

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Hana Kubátová

Vliv atrapy na chování pěvců v playbackových experimentech

Effect of a dummy on passerine behaviour in playback experiments

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení

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

V Praze, 1. 8. 2018

Hana Kubátová

Poděkování

Děkuji především své školitelce Tereze Petruskové za její vždy ochotný přístup, nadšení, trpělivost a veškeré rady. Díky patří také mojí rodině, která mě po všech stránkách podporovala při studiu a psaní této závěrečné práce. Zároveň bych chtěla poděkovat také všem dalším, jež přispívali radami a udržovali mě v dobré náladě.

Abstrakt

Pro zkoumání ptačího zpěvu a jeho funkcí se hojně využívá playbackových experimentů, při kterých je testovanému jedinci přehrávána nahrávka vokalizace a sleduje se jeho reakce. Většina studií používajících playback prezentuje pouze akustický stimul. Někdy se však připojuje také atrapa představující stimul vizuální. Tato literární rešerše se zabývá otázkou, zda a případně jak může přítomnost atrapy ovlivnit chování pěvců. V první části je podle zaměření vybráno několik skupin experimentů. V nich je pak porovnáváno, jak často se v daném typu experimentu atrapa používá, jak se v závislosti na její přítomnosti liší design a zejména výsledky pokusů a co o jejím použití soudí sami autoři. Následuje pokus o porovnání v rámci druhů, avšak kvůli rozličnosti experimentálních přístupů a prezentování výsledků v odlišných, často neporovnatelných formách, nebylo možné předložit ucelené výsledky. Dále jsou rozebírány spíše ojedinelé studie, kde byly pokusy s atrapou a bez atrapy provedeny na stejných jedincích. Z rešerše vyplývá, že atrapa samcům často umožňuje projevit další vzorce chování, které mohou výzkumníci sledovat, a může tak zpřesnit vyhodnocení síly reakce. Při výzkumu agresivních signálů je pro ověření jejich spolehlivosti přítomnost atrapy nezbytná. S atrapou jsou podmínky přirozenější, avšak zvyšuje komplexitu pokusů, čímž může znesnadňovat jejich analyzování. Proto je vhodné u každého plánovaného pokusu zvážit, zda je použití atrapy přínosné. Objektivně objasnit vliv atrapy na chování testovaných ptáků mohou pouze studie, kde jsou v její přítomnosti a nepřítomnosti testováni shodní jedinci. Těchto prací se ale podařilo dohledat jen velmi málo.

Klíčová slova: playbackový experiment, atrapa, vycpanina, pěvci, vizuální stimul, akustický stimul, agresivita, teritoriální interakce.

Abstract

Playback experiment is a frequently used method for the scientific research of the bird song and its functions. A recording of vocalization is played in the territory of the tested male, and its responses are observed. Majority of the studies using playback recordings presents only the acoustic stimulus. Sometimes a dummy is also used to provide a visual stimulus. This review focuses on the effects of the dummy on the passerine behavior in the playback experiments. In the first part a comparison is made within the groups of experiments with the same field of interest. The main questions are: how often is a dummy used in these types of experiments, how do designs and results differ depending on its presence/absence and, if possible, how do researchers evaluate its use. Subsequently, I tried to compare experiments with and without dummy within same species, but because of the differences of the experimental designs and the differences in forms of presentation the results, which were often not comparable, it was difficult to make clear conclusions. Next part analyses the few available studies where both trials with and without a dummy were performed on the same individuals. The review shows that the dummy allows tested males to express additional behavioural patterns, which can be noted by the researchers and enable more precise analysis of the strength of reaction. When investigating aggressive signals, the presence of the dummy is necessary for the verification of the reliability. The presence of a dummy makes the conditions more natural, but on the other hand it also adds more complexity to the experimental design, and therefore might bring potential problems when analyzing the results. Therefore, it is important, when planning a playback experiment, to evaluate the pros and cons of its presence. However, only studies testing the same individuals with and without dummy could objectively reveal its potential effect on behaviour of the tested male, but so far this has not been tested very often.

Keywords: playback experiment, dummy, taxidermic mount, passerine, visual stimulus, acoustic stimulus, aggressivity, territorial interactions.

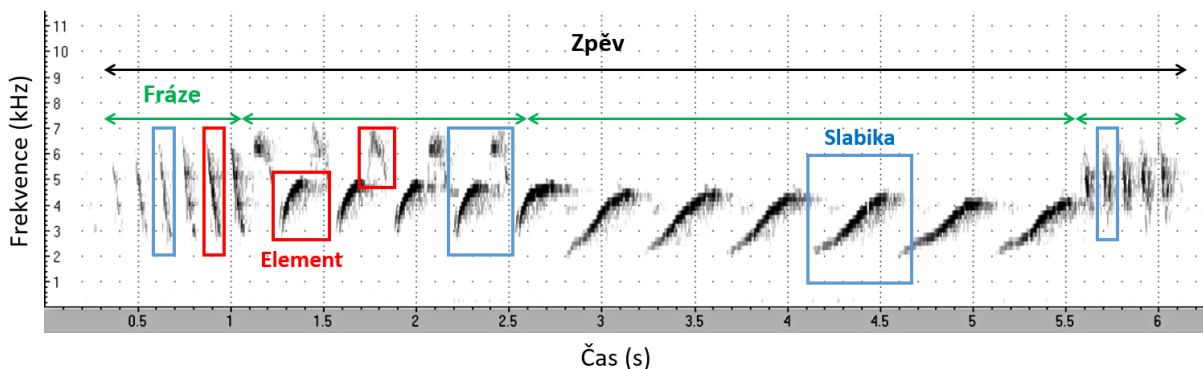
Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
Obsah.....	6
1. Úvod	7
2. Rozdělení experimentů podle zaměření	10
2.1 Experimenty zkoumající vnitrodruhové agresivní signály	11
2.2 Experimenty zkoumající mezidruhovou agresivitu	14
2.3 Experimenty testující schopnost rozpoznávat známé a neznámé jedince	18
2.4 Experimenty zkoumající geografickou variabilitu ve zpěvu	20
3. Porovnání v rámci druhů	21
4. Experimenty s atrapou i bez atrapy na stejných jedincích	22
5. Závěr.....	24
Seznam literatury.....	28

1. Úvod

Ptačí zpěv je asi nejrozmanitějším zvukem, který můžeme v přírodě zaslechnout. Vokalizace pěvců se obvykle rozděluje na „volání“ a „zpěv“. Hranice mezi těmito pojmy není úplně pevně dána. Běžně se ale jako volání označují krátké zvuky s jednoduchou strukturou, které produkují obě pohlaví během celého roku. Zpěvem se rozumí poměrně dlouhá, často melodická série tónů, jež může obsahovat i velmi složité struktury (Catchpole & Slater 2008). V temperátní zóně je zpěv obvykle produkován samci a je vázán převážně na období rozmnožování, kdy samci obhajují teritoria a hledají si samice. Příležitostně zpívají v mírném pásu i samice a je možné, že je zde tento jev častější, než se předpokládalo, jak naznačuje několik recentních prací (shrnuto v Garamszegi et al. 2006, Odom et al. 2014). V tropech je situace odlišná díky asezonním podmínkám. Páry jsou obvykle dlouhodobější a partneři často společně obhajují teritorium po celý rok. Zpěv samic je tu proto daleko častější a samice mnoha druhů zpívají samostatně anebo se samci v duetu (Langmore 1998, Slater & Mann 2004).

Zpěv se dělí do částí, kterým se říká fráze. Fráze jsou tvořeny opakujícími se stejnými slabikami. Slabiky mohou být strukturně velmi jednoduché nebo poměrně komplexní, tvořené z dalších jednodušších částí, kterým se říká elementy. Pojmy slabika a element se mohou někdy překrývat, protože slabika může být tvořena jedním nebo více elementy. Na obrázku č. 1 jsou všechny tyto pojmy znázorněny graficky.



Obrázek 1: Jednotlivé části zpěvu vyznačené na spektrogramu zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*).

Existují druhy, u nichž zpívá každý samec pouze jeden typ zpěvu, jednotliví samci mohou, ale nemusí, tuto verzi zpívat různě. Pak jsou ale druhy, u kterých umí každý samec několik typů zpěvu. Každý typ zpěvu je ustálenou kombinací různých slabik. Soubor všech

typů zpěvu jednoho samce se označuje jako jeho repertoár. Jako repertoár může být označován i soubor všech slabik, které daný jedinec používá (Marler & Slabbekoorn 2004).

Velký posun ve výzkumu komunikace pěvců přinesl rychlý rozvoj techniky, díky které bylo možné začít ptačí zpěv dobře zaznamenávat a následně analyzovat. Prvním zásadním vynálezem, který umožnil objektivní výzkum ptačího zpěvu, byl zvukový spektrograf, který umožňuje zvuk vizualizovat. Před tímto objevem bylo možné zkoumat zpěv pouze vlastním sluchem a zaznamenávat jej slovními nebo notovými zápisy, což bylo samozřejmě velmi subjektivní (Marler & Slabbekoorn 2004). Díky pokročilejší technice, zejména dokonalejším bioakustickým programům, je možné zkoumat funkce zpěvu na stále detailnější úrovni. Kromě již dlouho známého faktu, že zpěv slouží pro obranu teritoria a lákání partnerů, je nyní možné na základě podrobných analýz zkoumat celou řadu dalších informací, které zpěv nese (např. individualita – Petrusková et al. 2016, původ – Baker & Cunningham 1985, kvalita – Christie et al. 2004). Samotné analýzy zpěvu však nestačí, protože odhalené funkce zpěvu, či jeho struktura, je potřeba ověřit, což se běžně testuje za pomoci takzvaných playbackových experimentů.

Playbackový experiment obvykle probíhá tak, že se nahrávka vokalizace, přirozené nebo synteticky vytvořené, přehrává testovanému jedinci a zaznamenává se jeho reakce (McGregor et al. 1992). Může být prováděn v přirozeném prostředí i v laboratoři. Konkrétní design experimentů se samozřejmě liší podle toho, jaká data se v daném případě snaží získat. Tato bakalářská práce bude zaměřena pouze na pokusy prováděné na pěvcích, probíhající v přirozeném prostředí, kde je za různým účelem simulován vpád jiného samce do teritoria testovaného samce.

Pro správnou interpretaci reakcí testovaného samce na pokusnou nahrávku, je obvykle potřeba znát alespoň přibližně hranice samcova teritoria a zaznamenat i o jeho spontánní chování a zpěv před pokusem. Následně je mu přehrána upravená nahrávka zpěvu, nejčastěji ze středu teritoria nebo jeho hranice, podle typu experimentu, a sledují změny v jeho chování. Aby bylo možné reakci později analyzovat, je nutné chování samce nějak kvantifikovat. Výzkumníci si proto stanoví parametry, které v průběhu pokusu sledují a zaznamenávají. Počet stanovených kategorií chování se v jednotlivých studiích liší. Jen ojediněle je založeno na jediném parametru (např. Balaban 1988), běžně je jich však sledováno vícero (např. Osiejuk 2014). Některé parametry se napříč všemi studiemi objevují opakovaně, pro lepší orientaci dále v textu této práce uvádím v tabulce č. 1 ty z nich, jež jsou používány nejčastěji, a připojuji ke každému vysvětlivky. Výzkumníci mívají se zkoumaným druhem a jeho odezvou na napadení teritoria již nějakou zkušenost, mezi parametry se proto někdy vyskytují i specifické typy

chování pro daný druh (např. „jump-flight“ u lidnušek lučních, *Anthus pratensis*, z Petrusková et al. 2008), ty však v tabulce neuvádím.

Tabulka 1: Nejčastěji sledované parametry chování ptáků v playbackových experimentech.

Parametr	Popis
Vzdálenost od reproduktoru/atrapy	V průběhu experimentu se sleduje, v jaké vzdálenosti se testovaný pták pohybuje. Často se určí několik intervalů (např. do 1 m, 1-5 m, 5-10 m) a zaznamenává se, jak dlouho se ve které z těchto vzdáleností testovaný jedinec vyskytoval. Někdy se do analýzy zahrnuje maximální přiblížení , tedy nejkratší vzdálenost, na kterou se jedinec k reproduktoru či atrapě přiblížil.
Latence reakce	Latence reakce je doba od zahájení experimentu do chvíle, kdy pták projeví nějaký zájem o prezentovaný stimul. Obvykle se za první reakci považuje přilet jedince do oblasti, kde experiment probíhá.
Latence zpěvu	Doba od začátku experimentu po moment, kdy pták začne zpívat.
Počet zpěvů, doba strávená zpěvem	Zaznamenává se, kolikrát nebo jak dlouho pták v průběhu pokusu zpíval. Podle zaměření experimentu a druhu pěvce mohou být sledovány a počítány specifické typy zpěvů (např. tiché zpěvy).
Počet volání, doba strávená voláním	Zaznamenává se, kolikrát nebo jak dlouho pták v průběhu pokusu produkoval volání. Podle zaměření experimentu a druhu pěvce mohou být sledovány a počítány specifické typy volání.
Přelet	Zaznamenává se, kolikrát pták přeletěl nad reproduktorem/atrapou, případně kolikrát přeletoval po okolních větvích.
Nálet	Zaznamenává se, kolikrát pták proletí v těsné blízkosti atrapy/reproduktoru, aniž by došlo k fyzickému kontaktu.
Fyzický kontakt/Útok	Tento parametr je obvykle sledován jenom při pokusech s atrapou (ale výjimečně se se může objevit i u pokusů, kde je použit pouze reproduktor) a představuje dobu strávenou v přímém fyzickém kontaktu s ní (s reproduktorem) nebo počet útoků. Pták přímo zaútočí na atrapu (reproduktor) buď tak, že dojde ke krátkému kontaktu v letu, nebo se na atrapu (reproduktor) posadí a obvykle do ní klove.

Jak je patrné z tabulky č. 1, v playbackových experimentech se také někdy používá atrapa, která má představovat simulovaného konkurenta a přidává k přehrávanému akustickému stimulu i stimul vizuální. Atrapou bývá nejčastěji dermoplastický preparát (vycpanina). Někdy se používají i modely vyrobené z různých materiálů. Připojení vizuálního stimulu může nepochybně pozměnit chování samců v průběhu pokusu. Jaké konkrétní vlivy atrapa na chování ptáků v experimentech má, však zatím nebylo příliš často zkoumáno systematicky. Použití atrapy může být výhodné a může vytvářet přirozenější podmínky, také s sebou však může nést různé problémy. Ve své bakalářské práci mezi sebou porovnáám podobně zaměřené experimenty, ve kterých byla či nebyla použita atrapa. Pokusím se zjistit, jak se mezi sebou tyto experimenty liší, jaký vliv by mohla atrapa na chování ptáků a potažmo na výsledky celého pokusu mít a jak se autoři k důležitosti vizuálního stimulu staví.

2. Rozdělení experimentů podle zaměření

Playbackové experimenty jsou častým nástrojem pro zkoumání mnoha různých aspektů chování ptáků, studií je proto nepřehledné množství. Pro porovnání bylo zapotřebí okruh zúžit a zaměřit se na oblasti, kde by výsledky rešerše mohly mít nějaký přínos. Bylo by zbytečné zaobírat se experimenty, kde je atrapa logicky nezbytná, což jsou pokusy zkoumající reakci na nějaký konkrétní vizuální stimul, například jak barevnost peří vypovídá o zdatnosti jedince (Alonso-Alvarez et al. 2004) nebo zda zbarvení juvenilů vyvolává slabší agresivní reakci dospělých samců (Ligon & Hill 2009). Design experimentu je nutno podřídít cílům výzkumu, může se tedy různě výrazně lišit podle zaměření konkrétních studií. Aby bylo možné je porovnat, bylo nutné vybrat takové skupiny studií, které mají podobný design a zároveň se u nich vyskytují obě varianty – s atrapou i bez atrapy. Většina playbackových studií používá pouze stimul akustický, těch s atrapou je poměrně málo. Bylo proto potřeba zaměřit se na oblasti výzkumu, kam je směřován dostatek pozornosti, a je tedy i dostatečné množství materiálu k porovnávání. Každá z následujících podkapitol se bude věnovat jedné ze zvolených skupin studií se stejným nebo velmi podobným zaměřením.

2.1 Experimenty zkoumající vnitrodruhové agresivní signály

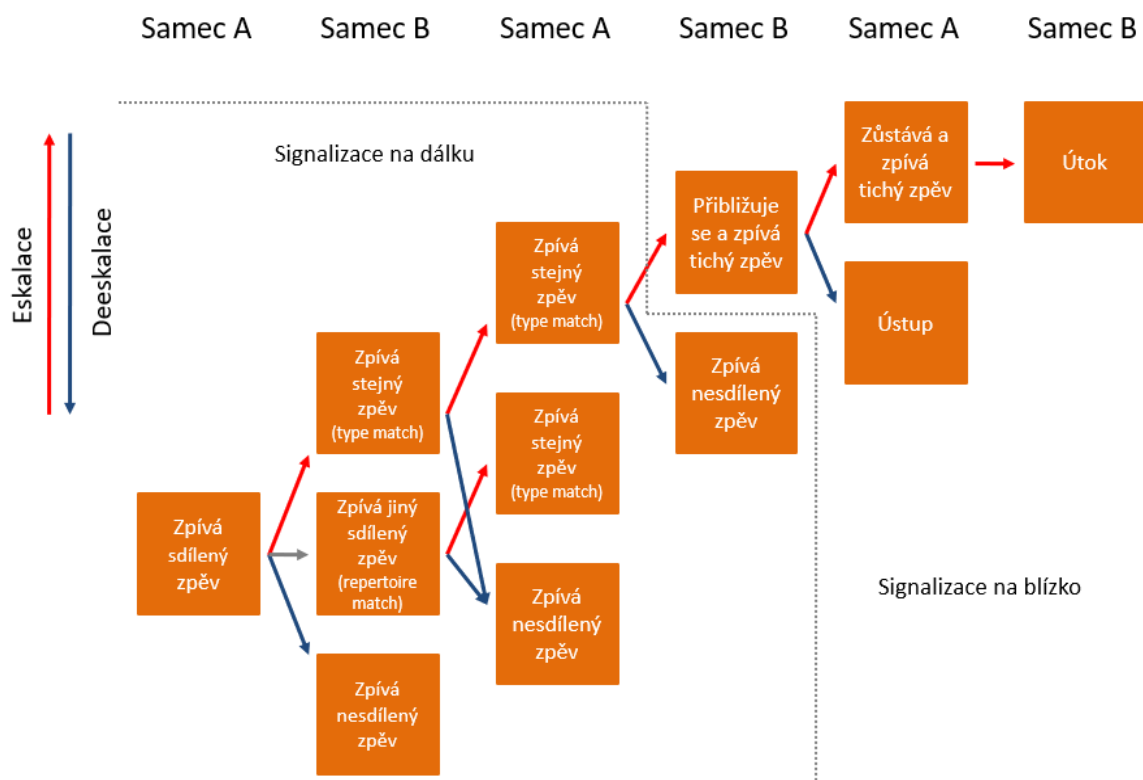
Pod pojem „agresivní signály“ zahrnují takové chování, které se projevuje při teritoriálním střetnutí dvou samců a vyjadřuje míru ochoty samce k napadení soupeře. V průběhu střetu může docházet k eskalaci konfliktu pomocí prezentování signálů, jež vyjadřují stále větší míru agresivity vysílajícího jedince. Agresivní signály se mohou mezidruhově lišit, ale některé jsou pravděpodobně společné pro řadu druhů. Za obecněji přijímané vokální agresivní signály lze považovat například „song type matching“ (samec odpovídá na zpěv soupeře stejným typem zpěvu), „repertoire matching“ (samec odpovídá na zpěv soupeře jedním z typů zpěvů, který mají oba ve svém repertoáru), „overlapping“ (samec zpívá ve stejnou chvíli, jako jeho soupeř) a „song type switching“ (samec rychleji střídá typy zpěvů) (Hyman 2003, Searcy & Beecher 2009). Dále uvedu několik příkladů agresivních signálů u různých druhů. U strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*) a mokřadních (*M. georgiana*) (Searcy et al. 2006, Ballentine et al. 2008), lesňáček modrohřbetých (*Setophaga caerulescens*) (Hof & Hazlett 2010) a pravděpodobně i u vícera dalších druhů je agresivním signálem zpěv s nízkou amplitudou (tzv. tichý zpěv, „soft song“). U budníčků menších (*Phylloscopus collybita*) (Linhart et al. 2013) a zvonohlíků zahradních (*Serinus serinus*) (Funghi et al. 2015) je agresivní vyladění signalizováno zvýšeným tempem produkce slabik („syllable rate“).

U mnou dohledaných studií, které zkoumají agresivní signály u pěvců před rokem 2006, se jako stimul používal pouze playback. Jako jeden z hlavních parametrů určující agresivitu se u těchto prací často měřilo přiblížení samce k reproduktoru (Krebs et al. 1981, Vehrencamp 2001, Beecher & Campbell 2005, Anderson et al. 2005). Právě v roce 2006 se však objevila myšlenka, že signály dosud považované za agresivní, mohou být stejně tak signály submisivními (Searcy et al. 2006). Submisivní signály se totiž také objeví při agonistických (útočných a obranných) situacích ve zvýšené míře oproti běžným situacím. Aby mohl být signál skutečně považován za agresivní, je tedy potřeba nejen aby se objevil v agresivním kontextu, ale aby také předcházel opravdu agresivnímu chování jedince, který tento signál vysílá (Searcy et al. 2006). Searcy a Beecher (2009) ve svém review stanovili tři kritéria, která musí signál splnit, aby mohl být považován za agresivní: 1) signál se objevuje v agresivním kontextu ve zvýšené míře (kritérium kontextu), 2) signál předpovídá eskalaci agresivního chování vysílajícího jedince (kritérium predikce), 3) příjemce na signál reaguje (kritérium odpovědi).

Jednoznačným ukazatelem agresivity je útok a pouze signály, které útoku předcházejí a předpovídaly ho, mohou být brány jako spolehlivé ukazatele agresivní motivace (Hof & Podos

2013). Jak jsem ale již zmiňovala, v dřívějších studiích se používal pouze playback, což znamená, že testovaní jedinci neměli žádný objekt, na který by mohli zaútočit. Problémem takových studií tedy je, že míru agresivity bylo možné určit jen z méně přímých ukazatelů, jako je sledování vzdálenosti samce od reproduktoru v průběhu pokusu (Searcy et al. 2006). Dalším problémem, na který studie agresivního chování narážejí, spočívá v tom, že se signalizování a přímá agrese sledují v jednom časovém úseku, ve kterém se oba typy chování mohou překrývat a přicházet v různém pořadí. Signály, které by podle autorů měly být výhrůžné a demonstrovat ochotu k útoku, se tedy mohou vyskytovat i po samotném projevu agrese, který měly správně předpovídat. Oba tyto problémy řešil ve své studii Searcy et al. (2006) a přišel s designem experimentu, který by měl zajistit jejich eliminování. Autoři studie do teritoria testovaného jedince umístili reproduktor a atrapu, zpočátku zakrytou látkou. Nejdříve přehráli jednu minutu zpěvu, poté bylo pět minut ticho a na jeho konci byla odkryta atrapa, následoval další playback trvající dvě minuty. Pokus byl ukončen ve chvíli, kdy samec zaútočil na atrapu, nebo pokud se útok nedostavil do dovršení dvaceti minut od jeho začátku. Atrapa poskytla možnost přímých útoků, a tedy i možnost jednoznačně demonstrovat agresivitu. Časové oddělení mezi fází, kdy mohl samec vysílat agresivní signály a fází, kdy mu bylo umožněno přímo projevit agresivitu skrze útoky, zajistilo, že sledované signály vždy předcházely chování, které měly předpovídat. Tento design experimentu byl následně převzat u dalších studií zabývajících se stejnou problematikou (Ballentine et al. 2008, Hof & Hazlett 2010, Baker et al. 2012, Hof & Podos 2013) a někteří z autorů se také přidávali ke kritice dříve běžných postupů a parametrů a zdůrazňovali důležitost vizuálního stimulu v podobě atrapy, na kterou mohou být směřovány útoky.

Searcy a Beecher (2009) upozornili, že signály jako je například „song type matching“ a „song type switching“ sice spolehlivě nepredikují přiblížení k reproduktoru nebo útok (běžné parametry pro měření agresivity), ale že i přesto mohou být spolehlivými agresivními signály, jež ovšem mohou stát na začátku hierarchie signalizačního systému. Mohou fungovat jako varování před další eskalací agresivity ze strany vysílajícího v počáteční fázi konfliktu. Pokud soupeř toto varování nebere vážně a pokračuje v konfliktu, měla by přijít na řadu další silnější varování a pokud se ani potom žádný ze soupeřů nestáhne, tak by mělo dojít k útoku (viz Obrázek 2). Akçay et al. (2013) se snažili ověřit, jestli tato hierarchie signálů skutečně funguje a jestli je „song type matching“ varovným signálem předpovídajícím další eskalaci u strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*). V experimentu byl nejdříve z hranice teritoria přehrán playback, který byl sestaven ze zpěvu, jež má daný jedinec v repertoáru a bylo mu tedy



Obrázek 2: Schéma interakce dvou sousedících samců strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*). Upraveno podle Searcy & Beecher (2009).

umožněno odpovídat stejným typem zpěvu. Pak stupňovali konflikt tím, že přehrávali stejný playback ze středu teritoria, kde byla umístěna atrapa. Předpokládali, že na začátku by měl samec odpovídat stejným typem zpěvu, potom by měl následovat tichý zpěv a mávání křídlů, které je u tohoto druhu známkou agresivity, a nakonec útok. Samci, kteří odpovídali stejným typem zpěvu, ve většině případů buď dále pokračovali v eskalaci konfliktu přes tichý zpěv a mávání křídlů až k útoku, nebo pokud si to rozmysleli, tak přestali stejným typem zpěvu odpovídat a stáhli se, což potvrzuje formulovanou hypotézu. Tedy i „song type matching“ a další signály mohou být spolehlivými agresivními signály, které ale stojí na začátku eskalace konfliktu. Pro ověření jejich spolehlivosti je zapotřebí použít odpovídající design experimentu, který eskalaci konfliktu simuluje od počáteční fáze až po fázi, kdy dochází k útoku na atrapu a jsou ověřeny agresivní úmysly samce.

Pokud agresivní signály opravdu vyjadřují ochotu konflikt eskalovat a v případě nutnosti zaútočit, dalo by se předpokládat, že bude samec tyto signály vysílat více v situaci, kdy svého protivníka nejen slyší, ale i vidí (Akçay et al. 2011). Přítomnost atrapy by tedy měla zvýšit četnost takových signálů. To se snažili ověřit Akçay et al. (2011) ve studii na strnadcích

zpěvných. Na každém z testovaných samců provedli dva totožné pokusy, lišící se pouze přítomností atrapy v jednom z nich. Ze třinácti otestovaných samců zaútočili na atrapu pouze tři. Z takto malého počtu dat nebylo možné vyvodit žádné závěry. Avšak samci, kteří útočili, také častěji zpívali tiché zpěvy a častěji mávali křídly. Tyto dva druhy chování byly v předchozích studiích vyhodnoceny jako nejspolehlivější agresivní signály u strnadců (Searcy et al. 2006, Ballentine et al. 2008). Atrapa v tomto případě umožnila samcům zaútočit, ale nejspíš kvůli nevhodně vytvořeným podmínkám při experimentu k mnoha útokům nedošlo. Podrobněji se této studii budu věnovat v kapitole Porovnání v rámci druhů.

Ne vždy je atrapa k vyvolání útoku potřeba. Například budníčky menší nepřítomnost viditelného nepřítele nezastaví. Linhart et al. (2013) na tomto druhu zkoumali, zda zrychlení zpěvu (zkrácení mezer mezi slabikami) značí agresivitu. Byli si vědomi toho, že se doporučuje použít atrapu při zkoumání agresivních reakcí, přesto ji však sami nepoužili, a to právě z toho důvodu, že budníčky útočí bez problému i na reproduktor a takové útoky jsou u nich velmi podobné útokům na atrapu. Zároveň jsou budníčky natolik útoční, že jsou schopni atrapu rychle zničit (Linhart et al. 2013).

Útok je tedy zásadní pro určení spolehlivosti agresivních signálů, protože je jednoznačným ukazatelem agresivity (Hof & Podos 2013). U mnoha druhů je pro vyvolání útoku nezbytné při pokusech použít atrapu (např. strnavec zpěvný – Searcy et al. 2006, lesňáček modrohřbetý – Hof & Podos 2013), ale jsou i takové druhy, které jsou ochotny útočit na reproduktor (např. budníček menší – Linhart et al. 2013, pipilo rudooký, *Pipilo erythrophthalmus* – Nelson & Stoddard 1998) a v takovém případě může být výhodné atrapu vynechat. Pomocí experimentů, které simulují celý průběh konfliktu od počátečních fází, lze ověřit i spolehlivost signálů, které se objevují v časně fázi konfliktu a nepředpovídají tedy přímo útok, ale další eskalaci, která následně k útoku může vést.

2.2 Experimenty zkoumající mezidruhovou agresivitu

Teritoriální ptáci typicky brání svoje teritorium proti vpádům jiných jedinců vlastního druhu, ale jenom zřídka reagují na vetřelce z řad jiných druhů. Když už se taková mezidruhová agresivita objeví, může to být způsobeno dvěma hlavními příčinami. Jednou z nich může být špatné rozpoznání druhu (Orians & Willson 1964). Jedinec zkrátka nepozná, že se jedná o jiný druh a zaútočí na něj jako na druh vlastní. Pěvci se mohou rozpoznávat podle akustických (zpěvu), nebo vizuálních signálů (zbarvení a dalších tělesných znaků), nebo kombinace obojího (Cody 1969). Pokud je u dvou druhů vyvolávána agresivní reakce podobnými signály (např. je

silným spouštěčem reakce výrazně žluté opeření na hlavě), protože mají tyto druhy společný původ (jsou si příbuzné), nebo konvergují, nebo tuto podobnost způsobila náhoda, je zvýšená šance, že bude na území obývaném oběma druhy k záměnám docházet (Murray 1971). V tomto případě není agresivita adaptivní a selekce nejspíš povede k jejímu omezení (Murray 1971). Druhou příčinou mezidruhové agresivity, tentokrát adaptivní, může být kompetice o zdroje (Orians & Willson 1964). Jedinci jiného druhu obvykle neznamenají pro samce žádnou hrozbu v oblasti páření, ale mohou využívat stejné omezené zdroje, takže potřeba zajistit jejich dostatek povede k selekčnímu zvýhodnění agresivního chování vůči jedincům tohoto druhu (Orians & Willson 1964).

U studií zabývajících se mezidruhovou agresivitou, které použily pouze playback bez atrapy, jsou povětšinou hodnoceny běžné parametry jako je latence reakce, maximální přiblížení, čas strávený v různých vzdálenostech, počet zpěvů a volání nebo doba jejich produkce (Catchpole 1977, Reed 1982, Robinson & Terborgh 1995, Freeman & Montgomery 2015). Někdy je zaznamenávána dokonce pouze vzdálenost od reproduktoru a latence reakce (Jankowski et al. 2010). Trochu výjimkou je studie Martin et al. (1996), ve které chování sledovali podrobněji a použili šestnáct různých parametrů. Později byl tento počet zredukován na pět nejrelevantnějších a dále používali jen tyto: maximální přiblížení, počet letů, latence reakce, počet zpěvů, počet přezpívání playbacku (Martin & Martin 2001). Obě uvedené studie jsou neobvyklé také velmi krátkým časovým rozestupem mezi jednotlivými playbacky. Jedincům lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*) a tyranovce malinkého (*Empidonax minimus*) pouštěli tři různé nahrávky: vlastního druhu, druhého zkoumaného druhu a kontrolního druhu (sýkory černohlavé, *Poecile atricapillus*). Každý z playbacků trval minutu, přehrávány byly v náhodném pořadí a mezi nimi byl rozestup pouhé tři minuty. Takto krátká doba mezi jednotlivými stimuly může způsobit, že reakce na později prezentované stimuly bude ovlivněna těmi předchozími. Takovéto ovlivnění předchozím stimulem testovali Petrusková et al. (2008). V této studii zkoumali, zda může u lindušek lučních vybuzení ze simulované interakce s jedincem vlastního druhu zapříčinit reakci na jinak neutrální stimul v podobě jiného druhu a jestli bude případná reakce silnější na příbuzný druh (lindušku lesní) než na nepříbuzný (budníčka většího, *Phylloscopus trochilus*). Při pokusech byla použita jedna upravená nahrávka a jedna atrapa za každý z tří prezentovaných druhů. Zjistili, že lindušky běžně nereagují ani na příbuzný ani na nepříbuzný druh. Pokud však jako první proběhl simulovaný vpád vlastního druhu a brzy potom (po třech minutách) následoval playback a odhalení atrapy příbuzného nebo nepříbuzného druhu, tak byl testovaný jedinec natolik vybuzen k agresivitě z předchozího

konfliktu, že reagoval i na tyto stimuly. Větší agresivitu projevoval k příbuznému druhu než k nepříbuznému, v tomto případě hrála pravděpodobně větší roli vzhledová podobnost obou lindušek (podobnost ve zpěvu není tak velká). Atrapa, která byla za normálních okolností (asi hlavně díky zpěvu) rozpoznána jako jiný druh a nechána bez povšimnutí, se náhle stala, díky své vzhledové podobnosti obou druhů, terčem útoků. Je patrné, že zvolení správného pořadí pokusů a dostatečný časový rozestup mezi nimi jsou velmi důležitými faktory, které zajišťují, aby chování ptáka zůstalo předchozími pokusy neovlivněno.

Martin et al. (1996) a Martin a Martin (2001) si byli možného ovlivnění vědomi, přesto však krátké rozestupy zvolili, protože podle vlastních pozorování a pokusů usoudili, že v případě jimi zkoumaných druhů je rozestup tří minut dostatečný. Je však možné, že krátké rozestupy výsledky pokusu přece jen trochu ovlivňovaly, protože v pozdější ze zmíněných studií design pozměnili. Pro větší jistotu přehrávali nahrávku vlastního druhu vždy až jako poslední, jelikož ta obvykle vyvolá nejsilnější reakci, a tak je v tomto ohledu nejnebezpečnější pro ovlivnění dalších pokusů (Martin a Martin 2001). Obvyklejší jsou však rozestupy v řádu desítek minut (např. Prescott 1987), přes několik hodin (např. Sedláček et al. 2006) až po několik dní (např. Jones et al. 2016).

Prescott (1987) se rozhodl použít pouze akustický stimul, protože tyranovec olšový (*Empidonax alnorum*) a vrbový (*E. traillii*) brání své teritorium převážně jenom zpěvem, a navíc jsou oba druhy vzhledově téměř totožné (Prescott 1987), takže by zapojení vizuálního stimulu mohlo spíše uškodit. Přesto se mezi sledovanými parametry objevil i útok. Ten je v článku ale definován jako výhružné chování (threat display) ve vzdálenosti do čtvrt metru od reproduktoru. Dle mého názoru se toto chování za útok označit nedá. Samci v tu chvíli možná byli dostatečně motivováni k tomu, aby skutečně zaútočili, pokud by viděli věrohodného původce zpěvu, ale bez přítomnosti viditelného nepřítele zůstali, zdá se, pouze u hrozeb. Popsané chování se ani mnohokrát v průběhu experimentů nevyskytlo (v 9 z 98 pokusů), možná právě z důvodu chybějícího vizuálního stimulu.

Ve většině studií s atrapou se přidávají další parametry nad rámec těch používaných v experimentech bez atrapy. Mezi tyto parametry patří nejčastěji přelet, nálet a fyzický kontakt, případně i výhružné chování (Gill & Lanyon 1964, Sedláček et al. 2004, Uy et al. 2009, Reif et al. 2015, Jones et al. 2016). Lze však narazit i na nedávno publikovanou studii, kde je i přes přítomnost atrapy jediným sledovaným parametrem největší přiblížení (Johnson et al. 2018). Obvykle bývá atrapa u experimentů zabývajících se mezidruhovou agresivitou viditelná po celou dobu přehrávání přidružené nahrávky (Gill & Lanyon 1964, Sedláček et al. 2004,

Uy et al. 2009, Reif et al. 2015), pouze v jednom mnou nalezeném případě byla v první části playbacku skryta pod látkou a odhalena až po několika minutách (Jones et al. 2016).

Jako atrapy u studie Petrusková et al. (2008) nebyly použity vycpaniny (ty jsou používány v experimentech nejčastěji), ale vytvořené modely z bavlny a papíru, vycpané a namalované podle vzhledu skutečných jedinců. Zbarvení pravděpodobně neodpovídalo zcela přesně (například UV spektrum použitých barev), přesto však atrapy vyvolávaly bez problému agresivní reakci u všech tří zkoumaných druhů (Petrusková et al. 2008). Ač by použití vycpanin bylo jistě vhodnější pro vytvoření přirozenějších podmínek, zdá se, že i takovýto vytvořený model může být dostačujícím vizuálním stimulem, a to i při rozpoznávání dvou podobných druhů (v kombinaci se zpěvem). To podporuje i studie Jones et al. (2016), při které používali atrapy vyrobené ze dřeva. Byly ručně vyřezány do tvaru těla zkoumaných druhů lesňáčků a nabarveny barvami, jejichž spektrum bylo blízké skutečnému zbarvení ptáků. Temeno a náprsenka byly pokryty skutečným peřím, aby byl model realističtější. I v jejich případě ptáci na atrapu útočili a dokázali druhy rozeznat. Zmiňují, že skutečná vycpanina by pravděpodobně mohla vyvolat silnější agresivní reakce, ale že i jejich model byl pro účely experimentu dostačující (Jones et al. 2016).

Pokud chceme dokázat, že existuje agresivita mezi dvěma druhy, mělo by být umožněno agresivitu v pokusech skutečně prokazatelně projevit. Jak je pojednáno v předchozí kapitole o agresivních signálech, tak jediným spolehlivým ukazatelem agresivity je útok, proto by i v těchto experimentech bylo použití atrapy v tomto ohledu vhodné. V případě experimentů bez atrapy není umožněna přirozená závěrečná fáze konfliktu, kdy samec vetřelce vyhání, pronásleduje a případně na něj útočí (Catchpole 1977). Nicméně ochota samce soupeře hledat v okolí reproduktoru může jeho motivaci k agresivitě celkem vystihovat, tudíž lze i parametry jako zdržování se v určité vzdálenosti od reproduktoru považovat za poměrně vypovídající (Catchpole 1977).

Vypadá to, že se klade čím dál větší důraz na důležitost vizuálního stimulu a že v případě mezidruhové agresivity se také v poslední době atrapa častěji používá, protože všechny mnou dohledané práce s atrapou, kromě jediné (Gill & Lanyon 1964), byly publikovány od roku 2004 dál.

2.3 Experimenty testující schopnost rozpoznávat známé a neznámé jedince

V této kapitole se budu zabývat takzvanými neighbour-stranger experimenty. Tímto termínem se označují pokusy zkoumající schopnost pěvců rozlišit mezi lokálními a cizími jedinci (Moser-Purdy & Mennill 2016). Pro samce je výhodné, aby rozeznal jedince, jejichž teritoria přiléhají k jeho vlastnímu, protože když se hranice mezi jejich teritorií stabilizuje a sousedící samci tuto hranici respektují, je již zbytečné na ně výrazně reagovat a ztrácet tak energii, kterou lze využít například na zahánění dalších konkurentů, lákání partnera, hledání potravy a podobně (Temeles 1994). Jev, kdy k sobě samci ze sousedících teritorií neprojevují tolik agresivity jako k samcům neznámým, se označuje jako „dear enemy“ efekt. Jako první tento pojem popsali Fisher (1954) a od této doby byl pozorován u mnoha druhů ptáků (shrnuje Ydenberg et al. 1988, Lambrechts & Dhondt 1995, Moser-Purdy & Mennill 2016).

Průběh pokusů bývá u těchto studií velmi podobný. Na jednom jedinci jsou provedeny dva pokusy – při jednom se samci přehrává zpěv „sousedů“ (neighbour), při druhém se přehrává zpěv „cizinců“ (stranger). Oba stimuly jsou přehrávány z hranice teritoria, které obývá souseď z použité nahrávky. Jedinec druhu, u kterého se dear enemy efekt projevuje, se k sousedovi zpívajícímu z jeho vlastního teritoria chová méně agresivně než k cizinci, který zpívá ze stejného místa, protože známý jedinec pro něj nepředstavuje takovou hrozbu (Stoddard 1996). Tímto způsobem lze dokázat, že samci rozeznají známé jedince od neznámých.

Obdobné pokusy jsou prováděny i ve studiích zaměřených na rozlišování konkrétních jedinců (Wunderle 1978, Stoddard et al. 1991, Lovell & Lein 2005). Kromě pokusů z hranice se simulovaným souseďem provádějí další pokusy, při kterých jsou nahrávky přehrávány ze strany opačné nebo ze středu teritoria (Falls & Brooks 1975). Souseď se tedy ozývá ze „špatné“ strany, kde není jeho teritorium, čímž narušuje ustálený pořádek a ohrožuje teritorium testovaného samce. Jestliže samec na souseďa, který zpíval ze „správné“ hranice reagoval mírněji, ale vyhání ho stejně razantně jako jiné vetřelce, pokud souseď zpívá ze „špatné“ strany teritoria, je zjevné, že je schopen přiřadit konkrétního jedince ke konkrétnímu místu a že je tedy schopen mezi jednotlivci rozlišovat (Stoddard 1996).

Jako „sousedé“ se označují samci, jejichž teritoria přiléhají k teritoriu testovaného jedince nebo jsou v jeho těsné blízkosti. Jako „cizinci“ se označují ti, kteří buď nemají vlastní teritorium, nebo obývají teritorium dostatečně vzdálené od teritoria pozorovaného samce, aby jejich setkání bylo nepravděpodobné (Briefe et al. 2008, Searcy et al. 1981). Minimální vzdálenost, ze které pocházejí nahrávky cizinců, se v jednotlivých studiích může výrazně lišit (265 m – Yoon et al. 2012, 2 km – Moser-Purdy & Mennill 2016, 10 km – Skierczynski 2007,

19,3 km – Wunderle 1978). Studií zabývajících se problematikou neighbour-stranger vyšlo mnoho a patří mezi ně i jedny z nejstarších studií využívajících playbackové experimenty (Weeden & Falls, 1959). Ze studií, které jsem dohledala (přes 30 studií), prezentují všechny, až na jednu (Yoon et al. 2012), pouze akustický stimul. Objevují se stejné parametry jako u většiny experimentů, kde je použit jenom reproduktor. Nejčastěji vyhodnocovanými jsou vzdálenost od reproduktoru, latence reakce, maximální přiblížení, počet přeletů, počet zpěvů a volání (např. Hansen 1984, Ackay 2010, Molles 2001).

Hyman a Huges (2006) zkoumali, zda se síla reakce samce na sousedy liší v závislosti na míře agresivity jednotlivých sousedů. Tuto míru agresivity stanovují pomocí playbackových experimentů, při kterých je pouze přehráván zpěv a sledují dva parametry, a to počet zpěvů a průměrnou vzdálenost od reproduktoru. Průměrná vzdálenost od reproduktoru by podle nich měla být dostatečně spolehlivým parametrem pro určení síly agresivní reakce. Odkazují se při tom na data ze studie Searcy et al. (2006), která ukazují, že když se samec zdržoval průměrně blíže k reproduktoru v průběhu pokusu, signifikantně to předpovídalo jeho budoucí útok na atrapu. Searcy et al. (2006) v této práci však právě takový přístup celkem kritizují a vzdálenost k reproduktoru považují za slabý ukazatel agrese. Sami zavádějí design experimentu s atrapou z důvodu, že v pokusech bez atrapy není umožněno útočit a agresivní záměr tak prokázat (více v kapitole Experimenty zkoumající vnitrodruhové agresivní signály).

Jedinou studií, kde byla použita atrapa, provedli Yoon et al. (2012) na dvou populacích lesňáčků žlutočelých (*Vermivora celata*). Zkoumali, zda je agresivita variabilní v závislosti na tom, jak moc je prostředí konkurenční. V Kalifornské populaci, kde je hustota osídlení prostředí lesňáčky vysoká, a tedy i vysoká konkurence, zjistili vyšší agresivitu vůči sousedním jedincům než vůči jedincům cizím. Denzita v Aljašské populaci není moc vysoká, prostředí není tolik konkurenční, a tak i agresivita byla nižší a projevoval se zde i efekt dear enemy. V textu je řečeno, že byla při pokusech použita vycpanina, pravděpodobně pouze jedna pro všechny pokusy, nicméně kvůli nedostatku informací to nemohu říct s jistotou. Není připojeno žádné zdůvodnění, proč se pro použití atrapy rozhodli. Sledovány byly pouze parametry, které je možné sledovat i u pokusu pouze s reproduktorem. Těmito parametry byla latence reakce, počet volání a zpěvů, počet letů ve vzdálenosti 0-2 m a 2-5 m od stimulu a doba strávená do dvou metrů od stimulu. Je možné, že atrapa měla vliv na chování ptáků, nicméně bez porovnání s pokusem bez atrapy a bez komentáře autora to nelze posoudit.

Podle faktu, že většina prací na téma neighbour-stranger je prováděna bez atrapy a že se ve studiích tohoto typu o jejím použití ani nijak nediskutuje, lze usoudit, že výzkumníci nepovažují přítomnost atrapy v tomto typu experimentu za podstatnou. Atrapa by možná mohla

agresivní reakci zesílit, ale rozdíl mezi reakcemi na sousedy a cizince je zřejmě dostatečný i bez její přítomnosti. Použití atrapy by tedy pravděpodobně přinášelo zbytečné komplikace. Zde by navíc bylo pravděpodobně vhodnější použít dvě různé vycpaniny pro playback souseda a pro playback cizince, obzvláště pokud by se pokusy konaly krátce po sobě. Stejný vzhled soupeře by jinak mohl mít určitý dopad na chování testovaného jedince. I v případě dvou různých atrap by mohl mít jejich vzhled vliv na agresivní reakci jedince. Například samci sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) reagovali silněji na zpěv sousedů, kterým bylo několik dní před pokusem vylepšeno UV zbarvení peří, než na cizí samce, u nichž zbarvení neznali (Poesel et al. 2007). Na zpěv sousedů, kterým bylo UV zbarvení zhoršeno, reagovali podobně jako na zpěv cizinců (Poesel et al. 2007). Z toho lze soudit, že si samci stihli během pár dní zapamatovat změnu ve zbarvení svých sousedů (vypovídajícím o jejich zvýšeném nebo sníženém reprodukčním potenciálu) a spojit si jej se zpěvem konkrétních sousedů. Přestože při playbackovém experimentu svého souseda neviděli, reagovali odlišně v závislosti na zapamatované změně zbarvení (a tedy i reprodukčního potenciálu). Pakliže jsou samci schopni zapamatovat si odlišnosti ve vzhledu svých sousedů, mohla by je neodpovídající atrapa zmást a jejich reakci ovlivnit.

2.4 Experimenty zkoumající geografickou variabilitu ve zpěvu

Do této kapitoly zahrnují jak experimenty zabývající se geografickou variabilitou obecně, tak i ty, které se zaměřují na dialekty. Běžně je mezi populacemi změna variant zpěvu daného druhu pozvolná, v případě dialektů je však mezi nimi ostrá hranice. Co se týká designu experimentu a atrapy, jsou na tom studie zabývající se významem odlišností ve zpěvu mezi populacemi podobně, jako studie zkoumající vztah „neighbour-stranger“. Obvykle je prezentován pouze akustický stimul (Harris & Lemon 1974, Thompson & Baker 1993, Nelson & Soha 2004, Hamao 2016), atrapa se objevuje ojediněle (Turčoková et al. 2011). Nejčastějšími parametry ve studiích bez atrapy jsou opět vzdálenost od reproduktoru, maximální přiblížení a počet zpěvů a volání. Dále také počet letů, latence reakce a latence zpěvu.

Někteří autoři se spoléhají dokonce pouze na vzdálenost k reproduktoru (Balaban 1988, Searcy et al. 1997, Hamao 2016), což ovšem nemusí být vždy důvěryhodným ukazatelem síly reakce, jak se ukazuje například ve studii Milligan a Verner (1971), kde samci strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) reagovali na vlastní dialekt zvýšeným počtem zpěvů a letů, avšak přibližovali se více při přehrávání cizího dialektu. V téže studii

zároveň narazili na stejný problém, který jsem pospala již dříve v této práci, a to na problém nedostatečných časových rozestupů mezi prezentací jednotlivých stimulů. Mezi pokusy zařadily odstup pouhých pěti minut, což způsobilo, že bylo chování samců v druhých a třetích pokusech ovlivněno pokusy předchozími (Milligan & Verner 1971). Ani rozestup deseti minut nebyl u tohoto druhu dostatečný a vybuzení z prvního pokusu ovlivnilo chování při dalším pokusu (Baker et al. 1981).

Ve studii, kde byla použita atrapa (Turčoková et al. 2011) byly oproti experimentům bez atrapy sledovány navíc počty náletů a fyzických kontaktů. Vycpanina slavíka modráčka (*Luscinia svecica*) byla zbavena barevné skvrny pod krkem, protože se barva skvrny mezi dvěma zkoumanými poddruhy liší a zde bylo záměrem zjistit reakci na odlišnost ve zpěvu, takže ovlivnění vzhledem bylo nežádoucí. Samci považovali jedince z druhého poddruhu za hrozbu, jež nevyžaduje zvlášť silnou agresivní reakci. Samci poddruhu *svecica* mohli vyhodnotit simulované soupeře poddruhu *cyanecula* jako drobnější jedince, protože charakteristiky zpěvu frekvenčně odpovídali spíše menším jedincům tohoto poddruhu. Problému se však použitím atrapy předešlo, protože umožnila testovaným jedincům ověřit si tělesnou velikost soupeře vizuálně (Turčoková et al. 2011).

I zde se potvrzuje, že převládají experimenty prováděné bez atrapy a že s atrapou přibývá další chování, které je možné pozorovat, a to především fyzický kontakt. Atrapa samcům zároveň umožnila ověřit velikost soupeře.

3. Porovnání v rámci druhů

Jednotlivé druhy se při teritoriálních střetech chovají trochu odlišně. Některé jsou víc plaché, jiné agresivnější, každý používá trochu jiné signály a tak dále. Porovnání v rámci druhu by mělo pomoci odfiltrovat odlišnosti v reakci mezi druhy a díky tomu přinést možnost porovnat vliv atrapy konkrétněji podle uvedených dat. Sesbírala jsem proto data z jednotlivých studií prováděných na několika nejčastěji zkoumaných druzích a pokusila jsem se je mezi sebou porovnat. Bohužel to však nebylo možné, a to z několika důvodů. Na jednom druhu se obvykle nedělá podobný experiment mnohokrát, takže je počet studií jednoho typu dosti omezený. Jak je patrné z předchozích kapitol, pokusy s atrapou se v některých typech experimentů objevují jen ojediněle. Porovnání napříč různými typy experimentů není moc dobře možné zase z důvodu, že prezentují jiné stimuly a probíhají jinak, takže výsledná data nejsou srovnatelná kvůli množství působících faktorů. Samci může být například přehráván jeho vlastní zpěv (např. Krebs et al. 1981) nebo zpěv nějakého jiného samce (např. Byers 2017) a tito jiní samci mohou

být z různě vzdálených teritorií. Někdy je přehráván spontánní zpěv se všim všudy (např. Anderson et al. 2007), jindy je vybrán třeba jen jeden typ zpěvu (např. Beebe 2004, Anderson et al. 2007). Nahrávky se také různě upravují a přehrávají se po jinak dlouhou dobu. Atrapy mohou jinak vypadat a reprezentovat jinak silné jedince. Někde je atrapa přítomna od začátku pokusu (např. Järvi et al. 1980), jinde je zakryta po určitou dobu látkou (např. Searcy et al. 2006) a jinde je po určité době přinesena (např. Ballentine et al. 2008). Všechny tyto a další menší i větší rozdíly dohromady způsobují problém s porovnáváním, protože mohou mít na chování samců v průběhu experimentu zásadní vliv. Největší překážkou je však odlišnost parametrů a neuvádění všech dat. Jsou sice parametry, které se sledují velmi často, ale v již značně redukovaném počtu použitelných studií se zřídka našly vícečetné shody. I když autoři dané parametry v průběhu experimentu sledují, všechna sesbíraná data někdy vůbec neuvádějí, nebo jsou jen zahrnuta do mnoharozměrných analýz (nejčastěji PCA) a nelze tedy případné rozdíly v chování samců v přítomnosti respektive absenci atrapy odhalit.

4. Experimenty s atrapou i bez atrapy na stejných jedincích

V případě totožných experimentů může být případný rozdíl v chování mezi pokusy s atrapou a bez atrapy dán kromě přítomností vizuálního stimulu také osobnostními charakteristikami samců (Akçay et al. 2014) pokud by vzorek testovaných jedinců nebyl dostatečně velký, aby tyto odchylky vybalancoval. Ideální by proto bylo zkoumat vliv atrapy na stejných jedincích. Jeden takový experiment byl proveden na strnadcích zpěvných. Je to studie Akçay et al. (2011), již zmíněná v kapitole o experimentech zkoumajících agresivní signály. Každý ze samců byl testován dvakrát, jednou s atrapou a jednou bez atrapy. Jinak byly pokusy prováděny zcela stejně. Pořadí pokusů s a bez atrapy bylo náhodné a rozestup mezi nimi byl minimálně tři dny. Atrapou byla vycpanina připevněná v průběhu experimentu k reproduktoru, který stál na stativu uprostřed teritoria. Fakt, že zaútočili jenom tři samci ze třinácti, příliš nesvědčí hypotéze, že by zviditelnění nepřítele přineslo zásadní rozdíl v ochotě samců útočit. Nicméně zde byl nízký počet útoků způsoben pravděpodobně právě nevhodným umístěním reproduktoru a autoři jej vysvětlují ve své další studii (Akçay et al. 2013). Problém spatřují v umístění atrapy přímo na reproduktor (viz Akçay et al. 2011) nebo na stojan nad reproduktorem (viz Searcy et al. 2006). V obou případech byl reproduktor velký a nápadný a poměrně málo samců bylo ochotno na atrapu útočit (23 % a 21 %). Výrazně ochotnější (65 %) byli samci k útokům v situaci, kdy byl použit malý nenápadný reproduktor a atrapa byla

upevněna na větev stromu nebo keř (viz Akçay et al. 2013). Přirozenější podmínky pokusu vyústily ve větší ochotu samců na simulovaného soupeře reagovat.

Atrapa sice v pokusech ve studii Akçay et al. (2011) nevyvolala velké množství útoků, ale její přítomnost ovlivnila další chování samců. V pokusech s atrapou samci víc zpívali tiché zpěvy (za minutu průměrně $2,05 \pm 2,12$ oproti $0,37 \pm 0,87$ bez atrapy), jež jsou u strnadců považovány za agresivní signály nejspolehlivěji předpovídající útok. Zároveň, protože jsou tiché, jsou používány na krátkou vzdálenost, a tudíž lze předpokládat nárůst jejich počtu, když samec svého soupeře vidí. O něco častěji mávali křídly (za minutu průměrně $3,90 \pm 4,25$ oproti $1,71 \pm 2,17$ bez atrapy), což je vizuální agresivní signál, který může být efektivní pouze pokud ho sok může vidět. Méně zpívali hlasité zpěvy (za minutu průměrně $2,21 \pm 0,47$ oproti $3,86 \pm 0,44$ bez atrapy) a zdržovali se v průběhu playbacku delší dobu do metru od reproduktoru (průměrně 66 % času oproti 33 % času bez atrapy). Zde právě nejspíš hrála roli osobnost samců. Samci, kteří byli odvážnější, zaútočili na atrapu i přes podezřelé podmínky, bojácnější samci se zaútočit neodvážili. Přesto byla atrapa nezpochybnitelným cílem, usměrnila pozornost samců na sebe a možná i vyvolala větší agresivní odezvu, což vedlo k tomu, že se samci (i ti bojácnější) pohybovali výrazně více času v její blízkosti. Je pochopitelné, že se samci v pokusech bez atrapy nezdržovali tak blízko, protože v místě, odkud zpěv vycházel stál pouze velký podezřelý objekt a nebyl zde žádný viditelný nepřítel, na kterého by mohla být jejich agresivita směřována. Zároveň bylo zbytečné používat mnoho vizuálních signálů, protože nebyl přítomen žádný viditelný příjemce.

Dále porovnám chování samců v pokusech, kde je atrapa odhalena až po nějaké době. Tak je to například ve studii Searcy et al. (2006) na strnadcích zpěvných a Ballentine et al. (2008) na strnadcích mokřadních. V obou případech byl přehrán zpěv po dobu jedné minuty, potom byla po zhruba čtyřech a půl minutách odkryta nebo připevněna atrapa, po šesti minutách od začátku pokusu pustěny další dvě minuty zpěvu. Experiment byl ukončen ve chvíli, kdy samec zaútočil nebo po dovršení dvaceti minut od začátku pokusu. Výsledky jsou rozděleny pro samce, kteří na atrapu zaútočili (20 a 9) a samce, kteří nezaútočili (75 a 40). Výsledky pro všechny samce dohromady v počáteční a druhé fázi mezi sebou nemohu dostatečně přesně porovnat, protože druhá fáze trvala pro jednotlivé útočící samce jinak dlouho a tyto výsledky nejsou k dispozici. Nicméně je tu patrný mnohem zajímavější fakt, a to ten, že samci, kteří zaútočili, se pohybovali blíže reproduktoru jak minutu před útokem (průměr přibližně 1,8 m a 2,5 m), tak i v počáteční pětiminutové části (průměr přibližně 4,3 m a 6 m), zatímco ti, kteří nezaútočili se pohybovali celkově ve vzdálenostech větších (v minutě před

koncem pokusu průměrně přibližně 8 a 13 m, v počáteční pětiminutové části 8,4 a 11 m). Hlavní roli tedy hrála od začátku motivace samce, ne přidání atrapy. Ta měla vliv jenom u samců útočících, pro něž představovala terč, na který svou agresivitu mohli soustředit. U samců neútočících neměla atrapa výraznější vliv ani na přiblížení, ani na žádný z dalších sledovaných parametrů chování (počet tichých zpěvů, celkový počet zpěvů, mávání křídly).

Z těchto porovnání by se dalo usoudit, že atrapa může samce obecně přilákat blíž a zvýšit počet signálů určených pro komunikaci na blízko, avšak hlavním faktorem určujícím samcovo agresivní chování v průběhu pokusu je jeho osobnost a motivace.

5. Závěr

Playbackové experimenty jsou velmi rozšířenou metodou zkoumání funkcí zpěvu či jeho struktur a chování pěvců. Těch, co kromě akustického stimulu prezentují i stimul vizuální, je však menšina. U prací, které používají pouze playback, se nazávisle na zaměření experimentu nejčastěji sleduje, v jaké vzdálenosti se samec pohyboval, jak moc přeletoval a jaká byla nejmenší vzdálenost, na kterou se přiblížil. Dále pak vokalizace, obzvláště počet zpěvů, které v průběhu pokusu zazpíval. Případně také jak rychle zareagoval a kdy začal zpívat. Napříč všemi mnou projitými studii se některé parametry pojily téměř výhradně s atrapou. Její připojení umožňuje samcům projevit další vzorce chování, které mohou být sledovány. Mezi těmito parametry byl hlavně fyzický kontakt a nálet. Přítomnost atrapy také častěji vyvolala výhrůžné vizuální signály, například mávání křídly. Jinak se opakovaly stejné parametry jako u pokusů bez atrapy. Díky většímu množství lehce pozorovatelných reakcí a jednoznačnosti útoku, může atrapa zjednodušit a zpřesnit vyhodnocení síly agresivní reakce. Zároveň však zvyšuje komplexitu pokusu a může tak vnést matoucí faktory, které vyhodnocení naopak znesnadní, a proto je dobré vyhodnotit, zda je pro daný typ pokusu přínosem či spíše přítěží (Petrušková et al. 2008).

Mezi jednotlivými studii se však parametry a jejich množství výrazně liší. Autoři některých studií založili vyhodnocení reakce pouze na jednom nebo dvou parametrech. Ve všech takových případech je hlavním parametrem přiblížení k reproduktoru či atrapě, ať už je měřeno jako průměrná vzdálenost (Balaban 1988, Searcy et al. 1997, Hyman & Hedges 2006) nebo maximální přiblížení (Jankowski et al. 2010, Hamao 2016, Johnson et al. 2018). Je však otázkou, zda je takto možné reakci skutečně správně vyhodnotit. Pro přesnější výsledky by jistě bylo vhodnější, pokud je to možné, použít parametrů víc. Na opačné straně stojí studie Martin et al. (1996), kde bylo sledováno 16 různých parametrů, což už je asi zbytečně mnoho. Účelem

však bylo zjistit, které parametry jsou pro jejich potřeby nejvhodnější a v další studii je sledováno již jen pět vybraných (Martin & Martin 2001). Nejčastěji se počet sledovaných parametrů pohybuje někde mezi třemi a osmi.

Tato rešerše byla zaměřena na experimenty, kde je simulován vpád jednoho samce do teritoria jiného samce. Dochází v nich tedy ke střetu dvou jedinců a vyhodnocuje se síla agresivní reakce. Jediným zcela nezpochybnitelným ukazatelem agrese je útok (Hof & Podos 2013). Pokud není útok umožněn při výzkumu signálů, které by agresivitu měly značit, není jejich spolehlivost prokázána. Jestliže je vyhodnocení experimentu založeno na síle agresivní reakce, mělo by být nejdříve zjištěno, které chování u daného druhu spolehlivě agresivitu ukazuje. Pokud je síla reakce měřena podle chování, u kterého není ověřeno, že je skutečně agresivní, je přesnost a důvěryhodnost výsledků diskutabilní.

Chceme-li zjistit věrohodné poznatky o teritoriálním chování, měli bychom se pokusit o vytvoření co nejpřirozenějších podmínek, aby reakce samců mohla být stejná jako ve skutečném teritoriálním střetu. Počáteční fáze konfliktu probíhá při playbackovém experimentu podobně jako v přirozené situaci (Catchpole 1977). Hlasitý zpěv je signálem fungujícím i na větší vzdálenosti. Když je samec od reproduktoru daleko, je situace poměrně přirozená, protože ve skutečném střetu by samec také nejdříve slyšel vetřelcův zpěv a neviděl by ho (Beecher & Akçay 2014). Pro tuto fázi tedy stačí pouze playback a pro měření reakce může být vhodným nástrojem maximální přiblížení a latence reakce. Ve skutečném konfliktu obvykle následuje přiblížení, vyhánění vetřelce, pronásledování a případně útok, pokud se sok nemá k ústupu (Catchpole 1977). V případě experimentů bez atrapy není přirozený průběh konfliktu umožněn, a přestože může docházet ke kontaktu samce s reproduktorem, většinu času stráví obvykle hledáním v jeho okolí (Catchpole 1977). Situace je nepřirozená, protože když pták v konfliktu hlasitě zpívá, obvykle se u toho neskrývá (Beecher & Akçay 2014). Proto by bylo použití atrapy vhodné. Doba, po kterou je samec ochoten hledat neviditelného nepřítele poblíž reproduktoru, by však také mohla být poměrně validním ukazatelem jeho agresivní motivace (Catchpole 1977). U experimentů, kde je simulován soused zpívající z vlastního teritoria, je playback bez atrapy dostačující právě proto, že komunikace probíhá na dálku. Pokud je ale simulován vpád do středu teritoria a testovaný samec se dostane blízko reproduktoru, není situace bez atrapy realistická (Beecher & Akçay 2014).

Ani s atrapou není soupeř simulován dokonale, protože je nehybný. Samcům musí být takový nepřítel jistě podezřelý. Mohlo by to mít na jejich chování určitý vliv. Například by jim mohl připadat jako menší hrozba, na kterou není třeba tak silně reagovat, protože kromě zpěvu žádnou další snahu nevyvíjí. Nebo by naopak mohli reagovat agresivněji kvůli frustraci z toho,

že ať se soka snaží vyhnat sebevíc, ten dál netečně sedí a zpívá. Pro maximální přirozenost podmínek by byl ideální robot. Výroba takového robota by však byla nejspíš neúměrně složitá, ovládání obtížné a hlavně by to pravděpodobně přineslo víc potíží než užítku. Nehybná atrapa je dle mého názoru dostačujícím řešením. Samcům poskytuje uvěřitelný zdroj zpěvu, jež slyší, a zároveň terč, na nějž mohou zaútočit (Beecher & Akçay 2014).

Problémem může být také vzhled atrapy. Pokud atrapa není dostatečně realistická, může prezentovat nepřirozený vizuální podnět. Tomu lze předejít použitím taxidermických preparátů (vycpanin) daného druhu. Vycpaniny však mohou být nepraktické při manipulaci a mohou být snadno zničeny útočícími ptáky (Petrušková et al. 2008). Přijatelným řešením mohou být i modely vytvořené z různých materiálů, pokud jsou dostatečně realistické, aby na ně byli samci ochotni útočit. Podle výsledků některých prací (Petrušková et al. 2008, Jones et al. 2016) lze i s vyrobenými modely dosáhnout uspokojivých výsledků.

Atrapa může představovat různě kvalitní jedince, což se může opět odrazit na chování testovaného jedince. Zároveň při použití jediné atrapy pro vícero pokusů dochází k pseudoreplikaci. Bylo by proto vhodné použít několik různých atrap pro každý experiment (Petrušková et al. 2008). To však může značně komplikovat přípravu experimentu. Výroba umělých modelů nese riziko nerealistického stimulu a sama o sobě může být komplikovaná. V případě vycpanin může být zase obtížné sehnat dostatek přirozeně uhynulých jedinců a cílené usmrcování vyvolává otázky etické (Hof & Hazlett 2010). Pokud není cílem zkoumat odezvu na různé vizuální stimuly, nýbrž poskytnout alespoň nějaký vizuální stimul, na který může být směřován útok, pak je použití jedné atrapy přijatelným řešením (Hof & Hazlett 2010).

I přes všechny vyjmenované komplikace by bylo vhodné při vytváření designu experimentu vždy zvážit výhody a nevýhody použití atrapy a důležitost vizuálního stimulu. Pokud je zkoumána reakce pouze na akustický stimul a není žádoucí, aby při tom byl samec ovlivněn stimulem vizuálním, je absence atrapy nepochybně na místě. Nepřítomnost viditelného nepřítele však může být výrazným nedostatkem v případě, že je vyhodnocována síla agresivní reakce na simulovaný vpád do teritoria (Petrušková et al. 2008).

Experimentálně ověřená data o vlivu atrapy na chování ptáků, by mohla napomoci výzkumníkům při rozhodování, zda ji ve svých experimentech použít. Ty ale nejsou moc k nalezení. Mě se podařilo najít jedinou studii (Akçay et al. 2011), která se přímo zabývá vlivem atrapy. V pokusech s atrapou samci víc zpívali tiché zpěvy, víc mávali křídly, více se k reproduktoru přibližovali a několik z nich zaútočilo. Útoků proběhlo minimum, nejspíš kvůli nevhodným podmínkám, kdy byla atrapa připevněna na velký nápadný reproduktor. Počet útoků rapidně vzrostl, když byly podmínky upraveny tak, aby byly přirozenější (Akçay et al.

2013). Stačilo atrapu umístit na větev nebo keř a připojit malý nenápadný reproduktor. Znamená to, že při sestavování experimentu je třeba se zamyslet nejen nad tím, jak experiment ovlivní přidání atrapy, ale i nad tím, zda se může vliv atrapy vůbec dostatečně projevit v závislosti na ostatních podmínkách. Je třeba snažit se o co nejpřirozenější podmínky, obzvláště u druhů, které jsou spíše plaché a obezřetné. Problém s přirozeností podmínek je samozřejmě o to podstatnější u pokusů, kde je pouze reproduktor a hlavním parametrem agresivity je vzdálenost od reproduktoru. Nápadný reproduktor může pro plachý druh nebo méně odvážně jedince kteréhokoliv druhu představovat natolik nedůvěryhodný objekt, že se k němu nebudou chtít příliš přiblížit, což může zásadně ovlivnit reakci ptáka v průběhu pokusu a možná i výsledky celého experimentu. Dále je potřeba zvolit dostatečné rozestupy mezi jednotlivými pokusy a vhodné pořadí jejich prezentace, případně si uvědomit možnost, že by data mohla být ovlivněna a zohlednit tento fakt při vyhodnocování výsledků.

Při snaze zjistit, jak působí přítomnost atrapy na různé druhy jsem narazila na problém s variabilitou experimentálních designů a vyhodnocovaného chování. Pro snazší porovnávání výsledků jednotlivých studií by bylo přínosné, aby se lépe sjednotil design experimentů s podobným zaměřením a parametry chování, které jsou v průběhu pokusů sledovány, což však není příliš reálné. Optimální by bylo, kdyby studie kromě výsledků mnohorozměrných analýz uváděly i data do nich vsupující, například průměrné hodnoty sledovaných parametrů.

Poznatky získané v průběhu sepsání této rešerše využiji i při své budoucí diplomové práci, ve které bych se ráda dále zabývala vlivem atrapy na chování ptáků. Ukázalo se, že je jen minimum studií, které zkoumají případný vliv vizuálního stimulu v playbackových pokusech na stejných jedincích. Proto se budu snažit otestovat, zda existují rozdíly v chování samců tří druhů pěvců v pokusech s atrapou a bez ní. Každého samce budu testovat dvakrát s dostatečným odstupem minimálně jednoho dne. Tak budu doufat moci porovnat reakci na oba typy stimulu u konkrétních jedinců a zjistit zároveň vliv osobnosti jednotlivých samců na sílu reakce. U testovaných druhů se rovněž zaměřím na případné specifické struktury ve zpěvu, které by mohly vypovídat o agresivní motivaci.

Seznam literary

- Akçay, Ç., Reed, V. A., Campbell, S. E., Templeton, C. N., & Beecher, M. D. (2010).** Indirect reciprocity: song sparrows distrust aggressive neighbours based on eavesdropping. *Animal Behaviour*, 80(6), 1041-1047.
- Akçay, Ç., Tom, M. E., Holmes, D., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2011).** Sing softly and carry a big stick: signals of aggressive intent in the song sparrow. *Animal Behaviour*, 82(2), 377-382.
- Akçay, Ç., Tom, M. E., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2013).** Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122517.
- Akçay, Ç., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2014).** Individual differences affect honest signalling in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1775), 20132496.
- Alonso-Alvarez, C., Doutrelant, C., & Sorci, G. (2004).** Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology*, 15(5), 805-809.
- Anderson, R. C., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2005).** Partial song matching in an eastern population of song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 69(1), 189-196.
- Anderson, R. C., Nowicki, S., & Searcy, W. A. (2007).** Soft song in song sparrows: response of males and females to an enigmatic signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(8), 1267-1274.
- Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L., & Cunningham, M. A. (1981).** The role of male vs male interactions in maintaining population dialect structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(1), 65-69.
- Baker, M. C., & Cunningham, M. A. (1985).** The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(1), 85-100.
- Baker, T. M., Wilson, D. R., & Mennill, D. J. (2012).** Vocal signals predict attack during aggressive interactions in black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 84(4), 965-974.
- Balaban, E. (1988).** Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants. *Behaviour*, 292-322.
- Ballentine, B., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2008).** Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour*, 75(2), 693-703.
- Beebe, M. D. (2004).** The functions of multiple singing modes: experimental tests in yellow warblers, *Dendroica petechia*. *Animal behaviour*, 67(6), 1089-1097.
- Beecher, M. D., & Campbell, S. E. (2005).** The role of unshared songs in singing interactions between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour*, 70(6), 1297-1304.
- Beecher, M. D., & Akçay, Ç. (2014).** Friends and enemies: How social dynamics shape communication and song learning in song sparrows. *Animal behavior*, 3, 33-61.

- Briefer E., Rybak, F., & Aubin, T. (2008).** When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, 76(4), 1319-1325.
- Byers, B. E. (2017).** Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive contexts. *Animal Behaviour*, 125, 33-39.
- Catchpole, C. K. (1977).** Aggressive responses of male sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric species song, before and after pairing. *Animal Behaviour*, 25, 489-496.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (2008):** Bird song, biological themes and variations. Cambridge University Press, 335 stran.
- Cody, M. L. (1969).** Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor*, 71(3), 223-239.
- Falls, J. B., & Brooks, R. J. (1975).** Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology*, 53(10), 1412-1420.
- Fisher J. (1954).** Evolution and bird sociality. In: Huxley J., Hardy A. C. & Ford E. B.: Evolution as a proces. Allen & Unwin, 71-83.
- Freeman, B. G., & Montgomery, G. (2015).** Interspecific aggression by the Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) may limit the distribution of the threatened Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*) in the Adirondack Mountains. *The Condor*, 118(1), 169-178.
- Funghi, C., Cardoso, G. C., & Mota, P. G. (2015).** Increased syllable rate during aggressive singing in a bird with complex and fast song. *Journal of avian biology*, 46(3), 283-288.
- Garamszegi, L. Z., Pavlova, D. Z., Eens, M., & Møller, A. P. (2006).** The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*, 18(1), 86-96.
- Gill, F. B., & Lanyon, W. E. (1964).** Experiments on species discrimination in Blue-winged Warblers. *The Auk*, 81(1), 53-64.
- Hamao, S. (2016).** Asymmetric response to song dialects among bird populations: the effect of sympatric related species. *Animal Behaviour*, 119, 143-150.
- Hansen, P. (1984).** Neighbour-stranger song discrimination in territorial yellowhammer *Emberiza citrinella* males, and a comparison with responses to own and alien song dialects. *Ornis Scandinavica*, 240-247.
- Harris, M. A., & Lemon, R. E. (1974).** Songs of song sparrows: reactions of males to songs of different localities. *The Condor*, 76(1), 33-44.
- Hof, D., & Hazlett, N. (2010).** Low-amplitude song predicts attack in a North American wood warbler. *Animal Behaviour*, 80(5), 821-828.
- Hof, D., & Podos, J. (2013).** Escalation of aggressive vocal signals: a sequential playback study. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131553.
- Hyman, J. (2003).** Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird. *Animal Behaviour*, 65(6), 1179-1185.
- Hyman, J., & Hughes, M. (2006).** Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behaviour*, 72(1), 209-215.

- Christie, P. J., Mennill, D. J., & Ratcliffe, L. M. (2004).** Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(4), 341-348.
- Jankowski, J. E., Robinson, S. K., & Levey, D. J. (2010).** Squeezed at the top: interspecific aggression may constrain elevational ranges in tropical birds. *Ecology*, 91(7), 1877-1884.
- Järvi, T., Radesäter, T., & Jakobsson, S. (1980).** The song of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scandinavica*, 236-242.
- Johnson, K. M., Germain, R. R., Tarwater, C. E., Reid, J. M., & Arcese, P. (2018).** Demographic consequences of invasion by a native, controphic competitor to an insular bird population. *Oecologia*, 187(1), 155-165.
- Jones, J. A., Tisdale, A. C., Tucker, J. L., Bakermans, M. H., Larkin, J. L., Smalling, C. G., & Siefferman, L. (2016).** A case of mistaken identity: understanding the stimulus of agonism between two wood warblers. *Animal behaviour*, 114, 81-91.
- Krebs, J. R., Ashcroft, R., & Van Orsdol, K. (1981).** Song matching in the Great Tit *Parus major* L. *Animal Behaviour*, 29(3), 918-923.
- Lambrechts, M. M., & Dhondt, A. A. (1995).** Individual voice discrimination in birds. In: Power D. M. (ed.): *Current ornithology*. Plenum Press, 115-139.
- Langmore, N. E. (1998).** Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(4), 136-140.
- Ligon, R. A., & Hill, G. E. (2009).** Do adult eastern bluebird, *Sialia sialis*, males recognize juvenile-specific traits?. *Animal behaviour*, 77(5), 1267-1272.
- Linhart, P., Jaška, P., Petrusková, T., Petrusek, A., & Fuchs, R. (2013).** Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural processes*, 100, 139-145.
- 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(6), 623-630.
- Marler P. & Slabbekoorn H. (2004).** *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, 504 stran.
- Martin, P. R., Fotheringham, J. R., Ratcliffe, L., & Robertson, R. J. (1996).** Response of American redstarts (suborder Passeri) and least flycatchers (suborder Tyranni) to heterospecific playback: the role of song in aggressive interactions and interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(4), 227-235.
- Martin, P. R., & Martin, T. E. (2001).** Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology*, 82(1), 207-218.
- McGregor, P. K., Catchpole, C. K., Dabelsteen, T., Falls, J. B., Fusani, L., Gerhard, C., Gilbert, F., Horn, A. G., Klump, G. M., Kroodsma, D. E., Lambrechts, M. M., McComb, K. E., Nelson, D. A., Pepperberg, I. M., Ratcliffe, L., Searcy, W. A. and Weary, D. M. (1992).** Design of playback experiments: the Thornbridge Hall NATO ARW consensus. In: McGregor P. K. (ed.): *Playback and Studies of Animal Communication*, Plenum Press, 1-9.

- Milligan, M. M., & Verner, J. (1971).** Inter-populational song dialect discrimination in the white-crowned sparrow. *The Condor*, 73(2), 208-213.
- 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(1), 119-127.
- Moser-Purdy, C., & Mennill, D. J. (2016).** Large vocal repertoires do not constrain the dear enemy effect: a playback experiment and comparative study of songbirds. *Animal behaviour*, 118, 55-64.
- Murray, B. G. (1971).** The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology*, 52(3), 414-423.
- Nelson, B. S., & Stoddard, P. K. (1998).** Accuracy of auditory distance and azimuth perception by a passerine bird in natural habitat. *Animal Behaviour*, 56(2), 467-477.
- Nelson, D. A., & Soha, J. A. (2004).** Male and female white-crowned sparrows respond differently to geographic variation in song. *Behaviour*, 141(1), 53-69.
- Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., & Langmore, N. E. (2014).** Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5, 3379.
- Orians, G. H., & Willson, M. F. (1964).** Interspecific territories of birds. *Ecology*, 45(4), 736-745.
- Osiejuk, T. S. (2014).** Differences in Frequency of Shared Song Types Enables Neighbour-Stranger Discrimination in a Songbird Species with Small Song Repertoire. *Ethology*, 120(9), 893-903.
- Petrusková, T., Petrusek, A., Pavel, V., & Fuchs, R. (2008).** When an alien sings at a rival's post: a passerine excited by conspecific stimulus may show aggressive behaviour towards heterospecific individuals. *Folia Zoologica*, 57(3), 201.
- Petrusková, T., Pišvejková, I., Kinštová, A., Brinke, T., & Petrusek, A. (2016).** Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(3), 274-284.
- Poesel, A., Dabelsteen, T., Darden, S. K., Delhey, K., & Peters, A. (2007).** Territorial responses of male blue tits, *Cyanistes caeruleus*, to UV-manipulated neighbours. *Journal of Ornithology*, 148(2), 179.
- Prescott, D. R. (1987).** Territorial responses to song playback in allopatric and sympatric populations of Alder (*Empidonax alnorum*) and Willow (*E. traillii*) flycatchers. *The Wilson Bulletin*, 611-619.
- Reed, T. M. (1982).** Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland: playback and removal experiments. *Animal behaviour*, 30(1), 171-181.
- Reif, J., Jiran, M., Reifová, R., Vokurková, J., Dolata, P. T., Petrusek, A., & Petrusková, T. (2015).** Interspecific territoriality in two songbird species: potential role of song convergence in male aggressive interactions. *Animal behaviour*, 104, 131-136.
- Robinson, S. K., & Terborgh, J. (1995).** Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology*, 1-11.

- 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(3), 152-163.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., & Hughes, M. (1997).** The response of male and female song sparrows to geographic variation in song. *Condor*, 651-657.
- Searcy, W. A., Anderson, R. C., & Nowicki, S. (2006).** Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 234-241.
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2009).** Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, 78(6), 1281-1292.
- Sedláček, O., Fuchs, R., & Exnerová, A. (2004).** Redstart *Phoenicurus phoenicurus* and black redstart *P. ochruros* in a mosaic urban environment: neighbours or rivals?. *Journal of Avian Biology*, 35(4), 336-343.
- Sedláček, O., Cikánová, B., & Fuchs, R. (2006).** Heterospecific rival recognition in the black redstart (*Phoenicurus ochruros*). *Ornis Fennica*, 83, 153-161.
- Skierczynski, M., Czarnecka, K. M., & Osiejuk, T. S. (2007).** Neighbour-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Journal of Avian Biology*, 38(4), 415-420.
- Skierczynski, M., Czarnecka, K. M., & Osiejuk, T. S. (2007).** Neighbour-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Journal of Avian Biology*, 38(4), 415-420.
- Slater, P. J., & Mann, N. I. (2004).** Why do the females of many bird species sing in the tropics?. *Journal of Avian Biology*, 35(4), 289-294.
- 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.
- Stoddard, P. K. (1996).** Vocal Recognition of Neighbors by Territorial Passerines. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H.: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, 356–374.
- Temeles, E. J. (1994).** The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, 47(2), 339-350.
- Thompson Jr, A. D., & Baker, M. C. (1993).** Song dialect recognition by male white-crowned sparrows: effects of manipulated song components. *Condor*, 414-421.
- Turčoková, L., Pavel, V., Chutný, B., Petrussek, A., & Petrusková, T. (2011).** Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinia svecica svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. *Journal of ornithology*, 152(4), 975-982.
- Uy, J. A. C., Moyle, R. G., & Filardi, C. E. (2009).** Plumage and song differences mediate species recognition between incipient flycatcher species of the Solomon Islands. *Evolution*, 63(1), 153-164.
- Vehrencamp, S. L. (2001).** Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1476), 1637-1642.
- Weeden, J. S., & Falls, J. B. (1959).** Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *The Auk*, 343-351.

- Wunderle Jr, J. M. (1978).** Differential response of territorial yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *The Auk*, 389-395.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., & Falls, J. B. (1988).** Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*, 36(2), 343-347.
- Yoon, J., Sillett, T. S., Morrison, S. A., & Ghalambor, C. K. (2012).** Breeding density, not life history, predicts interpopulation differences in territorial aggression in a passerine bird. *Animal behaviour*, 84(3), 515-521.