hlasové charakteristiky než jedinci obývající méně zalesněné plochy.

Pokud by i kalousi upravili své hlasové parametry v reakci na městské prostředí a s ním spojený hluk, nebylo by možné tyto jedince od sebe bezpečně odlišit. Bylo by tedy zajímavé porovnat vokalizaci samců kalousů urbánním a lesním prostředím.

Otázkou je, jakou funkci houkání samců kalousů plní. U sov bylo prokázáno, že hlasový projev samců může nést informace o jeho velikosti (Appleby & Redpath 1997a; Hardouin et al. 2007) a kvalitě teritoria (Galeotti 1998). U kalouse podobná studie nebyla provedena. Je možné, že v případě kalouse ušatého neumožňuje jeho jednoduchý hlasový projev předání informace o jeho autorovi a pouze slouží k lokalizaci jeho teritoria. V takovém případě by byl relativně malý tlak na individuální variabilitu mezi jednotlivými samci.

Práce, které prokázaly individuální variabilitu ve zpěvu samců sov, ale často používaly spíše časové charakteristiky zpěvu než frekvenční. Např. Denac a Trilar (2006) prokázali individuální rozlišení samců výřečka malého pouze na základě délky houku a délky intervalu mezi jednotlivými houky. V jiné práci, která se zabývala puštíkem vousatým, byla do analýz zahrnuta i rychlost houkání (Rognan et al. 2009). Je tedy možné, že kalous ušatý také využívá v individualizaci spíše tyto parametry. Ve své práci jsem z časových charakteristik měřila pouze délku trvání houku, která opravdu vyšla jako významná ve všech analýzách. V budoucnu by bylo tedy zajímavé zhodnotit také např. délku pauz mezi jednotlivými houky. Je pravděpodobné, že druhy sov s jednoduchými hlasovými projevy mají přílišná technická omezení ve frekvenčních charakteristikách houku, která neumožňují dostatečnou individualizaci. Jednotlivým samcům tedy nezbyvá než upravit celkový zpěvný projev a měnit charakteristiky časové.

Důvodem, proč byla individualita založená především na frekvenčních charakteristikách prokázána u samic nikoliv u samců kalouse může spočívat ve faktu, že samičí houk má harmonickou strukturu. Frekvenční rozsah i rozložení energie v jednotlivých frekvencích je tedy u samic mnohem variabilnější a poskytuje možnost pro individualizaci. Z tabulky 1 je patrné, že samice mají větší rozsah (min-max) prakticky ve všech měřených frekvenčních charakteristikách. Samčí houk je v porovnání se samičím frekvenčně daleko plošší a je tedy zjevné, že to vede k technickým omezením individualizace.

Na základě společné diskriminační analýzy pro samce z obou sezón nemohu tedy ani bezpečně usoudit, zda jedinci, kteří se vyskytovali opakovaně na stejných lokalitách, jsou opravdu titíž samci. Jedná se především o dvě kombinace. Samci MA a MI byli oba nahráni na stejném území u ZŠ Kubatova na sídlišti Pražské předměstí. Diskriminační analýza však ukázala, že se zpěvně tyto dva samci vůbec nepřekrývají (hodnoty z analýzy záměn byli v obou

případech 0 %). Druhá dvojice byli samci MM a MC vyskytující se u Polikliniky Vltava na sídlišti Vltava. V tomto případě došlo k výraznému překryvu, kdy samec MC je se samcem MM zaměňován v 30 % případů, samec MM je ale se samcem MC zaměňován jen ve 4 % případů. Vzhledem k nízké úspěšnosti diskriminační analýzy v identifikaci jednotlivých jedinců nicméně nemohu udělat žádné závěry ohledně identity těchto dvou dvojic jedinců. Kalousi v urbánním prostředí velice často obsazují tatáž teritoria a dokonce tatáž hnízda opakovaně po řadu let. Nicméně nejsou žádné doklady potvrzující, že se jedná o stejné jedince během několika po sobě jdoucích sezón. Alespoň v případě samců MM a MC lze ale uvažovat, že se jednalo o téhož samce.

6 Závěr

Ve své práci jsem zanalyzovala frekvenční charakteristiky a délku trvání 3831 houků od 12 samců a 531 houků od 9 samic kalouse ušatého hnízdícího v poměrně husté populaci v urbánním prostředí. Naměřené charakteristiky jsem použila v diskriminační analýze za účelem zhodnocení variability ve zpěvním projevu jednotlivých jedinců. U samic jsem byla s velkou mírou úspěšnosti schopna rozlišit jednotlivé jedince, u samců však analýza příliš úspěšná nebyla. Lze tedy zhodnotit, že samice kalouse ušatého je možné rozpoznat pouze na základě frekvenčních charakteristik (pravděpodobně z důvodů větší variability v těchto charakteristikách), zatímco samci s jednoduchým a frekvenčně uniformním houkem se navzájem rozlišují spíše na základě temporálních charakteristik jako je tempo houkání.

7 Literatura

Albrecht, J., Bureš, J., Cepák, J., Čapek, M., Havlíček, J., Hora, J., et al. (2015) *Ptáci jižních Čech*. České Budějovice: Jihočeský kraj, ISBN: 978-80-87520-12-3.

Appleby, B.M., Redpath, S.M. (1997a) Indicators of male quality in the hoots of tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Raptor Research*, 31(1):65-70.

Appleby, B.M., & Redpath, S.M. (1997b) Variation in the male territorial hoot of the Tawny Owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis*, 139(1):152-158.

Aubin, T., Jouventin, P., Hildebrand, C. (2000) Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society B*, 267(1448):1081-1087.

Aubin, T. (2004) Penguins and their noisy world. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2):279-283.

Ballintijn, M.R., Nuijens, F.W., Ten Cate, C., Berkhoudt, H. (1995) The syrinx of the collared dove (*Streptopelia decaocto*): structure, inter-individual variation and development. *Netherlands Journal of Zoology*, 45(3-4):455-479.

Barnett, C.A., Briskie, J.V. (2007) Energetic state and the performance of dawn chorus in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(4):579-587.

Benítez, M.E., Le Roux, A., Fischer, J., Beehner, J.C., Bergman, T.J. (2016) Acoustic and temporal variation in gelada (*Theropithecus gelada*) loud calls advertise male quality. *International Journal of Primatology*, 37(4-5):568-585.

Bergman, T.J., Beehner, J.C., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. (2003) Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science*, 302(5648):1234-1236.

Blumstein, D.T., Daniel, J.C. (2004) Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*, 68(6):1257-1265.

Blumstein, D.T., Verneyre, L., Daniel, J.C. (2004) Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1550):1851-1857.

Bolt, L.M., Tennenhouse, E. (2017) Contact calling behaviour in the male ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *Ethology*, 123(9):614-626.

- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. (1998)** *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, ISBN: 0-87893-100-7.
- Brenowitz, E.A. (1986)** Environmental influences on acoustic and electric animal communication. *Brain, Behavior and Evolution*, 28(1-3):32-42.
- Brumm, H. (2004)** The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73(3):434–440.
- Brumm, H. (2009)** Song amplitude and body size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(8):1157-1165
- Brumm, H., Slabbekoorn, H. (2005)** Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35(1):151–209.
- Buchanan, K.L., Catchpole, C.K., Lewis, J.W., Lodge, A. (1999)** Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal behaviour*, 57(2):307-314.
- Bulmer, E., Celis, P., Gil, D. (2008)** Parent-absent begging: evidence for sibling honesty and cooperation in the spotless starling (*Sturnus unicolor*). *Behavioral Ecology*, 19(2):279–284.
- Catchpole, C.K. (1986)** Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(6):439-445.
- Cody, M.L., Brown, J.H. (1969)** Song asynchrony in neighbouring bird species. *Nature*, 222(5195):778-780.
- Collins, S. (2004)** Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong, *Nature's music: The Science of Birdsong*. (Edit: Marler P., Slabbekoorn H.), 39-79. Amsterdam: Elsevier Academic Press, ISBN 0-12-473070-1.
- Conover, M.R. (1994)** Stimuli eliciting distress calls in adult passerines and response of predators and birds to their broadcast. *Behaviour*, 131(1-2):19-37.
- Cowlshaw, G.U.Y. (1992)** Song function in gibbons. *Behaviour*, 121(1-2):131-153.
- Cramp, S. (1989)** *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic, Volume IV: Terns to Woodpeckers*. Oxford: Oxford University Press, ISBN: 0-19-857505-X:2704.40.
- Davies, N.B., Halliday, T.R. (1978)** Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, 274(5672):683-685.

- Davis, M.S. (1987)** Acoustically mediated neighbor recognition in the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(3):185-190.
- Delgado, R.A. (2006)** Sexual selection in the loud calls of male primates: signal content and function. *International Journal of Primatology*, 27(1):5-25.
- Delport, W., Kemp, A.C., Ferguson, J.W.H. (2002)** Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis*, 144(1):30-39.
- Denac, K., Trilar, T. (2006)** Individual recognition of Scops Owls (*Otus scops*) by spectrographic analysis of their calls: a preliminary study. *Razprave IV. Razreda; SAZU, XLVII(3)*:87-97.
- Derégnaucourt, S., Mitra, P.P., Fehér, O., Pytte, C., & Tchernichovski, O. (2005)** How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature*, 433(7027):710-716.
- Dragonetti, M. (2007)** Individuality in scops owl *Otus scops* vocalisations. *Bioacoustics*, 16(2):147-172.
- Fallow, P.M., Gardner, J.L., Magrath, R.D. (2011)** Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behavioral Ecology*, 22(2):401-410.
- Fallow, P.M., Pitcher, B.J., Magrath, R.D. (2013)** Alarming features: birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754):20122539.
- Fan, P.F., Xiao, W., Feng, J.J., Scott, M B. (2011)** Population differences and acoustic stability in male songs of wild western black crested gibbons (*Nomascus concolor*) in Mt. Wuliang, Yunnan. *Folia Primatologica*, 82(2):83-93.
- Fant, G. (1970)** *Acoustic theory of speech production*. The Hague: Mouton, ISBN: 9027916004.
- Favaro, L., Gamba, M., Alfieri, C., Pessani, D., McElligott, A.G. (2015)** Vocal individuality cues in the African penguin (*Spheniscus demersus*): a source-filter theory approach. *Scientific reports*, 5(1):17255.
- Ficken, R.W., Ficken, M.S., Hailman, J.P. (1974)** Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. *Science*, 183(4126):762-763.

- Fichtel, C. (2004)** Reciprocal recognition of sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Animal cognition*, 7(1):45-52.
- Fischer, J., Kitchen, D.M., Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. (2004)** Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2):140-148.
- Fitch, W.T. (1999)** Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *Journal of Zoology*, 248(1):31-48.
- Freeman, P.L. (2000)** Identification of individual Barred Owls using spectrogram analysis and auditory cues. *Journal of Raptor Research*, 34(2):85-92.
- Friedl, T.W., Klump, G.M. (2002)** The vocal behaviour of male European treefrogs (*Hyla arborea*): implications for inter-and intrasexual selection. *Behaviour*, 139(1):113-136.
- Galeotti, P., Pavan, G. (1991)** Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethology Ecology & Evolution*, 3(2):113-126.
- Galeotti, P., Paladin, M., Pavan, G. (1993)** Individually distinct hooting in male Pygmy Owls *Glaucidium passerinum*: a multivariate approach. *Ornis Scandinavica*, 24(1):15-20.
- Galeotti, P.R., Appleby, B.M., Redpath, S.M. (1996)** Macro and microgeographical variations in the 'hoot' of Italian and English tawny owls (*Strix aluco*). *Italian Journal of Zoology*, 63(1):57-64.
- Galeotti, P. (1998)** Correlates of hoot rate and structure in male Tawny Owls *Strix aluco*: implications for male rivalry and female mate choice. *Journal of Avian Biology*, 29:25-32.
- Galeotti, P., Sacchi, R. (2001)** Turnover of territorial Scops Owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *Journal of Avian Biology*, 32(3):256-262.
- Garamszegi, L.Z., Mosler, A.P., Erritzoe, J. (2003)** The evolution of immune defense and song complexity in birds. *Evolution*, 57(4):905-912.
- Garamszegi, L.Z., Møller, A.P., Török, J., Michl, G., Péczely, P., Richard, M. (2004)** Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology*, 15(1):148-157.
- Gerhardt, H.C., Dyson, M.L., Tanner, S.D. (1996)** Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: patterns of variability and female choice. *Behavioral Ecology*, 7(1):7-18.

- Godard, R. (1991)** Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature*, 350(6315):228-229.
- Gottlander, K. (1987)** Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 35(4):1037-1043.
- Gouzoules, H., Gouzoules, S., Miller, K. (1996)** Skeptical responding in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, 17(4):549-568.
- Grava, T., Mathevon, N., Place, E., Balluet, P. (2008)** Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 150(2):279-287.
- Grieffmann, B., Naguib, M. (2002)** Song sharing in neighbouring and non-neighbouring thrush nightingales and its implications for communication. *Ethology*, 108:377-387
- Griffin, A.S., Savani, R.S., Hausmanis, K., Lefebvre, L. (2005)** Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour*, 70(3):507-515.
- Haff, T.M., & Magrath, R.D. (2011)** Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biology Letters*, 7(4):493-495.
- Hall, M.L., Kingma, S.A., Peters, A. (2013)** Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS One*, 8(2):e56717.
- Hanson, M.T., Coss, R.G. (2001)** Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. *Ethology*, 107(3):259-275.
- Hardouin, L. A., Reby, D., Bavoux, C., Burneleau, G., Bretagnolle, V. (2007)** Communication of male quality in owl hoots. *The American Naturalist*, 169(4):552-562.
- Hardouin, L.A., Robert, D., Bretagnolle, V. (2008)** A dusk chorus effect in a nocturnal bird: support for mate and rival assessment functions. *Behavioral ecology and sociobiology*, 62(12):1909-1918.
- Hare, J.F. (1998)** Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour*, 55(2):451-460.
- Hasson, O. (1991)** Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(10):325-329.

- Hill, F.R., Lill, A. (1998)** Vocalisations of the Christmas Island hawk-owl *Ninox natalis*: individual variation in advertisement calls. *Emu-Austral Ornithology*, 98(3):221-226.
- Hoese, W.J., Podos, J., Boetticher, N.C., Nowicki, S. (2000)** Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *Journal of Experimental Biology*, 203(12):1845-1855.
- Holschuh, C.I., Otter, K.A. (2005)** Using vocal individuality to monitor Queen Charlotte Saw-whet Owls (*Aegolius acadicus brooksi*). *Journal of Raptor Research*, 39(2):134.
- Hyman, J., Hughes, M. (2006)** Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behaviour*, 72(1):209-215.
- Chapman, C.A., Weary, D.M. (1990)** Variability in spider monkeys' vocalizations may provide basis for individual recognition. *American Journal of Primatology*, 22(4):279-284.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P., Aubin, T. (2001)** Acoustic Communication in a Black-Headed Gull Colony: How Do Chicks Identify Their Parents? *Ethology*, 107(11):961-974.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. (1985)** Vervet monkey alarm calls: Manipulation through shared information? *Behaviour*, 94(1-2):150-166.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. (1988)** Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 36(2):477-486.
- Choi, W., Lee, J.H., Sung, H.C. (2019)** A case study of male tawny owl (*Strix aluco*) vocalizations in South Korea: call feature, individuality, and the potential use for census. *Animal Cells and Systems*, 23(2):90-96.
- Kern, J.M., Sumner, S., Radford, A.N. (2016)** Sentinel dominance status influences forager use of social information. *Behavioral Ecology*, 27(4):1053-1060.
- Klappert, K., Reinhold, K. (2003)** Acoustic preference functions and sexual selection on the male calling song in the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *Animal Behaviour*, 65(1):225-233.
- Klatt, P.H., Ritchison, G. (1993)** The duetting behavior of eastern screech-owls. *The Wilson Bulletin*, 105(3):483-489.

- Klenova, A.V., Volodin, I.A., Volodina, E.V. (2008)** Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Journal of Ethology*, 26(3): 317-325.
- Kondo, N., Watanabe, S. (2009)** Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research*, 51(3):197-208.
- LaGory, K.E. (1987)** The influence of habitat and group characteristics on the alarm and flight response of white-tailed deer. *Animal Behaviour*, 35(1):20-25.
- Lampe, H.M., Espmark, Y.O. (1994)** Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 47(4):869-876.
- Lee, S., Potamianos, A., & Narayanan, S. (1999)** Acoustics of children's speech: Developmental changes of temporal and spectral parameters. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 105(3):1455-1468.
- Lengagne, T. (2001)** Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). *Behaviour*, 138(11-12):1407-1419.
- Lengagne, T., Lauga, J., Aubin, T. (2001)** Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. *Journal of Experimental Biology*, 204(4):663-672.
- Levréro, F., Durand, L., Vignal, C., Blanc, A., Mathevon, N. (2009)** Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes Rendus Biologies*, 332(6):579-589.
- Lind, J., Jöngren, F., Nilsson, J., Alm, D.S., Strandmark, A. (2005)** Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in Great Tits *Parus major*. *Ornis Fennica*, 82(3):89-96.
- Magrath, R.D., Pitcher, B.J., Gardner, J.L. (2007)** A mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. *Behavioral Ecology*, 18(5):944-951.
- Magrath, R.D., Haff, T.M., Horn, A.G., Leonard, M.L. (2010)** Calling in the face of danger: predation risk and acoustic communication by parent birds and their offspring. *Advances in the Study of Behavior Volume 41* (Edit: Brockmann, J.H., Roper, T.J., Naguib, M., Wynne-Edwards, K.E., Mitani, J.C., Simmons, L.W.), 187-253. Academic Press, ISBN: 978-0-12-380892-9.

- Magrath, R.D., Bennett, T.H. (2012)** A micro-geography of fear: learning to eavesdrop on alarm calls of neighbouring heterospecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730):902-909.
- Mammen, D.L., Nowicki, S. (1981)** Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(3):179-186.
- Marler, P. (2004)** Bird calls: a cornucopia for communication, *Nature's music: The Science of Birdsong*. (Edit: Marler P., Slabbekoorn H.), 132-177. Amsterdam: Elsevier Academic Press, ISBN 0-12-473070-1.
- Marten, K., Marler, P. (1977)** Sound Transmission and Its Significance for Animal Vocalization: I. Temperate Habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(3):271-290.
- Martin, P.R., Martin, T.E. (2001)** Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology*, 82(1):207-218.
- Mays, H.L., Yao, C.T., Yuan, HW. (2006)** Antiphonal duetting in Steere's liocichla (*Liocichla steerii*): male song individuality and correlation between habitat and duetting behavior. *Ecological Research*, 21(2):311-314.
- McGregor, P.K., Krebs, J.K. (1989)** Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours *Behaviour*, 108:139-159
- Meuche, I., Linsenmair, K.E., Pröhl, H. (2012)** Intrasexual competition, territoriality and acoustic communication in male strawberry poison frogs (*Oophaga pumilio*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(4):613-621.
- Møller, A.P. (1992)** Interspecific response to playback of bird song. *Ethology*, 90(4):315-320.
- Morales, J., Velando A. (2013)** Signals in family conflicts. *Animal Behaviour*, 86(1):11-16.
- Morton, E.S. (1975)** Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109(965):17-34.
- Morton, E.S. (1996)** A comparison of vocal behavior among tropical and temperate passerine birds, *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Edit: Kroodsma D.E., Miller E.H.),258-268. Ithaca: Cornell University Press, ISBN 0-8014-8221-6.
- Moser-Purdy, C., MacDougall-Shackleton, E.A., Mennill, D.J. (2017)** Enemies are not always dear: male song sparrows adjust dear enemy effect expression in response to female fertility. *Animal Behaviour*, 126:17-22.

- Munn, C.A. (1986)** Birds that ‘cry wolf’. *Nature*, 319(6049):143-145.
- Myrberg jr, A.A., Riggio, R.J. (1985)** Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*). *Animal Behaviour*, 33(2):411-416.
- Nagy, C.M., Rockwell, R.F. (2012)** Identification of individual Eastern Screech-Owls *Megascops asio* via vocalization analysis. *Bioacoustics*, 21(2):127-140.
- Neudorf, D.L., Sealy, S.G. (2002)** Distress Calls of Birds in a Neotropical Cloud Forest 1. *Biotropica*, 34(1):118-126.
- Nowicki, S. (1983)** Flock-specific recognition of chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12(4):317–320.
- Oberweger, K., Goller, F. (2001)** The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology*, 204(19):3379–3388.
- Odom, K.J., Slaght, J.C., Gutiérrez, R.J. (2013)** Distinctiveness in the territorial calls of great horned owls within and among years. *Journal of Raptor Research*, 47(1):21-30.
- Ohms, V.R., Snelderwaard, P.C., ten Cate, C., Beckers, G.J.L. (2010)** Vocal Tract Articulation in Zebra Finches. *PLoS ONE*, 5(7):e11923.
- Otter, K. (1996)** Individual Variation in the Advertising Call of Male Northern Saw-Whet Owls (Variación Individual en las Llamadas de *Aegolius Acadicus*). *Journal of Field Ornithology*, 67(3):398-405.
- Owings, D.H., Morton, E.S. (1998)** *Animal vocal communication: a new approach*. Cambridge: Cambridge University Press, ISBN: 0-521-32468-8.
- Patricelli, G.L., Blickley, J.L. (2006)** Avian Communication in Urban Noise: Causes and Consequences of Vocal Adjustment. *The Auk*, 123(3):639–649.
- Perrone, M. (1980)** Factors affecting the incidence of distress calls in passerines. *The Wilson Bulletin*, 92(3):404-408.
- Platzen, D., Magrath, R.D. (2004)** Parental alarm calls suppress nestling vocalization. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1545):1271-1276.
- Pollard, K.A. (2011)** Making the most of alarm signals: the adaptive value of individual discrimination in an alarm context. *Behavioral Ecology*, 22(1):93-100.

- Popp, J.W., Ficken, R.W., Reinartz, J.A. (1985)** Short-term temporal avoidance of interspecific acoustic interference among forest birds. *The Auk*, 102(4):744-748.
- Reby, D., McComb, K. (2003)** Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal behaviour*, 65(3):519-530.
- Reby, D., McComb, K., Cargnelutti, B., Darwin, C., Fitch, W.T., Clutton-Brock, T. (2005)** Red deer stags use formants as assessment cues during intrasexual agonistic interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1566):941-947.
- Riede, T., Beckers, G.J., Blevins, W., Suthers, R.A. (2004)** Inflation of the esophagus and vocal tract filtering in ring doves. *Journal of Experimental Biology*, 207(23):4025-4036.
- Riede, T., Suthers, R.A., Fletcher, N.H., Blevins, W.E. (2006)** Songbirds tune their vocal tract to the fundamental frequency of their song. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(14):5543–5548.
- Riede, T., Suthers, R.A. (2009)** Vocal tract motor patterns and resonance during constant frequency song: the white-throated sparrow. *Journal of Comparative Physiology A*, 195(2):183–192.
- Riede, T., Goller, F. (2010)** Peripheral mechanisms for vocal production in birds – differences and similarities to human speech and singing. *Brain and Language*, 115(1):69–80.
- Rognan, C.B., Szewczak, J.M., Morrison, M.L. (2009)** Vocal individuality of great gray owls in the Sierra Nevada. *The Journal of Wildlife Management*, 73(5):755-760.
- Rohwer, S., Fretwell, S.D., Tuckfield, R.C. (1976)** Distress screams as a measure of kinship in birds. *American Midland Naturalist*, 96(2):418-430.
- Roulin, A., Kölliker, M., Richner, H. (2000)** Barn owl (*Tyto alba*) siblings vocally negotiate resources. *Proceedings of the Royal Society B*, 267(1442):459-463.
- RStudio Team (2016)** RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ryan, M.J., Brenowitz, E.A. (1985)** The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*, 126(1):87-100.
- Seyfarth, R.M., Cheney, D.L., Marler, P. (1980)** Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210(4471):801–803.

- Slabbekoorn, H., Peet, M. (2003)** Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424(6946):267.
- Slabbekoorn, H. (2013)** Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 85(5):1089-1099.
- Smith, J.N., Goldizen, A.W., Dunlop, R.A., Noad, M.J. (2008)** Songs of male humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, are involved in intersexual interactions. *Animal Behaviour*, 76(2):467-477.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L., Campbell, S.E. (1991)** Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(3):211-215.
- Suthers, R.A. (1994)** Variable asymmetry and resonance in the avian vocal tract: a structural basis for individually distinct vocalizations. *Journal of Comparative Physiology A*, 175(4):457-466.
- Suzuki, T.N. (2011)** Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology*, 21(1):R15-R16.
- Šťastný, K., Bejček, V., Hudec, K. (2006)** *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice: 2001-2003*. Praha: Aventinum, ISBN 80-86858-19-7.
- Šťastný, K. (2017)** *Dravci, sokoli & sovy*. Praha: Aventinum, ISBN: 978-80-7442-086-3.
- Temeles, E.J. (1994)** The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, 47(2):339-350.
- Tibbetts, E.A., Dale, J. (2007)** Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(10):529-537.
- Tilson, R.L., Norton, P.M. (1981)** Alarm duetting and pursuit deterrence in an African antelope. *The American Naturalist*, 118(3):455-462.
- Tripp, T.M., Otter, K.A. (2006)** Vocal individuality as a potential long-term monitoring tool for Western Screech-owls, *Megascops kennicottii*. *Canadian Journal of Zoology*, 84(5):744-753.
- Tyack, P.L., Clark, C.W. (2000)** Communication and acoustic behavior of dolphins and whales. *Hearing by whales and dolphins* (Edit: Au, W.W.L. Fay, R.R., Popper, A.N.), 156-224. Springer, New York, NY, ISBN: 978-0-387-94906-2.

- Veselovský, Z. (2001)** *Obecná ornitologie*. Praha: Academia, ISBN: 80-200-0857-8.
- Vitousek, M.N., Adelman, J.S., Gregory, N.C., Clair, J.J.S. (2007)** Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile. *Biology Letters*, 3(6):632-634.
- Wasserman, F.E. (1977)** Intraspecific acoustical interference in the white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Animal Behaviour*, 25:949-952.
- Wells, K.D., Taigen, T.L. (1986)** The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(1):9–18.
- Westneat, M.W., Long, J.H., Hoese, W. Nowicki, S. (1993)** Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *Journal of Experimental Biology*, 182(1):147-171.
- Wich, S.A., de Vries, H. (2006)** Male monkeys remember which group members have given alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1587):735-740.
- Wiley, R.H., Richards, D.G. (1982)** Adaptations for Acoustic Communication in Birds: Sound Transmission and Signal Detection, *Acoustic Communication in Birds Volume 1* (Edit: Kroodsma, D. E., Miller, E. H.), 131-181. New York: Academic Press, ISBN: 9780124268012.
- Williams, H. (2001)** Choreography of song, dance and beak movements in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Experimental Biology*, 204(20):3497-3506.
- Yamada, K., Soma, M. (2016)** Diet and birdsong: short-term nutritional enrichment improves songs of adult Bengalese finch males. *Journal of Avian Biology*, 47(6):865-870.
- Yee, S.A., Puan, C.L., Chang, P.K., Azhar, B. (2016)** Vocal individuality of Sunda scops-owl (*Otus lempiji*) in Peninsular Malaysia. *Journal of Raptor Research*, 50(4):379-390.
- Zuberbühler, K., Jenny, D., Bshary, R. (1999)** The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, 105(6):477-490.