

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Martin Jiran

Mezidruhová teritorialita mezi slavíkem obecným (*Luscinia megarhynchos*)
a slavíkem tmavým (*Luscinia luscinia*)

*Interspecific territoriality between Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*)
and Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*)*

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Jiří Reif, Ph.D.

Konzultantka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha 2013

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 15. 8. 2013

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě se sluší poděkovat všem, kteří nemalou měrou přispěli ke vzniku mé diplomové práce. V první řadě patří poděkování mému školiteli Jiřímu Reifovi. Jsem velmi rád, že jsem se mohl zabývat slavíky pod jeho vedením. Vždy se mnou jednal jako se sobě rovným a vždy dokázal ochotně a přátelsky poradit. Děkuji mu tedy za veškerou pomoc při vzniku této práce, za ostatní rady během studia a v neposlední řadě za skvělý čas strávený v terénu. Můj nemalý dík patří také Tereze Petruskové za veškerou pomoc a rady týkající se především bioakustiky. Děkuji Janě Vokurkové za rady, jak nahrávat slavíky, a za poskytnutí mnoha cenných informací o nich. Adamovi Petruksovi děkuji za pomoc s technickým vybavením a různé revize mých dílčích výstupů. Polskému kolegovi Pavlu T. Dolatovi děkuji za pomoc v terénu. Má diplomová práce by nemohla vzniknout bez vedoucí „slavičího týmu“ Radky Reifové a bez podpory grantů GA UK č. 632712 a GA ČR č. P506/10/1155. Závěrem můj velký dík patří všem ostatním lidem, kteří mě jakkoliv během magisterského studia podporovali. Ze své rodiny především děkuji svým rodičům Slávce a Milošovi a své přítelkyni Ivetě. Ještě jednou díky moc vám všem!

Obsah

1 Úvod.....	8
1.1 Modelový systém slavíků.....	11
1.2 Mezidruhová teritorialita u slavíků.....	15
1.3 Cíle práce.....	16
2 Metodika.....	17
2.1 Studované lokality.....	17
2.2 Playbackové experimenty.....	18
2.2.1 Testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.....	19
2.2.2 Testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého.....	19
2.3 Příprava playbackových terénních nahrávek.....	20
2.4 Načasování práce v terénu.....	21
2.5 Průběh experimentu.....	21
2.6 Zpracování terénních dat.....	23
2.6.1 Behaviorální reakce.....	24
2.6.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu.....	26
2.7 Statistická analýza.....	27
2.7.1 Analýza hlavních komponent.....	27
2.7.2 Analýza behaviorálních reakcí.....	27
2.7.3 Analýza spontánního zpěvu vs. zpěvu během pokusu.....	28
3 Výsledky.....	29
3.1 Analýza hlavních komponent.....	29
3.2 Testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.....	30
3.2.1 Behaviorální reakce.....	30

3.2.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu.....	32
3.2.3 Reakce na kontrolní stimul	34
3.3. Testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého.....	34
3.3.1 Behaviorální reakce	34
3.3.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu.....	35
4 Diskuze.....	36
4.1 Reakce na kontrolní stimul.....	36
4.2 Vnitrodruhové srovnání reakcí na konspecifický vs. heterospecifický podnět.....	36
4.3 Mezidruhové srovnání reakcí na heterospecifický podnět.....	37
4.4 Zkracování zpěvu	40
4.5 Reakce na smíšený zpěv.....	42
4.6 Vznik a (ne)adaptivní význam smíšeného zpěvu	42
4.7 Smíšený zpěv a jeho evoluční důsledky.....	45
5 Závěr	47
6 Seznam použité literatury.....	49

Abstrakt

Agresivita, jež se vyskytuje při obraně hnízdního teritoria před jedinci jiného druhu, bývá nazývána mezidruhovou teritorialitou a patří k hlavním faktorům ovlivňující soužití dvou blízce příbuzných druhů. Mezidruhovou teritorialitu nejčastěji pozorujeme v případě, kdy se areály dvou dříve oddělených druhů dostanou do sekundárního kontaktu (sympatrie). Přestože je toto téma velmi oblíbené u studií zabývajících se ekologií a chováním ptáků, existuje poměrně málo prací se zaměřením na druhy, u kterých dochází k hybridizaci a kopírování zpěvů.

Ve své práci se zabývám systémem dvou blízce příbuzných druhů pěvců - slavíkem obecným (*Luscinia megarhynchos*) a slavíkem tmavým (*Luscinia luscinia*). Oba druhy se oddělily před 1,8 mil. let, mají velmi podobný vzhled i ekologické nároky a jejich areály se překrývají v úzkém pásu táhnoucím se napříč střední Evropou. Bylo zjištěno, že v sympatrické oblasti dochází k jejich vzájemnému křížení, mezidruhovému kopírování zpěvu (u slavíka tmavého se vyskytují tzv. smíšené zpěváci přejímající části zpěvu z repertoáru slavíka obecného) a k posunu morfologických znaků (výraznější u slavíka obecného). Zároveň se tyto druhy mírně liší tělesnou velikostí (větší u slavíka tmavého). Všechny tyto indicie naznačují, že mezi druhy dochází k agresivním střetům, ve kterých by mohl vítězit slavík tmavý.

Cílem mé práce bylo zjistit, zda jsou druhy vůči sobě teritoriální, který z nich je v mezidruhových střetech agresivnější a tím pádem i úspěšnější. K zodpovězení těchto otázek jsem využil playbackové experimenty, které byly provedeny v terénu v sympatrické zóně. Podařilo se mi potvrdit, že oba druhy jsou mezi sebou teritoriální. Navzdory původním představám, že slavík tmavý vítězí v mezidruhových střetech, z mých výsledků vychází, že míra agresivity se mezi druhy v reakcích na heterospecifický podnět neliší, tudíž teritorialita by mohla být symetrická. Zdá se, že slavík tmavý není tím dominantním druhem (např. větší tělesná velikost nemusí znamenat dominanci), jak se původně předpokládalo. Dále jsem zjistil, že slavík obecný reaguje agresivněji na smíšený zpěv slavíka tmavého než na čistý zpěv tohoto druhu. Nějaký adaptivní význam smíšeného zpěvu v interakcích mezi samci by mohl spočívat v lepším rozdělení prostoru mezi jedinci.

Abstract

Aggression between males of different species defending breeding territories against each other is called interspecific territoriality and it is one of the most important factors affecting the species' coexistence in birds. Interspecific territoriality most often occurs when two previously separated closely related species come in to secondary contact (sympatry). Although this topic is frequently studied, only a few studies focused on this problem in species characterized by interspecific hybridization and copying of songs.

In this thesis I focused on a system of two closely related passerines – Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*). Both species had separated 1.8 million years ago, they have very similar morphology and ecological requirements and their ranges overlap in a narrow belt across central Europe. These species hybridize in this sympatric area, show ecological character displacement (more pronounced in Common Nightingale) and Thrush Nightingale often copies songs of Common Nightingale (Thrush Nightingale is thus called as „mixed singer“). Moreover, Thrush Nightingale has slightly larger body size than Common Nightingale. The last three patterns indicate existence of aggressive conflicts between the species, in which Thrush Nightingale may be a dominant species.

The aim of my study was to learn whether the nightingale species are territorial towards each other, and which one is more aggressive during interspecific conflicts and thus presumably more successful. To answer these questions, I used playback experiments that were conducted in the field in the sympatric zone. I was able to confirm that both species are territorial towards each other. Contrary to my initial expectations, that the Thrush Nightingale wins in the interspecific conflicts, the results showed that the aggression towards heterospecific stimulus does not differ among species, and therefore the territoriality could be symmetric. It seems that the Thrush Nightingale is not the dominant species as initially anticipated according to its larger body size. I also showed that Common Nightingale responds more aggressively to the mixed song of Thrush Nightingale (i.e. the song that contains some parts of the Common Nightingale song) than to the pure song of Thrush Nightingale (i.e. the song that does not contain any parts of the Common Nightingale song). The results suggest that the mixed singing of the Thrush Nightingale could be adaptive in the interactions between males resulting in a better space distribution among individuals.

1 Úvod

Mezidruhov \acute{a} kompetice je jeden z nejdůležitějších ekologických procesů, který výrazně ovlivňuje nejen charakter současného rozšíření jednotlivých druhů (Gotelli a kol. 2010), nýbrž i jejich evoluci (Cody 1985). Nastává v případě, kdy dva druhy (či více druhů) využívají ve stejném prostředí stejné zdroje, jež jsou nějakým způsobem limitovány. V konečném důsledku může kompetice končit dvěma způsoby: 1) Niky soupeřů se nemohou dostatečně oddělit (neumožní to např. druhová plasticita, tedy schopnost přizpůsobit se jiným podmínkám, nebo samotné vlastnosti habitatu), a tak dojde k tzv. kompetičnímu vyloučení jednoho druhu. 2) Dojde k diferenciaci nik, kdy každý z druhů začne využívat poněkud jiné zdroje, což umožní jejich dlouhodobou koexistenci. Diferenciace nik je často spojena s tzv. posunem znaků, kdy se populace vystavené kompetici s druhým druhem vyznačují jinou morfologií než populace v oblastech, kde konkurent chybí, přičemž tento posun bývá výraznější u kompetičně slabšího druhu (např. Kirschel a kol. 2009). U ptáků se mezidruhov \acute{a} kompetice studuje poměrně obtížně. Mnoho příbuzných druhů sdílí společné habitaty, jsou si podobné morfologií i ekologií, a tak k odhalení interakcí mezi druhy je často nutné velmi detailní pozorování (liší se například pouze ve velikosti hledané potravy nebo místem jejího sběru). K odhalení mezidruhov \acute{e} kompetice je proto často potřeba použít různé experimentální metody (Townsend a kol. 2010).

Na druhou stranu právě u ptáků je mezidruhov \acute{a} kompetice velmi často spojena s nápadnými agresivními střety konkurujících si jedinců, což studium kompetice zase do určité míry usnadňuje. Agresivní chování sloužící k obraně hnízdního teritoria před jedinci jiného druhu je nazývána mezidruhovou teritorialitou (Orians & Willson 1964, Murray 1971). Mezidruhov \acute{a} teritorialita může být tedy jedním z hlavních faktorů ovlivňujících soužití dvou blízce příbuzných druhů. Nejčastěji nastává v případě, kdy se dva dříve oddělené druhy dostanou do sekundárního kontaktu (např. Sorjonen 1986a, Sedláček a kol. 2004).

Mechanismy, které umožňují koexistenci teritoriálních příbuzných druhů ptáků vyskytujících se společně (sympatrie) se stejnou potravní a hnízdní ekologií a více či méně rozdílnými habitatovými preferencemi, byly a i v dnešní době stále jsou velmi oblíbeným studovaným tématem (např. Price 1991, Jankowski a kol. 2009, Pearce a kol. 2011, Laiolo 2012, Tietze a kol. 2012). Do sekundárního kontaktu se mohou druhy dostat i díky činnosti člověka (Sedláček a kol. 2004, Kirschel a kol. 2009), častěji

případem je však vymizení geografické bariéry mezi jejich areály (například následkem ustoupení ledovce) a následnému rozšíření druhů z jejich refugií (např. Sorjonen 1986a, Saetre & Saether 2010).

Příbuzné druhy mohou žít v sympatrii ve dvou základních situacích. Buď se jejich teritoria překrývají, nebo nepřekrývají. V případě překrývajících se teritorií jsou zdroje rozdělené v rámci společně využívaného prostředí a vyhovují tak biotopovým nárokům obou druhů. K mezidruhovým střetům zde nedochází – popsáno například mezi sýkorou černohlavou (*Poecile atricapillus*) a horskou (*P. Gambeli*; Hill & Lein 1988, 1989) nebo u čtyř druhů pěnic (*Sylvia* spp.; Martin & Thibault 1996). Ve druhém případě příbuzné druhy spolu přicházejí do kontaktu, ale jejich teritoria se nepřekrývají. Tato situace může nastat ve dvou případech. Prvním jsou rozdílné preference ve výběru habitatu mezi ptáky, kde přímé interakce nejsou důležité pro založení teritorií (Murray 1981). Příklady jsou dva druhy zelenáčků (*Vireo* spp.), které se liší v mikrohabitovém složení svých teritorií (Hudman & Chandler 2002), nebo téměř absolutní habitatová separace mezi linduškou lesní (*Anthus trivialis*) a luční (*A. pratensis*; Kumstátová a kol. 2004) nebo rehkem domácím (*Phoenicurus ochruros*) a rehkem zahradním (*P. phoenicurus*, Sedláček a kol. 2004). Druhý případ nepřekrývajících se teritorií může být způsoben mezidruhovou teritorialitou (Orians & Wilson 1964, Murray 1981). V této situaci je většinou jeden z druhů dominantní a z pravidla i agresivnější a větší (např. Robinson & Terborgh 1995, Martin & Martin 2001, Forstmeier a kol. 2001). Mezidruhová teritorialita je pak často asymetrická (např. Pearson & Rohwer 2000, Owen-Ashley & Butler 2004). Dobrým a zajímavým příkladem jsou budníčci (*Phylloscopus* spp.; Price 1991, Bourski & Forstmeier 2000, Forstmeier a kol. 2001) nebo sýkory (čeled' Paridae; Sorensen 1997). V těchto případech dochází u submisivních druhů k vyhýbání se místům, kde jsou přítomny druhy dominantní, v důsledku čehož u konkurenčně slabších druhů pozorujeme posun ve výběru habitatu (jsou vyhnáni z jejich optimálních podmínek), a tak často dochází k posunu znaků například u slavíků v rozměrech zobáků (Reifová a kol. 2011a) nebo ve zpěvech, velikosti těla a velikosti zobáků u dvou příbuzných druhů afrických vousáků (Kirschel a kol. 2009).

Některé dřívější studie podporovaly myšlenku, že mezidruhová teritorialita je pouze důsledkem nesprávného rozpoznávání mezidruhového soka, který cizí druh považuje za příslušníka vlastního druhu (Murray 1971, 1981). Tato agresivita je však velmi neadaptivní, jelikož spočívá ve vynakládání energeticky náročné agrese vůči

sokovi představujícímu spíše minimální či žádné riziko. Tato hypotéza je dnes již zavrhována mnoha novějšími studii (Prescott 1987, Catchpole & Leisler 1988, Martin & Martin 2001, Jankowski a kol. 2009). Při vzniku agresivity se uplatňuje učení v situacích, kdy dochází k opakovaným setkání příbuzných druhů (Catchpole 1978, Sedláček a kol. 2004). Adaptivní význam agresivity tak spočívá ve vynakládání energeticky náročné agrese pouze vůči konkurentovi, který představuje opravdové riziko a kterého umí jasně rozpoznat. Platnost této hypotézy byla vícekrát prokázána díky faktu, že mezidruhovú agresivita je mnohem častější na lokalitách, kde se oba kompetující druhy vyskytují společně (např. Sedláček a kol. 2004).

K označení teritorií před konkurenty ptáci využívají nejčastěji zpěv přednášený v temperátní zóně většinou samci. Zpěvem však zároveň tito samci prezentují své kvality z důvodu lákání samic. Je proto považován za klíčový parametr v rozpoznávání druhů (Kroodsma & Byers 1991, Catchpole & Slater 2008). Divergence ve zpěvech může být tedy důležitým krokem při speciaci blízce příbuzných druhů (Irwin & Price 1999), protože pokud jsou dva druhy v sekundárním kontaktu, nemusejí být ještě úplně geneticky oddělené (např. Randler 2004, den Hartog a kol. 2007, Tietze a kol. 2012) a může mezi nimi docházet k hybridizaci. Jelikož je mezidruhovú křížení často maladaptivní (Haldane 1922), dochází k posilování prekopulačních reprodukčně izolačních bariér, kam patří i asortativní párování (Saetre & Saether 2010) podporované právě druhově specifickou vokalizací (den Hartog a kol. 2007). Přesné rozpoznání mezi křížícími se druhy je tedy výhodné nejen kvůli správnému výběru partnera, ale agresivní odpověď teritoriálního samce vůči konspecifickému nebo blízce příbuznému druhu může být adaptivní, protože oba představují potenciální riziko v podobě konkurenčního mimopárového páření (Irwin & Price 1999).

Na druhou stranu konvergence ve zpěvech na místě kontaktu dvou nedávno oddělených druhů je celkem běžným jevem (Qvarnström a kol. 2006, Secondi a kol. 2003, 2011) zřejmě díky tomu, že druhově specifický zpěv se mladí jedinci učí (Haavie a kol. 2004, Vokurková a kol. 2013). Jde velmi pravděpodobně o maladaptivní jev způsobený např. těsným sousedstvím teritorií obou druhů. Je zjevné, že pokud dochází k chybě v komunikaci právě díky selhání v poznání druhové identity nebo neschopnosti rozlišit mezi konspecifickým a heterospecifickým signálem, může to přispívat k hybridizaci mezi druhy (Grant & Grant 1992). Zajímavé jsou však případy asymetrického kopírování zpěvů například u slavíků (*Luscinia* spp.; Sorjonen 1986a) nebo lejsků (*Ficedula* spp.; Saetre & Saether 2010). Tato nápadná asymetrie provokuje

k hledání alternativních vysvětlení, která ovšem zatím zůstávají v rovině spekulací (viz kap. 4.6).

Spontánní mezidruhov^á teritorialita se v přírodních podmínkách sleduje poměrně obtížně, díky velmi časté nepřehlednosti terénu a časově velmi omezenému období, kdy dochází ke střetům mezi samci (např. Sedláček a kol. 2004 pozoroval přirozené agonistické setkávání dvou druhů rehků (*Phoenicurus* spp.), které doplnil o pokusy). K porozumění a odhalení interakcí mezi konkurujícími si druhy se proto dnes hojně využívají tzv. playbackové experimenty (např. Martin & Martin 2001, Kumstátová a kol. 2004, Sedláček a kol. 2004, Jankowski a kol. 2009, Turčoková a kol. 2011).

Přestože je mezidruhov^á teritorialita oblíbeným tématem studií zabývajících se ekologií a chováním ptáků, poměrně málo prací se zaměřuje na druhy, které byly od sebe oddělené v relativně nedávné době a stále u nich dochází k hybridizaci. Ještě méně pak existuje studií, které by zkoumaly systémy, kde kromě křížení mezi nimi dochází i ke kopírování zpěvů od heterospecifických sousedů a vzniku tzv. smíšených zpěváků. Jedním z nemnoha příkladů je třeba práce studující vznik hybridů díky silné preferenci samic lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) pro heterospecifické samce lejska černohlavého (*F. hypoleuca*) díky jeho smíšenému zpěvu (Qvarnström a kol. 2006). Také byl studován posun hybridní zóny a konvergence mezi zpěvy u sedmihlásky hajního (*Hippolais icterina*) a sedmihlásky švitořivého (*H. polyglotta*; Secondi a kol. 2003). Podobný, a pro tento účel studia velmi vhodný, je systém dvou blízce příbuzných druhů slavíků. Přestože se o slavíky zajímalo v minulosti již několik autorů, jsou dosavadní poznatky o mezidruhov^é teritorialitě v tomto případě velmi strohé, a proto se stal tento systém předmětem mého výzkumu.

1.1 Modelový systém slavíků

Ve své diplomové práci se zabývám mezidruhov^{ou} teritorialitou u dvou blízce příbuzných druhů slavíků (obr. 1), slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*). K oddělení těchto dvou druhů došlo zřejmě před 1,8 mil let, pravděpodobně díky odlišné poloze jejich refugií během glaciálů, a tedy geografické izolaci jejich populací. V dnešní době se dostaly jejich areály do sekundárního kontaktu (Sorjonen 1986a, Storchova a kol. 2010). Slavík obecný obývá v hnízdní sezoně jihozápad Evropy a slavík tmavý její severovýchodní část (Svensson 2012). Ve střední a východní Evropě se jejich areály překrývají (obr. 2) v poměrně úzkém pásu táhnoucím

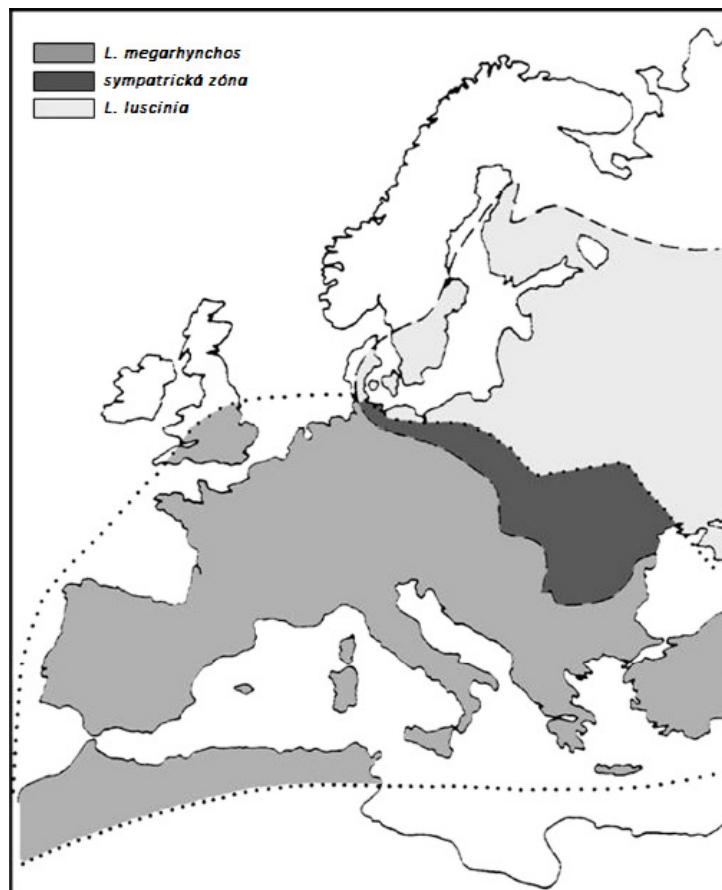
se od severu Německa přes střední Polsko, východní Slovensko, Maďarsko až k jihu Rumunska (Sorjonen 1986a, Becker 1995). Podle starších publikovaných záznamů se areál slavíka tmavého mění, rozšiřuje se jihozápadním směrem, tím pádem se pomalu posouvá i zóna společného výskytu obou druhů (Sorjonen 1986a, Bednorz a kol. 2000).

Přestože jsou si oba druhy velmi morfologicky podobné a při pozorování v přírodě snadno zaměnitelné (obr. 1), lze je spolehlivě rozpoznat při odchytu díky několika znakům na ručních letkách (podrobný popis viz např. Hromádka a kol. 1992, Becker 1995). Též se mírně odlišují zbarvením (slavík tmavý má jemné skvrny na hrudi, slavík obecný má více rezavě zbarvený ocas) a tělesnou velikostí (slavík tmavý je větší: má vyšší hmotnost a větší délku křídla). Rozdílný, avšak nikoliv radikálně odlišný mají tyto druhy i zpěv (Becker 1995, Cramp 2000, Svensson 2012, Kverek a kol. 2008). V sympatrii byl zaznamenán ekologický posun znaků týkající se relativní velikosti zobáku. Je asymetrický, a sice více se mění (zvětšuje) zobák slavíku obecnému, zatímco zobák slavíka tmavého má v sympatrii i alopatrii v podstatě stále stejnou relativní velikost (Reifová a kol. 2011a). S touto změnou zobáku by mohlo souviset pozorování Stadiého (1991), který zjistil jemné rozdíly v potravních strategiích obou druhů v sympatrii.

Oba druhy jsou tažné a zimují v různých oblastech subsaharské Afriky (Cramp 2000), i když existují i místa, kde je lze najít pospolu (Pearson 1984, Jana Vokurková – ústní sdělení). V hnízdní sezoně se oba druhy vyskytují především v nížinách, kde zabírají téměř stejné habitaty. Na sledovaných plochách ve střední Evropě si nejčastěji zakládají teritoria v křovinách podél vodních toků. Typický habitat je tvořen druhy dřevin, jako jsou trnka obecná (*Prunus spinosa*), střemcha obecná (*Prunus padus*) a především vrba (*Salix* spp.). V tomto prostředí se často vyskytují porosty kopřiv (*Urtica* spp.), ve kterých si slavíci stavějí svá hnízda (Cramp 2000, Vokurková 2011). Podle Sorjonena (1986a) se výběr hnízdních habitatů u slavíka obecného v sympatrii mění oproti alopatrii – zatímco v alopatrii se vyskytuje blízko vodních toků, v sympatrii se od nich vzdaluje a obývá i více kopcovitý a sušší terén, v důsledku čehož se zde má habitatově oddělovat od slavíka tmavého (Ranoszek 2001). Na druhou stranu se jak slavík obecný, tak slavík tmavý vyskytují i v alopatrii na suchých stráních, v lesních parcích, zahradách či sadech (Šťastný a kol. 2006, Svensson 2012), takže zmíněný posun ve výběru prostředí a rozdělení habitatových nik v sympatrii nemusejí být obecně platné.



Obr. 1: Vzhled slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*, vlevo) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*, vpravo) u nichž byla sledována mezidruhová teritorialita. Autor fotografií: Radka Reifová.



Obr. 2: Rozšíření slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*, tmavě šedá) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*, světle šedá) v Evropě a jejich kontaktní zóna (černá), převzato a upraveno z Vokurková 2011.

Oba druhy v sympatrické zóně vykazují silné asortativní párování, přesto zde dochází k občasnému mezidruhovému křížení a vzniku životaschopných F1 hybridů (Reifová a kol. 2011b), kteří tvoří 3-5% slavíků v sympatrii (Becker 2007, Reifová a kol. 2011a). První geneticky doložený hybrid byl chycen v roce 2007 na území ČR (Kverek a kol. 2008). Ačkoliv jde o lokalitu za hranicí sympatrické zóny, výskyt kříženců zde může být dán absencí partnera stejného druhu při náhodném výskytu slavíka tmavého v hnízdním období. Tito mezidruhoví hybridí mají sníženou fitness, k níž z části přispívá i velmi pravděpodobná sterilita samic (Reifová a kol. 2011b). Tok genů mezi oběma druhy je možný v obou směrech, ale introgrese probíhá více ve směru od slavíka obecného do slavíka tmavého (Storchová a kol. 2010). Též byla zjištěna asymetrie v párování smíšených dvojic, a sice více se páruje samice slavíka tmavého se samcem slavíka obecného než obráceně (Vokurková a kol. 2013).

Samci obou dvou druhů slavíků v hnízdním období zpívají a obhajují tak svá teritoria (Sorjonen 1983, 1986a), a to přibližně od poloviny dubna do poloviny června. Jako u mnoha druhů pěvců i zpěv slavíků se formuje sociálním učením, kde jako vzor slouží otcové nebo sousedi, a na rozdíl od řady pěvců nemají tento proces učení ukončen (Hultsch & Todt 2008). Oba dva druhy mají jedny z nejvíce komplexních zpěvů mezi pěvci. U slavíka tmavého se uvádí počet různých typů zpěvů mezi 40 a 50 (Griesmann & Naguib 2002, Vokurková a kol. 2013), u slavíka obecného tvoří repertoár až 190 různých typů zpěvu (Hultsch & Todt 1981, Kipper a kol. 2004). V místě společného výskytu obou druhů dochází k asymetrické konvergenci ve zpěvech. Slavík tmavý zde velmi často zpívá jako tzv. smíšený zpěvák, který vkládá do svého repertoáru typy zpěvů patřící slavíku obecnému (Sorjonen 1986a, Lille 1988, Becker 2007). Tento smíšený zpěv se vyskytuje u relativně velké části slavíků tmavých žijících v sympatrii (např. podle Vokurkové a kol. 2013, bylo 7 z 9 analyzovaných jedinců určeno jako smíšený zpěvák). Přestože je dokázáno, že i slavík obecný je schopný se naučit zpěv slavíka tmavého (pokud je izolován od příslušníků svého druhu a je tedy vystaven pouze heterospecifickým tutorům – Stadié 1983), smíšený zpěv u něj v přírodě nebyl zjištěn a byl pozorován pouze v zajetí u jednoho z 200 studovaných jedinců (Lille 1988). O adaptivním významu smíšeného zpěvu se toho zatím příliš neví. Jedním z možných vysvětlení by mohlo být, že slavík tmavý může smíšeným zpěvem silněji působit na slavíka obecného při obraně teritoria (popsáno např. u lejsků – Qvarnström a kol. 2006).

1.2 Mezidruhová teritorialita u slavíků

V sekundárním kontaktu mnou sledovaných dvou blízce příbuzných druhů slavíků bude pravděpodobně docházet k mezidruhovým interakcím, díky jejich téměř stejným nárokům na prostředí. Z výše popsaného modelového systému slavíků lze vyzorovat následující indicie svědčící o možné existenci mezidruhové teritoriality v sympatrii:

1. Změna preferencí habitatu u slavíka obecného v sympatrii oproti alopatrii.
2. Šíření areálu slavíka tmavého směrem k areálu slavíka obecného a asymetrická introgrese genů slavíka tmavého do genomu slavíka obecného.
3. Ekologický posun znaků v sympatrii, výraznější u slavíka obecného.
4. Robustnější a větší tělesná konstituce u slavíka tmavého.

Všechny tyto skutečnosti napovídají, že k mezidruhové teritorialitě mezi slavíky v sympatrické zóně dochází. Z výše popsaných indicií také vyplývá, že mezidruhová teritorialita je asymetrická a preferuje slavíka tmavého jako dominantní a více agresivní druh ve srovnání se slavíkem obecným. Tento poznatek přinesla i první a dosud jediná studie na téma mezidruhové teritoriality u slavíka obecného a slavíka tmavého (Sorjonen 1986a). Tu lze považovat za jakousi pilotní studii, která nám poskytuje cenné informace, avšak obsahuje mnoho nedostatků, které výše popsaný závěr činí ne zcela věrohodným. Jedná se o následující problémy, které vesměs plynou z doby jejího vzniku.

1. Použití stále jedné stejné playbackové nahrávky na všechny pokusy. Kroodsma a kol. (2001) zmiňuje ve své práci, že je nutné u playbackových experimentů opakovat jednotlivé nahrávky co nejméně a nejlépe použít nahrávku od jednoho samce pouze jednou, a tak se vyhnout efektu pseudoreplikace.

2. Pořadí pouštěných playbackových nahrávek na reakci sledovaného jedince. Sorjonen (1986a) sice zmiňuje, že ačkoliv používal stále stejnou standardní sequenci playbackových nahrávek, kde jako první hrál vždy zpěv slavíka tmavého, nezjistil žádný efekt (např. habituaci), který by ovlivňoval odpověď sledovaných samců. Dále používal velmi krátkou pauzu mezi playbacky (3 min). Nové studie však tento design ukazují jako nevhodný (např. Petrusková a kol. 2008).

3. Sorjonen (1986a) při svých experimentech nepoužíval žádný model slavíka, který by představoval vetřelce v teritoriu sledovaného samce. Použití modelu vetřelce

v bezprostřední blízkosti reproduktoru však poskytuje jasný cíl k případným fyzickým útokům (Cucco & Malacrane 1999, Petrusková a kol. 2008).

Těmto metodickým problémům se moje práce snaží vyhnout a vytyčuje si dále popsané cíle.

1.3 Cíle práce

Cílem této práce bylo provedením playbackových experimentů na jedincích obou druhů slavíků v oblasti jejich sympatrického výskytu ověřit následující hypotézy:

1. druhy na sebe reagují

– na základě terénních zkušeností mých spolupracovníků i výše popsané studie Sorjonena (1986a) se zdá zjevné, že mezi slavíky interakce existují. Nicméně i tento na pohled triviální fakt je nutné ověřit experimentem za pomoci nových poznatků a technologií přímo v terénu.

2. slavík tmavý reaguje agresivněji na playback slavíka obecného, než reaguje slavík obecný na playback slavíka tmavého

– tato hypotéza vyplývá z výše uvedených indicií, které poukazují na slavíka tmavého jako na dominantní druh.

3. slavík obecný reaguje na smíšený zpěv slavíka tmavého agresivněji než na čistý zpěv slavíka tmavého

– jelikož slavík tmavý často zpívá v sympatrii smíšený zpěv, zatímco slavík obecný naopak nikdy, není přesně jasné, jakým způsobem by měl být tento smíšený zpěv výhodný.

2 Metodika

2.1 Studované lokality

Výzkum probíhal v sympatrické zóně zájmových druhů ve středním Polsku, kde se slavíci zkoumají již delší dobu (Storchová a kol. 2010, Reifová a kol. 2011a, Vokurková a kol. 2013). Lokality se nachází v nivách řek Prosny a Warty, konkrétně v širším okolí obcí Chocz, Zagórow a Pyzdry (obr. 4). Obě řeky jsou v těchto místech neregulované, na jejich březích se vyskytují stromy s převládajícím topolem bílým (*Populus alba*) a různými druhy vrb (*Salix* sp.). Často se zde vyskytují keřové porosty zastoupené trnkou obecnou (*Prunus spinosa*), střemchou obecnou (*Prunus padus*) a především opět vrbou (*Salix* sp.), které jsou často prostoupené vysokými bylinami (kopřiva – *Urtica* sp., třtina – *Calamagrostis* sp., rákos – *Phragmites* sp.). V tomto biotopu (obr. 3) se nacházejí teritoria obou druhů slavíků.

Vzájemný poměr početnosti studovaných druhů na sledovaných lokalitách v povodí řeky Prosny byl podle záznamů školitele v letech 2007 až 2009 zhruba 1:1. V sezoně 2011 zde však silně převažoval slavík obecný, pravděpodobně vlivem katastrofálního sucha na severním okraji afrického zimoviště slavíka tmavého, které způsobilo jeho extrémně opožděný návrat nebo přímo pokles hnízdní populace (Tøttrup a kol. 2012). V letech 2012 a 2013 se počty slavíků tmavých zvýšily, avšak stále zde zpívalo zhruba dvakrát více slavíků obecných. V povodí řeky Warty obecně silně převažuje slavík tmavý a to i v době populačního poklesu v roce 2011.



Obr. 3: Břehy řeky Prosny s ukázkou typického biotopu, kde probíhal výzkum mezidruhové teritoriality mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým, v pozadí obec Chocz, autor fotografie: Radka Reifová.



Obr. 4: Studované lokality (vyznačeny žlutě) v povodí řek Prosný (širší okolí obce Chocz) a Warty (okolí měst Pyzdry a Zagórow), kde probíhal výzkum mezidruhové teritoriality mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým, a poloha studovaných lokalit v celém území Polska (menší mapa v dolním pravém rohu – růžové označení). Mapa byla vygenerována pomocí programu Google Earth.

2.2 Playbackové experimenty

Během svého terénního výzkumu jsem studoval interakce mezi slavíky pomocí tzv. playbackových experimentů. Tyto pokusy jsou založené na přehrávání nahrávek zpěvu sledovaným jedincům. Moje práce se zaměřuje na dva typy experimentů. Prvním bylo **testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým** v sezonách 2011, 2012 a 2013. Druhým pak bylo **testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého** prováděné pouze v sezoně 2012.

2.2.1 Testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým

V tomto typu pokusu jsem chtěl odhalit reakce sledovaných jedinců na konspecifický a především na heterospecifický stimul. Pro vytvoření nahrávek pro tento typ pokusu jsem potřeboval čisté zpěvy obou druhů, proto musely být použity zdrojové nahrávky z blízké alopatrie. Důvodem je smíšený zpěv slavíka tmavého v sympatrii, kdy téměř všichni jedinci přebírají alespoň nějaké motivy od slavíka obecného, a tudíž nebylo možné použít sympatrický zpěv slavíka tmavého bez rizika, že bude obsahovat zpěv druhého druhu, což by bylo v tomto experimentu nežádoucí. Jelikož žádná zdrojová nahrávka tak nepocházela z lokalit, kde můj výzkum probíhal, nemohl žádný testovaný samec znát zpěv (z předešlých sezón), který mu byl prezentován, a tak jsem se současně vyhnul tzv. “sousedskému efektu“ („neighboreffect“), kdy na zpěv sousedního samce reagují pěvci méně než na zpěv samce, který s nimi nesousedí (Stoddard a kol. 1990, Molles & Vehrencamp 2001). Také jsem se vyhnul možným mikrodialektům v rámci příbuzných jedinců, které by mohli ovlivnit odpověď testovaných samců (Dingle a kol. 2010). Testování reakce na kontrolní stimul nepříbuzného a nekonkurujícího budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*), který je na studijních lokalitách běžný, mělo poskytnout důkaz, že oba druhy slavíků reagují pouze na sebe navzájem, nikoliv na ostatní pěvce. Jelikož jsem předpokládal, že slavíci nebudou jakkoli reagovat na kontrolní podnět, nebyl původ nahrávky budníčka většího tak podstatný. Pro kontrolní playbackové nahrávky tak byly použity zpěvy pořízené v Polsku (sledované lokality) i na území ČR.

2.2.2 Testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého

Tento typ experimentu měl za cíl porovnat reakce slavíka obecného na smíšený a čistý zpěv slavíka tmavého. Z tohoto důvodu byla potřeba použít jako zdrojové nahrávky slavíka tmavého pořízené v sympatrii. Jelikož slavík tmavý v místě společného výskytu přejímá zpěvy od slavíka obecného v různé míře, existují tak jedinci, kteří zpívají více či méně smíšený zpěv. K určení, zda je slavík tmavý smíšeným zpěvákem nebo zpívá čistý zpěv, resp. do jaké míry je jeho zpěv smíšený, jsem použil poloautomatický počítačový program, který byl vyvinutý v Berlíně (autoři: Silke Kipper a Michael Weiss). Zjednodušeně lze říci, že odhalení míry smíšeného zpěvu u slavíka tmavého spočívá v porovnání jednotlivých zpěvů z nahrávky

s katalogem obsahujícím přes 400 různých typů zpěvů slavíka obecného. Tento poloautomatický program pracuje tak, že nabízí největší shodu (pokud zde nějaká je) zkoumaného typu zpěvu slavíka tmavého se zpěvem slavíka obecného v katalogu. Na základě tohoto srovnání lze rozhodnout, zda typ zpěvu pocházející z nahrávky slavíka tmavého je opravdu typ zpěvu přebraný z repertoáru slavíka obecného. Podrobný popis celého postupu a detailní analýzu zpěvů lze najít v práci Vokurkové a kol. (2013). Pro mé účely jsem tak získal téměř čisté a hodně smíšené zpěvy slavíka tmavého. Věrohodnost tohoto rozřazení pomocí počítačového programu byla následně ověřena nezávislým subjektivním hodnocením sluchovou zkouškou, kterou provedl můj školitel. Všechny zpěvy určené programem jako smíšené, resp. čisté, byly stejně vyhodnoceny i sluchem školitele. Lze tedy předpokládat, že mezi oběma skupinami zpěvů skutečně existoval výrazný rozdíl, který mohli vnímat i testovaní jedinci slavíků.

2.3 Příprava playbackových terénních nahrávek

Nahrávky slavíků pro oba typy pokusů byly pořízené v minulých letech ostatními členy týmu na sympatrických i alopatických lokalitách. Nahrávky pro kontrolní stimul budníčka většího byly pořízené na území ČR i studovaných lokalitách v Polsku (pro bližší podrobnosti o původu nahrávek a popis jednotlivých typů experimentů viz předchozí podkapitoly 2.2.1 a 2.2.2).

V bioakustickém programu Avisoft SASLab Pro verze 5.2 (Specht 2007) jsem vždy vybral a vyčistil 2,5 min část nahraného zpěvu, kterou jsem poté nakopíroval. Vznikla tak hotová 5 minutová playbacková nahrávka, která byla uložena ve formátu „.wav“. U všech vytvořených playbackových nahrávek byla nastavena stejná hladina hlasitosti.

Pro testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým bylo ze zdrojových (cca 20 min) nahrávek od 5 různých samců slavíka obecného vytvořeno 16 nahrávek pro experimenty. Playbackové nahrávky se zpěvem slavíka tmavého byly vytvořeny ze zdrojových (cca 20 min) nahrávek od 6 různých samců a celkem jich bylo vytvořeno 16. Jedna vytvořená playbacková nahrávka hrála maximálně ve třech experimentech. Sousedící samci nebyli testováni stejným typem nahrávky. Pro testování reakce na kontrolní stimul nepříbuzného a nekonkurujícího budníčka většího bylo vytvořeno celkem 5 playbackových nahrávek od 5 různých samců. Každá playbacková nahrávka byla použita maximálně třikrát.

Pro druhý typ pokusu, tedy testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého bylo vytvořeno celkem 6 nahrávek čistého zpěvu slavíka tmavého od 4 jedinců a 7 nahrávek smíšeného zpěvu slavíka tmavého také od 4 jedinců. Všechny zdrojové nahrávky měly délku cca 20 minut. Jedna vytvořená playbacková nahrávka byla použita maximálně ve dvou experimentech a opět byli sousedící slavíci testováni odlišnými nahrávkami.

Přestože každá vytvořená nahrávka nepochází od jiného samce, je každá jedinečná, protože vybraná 2,5 minutová část se nikdy neopakuje v nahrávce jiné. Tímto postupem jsem se snažil přiblížit ideálnímu designu, který popisují např. Kroodsm a kol. (2001), a tak se vyhnout nežádoucímu efektu pseudoreplikace. Tento efekt spočívá v tom, že pro všechny playbackové experimenty používáme stále jednu stejnou nahrávku, a tím pádem dostáváme odpověď pouze na jeden typ nahrávky (která může být pořízena například od slabého samce).

2.4 Načasování práce v terénu

Terénní výzkum probíhal ve třech sezonách (2011 – 2013) vždy na začátku hnízdního období v čase, kdy těsně po přiletu zakládali samci svá teritoria a tudíž nejsilněji reagovali na možné vnitro i mezidruhové kompetitory (Nowicki a kol. 2002, Petrusková a kol. 2008, Jankowski a kol. 2009). Tato doba je tedy nejlepší na provádění playbackových experimentů. Konkrétní termíny byly: 3.-17.5.2011, 6.-22.5.2012, 16.-19.5.2013. Nejprve byla na lokalitě zjištěna poloha teritorií jednotlivých samců, kteří byli druhově determinováni podle zpěvu. Přesné ověření tohoto určení za pomoci znaků na ručních letkách (např. Becker 1995) proběhlo až po provedení experimentu kvůli tomu, aby nebyla odchyčením ovlivněna jejich reakce na námi předkládaný stimul (Linhart a kol. 2012). Odchyčení samci byli rovněž okroužkováni barevnými kroužky, aby nedošlo k opakovanému testování jedinců. Experimenty byly prováděny v ranních (6:00-10:00) a večerních (16:00-21:00) hodinách.

2.5 Průběh experimentu

Playbackové experimenty byly prováděny za vhodných povětrnostních podmínek (bez deště a silného větru) a probíhaly vždy ve dvou dnech. První den byl sledovaný jedinec vystaven konspicifickému stimulu, druhý den heterospicifickému. U dalšího jedince stejného druhu bylo pořadí otočeno (první heterospicifický, druhý konspicifický stimul) a toto pořadí předkládaných stimulů bylo pravidelně střídáno.

Jelikož byl každý stimul přehráván jiný den, ale ve stejnou denní dobu, vznikla zde pauza 24 hodin. Tímto designem jsem se vyhnul možnému zkreslení odpovědi studovaného samce díky pouštění stimulů v příliš krátkém odstupu, např. s pauzou řádově v minutách (Petrušková a kol. 2008, Turčoková a kol. 2011). Přestože slavíci reagují na stejný individuální zpěv i po 8 hodinách (Bartsch a kol. 2012), předpokládám, že 24 hodinová pauza mezi různými playbacky je dostačující k tomu, abychom oba experimenty provedené na jednom jedinci mohli považovat za navzájem neovlivněné. Nikdy nebyli ve stejný den testováni sousední samci, kteří by díky malé vzdálenosti mezi teritorií mohli být ovlivněni dříve pouštěnými stimuly (Bartsch a kol. 2012).

Samotný průběh playbackového experimentu je schematicky znázorněn na obr. 6. Skládá se ze tří částí. První částí je nahrání 5 minutového spontánního zpěvu sledovaného slavíka, které proběhlo vždy těsně předtím, než byl proveden pokus (i před umístěním reproduktoru a dalšího vybavení do teritoria). Tento zpěv tedy nebyl pokusem ovlivněn. Tento spontánní zpěv byl nahrán jak první, tak i druhý den, pokud to situace dovolila, tedy pokud se daný slavík dostatečně kvalitně ozýval. Pokud se druhý den neozýval dostatečně dlouho a pořízení 5 minutové nahrávky by tak bylo příliš časově náročné a mohlo by výrazně prodloužit provedení další části experimentu, spontánní zpěv jsem tento den již nenahrával a pro další zpracování dat byl použit pouze spontánní zpěv z prvního dne (nepovedlo se nahrát pouze 4 spontánní zpěvy ze všech 78 playbackových experimentů).

Ihned po nahrání spontánního zpěvu jsem nainstaloval reproduktor Mipro MA-101, který byl vždy umístěn na zemi uvnitř teritoria v místě, kde testovaný jedinec předtím opakovaně zpíval. Reproduktor směřoval k obloze, aby se zvuk rovnoměrně šířil do okolí. Pomocí 20 metrového kabelu byl reproduktor propojen s MP4 přehrávačem Emgeton X5 Cult, ve kterém byly uloženy všechny playbackové nahrávky. Prezentované nahrávky byly vždy doplněny vycpaninami slavíka obecného, slavíka tmavého nebo modelem budníčka většího (v závislosti na tom, jaký typ stimulu byl přehráván – dále tyto vycpaniny a model nazývám souhrnně atrapou), které tak poskytovaly jasný cíl pro případné agresivní reakce (Cucco & Malacrane 1999, Petrušková a kol. 2008). Atrapa byla umístěna z důvodů viditelnosti na dřevěném bidle přibližně 1 m nad zemí.

Ve chvíli, kdy jsem měl jasný důkaz, že je náš sledovaný samec v teritoriu poblíž atrapy a reproduktoru (zaspíval nebo byl viděn), přešlo se k druhé části. Druhou

částí je přehrání 5 minutové playbackové nahrávky zpěvu slavíka obecného či tmavého (resp. smíšeného nebo kontrolního zpěvu - v závislosti na typu experimentu, viz kap. 2.2) za přítomnosti atrapy příslušného druhu. Během této hlavní části jsem skrytě cca 20m od atrapy a reproduktoru sledoval a zaznamenával reakce sledovaného samce (pro jejich popis viz kap. 2.6.1).

Třetí částí je opět 5 minutová fáze, kdy playbacková nahrávka přestala hrát, ale atrapa je prezentována stále na stejném místě. Během této poslední fáze byly zaznamenávány reakce sledovaného jedince opět stejným způsobem.

Veškerý záznam zpěvu pozorovaného samce a namluvení pozorovaných behaviorálních reakcí byly pořízeny pomocí nahrávacího zařízení Marantz PMD660 a směrového mikrofону Sennheiser ME67.



Obr. 6: Schéma designu playbackového experimentu za účelem výzkumu mezidruhové teritoriality mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.

2.6 Zpracování terénních dat

Celkem se mi podařilo shromáždit data od 15 slavíků obecných a 15 slavíků tmavých pro testování mezidruhové agresivity (tj. byl jim prezentován jak heterospecifický, tak konspecifický stimul), přičemž 4 slavíkům obecným a 3 slavíkům tmavým byl prezentován kontrolní stimul (pozn. na kontolu nereagoval ani jeden druh, proto jsem nepovažoval za nutné ji zahrnout u všech sledovaných samců). Pro testování reakce na smíšený zpěv slavíka tmavého byla získána data od 9 slavíků obecných. Tato data byla dále zpracována dvěma doplňujícími se přístupy: jeden se zaměřuje na popis behaviorálních reakcí, druhý na podrobnější analýzu zpěvu nahraného před pokusem a během něho.

2.6.1 Behaviorální reakce

Nahráný záznam každého experimentu byl přepsán do tabulky, v níž každý řádek představoval jeden časový segment věnovaný určité činnosti, přičemž tento segment byl přesně vymezen podle času uplynulého od začátku daného experimentu (ukázka přepisu malé části typického experimentu vypadala např. takto: „klování do atrapy - 1:20 až 1:25 min“, „zpěv 0,5 m od atrapy - 1:25 až 2:40 min“, „další klování do atrapy - 2:40 až 3:00 min“ – viz obr. 7). Z tohoto přepisu veškerého zaznamenaného chování sledovaných samců bylo odvozeno šest základních kategorií behaviorálních reakcí (tab. 1). Čas, který daný jedinec věnoval chování klasifikovanému každou z kategorií, byl následně vyjádřen v procentech z doby trvání dané části pokusu (tj. doba, po kterou hrála playbacková nahrávka, resp. doba, po kterou byly reakce zaznamenávány po skončení playbackové nahrávky, viz obr. 6). Tyto procentuálně vyjádřené hodnoty jednotlivých kategorií reakcí byly použity ke statistickému zpracování.



Obr. 7: Útok samce slavíka obecného na atrapu slavíka tmavého během výzkumu mezidruhové teritoriality mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.

kategorie	popis chování
nezájem	nereaguje na pouštěný stimul
zájem	projevuje zájem o stimul, přiblížil se k atrapě, prolézá křovinami v její blízkosti apod.
přelety	přelétává kolem atrapy ze strany na stranu ve vzdálenosti více než 1 m
pobíhání	pobíhá po zemi pod atrapou
nálety	aktivně nalétává na atrapu, míjí ji ve vzdálenosti menší než 1 m
útok	přímý fyzický útok, sedí na atrapě, klove do ní

Tab. 1: Seznam typů odpovědí (základních kategorií behaviorálních reakcí) sledovaných jedinců na pouštěný stimul použitých do statistického hodnocení a jejich popis, které byly použity při výzkumu mezidruhové teritoriality mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.

Kromě základních kategorií reakcí (viz tab. 1) byly použity v následném statistickém srovnání další níže popsané proměnné, které jsou doplňující nebo odvozené z oněch základních kategorií behaviorálních reakcí prezentovaných v tab. 1:

Proměnná **maximální přiblížení** vyjadřuje nejbližší přiblížení k atrapě s přesností na 0,5 m (při útoku má maximální přiblížení hodnotu 0 m).

Proměnná **maximální stupeň agresivity reakce** udává ke každému experimentu číselnou hodnotu pro nejagresivnější zaznamenanou kategorii reakce z tab. 1. Povšimněme si, že se zde neobjevuje kategorie „pobíhání“, protože nikdy nebyla nejagresivnější reakcí. Následující číselná škála stupňů agresivity reakcí je tedy 0 = nezájem, 1 = zájem, 2 = přelety, 3 = nálety a 4 = útok.

Proměnná **celkový podíl behaviorálních reakcí** představuje celkové procento času věnované pěti základním kategoriím reakcí, kdy sledovaný jedinec na podnět viditelně reagoval (tab. 1), tj. součet času věnovaného zájmu, přeletům, pobíhání, náletům a útokům. Jedná se tedy o celkové procento z doby dané části experimentu, kdy se sledovaný samec o náš stimul jakýmkoliv způsobem zajímal (ze 100% jsou tedy odečtena procenta, kdy se o stimul nezajímal, tedy kategorie „nezájem“ z tab. 1).

Proměnná **celkový podíl agresivních reakcí** zahrnuje součet procent času věnovanému dvěma nejagresivnějším kategoriím reakcí – náletům a útokům.

Také **podíl zpěvu** jsem použil jako jednu z proměnných. Vyjadřuje, kolik času strávil sledovaný jedinec zpěvem během doby dané části pokusu.

Dále uvedené výsledky pro behaviorální reakce (v kap. 3) pocházejí pouze z části playbackového experimentu, kdy hrála playbacková nahrávka (cca 5 min), a to ze dvou důvodů: 1) Téměř všichni testovaní jedinci reagovali silněji v době, kdy hrála playbacková nahrávka (tzv. druhá část experimentu - viz obr. 6), než v době poté (5min), kdy hrát přestala (tzv. třetí část experimentu - viz obr. 6). 2) Výsledky spočtené pro obě části dohromady (10 min = doba kdy hrála playbacková nahrávka (5 min) + doba kdy nehrála, ale atrapa byla stále prezentována (5min)) vycházejí kvalitativně shodně jako výsledky pouze pro druhou část.

2.6.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu

Obecně je dobře známo, že pěvci používají svůj zpěv nejen k lákání samic, ale i k udržení teritoria (Catchpole & Slater 2008). Je tedy na místě se domnívat, že zpěv zpívaný během přímých agresivních interakcí se může lišit oproti spontánnímu zpěvu. Například Catchpole (1983) uvádí, že u rákosníků (*Acrocephalus* spp.) se typické agresivní chování vůči rivalským samcům projevuje v produkci kratších, méně variabilních a často opakujících se zpěvů, oproti běžnému spontánnímu zpěvu např. v kontextu lákání samic. Bylo tedy na místě se zajímat, zda i u slavíků se nějakým způsobem liší spontánní zpěv a zpěv vyprovokovaný mnou předkládaným stimulem.

Reakce obsažené ve zpěvu každého jedince byly pro účely dalšího zpracování rozděleny na dvě části. První částí bylo nahrávání **spontánního zpěvu** před spuštěním playbacku, který trval cca 5 min (viz kap. 2.5). Druhá část je nazývána **zpěv během pokusu**. Tato část nesleduje původní členění experimentu (tj. část, kdy hraje playbacková nahrávka, a část, kdy hrát přestala – viz kap. 2.5). Důvodem je skutečnost, že mnozí samci po spuštění playbackové nahrávky reagovali na stimul v tichosti (např. přelety nebo pobíháním), tudíž nebylo z hlediska zpěvu co hodnotit. Proto jsem u každého experimentu vybral 5 minutovou část od doby, kdy sledovaný slavík začal kontinuálně zpívat, a to bez ohledu na původní členění playbackového experimentu (viz kap. 2.5). V obou 5 minutových částech byla pro každého jedince spočtena průměrná délka jednotlivých zpěvů (počítáno v sekundách s přesností na tisíce sekund).

Z následných analýz byli vyřazeni jedinci, kteří během celého pokusu téměř nezpívali; zejména šlo o ty, kteří byli natolik agresivní, že značnou část celého experimentu strávili klováním do atrapy. Tito samci by zkreslovali následné statistické vyhodnocení, a proto byli vyloučeni. Počty použitých jedinců jsou v testování mezidruhové agresivity – 10 slavíků obecných a 12 slavíků tmavých. Pro vyhodnocení reakcí na kontrolní playbackovou nahrávku byla použita data pouze od 3 slavíků obecných a 3 slavíků tmavých. Pro testování reakce na smíšenost byla použita data od 8 slavíků obecných.

Všechny zpěvy testovaných samců, spontánní i během reakce na playback, byly analyzovány v programu Avisoft SASLab Pro verze 5.2 (Specht 2007).

2.7 Statistická analýza

2.7.1 Analýza hlavních komponent

Analýza hlavních komponent (PCA) sloužila k lepšímu zorientování se ve vztazích mezi jednotlivými kategoriemi reakcí. Měla tedy ukázat, které kategorie se u testovaných jedinců vyskytují najednou a které se naopak vylučují. Vstupovali do ní zároveň všichni jedinci testovaní pro výzkum mezidruhové agresivity i všichni jedinci testovaní pro výzkum reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého. Proměnnými použitými do analýzy PCA byly všechny hlavní kategorie reakcí kromě nezájmu (viz tab. 1), které byly vyjádřené jako procenta času z doby, po kterou pokus probíhal, a kromě nich sem bylo zahrnuto procento času, které každý jedinec věnoval zpěvu během pokusu. Pro PCA byla použita korelační matice netransformovaných proměnných a jejím výstupem byly navzájem nezávislé ordinační osy. Polohy jednotlivých jedinců na prvních dvou ordinačních osách (PC1 a PC2) byly použity pro další analýzu.

2.7.2 Analýza behaviorálních reakcí

V této analýze byly na straně vysvětlovaných proměnných použity všechny proměnné popsané v kap. 2.6.1 a dále dvě proměnné pocházející z PCA, konkrétně PC1 a PC2 (viz kap. 2.7.1). Pro tyto proměnné byly provedeny následující statistické testy:

1. Srovnání reakcí na heterospecifický vs. konspecifický podnět v rámci každého druhu slavíka provedené pomocí párového Wilcoxonova testu.

2. Srovnání reakcí na heterospecifický podnět mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým provedené pomocí nepárového Wilcoxonova testu (dříve známého jako Mann-Whitney U test).
3. Srovnání reakcí slavíka obecného na čistý vs. smíšený zpěv slavíka tmavého pomocí párového Wilcoxonova testu.

Statistická analýza nebyla prováděna v případě reakcí na kontrolní podnět, protože reakce byla ve 100 % případů nulová, a testování tudíž nemělo smysl.

2.7.3 Analýza spontánního zpěvu vs. zpěvu během pokusu

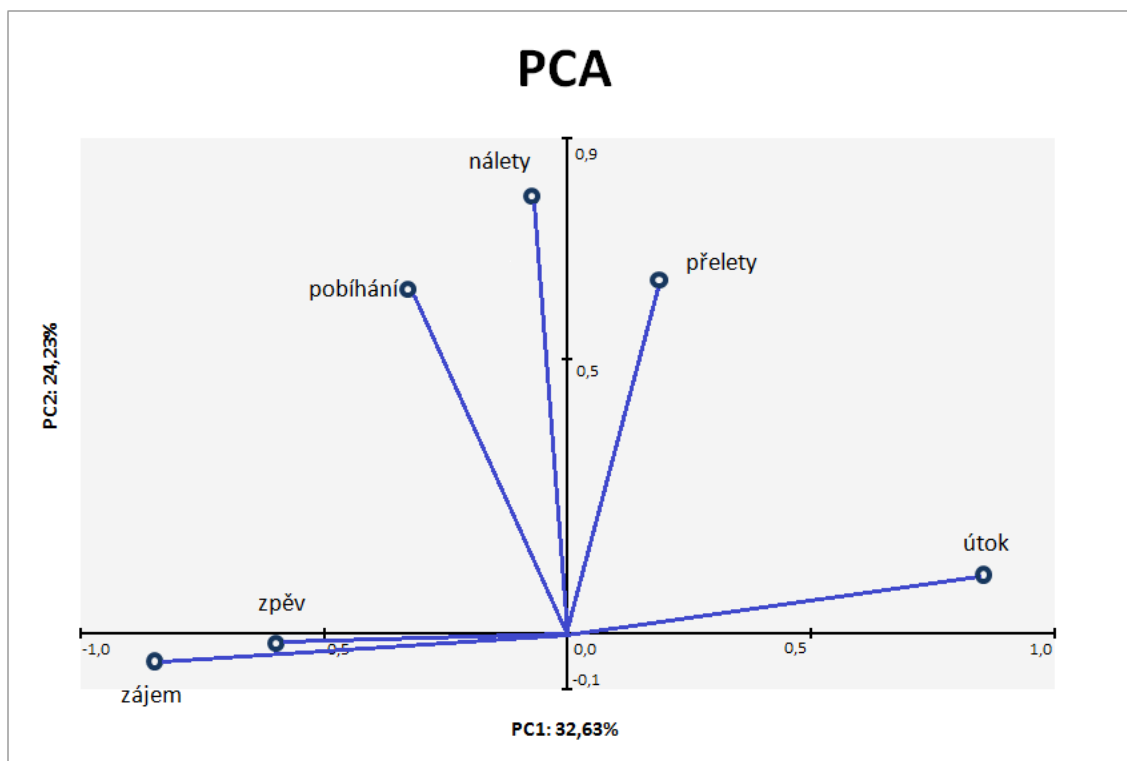
Zde jako vysvětlovaná proměnná figurovala průměrná délka zpěvu (definici viz kap. 2.6.2). Ta byla srovnávána mezi spontánním zpěvem nahraným bezprostředně před pokusem a zpěvem během pokusu (opět viz kap. 2.6.2 pro přesné vymezení těchto pojmů) vždy párovým Wilcoxonovým testem. Tato srovnání byla provedena vždy zvlášť pro:

1. slavíka obecného vystaveného konspecifickému podnětu
2. slavíka obecného vystaveného heterospecifickému podnětu
3. slavíka tmavého vystaveného konspecifickému podnětu
4. slavíka tmavého vystaveného heterospecifickému podnětu
5. slavíka obecného vystaveného kontrolnímu podnětu
6. slavíka tmavého vystaveného kontrolnímu podnětu
7. slavíka obecného vystaveného smíšenému zpěvu slavíka tmavého
8. slavíka obecného vystaveného čistému zpěvu slavíka tmavého

3 Výsledky

3.1 Analýza hlavních komponent

Z analýzy vychází rozdělení jednotlivých kategorií behaviorálních reakcí podle prvních dvou ordinačních os následovně: první osa (PC1) vysvětluje 32,63% variability (eigenvalue = 1,96) a zobrazuje negativní korelaci mezi kategorií útok proti kategoriím zájem a zpěv; druhá osa (PC2) vysvětluje 24,23% variability (eigenvalue = 1,45) a zobrazuje kategorie přelety, pobíhání a nálety ve stejném směru (Obr. 8). Je zřejmé, že první osa dobře reflektuje vztah mezi nejméně agresivními reakcemi (zájem, zpěv) na jedné straně a na straně druhé nejvíce agresivní reakcí (útok) – jedinci, kteří fyzicky napadali konkurenta, se příliš nevěnovali zpěvu a méně agresivním reakcím a naopak. Druhá osa pak ukazuje, že různým reakcím se střední mírou agresivity věnovali stejní ptáci podobně dlouhou dobu.



Obr. 8: První dvě ordinační osy (PC1 a PC2) poskytnuté analýzou hlavních komponent (PCA) zobrazující vzájemné vztahy pěti kategorií behaviorálních reakcí a podílem zpěvu během reakce získané při výzkumu mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým.

3.2 Testování mezidruhové agresivity mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým

3.2.1 Behaviorální reakce

3.2.1.1 Vnitrodruhové srovnání

Srovnání odpovědí na konspecifický vs. heterospecifický stimul pomocí párových Wilcoxonových testů mělo u studovaných druhů ověřit obecně platné pravidlo, že ptáci reagují nejsilněji na stimul svého vlastního druhu než na stimul cizí. Výsledky ukazují, že toto se potvrdilo pouze u slavíka obecného. Ten reaguje na podnět vlastního druhu tak, že se více přibližuje k atrapě (tab. 2). Mnohdy je toto přiblížení rovno nule, jelikož častěji fyzicky útočí na atrapu vlastního druhu, resp. obecně odpovídá agresivními reakcemi častěji než na podnět příbuzného druhu (tab. 2). Také reakce se střední mírou agresivity reprezentovány druhou ordinační osou (PC2), tedy přelety, pobíhání a nálety, jsou častější ve srovnání se stimulem příbuzného druhu (tab. 2). Naopak odpovědi slavíka tmavého se mezi oběma podněty statisticky neliší v žádné srovnávané proměnné (tab. 2).

	slavík obecný (n=15)		slavík tmavý (n=15)	
	kon	het	kon	het
	medián (± SD)	medián (± SD)	medián (± SD)	medián (± SD)
	V	p	V	p
zájem (%)	78,59 (± 30,58)	90,03 (± 17,11)	31	0,107
přelety (%)	0,59 (± 1,78)	0,00 (± 1,41)	44	0,351
pobíhání (%)	0,00 (± 3,20)	0,00 (± 1,82)	5	0,423
nálety (%)	0,00 (± 0,75)	0,00 (± 0,34)	37	0,097
útok (%)	1,24 (± 30,35)	0,00 (± 1,56)	42	0,024
maximální přiblížení (m)	0,00 (± 0,59)	1,00 (± 1,06)	14	0,049
maximální stupeň agresiv. reakce*	4,00 (± 1,10)	2,00 (± 1,23)	38,5	0,061
celkový podíl behavio. reakcí (%)	91,67 (± 7,54)	94,43 (± 17,97)	64	0,847
celkový podíl agresiv. reakcí (%)	2,17 (± 30,24)	0,00 (± 1,77)	52	0,014
podíl zpěvu (%)	21,64 (± 12,13)	24,22 (± 9,95)	42	0,330
PC1	0,02 (± 2,44)	-0,26 (± 0,68)	85	0,169
PC2	0,09 (± 1,51)	-0,66 (± 0,99)	98	0,030
			medián (± SD)	medián (± SD)
			89,74 (± 10,12)	90,91 (± 26,22)
			0,59 (± 1,47)	0,60 (± 2,33)
			0,00 (± 2,10)	0,00 (± 1,06)
			0,00 (± 0,97)	0,00 (± 0,61)
			0,00 (± 8,77)	0,00 (± 0,08)
			0,50 (± 0,65)	0,50 (± 12,70)
			2,00 (± 1,16)	2,00 (± 0,85)
			96,15 (± 5,87)	94,74 (± 27,03)
			0,00 (± 8,69)	0,00 (± 0,61)
			27,60 (± 19,78)	35,89 (± 23,28)
			-0,25 (± 0,95)	-0,65 (± 0,99)
			-0,40 (± 1,46)	-0,50 (± 1,12)
			62	0,934
			33,5	0,245
			14	0,104
			17	0,672
			14	0,106
			12,5	0,252
			49	0,160
			85	0,169
			50,5	0,130
			63	0,890
			63	0,890
			64	0,847

*reakce s nejvyšším stupněm zjištěná během pokusu; stupně odrážejí vzrůstající agresivitu odpovědi od nezájmu (stupeň 0) po útok (stupeň 4)

Tab. 2: Tabulka shrnující srovnání jednotlivých kategorií reakcí slavíků obecných (levá část) a slavíků tmavých (pravá část) na konspicivní (kon) vs. heterospicivní (het) podnět pomocí párových Wilcoxonových testů. Podrobný popis jednotlivých reakcí je uveden v kap. 2.6.1. Statisticky průkazné výsledky jsou zobrazeny tučně.

3.2.1.2 Mezidruhové srovnání

Porovnání mezi odpověďmi slavíka obecného a slavíka tmavého na heterospecifický stimul mělo přispět k potvrzení či vyvrácení hypotézy tvrdící, že slavík tmavý je agresivnějším druhem než slavík obecný. Z výsledků prezentovaných v tab. 3 je vidět, že druhy se mezi sebou u žádné reakce statisticky průkazně neliší v míře odpovědi na heterospecifický stimul. Zmíněná hypotéza se tedy nepotvrdila a nelze tedy říci, že by slavík tmavý byl agresivnějším druhem než slavík obecný.

	LM (n=15)	LL (n=15)	W	p
	medián (± SD)	medián (± SD)		
zájem (%)	90,03 (± 17,11)	90,91 (± 26,22)	109	0,901
přelety (%)	0,00 (± 1,41)	0,60 (± 2,33)	69,5	0,066
pobíhání (%)	0,00 (± 1,82)	0,00 (± 1,06)	99	0,362
nálety (%)	0,00 (± 0,34)	0,00 (± 0,61)	117,5	0,818
útok (%)	0,00 (± 1,56)	0,00 (± 0,08)	137	0,125
maximální přiblížení (m)	1,00 (± 1,06)	0,50 (± 12,70)	118	0,831
maximální stupeň agresiv. reakce*	2,00 (± 1,23)	2,00 (± 0,85)	124	0,633
celkový podíl behavio. reakcí (%)	94,43 (± 17,97)	94,74 (± 27,03)	102	0,678
celkový podíl agresiv. reakcí (%)	0,00 (± 1,77)	0,00 (± 0,61)	125	0,564
podíl zpěvu (%)	24,22 (± 9,95)	35,89 (± 23,28)	90	0,361
PC1	-0,26 (± 0,68)	-0,65 (± 0,99)	148	0,149
PC2	-0,66 (± 0,99)	-0,50 (± 1,12)	86	0,285

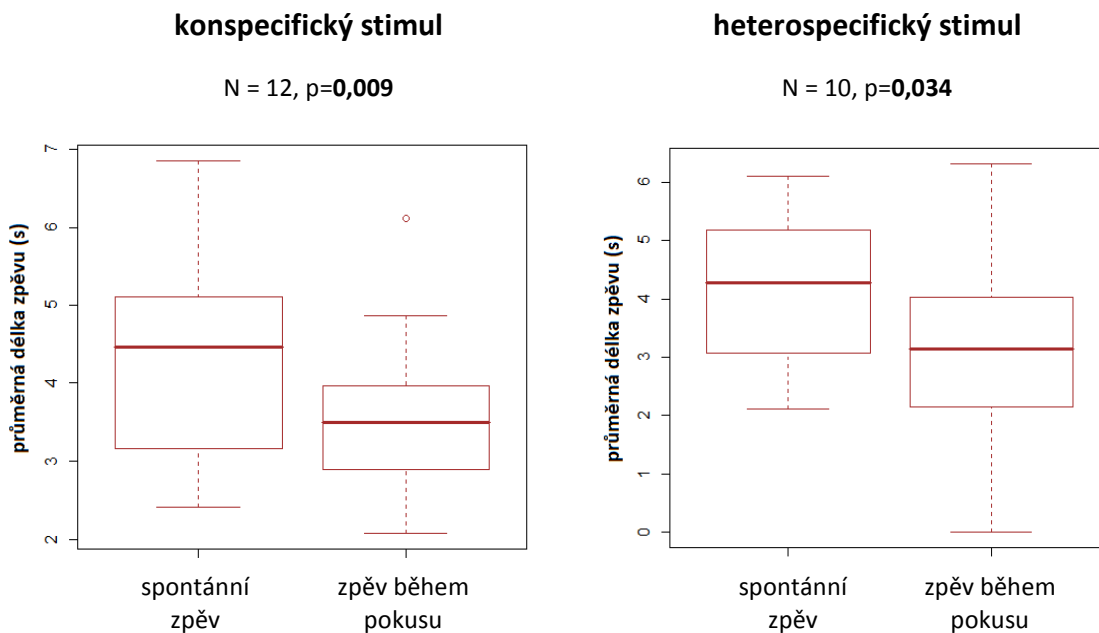
*reakce s nejvyšším stupněm zjištěná během pokusu; stupně odrážejí vzrůstající agresivitu odpovědi od nezájmu (stupeň 0) po útok (stupeň 4)

Tab. 3: Srovnání jednotlivých kategorií reakcí na heterospecifický podnět mezi slavíkem obecným (LM) a slavíkem tmavým (LL) pomocí nepárových Wilcoxonových testů. Podrobný popis jednotlivých reakcí je uveden v kap. 2.6.1. Žádný z testů není statisticky průkazný.

3.2.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu

Srovnání průměrných délek jednotlivých zpěvů mezi částmi spontánní (neovlivněný) zpěv a zpěv během pokusu (ovlivněný prezentovaný stimulem) mělo pomocí párového Wilcoxonova testu přispět k ověření hypotézy týkající se změn délek

zpěvů, například zkracování v důsledku vyprovokování přítomností rivala, jak bývá někdy u ptáků pozorováno (Järvi a kol. 1980, Nelson & Poesel 2012), a tedy ukázat, zda některý z druhů mění délku svého zpěvu v důsledku provokace konspecifickým či heterospecifickým stimulem. Z výsledků statistických testů a grafického zobrazení (obr. 9) je vidět, že slavík tmavý zkracuje průměrnou délku zpěvu během doby, kdy mu je prezentován konspecifický nebo heterospecifický stimul, oproti části, kdy zpívá spontánně (konspecifický stimul – Wilcoxon signed rank test, $V = 71$, $p = 0,009$; heterospecifický stimul – Wilcoxon signed rank test, $V = 66$, $p = 0,034$). U slavíka obecného nebyla zaznamenána žádná změna na oba typy stimulu (konspecifický stimul – Wilcoxon signed rank test; $V = 39$, $p = 0,275$, heterospecifický stimul – Wilcoxon signed rank test, $V = 39$, $p = 0,275$). Hypotézu tvrdící, že druhy mění délku zpěvu v reakci na podnět možného rivala, tak potvrzuje pouze výsledek u slavíka tmavého.



Obr. 9: Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu u slavíka tmavého na konspecifický (vlevo) a heterospecifický stimul – krabicové grafy (zobrazeny mediány, kvartily a rozpětí hodnot).

3.2.3 Reakce na kontrolní stimul

Žádný ze 7 testovaných jedinců (4 slavíci obecní a 3 slavíci tmaví) nevykazoval viditelnou reakci na kontrolní podnět představovaný budníčkem větším (*Phylloscopus trochilus*). Vzhledem k nepřítomnosti variability v datech tedy nemělo smysl tento fakt ověřovat statistickým testem. Statistický test však měl smysl pro srovnání spontánního (neovlivněného) zpěvu a zpěvu během pokusu (ovlivněného prezentovaným stimulem) pomocí párového Wilcoxonova testu. Výsledky ukazují, že ke zkracování zpěvů vlivem kontrolního stimulu u žádného z obou druhů slavíků nedochází: slavík obecný: Wilcoxon signed rank test, $V = 6$, $p = 0,25$; slavík tmavý: Wilcoxon signed rank test, $V = 6$, $p = 0,25$.

Ukázalo se tedy, že na rozdíl od výrazných reakcí obou druhů slavíků na konspicifické i heterospicifické stimuly představované slavíkem obecným, resp. tmavým, k reakci na jiný ptačí druh přítomný na studijních plochách u nich nedochází. Tento výsledek tak potvrzuje platnost hypotézy, že slavíci jsou vůči sobě mezidruhově agresivní, ale že agresivitu nevykazují vůči druhu, který pro ně nepředstavuje konkurenta.

3.3. Testování reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého

3.3.1 Behaviorální reakce

Porovnání odpovědí slavíka obecného na čistý a smíšený zpěv slavíka tmavého mělo přispět k potvrzení či vyvrácení hypotézy tvrdící, že slavík obecný bude reagovat silněji na smíšený zpěv slavíka tmavého než na čistý zpěv tohoto druhu. Výsledky párových testů (tab. 4) tuto hypotézu podporují. Slavík obecný reaguje na smíšený zpěv slavíka tmavého častějšími přelety, více se přibližuje k atrapě a odpovídá na stimul více agresivními reakcemi než na čistý zpěv slavíka tmavého (tab. 4). Také reakce se střední mírou agresivity prezentované druhou ordinační osou (PC2) jsou častější při přehrávání smíšeného zpěvu ve srovnání s čistým zpěvem (tab. 4).

	cis LL median (\pm SD)	smi LL median (\pm SD)	V	p
zájem (%)	84,11 (\pm 13,16)	81,82 (\pm 13,49)	23	1,000
přelety (%)	0,74 (\pm 0,87)	2,67 (\pm 1,99)	3	0,042
pobíhání (%)	0,00 (\pm 0,00)	0,00 (\pm 0,22)	0	1,000
nálety (%)	0,00 (\pm 0,00)	0,00 (\pm 0,57)	0	0,371
útok (%)	0,00 (\pm 0,00)	0,00 (\pm 3,83)	0	1,000
maximální přiblížení (m)	1,50 (\pm 9,05)	1,00 (\pm 1,80)	26,5	0,042
maximální stupeň agresiv. reakce*	2,00 (\pm 0,53)	2,00 (\pm 0,87)	0	0,026
celkový podíl behavio. reakcí (%)	84,11 (\pm 13,57)	91,33 (\pm 14,54)	18	0,652
celkový podíl agresiv. reakcí (%)	0,00 (\pm 0,00)	0,00 (\pm 3,83)	0	0,181
podíl zpěv (%)	25,65 (\pm 10,70)	31,49 (\pm 13,32)	18	0,652
PC1	-0,19 (\pm 0,66)	-0,19 (\pm 0,84)	27	0,652
PC2	-0,73 (\pm 0,24)	-0,15 (\pm 0,99)	4	0,027

*reakce s nejvyšším stupněm zjištěná během pokusu; stupně odrážejí vzrůstající agresivitu odpovědi od nezájmu (stupeň 0) po útok (stupeň 4)

Tab. 4: Srovnání jednotlivých kategorií reakcí slavíka obecného na čistý (cis LL) vs. smíšený (smi LL) zpěv slavíka tmavého pomocí párových Wilcoxonových testů. Podrobný popis jednotlivých reakcí je uveden v kap. 2.6.1. Statisticky průkazné výsledky jsou zobrazeny tučně.

3.3.2 Porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu

Srovnání průměrných délek jednotlivých zpěvů mezi částmi spontánní (neovlivněný) zpěv a zpěv během pokusu (ovlivněný prezentovaným stimulem) mělo ukázat, zda slavík obecný mění svůj zpěv při provokaci čistým nebo smíšeným zpěvem slavíka tmavého. Z výsledků statistických testů je vidět, že se zpěvy obou částí experimentu neliší: čistý zpěv slavíka tmavého – Wilcoxon signed rank test, $V = 13$, $p = 0,547$; smíšený zpěv slavíka tmavého – Wilcoxon signed rank test, $V = 18$, $p = 1,000$.

4 Diskuze

Výsledky ukázaly, že sledované druhy slavíků na sebe reagují a existuje mezi nimi mezidruhov^á teritorialita. Reakce slavíka obecného na konspecifický podnět jsou výrazně agresivnější ve srovnání s heterospecifickým podnětem – více útočí na atrapu vlastního druhu než na atrapu slavíka tmavého. Naopak slavík tmavý neodpovídá všemi kategoriemi reakcí na konspecifický podnět více než na heterospecifický. Studované druhy slavíků se v odpovědi na heterospecifický podnět navzájem neliší, tudíž jejich mezidruhov^á teritorialita by mohla být symetrická. U slavíka tmavého se zjistilo, že v reakci na oba podněty zkracuje zpěvy během pokusu oproti spontánnímu zpěvu, zatímco u slavíka obecného se délka zpěvu nemění. Slavík obecný reaguje na smíšený zpěv slavíka tmavého silněji v porovnání se zpěvem čistým.

4.1 Reakce na kontrolní stimul

Při pozorování behaviorálních reakcí během playbackového experimentu bylo zjevné, že samci na předkládaný kontrolní stimul neragovali. Tuto „nereakci“ považují za dostatečný důkaz a bylo tedy na místě se domnívat, že se ve zpěvech žádná odpověď neobjeví. Přesto jsem provedl porovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu (kap. 3.2.3). Ani jeden druh slavíka na kontrolní playback nereaguje (nezkracuje průměrnou délku zpěvu). Přestože tento výsledek podporuje to, že slavíci reagují pouze na sebe navzájem a ne na ostatní druhy pěvců, není jeho význam příliš velký. Za prvé stejné nezkracování zpěvů bylo pozorováno i u slavíka obecného v reakci na heterospecifický i konspecifický podnět. Za druhé byla použita data pouze od 3 slavíků obecných a od 3 slavíků tmavých, tudíž výsledek statistického testu nemá velkou vypovídající hodnotu.

Reakce na kontrolu je však ve výrazném protikladu k reakcím na podnět slavíka (ať už se jedná o heterospecifický nebo konspecifický druh), což znamená, že slavíci jsou vůči sobě teritoriální. Tato „nulová“ agresivní reakce na kontrolní stimul vyšla i Sorjonenovi (1986a), který se zabýval stejnými druhy slavíků, i v případech jiných systému pěvců (např. Sedláček a kol. 2004, Turčoková a kol. 2011).

4.2 Vnitrodruhov^é srovnání reakcí na konspecifický vs. heterospecifický podnět

Slavík obecný reaguje silněji (především agresivními typy reakcí) na stimul konspecifický, tedy na stimul tvořený jeho vlastním druhem. Tento závěr není nikterak překvapující, ba naopak. Síla reakce na stimul vzrůstá s jeho podobností

konspecifickému stimulu, tudíž reakce na podnět vlastního druhu se očekává jako nejsilnější (Patten a kol. 2004, Derryberry 2007), protože u teritoriálních druhů je považován konspecifický rival za největší hrozbu (extrapárové páření, přebrání teritoria, atp.), a mnoho prací zabývajících se playbackovými experimenty toto potvrzují (např. Baker 1991, de Kort a kol. 2002, den Hartog a kol. 2007). V souladu s touto myšlenkou je tedy zajímavé, že slavík tmavý odpovídá bez rozdílu na oba typy stimulů, tedy na konspecifický i heterospecifický. Nejvíce pravděpodobné vysvětlení se nachází ve smíšeném zpěvu. Slavík tmavý často zpívá kromě svého vlastního zpěvu i zpěvy přebrané z repertoáru slavíka obecného. Může tak v podstatě považovat heterospecifický zpěv slavíka obecného také za svůj vlastní a tudíž na něj reagovat se stejnou intenzitou jako na zpěv konspecifický. Jinými slovy, slavík tmavý si nemůže dovolit ignorovat zpěv slavíka obecného, protože by se mohlo jednat o slavíka tmavého zpívající smíšený zpěv.

4.3 Mezidruhové srovnání reakcí na heterospecifický podnět

Zajímavé zjištění přináší výsledek mezidruhového srovnání, kde se slavík obecný a tmavý v odpovědi na heterospecifický podnět mezi sebou statisticky průkazně neliší. To je ovšem v rozporu s původními předpoklady, které preferovaly slavíka tmavého jako agresivnější druh – menší tělesná velikost slavíka obecného (Cramp 2000); částečný posun habitatu slavíka obecného v sympatrii (Sorjonen 1986a); posun sympatrické zóny směrem k areálu rozšíření slavíka obecného (Bednorz a kol. 2000); změna rozměrů zobáku u slavíka obecného v sympatrii (Reifová a kol. 2011a). Tyto poznatky však nemusejí mít vůbec vztah k asymetrii teritoriality mezi druhy a mohou být způsobeny řadou jiných faktorů, tudíž indicie z nich vyplývající mohou být zcestné.

Mé výsledky jsou též v rozporu se studií Sorjonena (1986a), který pomocí playbackových experimentů ukazuje, že slavík tmavý reaguje na heterospecifický podnět silněji než slavík obecný (v mých výsledcích nejsou rozdíly mezi druhy v odpovědi na heterospecifický podnět patrné – tab. 3). Jak už jsem v úvodu uvedl, Sorjonena práce má několik nedostatků – stále stejná nahrávka, krátká pauza mezi stimuly, stále stejné pořadí mezi stimuly a nepoužívání atrapy (podrobnosti viz kap. 1.2). Sorjonen (1986a) tedy při playbackových experimentech pouštěl všem sledovaným slavíkům vždy jako první nahrávku slavíka tmavého a následně za tři minuty pustil nahrávku slavíka obecného. To ovšem znamená, že slavíku tmavému byla prezentována vždy jako první konspecifická playbacková nahrávka a heterospecifická

byla vždy až následující (zatímco u slavíka obecného je to přesně naopak). Přestože Sorjonen píše, že používáním stále stejného pořadí playbackových nahrávek nezjistil žádný efekt (např. habituaci), je zjevné, že právě toto pořadí zde může hrát významnou roli. Jelikož je slavík tmavému vždy jako první prezentován konspecifický stimul, bude jeho odpověď po 3 minutách na další (heterospecifický stimul) vyprovokovaná právě tím předchozím konspecifickým. U slavíka obecného se tento jev neprojevil, protože konspecifický stimul mu byl přehrán vždy až jako druhý, tudíž odpověď na první heterospecifický podnět neměla být čím ovlivněná. Toto používání stále stejného pořadí a krátké apuzy mezi stimuly je tedy pravděpodobně příčinou toho, že v Sorjonenově (1986a) výsledcích vychází slavík tmavý jako agresivnější druh v reakci na heterospecifický stimul. Problematiku pořadí předkládaných po sobě jdoucích stimulů v krátké časové době a jejich střídání popisují například Petrusková a kol. (2008) nebo Turčoková a kol. (2011), které zjistily, že pořadí pouštěných playbyků hraje významnou roli v odpovědích sledovaných samců. Jak již jsem v metodice popsal (kap. 2.5), má práce se tomuto problému vyhýbá použitím dlouhé pauzy (24 hodin) mezi stimuly. Závěr z výsledků mé diplomové práce je tedy odlišný od předpokládaných závěrů a tak nahrává myšlence, že mezidruhovú teritorialita by mohla být symetrická.

Pokud dáme dohromady fakt, že mezidruhovú teritorialita bývá naopak velmi často asymetrická (např. Pearson & Rohwer 2000, Owen-Ashley & Butler 2004) a že větší druhy bývají zpravidla i těmi agresivnějšími a zároveň dominantnějšími (např. Robinson & Terborgh 1995, Martin & Martin 2001, Forstmeier a kol. 2001), spolu s faktem, že ve výsledcích mé práce se slavík obecný a tmavý neliší v agresivních odpovědích na heterospecifický stimul, tak se můžeme domnívat, že slavík tmavý tedy není tím dominantním druhem, jak se původně předpokládalo. Vzniká tedy otázka, proč by tedy slavík tmavý neměl být tím dominantním druhem, jak napovídali indicie v kap. 1.2.

Prvním vysvětlením může být fakt, že větší tělesná velikost u slavíka tmavého nemusí znamenat větší agresivitu a dominanci, jak obvykle bývají tyto vlastnosti spojovány dohromady (např. Robinson & Terborgh 1995, Martin & Martin 2001, Forstmeier a kol. 2001). Například v systému dvou příbuzných druhů sedmihlásků, u kterých také dochází ke konvergenci ve zpěvech a ke křížení druhů, je to s velikostí naopak. Sedmihlásek švitořivý (*Hyppolais polyglotta*) je menší tělesné velikosti, ale v agresivních střetnutích se sedmihláskem hajným (*H. icterina*) je tím dominantním

druhem a jeho areál se rozšiřuje díky posunu hybridní zóny směrem do areálu submisivního a většího sedmihláska hajního (Secondi a kol. 2003, Secondi a kol. 2011).

Proč by tedy slavík obecný i přes svou menší tělesnou velikost neměl být oproti slavíku tmavému submisivním druhem? Například díky načasování jarního přiletu. Slavík obecný přilétá ze zimoviště přibližně o týden dříve než slavík tmavý (Stadie 1991) a tak v době, kdy jsou na hnízdištích již oba druhy, má slavík obecný náskok v ustavování teritorií. V mezidruhových střetech můžeme tedy předpokládat, že ti jedinci, kteří již obhajují teritorium, budou agresivnější, protože mají o co přijít oproti těm později přilétajícím, kteří ještě žádné teritorium nemají (Redondo & Carranza 1989, Pearce a kol. 2011). Tyto skutečnosti by tedy preferovaly spíše slavíka obecného jako agresivnější a dominantní druh.

Zajímavou úvahu přinášejí Pearson & Rohwer (2000), kteří popisují, že zvýšení agresivity může být vysvětleno větší denzitou jedinců na lokalitě. Vysoké hustoty teritoriálních samců mohou mít za následek vyšší hladinu testosteronu v jejich tělech, především v době, kdy zakládají teritoria (Beletsky a kol. 1990). Jelikož hladina testosteronu úzce souvisí s teritoriálním chováním (Wingfield a kol. 1987), mohly by rozdílné hustoty u jednotlivých druhů vysvětlit rozdílnou hladinu agresivity. Čím více tedy bude jedinců na lokalitě, tím více budou agresivní, jelikož musejí více obhajovat svá teritoria. Aby se potvrdila tato teorie i v mém případě, měl by slavík tmavý, pokud je tedy agresivnějším druhem, být i více početný. Na sledovaných lokalitách během všech sezon byl však poměr mezi populacemi obou druhů celkem vyrovnan, resp. spíše převažoval slavík obecný (viz kap. 2.1), a proto se zdá výše uvedené vysvětlení v mém případě nepravděpodobné.

Dalším možným vysvětlením zjištěných výsledků by mohl být efekt „ghost of competition past“ (Connell 1980), který spočívá v tom, že vlastnosti druhu se vyselektovaly konkurencí již v jeho evoluční minulosti. V sympatrii už dlouho dobu žijí oba dva druhy společně a tak si díky dříve probíhající kompetici rozdělily prostředí na mikrohabitaty - slavík obecný žije v průměru na sušších místech než slavík tmavý. Toto tvrzení by mohl podporovat i fakt, že v roce 2011 byla na lokalitách obsazována teritoria dále od vody slavíkem obecným, zatímco místa u vody zůstávala prázdná, i když se slavíci tmaví s přiletem velmi opozdili (Tøttrup a kol. 2012). Na druhou stranu stále je u obou druhů patrná reakce na heterospecifický stimul, která by ale neměla být příliš silná, protože díky rozdělení společného prostoru již v současnosti na dané lokalitě k přirozeným mezidruhovým střetům příliš často nedochází. Proti této myšlence

však stojí dva argumenty: 1. Přestože se v literatuře popisuje posun habitatů u slavíka obecného do sušších biotopů v sympatrii ve srovnání s habitaty v alopatrii, který je právě přisuzován mezidruhové teritorialitě a dominanci slavíka tmavého (Sorjonen 1986a, Ranoszek 2001), slavík obecný se běžně vyskytuje na suchých stráních i na území ČR, které spadá do alopatrické zóny (Šťastný a kol. 2006), zatímco v sympatrii zase na řadě míst obsazuje stejné biotopy, kde hnízdí spolu se slavíkem tmavým (vlastní pozorování). Zmiňovaný posun ve výběru prostředí tedy není žádný univerzální jev, jak by se na základě citovaných zdrojů mohlo zdát, a je otázkou, zda k němu v podstané míře skutečně u studovaných druhů dochází. 2. Studované druhy na sebe navzájem v pokusech reagovaly poměrně silně a při pobytu v terénu bylo možné pozorovat několik spontánních mezidruhových střetů (i když kvůli nepřehledné vegetaci nebylo možné s jistotou určit, kdo v nich dominoval). Proto se domnívám, že kompetice, která mezi druhy probíhala v minulosti, zřejmě přispěla k určitému oddělení jejich preferovaného prostředí v sympatrii, nicméně pozorovaný charakter mezidruhových střetů zaznamenaných při experimentech již vysvětlit nedovede.

4.4 Zkracování zpěvu

Během analýzy zpěvu jsem zjistil, že slavík tmavý reaguje zpěvem na oba typy stimulu (tj. na konspecifický i heterospecifický) zkracováním průměrné délky zpěvů během pokusu oproti spontánnímu zpěvu. U slavíka obecného žádná taková změna pozorována nebyla, a to opět v případě obou typů podnětů.

Pro řadu druhů pěvců je typické, že agresivní chování vůči rivalským samcům projevují v produkci kratších, méně variabilních a často se opakujících zpěvů oproti běžnému spontánnímu zpěvu produkovanému např. kvůli lákání samic. Toto zkracování zpěvů během agresivního vyladění je popsáno například u rákosníků ostřicových (*Acrocephalus paludicola*; Catchpole & Leisler 1996), rákosníků velkých (*Acrocephalus arundinaceus*; Catchpole 1983) nebo budníčka temného (*Phylloscopus fuscatus*; Forstmeier & Balsby 2002). Zkracování zpěvů v agresivních situacích však neplatí všeobecně. Existují i druhy, které naopak vyjadřují agresivitu během interkace s jiným samcem pomocí delších zpěvů (přidávání dalších frází nebo typů elementů do svých zpěvů). Příklady jsou papežík indigový (*Passerina cyanea*; Becket & Ritchison 2010), dlaskovec modrý (*Passerina caerulea*; Lattin & Ritchison 2009) nebo pěnice hnědokřídlá (*Sylvia communis*; Balsby & Dabelsteen 2003).

Pokud se podíváme výše na výčty druhů zpívající kratší a stereotypnější resp. delší a variabilnější zpěvy během agresivního vyladění, mohli bychom vypočítat neformální rozdělení obou skupin podle velikosti repertoáru. Je celkem zjevné (například díky porovnání záznamů spectrogramů zpěvů příslušných druhů), že repertoár budníčka temného je mnohem menší, než například pěnice hnědokřídle nebo papežika indigového. Pokud bychom tedy uvažovali, že pěvci s větším repertoárem své zpěvy v agresivním vyladění spíše prodlužují, zatímco pěvci s menším repertoárem v agresivním kontextu své zpěvy spíše zkracují, je zajímavé, že by se měl slavík tmavý svým zkracováním zpěvu přidat spíše k těm pěvcům, kteří mají menší repertoár (kam ale samozřejmě svým charakterem zpěvu vůbec nezapadá). Ještě více je zajímavé, že ke zkracování zpěvů dochází pouze u slavíka tmavého. Možná právě výše zmíněná teorie o různé variabilitě zpěvů by mohla pomoci k vysvětlení. Slavík tmavý má ve srovnání se slavíkem obecným 3-4 krát méně typů zpěvů (viz kap. 1.1). Tuto menší variabilitu by mohl při konfrontaci s rivalem dohánět „zkracováním zpěvu“, zatímco slavík obecný má tak velký repertoár (cca 190 typů zpěvů; Hultsch & Todt 1981, Kipper a kol. 2004), že jeho zásoba zpěvů, kterými je možno reagovat, je natolik velká, že si nemusí pomáhat tímto zkracováním. Tato teorie založená na velikosti repertoárů však nemusí být vůbec pravdou. Například výše zminovaný rákosník ostřicový má poměrně velký repertoár zpěvu (obzvláště ve srovnání s budníčkem temným) a v agresivních situacích svůj zpěv zkracuje (Catchpole & Leisler 1996). Vytvářet tedy nějaké umělé rozdělení pěvců na základě jejich repertoáru a agresivní odpovědi je pravděpodobně nevhodné, jelikož nějaké obecné pravidlo zde zřejmě neexistuje a většina druhů bude v tomto směru individuální.

V mojí analýze zpěvů zaznamenaných v experimentu je také nutno upřít kritický pohled na použitou metodiku. Zaměřil jsem se zde pouze na jeden aspekt u velmi variabilního zpěvu, tedy pouze na průměrnou délku jednotlivých zpěvů. Například Sprau a kol. (2012) zjistili, že slavík obecný při reakci na rivala zkracuje ne délku zpěvů, ale délku pauzy mezi zpěvy. Tímto kratším přerušováním celého přednesu tak zvyšuje svůj „song rate“ (počet zpěvů za minutu). Ovšem u takto komplexních zpěvů, jako mají slavíci, se asi nelze zaměřit pouze na doby trvání samotných zpěvů a pauz mezi nimi, ale je vhodné prozkoumat i jeho samotnou strukturu. U takto komplexních zpěvů se dá předpokládat, že různé elementy budou mít různou funkci a budou tedy v různých situacích používány s různou frekvencí. Pěkným příkladem jsou tzv. „sexy slabiky“ („buzzwords“) používaná slavíkem obecným za účelem nalákání samice

(Weiss a kol. 2012). V interakcích mezi samci jsou za elementem s agresivní povahou považovány trylky a tzv. „whistles“ (Sprau a kol. 2010). Podrobnější analýza zpěvů porovnávající spontánní zpěv a zpěv ovlivněný playbackovou nahrávkou, která by hledala podobné elementy, však svojí časovou náročností překračuje možnosti této práce, a tudíž jsem se jí zde nemohl věnovat.

4.5 Reakce na smíšený zpěv

Silnější reakce slavíka obecného na smíšený zpěv slavíka tmavého než na čistý zpěv tohoto druhu byla očekávána. Smíšený zpěv slavíka tmavého obsahuje části zpěvů slavíka obecného a tím se přibližuje konspecifickému podnětu. Slavík obecný v reakci na smíšený zpěv si jej nemůže dovolit ignorovat, protože si nemůže být jistý, zda se nejedná o konspecifického rivala. K podobným závěrům došli i Qvarnström a kol. (2006) v případě lejsků. Jimi sledovaný lejsěk bělokrký (*Ficedula albicollis*) odpovídal silně na smíšený zpěv lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*), který kopíruje zpěv lejska bělokrkého, zatímco na čistý zpěv lejska černokrkého nevykazoval žádné agresivní reakce. Autoři také srovnali odpovědi lejska bělokrkého na zpěv jemu vlastní a smíšený podnět lejska černohlavého a zjistili, že se jeho odpověď mezi stimuly neliší. Toto srovnání by bylo zajímavé provést i v našem systému slavíků.

4.6 Vznik a (ne)adaptivní význam smíšeného zpěvu

Pokud se dva blízce příbuzné druhy dostanou do sekundárního kontaktu, může u nich dojít ke kopírování zpěvů od nesprávného (heterospecifického) modelu (Helb a kol. 1985). Můj studovaný systém slavíků je toho dobrým příkladem. Otázkou ale zůstává, jak dochází ke vzniku kopírování heterospecifických zpěvů a především, proč je v mém případě asymetrické, kde smíšený zpěvák je jen slavík tmavý, a zda je toto kopírování adaptivní či nikoliv.

Pokud existuje tendence pro dědičnost učení heterospecifických zpěvů, může hybridizace hrát důležitou roli v konvergenci zpěvů. Výsledky genetických analýz u lejsků (Haavie a kol. 2004) a mnou sledovaných slavíků (Vokurková a kol. 2013) však tuto teorii nepotvrzují a za hlavní faktor způsobující výskyt smíšeného zpěvu považují mezidruhový kulturní přenos. Vzhledem k blízké příbuznosti obou druhů slavíků se mohou mladí slavíci tmaví naučit zpěv slavíka obecného, pokud během senzitivní periody jsou schopni slyšet zpěv heterospecifického tutora (Sorjonen 1986a). Experimenty v zajetí dokazují, že i slavík obecný je schopný naučit se zpěv

slavíka tmavého, pokud je v izolaci a má možnost poslouchat jen tento druh (Stadie 1983). Nicméně v přírodě se jako smíšený zpěvák vyskytuje pouze a hojně slavík tmavý. Vokurková a kol. (2013) ve své práci popisuje dvě možná vysvětlení této asymetrie. Zaprvé, slavík tmavý se zdá být více pružný v učení zpěvů od svých teritoriálních sousedů (tuto myšlenku podporuje i Nöhring ex Sorjonen 1986a). U slavíků tmavých je větší podobnost repertoáru zpěvů mezi sousedními jedinci ve srovnání s jedinci vzdálenými (Sorjonen 1986b, Griesmann & Naguib 2002). U slavíků obecných toto pozorováno nebylo a jejich repertoár byl velmi podobný i mezi vzdálenými jedinci (Hultsch & Todt 1981, Sorjonen 1986b, Kipper a kol. 2004). Asymetrická plasticita v učení zpěvů mezi dvěma druhy slavíků tak může vysvětlit asymetrický výskyt smíšeného zpěvu. Druhým možným mechanismem vysvětlujícím asymetrické kopírování zpěvů by mohlo být mezidruhové párování mezi samicí slavíka tmavého a samcem slavíka obecného, kde ovšem došlo k extrapárové kopulaci se samcem slavíka tmavého, takže potomek je čistý slavík tmavý, ale vychovávaný slavíkem obecným, tudíž se učí zpěvy od nesprávného tutora (popsáno u lejsků; Veen a kol. 2001). Nicméně zatím neexistují žádná data o mimopárové paternitě nebo frekvenci smíšených párů vyskytujících se v sympatrické zóně slavíků. To by mohlo být předmětem dalšího studia.

Další otázkou zůstává, zda smíšený zpěv má nějaký adaptivní význam. Níže poskytují několik možných vysvětlení. Některé interpretace se vzájemně vylučují, některé popisují adaptivní a některé spíše neadaptivní význam kopírování zpěvů od heterospecifického druhu. Pro srovnání s mými teoriemi jsem si především vybral velmi podobný systém pěvců, který je velmi dobře prozkoumaný. Jedná se o lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) a lejska černostravého (*Ficedula hypoleuca*), u kterých se též vyskytují hybridy a asymetrické kopírování zpěvů. Přestože je tento systém velmi podobný mému systému, nemusí být důsledky zjištěné u lejsků totožné s tím, co vyplývá z přítomnosti smíšených zpěváků u slavíků.

Smíšený zpěv by mohl přispívat k lepšímu rozdělení prostoru mezi jedinci. Pokud jeden druh zpívá jako ten druhý, může smíšený zpěv znamenat silnější bariéru na hranicích teritorií, čímž se sníží pravděpodobnost překročení hranice a s ní i energetická náročnost fyzického střetu (a naopak, pokud jsem v mém experimentu tuto hranici porušil, byla útočná reakce o to silnější). Konvergence ve zpěvu v sympatrické zóně tak může usnadnit vznik mezidruhové teritoriality a tím zmírnit dopady mezidruhové kompetice (Cody 1969, Irwin & Price 1999, Grether a kol.

2009). Dobrým příkladem je systém dvou blízce příbuzných lejsků, kde submisivní lejsk černohlavý zpívá smíšený zpěv velmi podobný dominantnímu lejsku bělokrkému, a tím získává výhodu v založení a udržení teritoria (díky smíšenému zpěvu, který je podobný dominantnímu druhu, už nemusí být dominantním druhem považován za submisivní druh, ale za jemu rovný – Qvarnström a kol. 2006). Pro submisivní druh, tedy lejska černohlavého, to může znamenat ještě další (nebo možná hlavní) výhodu v podobně větší atraktivity pro konspecifické samice. Submisivní lejsk černohlavý je z optimálního prostředí vyháněn lejskem bělokrkým (Saetre & Saether 2010) a tak ti jedinci lejska černohlavého, kteří dokážou založit a udržet teritorium (např. právě díky smíšenému zpěvu) mezi samci dominantních lejsků bělokrkých, mohou být považováni konspecifickými samicemi za ty nejzdatnější (Qvarnström a kol. 2006). Aby výše popsané vysvětlení týkajících se lejsků platilo i v mém případě slavíků, měl by být spíše tím dominantním a agresivním druhem slavík obecný (tedy ne slavík tmavý, jak jsme předpokládali).

Je také možné, že adaptivní význam smíšeného zpěvu při střetech mezi samci vůbec nemusí existovat, jelikož se může jednat pouze o vedlejší produkt zvyšování atraktivnosti zpěvu za účelem lákání samic. Zpěv u pěvců se obvykle učí pomocí procesu imprinting (Catchpole & Slater 2008) a tak si samice v juvenilním stádiu v oblasti sympatrie mohou vtisknout budoucí preferenci pro konspecifický i heterospecifický zpěv. Pro tyto samice může více variabilní zpěv, v tomto případě smíšený, představovat větší atraktant obohacující jinak druhově specifický signál. Lampe & Saetre (1995) popisují, že při jejich voliérových pokusech na lejskách černohlavých dávaly samice přednost samcům s bohatším repertoárem, který zvyšovali tak, že kopírovali zpěvy od konspecifických susedů. Bohužel tento efektivní způsob zvyšování repertoáru v sympatrii, díky kopírování zpěvů od susedů, kteří jsou ale také heterospecifictí, zřejmě selže (Saetre & Saether 2010). A přesně to je případ zmíněných lejsků – jelikož v sympatrii lejsk černohlavý kopíruje zpěvy od lejska bělokrkého, dochází k tomu, že pokud mají samice lejska bělokrkého na výběr mezi oběma druhy, tak se páří pouze se samci lejska černokrkého, kteří zpívají smíšeně, místo s jedinci vlastního druhu (Qvarnström a kol. 2006). Zpěv tedy hraje hlavní roli ve volbě partnera. Pokud samice preferují samce s více variabilním zpěvem, můžeme předpokládat, že právě preference samic pro smíšený zpěv bude zvyšovat maladaptivní křížení druhů, při kterém vznikají hybridy s horší životaschopností a častou sterilitou samic (Haldane 1922). V případě slavíků by tuto myšlenku mohla podpořit analýza pěti

hybridů (Vokurková a kol. 2013). Všichni hybridní jedinci pocházeli od samce slavíka obecného a samice slavíka tmavého, nikoliv naopak. Lze se tedy domnívat, že matky hybridů si v mládí vtiskly zpěvy obou druhů. I přes tuto analýzu původu hybridů uvádí ve své práci Vokurková a kol. (2013), že na rozdíl od lejsků (Haavie a kol. 2004, Qvarnström a kol. 2006) nemá konvergence ve zpěvu slavíka tmavého podstatný vliv na zvýšení hybridizace se slavíkem obecným.

V případě mého systému slavíků je otázka atraktivnosti smíšeného zpěvu slavíka tmavého celkem složitá. Pokud předpokládáme, že slavík tmavý zpívá v sympatrii smíšeně proto, aby byl více atraktivní pro konspecifické samice, měl by se tento smíšený zpěv vyskytovat v celé sympatrické zóně, tudíž i na místech, kde poměry druhů nejsou vyrovnány a převažují zde slavíci tmaví nad obecnými. Ze svého osobního pozorování však mohu říci, že v sympatrii existují místa, kde je větší zastoupení slavíků tmavých a smíšený zpěv zde nezpívají. Samozřejmě, že v těchto místech může hrát určitou roli omezení šíření smíšeného zpěvu (nedostatek slavíků obecných jako tutorů, nízká míra přesunu jedinců mezi lokalitami), přesto by zde (podle teorie o atraktivitě) měl být výhodný smíšený zpěv a tudíž se zde vyskytovat. Bylo by tedy zajímavé, zaměřit se v budoucnu na to, zda souvisí podíl druhů slavíků na lokalitě s výskytem smíšeného zpěvu.

4.7 Smíšený zpěv a jeho evoluční důsledky

Obecně teorie reinforcementu předpokládá, že přírodní výběr působí proti produkci „nevhodných“ hybridů tím, že zvýší asortativní párování. Pěkným příkladem jsou dvě různě staré hybridní zóny lejsků, kde v místě nejstaršího sekundárního kontaktu je výskyt smíšeného zpěvu a jím způsobené hybridizace nejnižší. Tato studie popisuje, že konvergence ve zpěvech je pouze přechodný stav a divergence je končným stavem v procesu reinforcementu (Haavie a kol. 2004). V rozporu se závěry u lejsků je práce zabývající se sedmihlásky (*Hippolais* sp.; u nichž též dochází ke konvergenci zpěvů a vzniku hybridů), jelikož v jejich případě k divergenci nedochází (Secondi a kol. 2011). Tento rozpor mezi studii může spočívat v odlišných dynamikách obou hybridních zón. U lejsků jsou alespoň v některých zónách v kontaktu oba druhy již dlouho dobu, a tak byl čas na to, aby se mohla divergence mezi druhy vyvinout. U sedmihlásky dochází k posunu hybridní zóny a tím tedy nemohou být splněny podmínky pro posílení reprodukční izolace (Secondi a kol. 2011). Zda i v případě slavíků dojde postupem času k omezení výskytu smíšeného zpěvu,

nebo se bude dále posunovat hybridní zóna směrem do areálu slavíka obecného (Sorjonen 1986a), je zatím otázkou. Přestože se zdá, že konvergence ve zpěvu slavíka tmavého nemá podstatný vliv na zvýšení hybridizace se slavíkem obecným (Vokurková a kol. 2013), stojí výše zmíněné teorie o dynamice hybridní zóny na výběru samic mezi samci zpívající různé zpěvy. Bohužel v mém případě slavíků zatím vůbec nevíme, zda je smíšený zpěv pro samice slavíků opravdu atraktivnější – to je nutné v budoucnu vyzkoumat.

5 Závěr

Z výsledků a závěrů diskuze mé diplomové práce vyplývá, že mezidruhová teritorialita mezi slavíkem obecným a slavíkem tmavým existuje a zdá se, že je mezi druhy symetrická. Přestože jsou moje závěry v rozporu s některými dřívějšími studii zabývající se agresivitou, morfologií zobáku a konvergencí ve zpěvech, z nichž vyplývá jako agresivnější a dominantní druh slavík tmavý, mám za to, že tento rozpor může být pouze zdánlivý. Může být dán jednak dosti nedokonalou metodikou jedné dřívější studie, která pomocí playbackových experimentů zjistila vyšší agresivitu slavíka tmavého na podnět slavíka obecného, a jednak velmi nepřímými indiciemi, o nichž se v dalších studiích opírají domněnky o dominanci slavíka tmavého založené na tělesné morfologii nebo zpěvu. Naopak slavík tmavý, podobně jako sedmihlásek hajní v podobném systému dvou blízce příbuzných druhů pěnicovitých sedmihlásků, přes svoji větší tělesnou velikost nemusí být dominantním druhem. Slavík obecný (tedy nikoliv submisivní druh) např. dříve přilétá ze zimoviště, může mít dříve založená teritoria a tudíž by v kompetici s později přilétajícím slavíkem tmavým (který žádné teritorium ještě nemá) mohl bojovat urputněji, než by předpokládal jeho subtilnější habitus, protože může v mezidruhovém střetu o co přijít. V budoucnu by bylo vhodné mezidruhové interakce u slavíků i nadále zkoumat a to především v lokalitách s různým zastoupením studovaných druhů, nejlépe až do oblasti alopatrie. Též by bylo vhodné získat více dat z pozorování spontánních střetů a dat o možném rozdělení ekologických nik v sympatrii.

Dále se mi podařilo zjistit, že smíšený zpěv slavíka tmavého může silně promlouvat do teritoriality mezi slavíky. Slavík tmavý se neliší v reakci na konspecifický a heterospecifický druh, což by mohlo být způsobeno tím, že v sympatrii si samec slavíka tmavého nemůže být nikdy jistý, zda sok zpívající zpěv slavíka obecného není náhodou slavík tmavý se smíšeným zpěvem. Slavík obecný reaguje silněji na smíšený zpěv slavíka tmavého než na jeho čistý zpěv. Smíšený zpěv tedy může podle jedné z teorií přispívat k lepšímu rozdělení prostoru mezi jedince - může být vnímán jako silnější bariéra na hranici teritoria než zpěv čistý, díky níž se předejde energeticky náročným fyzickým střetům (a to silnější odpověď je vyvolána, pokud ji vetřelec poruší, jak bylo učiněno playbackovým experimentem). Alternativně může smíšený zpěv představovat atraktivnější signál pro samice, ale tuto hypotézu tato práce nezkoumala. Bylo by tedy rozhodně zajímavé tento smíšený zpěv dále studovat,

např. v kontextu preferencí samic mezi samci zpívající různé zpěvy v sympatrii. Dále by bylo žádoucí zjistit, jak se liší reakce slavíka tmavého na smíšený zpěv mezi smíšenými a nesmíšenými zpěváky, zda slavík obecný reaguje rozdílně na konspecifický či smíšený zpěv slavíka tmavého nebo třeba jak se mění výskyt smíšeného zpěvu v závislosti na zastoupení jednotlivých druhů na lokalitách.

6 Seznam použité literatury

Práce označené hvězdičkou () jsou citovány nepřímou*

- Baker, M. Ch. (1991): Response of male indigo and lazuli buntings and their hybrids to song playback in allopatric and sympatric populations. *Behaviour* 119: 225-242.
- Balsby, T. J. S. & Dabelsteen, T. (2003): Male singing behaviour and female presence in the territory in whitethroats *Sylvia communis*. *Acta Ethologica* 5: 81-88.
- Bartsch, C., Weiss, M. & Kipper, S. (2012): The return of the intruder: Immediate and later effects of different approach distances in a territorial songbird. *Ethology* 118: 876-884.
- Becker, J. (1995): Sympatry and hybridization of Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and Nightingale *L. megarhynchos* around Frankfurt (Oder), Brandenburg. *Vogelwelt*: 109-118.
- Becker, J. (2007): About Nightingales (*Luscinia megarhynchos*), Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and their hybrids – further results of an investigation via bird ringing in the Frankfurt (Oder) area. *Vogelwarte* 45: 15-26.
- Beckett, M. D. & Ritchison, G. (2010): Effects of breeding stage and behavioral context on singing behavior of male indigo buntings. *Wilson Journal of Ornithology* 122: 655-665.
- *Bednorz, J., Kupczyk, M., Kuzniak, S. & Winiecki, A. (2000): Ptaki Wielkopolski. *Bogucki Wydawnictwo Naukowe*. Poznan.
- Beletsky, Les D., Orians, G. H. & Wingfield, J. C. (1990): Steroid hormones in relation to territoriality, breeding density, and parental behavior in male yellow-headed blackbirds. *The Auk* 107: 60-68.
- Bourski, O. V. & Forstmeier, W. (2000): Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers. *Oikos* 88: 341-350.
- Catchpole, C. K. (1978): Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour* 26: 1072-1087.
- 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. & Leisler, B. (1988): Interspecific territorialism in *Acrocephalus*: a reply to Murray's critical review. *Ornis Scandinavica* 19: 314-316.
- Catchpole, C. K. & Leisler, B. (1996): Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* 133: 1153-1164.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. (2008): Bird song. Biological themes and variations, second edition. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Cody, M. L. (1969): Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor* 71: 222-239.
- Cody, M. L. (1985): Competition and the Structure of Bird Communities. *Academic Press, San Diego, California*.
- *Connell, J. H. (1980): Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Cramp, S. (ed.) (2000): The Birds of the Western Palearctic, Concise Edition and CD-ROM Set. *Oxford University Press*. Oxford.

- Cucco, M. & Malacarne, G. (1999): Is the song of black redstart males an honest signal of status? *Condor* 101: 689-694.
- de Kort, S. R., den Hartog, P. M. & ten Cate, C. (2002): Vocal signals, isolation and hybridization in the vinaceous dove (*Streptopelia vinacea*) and the ring-necked dove (*S. capicola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 378-385.
- den Hartog, P. M., de Kort, S. R. & ten Cate, C. (2007): Hybrid vocalizations are effective within, but not outside, an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 18: 608-614.
- Derryberry, E. P. 2007. Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals. *Evolution* 61: 1938-1945.
- Dingle, C., Poelstra, J. W., Halfwerk, W., Brinkhuizen, D. M. & Slabbekoorn, H. (2010): Asymmetric response patterns to subspecies-specific song differences in allopatry and parapatry in the gray-breasted wood-wren. *Evolution* 64(12): 3537-3548.
- Forstmeier, W., Balsby, T. J. S. (2002): Why mated Dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour* 139: 89-111.
- Forstmeier, W., Bourski, O. V. & Bernd, L. (2001): Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: the role of morphology, phylogeny and competition. *Oecologia* 128: 566-576.
- Gotelli, N. J., Graves, G. R. & Rahbek, C. (2010): Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 107: 5030-5035.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. (1992): Hybridization of bird species. *Science* 256: 193-197.
- Grether, G. F., Losin, N., Anderson, C. N. & Okamoto, K. (2009): The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews* 84: 617-635.
- Griesmann, B. & Naguib, M. (2002): Song sharing in neighboring and nonneighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108: 377-387.
- *Haldane, J. B. S. (1922): Sex ratio and unisexual sterility in animal hybrids. *Journal of Genetics* 12: 101-109.
- Haavie, J., Borg, T., Bures, S., Garamszegi, L. Z., Lampe, H. M., Moren, o J., Qvarnstrom, A., Torok, J. & Saetre G. P. (2004): Flycatcher song in allopatry and sympatry - convergence, divergence and reinforcement. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 227-237.
- *Helb, H. W., Dowsett-Lemaire, F., Bergmann, H. H. & Conrads, K. (1985): Mixed singing in European songbirds – a review. *Journal of Comparative Ethology* 69: 27-41.
- Hill, B. G. & Lein, M. R. (1988): Ecological relations of sympatric Black-capped and Mountain chickadees in southwestern Alberta. *Condor* 90: 875-884.
- Hill, B. G. & Lein, M. R. (1989): Territory overlap and habitat use of sympatric chickadees. *The Auk* 106: 259-268.
- Hromádka, M., Horáček, J., Chytil, J., Pithart, K. & Škopek, J. (1992): Příručka k určování našich pěvců. část 1. Hradec Králové.
- Hudman, S. P. & Chandler, C. R. (2002): Spatial and habitat relationships of red-eyed and blue-headed vireos in the southern Appalachians. *Wilson Bulletin* 114: 227-234.

- Hultsch, H. & Todt, D. (1981): Repertoire Sharing and Song-Post Distance in Nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 183-188.
- Hultsch, H. & Todt, D. (2008): Comparative aspects of song learning. In: Neuroscience of birdsong (Ed. by Ziegler, H. P. & Marler, P.) *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Irwin, D. E. & Price, T. (1999): Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* 82: 347-354.
- Jankowski, J. E., Robinson, S. K. & Levey, D. J. (2010): Squeezed at the top: Interspecific aggression may constrain elevation 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* 11: 236-242.
- Kipper, S., Mundry, R., Hultsch, H. & Todt, D. (2004): Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): A longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour* 141: 371-390.
- Kirschel, A. N. G., Blumstein D. T. & Smith, T. B. (2009): Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds, *PNAS* 106 (20): 8256-8261.
- Kroodsma, D. E., & Byers, B. E. (1991): The function(s) of bird song. *American Zoologist* 31: 318-328.
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Goodale, E., Johnson, S. & Liu, W. C. (2001): Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour* 61: 1029-1033.
- Kumstátová, T., Brinke T., Tomková, S., Fuchs, R. & Petrusek A. (2004): Habitat preferences of tree pipit (*Anthus trivialis*) and meadow pipit (*A. pratensis*) at sympatric and allopatric localities. *Journal of Ornithology* 145: 334-342.
- Kverek, P., Storchova, R., Reif, J., & Nachman, M. W. (2008): Occurrence of a hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in the Czech Republic confirmed by genetic analysis. *Sylvia* 44: 17-26.
- Laiolo, P. (2012): Interspecific interactions drive cultural co-evolution and acoustic convergence in syntopic species. *Journal of Animal Ecology* 81: 594-604.
- Lampe, H. M. & Sætre, G. P. (1995): Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proceedings of the Royal Society B* 262, 163-167.
- Lattin, C. & Ritchison, G. (2009): Intra- and intersexual functions of singing by male Blue Grosbeaks: the role of within-song variation. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 714-721.
- Lille, R. (1988): Species-specific song and mixed singing of nightingale and thrush nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*). *Journal of Ornithology* 129: 133-159.
- 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.
- Martin, P. R. & Martin, T. E. (2001): Behavioral interaction between coexisting species: Song playback experiments with wood warblers. *Ecology* 82: 207-218.
- Martin, J. L. & Thibault, J. C. (1996): Coexistence in Mediterranean warblers: ecological differences and interspecific territoriality. *Journal of Biogeography* 23: 169-178.

- 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.
- Murray, B. G. Jr. (1971): The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology* 52: 414-423.
- Murray, B. G. Jr. (1981): The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biological Reviews* 56: 1-22.
- Nelson, D. A. & Poesel, A. (2012): Responses to variation in song length by male white-crowned sparrows. *Ethology* 11: 24-32.
- Nowicki, S., Searcy, W. A., Krueger, T. & Hughes, M. (2002): Individual variation in response to simulated territorial challenge among territory-holding song sparrows. *Journal of Avian Biology* 33: 253-259.
- Orians, G. H. & Wilson, M. F. (1964): Interspecific territories in birds. *Ecology* 45: 736-743.
- Owen–Ashley, N. H. & Butler, L. K. (2004): Androgens, interspecific competition and species replacement in hybridizing warblers. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 498-500.
- Patten, M. A., Rotenberry, J. T., & Zuk, M. (2004): Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 58: 2144-2155.
- Pearce, H., Pryke S., R. & Griffith, S., C. (2011): Interspecific aggression for nest sites: Model experiment with long-tailed finches (*Poephila acuticauda*) and endandereg gouldian finches (*Erythrura Gouldiae*). *The Auk* 128(3): 497-505.
- Pearson, D. J. (1984): The nightingale *Luscinia megarhynchos*, the sprosser *Luscinia luscinia* and the irania *Irania gutturalis* in Kenya. *Scopus* 8: 18-23.
- Pearson, S. F. & Rohwer, S. (2000): Asymmetries in male aggression across an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 11 (1): 93-101.
- 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: 201-211.
- Price, T. (1991): Morphology and ecology of breeding warblers along an altitudinal gradient in Kashmir, India. *Journal of Animal Ecology* 60: 643-664.
- Prescott, D. R. C. (1987): Territorial responses to song playbacks in allopatric and sympatric populations of Alder (*Empidonax alnorum*) and Willow (*E. trailli*) flycatchers. *Wilson Bulletin* 99: 611-619.
- Qvarnström, A., Haavie, J., Sæther, S. A., Eriksson, D. & Pärt, T. (2006): Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1202-1209.
- Randler, Ch. (2004): Aggressive interactions in Swan Geese *Anser cygnoides* and their hybrids. *Acta Ornithologica* 39: 147-153.
- Ranoszek, E. (2001): Occurrence and habitat preferences in breeding season of the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and the Nightingale *Luscinia megarhynchos* in the Barycz river valley. *Ptaki Slaska* 13: 19-30.
- Redondo, T. & Carranza, J. (1989): Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 369-378.

- Reifová, R., Kverek, P. & Reif, J. (2011b): The first record of a female hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature. *Journal of Ornithology* 152: 1063-1068.
- Reifová, R., Reif, J., Antczak, M. & Nachman, M., W. (2011a). Ecological character displacement in the face of gene flow: Evidence from two species of nightingales. *BMC Evolutionary Biology* 11: 138.
- Robinson, S. K. & J. Terborgh. (1995): Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology* 64: 1-11.
- Sætre, G. P. & Sæther, S. A. (2010): Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Molekular Ecology* 19: 1091-1106.
- Secondi, J., Bretagnolle, V., Compagnon, C. & Faivre, B. (2003): Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines. *Biological Journal of The Linnean Society* 80: 507-517.
- Secondi, J., Bordas, P., Hipsley, C. A. & Bensch, S. (2011): Bilateral song convergence in a passerine hybrid zone: genetics contribute in one species only. *Evolutionary Biology* 38: 441-452.
- 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: 336-343.
- Sorensen, M. F. L. (1997): Niche shifts of coal tits *Parus ater* in Denmark. *Journal of Avian Biology* 28: 68-72.
- Sorjonen, J. (1983): Transmission of the two most characteristic phrases of the song of the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* in different environmental conditions. *Ornis Scandinavica* 14: 278-288.
- Sorjonen, J. (1986a): Mixed singing and interspecific territoriality – consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica* 17: 53-67.
- Sorjonen, J. (1986b): Song structure and singing strategies in the genus *Luscinia* in different habitats and geographical areas. *Behaviour* 98: 274-285.
- Specht, R. (2007): Avisoft-SASLab Pro ver. 5.2. Sound analysis and synthesis software. Berlin: Avisoft Bioacoustics. Dostupné z www.avisoft.com
- Sprau, P., Roth, T., Schmidt, R., Amrhein, V. & Naguib, M. (2010): Communication across territory boundaries: distance-dependent responses in nightingales. *Behavioral Ecology* 21: 1011-1017.
- Sprau, P., Roth, T., Naguib, M. & Amrhein, V. (2012): Communication in the third dimension: Song perch height of rivals affects singing response in nightingales. *PLoS ONE* 7(3): e32194.
- Stadie, C. (1983): Erste Ergebnisse zur verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) und Sprosser (*Luscinia luscinia*). *Voliere* 6: 87-91.
- Stadie, C. (1991): Erdsänger I; Nachtigall und Sprosser. *Europäische Vogelwelt (Sonderheft)* 3: 130-189.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L. & Willis, M. S. (1990): Strong neighbour–stranger discrimination in song sparrows. *Condor* 92: 1051-1056.
- Storchová, R., Reif, J. & Nachman, M. W. (2010): Female heterogamety and speciation: Reduced introgression of the Z chromosome between two species of nightingales. *Evolution* 64: 456-471.
- Svensson, L. a kol. (2012) Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu. 2. vyd. *Ševčík*, Praha.

- Šťastný, K., Bejček, V. & Hudec, K. (2006): Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice. *Aventinum*, Praha.
- Tietze, D., T., Wassmann, Ch. & Martens, J. (2012): Territorial song does not isolate Yellowhammers (*Emberiza citrinella*) from Pine Buntings (*E. leucocephalos*). *Vertebrate Zoology* 62 (1): 113-122.
- Tøttrup, A. P., Klaassen, R. H. G., Kristensen, M. W., Strandberg, R., Vardanis, Y., Lindström Å., Rahbek, C., Alerstam, T. & Thorup, K. (2012): Drought in Africa caused delayed arrival of European songbirds. *Science* 338: 1307.
- Townsend, C. R., Begon M. & Harper J. L. (2010): Základy Ekologie. *Univerzita Palackého*, Olomouc.
- Turčoková, L., Pavel, V., Chutný, B., Petrusek, 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: 975-982.
- Veen, T., Borge, T., Griffith, S.C., Sætre, G. P., Bures, S., Gustafsson, L. & Sheldon, B. C. (2001): Hybridization and adaptive mate choice in flycatchers. *Nature* 411: 45-50.
- Vokurková, J. (2011). Vocalization of two nightingale species in their hybrid zone. – *MS, Msc. Thesis, Faculty of Science, Charles University in Prague, Prague.*
- Vokurková, J., Petrusková, T., Reifová, R., Kozman, A., Mořkovský, L., Kipper, Weiss, M., Reif, J., Dolata, P. T. & Petrusek, A. (2013): The Causes and Evolutionary Consequences of Mixed Singing in Two Hybridizing Songbird Species (*Luscinia* spp.). *PLoS ONE* 8(4): e60172.
- Weiss, M., Kiefer, S. & Kipper, S. (2012): Buzzwords in females' ears? The use of buzz songs in the communication of nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *PLoS ONE* 7(9): e45057.
- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Dufty, A. M. Jr., Hegner, R. E. & Ramenofsky, M. (1987): Testosterone and aggression in birds. *American Scientist* 75: 602-608.