

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Ondřej Caha

Mechanismy umožňující individuální rozpoznávání u pěvců

Mechanisms enabling individual recognition of passerine birds

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 21. 8. 2014

Ondřej Caha

Poděkování

Děkuji své školitelce Tereze Petruskové za důležité připomínky, doporučení a odborné konzultace. Zároveň bych také chtěl poděkovat i svým rodičům za jejich finanční podporu po celou dobu mého studia.

Abstrakt

Vokalizace umožňuje ptákům komunikovat na velké vzdálenosti nebo v prostředích, kde mohou být vizuální signály obtížně detekovatelné. Vokalizaci pěvců lze rozdělit na zpěv a volání. Zpěv může posluchače signálu informovat o druhové příslušnosti, pohlaví, kvalitě samce, agresivní motivaci a v neposlední řadě také identitě zpívajícího jedince. Rozpoznávání různých jedinců je velmi užitečná dovednost, která se běžně uplatňuje během teritoriálních interakcí mezi samci. Správná identifikace samců, kteří představují různě velkou hrozbu, umožňuje reagovat přiměřeně situaci a ušetřit energii nebo se vyhnout zranění z případného střetu.

U řady druhů pěvců byla pomocí playbackových experimentů prokázána schopnost individuálního rozlišování založená na zpěvu, ale jen málokdy bylo odhaleno, podle čeho se rozpoznávají. Tato literární rešerše se zabývá problematikou neighbour-stranger experimentů, které zjišťují schopnost pěvců rozpoznávat mezi sousedy a cizími samci. Dále je zaměřena na struktury nebo vlastnosti zpěvu umožňující individuální rozpoznávání pěvců a jejich využití pro individuální akustický monitoring.

Klíčová slova: pěvci, zpěv, individuální rozpoznávání, neighbour-stranger experimenty, struktury zpěvu, akustický monitoring.

Abstract

Vocalization allows birds to communicate over long distances or in environments, where can be difficult to detect visual signals. Vocalization can be divided into songs and calls. Song may inform a listener of signal about species, sex, male quality, aggressive motivation and also about singer's identity. Recognition of different individuals is very valuable ability that is commonly used during territorial interactions among males. Correct identification of males, that pose different threat, enable to respond adequately to the situation and save energy or to avoid injury in potential conflict.

The ability of individual distinguishing based on song was demonstrated by using playback experiments for many passerines, but it was rarely revealed the way of such identification. This review deals with the issue of neighbour-stranger experiments that confirm the ability of passerines to discriminate between neighbours and strangers. Further, it focus on structures or characteristics of birdsong enabling individual recognition of passerines and their possibly use for individual acoustic monitoring.

Keywords: passerines, birdsong, individual recognition, neighbour-stranger experiments, song structures, acoustic monitoring.

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
Obsah.....	6
Úvod	7
Rozpoznávání samců během teritoriálních interakcí	10
Nomenklatura.....	14
Akustický monitoring.....	15
Struktury zpěvu umožňující individuální rozpoznávání	18
Struktury zpěvu používané ptáky k individuálnímu rozpoznávání.....	21
Závěr	25
Seznam literatury	28

Úvod

Zájem o ptačí zpěv projevovalo lidstvo už od nepaměti, jak dokazují četné zdroje z literatury, poezie nebo hudby. Po velmi dlouhou dobu byl jediný možný způsob, jak studovat ptačí zpěv, pomocí vlastního sluchu. Avšak tato metoda nebyla pro detailní analýzu zpěvu vhodná. Jednou z dalších možností byly slovní přepisy zpěvu (Marler & Slabbekoorn 2004), jako například notoricky známé „cilp calp“ budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*), které jsou ale vhodné pouze k determinaci druhů v terénu. Pro studium ptačího zpěvu bylo bezpodmínečně nutné nalézt způsob, jak co možná nejobjektivněji analyzovat zpěv. Až vynález zvukového spektrografu, který byl poprvé použit ke studiu zpěvu pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) W. H. Thorpem (1954), umožnil objektivní výzkum velmi komplikovaného ptačího zpěvu, což do té doby nebylo možné. Se současným rozvojem výpočetní techniky, zdokonalováním nahrávacích zařízení a bioakustických softwarů se studium ptačí vokalizace dostalo do popředí zájmu vědců napříč celým světem.

Veškeré hlasové projevy ptáků jsou základním prostředkem komunikace na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni. Můžeme je rozdělit na volání (*calls*) a zpěv (*songs*). Ačkoli není hranice rozlišující ptačí volání a zpěv příliš ostrá, můžeme volání oproti zpěvu popsat jako kratší a mnohem jednodušší hlasový projev produkovaný oběma pohlavími v průběhu celého roku (Catchpole & Slater 2008).

U pěvců je druhový repertoár volání většinou malý, i když se jeho celková velikost špatně odhaduje, protože se může měnit v závislosti na ročním období, pohlaví, sociálním postavení nebo části životního cyklu (Marler & Slabbekoorn 2004). Volání slouží k mnoha funkcím. Typickým příkladem je vokalizace s antipredační funkcí označovaná jako výstražná volání (*alarm calls*). Díky silnému selekčnímu tlaku ve vztahu dravec-kořist vzniklo velké množství typů výstražného volání umožňujících zvolit nejvhodnější reakci pro konkrétní situaci. Patří mezi ně hlasy upozorňující na přítomnost predátora (*hawk calls*), odstrašující, zaháněcí (*mobbing calls*), odvádějící pozornost, útočná, obranná a mnoho dalších (Klump & Shalter 1984). Mnoho typů volání je spojeno s příjmem potravy jako například žadonění mláďat nebo signalizace nalezení potravního zdroje (Nottebohm 1972, Elgar 1986, Heinrich 1988). Další typy volání se například uplatňují při agresivních střetech nebo udržování integrity hejna (tzv. kontaktní volání), (Nottebohm 1972, Marler & Slabbekoorn 2004).

Jak už bylo řečeno výše, Catchpole & Slater (2008) popisují zpěv jako mnohem složitější a strukturovanější typ ptačí vokalizace produkovaný samci během hnízdní sezóny. Nicméně už například Terborgh (1996) upozorňuje, že tato definice platí, až na pár výjimek, pouze pro temperátní zóny. V tropických oblastech je běžné, že zpívají i samice. Tento jev může být zapříčiněn zásadním rozdílem mezi těmito dvěma prostředími. Pro temperátní zóny je typická sezonalita, která silně ovlivňuje životní strategie druhů, které se zde vyskytují, například dostupností zdrojů potravy nebo hnízdních příležitostí. V tropických oblastech s absencí sezonality je důležité synchronizovat správné načasování hnízdění obou členů páru, protože není tolik závislé na vnějších vlivech (Slater 1970, Sonnenschein & Reyer 1983, Slater & Mann 2004). Zpěv obou pohlaví může působit jako vzájemná stimulace k rozmnožování (Dilger 1953, Kroodsmá 1976a). Dalším možným vysvětlením může být vytváření dlouhotrvajících párů, které většinou obývají jedno stálé teritorium, do jehož obrany se intenzivně zapojují i samice (Cooney & Cockburn 1995, Hall 2000, Slater & Mann 2004).

Je zjevné, že zpěv hraje velmi důležitou roli v sociálních interakcích mezi pěvci. Dvě nejdůležitější a zároveň nejlépe zdokumentované funkce zpěvu jsou spojeny s obranou teritorií a hledáním vhodného partnera pro rozmnožování (Williams 2004, Marler & Slabbekoorn 2004). Vztah mezi teritorialitou a samčím zpěvem byl rozpoznán přírodovědci již v dávných dobách. Jedním z nich byl například Gilbert White, který jako nejdůležitější funkci zpěvu označil soupeření samců o prostor (White 1789). Tato hypotéza byla později potvrzena pomocí dvou rozdílných experimentů.

První typ experimentu využíval techniku znemožňující zpěv pomocí chirurgického zákroku, při němž byla u odchytených samců propíchnuta membrána meziklíčkového vzdušného vaku nebo přerušen hypoglosální nerv inervující syrinx. Po zpětném vypuštění bylo pozorováno, jaký bude mít handicap ve zpěvu vliv na schopnost získat a následně bránit vlastní teritorium. Výsledky několika studií prokázaly, že teritoria „umlčených“ samců byla ve srovnání s kontrolními samci napadána s mnohem větší frekvencí a velmi často docházelo k úplné ztrátě území (Peek 1972, Smith 1979, McDonald 1989). Design druhého experimentu byl založen na nahrazování samců reproduktory přehrávající zpěv příslušného druhu. Tato metoda daleko lépe vyhovuje snaze prokázat vliv zpěvu na teritoriální obranu, protože výsledky nejsou ovlivněny jinými druhy komunikace, jako jsou například vizuální signály. Jednu z prvních studií provedl J. R. Krebs, který v části studované oblasti rozmístil reproduktory a kontrolní část ponechal prázdnou. Stejně jako tato studie i řada dalších ukázaly, že zatímco

kontrolní oblasti byly vzápětí obsazeny, tak do území s reproduktory pronikali samci až po několika dnech (Krebs 1977a, Nowicki et al. 1988, Falls 1988).

O významu zpěvu pro přilákání partnera svědčí zvýšená produkce zpěvu před spárováním na počátku hnízdní sezóny (např. Catchpole 1973, Kelsey 1989). Zpěvy nespárovaných samců jsou také často mnohem delší a složitější než zpěvy po spárování (Wasserman 1977, Catchpole 1983, Gottlander 1987). Přímé důkazy o funkci zpěvu v mezipohlavních interakcích poskytuje řada experimentů. Jedním z nich je již zmíněný experiment s „umlčováním“ samců, který ukázal, že samci neschopni zpěvu neuspěli při hledání partnerky (McDonald 1989). Další práce dokázaly, že samice upřednostňují hnízdní budky, u kterých je přehráván zpěv samců, před budkami bez nahrávky (Eriksson & Wallin 1986, Mountjoy & Lemon 1991). Zpěv rovněž funguje jako spouštěč reprodukčního chování, mezi které například patří stavba hnízda (Hinde & Steel 1976, Johnson & Searcy 1996) nebo kladení snůšky (Wright & Cuthill 1992).

Jednou z nejvíce nápadných vlastností ptačího zpěvu je druhová specifita. To souvisí se skutečností, že většina zvuků vydávaných ptáky je směřována k jedincům příslušejících k vlastnímu druhu. To potvrzuje pozorování teritoriálních interakcí během jednoduchého experimentu s reproduktorem umístěným uvnitř teritoria přehrávajícím zpěv samců vlastního a cizího druhu, na který residentní samec neodpovídá. Řada prací prokázala, že různé modifikace zpěvu snižují úroveň odezvy na playbackovou nahrávku. Mezi tyto modifikace můžeme zahrnout převrácení nebo obrácení jednotlivých elementů zpěvu (Brémond 1976), změnu frekvence zpěvu, pořadí a počtu elementů, délky trylku a intervalu mezi jednotlivými elementy (Nelson 1988) nebo změna v intervalu frekvencí sousedních elementů zpěvu (Weisman & Ratcliffe 1989). U mnoha druhů pěvců není schopnost zpívat vrozená, ale je záležitostí učení během krátkého období po vylíhnutí nebo v průběhu celého života jedince (Marler & Mundinger 1971, Nottebohm 1972, Kroodsma 1978, McGregor & Krebs 1989). Učení zpěvu může probíhat vertikálním přenosem z otce na syna (např. Nikolai 1959, Immelmann 1969, Mann et al. 1991, Jones et al. 1996) nebo horizontálně, kopírováním zpěvu sousedních samců (např. Kroodsma 1974, Payne et al. 1981, Payne & Payne 1993, Nelson et al. 1995). U druhů, kde je zpěv předáván vertikálně, se samice stejně jako samci dokáží naučit zpěv svého otce. Schopnost rozlišit tento zpěv využívají samice k hledání vhodného partnera a jako prostředek k zabránění příbuzenského křížení (Slater & Clements 1981, McGregor & Krebs 1982, Grant 1984, Grant & Grant 1996). Vedle zpěvu vlastního druhu je řada druhů

schopna rozeznávat i zpěv svých ekologických kompetitorů (např. Reed 1982, Matyjasiak 2004).

Pokud pravidelně dochází k interakcím mezi více jedinci s odlišnými záměry, může být schopnost rozpoznávat jedince velice cennou sociální dovedností. Ačkoli se individuální rozpoznávání pravděpodobně uplatňuje v řadě sociálních kontextů, naprostá většina výzkumů se zaměřuje na tři hlavní situace: teritorialita, agresivní interakce a péče o potomstvo (Tibbetts & Dale 2007). Znak zpěvu, které umožňují rozlišit tyto kategorie, se mohou u každého druhu lišit (Marler 1960). Další aspekty individuálního rozpoznávání u pěvců jsou předmětem této práce, a proto budou podrobně probrány v následujících kapitolách.

Tato bakalářská práce se zabývá otázkou individuálního rozpoznávání podle zpěvu mezi samci pěvců. Cílem práce je rešerše studií zjišťujících pomocí tzv. neighbour-stranger experimentů schopnost pěvců rozpoznávat mezi sousedními a cizími samci. Dále se zabývá strukturami zpěvu, které by toto individuální rozpoznávání jedinců mohly umožňovat a využitím těchto poznatků pro akustický monitoring volně žijících pěvců. Závěr je věnován studiím, které prokázaly, že dohledané odlišnosti ve zpěvu samci daného druhu opravdu používají k individuálnímu rozpoznávání.

Rozpoznávání samců během teritoriálních interakcí

Jak už bylo řečeno, zpěv hraje významnou roli pro získání a udržení teritoria u mnoha druhů pěvců. Jednou z funkcí zpěvu v teritoriálních interakcích je snadná identifikace případného soka. Pro výzkum vztahů a kvantifikaci reakce vlastníka teritoria na sousední a cizí samce se používají tzv. neighbour-stranger experimenty. Tyto studie mohou k vyvolání reakce aplikovat řadu postupů, které mohou zahrnovat přehrávání vokalizace sousedních a cizích samců vlastníku teritoria (Weeden & Falls 1959, Wiley & Wiley 1977, Yasukawa et al. 1982), přenesení živých sousedů a cizinců do teritoria (Krebs 1982), použití vycpanin simulujících narušení hranic teritoria (Belcher & Thompson 1969) nebo přímé pozorování chování residentních samců během interakcí se sousedy a cizinci (Nolan 1978). Sousední samci bývají v těchto výzkumech definováni jako jedinci, jejichž teritorium přiléhá k teritoriu pozorovaného samce, zatímco jako cizinci jsou označováni samci, kteří obývají dostatečně vzdálená teritoria, aby nebylo dosavadní setkání s pozorovaným samcem příliš pravděpodobné, nebo neteritoriální samci (např. Searcy et al. 1981, Temeles 1994, Lovell & Lein 2004).

U řady teritoriálních druhů pěvců byla pozorována nižší úroveň agrese v reakci na zpěv sousedních samců ve srovnání se zpěvem cizích samců (Brindley 1991, Molles & Vehrencamp 2001, Lovell & Lein 2004). Tato tolerance vůči známým sousedům stejného druhu se označuje termínem „dear enemy“ efekt, který poprvé definoval Fisher (1954). Hypotéza vysvětlující dear enemy efekt předpokládá schopnost jednotlivých samců naučit se rozlišovat zpěv sousedních samců a respektovat hranice jejich teritorií, díky čemuž se mohou vyhnout přímým konfliktům a minimalizovat agresivní, potenciálně nebezpečné střety. Ušetřená energie a čas mohu být využity pro hledání partnera, péči o potomstvo nebo obranu proti cizím samcům, kteří představují reálnou hrozbu (Temeles 1994).

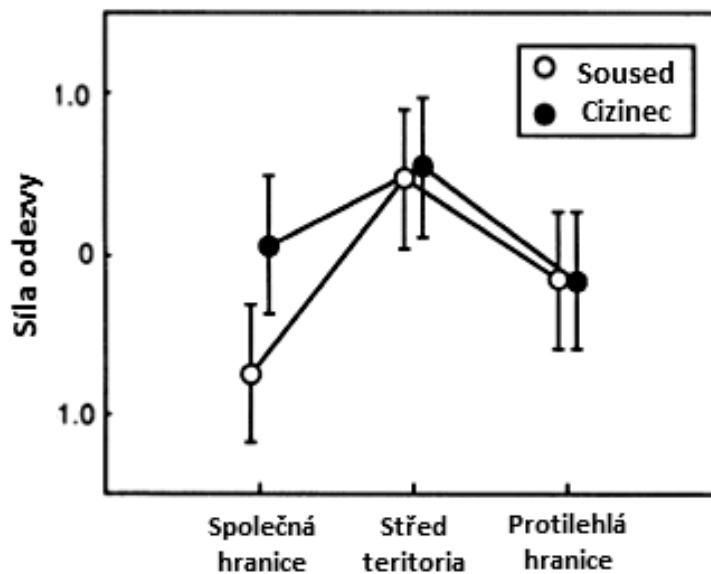
Jak poznamenal Hartshorne (1956), to, co stimuluje zvířata, je změna a útlum odezvy způsobuje neustálé opakování a jednotvárnost stimulu. Není proto překvapující, že samci začnou reagovat slaběji na neustále se opakující zpěv svých sousedů. Silnější odpověď na zpěv vetřelce může být vysvětlena pomocí dvou hypotéz (Temeles 1994). První hypotéza vysvětluje dear enemy efekt na základě různě velké hrozby, kterou pro vlastníka teritoria představují sousední a cizí samci. K eskalaci konfliktu dochází pravděpodobně pouze tehdy, pokud je zisk ze střetu dostatečně velký ve srovnání s případnými ztrátami nebo trvalými následky možného zranění (Jaeger 1981, Getty 1987). Proto za normálních okolností mezi sousedními samci ke střetům nedochází, protože zisk z takového souboje je velmi malý. Vyhrocení konfliktu stojí za riziko zranění těm jedincům, kteří nemají žádné teritorium, nebo jejichž stávající teritorium není příliš kvalitní. Podle druhé hypotézy závisí síla odezvy na vzájemné známosti obou soků (Nolan 1978, Ydenberg et al. 1988). Vzájemná známost vlastníka teritoria se sousedem ve srovnání s cizím samcem snižuje pravděpodobnost, že dojde k chybnému odhadu výsledku střetu. Proto vlastník teritoria odpovídá slaběji na sousedního samce, protože pravděpodobnost omylu je nižší díky zkušenostem z předchozích střetů.

Významný vliv na reakci má pozice zpívajícího samce vůči teritoriu. Pokud se zpívající samec nachází za hranicí teritoria, vyvolá agresivní reakci pouze zpěv cizího samce. Ale zpěv vetřelce ozývající se uvnitř teritoria a představující bezprostřední hrozbu pro teritorium rezidentního samce, vyvolá agresivní odpověď bez ohledu na identitu narušitele (Falls et al. 1982). Silnější reakce na přehrávaný zpěv cizích samců v porovnání se zpěvem samců sousedních u hranice teritoria, ale nikoli uvnitř teritoria, kde se intenzita odezvy nelišila, byla pozorována například u lesňáčka žlutohrdlého, *Geothlypis trichas* (Wunderle 1978), sýkory

koňadry, *Parus major* (Falls et al. 1982), lesňáčka žlutoprsého, *Icteria virens* (Ritchison 1988) nebo strnadce zpěvného, *Melospiza melodia* (Stoddard 1991).

Některé studie, jak poznamenal Beer (1970), nepředpokládaly možnost, že zpěv sousedních samců je rozpoznáván jako kategorie známých zvuků, a proto je rozlišován od neznámého zpěvu cizinců. Takto navržené playbackové experimenty srovnávající odpověď na zpěv sousedních a cizích samců mohou poskytnout důkaz pouze o schopnosti rozlišovat kategorie známého a neznámého zpěvu, ale nedokazují schopnost individuálního rozpoznávání. Pokud by byl skutečně zpěv sousedních samců rozpoznáván pouze jako kategorie známých zvuků, tak by mělo přehrávání takového zpěvu z libovolného místa u hranic teritoria vyvolat podobnou odpověď. Ale jestli je právě naopak zpěv sousedních samců rozpoznáván individuálně, potom by přehrávání zpěvu sousedů z jiné pozice, než je pro konkrétního jedince obvyklá, mělo vést k odlišným reakcím. Falls & Brooks (1975) ve své práci ukázali, že residentní samec odpovídá rozdílně na zpěv souseda podle toho, kam přesně byl umístěn reproduktor. Zpěv sousedního samce přehrávaný podél vzájemné společné hranice teritorií vyvolal slabou reakci, zatímco přehrávání stejné nahrávky u protilehlé hranice bylo příčinou silné agresivní odpovědi. Z tohoto pozorování vyplývá, že teritoriální samci jsou schopni rozlišovat konkrétní jedince mezi svými sousedy. Stejně rozdíly v odpovědích na zpěv sousedních samců v závislosti na pozici reproduktoru byly zjištěny v řadě studií realizovaných později (Obrázek 1), (Stoddard et al. 1991, Naguib & Todt 1998, Lovell & Lein 2005, Briefer et al. 2009). Takový přístup, který bere v úvahu rozdílný kontext při různém umístění reproduktoru, poskytuje daleko silnější důkazy o individuálním rozpoznávání mezi pěvci.

Rozdíl v reakci na zpěv sousedních a cizích samců není pevně daný, ale v průběhu hnízdní sezóny se může měnit (Hyman 2005, Briefer et al. 2008). Přehráváním zpěvu sousedních a cizích samců skřivana polního (*Alauda arvensis*) v různou dobu bylo zjištěno, že pouze uprostřed hnízdního období, kdy jsou jednotlivá teritoria pevně vytyčena, je vykazována snížená agresivita k sousedům. Opačná je situace na začátku hnízdní sezóny, během ustanovování hranic teritorií a párování, stejně jako na konci hnízdního období, kdy se vlivem osamostatněných mláďat prudce zvyšuje populační hustota na daném území, viz Obrázek 2

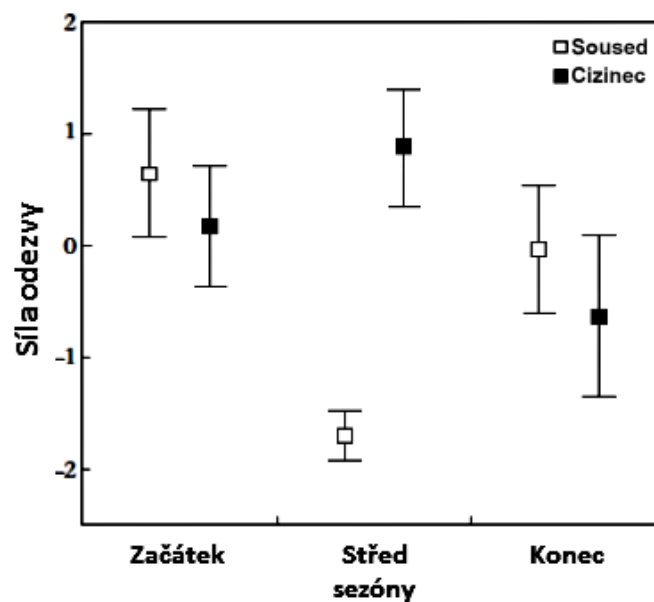


Obrázek 1: Míra odezvy na zpěv souseda a cizince pozorovaná na třech různých pozicích: na společné hranici sousedů, uprostřed teritoria a na protilehlé hranici, než soused běžně zpívá. Upraveno podle Stoddard et al. 1991.

(Briefer et al. 2008). Hyman (2005) ve svém experimentu, srovnávajícím odpověď teritoriálních samců střízlíka karolinského (*Thryothorus ludovicianus*) na playbackové nahrávky zpěvu sousedů a cizinců během jara a podzimu, pozoroval dear enemy efekt pouze na jaře. Na podzim samci střízlíka karolinského nevykazovali výrazný rozdíl v reakci na zpěv sousedů a cizinců. Snížená agresivita vůči cizincům na podzim naznačuje, že v tomto období představují daleko menší hrozbu než na jaře. Novější studie provedená na střízlíku obecném (*Troglodytes troglodytes*) ukázala, že samci tohoto druhu reagují na cizince daleko slaběji než na sousedy na začátku hnízdního období, ale později odpovídají stejně silně na oba typy nahrávek. Tento překvapující výsledek ukazuje možnost, že sousední samci mohou vykazovat podobnou míru ohrožení pro residentní samce stejně jako cizinci (Courvoisier et al. 2014). Vysvětlení se pravděpodobně skrývá v permanentní kompetici o samice a vhodná hnízdní stanoviště, protože velikost teritoria s dostatkem potravních zdrojů a hnízdních příležitostí vypovídá o kvalitě samce (Garson 1980, Evans & Burn 1996). Ztráta části teritoria ve prospěch souseda může mít negativní dopad na reprodukční úspěch samce.

Řada prací zabývajících se neighbour-stranger experimenty dokázala u mnoha druhů pěvců schopnost rozeznávat zpěv sousedních a cizích samců. Z těchto výzkumů vyplývá, že intenzita odezvy během interakcí mezi samci může být ovlivněná řadou faktorů, jako jsou

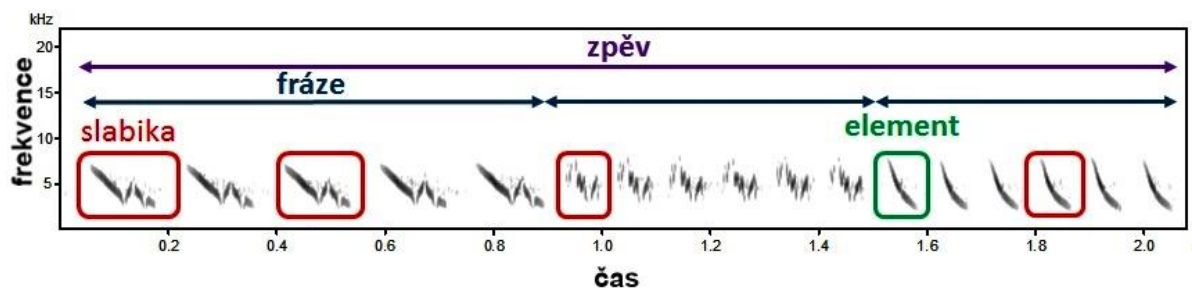
ekologická omezení, sociální systém, párovací systém nebo předchozí zkušenosti (Godard 1993, Briefer et al. 2008, Courvoisier et al. 2014). U některých druhů bylo pozorováno rozlišování mezi konkrétními sousedními samci. Samci strnadce zpěvného odpovídají silněji na své agresivní sousedy. Z toho se dá vyvodit, že samci strnadce zpěvného rozlišují mezi sousedy, kteří se liší v agresivitě a tomu přizpůsobují reakci vůči jedincům představujícím větší hrozbu (Hyman & Hughes 2006, Akcay et al. 2009, Akcay et al. 2010).



Obrázek 2: Míra odezvy na zpěv souseda a cizince na začátku, uprostřed a na konci hnízdního období. Upraveno podle Briefer et al. 2008.

Nomenklatura

Protože není terminologie používaná pro studium zpěvu jednotná, je nutné jasně definovat některé pojmy. V této práci bude výhradně použita terminologie popisující zpěv rozdělením na fráze, slabiky a elementy (Obrázek 3). Nejjednodušší útvar ptačího zpěvu se nazývá element, který lze snadno definovat jako souvislou čáru na spektrogramu. Jako slabiky se označují struktury složené z jednoho nebo více elementů, takže tyto dva termíny mohou být částečně zaměňovány. Soubory shodných opakujících se slabik jsou označovány jako fráze, které následně tvoří celistvý zpěv (Catchpole & Slater 2008).



Obrázek 3: Část spektrogramu zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*).

Akustický monitoring

Pokud jsou samci pěvců schopni rozpoznávat různé jedince na základě zpěvu, tak lze předpokládat, že jejich hlasové projevy obsahují nějaké individuálně specifické znaky. Detailní výzkum této oblasti ptačí vokalizace byl umožněn lepší dostupností kvalitnějších záznamových zařízení a vývojem výkonnějších analytických technik (Baptista & Gaunt 1994, Baker 2001). Nové poznatky, které přinesl, mohou být využity při práci s volně žijícími ptáky vyžadující identifikaci jedinců (Terry et al. 2005, Fox 2008). Nahrávky ptačí vokalizace mohou být užitečným nástrojem pro sledování jedinců v prostoru a čase (Mennill 2011), určení hranic teritorií (Morton et al. 2000, Fedy & Stutchbury 2004, Betts et al. 2005, Kirschel et al. 2011), mapování chování, monitorování populační dynamiky (Gilbert 1994) nebo zjištění rozšíření jednotlivých populací (Laiolo & Tella 2006, Laiolo et al. 2007). Akustický monitoring se využívá v případech, kdy je přímé sledování studovaných jedinců obtížné nebo prakticky nemožné, jako je tomu u druhů velmi plachých, žijících v husté vegetaci (Hobson et al. 2002, Mennill & Vehrencamp 2008, Celis-Murillo et al. 2009) nebo druhů aktivních během noci (Evans & Mellinger 1999, Farnsworth & Russell 2007, Odom & Mennill 2010). Tato neinvazivní technika sledování, na rozdíl od metod využívajících odchyt a značení jedinců či telemetrie, neovlivňuje negativně chování, míru přežívání nebo reprodukci studovaných jedinců, a proto nepředstavuje etický problém (Terry et al. 2005). Negativní zkušenost získaná během odchytu do sítí za pomoci vábení nahrávkou může přetrvávat v řádu dnů, týdnů nebo i do následující sezóny, a tím snížit ochotu reagovat během dalších pokusů o odchyt (Laiolo 2007, Linhart et al. 2012). Kromě toho není akustický monitoring tak časově náročný a nákladný (Fox 2008, Kirschel et al. 2011), jako je tomu u jiných metod sledování.

Až do nedávna se žádná práce nepokusila prokázat efektivnost individuálního značení pomocí rozpoznávání na základě hlasových projevů a na kolik jsou takto získaná data spolehlivá ve srovnání s tradičními monitorovacími technikami založenými na fyzickém značení. Laiolo (2007) ve své práci porovnává využití individuálního akustického monitoringu (založeném na kontaktních hlasech) a metodu zpětného odchyty kroužkovaných jedinců k zachycení frekvence přesídlení, vzdálenosti přesunů a věrnosti teritoriu u samců skřivana Dupontova v průběhu i mezi jednotlivými roky během několika sezón. Oba postupy poskytují stejné výsledky v případě věrnosti teritoriu a vzdálenosti přesunů. Největší rozdíly mezi rozpoznáváním hlasu a metodou zpětného odchyty spočívaly v podílu zaznamenaných přesídlení jednotlivých samců, který byl vždy větší pro akustická data, a to především na podzim. V této části roku byla úspěšnost zpětných odchytů velmi malá a většinu chycených ptáků představovali neoznačení jedinci. Tento rozdíl ve výsledcích může být způsoben faktem, že každá z metod vycházela z trochu odlišného vzorku samců. Do akustické analýzy nebyli zařazeni samci s nestabilním hlasovým projevem kvůli potížím s definováním jejich repertoáru, ale mohli být bez problémů zahrnuti do dat získaných pomocí odchytů. Ze srovnání různých postupů vyplývá, že pro sledování ptačích populací je nejvhodnější použití více metod současně, protože každá technika poskytuje jedinečné informace, které mohou poskytnout korekční faktory pro upřesnění výsledků (Laiolo et al. 2007).

Aby se dal vokální monitoring úspěšně aplikovat, musí hlasové projevy studovaného objektu splňovat určité předpoklady: 1) Jednotliví ptáci musí být vzájemně rozlišitelní na základě vlastností jejich vokalizace. 2) Prvky hlasového projevu využívané k identifikaci jedinců musí vykazovat malou nebo nejlépe žádnou variabilitu v čase. Stabilita vokalizace je nezbytná zejména pro výzkumy, vyžadující opětovnou identifikaci jedinců v rozmezí od několika dnů až let v závislosti na typu experimentu. 3) Musí být zajištěno, že u nově pořízených nahrávek bude možné s jistotou určit, zda nepatří žádnému známému jedinci. To je velmi důležité, protože populace jsou zřídkakdy uzavřené díky imigraci a mláďatům, a proto je nutné nahrávky těchto jedinců správně určit (Laiolo et al. 2007, Fox 2008, Mennill 2011, Kirschel et al. 2011).

Pro identifikaci jednotlivých ptáků byla vyvinuta řada analytických technik. Jako nejčastěji používané metody se v literatuře objevují diskriminační analýza a spektrografická korelace (Xia et al. 2010). První studie pokoušející se o automatickou analýzu vzájemné zvukové podobnosti využívající spektrografickou korelaci pracovaly na principu překryvu dvou slabik a hledání nejlepší shody mezi nimi. Tento přístup je ale použitelný pouze pokud je zpěv

zřetelně rozdělen na jednotlivé slabiky, aby bylo porovnávání co nejsnazší. To znemožňuje použití metody u druhů se složitou strukturou zpěvu. V posledních letech nahrazuje vizuální porovnávání spektrogramů měření amplitudy, frekvenčních a časových charakteristik nahrávky, jejichž analýzou se získá korelační koeficient (Khanna et al. 1997, Mennill 2011, Kirschel et al. 2011).

Diskriminační analýza umožňuje třídění objektů do existujících skupin (jedinec, druh) definovaných na základě rozhodovacího pravidla, které se sestavuje pomocí tzv. trénovacího souboru dat. Výhoda diskriminační analýzy spočívá v redukci dat, protože do samotné analýzy se zahrnují pouze některé časově-frekvenční parametry vokalizace, které umožňují efektivnější zařazení do správné skupiny (Nelson 1989, Gilbert et al. 2002, Kirschel et al. 2009). Sadu optimálních rozhodovacích kritérií lze získat postupným přidáváním jednotlivých proměnných, jedné podruhé, do analýzy tak dlouho, dokud se bude stále zvyšovat přesnost klasifikace (Terry et al. 2005). Tento postup výrazně šetří celkový čas analýzy. Nevýhodou této metody je, že správné zařazení objektu je možné jen tehdy, pokud jsou známi všichni jedinci (Terry et al. 2005, Laiolo et al. 2007). To znamená, že nové nahrávky mohou být přiřazeny pouze k jedincům, kteří jsou do vzorku již zahrnuti. Úspěšnost správné klasifikace diskriminační analýzy ve většině studií překračuje hranici 80 % (Terry et al. 2005), například Bard et al. (2002) identifikovali 73 % samců mravenčíka tečkoprstého (*Hylophylax naevioides*), Fitzsimmons et al. (2008) správně klasifikoval 93,2 % jedinců kotingy křiklavé (*Lipaugus vociferans*), Laiolo et al. (2007) dosáhla při identifikaci jedinců skřivana Dupontova (*Chersophilus duponti*) úspěšnosti 100 % a vysoké pravděpodobnosti správného přiřazení nahrávek přes 98 % dosáhl Xia et al. (2010) u práce provedené na cetii hnědoboké (*Cettia fortipes*).

Další analytickou metodou používanou ke klasifikaci vokalizace je skrytý Markovův model. Kromě identifikace jedinců se skrytý Markovův model používá také k výzkumu repertoáru a třídění vokalizace v závislosti na sociálním kontextu a chování (Tao et al. 2008). Pro tuto klasifikační metodu může být trénovací sada dat sestavena nezávisle na souboru jedinců zahrnutých do analýzy (caller independent - CI), ale úspěšnost tohoto postupu není příliš velká, ačkoli je tento nedostatek vyvážen tím, že není nijak limitován soubor tříděných objektů. Naproti tomu systémy, které jsou trénovány na souboru klasifikovaných jedinců (caller dependent - CD), dosahují vyšší úspěšnosti správné identifikace jedince. Tento postup je nepraktický kvůli požadovanému velkému množství dat pro každého jedince. Pokud je

množství nahrávek vokalizace zahrnutých do trénovací sady dat omezené, úspěšnost správné identifikace výrazně klesá a obzvláště malá je u jedinců, kteří nebyli vůbec přítomni v trénovacím souboru. Alternativou může být použití tzv. caller adapted (CA) systému. V tomto případě je systém zpočátku trénovaný stejně jako CI, ale poté je klasifikační model upravený pomocí individuálně specifických dat pro lepší začlenění individuální variability vokalizace do celkové analýzy (Tao et al. 2008). Díky efektivnímu využití dat CA modelu je úspěšnost správné identifikace mnohem vyšší, než je tomu u CI a CD modelů. Například při porovnání úspěšnosti klasifikace různých typů zpěvu strnada zahradního (*Emberiza hortulana*) byla úspěšnost CI modelu 82,9%, CD modelu 88,1% a 94,3% pro CA model (Tao et al. 2008).

Automatické nebo poloautomatické analýzy založené na měření časově-frekvenčních parametrů je ale možné použít pouze u druhů s nepříliš složitou vokalizací (např. Xia et al. 2011, Kirschel et al. 2011). S rostoucí komplexností zpěvu klesá u těchto systémů úspěšnost správné identifikace jedince, protože vysoká variabilita zpěvu značně znesnadňuje měření časově-frekvenčních parametrů. Alternativou pro akustický monitoring druhů s komplexním zpěvem může být identifikace jedinců na základě individuálně specifických typů slabik (Węgrzyn et al. 2009), celkového repertoáru slabik (Pišvejcová 2014), unikátních typů zpěvů (Molles & Vehrencamp 2001) nebo syntaxu (Pišvejcová 2014).

Struktury zpěvu umožňující individuální rozpoznávání

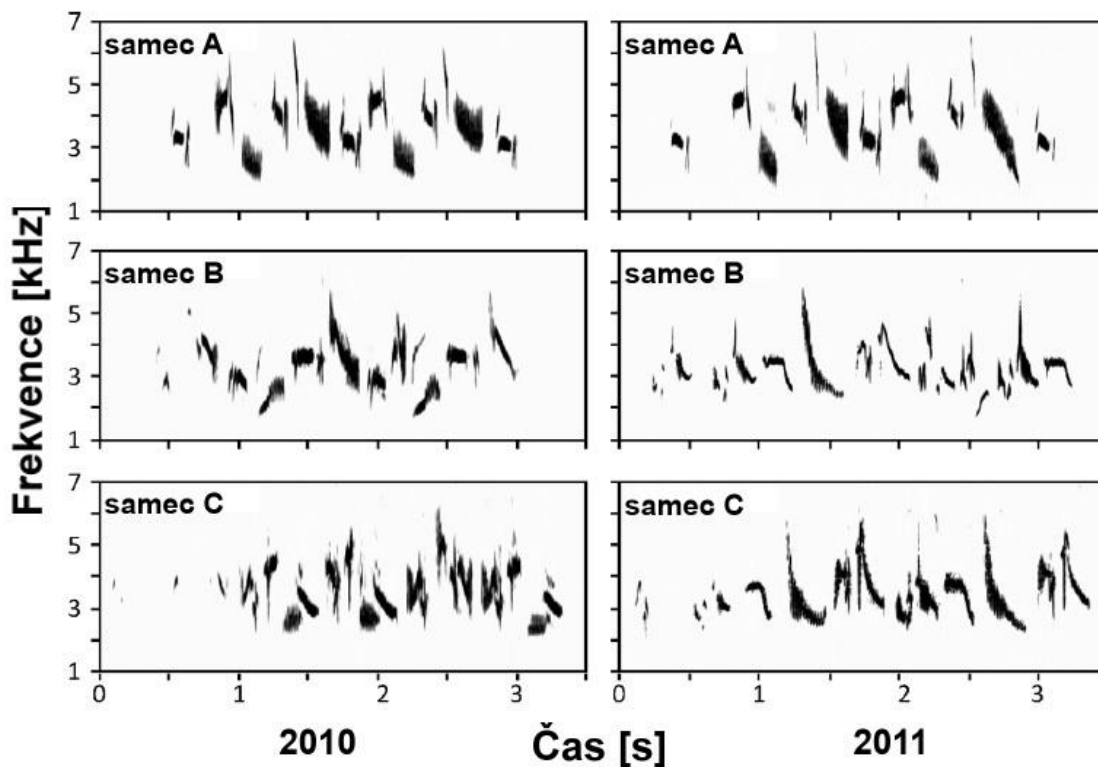
Pro účely akustického monitoringu lze odlišné jedince rozlišit na základě různých individuálně specifických charakteristik jejich vokalizace. Běžným postupem pro určení rozdílů mezi zpěvy je měření a následné porovnání časově-frekvenčních parametrů celého zpěvu nebo jen některých vybraných částí, jako jsou například délka zpěvu nebo elementu, nejvyšší/nejnižší frekvence, počáteční frekvence, doba od počátku jednoho elementu do konce elementu následujícího, tempo trylku atd. (např. Lein 2008, Fernández-Juricic et al. 2009, Kirschel et al. 2009). Časově-frekvenční odlišnosti, umožňující identifikaci různých jedinců, byly například nalezeny ve zpěvu tyranovce zelenavého, *Empidonax virescens* (Wiley 2005), tyranovce plavoprského, *Empidonax fulvifrons* (Lein 2008), tyranovce vrbového, *Empidonax traillii extimus* (Fernández-Juricic et al. 2009), mravenčíkovce šedoprského, *Formicarius moniliger* (Kirschel et al. 2009, Kirschel et al. 2011), tesie japonské, *Urosphena squameiceps* (Xia et al. 2011) nebo cetie hnědoboké (Xia et al. 2010, Xia et al. 2012).

Lehongre et al. (2008) se zabýval otázkou, zda je identita samců kanára divokého (*Serinus canaria*) kódována časově-frekvenčními parametry zpěvu, repertoárem slabik nebo pořadím slabik ve zpěvu (tzv. syntax). U každého zpěvu bylo změřeno 22 různých časově-frekvenčních parametrů. U všech těchto parametrů byla individuální variabilita ve zpěvu menší než variabilita mezi jedinci. Ačkoli nebyl potenciál pro kódování identity pro žádný parametr příliš velký, tak následná diskriminační analýza ukázala, že zjištěné odlišnosti byly dostačující k rozlišení různých samců. V repertoáru tohoto druhu jsou zastoupeny jak slabiky vyskytující se jen u jednoho jedince (16 %), tak i slabiky sdílené alespoň dvěma samci (84 %). Dalo by se očekávat, že tento poměr individuálně specifických slabik bude dostačující pro přiřazení zpěvu ke konkrétnímu jedinci, ale frekvence, s jakou se tyto slabiky ve zpěvu objevují, je velmi malá. Navíc byla nalezena pozitivní korelace mezi pravděpodobností, že se určitá slabika objeví ve zpěvu, a počtem samců, kteří tuto slabiku sdílí, což naznačuje, že častější opakování určitých slabik je spíše výsledkem sdílení zpěvu (song sharing) než individuální specifity. Nicméně lze předpokládat, že se repertoár slabik částečně podílí na kódování identity, protože s prodlužováním sekvence slabik roste i podíl individuálně specifických slabik zakomponovaných do zpěvu. Rozsáhlá analýza struktury zpěvu ukázala, že různé sekvence několika typů slabik jsou individuálně rozpoznatelné. Téměř všechny sekvence s více než třemi slabikami byly nalezeny pouze u jednoho samce. Kromě toho se některé konkrétní sekvence ve zpěvu opakují častěji, zatímco ostatní slabiky se zdají být řazeny náhodně. Akustické parametry těchto opakujících se motivů se mezi jednotlivci lišily, což bylo potvrzeno pomocí diskriminační analýzy. To naznačuje, že identita může být kódována pouze částí zpěvu kanára divokého. Syntax a časově-frekvenční parametry zpěvu kanára divokého se ukázaly jako spolehliví nositelé identity.

O budníčku temném (*Phylloscopus fuscatus*) je známo, že má dva odlišné druhy zpěvu, stereotypní a variabilní. Individuální repertoár stereotypních typů zpěvu je velmi malý, zatímco na úrovni populace se vyznačuje značnou rozmanitostí. Díky tomu je zkušený posluchač schopen se naučit rozeznávat jednotlivé samce (Forstmeier & Balsby 2002). V případě rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) je možné identifikovat samce na základě odlišností úvodní slabiky zpěvu mezi různými jedinci. Nicméně u některých samců se tato úvodní slabika v průběhu let mění, což značně snižuje úspěšnost správné identifikace mezi různými sezónami. Je tedy zřejmé, že úvodní slabika rákosníka velkého obsahuje dostatečné informace pro identifikaci jedince, ale pouze v rámci jedné sezóny (Węgrzyn et al. 2009).

Zpěv samců sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) je vždy tvořen jedním individuálně specifickým typem zpěvu (Borrer 1961). Ačkoli je u tohoto druhu běžné sdílení slabik, tak jsou zpěvy různých samců snadno rozlišitelné při prohlédnutí jejich spektrogramů (Baldo et al. 2014). Rozdíly mezi jednotlivými zpěvy jsou zřetelné i v případě sousedních samců, jejichž zpěvy mohou být téměř identické. Baldo et al. (2014) jako první zaznamenali meziroční změnu ve struktuře zpěvu sněhule severní. U dvou ze tří samců nahraných v roce 2011 se zpěv výrazně lišil od zpěvu zaznamenaného během roku předešlého. Shodou okolností byli tito dva samci v roce 2011 sousedy a jejich zpěv si byl velmi podobný, ale i přesto zůstal nadále individuálně rozpoznatelný (Obrázek 4). Podobně jako v případě sněhule severní může i několik zpravidla sousedních samců rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*) sdílet stejné typy zpěvu, ale vizuální kontrolou spektrogramu je možné pozorovat mezi různými jedinci drobné odlišnosti. Tyto odlišnosti jsou mezi jednotlivými sezónami neměnné od druhého roku života rehka domácího, kdy se jejich zpěv a repertoár slabik téměř úplně ustálí, ale k malým modifikacím může dojít v kombinacích jednotlivých slabik (Draganoiu et al. 2014). Kontrolou spektrogramu může být spolehlivě potvrzena také identita samců strnada rákosního (*Emberiza schoeniclus*). Repertoár téměř všech samců strnada rákosního zahrnutých do analýzy obsahoval unikátní typy slabik a individuální odlišnosti byly také nalezeny v sekvencích, v jakých se jednotlivé slabiky ve zpěvu objevovaly (Bessert-Nettelbeck et al. 2014). Pomocí analýzy syntaxu a repertoáru slabik, který je pro každého samce lindušky lesní (*Anthus trivialis*) individuálně specifický, je možné spolehlivě určit identitu různých samců (Pišvejcová 2014).

Celkově se dá říci, že konkrétní jedinci různých druhů pěvců mohou být identifikováni pomocí rozličných charakteristik jejich vokalizace, přičemž zvolený postup se odvíjí od celkové komplexnosti daných hlasových projevů.



Obrázek 4: Během jedné sezóny zpívají samci sněhule severní jeden individuálně specifický zpěv, nicméně u dvou samců (B, C) došlo k meziroční změně struktury zpěvu. Upraveno podle Baldo et al. 2014.

Struktury zpěvu používané ptáky k individuálnímu rozpoznávání

Schopnost pěvců rozlišovat vnitrodruhově zpěv různých jedinců byla prokázána u řady druhů (např. Falls & Brooks 1975, Hyman & Hughes 2006, Akcay et al. 2010), ale je jen málo poznatků o tom, jaké vlastnosti vokalizace to umožňují. Někteří autoři se domnívají, že schopnost rozlišovat mezi různými jedinci může být ovlivněna velikostí repertoáru (Wiley & Wiley 1977, Falls 1982). Falls (1982) říká, že čím větší je celkový repertoár, tím obtížnější je i rozlišit různé jedince, a to z několika důvodů. Za předpokladu, že je možné identifikovat jedince na základě jednoho zpěvu, musí se posluchač naučit rozlišovat mnoho typů zpěvu obsažených ve velkém repertoáru, místo jednoho nebo několika typů zpěvu v případě repertoáru malého. Velký repertoár tudíž výrazně zatěžuje paměť a prodlužuje dobu potřebnou k jeho naučení, protože jednotlivé typy zpěvu se ve zpěvu neopakují tak často. Horší rozpoznatelnost zpěvu může také být způsobena tím, že se stále přibývajícimi novými typy zpěvů do repertoáru jednotlivých ptáků se zmenšují odlišnosti mezi různými jedinci

(Stoddard 1990). V souladu s touto teorií byla napsána řada prací zabývající se schopností pěvců rozlišovat mezi sousedními a cizími samci. Druhy s malým repertoárem (1-5 typů zpěvu) byly schopny rozlišovat sousedy od cizinců (např. Falls 1982). Z několika testovaných druhů se středně velkým repertoárem (6-20 typů zpěvu) nebo velkým repertoárem (>20 typů zpěvu) některé také vykazovaly schopnost rozpoznat sousedního samce od cizího (Falls & d'Agincourt 1981, Yasukawa et al. 1982, Ritchison 1988) a u ostatních druhů nebyla vůbec tato schopnost pozorována (Harris & Lemon 1976, Kroodsma 1976b, Searcy et al. 1981, Falls & d'Agincourt 1981).

Stoddard et al. (1990) pozoroval u samců strnadce zpěvného, druhu se středně velkým repertoárem, rozlišování sousedních samců od cizích na základě náhodně vybraného typu zpěvu od každého samce. Je tedy zřejmé, že k rozlišování různých jedinců nepotřebují samci strnadce zpěvného slyšet více typů zpěvu. Ke stejnému výsledku dospěli Weary et al. (1992), který prokázal, že samci lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*) a lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*) jsou schopni rozlišit sousedy od cizinců nezávisle na tom, zda je jim přehráván jeden zpěv nebo repertoár zpěvů. Weary et al. (1990) dále dokázali, že všechny zpěvy v repertoáru jednotlivých samců sýkory koňadry sdílí společné charakteristické rysy. Tato zjištění naznačují, že velikost repertoáru nijak výrazně nebrání rozlišování mezi sousedními a cizími samci (Stoddard et al. 1990, Brindley 1991, Weary et al. 1992) a jsou v rozporu s představou, že funkcí repertoáru je zakrytí identity, jak například předpokládal Krebs (1977b). Nyní tedy vyvstává otázka, podle čeho jsou sousední samci rozeznáváni od cizích. Existuje několik způsobů, jak mohou ptáci rozlišovat zpěv různých jedinců, aniž by se museli učit zvlášť každý zpěv všech sousedních jedinců. Repertoár může být individuálně charakteristický typy zpěvu, které jsou pro jedince unikátní, kombinací různých typů zpěvů nebo jejich odlišnými sekvencemi. Dále může každý typ zpěvu obsahovat individuální odlišnosti jako například u druhů s jedním typem zpěvu nebo všechny zpěvy daného jedince mohou sdílet stejné charakteristické parametry (Weary et al. 1990).

Podle analýzy, kterou provedli Briefer et al. (2009), se nemůže proces rozpoznávání sousedů u skřivana polního opírat o časově-frekvenční charakteristiky jednotlivých slabik v repertoáru. Ačkoli u některých změřených akustických parametrů (zejména frekvenčních) byly nalezeny určité odlišnosti mezi různými jedinci, tak následná diskriminační analýza a variační koeficienty prokázaly, že tyto parametry nejsou v rámci jedince dostatečně konstantní, aby umožňovaly individuální rozpoznávání. Ukázalo se, že část slabik a frází

v repertoáru každého jedince se nevyskytuje u žádného jiného ptáka. Téměř polovina individuálně specifických frází byla opakována ve více než jednom zpěvu daného samce, což neplatilo pro fráze sdílené s jinými jedinci, které se neopakovaly tak často. Na druhou stranu pouze 28 % individuálně specifických slabik se objevilo alespoň ve dvou různých zpěvech konkrétního samce, ve srovnání s 56 % sdílených slabik. Z toho vyplývá, že fráze jsou mnohem více stereotypní v rámci zpěvů jednoho samce a odlišnější mezi různými samci než slabiky. Tyto výsledky naznačují, že samci skřivana polního mohou používat syntaktické uspořádání slabik do sekvencí k identifikaci zpěvu jejich sousedů.

Jak už bylo řečeno výše, tak repertoár budníčka temného je tvořen stereotypními (S-zpěvy) a velmi variabilními (V-zpěvy) typy zpěvu. Playbackový experiment ukázal, že samci budníčka temného reagují odlišně na přehrávané S-zpěvy sousedních samců z předešlé sezóny a na S-zpěvy neznámých samců. Toto pozorování podporuje myšlenku, že S-zpěvy umožňují individuální rozpoznávání (Forstmeier & Balsby 2002). Každý samec lesňáčka žlutohrdlého produkuje jeden neměnný zpěv, ale v rámci populace existuje mnoho odlišných typů zpěvu. Variabilita ve struktuře slabik a počet slabik v jednotlivých frázích pravděpodobně poskytuje dostatek informací pro individuální rozpoznávání (Wunderle 1978). Jako nejdůležitější mechanismus identifikace různých jedinců u strnadce zpěvného se zdá být zapamatování si jemných rozdílů mezi stejnými typy zpěvu sousedních samců (Wilson & Vehrencamp 2001). Variabilita jednotlivých typů zpěvu je v rámci jedince menší než mezi různými jedinci (Podos et al. 1992). Zároveň bylo prokázáno, že samci strnadce zpěvného vnímají tyto odchylky mezi stejnými typy zpěvu (Stoddard et al. 1988) a jsou schopni si zapamatovat více než 60 různých typů zpěvu (Stoddard et al. 1992).

Zpěv strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*) se skládá z několika jasně oddělených částí. Koncový úsek zpěvu je tvořen trylkem, který se jen velmi málo liší mezi samci na dané lokalitě. Naproti tomu komplex slabik v úvodu zpěvu je obvykle v rámci populace mnohem rozmanitější, než je tomu tak u trylku. Během playbackového experimentu byl samcům prezentován zpěv, ve kterém byl buď trylek, nebo komplex slabik ve zpěvu sousedního samce nahrazen odpovídající částí zpěvu neznámého jedince. Značně silnější reakce byla vyvolána zpěvem, kde byl sousedův komplex slabik nahrazen tím od cizince, než v případě záměny trylku. Ačkoli takto navržený experiment testuje pouze rozlišování mezi sousedními a cizími samci, a nikoliv individuální rozpoznávání, tak lze konstatovat, že samci

strnadce bělokorunkatého věnují při rozlišování sousedů od cizinců daleko více pozornosti právě komplexu slabik v úvodní části zpěvu (Nelson & Poesel 2007).

Podobný experiment s modifikovaným zpěvem provedl také Osiejuk (2014) na strnadu zahradním. Tento druh pěvce má malý repertoár 2-3 typů zpěvu, jejichž terminální část je sdílena všemi nebo alespoň většinou samců. Ale úvodní fráze stejného typu zpěvu se mezi různými jedinci lišily ve frekvenci. Každý samec má své vlastní specifické frekvenční pásmo, které je meziročně stabilní. To naznačuje, že charakteristická frekvence úvodní fráze strnada zahradního je s největší pravděpodobností nositelem individuálního podpisu, který umožňuje rozeznávání sousedních samců od cizích i v případě, že je mezi různými jedinci sdílen kompletní repertoár. Pomocí playbackového experimentu bylo testováno, zda budou samci strnada zahradní schopni rozlišovat mezi přirozenými a modifikovanými zpěvy sousedních ptáků, ve kterých byla pozměněna frekvence úvodní fráze. Změna frekvence byla relativně malá ($\pm 0,40$ kHz) ve srovnání s rozsahem variability v rámci studované populace. Během playbackového experimentu reagovali samci strnada zahradního agresivněji na zpěv s upravenou frekvencí, což naznačuje, že ho považovali za zpěv cizího samce. Tento výsledek potvrzuje předpoklad, že rozdíly ve frekvenci sdílených zpěvů umožňují rozeznávat sousední jedince od cizinců. Odlišnosti ve frekvenčních a časových parametrech byly nalezeny mezi sdílenými zpěvy sousedních samců rehá domáciho. Tyto individuální rozdíly jsou meziročně stabilní a mohou tak poskytovat základ pro dlouhodobé rozpoznávání. To podporuje myšlenku, že relativně drobné odlišnosti v rámci sdílených typů zpěvů s největší pravděpodobností hrají významnou roli v rozpoznávání sousedních jedinců od cizích (Draganoiu et al. 2014).

Špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) rozpoznává jedince stejného druhu na základě individuálně specifických typů zpěvu, sekvencí jednotlivých typů zpěvu a pravděpodobně také prostřednictvím některých hlasových charakteristik, které jsou specifické pro všechny typy zpěvů daného jedince (Gentner & Hulse 1998). Weary & Krebs (1992) dokázali, že samci sýkory koňadry rozlišují různé jedince pomocí individuálních hlasových charakteristik. Během laboratorního experimentu bylo několik jedinců naučeno rozeznávat zpěv dvou různých samců. Později jim byly přehrávány neznámé zpěvy stejných samců. Ukázalo se, že ačkoli tyto zpěvy nikdy předtím neslyšeli, tak byli stále schopni tyto zpěvy přiřadit ke správnému jedinci.

Mechanismy, které umožňují individuální rozpoznávání, jsou silně ovlivněny velikostí repertoárů jednotlivých druhů pěvců. Druhy s velkými repertoáry mohou při identifikaci

různých jedinců spoléhat na individuálně specifické fráze nebo slabiky a jejich syntaktické uspořádání (např. Wunderle 1978, Briefer et al. 2009). Ale většina pěvců má poměrně malý repertoár, který je navíc často sdílený mezi sousedy. V tomto případě musí při individuálním rozpoznávání čelit problému, kdy jednotliví samci produkují zdánlivě identické zpěvy. Některé druhy dokáží rozpoznávat sousední samce od cizích nezávisle na rozmanitosti typů zpěvu a úrovni sdílení zpěvu uvnitř populace, což dokazuje, že rozlišují různé jedince na základě individuálních hlasových charakteristik jejich vokalizace (např. Weary & Krebs 1992, Osiejuk 2014).

Závěr

Je obecně známo, že patně nejdůležitějšími funkcemi ptačího zpěvu jsou lákání sexuálního partnera a obrana teritoria. Během těchto, ale i řady jiných, sociálních interakcí je výhodné rozpoznávat různé jedince. Výzkum individuálního rozpoznávání se převážně zaměřuje na oblasti samčí kompetice a péče o potomstvo, kde se ale ve větší míře uplatňuje volání. U teritoriálních pěvců je zpěv efektivním nástrojem k označení daného území a působí jako první obranná linie proti případným vetřelcům (Catchpole & Slater 2008). Nicméně získání přímých důkazů o teritoriální funkci ptačího zpěvu je velmi obtížné, což vedlo k navržení několika významných terénních experimentů. Jednou z těchto technik je playbackový experiment, kdy je pomocí reproduktoru přehrávajícího nahrávku zpěvu simulováno napadení teritoria studovaného samce. Vzhledem k tomu, že samci na playback ochotně reagují, tak byl tento postup úspěšně aplikován i na výzkum charakteristik zpěvu, které umožňují rozpoznávat různé jedince vlastního druhu. Samci většiny druhů pěvců jsou schopni se naučit rozpoznávat zpěv sousedních jedinců a rozlišit ho od zpěvu cizinců. Ale v některých případech také rozpoznávají a odpovídají na zpěv jiných druhů, často blízce příbuzných kompetitorů.

Rozpoznávání sousedních samců od cizích bylo pozorováno u řady druhů pěvců, ale samozřejmě se našly i druhy, u kterých takovéto chování nebylo zjištěno. Nicméně v některých případech může být tento výsledek způsoben nevhodnou metodikou experimentu. Například některé práce zjistily u strnadce zpěvného, že rozeznává sousední jedince od cizích buď jen velmi špatně (Harris & Lemon 1976, Kroodsma 1976b), nebo je nerozeznává vůbec (Searcy et al. 1981). Během těchto tří experimentů byl reproduktor umístěn uvnitř teritoria studovaného samce, v důsledku čehož nebyl pozorován žádný rozdíl v síle odpovědi na zpěv sousedního

a cizího samce, protože podle teorie dear enemy efektu reaguje residentní samec na zpěv souseda agresivně pouze v případě, pokud se ozývá uvnitř jeho teritoria, ale ne když zpívá ve svém obvyklém teritoriu. Naproti tomu zpěv cizího samce nezávisle na umístění reproduktoru vždy signalizuje příchod nového jedince a potenciální pokus o zabránění území. Schopnost rozpoznat samce představující různě velkou hrozbu a adekvátně na konkrétní situaci zareagovat umožňuje ušetřit energii nebo se vyhnout zranění z případného souboje.

Vedle pozice zpívajícího ptáka vzhledem k teritoriu studovaného jedince je výsledná reakce vůči ostatním samcům silně ovlivněna stadiem právě probíhající hnízdní sezóny, ve které je experiment proveden. Některé práce ukázaly, že zpěv stejného jedince může v různém období vyvolat odlišnou reakci (např. Hyman 2005, Briefer et al. 2008, Courvoisier et al. 2014). V průběhu hnízdní sezóny se mění míra hrozby, jakou jednotliví samci představují v kontextu daného období. Například v úvodu hnízdní sezóny může silnější reakci vyvolat zpěv sousedního samce z předešlého roku, protože je pravděpodobné, že se bude chtít usídlit ve stejné oblasti. Nicméně později, po ustanovení hranic jednotlivých teritorií, je reakce vůči těmto sousedním samcům v porovnání se samci cizími slabá. Tyto změny v síle odpovědi na zpěv různých jedinců jsou ovlivněny sociálním systémem, předchozími zkušenostmi, mírou mimopárové kopulace a řadou jiných faktorů charakteristických pro daný druh.

Je nutné podotknout, že experimenty porovnávající sílu odpovědi na zpěv sousedních a cizích samců poskytují důkaz pouze o schopnosti rozlišovat mezi těmito dvěma skupinami. Individuální rozpoznávání, což je mnohem složitější kognitivní proces než rozlišování kategorií známého a neznámého zpěvu, lze prokázat playbackovým experimentem, který sleduje reakci studovaného jedince na zpěv sousedního samce v rozdílných kontextech. U některých druhů bylo pozorováno, že residentní samec na tento zpěv odpovídá odlišně v závislosti na umístění reproduktoru podél hranice teritoria. Za situace, kdy se zpěv ozývá z obvyklého teritoria sousedního samce, tak vyvolá slabou reakci, zatímco po přehrání zpěvu u protilehlé hranice teritoria následuje silná agresivní odpověď (např. Falls & Brooks 1975, Briefer et al. 2009). Takto navržený experiment poskytuje dostatečné důkazy o individuálním rozpoznávání u pěvců.

Aby bylo individuální rozpoznávání vůbec možné, tak musí zpěv splňovat některé předpoklady. Vokalizace jednotlivých ptáků musí obsahovat struktury, které jsou mezi různými jedinci rozlišitelné a v průběhu času se příliš nemění. Identita jedince může být ve zpěvu kódována různými způsoby. Repertoár každého jedince může obsahovat typy zpěvu, které

nesdílí s žádným jiným samcem, individuálně specifické kombinace jednotlivých typů zpěvu nebo jejich unikátní sekvence. Obdobně jako lidský hlas může i ptačí zpěv určitého jedince sdílet stejné charakteristiky způsobené specifickou morfologií hlasového ústrojí nebo zobáku. U druhů, jejichž repertoár je tvořen jedním zpěvem, může mít každý typ zpěvu individuálně rozlišitelné varianty (Weary et al. 1990).

Existence individuálně specifických struktur ptačí vokalizace může být využita pro monitoring volně žijících ptáků. Uplatňuje se zejména v případech, kdy je použití jiných metod z různých důvodů obtížné nebo představuje etický problém. Akustický monitoring je neinvazivní metoda a může poskytnout cenné informace o pohybu a chování studovaných jedinců. Získaná data mohou být využita pro nastavení vhodného managementu ochrany určitého druhu nebo zpřesnění odhadů velikostí populací (Terry et al. 2005). Nicméně, přes nesporné výhody individuálního akustického monitoringu, je vhodné jej kombinovat i s jinými metodami, protože každá technika poskytuje jedinečné informace (Laiolo et al. 2007).

Poznatky získané během sepisování této práce budou následně využity v mé diplomové práci, která se bude zabývat individuálním akustickým monitoringem lindušky lesní. Během předchozího výzkumu bylo zjištěno, že zpěv jednotlivých samců lindušky lesní je individuálně odlišný a zároveň meziročně stabilní, a tudíž je tento druh vhodný pro individuální akustický monitoring. Bude zaměřena na sledování dynamiky obsazování a udržení teritorií samci v průběhu hnízdní sezóny a cílem bude zjistit, zda a jak koreluje s produkcí trylku, jež byl v předchozích sezónách otestován a zjevně vypovídá o agresivní motivaci jedince. Dále bude proveden experiment, který se pokusí otestovat, zda je v těchto „agresivních“ trylcích zakódována i kvalita.

Seznam literatury

- Akcay C., Wood W. E., Searcy W. A., Templeton Ch. N., Campbell S. E. & Beecher M. D. (2009): Good neighbour, bad neighbour: song sparrow retaliate against aggressive rivals. *Animal Behaviour*, 78: 97-102.
- Akcay C., Reed V. A., Campbell S. E., Templeton Ch. N. & Beecher M. D. (2010): Indirect reciprocity: song sparrow distrust aggressive neighbours based on eavesdropping. *Animal Behaviour*, 80: 1041-1047.
- Baker M. C. (2001): Bird song research: The past 100 years. *Bird Behavioral*, 14: 3-50.
- Baldo S., Mennill D. J., Guindre-Parker S., Gilchrist H. G. & Love O. P. (2014): Snow buntings sing individually distinctive songs and show inter-annual variation in song structure. *The Wilson Journal of Ornithology*, 126: 333-338.
- Baptista L. F. & Gaunt S. L. L. (1994): Advances in studies of avian sound communication. *The Condor*, 96: 817-830.
- Bard S. C., Hau M., Wikelski M. & Wingfield J. C. (2002): Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine. *The Condor*, 104: 387-394.
- Beer C. G. (1970): Individual recognition of voice in the social behavior of birds. *Advances in the Study of Behavior*, 3: 27-74.
- Belcher J. W. & Thompson W. L. (1969): Territorial defence and individual song recognition in the indigo bunting. *Jack Pine Warbler*, 47: 76-83.
- Bessert-Nettelbeck M., Kipper S., Bartsch C. & Voigt-Heucke S. L. (2014): Similar, yet different: male reed buntings (*Emberiza schoeniclus*) show high individual differences in song composition, rates of syllable sharing and use. *Journal of Ornithology*, 155: 689-700.
- Betts M. G., Hadley A. S. & Doran P. J. (2005): Avian mobbing response is restricted by territory boundaries: experimental evidence from two species of forest warblers. *Ethology*, 111: 821-835.
- Borrer D. J. (1961): Songs of finches (Fringillidae) of eastern north America. *The Ohio Journal of Science*, 61: 161-174.
- Brémond J.-C. (1976): Specific recognition in the song of Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*). *Behaviour*, 58: 99-116.

- Briefer E., Rybak F. & Aubin T. (2008): When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, 76: 1319-1325.
- Briefer E., Aubin T. & Rybak F. (2009): Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften*, 96: 1067-1077.
- Brindley E. L. (1991): Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, 43: 503-512.
- Catchpole C. K. (1973): The functions of advertising song in the Sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour*, 46: 300-320.
- Catchpole C. K. (1983): Variation in the song of the Great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour*, 31: 1217-1225.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (2008): Bird song, biological themes and variations. Second Edition. Cambridge University Press, 335 stran.
- Celis-Murillo A., Deppe J. L. & Allen M. F. (2009): Using soundscape recordings to estimate bird species abundance, richness, and composition. *Journal of Field Ornithology*, 80: 64-78.
- Cooney R. & Cockburn A. (1995): Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. *Animal Behaviour*, 49: 1635-1647.
- Courvoisier H., Camacho-Schlenker S. & Aubin T. (2014): When neighbours are not „dear enemies“: a study in the winter wren, *Troglodytes troglodytes*. *Animal Behaviour*, 90: 229-235.
- Dilger, W. C. (1953): Duetting in the Crimson-breasted barbet. *Condor*, 55: 220-221.
- Draganoiu T. I., Moreau A., Ravaux L., Bonckaert W. & Mathevon N. (2014): Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the black redstart. *Behaviour*, 151: 435-453.
- Elgar M. A. (1986): House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*, 34: 169-174.
- Eriksson D. & Wallin L. (1986): Male bird song attracts females: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 297-299.
- Evans M. R. & Burn J. L. (1996): An experimental analysis of mate choice in the wren: a monomorphic, polygynous passerine. *Behavioral Ecology*, 7: 101-108.
- Evans W. R. & Mellinger D. K. (1999): Monitoring grassland birds in nocturnal migration. *Studies in Avian Biology*, 19: 219-229.

- Falls J. B. & Brooks R. J. (1975): Individual recognition by song in White-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 1412-1420.
- Falls J. B. & d'Agincourt L. G. (1981): A comparison of neighbor-stranger discrimination in eastern and western meadowlarks. *Canadian Journal of Zoology*, 59: 2380-2385.
- *Falls J. B. (1982): Individual recognition by sound in birds. v Kroodsma D. E. & Miller E. H.: Acoustic communication in birds. Academic Press, New York.
- Falls J. B., Krebs J. R. & McGregor P. K. (1982): Song matching in the Great tit (*Parus major*): the effect of similarity and familiarity. *Animal Behaviour*, 30: 997-1009.
- Falls J. B. (1988): Does song deter intrusion in White-throated sparrows (*Zonotrichia alibicollis*)?. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 206-211.
- Farnsworth A. & Russell R. W. (2007): Monitoring flight calls of migrating birds from an oil platform in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Field Ornithology*, 78: 279-289.
- Fedy B. C. & Stutchbury B. J. M. (2004): Territory switching and floating in white-bellied antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. *The Auk*, 121: 486-496.
- Fernández-Juricic E., del Novo A. J. & Poston R. (2009): Identification of individual and population-level variation in vocalizations of the endangered southwestern willow flycatcher (*Empidonax traillii extimus*). *The Auk*, 126: 89-99.
- *Fisher J. (1954): Evolution and bird sociality. v Huxley J., Hardy A. C. & Ford E. B.: Evolution as a proces. London: Allen & Unwin, 71-83.
- Fitzsimmons L. P., Barker N. K. & Mennill A. J. (2008): Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in song of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *The Auk*, 125: 908-914.
- Forstmeier W. & Balsby T. J. S. (2002): Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour*, 139: 89-111.
- Fox E. J. S. (2008): A new perspective on acoustic individual recognition in animals with limited call sharing or changing repertoires. *Animal Behaviour*, 75: 1187-1194.
- Garson P. J. (1980): Male behaviour nad female choice: mate selection in the wren? *Animal Behaviour*, 28: 491-502.
- Gentner T. Q. & Hulse S. H. (1998): Perceptual mechanism for individual vocal recognition in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 56: 579-594.
- Getty T. (1987): Dear enemies and the prisoer's dilemma: why should territorial neighbors form defensive coalitions? *American Zoologist*, 27: 327-336.

- Gilbert G., McGregor P. K. & Tyler G. (1994): Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of Field Ornithology*, 65: 335-348.
- Gilbert G., Tyler G. A. & Smith K. W. (2002): Local annual survival of booming male great bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990-1999. *Ibis*, 144: 51-61.
- Godard R. (1993): Tit for tat among neighboring hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 45-50.
- Gottlander K. (1987): Variation in the song rate of the male pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): causes and consequences. *Animal Behaviour*, 35: 1037-1043.
- Grant B. R. (1984): The significance of song variation in a population of Darwin's finches. *Behaviour*, 89: 90-116.
- Grant B. R. & Grant P. R. (1996): Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50: 2471-2487.
- Hall M. L. (2000): The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour*, 60: 667-677.
- Harris M. A. & Lemon R. E. (1976): Response of male song sparrows *Melospiza melodia* to neighbouring and non-neighbouring individuals. *Ibis*, 118: 421-424.
- Hartshorne Ch. (1956): The monotony-threshold in singing birds. *The Auk*, 73: 176-192.
- Heinrich B. (1988): Winter foraging at carcasses by three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven, *Corvus corax*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23: 141-156.
- Hinde R. A. & Steel E. (1976): The effect of male song on an estrogen-dependent behavior pattern in the female Canary (*Serinus canarius*). *Hormones and Behavior*, 7: 293-304.
- Hobson K. A., Rempel R. S., Greenwood H., Turnbull B. & Van Wilgenburg S. L. (2002): Acoustic surveys of birds using electronic recordings: new potential from an omnidirectional microphone system. *Wildlife Society Bulletin*, 30: 709-720.
- Hyman J. (2005): Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial songbird. *Ethology*, 111: 951-961.
- Hyman J. & Hughes M. (2006): Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behaviour*, 72: 209-215.
- Immelmann K. (1969): Song development in the zebra finch and other estrildid finches. v Hinde R. A.: *Bird vocalizations*. Cambridge University Press. Cambridge, 61-74.

- Jaeger R. G. (1981): Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. *The American Naturalist*, 117: 962-974.
- Johnson L. S. & Searcy W. A. (1996): Female attraction to male song in House wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, 133: 357-366.
- Jones A. E., ten Cate C. & Slater P. J. B. (1996): Early experience and plasticity of song in adult male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Comparative Psychology*, 110: 354-369.
- Kelsey M. G. (1989): A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the Marsh warbler (*Acrocephalus palustris*), in summer and winter. *Ibis*, 131: 403-414.
- Khana H., Gaunt S. L. L. & McCallum D. A. (1997): Digital spectrographic cross-correlation: tests of sensitivity. *Bioacoustics*, 7: 209-234.
- Kirschel A. N. G., Earl D. A., Yao Y., Escobar I. A., Vilches E., Vallejo E. E. & Taylor Ch. E. (2009): Using songs to identify individual mexican antthrush *Formicarius moniliger*: comparison of four classification methods. *The International Journal of Animal Sound and its Recordings*, 19: 1-20.
- Kirschel A. N. G., Cody M. L., Harlow Z. T., Promponas V. J., Vallejo E. E. & Taylor Ch. E. (2011): Territorial dynamics of mexican ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, 153: 255-268.
- Klump G. M. & Shalter M. D. (1984). Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66: 189-226.
- *Krebs J. R. (1977a): Song and territory in the great tit. v Stonehouse B. & Perrins C. M.: *Evolutionary Ecology*. London: Macmillan, 47-62.
- Krebs J. R. (1977b): The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, 25: 475-478.
- Krebs J. R. (1982): Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 185-194.
- Kroodsma D. E. (1974): Song learning, dialects and dispersal in the Bewick's wren. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 35: 352-380.

- Kroodsma D. E. (1976a): Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192: 574-575.
- Kroodsma D. E. (1976b): The effect of large song repertoires on neighbor 'recognition' in male song sparrows. *Condor*, 78: 97-99.
- Kroodsma D. E. (1978): Aspects of learning in the ontogeny of bird song: where, from whom, when, how many, which and how accurately? v Burkhardt G. & Bekoff M.: *Ontogeny of behavior*. Garland, New York, 215-230.
- Laiolo P. & Tella J. L. (2006): Landscape bioacoustics allow detection of the effects of habitat patchiness on population structure. *Ecology*, 87: 1203-1214.
- Laiolo P., Vögeli M., Serrano D. & Tella J. L. (2007): Testing acoustic versus physical marking: two complementary methods for individual-based monitoring of elusive species. *Journal of Avian Biology*, 38: 672-681.
- Lein M. R. (2008): Song variation in buff-breasted flycatchers (*Empidonax fulvifrons*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 120: 256-267.
- Lehongre K., Aubin T., Robin S. & Del Negro C. (2008): Individual signature in canary songs: contribution of multiple levels of song structure. *Ethology*, 114: 425-435.
- Linhart P., Fuchs R., Poláková S. & Slabbekoorn H. (2012): Once bitten twice shy: long-term behavioural changes caused by trapping experience in willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, 43: 186-192.
- Lovell S. F. & Lein M. R. (2004): Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology*, 15: 799-804.
- Lovell S. F. & Lein M. R. (2005): Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 623-630.
- Mann N. I., Slater P. J. B., Eales L. A. & Richards C. (1991): The influence of visual stimuli on song tutor choice in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 42: 285-293.
- *Marler P. (1960): Bird songs and mate selection. v Lanyon W. E. & Tavolga W. N.: *Animal Sounds and Communication*. American Institute of Biological Sciences, 348-367.
- *Marler P. & Mundinger P. C. (1971): Vocal learning in birds. v Moltz H.: *The ontogeny of vertebrate behavior*. Academic Press, N. Y., 389-449.

- Marler P. & Slabbekoorn H. (2004): Nature's music: the science of birdsong. Elsevier Academic Press, 504 stran. *Animal Behaviour*, 38: 468-485.
- Matyjasiak P. (2004): Birds associate species-specific acoustic and visual cues: recognition of heterospecific rivals by male blackcaps. *Behavioral Ecology*, 16: 467-471.
- McDonald M. V. (1989): Function of song in Scott's seaside sparrow, *Ammodramus maritimus peninsulae*. *Animal Behaviour*, 38: 468-485.
- McGregor P. K. & Krebs J. R. (1982): Mating and song types in the great tit. *Nature*, 297: 60-61.
- McGregor P. K. & Krebs J. R. (1989): Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour*, 108: 139-159.
- Mennill D. J. & Vehrencamp S. L. (2008): Context-dependent functions of avian duets revealed by microphone-array recordings and multispeaker playback. *Current Biology*, 18: 1314-1319.
- Mennill D. J. (2011): Individual distinctiveness in avian vocalizations and the spatial monitoring of behaviour. *Ibis*, 153: 235-238.
- Molles L. E. & Vehrencamp S. L. (2001): Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing. *Animal Behaviour*, 61: 119-127.
- Morton E. S., Derrickson K. C. & Stutchbury B. J. M. (2000): Territory switching behavior in sedentary tropical passerine, the dusky antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behavioral Ecology*, 11: 648-653.
- Mountjoy D. J. & Lemon R. E. (1991): Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 97-100.
- Naguib M. & Todt D. (1998): Recognition of neighbors' song in a species with large and complex song repertoires: the thrush nightingale. *Journal of Avian Biology*, 29: 155-160.
- Nelson D. A. (1988): Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour*, 106: 158-182.
- Nelson D. A. (1989): The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *The Condor*, 91: 120-130.

- Nelson D. A., Marler P. & Palleroni A. (1995): A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour*, 50: 83-97.
- Nelson D. A. & Poesel A. (2007): Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in white-crowned sparrow song. *Animal Behaviour*, 74: 1073-1084.
- Nicolai J. (1959): Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). *Journal für Ornithologie*, 100: 39-46.
- Nolan V. Jr. (1978): The ecology and behavior of the prairie warbler *Dendroica discolor*. The American Ornithologists' Union.
- Nottebohm F. (1972): The origin of vocal learning. *The American Naturalist*, 106: 116-140.
- Nowicki S., Searcy W. A. & Hughes M. (1988): The territory defence function of song in song sparrows: a test with speaker occupation design. *Behaviour*, 135: 615-628.
- Odom K. J. & Mennill D. J. (2010): Vocal duets in a nonpasserine: an examination of territory defence and neighbour-stranger discrimination in a neighbourhood of barred owls. *Behaviour*, 147: 619-639.
- Osiejuk T. S. (2014): Differences in frequency of shared song types enables neighbour-stranger discrimination in a songbird species with small repertoire. *Ethology*, 120: 893-903.
- Payne R. B., Thompson W. L., Fiala K. L. & Sweany L. L. (1981): Local song traditions in indigo buntings: cultural transmission of behavior patterns across generations. *Behaviour*, 77: 199-221.
- Payne R. B. & Payne L. L. (1993): Song copying and cultural transmission in indigo buntings. *Animal Behaviour*, 46: 1045-1065.
- Peek F. W. (1972): An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird. *Animal Behaviour*, 20: 112-18.
- Pišvejcová I. (2014): Individuální akustický monitoring pěvců na příkladu lindušky lesní. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie.
- Podos J., Peters S., Rudnický T., Marler P. & Nowicky S. (1992): The organization of song repertoires in song sparrows: themes and variations. *Ethology*, 90: 89-106.
- Reed T. M. (1982): Interspecific territoriality in the chaffinch and the great tit on islands and the mainland of Scotland. *Animal behaviour*, 30: 171-181.
- Ritchison G. (1988): Responses of yellow-breasted chats to the song of neighboring and non-neighboring conspecifics. *Journal of Field Ornithology*, 59: 37-42.

- Searcy W. A., McArthur P. D., Peters S. S. & Marler P. (1981): Response of male song and swamp sparrows to neighbour, stranger, and self songs. *Behaviour*, 77: 152-163.
- Slater P. J. B. (1970): Nest building in the Bengale finch. I: External factors affecting it its relation to other behaviour early in the breeding cycle. *Behaviour*, 36: 300-319.
- Slater P. J. B. & Clements F. A. (1981): Incestuous mating in zebra finches. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57: 201-208.
- Slater P. J. B. & Mann, N. I. (2004): Why do the females of many bird species sing in the tropics? *Journal of Avian Biology*, 35: 289-294.
- Smith D. G. (1979): Male singing ability and territory integrity in Red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour*, 68: 193-206.
- Sonnenschein E. & Reyer H.-U. (1983): Mate-guarding and other functions of antiphonal duets in the slate-coloured boubou (*Laniarius funebris*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63: 112-140.
- Stoddard P. K., Beecher M. D. & Willis M. S. (1988): Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 125-130.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Horning C. L. & Willis M. S. (1990): Strong neighbor-stranger discrimination in song sparrows. *The Condor*, 92: 1051-1056.
- 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: 211-215.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Loesche P. & Campbell S. E. (1992): Memory does not constrain individual recognition in a bird with song repertoires. *Behaviour*, 122: 274-287.
- Tao J., Johnson M. T. & Osiejuk T. S. (2008): Acoustic model adaptation for ortoland bunting (*Emberiza hortulana L.*) song-type classification. *Acoustic Society of America*, 123: 1582-1590.
- Temeles E. J. (1994): The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, 47: 339-350.
- *Terborgh J. (1996): Bird song. Biological themes and variations. v Catchpole, C. K. and Slater, P. J. B. (book review) - *New York Rev. Books* 43: 40.
- Terry A. M. R., Peake T. M. & McGregor P. K. (2005): The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2: 10.

- Tibbetts E. A. & Dale J. (2007): Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 529-537.
- *Thorpe W. H. (1954): The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature*, 173: 465-469. v Slater P. J. B. (2003): Fifty years of bird song research: a case study in animal behaviour. *Animal Behaviour*, 65: 633-639.
- Wasserman F. E. (1977): Mate attraction function of song in the white-throated sparrow. *The Condor*, 79: 125-127.
- Weary D. M., Norris K. J. & Falls J. B. (1990): Song features birds use to identify individuals. *The Auk*, 107: 623-625.
- Weary D. M., Lemon R. E. & Perreault S. (1992): Song repertoires do not hinder neighbor-stranger discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 441-447.
- Weary D. M. & Krebs J. R. (1992): Great tits classify songs by individual voice characteristics. *Animal Behaviour*, 43: 283-287.
- Weeden J. S. & Falls J. B. (1959): Differential response of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *The Auk*, 76: 343-351.
- Węgrzyn E., Leniowski K. & Osiejuk T. S. (2009): Introduce yourself at the beginning – possible identification function of the initial part of the song in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ornis Fennica*, 86: 61-70.
- Weisman R. G. & Ratcliffe L. (1989): Absolute and relative pitch processing in black-capped chickadees *Parus atricapillus*. *Animal Behaviour*, 38: 685-692.
- Wiley R. H. & Wiley M. S. (1977): Recognition of neighbors' duets by stripe-backed wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour*, 62: 10-34.
- Wiley R. H. (2005): Individuality in songs of acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour*, 70: 237-247.
- Williams H. (2004): Birdsong and singing behavior. *Behavioral Neurobiology of Birdsong*, 1016: 1-30.
- Wilson P. L. & Vehrencamp S. L. (2001): A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour*, 62: 1197-1205.
- White, G. (1789): *The Natural History and Antiquities of Selborne*. London: Chiswick Press.
- Wright J. & Cuthill I. (1992): Monogamy in the European starling. *Behaviour*, 120: 262-285.
- Wunderle J. M. (1978): Differential response of territorial yellowthroats to the song of neighbors and non-neighbors. *The Auk*, 95: 389-395.

- Xia C., Xiao H. & Zhang Y. (2010): Individual variation in brownish-flanked bush warbler songs. *The Condor*, 112: 591-595.
- Xia C., Huang R., Wei Ch., Nie P. & Zhang Y. (2011): Individual identification on the basis of the songs of the asian stubtail (*Urosphena squameiceps*). *Chinese Birds*, 2: 132-139.
- Xia C., Lin X., Liu W., Lloyd H. & Zhang Y. (2012): Acoustic identification of individuals within large avian populations: a case study of the brownish-flanked bush warbler, south-central China. *Plos one*, 7.
- Yasukawa K., Bick E. I., Wagman D. W. & Marler P. (1982): Playback and speaker-replacement experiments on song-based neighbor, stranger and self discrimination in male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 211-215.
- Ydenberg R. C., Giraldeau L. A. & Falls J. B. (1988): Neighbours, stranger, and asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*, 36: 343-347.

* *sekundární citace*