

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Zoologie  
Specializace: Genetika volně žijících živočichů



**Bc. Hana Kohoutová**

**Evoluční význam smíšených zpěvů v kontaktní zóně dvou druhů slavíků**  
Evolutionary importance of mixed singing in two species of nightingales

Diplomová práce

Vedoucí práce: RNDr. Radka Reifová, Ph.D.  
Konzultanti: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.,  
doc. Mgr. Jiří Reif, Ph.D.

Praha, 2017

**Prohlášení:**

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

V Praze,

Hana Kohoutová

# Poděkování

Chtěla bych poděkovat své školitelce Radce Reifové a své konzultantce Tereze Petruskové za pomoc při psaní práce, za rady a komentáře a za jejich trpělivost. Dále bych chtěla poděkovat Abelu Souriau za spolupráci na přípravě pokusných nahrávek a při playbackových experimentech, Jiřímu Reifovi, Pawlu Dolatovi a Adamovi Petruskovi a všem z týmu, kteří pracují na slavících, za pomoc při práci v terénu i mimo něj. Také chci poděkovat Janě Vokurkové za nahrávky použité pro playbacky. A nakonec bych chtěla poděkovat svým rodičům a svému příteli Vojtovi za podporu během psaní práce i během celého studia.

# Abstrakt

Zpěv je důležitý nástroj komunikace u ptáků. U některých druhů ptáků dochází ke kopírování zpěvu od jiných druhů. Toto heterospecifické kopírování zpěvů je časté zejména u blízce příbuzných druhů ptáků, kde se označuje jako tzv. smíšené zpěvy. Smíšené zpěvy bývají často asymetrické, kdy kopíruje pouze jeden z dvojice druhů. Význam smíšených zpěvů není zatím příliš prozkoumán. Nejčastější příčinou vzniku je pravděpodobně chyba během fáze učení zpěvu, ale v některých případech je možné, že mají smíšené zpěvy i adaptivní význam. Ve své diplomové práci se zabývám evolučním významem smíšených zpěvů u dvou blízce příbuzných druhů pěvců – slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*). Tyto druhy se setkávají v sekundární kontaktní zóně v centrální a východní části Evropy. Smíšené zpěvy nalezneme pouze u slavíka tmavého, který je větším a pravděpodobně dominantnějším druhem. V playbackových experimentech prováděných na slavících obecných jsem zkoumala možný adaptivní význam smíšených zpěvů pro mezidruhovou komunikaci. Testovala jsem rozdíl v chování a zpěvové reakci slavíků obecných na tři typy stimulů: čistý zpěv slavíka obecného, čistý zpěv slavíka tmavého a smíšený zpěv slavíka tmavého. Ukázalo se, že testovaní jedinci vykazovali signifikantně slabší zpěvovou reakci na stimul slavíka tmavého, než na stimul konspecifický a smíšený zpěv slavíka tmavého. Tyto výsledky podporují naši hypotézu, že smíšené zpěvy mohou mít úlohu v mezidruhových interakcích a mohou pomáhat snižovat mezidruhovou kompetici tím, že usnadní vytvořit mezidruhovou teritorialitu. V druhé části své práce jsem se pomocí metaanalýzy zaměřila na studium faktorů, které mohou ovlivnit asymetričnost smíšených zpěvů, tj. proč se smíšené zpěvy relativně často vyskytují pouze u jednoho druhu z dvojice blízce příbuzných druhů. Testovala jsem vliv hmotnosti a dominance mezi kopírujícím druhem a jeho vzorem. Má hypotéza, že smíšené zpěvy se častěji mohou vyskytovat u dominantního a většího druhu, se ovšem nepotvrdila.

**Klíčová slova:** ptáci, zpěvy, smíšené zpěvy, vokální mimikry, playbackové experimenty, slavíci, hybridní zóna

# Abstract

Singing is important for communication in birds. Some species of birds copy singing from other species. This heterospecific copying of singing is common especially in closely related bird species, and is usually called mixed singing in such cases. Mixed singing is often asymmetric, when only one species of the pair copies a song of the congener. The meaning of mixed singing is not well explained yet. The most common mechanism is probably an error during the learning phase of singing, but in some cases mixed singing can be adaptive. In my master's thesis I deal with the evolutionary meaning of mixed singing in two closely related passerine species - Common nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and Thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). These species co-occur in secondary contact zone in central and eastern part of Europe. Only Thrush nightingale which is larger and probably a more dominant species, exhibits mixed singing. In playback experiments in Common nightingale I studied a possible adaptive meaning of mixed singing in relation to interspecific communication. I tested the differences in behavioural and vocal response of Common nightingales to three types of stimuli: pure singing of Common nightingale, pure singing of Thrush nightingale and mixed singing of Thrush nightingale. The tested males showed a significantly weaker vocal response to the stimuli of Thrush nightingale than to the conspecific and to the mixed singing of Thrush nightingale. These results support our hypothesis that mixed singing can play a role in interspecific interactions and may help to decrease interspecific territoriality. In the second part of my thesis I focused on factors which may influence asymmetry of mixed singing, i.e. why is mixed singing quite often found only in one of the pair of closely related species. I tested the influence of weight and dominance between the copying species and the model species. My hypothesis that mixed singing occurs more often in a dominant and larger species was not confirmed.

**Key words:** birds, songs, mixed singing, vocal mimicry, playback experiments, nightingales, hybrid zone

# Obsah

1. Úvod.....	7
1.1. Význam zpěvu.....	7
1.2. Vokální mimikry a smíšené zpěvy .....	9
1.3. Smíšené zpěvy u slavíka tmavého.....	13
2. Cíle práce .....	17
3. Metodika .....	18
3.1. Playbackové experimenty .....	18
3.1.1. Studované lokality .....	18
3.1.2. Příprava nahrávek .....	19
3.1.3. Průběh playbackových experimentů .....	19
3.1.4. Statistická analýza.....	22
3.2. Metaanalýza .....	23
3.2.1. Druhy a zjišťované parametry.....	23
3.2.2. Statistická analýza.....	23
4. Výsledky .....	24
4.1. Playbackové experimenty .....	24
4.2. Metaanalýza .....	30
5. Diskuze .....	32
6. Závěr .....	36
7. Seznam literatury .....	38

# 1. Úvod

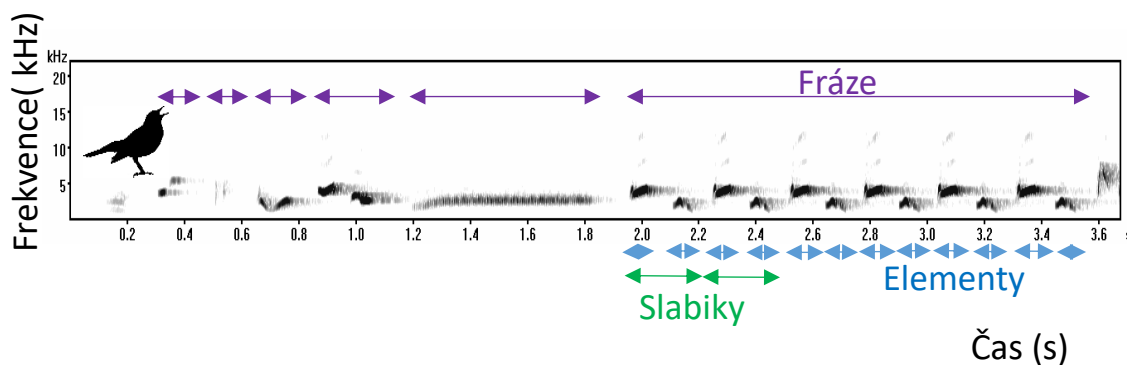
## 1.1. Význam zpěvu

Akustické signály jsou důležitým nástrojem komunikace a jsou proto rozvinuté u různých taxonomických skupin. Zvuk se nese na velké vzdálenosti a je proto velmi výhodný pro dálkovou komunikaci, protože vizuální signály se uplatňují spíše na blízko. Zvláště významná je vokální komunikace u ptáků, zejména pěvců (Catchpole & Slater 2008). Pěvce můžeme rozdělit na suboscines a oscines. Mezi suboscines patří převážně druhy neotropické. Zpěv je u nich podmíněn geneticky a je tedy vrozený (Ríos-Chelén, et al. 2012). Druhý a větší je podřád oscines, tito pěvci se zpěvu učí v průběhu života (Beecher & Brenowitz 2005). U některých druhů, například u zebříček (*Taeniopygia guttata*), dochází k učení zpěvu pouze v rané sensitivní fázi života, jiné druhy se učí zpěvu v průběhu celého života, například špačci (*Sturnus vulgaris*) (Brenowitz & Beecher 2005). Kromě pěvců jsou schopni učení také papoušci (*Psittaciformes*) a svišťouni (*Apodiformes*), tento systém učení se ale vyvinul nezávisle a je jiný než u pěvců (Nowicki et al. 1998).

Akustickou komunikaci u ptáků můžeme rozdělit na volání a zpěv. Zpěv je obvykle definován jako delší, komplexnější vokalizace produkovaná samci v období rozmnožování. Tato definice má ale spoustu výjimek. Zpěv můžeme najít u řady druhů i u samic, zvláště pak v tropech (Odom et al. 2014). Navíc ptáci zpívají i mimo období rozmnožování. Volání používají obě pohlaví v průběhu celého roku a obvykle jsou použita v určitém kontextu, například jako kontaktní nebo varovné hlasy. Ovšem některé druhy během zpěvu používají i volání a tím je jejich vokalizace mnohem komplexnější. Proto není vždy snadné volání a zpěv od sebe odlišit (Catchpole & Slater 2008). Zpěv bývá delší, skládá se z různých struktur (Obrázek 1) a v temperátní zóně je produkován hlavně samci během období rozmnožování. Samci lákají zpěvem samičky. Samice dokážou podle zpěvu odhadnout kvalitu samce, hodnotí zpěv na základě způsobu produkce obtížných struktur, rychlosti a mnoha dalších druhově specifických parametrů (Nowicki & Searcy 2005). Samec zároveň pomocí zpěvu brání svoje teritorium proti jiným samcům, upozorňuje, že je obsazené, aby se cizí samci nepřibližovali. U mnoha druhů dokáží samci rozeznat zpěv souseda od zpěvu zcela cizího jedince (Kroodsma & Byers 1991). Ze zpěvu mohou samci získat informace i o kvalitě či motivaci oponenta, případně dominanci a snáze se vyhnout

fyzičným střetům, při kterých může dojít k vážnému zranění (Hamilton & Zuk 1982, Walker et al. 2013, Zollinger & Brumm 2015). Ptačí zpěvy bývají druhově velmi specifické (a to i u druhů, které se jinak fenotypově příliš neliší), a i proto jsou důležitým nástrojem při vymezení reprodukční bariéry mezi druhy (Grant 1972).

Zpěv lze v současnosti dobře analyzovat pomocí grafického zobrazení – sonogramu (Obrázek 1). Často se ale u různých autorů liší pojmy, kterými lze zpěv popsat, proto bych zde pro účel této práce ráda některé definovala. Základní a nejmenší stavební jednotkou ptačího zpěvu jsou elementy, z různých elementů se poté skládají jednoduché nebo komplexní slabiky. Jednoduché slabiky jsou tvořeny jen jedním elementem, slabiky komplexní bývají složeny z více různých elementů. Dále můžeme ve zpěvu rozlišovat fráze, které sestávají z opakujících se slabik, každá fráze pak může být dokončená nebo nedokončená. Několik frází nakonec tvoří zpěv (Catchpole & Slater 2008).



Obrázek 1: Příklad sonogramu a popis zpěvu slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*)

Většina samců zpívá několik různých typů zpěvu, všechny typy zpěvu jednoho jedince tvoří dohromady jeho repertoár. Repertoáry, jednotlivé zpěvy, typy a počty slabik jsou obvykle typické pro daný druh. U různých druhů se rozlišují různé úrovně, u druhů s bohatými repertoáry jako jsou slavíci, rozlišujeme typy zpěvů, u druhů s menšími repertoáry jako jsou třeba lindušky lesní lze rozlišit i jednotlivé slabiky. I v rámci druhu existuje značná variabilita a i jednotliví samci se od sebe mohou více či méně lišit složením svého repertoáru (Kroodsma & Byers 1991).



## 1.2. Vokální mimikry a smíšené zpěvy

Některé druhy ptáků jsou vedle svého druhově specifického zpěvu schopny imitovat zvuky ze svého okolí. Tomuto fenoménu se říká vokální mimikry. Někteří napodobují velmi věrně konkrétní zvuk, někdy ale přizpůsobí pouze svůj vlastní hlasový projev jinému druhu a ozývají se například ve stejné frekvenci jako vzorový druh (Dalziell et al. 2014). Vokální mimikry jsou nejlépe prostudované u ptáků, zejména u pěvců (*Passeriformes*), kteří mají velmi komplexní vokalizaci, v současnosti se navíc ukazuje, že se jedná o poměrně častý jev. Vokální mimikry byly nalezeny také u svišťounů (*Apodiiformes*) a papoušků (*Psittaciformes*), u kterých je také doloženo napodobování a učení se zvuků, ale jejich systém učení je odlišný od pěvců a vznikl u obou skupin nezávisle (Nowicki et al. 1998).

Konkrétně u pěvců byly vokální mimikry dokumentovány u 15 – 20% druhů (Dobkin 1979, Baylis 1982) v novější práci bylo zjištěno, že se vyskytují dokonce až u 40% evropských pěvců (Garamszegi et al. 2007). Četnost vokálních mimikry je odlišná u různých druhů. Existují některé druhy ptáků, kdy všichni jedinci daného druhu zařazují do svého repertoáru mnoho různých zvuků a zpěvů. Patří mezi ně např. špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), který kopíruje zejména druhy nejběžnější v jeho teritoriu (Hindmarsh 1984), drozdec mnohohlasý (*Mimus polyglottos*) (Howard 1974), či lyrochvosti (*Menura sp.*) (Robinson 1974). Odlišnost lze najít i v rámci příbuzných druhů, rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) kopíruje zpěvy pouze od rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*) (Lemaire 1977), ale rákosník zpěvný kopíruje hojně, v průměru zhruba 77 druhů, a to jak ze svého afrického zimoviště, tak i z Evropy, kde hnízdí (Dowsett-Lemaire 1979).

Zvláštním případem vokálních mimikry jsou smíšené zpěvy, kdy jedinci kopírují části nebo celé zpěvy blízce příbuzného, obvykle sesterského, druhu (Helb et al. 1985). Někteří smíšené pěvci kopírují i nepříbuzné druhy, kteří se jim podobají pouze strukturou své vokalizace. Obvykle k tomuto jevu dochází, pokud byly druhy od sebe delší dobu izolované, ale poté přišly sekundárně do kontaktu. Ve své práci se budu zabývat právě smíšenými zpěvy u blízce příbuzných druhů a evolučním významem smíšených zpěvů.

Hypotéz vysvětlujících význam smíšených zpěvů je několik a můžeme je rozdělit na adaptivní a neadaptivní. U druhů, které se zpěvu učí, vznikají smíšené zpěvy nejčastěji chybou v učení (Helb et al. 1985). Smíšené zpěvy v takovém případě nemusí mít žádný

adaptivní význam. Vznik smíšených zpěvů může být vysvětlen dočasnou nebo permanentní nepřítomností správného modelu dohromady s vystavením cizímu druhu během rané fáze imprintingu. Taková situace může nastat například při početní převaze cizího druhu v sekundární kontaktní zóně (Helb et al. 1985). Smíšené zpěvy mohou s větší pravděpodobností vzniknout, pokud je jeden z druhů početněji zastoupen v sympatrické lokalitě. Jedním z příkladů, kde se smíšené zpěvy vyskytují v závislosti na hustotě druhu na lokalitě, jsou šoupálci. U šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) jsou zpěvy kopírovány od šoupálků krátkoprstých (*Certhia brachydactyla*). Výskyt smíšených zpěvů u šoupálků dlouhoprstých se v některých malých populacích v Německu odhaduje až na 50 %, šoupálků dlouhoprstých je zde méně (Thielcke 1972). U šoupálka krátkoprstého bylo také objeveno několik případů smíšených zpěvů, konkrétně v Dánsku, kde naopak početně převažují šoupálci dlouhoprstí (Clausen & Toft 1988). Výzkum ukázal, že při nedostatku správného vzoru se šoupálci krátkoprstí snadno naučí zpívat smíšeně (Thielcke 1986). Obecně budou ptáci samozřejmě upřednostňovat zpěv vlastního druhu, ale mohou se například vlivem stresu naučit i zpěv cizí. Stres může ovlivnit jejich rozpoznávací schopnosti a díky tomu mohou heterospecifický zpěv chybně považovat za zpěv svého druhu (Dalziell et al. 2014).

Dále se budu zabývat hypotézami, kdy smíšené zpěvy mají nějaký adaptivní význam. Jedním z takových vysvětlení může být preference samic pro bohatší repertoár a specifické prvky. Různé druhy pěvců považují za důležité různé prvky zpěvu. Samičky u některých druhů mohou preferovat samce s větším repertoárem (Catchpole & Slater 2008) a právě mezidruhové kopírování zpěvů může být způsob, jak si samci mohou zvětšit svůj repertoár (Dobkin 1979, Baylis 1982). Preference větších repertoárů byla objevena u samic rákosníků rodu *Acrocephalus* (Buchanan & Catchpole 1997), velikost repertoáru má vliv na pohlavní výběr i u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) (Mountjoy & Lemon 1996). Pro samice ale není důležitá jen velikost repertoáru, ale také přítomnost různých trylků a náročných struktur, či rychlost zpěvu (Vallet et al. 1998, Ballentine et al. 2004, Nolan & Hill 2004). U kopírovaných zpěvů může mít vliv kromě velikosti repertoáru i kvalita imitace, například jak moc se zpěv odlišuje od vzoru či kolik přebraných typů zpěvu dokáže samec bezchybně zapívat (Dalziell et al. 2014).

Další adaptivní význam by smíšené zpěvy mohly mít při nedostatku konspecifických partnerů, kdy jedinec může mít větší šanci na spárování a reprodukční úspěch, pokud bude zpívat heterospecificky. Může tak přilákat samičku příbuzného druhu a zplodit hybridní potomstvo, což je výhodnější než potomstvo žádné. Možným příkladem, kdy je při nedostatku partnerů produkován smíšený zpěv, jsou dva druhy papežníků (*Passerina cyanea* a *P. amoena*), u nichž se zdá, že hybridi nejsou výrazněji znevýhodněni, nicméně je třeba tuto hypotézu ještě ověřit (Randler 2002, Baker 1996). Dlouhodobě se tato strategie ale nemusí vyplatit, pokud by měli hybridní potomci sníženou fitness.

Dalším adaptivním vysvětlením existence smíšených zpěvů je omezení mezidruhové kompetice mezi blízkými příbuznými druhy. Mezidruhová kompetice mezi dvěma druhy je velmi častá a mnohdy stejně intenzivní a náročná jako vnitrodruhová (Ord & Stamps 2009). Mezidruhová kompetice obvykle nastává v případech, kdy je v prostředí nějaký limitující faktor, o který spolu druhy musí soupeřit, a je častá u teritoriálních živočichů (Gil 1997). Z výzkumu lesňáčkovitých (*Parulidae*) v Severní Americe vyplývá, že 39% druhů je mezidruhově teritoriálních s jedním nebo více druhy alespoň v části svého areálu. Mezidruhově teritoriální druhy sdílí společné předky a jsou fenotypově podobnější než druhy, které mezidruhově teritoriální nebyly. Zdá se, že mezidruhová teritorialita nemusí vždy souviset s konkrétními habitaty ani s omezením divergence prostředí, ale je ekologicky a evolučně poměrně stabilní strategií pro vymezení území (Losin et al. 2016).

Kompetice je často spojena s různými stupni agrese. Termín agrese zahrnuje fyzické útoky a chování, které útokům obvykle předchází: různé výhrušné pózy, zastrašování a teritoriální zpěvy, tyto behaviorální reakce se objevují v kontextu boje o prostor, pohlavní partnery či potravu. Interakce mezi druhy je typicky studována v sekundárních kontaktních zónách, kde se příbuzné druhy částečně překrývají svým rozšířením obvykle díky expanzi jednoho nebo obou druhů na nové území (např. Sorjonen 1986, Haavie et al. 2004). První reakce při střetnutí druhů nemusí být nutně agresivní a obvykle nejsou adaptivní, protože druhy byly předtím v izolaci (Cody 1969).

Dále může docházet k posunu vlastností jednoho nebo obou druhů (tzv. ekologický posun znaků), tak aby si druhy přestaly vzájemně konkurovat (Gross & Price 2000, Duckworth, & Badyaev 2007, Vallin et al. 2012). Obvykle se mění prvky chování, které mají vliv na četnost mezidruhových střetnutí, jako jsou různé preference pro habitaty

a změna denní aktivity. Dále zde může být posun ve velikosti těla či jednotlivých tělních struktur (např. zobáku), které vedou ke změně potravních nik druhů.

Vokální signály včetně ptačích zpěvů jsou důležité pro rozpoznání konspecifických partnerů nebo rivalů. V rámci druhu jsou vokální signály často pod stabilizující selekcí, aby zajistily efektivní a účinnou komunikaci (Miller 1982). V sekundárních kontaktních zónách mezi blízkými příbuznými druhy však často dochází ke změnám ve vokálních signálech. V některých případech dochází k divergenci zpěvů vlivem reprodukčního posunu znaků (reinforcementu) (Brown & Wilson 1956, Servedio & Noor 2003). Při divergenci se druhy svým zpěvem více odlišují v sympatrických lokalitách než v lokalitách alopatrických (Miller 1982). Tato divergence může pomoci ke snížení nevýhodné mezidruhové hybridizace. Příkladem divergence zpěvu vlivem reprodukčního posunu znaků by mohly být dva druhy sýkor – sýkora černohlavá (*Poecile atricapillus*) a sýkora horská (*Poecile gambeli*). Tyto druhy mají preferenci pro trochu odlišné habitaty, ale přesto v přírodě přichází do sekundárního kontaktu. Zpěv sýkory horské je podobný zpěvu sýkory černohlavé, která je dominantní. Podobný je zpěv ale pouze v alopatrii. Pokud jsou sýkory horské v kontaktu se sýkorou černohlavou, jejich zpěv se začíná lišit. Samci zpívají na jiné frekvenci, mění délku a počet slabik a rychlost zpěvu. Zpěv sýkory černohlavé je stabilní v celém areálu. Přesto se nezdá, že by odlišení zpěvu u těchto druhů snižovalo agresivitu, reakce naivních sýkor černohlavých (z alopatrie) na playbackové experimenty byla stejná pro sympatrický i alopatrický zpěv sýkor horských (Snell et al. 2016). Jinak tomu je u dvou druhů sýkor Sýkora japonská (*Parus minor*) a sýkora proměnlivá (*Sittiparus varius*). V sympatrii submisivnější sýkory japonské zpívají na nižších frekvencích, čímž se odlišují od sýkor proměnlivých stejně tak jako od alopatrického zpěvu svého vlastního druhu. Zde pozorování ukazují, že odlišný zpěv pomáhá vyhnout se interspecifickému kontaktu a potencionálnímu útoku sýkor proměnlivých (Hamao et al. 2015).

V jiných případech naopak dochází ke konvergenci ve vokálních signálech, kdy se zpěvy různých druhů v sympatrii více podobají (Grether et al. 2013). Konvergence ve vokálních signálech je častá zejména u pěvců, kde se ptáci zpěvy učí napodobováním od konspecifických samců (Qvarnström et al. 2006, Cody 1969). Konvergence ve zpěvech může významně ovlivnit sympatrické populace, například tím, že mohou vést ke zvýšené

mezidruhové hybridizaci (Haavie et al. 2004). Jedním z případů konvergence jsou i smíšené zpěvy. V minulosti se o vzniku konvergencí a tedy i smíšených zpěvů uvažovalo převážně v souvislosti s chybami v učení (Helb et al. 1985). Ovšem v novějších publikacích se uvažuje i o adaptivních významech (Vokurková et al. 2013, Reif et al. 2015, Gorissen et al. 2006).

V některých případech dochází mezi druhy k výrazně asymetrickému kopírování zpěvů (Vokurková et al. 2013, Sætre et al. 2001, Haavie et al. 2004), kdy jeden druh velmi často kopíruje heterospecifické zpěvy, ale druhý vůbec. Asymetrie smíšených zpěvů je v přírodě poměrně častá a byla popsána například u lejsků (Gelter 1987, Haavie et al. 2004), sýkor (Gorissen et al. 2006) ale i dalších druhů (viz 304.2 Metaanalýza). Existuje několik možných vysvětlení pro asymetrický vznik smíšeného zpěvu. Možným vysvětlením by mohl být pohlavní výběr a preference samic jednoho druhu pro větší repertoár či nové nebo náročné elementy ve zpěvu (Catchpole & Slater 2008). Jedním z vysvětlení by mohla být i sociální dominance. Pokud se druhy liší dominancí, mohou smíšené zpěvy dominantnímu druhu pomoci k lepšímu vymezení teritoria vůči heterospecifickému soupeři, a tím ke snížení mezidruhové kompetice (Robinson & Terborgh 1995, Lemaire 1977). V rámci mé práce se budu zabývat smíšenými zpěvy u slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*) a jejich možným vlivem na mezidruhovou teritorialitu a agresi vůči slavíku obecnému (*Luscinia megarhynchos*).

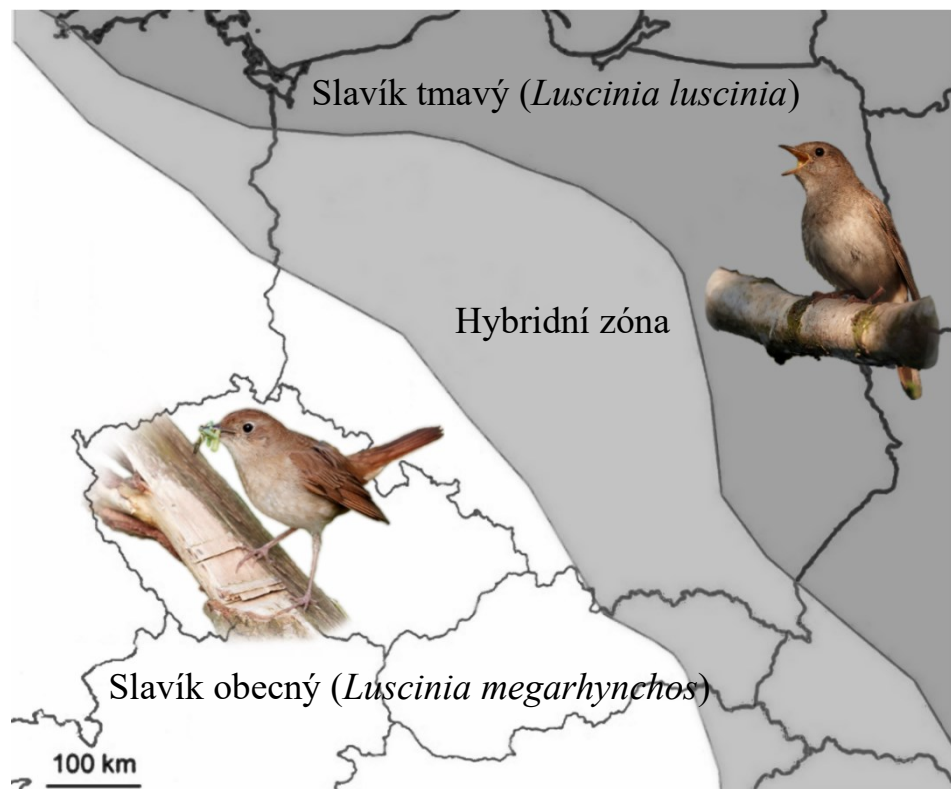
### **1.3. Smíšené zpěvy u slavíka tmavého**

Dva blízké příbuzné druhy slavíků, slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) a slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) divergovali přibližně před 1,8 miliony let (Storchová et al. 2010). Slavík tmavý se vyskytuje převážně v severní a severovýchodní části Evropy. Slavík obecný se vyskytuje spíše na jižnějších lokalitách (Obrázek 2). Během holocénu se tyto druhy dostaly do sekundárního kontaktu ve střední a východní Evropě (Sorjonen 1986).

Oba dva druhy preferují podobné habitaty a i morfologicky se liší pouze mírně svou velikostí a zbarvením. Slavík tmavý je tmavší a na hrudi má drobné skvrnky. Slavík obecný je o něco menší, má nižší hmotnost a menší rozpětí křídel. Slavík obecný se dále od slavíka tmavého odlišuje rezavým zbarvením peří na hřbetě a hlavně na ocasu. Jednoznačně

odlišný je však zpěv obou druhů (Becker 1995). Morfologická a ekologická podobnost obou druhů vede k výrazné mezidruhové kompetici v sympatrii, která se projevuje relativně silnou mírou heterospecifické agrese u obou druhů (Reif et al. 2015) a ekologickým posunem znaků ve tvaru zobáku, který naznačuje, že by si druhy mohly v sympatrii částečně rozdělit potravní niky (Reifová et al. 2011a).

V oblasti sekundárního kontaktu (viz Obrázek 2) dochází mezi druhy k občasné hybridizaci. Hybridizace mezi těmito druhy není nijak častá, ale v přírodě lze nalézt F<sub>1</sub> hybridy i zpětné křížence (Becker 2007, Kverek et al. 2008, Reifová et al. 2011b). Mezidruhová hybridy mají sníženou fitness. U hybridních samic byla v zajetí prokázána sterilita (Stadie 1991) a ani samice nalezené v přírodě nevykazovaly žádné známky rozmnožování (Reifová et al. 2011b). Nalezení F<sub>1</sub> hybridy bývají častěji ze spojení samce slavíka obecného a samice slavíka tmavého (Vokurková et al. 2013). Mezi těmito druhy dochází díky hybridizaci i k obousměrnému genovému toku. Introgrese je ale výrazně větší ze strany od slavíka obecného k slavíkovi tmavému. Introgrese je významně nižší na chromosomu Z než na autosomech. (Storchová et al. 2010).



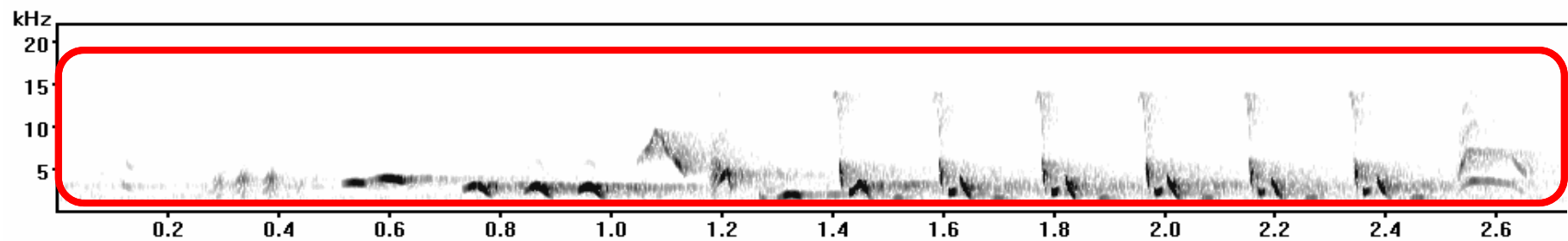
Obrázek 2: Hybridní zóna dvou druhů slavíků. Převzato a upraveno z Vokurková et al. 2013

Zpěv je u těchto dvou druhů velmi komplexní a jejich repertoáry patří mezi pěvci k těm nejbohatším. Repertoár slavíka tmavého je menší, obsahuje zhruba 40 až 50 různých

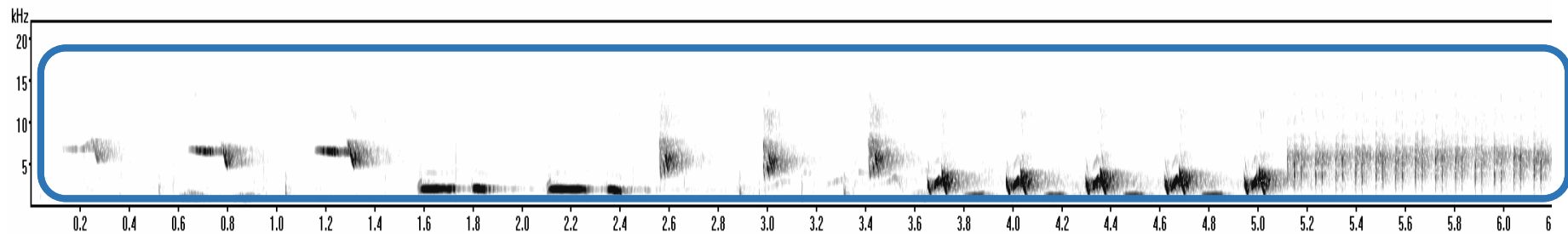
zpěvů (Vokurková et al. 2013). Slavík obecný má repertoár větší a tvoří ho až 190 různých typů zpěvů (Hultsch & Todt 1981, Kipper et al. 2004). Zpěv (viz Obrázek 3 Spektrogramy zpěvů, modře zvýrazněny slabiky slavíka tmavého, červeně zvýrazněny slabiky slavíka obecnéhoObrázek 3) se u těchto druhů liší délkou i strukturou (počet frází, počet opakujících se slabik). U slavíků tmavých je zpěv delší, ale s většími pauzami, slavíci obecní zpívají rychleji a zpěvy jsou kratší. Oba druhy mají specifické slabiky, které se u druhého druhu nevyskytují. Pro slavíky tmavé jsou typické tzv. „castanet“ a „rattling“, které se vyskytují na konci zpěvu (Sorjonen 1983, Lille 1988). Slavíci se zpěvu učí i po rané sensitivní fázi učení (Kiefer et al. 2006). Oba druhy slavíků jsou navíc schopny svůj repertoár přizpůsobit zpěvu svých sousedů (Hultsch & Todt 1981). Jedinci ze stejné oblasti tak obvykle svůj repertoár částečně sdílí.

V místě sekundárního kontaktu se u slavíků tmavých často vyskytuje kopírování zpěvů, tzv. smíšené zpěvy. Slavíci tmaví kopírují části i celé zpěvy od slavíků obecných, slavíci obecní zpěv nekopírují. Fenomén smíšených zpěvů je mezi slavíky tmavými v sympatrické zóně velmi rozšířený. Proporce smíšených zpěváků u slavíka tmavého se liší u různých studií, nejspíše proto, že studie byly prováděny na různých místech a v různých letech, přesto se však jedná o velmi vysoká čísla. Počet smíšených zpěváků v sympatrické zóně dle různých studií byl 28 % (Lille 1988), 44 % (Sorjonen 1986), 56 % (Becker 2007) a 88 % jedinců slavíka tmavého (Vokurková et al. 2013).

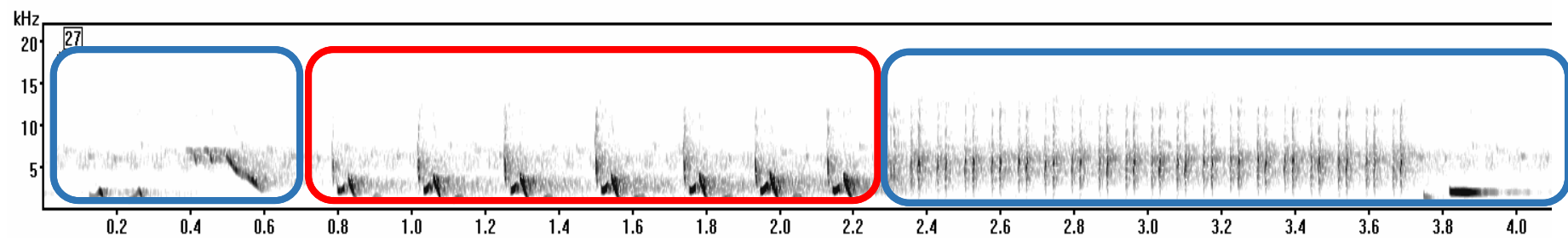
Proč je u slavíků kopírování zpěvů asymetrické, není zcela jasné. Bylo dokázáno, že slavíci obecní jsou schopni se smíšeným zpěvům v laboratoři naučit stejně jako slavíci tmaví (Stadie 1983), ale v přírodě to nedělají. Byl nalezen pouze jeden případ (z 200 nahraných jedinců), kdy slavík obecný zpíval smíšené zpěvy (Lille 1988).



Obrázek 3a zpěv slavíka obecného



Obrázek 3b zpěv slavíka tmavého



Obrázek 3c smíšený zpěv slavíka tmavého

Obrázek 3 Spektrogramy zpěvů, modře zvýrazněny slabiky slavíka tmavého, červeně zvýrazněny slabiky slavíka obecného



## 2. Cíle práce

Hlavním cílem práce je otestovat hypotézu, zda mohou být smíšené zpěvy u slavíků tmavých adaptivní tím, že pomáhají ustanovit mezidruhovou teritorialitu, a tím pádem snížit míru mezidruhové kompetice mezi slavíkem tmavým a slavíkem obecným. Tato hypotéza bude testována pomocí playbackových experimentů, ve kterých je sledováno, jak se liší reakce samců slavíka obecného na tři typy stimulů: konspecifický zpěv slavíka obecného, čistý heterospecifický zpěv slavíka tmavého a smíšený zpěv slavíka tmavého.

Druhým cílem práce je pokusit se zjistit, které faktory určují asymetričnost smíšených zpěvů, tj. proč se smíšené zpěvy relativně často vyskytují pouze u jednoho druhu z dvojice blízce příbuzných druhů. Tento cíl bude testován pomocí metaanalýzy známých případů blízce příbuzných pěvců, u kterých se vyskytují asymetricky smíšené zpěvy. V rámci metaanalýzy se budu snažit zjistit, zda mají různé kopírující druhy (imitátoři) něco společného, co by mohlo ovlivnit asymetrický vznik smíšených zpěvů u těchto druhů. Zejména se zaměřím na vliv hmotnosti a dominance mezi kopírujícím a vzorem. Naší hypotézou je, že smíšené zpěvy se častěji mohou vyskytovat u dominantního a většího druhu, kterému mohou smíšené zpěvy pomáhat v mezidruhové komunikaci a snižovat tak kompetici.

## 3. Metodika

### 3.1. Playbackové experimenty

#### 3.1.1. Studované lokality

Výzkum byl prováděn na samcích slavíka obecného. Experimenty byly uskutečněny v centrálním Polsku převážně u řek Prosna a Warta, konkrétně v lokalitách kolem měst Chocz, Pyzdry, Zagorow, Prusinow, Ruda Komorska a Lad. V době našeho výzkumu na lokalitách spíše převažovali slavíci obecní, nejvíce pak kolem města Chocz. V minulých letech byla lokalita hojná na jedince obou druhů (Vokurková 2013, Reifová et al. 2011a), ale v posledních letech zde slavíků tmavých výrazně ubylo. V roce 2015 bylo dle našich pozorování poblíž města Chocz na 29 slavíků obecných zhruba 7 slavíků tmavých, v roce 2016 byl v této lokalitě na začátku sezóny nalezen už jen jeden slavík tmavý. Kolem měst Pyzdry, Zagorow, Lad a Ruda Komorska již byl poměr slavíků obecných a slavíků tmavých vyrovnanější, ale i zde v době našeho výzkumu převažovali slavíci obecní. Zdá se, že sympatrická zóna se mírně posunula o několik kilometrů severovýchodně.



*Obrázek 4 Ukázka habitatů obou druhů slavíků v sympatrické zóně*

Playbackové experimenty probíhaly na začátku hnízdní sezóny, krátce po přiletu obou druhů. V období od 3. 5. do 15. 5. 2016. U slavíků se liší zpěvová aktivita během sezóny a také podle toho, zda má jedinec už ve svém teritoriu samici či nikoliv. U nespárovaných samců se zpěvová aktivita zvyšuje do doby, než se v sousedství vylíhnou mláďata. U spárovaných samců je zpěv nižší v době před snášením vajec a během inkubace, ale vyšší během snášení vajec. Večerní zpěv je podobný pro spárované i nespárované samce (Armhein et al. 2004). Proto jsme s našimi experimenty začali na začátku sezóny, kdy se teprve začínají utvářet stabilní páry, a samci jsou ochotnější reagovat na playbackové nahrávky. Testování jednoho jedince probíhalo buď během ranních a dopoledních hodin nebo během odpoledních a večerních hodin. Testování neprobíhalo v noci, i když je v této době zpěvová aktivita slavíků vysoká, protože nás zajímalo i chování testovaných jedinců, které by nebylo možné v křovinatém habitatu (viz Obrázek 4) sledovat za tmy.

### 3.1.2. Příprava nahrávek

Pro experimenty byly použity nahrávky z roku 2008 a z roku 2015. Nahrávky jsem s pomocí Abela Souriau vyčistila od zpěvu jiných druhů ptáků a dalších rušivých zvuků v programu Avisoft. Z pořízených dlouhých nahrávek byly vybrány a vyčištěny úseky o délce 1,5 minuty. Každá připravená playbacková nahrávka sestávala z 3 minut nahraného zpěvu (2x 1,5 minuty ve smyčce) a z 3 minut ticha. Celkem jsme připravili a vyčistili od hluku a zpěvu jiných ptáků 57 nahrávek. Pro experimenty bylo k dispozici 22 playbackových nahrávek pro čistý zpěv slavíka obecného (LM), 20 nahrávek pro čistý zpěv slavíka tmavého (LL) a 15 nahrávek pro smíšený zpěv slavíka tmavého (mix). Nahrávky byly použity obvykle jednou nebo dvakrát, v jednom případě třikrát, ale nikdy nebyli stejnou nahrávkou testování sousedící samci.

### 3.1.3. Průběh playbackových experimentů

Playbackové experimenty byly provedeny na samcích slavíka obecného. Po nalezení jedince bylo nejprve nahráno několik minut spontánního zpěvu o minimální délce tři minut. Tento spontánní zpěv byl nahrán kvůli možnosti pozdějšího porovnání s playbackem vyprovokovanou reakcí. Hned po nahrání spontánního zpěvu začal vlastní experiment. Každý jedinec byl postupně vystaven třem stimulům: a) zpěvu slavíka obecného, b) čistému zpěvu slavíka tmavého a c) smíšenému zpěvu slavíka tmavého.

Zdrojové nahrávky pocházely vždy z jiné lokality než sledovaný jedinec, abychom se vyhnuli tzv. neighbour effect (sousedský efekt), kdy samci reagují jinak na zpěv samce, kterého znají a který s nimi sousedí, než na zpěv úplně cizího samce (Stoddard et al. 1990). Kromě nahrávky byla jedinci prezentována i vycpaná atrapa daného druhu. Pro experimenty byla k dispozici jedna atrapa slavíka obecného a jedna atrapa slavíka tmavého.

Playbackový experiment vždy sestával z 3 minut nahraného zpěvu a z 3 minut ticha, po celou dobu jsme nahrávali zpěv a zaznamenávali chování testovaného samce. Jednotlivé experimenty od sebe byly odděleny vždy alespoň hodinovou pauzou. Každý jedinec byl vystaven všem třem stimulům, s rozmezím minimálně jedné hodiny. Časové rozmezí mezi stimuly mohlo být i o něco delší v závislosti na průběhu pokusu na dalším testovaném jedinci, čas mezi stimuly byl ale vždy kratší než dvě hodiny. Celé schéma viz Obrázek 5.



Obrázek 5 Schéma playbackového experimentu

Pořadí stimulů bylo zvoleno pro každého jedince náhodně, aby nebyly výsledky ovlivněny pořadím stimulu nebo předchozím stimulem. Při fixním pořadí by výsledky mohly být ovlivněny habituací, tedy jevem, kdy si jedinec zvykne na průběh experimentu a tím je ovlivněna a obvykle zeslabena jeho reakce (Petrinovich & Peeke, 1973) nebo naopak vybuzením k větší reakci předcházejícím konspicivním stimulem (Petrušková et al. 2008). Náhodné pořadí tyto efekty zmírňuje.

V roce 2016 byly experimenty provedeny na 35 různých jedincích, 8 z nich bylo nutné z analýzy vyřadit, dva jedince kvůli akustickým podmínkám, kdy nadměrný hluk znemožnil analýzu. Ostatní vyřazení jedinci byli odchyceni již v minulých letech, což by mohlo negativně ovlivnit analýzu. K analýze tedy zůstalo 27 jedinců, u dvou z nich se bohužel nepodařil odchyt, nicméně vzhledem k jejich reakci a místu experimentu je velmi nepravděpodobné, že by tito jedinci byli již jednou odchyceni, a proto nebyli z analýzy vyloučeni.

V nahrávkách experimentů byly zkoumány níže vypsané zpěvové a behaviorální parametry. Při analýze nahrávek spontánního zpěvu byly využity pouze zpěvové parametry.

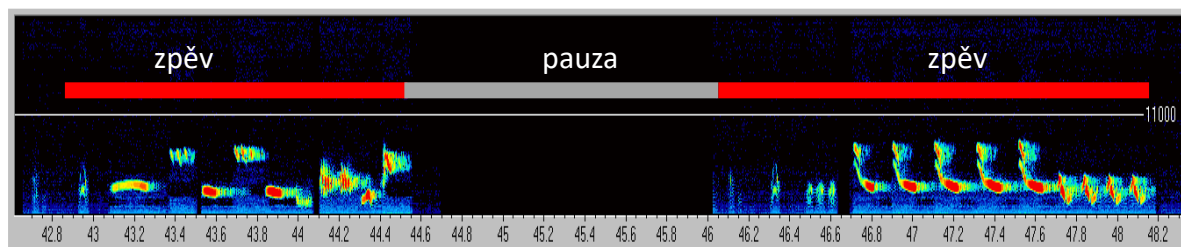
#### Zpěvové parametry (viz Obrázek 6)

**Průměrná délka zpěvu** (dále jen délka zpěvu). Byla sečtena délka trvání všech zpěvů. Výsledný součet byl vydělen počtem zpěvů.

**Průměrná délka pauz mezi zpěvy** (dále jen délka pauz). Byla sečtena délka trvání všech pauz mezi zpěvy kratších než 6,6 s. Počítány byly pauzy, které byly kratší než 6,6 s, delší pauzy již nejsou součástí zpěvu, ale obvykle během nich jedinec vykonává jinou činnost. Výsledný součet byl vydělen počtem pauz.

**Doba strávená zpěvem** (dále jen zpěv). Čas, který jedinec strávil zpěvem. Spočteno jako součet všech zpěvů a pauz mezi zpěvy. Počítány byly pauzy, které byly kratší než 6,6. Vyjádřeno v procentech.

**Počet typů zpěvů za minutu** (Song rate)



*Obrázek 6 Sonogram s ukázkou zpěvu slavíka obecného*

#### Behaviorální parametry

**Přelety.** Počet přeletů nad atrapou

**Pobíhání po zemi.** Čas (v %), který jedinec strávil pobíháním po zemi v blízkosti atrapy

**Fyzický kontakt.** Čas (v %), kdy jedinec přímo útočil na atrapu, fyzicky na ní seděl nebo jí trhal zobákem a drápy.

**Max úroveň agresivity** byla brána jako největší agrese zaznamenaná během playbackových experimentů, dle předchozích kategorií (1 – zájem = zpěv, 2 – přelety, 3 – pobíhání po zemi, 4 – fyzický kontakt)

**Nejkratší vzdálenost.** Nejmenší vzdálenost, na kterou se jedinec během experimentu přiblížil k atrapě a reproduktoru

**Vzdálenost 0 – 1 metr.** Čas (v %) strávený ve vzdálenosti 0 – 1 metr od atrapy

**Vzdálenost 1 – 3 metry.** Čas (v %) strávený ve vzdálenosti 1 – 3 metry od atrapy

**Vzdálenost 3 – 5 metrů.** Čas (v %) strávený ve vzdálenosti 3 – 5 metrů od atrapy

**Vzdálenost 5 a více metrů.** Čas (v %) strávený ve vzdálenosti 5 a více metrů od atrapy

Po experimentu byl jedinec v rámci několika dnů odchycen do sítě či do sklopky. Byl změřen, zvážen a označen kroužkem.

### 3.1.4. Statistická analýza

Nejprve jsem všechny proměnné vztahující se k odpovědi na playbackové stimuly analyzovala pomocí analýzy principiálních komponent (PCA). Díky této analýze jsem získala přehled o vztazích mezi jednotlivými proměnnými a získala jsem dvě hlavní komponenty. Výsledné komponenty byly ještě upravené varimax rotací. Celkem bylo do PCA analýzy použito 13 proměnných (viz kapitola 3.1.3). Pro srovnání spontánního zpěvu se zpěvem, který byl odpovědí na různé typy stimulů, byly využity párové Wilcoxonovy testy.

Pro další analýzu byl použit lineární mixovaný model (linear mixed effect model). Závislou proměnnou byly komponenty PC1 (agresivita) nebo PC2 (zpěvová aktivita). Vysvětlovanými proměnnými byly typy stimulů: čistý zpěv slavíka tmavého (ST), čistý zpěv slavíka obecného (SO) a smíšený zpěv slavíka tmavého (mix). Vzhledem k tomu, že experimenty pro jednoho jedince následovaly poměrně blízko po sobě (1 – 2 hod) byl v modelu testován i efekt pořadí nahrávky. Jako další vysvětlované proměnné byly použity datum a čas experimentů, abychom vyloučili efekt pokročilosti sezóny a efekt času, ve kterém byl daný pokus prováděn. Náhodným efektem byl jedinec.

## 3.2. Metaanalýza

### 3.2.1. Druhy a zjišťované parametry

Z dostupné literatury byly vyhledány případy příbuzných druhů pěvců, u kterých se objevují asymetrické smíšené zpěvy. Za asymetrické byly považovány takové případy, kdy kopíruje pouze jeden druh, nebo kdy jeden druh kopíruje více a druhý druh pouze výjimečně (viz Tabulka 5). Pro každý druh byla zjištěna hmotnost a sociální dominance. Dále bylo zjištěno procento smíšených zpěvů na lokalitě u konkrétního druhu a doba divergence dvojice druhů. Pro hmotnost byla zjištěna průměrná hodnota pro samce daného druhu z Cramp 1988 (pro evropské druhy) nebo Cornell lab of Ornithology (pro americké druhy). Protože hmotnost některých druhů se mění s místem jejich výskytu, průměrná hmotnost byla odečtena pro oblast sympatrie, ve které byly dělány výzkumy smíšených zpěvů, popřípadě nejbližší oblast, pro kterou byla dostupná data o hmotnosti. Dvojice druhů byla odečítána v rámci jednoho, případně dvou sousedních států podle dostupnosti dat. Sociální dominance byla brána jako schopnost zvítězit v mezidruhových střetech, tato proměnná byla získána z článků zabývajících se smíšenými zpěvy u konkrétní dvojice druhů. Celkem bylo do metaanalýzy zahrnuto 7 dvojic blízce příbuzných druhů pěvců s asymetrickými smíšenými zpěvy (viz Tabulka 5).

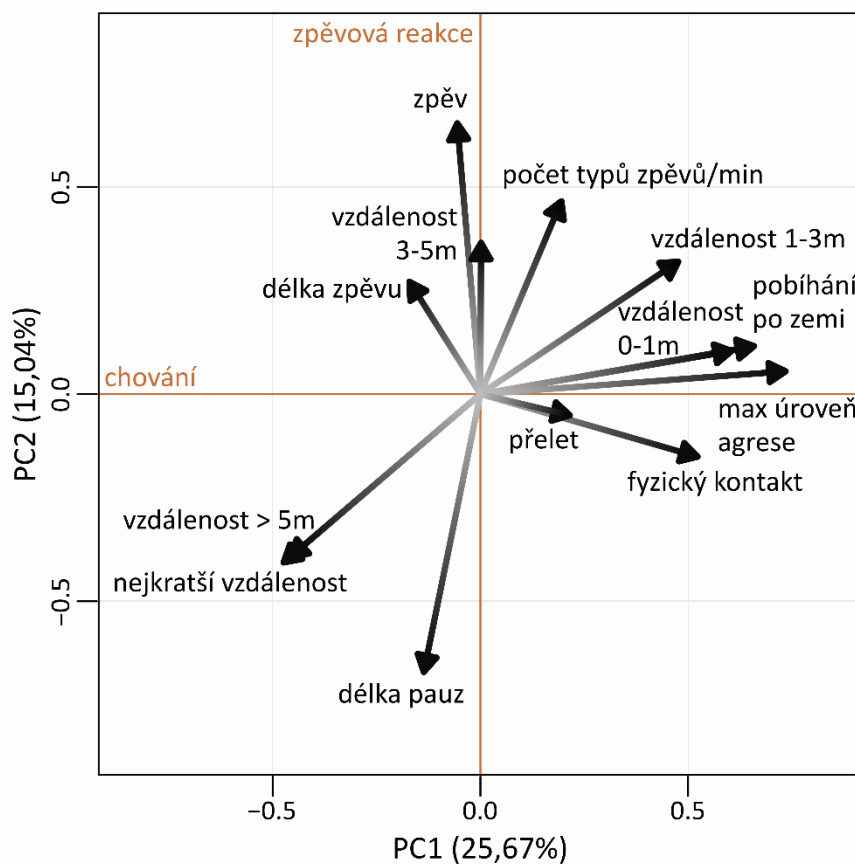
### 3.2.2. Statistická analýza

Pro statistickou analýzu byl použit zobecněný lineární model (GLM). Závislou proměnnou byla informace o kopírování v rámci páru (kopírující). Vysvětlujícími proměnnými byla hmotnost (g; kontinuální proměnná), hmotnost (kategorická proměnná; větší = 1, menší = 0) a sociální dominance (kategorická proměnná, dominantní/submisivní). Náhodným efektem byl pár druhů.

## 4. Výsledky

### 4.1. Playbackové experimenty

Proměnné vztahující se k behaviorálním a vokálním reakcím se pomocí analýzy hlavních komponent (PCA; viz Obrázek 7) rozdělily takto: první osa (PC1), která vysvětluje 25,67 % celkové variability (eigenvalue = 6,16) zahrnuje většinu behaviorálních reakcí, jako jsou přelety, fyzický kontakt, maximální dosažená agrese, pobíhání po zemi a samozřejmě nejbližší vzdálenost 0 – 1 m od atrapy. Ke druhé ose (PC2) se vztahují proměnné zahrnující hlavně zpěvové reakce, jako je délka zpěvu, délka pauz, čas strávený zpěvem (zpěv) a počet typů zpěvu za minutu, dále je zde vzdálenost 3 – 5 m, v této vzdálenosti ptáci dobře vidí na atrapu, ale stále reagují pouze zpěvem. Proměnné patřící do PC2 pak vysvětlují 15,04 % variability (eigenvalue = 3,61). Ostatní proměnné nelze jednoznačně zařadit. První osa tedy odráží celkovou teritoriální agresivní reakci, zatímco druhá osa odráží zpěvovou reakci.



Obrázek 7 Analýza hlavních komponent



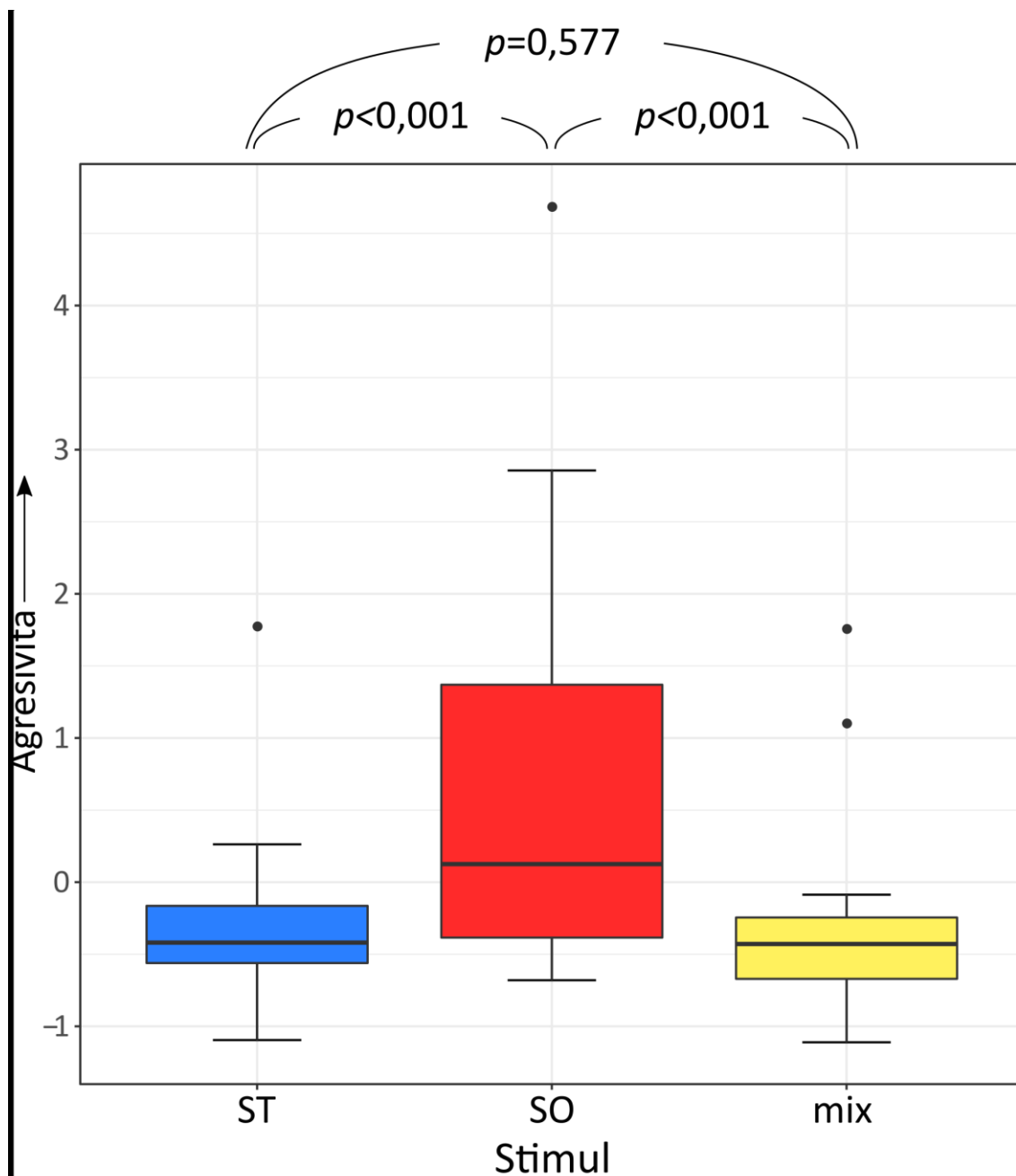
Rozdíly mezi jednotlivými stimuly byly v podobě hlavních komponent (PCA) testovány lineárním smíšeným modelem (viz Tabulka 1 a Tabulka 2).

*Tabulka 1 Výsledky lineárního smíšeného modelu pro PC1.*

<b>PC1-agresivita</b>					
Proměnná	Koeficient	SE	df	t	p
Rozdíl SO-ST stimul	0,875	0,191	46	4,577	<0,001
Rozdíl mix-ST stimul	-0,109	0,194	46	-0,561	0,577
Rozdíl mix-SO stimul	-0,984	0,189	46	-5,219	<0,001
Pořadí	-0,011	0,109	44	-0,104	0,918
Datum	0,022	0,045	25	0,48	0,636
Hodina	-0,016	0,041	44	-0,4	0,693

*Legenda k tabulce 1: SE – Směrodatná chyba, df – počet stupňů volnosti, t – hodnota pro lineární smíšený model, p – hodnota pro lineární smíšený model, SO – čistý zpěv slavíka obecného, ST – čistý zpěv slavíka tmavého, mix – smíšený zpěv slavíka tmavého*

V lineárním smíšeném modelu pro PC1 (agresivita) byla pro náhodné efekty standardní odchylka 0,65 pro stimul ST a pro residuály 0,67. Z obrázku 8 lze vidět, že reakce na konspecifický stimulus (SO) byla signifikantně agresivnější ( $p < 0,001$ ) než na stimulus smíšeného zpěvu (mix) i na stimulus čistého zpěvu slavíka tmavého (ST). Jedinci se pohybovali blíže k atrapě, pobíhali více po zemi a více přelétali nad atrapou. Rozdíly v behaviorální reakci na stimul čistého zpěvu slavíka tmavého a stimul smíšeného zpěvu slavíka tmavého byly v behaviorálních kategoriích jen malé a nesignifikantní ( $p = 0,577$ ). Efekt pořadí stimulů, efekt data a efekt hodiny nebyly signifikantní (viz Tabulka 1).



Obrázek 8 Výsledky lineárního smíšeného zpěvu pro agresivitu (PCI), ST – slavík tmavý čistý zpěv, SO – slavík obecný čistý zpěv, mix – slavík tmavý smíšený zpěv

V našich experimentech došlo k fyzickému útoku celkem u 4 různých jedinců. Každý útok byl reakcí na nahrávku slavíka obecného, tedy stimul konspicifický. Útočící jedinci se zaměřili hlavně na hlavu a krk atrapy a zobákem se ji snažili zranit na těchto citlivých místech (viz Obrázek 9). Tyto útoky byly skutečně brutální a měly jistě způsobit smrt, během posledního útoku se útočníkovi dokonce podařilo oddělit hlavu atrapy od těla.



Obrázek 9 Útok slavíka obecného na konspicifickou atrapu

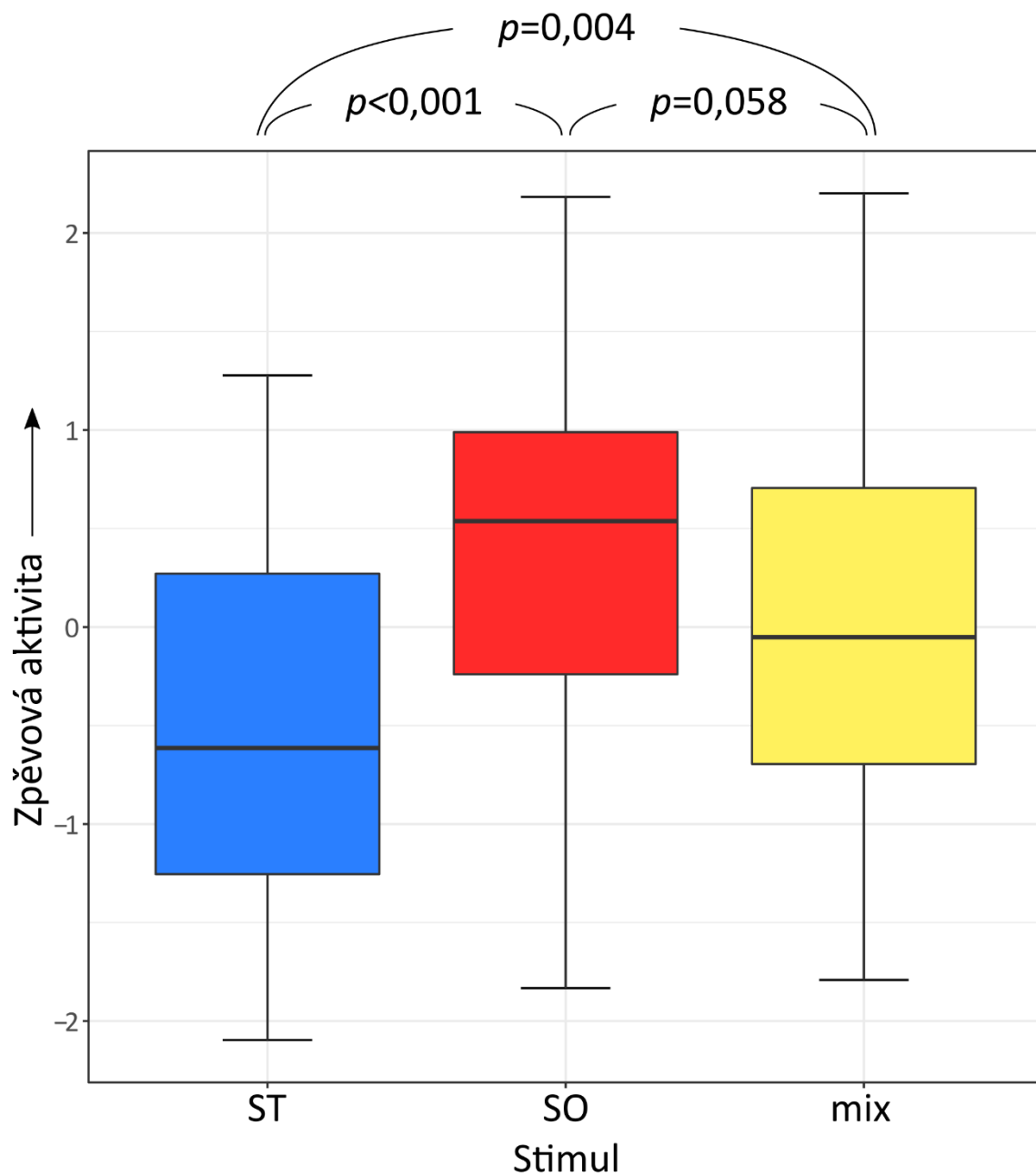
Tabulka 2 Výsledky lineárního smíšeného modelu pro PC2

PC2-zpěvová aktivita					
Proměnná	Koeficient	SE	df	t	p
Rozdíl SO-ST stimul	0,829	0,164	46	5,042	<0,001
Rozdíl mix-ST stimul	0,514	0,167	46	3,08	0,004
Rozdíl mix-SO stimul	-0,316	0,162	46	-1,947	0,058
Pořadí	-0,096	0,097	44	-0,989	0,328
Datum	-0,057	0,048	25	-1,181	0,249
Hodina	-0,025	0,044	44	-0,577	0,567

Legenda k tabulce 2: SE – Směrodatná chyba, df – počet stupňů volnosti, t – hodnota pro lineární smíšený model, p – hodnota pro lineární smíšený model, SO – čistý zpěv slavíka obecného, ST – čistý zpěv slavíka tmavého, mix – smíšený zpěv slavíka tmavého

V lineárním smíšeném modelu pro PC2 (zpěvová aktivita) byla pro náhodné efekty standartní odchylka 0,76 pro stimul ST a pro residuály 0,57 (viz Tabulka 2). Zpěvová reakce na konspicifický zpěv (SO) a smíšený zpěv slavíka tmavého (mix) se signifikantně nelišila ( $p = 0,06$ ), testovaní jedinci zpívali s podobnou intenzitou při obou stimulech. Na stimul slavíka tmavého (ST) byla zpěvová reakce signifikantně slabší ve srovnání

s ostatními dvěma typy stimulů (viz Obrázek 10). Ani pro zpěvovou aktivitu nebyl signifikantně významný efekt pořadí stimulů, data a času (viz Tabulka 2).



Obrázek 10 Výsledky lineárního smíšeného modelu pro zpěvovou aktivitu (PC2), ST – slavík tmavý čistý zpěv, SO – slavík obecný čistý zpěv, mix – slavík tmavý smíšený zpěv

Tabulka 3 srovnání zpěvových parametrů pro spontánní zpěv a pro zpěv během playbackových experimentů pomocí párových Wilcoxonových testů

Proměnná	Spontánní zpěv	Zpěv SO stimul/Spontánní zpěv			Zpěv ST stimul/Spontánní zpěv			Zpěv mix stimul/Spontánní zpěv		
	Medián (SD)	Medián (SD)	V	p	Medián (SD)	V	p	Medián (SD)	V	p
Zpěv	39,16 (6,81)	29,67 (11,73)	38	<0,001	16,63 (13,26)	11	<0,001	23,69 (14,38)	42	<0,001
Délka pauz	3,26 (0,7)	2,88 (0,78)	73	0,004	3,48 (1,16)	203	0,75	2,98 (1,06)	138	0,229
Délka zpěvu	2,21 (0,3)	2,1 (0,52)	171	0,679	1,92 (0,61)	77	0,006	2 (0,64)	107	0,049
Pauzy > 6,6s	1 (1,9)	4 (2,85)	258	<0,001	4 (3,5)	307,5	<0,001	5 (3,57)	217	<0,001
Počet písni/min	11,11 (1,74)	12,08 (2,66)	264	0,073	10,86 (3,44)	160,5	0,501	10,68 (3,28)	205	0,71

Legenda k tabulce 3: *SD* – standardní odchylka, *V* – hodnota pro Wilcoxonův test, *p* – hodnota Wilcoxonova testu, *SO* – čistý zpěv slavíka obecného, *ST* – čistý zpěv slavíka tmavého, *mix* – smíšený zpěv slavíka tmavého

K porovnání parametrů zpěvů při playbackových experimentech se spontánním zpěvem byly využity Wilcoxonovy testy (viz Tabulka 3). Během experimentu slavíci dělali ve zpěvech více delších pauz (delší než 6,6s) než během spontánního zpěvu, a to u všech typů stimulů ( $p < 0,001$ ). Dlouhé pauzy se projeví i v tom, kolik procent času slavíci strávili zpěvem (proměnná zpěv), slavíci zpívali více při spontánním zpěvu než během experimentu. Slavíci obecní měli kratší pauzy při konkrétním stimulu než při spontánním zpěvu ( $p = 0,004$ ), ale délka zpěvu byla naopak kratší pro stimul slavíka tmavého (0,006) a pro stimul smíšeného zpěvu slavíka tmavého (0,049) než při spontánním zpěvu. Počet písni za minutu byl stejný pro spontánní zpěv i pro playbackové experimenty.

## 4.2. Metaanalýza

Získaná data použitá pro metaanalýzu jsou přehledně vypsána v Tabulka 5. Celkem bylo nalezeno sedm dvojic druhů, u kterých se vyskytují výrazně asymetrické smíšené zpěvy. Ve třech případech byl kopírující druh větším z dvojice a u čtyř dvojic druhů byl kopírující druh dominantní v mezidruhových střetech. Tato data byla otestována lineárním modelem. Závislou proměnnou byla informace o kopírování v rámci páru (kopírující). Vysvětlujícími proměnnými byla hmotnost (g; kontinuální proměnná), hmotnost (kategorická proměnná; větší = 1, menší = 0) a sociální dominance (kategorická proměnná, dominantní/submisivní). Náhodným efektem byl pár. Výsledky nebyly pro žádnou z proměnných signifikantní (viz Tabulka 4).

*Tabulka 4 Výsledky zobecněného lineárního modelu pro metaanalýzu*

	Koeficient	SE	z	p
<b>Váha absolutní</b>	-0,007	0,008	-0,817	0,414
<b>Váha 1/0</b>	-0,575	1,08	-0,533	0,594
<b>Sociální dominance</b>	0,575	1,08	0,533	0,594

*SE – standartní chyba, z – hodnota pro zobecněný lineární model, p – hodnota pro zobecněný lineární model*

Tabulka 5 Asymetrické případy smíšených zpěvů

Druh	Druh latinsky	Hmotnost (samci) g	Zdroj hmotnost	Sociální dominance	Studované lokality	Četnost smíšených zpěvů	Zdroj dominance, lokality a četnost	Divergence (v milionech let) Jetz et al. 2014
Slavík tmavý (kopírující)	<i>Luscinia luscinia</i>	25,66	Reifová et al. 2011 a	dominantní	Německo, Polsko	28% (n=239) 44% 56% 88%	Lille 1988, Sorjonen 1986, Becker 2007, Vokurková et al. 2013	2,85 (1,8 Storchová et al. 2010)
Slavík obecný (vzor)	<i>Luscinia megarhynchos</i>	22,33		submisivní				
Lejsek černohlavý (kopírující)	<i>Ficedula hypoleuca</i>	12,3	Cramp 1988	submisivní	Německo, Švédsko	30% 65% (n=131)	Gelter 1987, Haavie et al. 2004, Qvarnström et al. 2006	1,71 (0,5 Backström et al. 2013)
Lejsek bělokrký (vzor)	<i>Ficedula albicollis</i>	12,6		dominantní				
Sýkora koňadra (kopírující)	<i>Parus major</i>	19,2	Cramp 1988	dominantní	Belgie	47%	Gorissen et al. 2006, Minot & Perrins 1986, Robinson & Terborgh 1995	19
Sýkora modřinka (vzor)	<i>Cyanistes (Parus) caeruleus</i>	11,5		submisivní				
Budníček iberský (kopírující)	<i>Phylloscopus ibericus</i>	7,7	Cramp 1988	submisivní	Francie, Španělsko	17% s hybridy (n=53)	Salomon & Hemim 1992, Dubois 2008, Collinson & Melling 2008, Copete 2008	14
Budníček menší (vzor)	<i>Phylloscopus collybita</i>	8,2		dominantní				
Budníček větší (kopírující)	<i>Phylloscopus trochilus</i>	8,9	Cramp 1988	dominantní	Německo	0,1-0,5%	*Gwinner, Dorka 1965 podle Helb et al. 1985, Helb et al. 1985	5,56
Budníček menší (vzor)	<i>Phylloscopus collybita</i>	8,2		submisivní				
Strnadedc zpěvný (kopírující)	<i>Melospiza melodia</i>	25,0 (27,5)	Cornell lab of Ornithology	dominantní	USA (Californie)	1 doložen předpoklad více	Catchpole & Baptista 1988, Baptista & Catchpole 1989	8,46
Strnadedc bělokorunkatý (vzor)	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	27,3 (28,3)		submisivní				
Zeleňáček kanadský (kopírující)	<i>Vireo philadelphicus</i>	12,2	Cornell lab of Ornithology	submisivní	Kanada	Mnoho případů	Rice 1978	8,86
Zeleňáček červenooký (vzor)	<i>Vireo olivaceus</i>	20,3		dominantní				

## 5. Diskuze

Slavíci obecní jsou příkladem, kdy v sympatrii dochází ke konvergenci zpěvů. Slavík tmavý kopíruje části zpěvů i celé zpěvy od slavíka obecného. Naše playbackové experimenty na slavících obecných měly za úkol zkoumat reakci na různé typy stimulů – konspecifický zpěv slavíka obecného, heterospecifický čistý zpěv slavíka tmavého a heterospecifický smíšený zpěv slavíka tmavého. Pro porovnání byl nahrán i spontánní zpěv, abychom zjistili, zda slavíci reagují na stimul jinak. Ukázalo se, že během experimentu slavíci dělali ve zpěvech více delších pauz než během spontánního zpěvu. Takový výsledek se dá očekávat, protože během přestávky ve zpěvu ptáci zjišťují, co se děje a sami svým chováním reagují na playback a atrapu.

Celkově byli slavíci obecní mnohem agresivnější na konspecifický stimul, častěji přelétali nad atrapou, zdržovali se delší dobu v blízkosti přehrávače a celkově se odvážili mnohem blíže k atrapě. Fyzické útoky během experimentů byly pozorovány pouze při konspecifickém stimulu. K fyzickým útokům dochází v přírodě velmi vzácně, protože představují velké riziko. Obránci teritoria hrozí nejen ztráta jeho území, ale také vážné poranění, které může být i smrtelné. Proto je útok až poslední možností obrany proti nezvaným návštěvníkům (Catchpole & Slater 2008). Není tedy příliš překvapivé, že jedinci nechtěli útočit na atrapu většího slavíka tmavého ani při čistém, ani při smíšeném zpěvu. Podobně je to i s ostatními agresivními projevy, jedinci byli přirozeně opatrnější, protože cizí soupeř představuje neznámé nebezpečí, které nelze vždy spolehlivě předem odhadnout, a je proto lepší držet se zpátky.

Velmi zajímavá byla reakce zpěvem na playbackové nahrávky. Na nahrávku slavíka tmavého reagovali slavíci obecní zpěvem méně intenzivně než na ostatní nahrávky. Reakce na smíšený stimul byla velmi podobná reakci na stimul konspecifický. Pravděpodobným vysvětlením je, že smíšené zpěvy pomáhají slavíkům tmavým lépe komunikovat se slavíky obecnými při zabírání teritoria a dále při jeho obraně. Dominantní slavík tmavý si může dovolit přilákat na sebe pozornost a s velkou pravděpodobností i vyhrát souboj o teritorium. Nelze ale vyloučit ani jinou funkci smíšených zpěvů. Smíšené zpěvy by také mohly pomáhat slavíkům tmavým rozšířit repertoár a přidat do něj zajímavé prvky, které lákají samičky. Pro potvrzení této hypotézy je ale třeba další výzkum.



I u dalších druhů byly nalezeny smíšené zpěvy, například u šoupálek *Certhia*, kde se smíšené zpěvy vyskytují v závislosti na zastoupení druhu na lokalitě (Thielcke 1972, Clausen & Toft 1988). U papežů *Passerina* najdeme smíšené zpěvy u mnoha jedinců a významně se podílí na hybridizaci (Emlen 1975, Baker 1996). Také u amerických sýkor *Poecile* je velké procento hybridizace (až 50%) a smíšené zpěvy jsou zde v sekundární kontaktní zóně asi u 20% jedinců (Sattler 2007). Asymetrické smíšené zpěvy nalezneme i u lejsků *Ficedula* (Svedin et al. 2008). U jiných druhů byla nalezena podobnost zpěvu, i když se u nich nevyskytují přímo smíšené zpěvy. Podobnost zpěvů v sympatrii a silná teritoriální odpověď byla nalezena například u mravenčíků *Hypocnemis* (Tobias & Seddon, 2009) a u chocholoušů obecných a vavřínových *Galerida cristata*, *G. theklae* (Laiolo 2012).

Dá se předpokládat, že pokud by smíšené zpěvy u slavíků neměly žádnou adaptivní funkci nebo byly významně škodlivé (např. tím, že budou zvyšovat míru mezidruhové hybridizace), budou v sympatrické zóně postupně mizet, podobně jako u lejsků. Lejscí černohlaví a bělokrčí se potkávají na několika místech v sympatrii a jejich interakce jsou hojně zkoumány zejména ve střední Evropě a v Norsku. Při střetu je dominantnější lejsk bělokrký, který je v sympatrii početnějším druhem, druhy spolu kompetují zejména o hnízdní místa. Ovšem lejsk bělokrký má menší reprodukční úspěch a je i mnohem citlivější při výkyvech environmentálních podmínek, zejména mláďata lejsků bělokrkých hůře přežívají extrémní podmínky (Svedin et al. 2008). Oba druhy mají podobné ekologické nároky (Sætre et al. 2001) a občas se u nich vyskytuje hybridizace (Qvarnström et al. 2006, McCarthy 2006, Wiley et al. 2007). Hybridní samice jsou sterilní a hybridní samci mají často abnormální spermie a většina z nich je také sterilních. Hybridizace je zde udržována nedostatkem partnerů vlastního druhu (Wiley et al. 2007, Svedin et al. 2008). U samců lejska černohlavého dochází ke kopírování zpěvů od lejska bělokrkého. Podle studie z roku 1987 mělo zhruba 30 % zkoumaných lejsků černohlavých smíšené zpěvy. U hybridních jedinců pak převládal v repertoáru zpěv lejska bělokrkého (Gelter 1987). Ve výzkumu z roku 2004 byly zahrnuty dvě sympatrické lokality a ukázalo se, že smíšení zpěváci byli mnohem častější v novější sympatrické zóně ve Švédsku (6 z 8) než ve Střední Evropě, kde jsou tyto druhy společně již delší dobu (pouze 2 z 20). U nahrávek lejska bělokrkého pak nebyli nalezeni žádní smíšení zpěváci, výskyt smíšených zpěvů je zde

velmi asymetrický (Haavie et al. 2004). Výskyt smíšených zpěvů u lejska černohlavého podporují heterospecifické párování a tím i hybridizaci. (Qvarnström et al. 2006). Ačkoliv je možné, že smíšené zpěvy napomáhají snižovat kompetici mezi těmito druhy, jejich nevýhodnost – riziko heterospecifického spárování a vzniku neplodných hybridů – zde převažuje a proto nejspíše dojde časem vlivem selekce k jejich vymizení.

Nezdá se, že by u slavíků smíšené zpěvy zvyšovaly pravděpodobnost hybridizace podobně jako u lejsků (Vokurková et al. 2013). Naše výsledky pro behaviorální reakce playbackových experimentů ukazují, že slavíci obecní jsou schopni rozlišit konspecifický stimul od heterospecifických stimulů a fyzicky výrazněji reagují na stimul konspecifický. Proto je na místě předpokládat, že jsou smíšené zpěvy udržovány díky jejich adaptivnímu významu. Výsledky playbackových experimentů ukazují, že smíšené zpěvy u slavíků tmavých mohou být odpovědí na mezidruhovou kompetici mezi těmito druhy.

U smíšených zpěvů se často objevuje asymetrie. Kopíruje pouze jeden z dvojice blízce příbuzných druhů a druhý druh buď nekopíruje vůbec, nebo jen v několika výjimečných případech. Pro asymetrický výskyt smíšených zpěvů zatím nebylo nalezeno jednoznačné vysvětlení. Proto jsem se ve své práci zaměřila na známé případy a získala informace o jejich hmotnosti a dominanci. Můj předpoklad, že se smíšené zpěvy častěji vyskytují u větších a dominantních druhů, se nepotvrdil.

Kromě velikosti a dominance lze uvažovat i o jiných příčinách vzniku asymetrie. Podle mého názoru můžeme uvažovat o několika různých důvodech. Jedním z nich je rozdílná schopnost učení se zpěvu mezi druhy. Pokud se jeden druh učí snadněji než druhý a hůře rozpoznává cizí zpěv od vlastního, může to vést ke vzniku smíšených zpěvů u tohoto druhu. S učením zpěvu souvisí i různá doba přiletu ze zimoviště na hnízdiště. Některé druhy ptáků se učí zpěvům v průběhu celého prvního roku života (Kroodsma & Konishi 1991). Různé druhy se mohou lišit v době přiletu na hnízdiště i o několik dní a mladí samci se tak mohou zpočátku setkávat více se zpěvem cizího druhu, který přiletěl na lokalitu dříve. Záleží také na době, kdy se u různých druhů líhnou mláďata. Pokud se mláďata jednoho druhu vylíhnou dříve, mohou slyšet více zpěv cizího druhu než zpěv svých rodičů a svého druhu. Nepřítomnost správného vzoru může být posilována i tím, že některé druhy pěvců přestanou se zpěvem po usednutí na hnízdo (Catchpole 1973, Kelsey 1989, Eens et al. 1994).

Dalším faktorem, který by mohl ovlivnit asymetrický vznik smíšených zpěvů, je pohlavní výběr a preference samic pro větší repertoár či nové nebo obtížné prvky ve zpěvu. Smíšené zpěvy mohou být způsobem, jak repertoár zvětšit, a mohou vznikat asymetricky, protože samice jednoho druhu mohou mít jiné preference než samice druhého druhu. Druhy se navíc mohou lišit i velikostí svého repertoáru (Catchpole & Slater 2008) a je pravděpodobné, že druh s menším repertoárem využije pro jeho zvětšení smíšené zpěvy.

Asymetrické smíšené zpěvy jsou v současnosti stále málo prozkoumány. Smíšené zpěvy jsou často zkoumány jen v rámci jedné lokality a v období jedné nebo několika málo hnízdních sezón. Je vhodné mít při zkoumání smíšených zpěvů více sympatrických lokalit, a zkoumat druhy po více sezón, aby bylo možné zjistit příčinu vzniku asymetrických smíšených zpěvů v rámci různých druhů.

## 6. Závěr

Smíšené zpěvy jsou stále poměrně neprozkoumaným fenoménem a o jejich významu toho není doposud příliš známo. U druhů, u kterých byl nalezen jen jeden nebo několik málo případů smíšených zpěvů, se jedná pravděpodobně pouze o chybu, která vznikla během rané fáze učení zpěvu. V případech, kde se smíšené zpěvy vyskytují v populaci častěji, jako např. u slavíků tmavých, kde smíšené zpěvy pozorujeme u většiny sympatrických samců, můžeme uvažovat o jejich adaptivním významu. V playbackových experimentech prováděných na slavících obecných jsme testovali možný adaptivní význam smíšených zpěvů pro mezidruhovou komunikaci a obhajobu teritoria před heterospecifickými samci. Ukázalo se, že testovaní jedinci slavíka obecného vykazovali signifikantně slabší zpěvovou reakci na stimul slavíka tmavého, než na stimul konspecifický a smíšený zpěv slavíka tmavého. Tyto výsledky podporují naši hypotézu, že smíšené zpěvy mohou mít úlohu v mezidruhových interakcích a mohou pomáhat snižovat mezidruhovou kompetici tím, že usnadní vytvořit mezidruhovou teritorialitu.

Klasický ekologický posun znaků vede k fenotypické divergenci druhů v sympatrii, tak snižuje překryv ekologických nik a tím i mezidruhovou kompetici. Naopak konvergenci ve zpěvech můžeme považovat za příklad tzv. agonistického posunu znaků, který je definován jako fenotypická změna v sympatrické populaci způsobená interferenční kompeticí (Grether et al. 2009). Agonistický posun znaků vedoucí ke konvergenci, může usnadnit vznik mezidruhové teritoriality a tím také může snížit míru mezidruhové kompetice omezením překryvu teritorií a kompetice o potravu. Z dlouhodobého hlediska konvergence pravděpodobně není řešení a dá se očekávat, že mezidruhová kompetice povede k oddělení ekologických nik. Tak je tomu i u slavíků, kde byl pozorován posun ve velikosti zobáků v sympatrii značící, že si druhy mohly už částečně oddělit potravní niky (Reifová et al. 2011a).

Otázkou stále zůstává, proč jsou smíšené zpěvy poměrně často asymetrické. U slavíků jsme předpokládali, že je to proto, že slavík tmavý je větší a obvykle úspěšnější v mezidruhových střetech. Napodobováním heterospecifického zpěvu může dominantnímu slavíkovi tmavému pomoci k mezidruhové komunikaci, i když tak na sebe může více poutat pozornost samců slavíka obecného. Avšak zdá se, že tuto hypotézu nelze obecně aplikovat,

neboť u jiných příkladů asymetrického kopírování zpěvů je situace právě opačná (např. u lejsků).

U nalezených druhů se smíšenými zpěvy by bylo dobré zkoumat více lokalit v rámci sympatrické zóny, a to po delší časové období, aby bylo možné sledovat vývoj smíšených zpěvů a jejich případný vliv na hybridizaci a mezidruhové chování v delším časovém horizontu. U některých druhů, u kterých jsou smíšené zpěvy známé, byl výzkum prováděn již před dlouhou dobou, dá se tedy očekávat, že zde nastaly nějaké změny a došlo k určitému vývoji v jejich zpěvu. To by bylo vhodné dalším výzkumem prověřit.

Díky stále lepšímu a přesnějšimu technickému vybavení se bioakustika v posledních letech velmi rozvíjí. Je pravděpodobné, že v budoucnu budou díky tomuto rozvoji nalezeny i jiné druhy, u kterých nebyly smíšené zpěvy doposud objeveny. Smíšené zpěvy jsou zajímavým jevem a mohou pomoci lépe pochopit mezidruhovou kompetici, pohlavní výběr nebo učení zpěvu u ptáků.

## 7. Seznam literatury

- Armhein V., Kunc H. P., Naguib M. (2004):** Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*), *The Auk* 121(1), 110–117
- Backström N., Saetre G. P., Ellegren H. (2013):** Inferring the demographic history of European *Ficedula* flycatcher populations, *BMC Evolutionary Biology* 13 (2)
- Baker M. C. (1996):** Female buntings from hybridizing populations prefer conspecific males, *Wilson Bulletin* 108, 771-775
- Ballentine B., Hyman J., Nowicki S. (2004):** Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test, *Behavioral Ecology* 15, 163–168
- Baptista L. F., Catchpole C. K. (1989):** Vocal mimicry and interspecific aggression in songbirds: experiments using White-Crowned Sparrow imitation of Song Sparrow song, *Behaviour* 109, 247-257
- Baylis J. R. (1982):** Avian vocal mimicry: its function and evolution, *Acoustic Communication in Birds* (Volume 2, eds D. E. Kroodsma, E. H. Miller and H. Ouellet), Academic Press, New York, 51–83
- 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 [in German with English summary]
- Beecher M. D., Brenowitz E. A. (2005):** Functional aspects of song learning in songbirds, *Trends in Ecology and Evolution* 20/3, 143-149
- Brenowitz E. A., Beecher M. D. (2005):** Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges, *Trends in Neurosciences* 28, 127–132

- Brown Jr. W. L., Wilson E. O. (1956):** Character displacement, *Systematic Zoology* 5, 49-64
- Buchanan K. L., Catchpole C. K. (1997):** Female choice in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264, 521–526
- Catchpole C. K. (1973):** The functions of advertising song in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* and the reed warbler *A. scirpaceus*, *Behaviour* 46, 300–320
- Catchpole C. K., Baptista L. F. (1988):** A test of the competition hypothesis of vocal mimicry, using song sparrow imitation of white-crowned sparrow song, *Behaviour* 106, 119-128
- Catchpole C. K., Slater P. J. B. (2008):** Bird song, biological themes and variations, Second Edition, *Cambridge University Press*, 335 stran
- Clausen P., Toft S. (1988):** Mixed singers and imitation singers among Short-toed Treecreepers, *British Birds* 81, 496-503
- Cody M. L. (1969):** Convergent characteristics in sympatric species: A possible relation to interspecific competition and aggression, *Condor* 71, 222-239
- Collinson J. M., Melling T. (2008):** Identification of vagrant Iberian Chiffchaffs – pointers, pitfalls and problem birds, *British Birds* 101, 174–188
- Copete J. L. (2008):** Distribution and identification of Iberian Chiffchaff, *British Birds* 101, 378–382
- Cramp S. (1988):** The Birds of the Western Palearctic, vol 5, *Oxford University Press*
- Dalziel A. H., Welbergen J. A., Iqbal B., Magrath R. D. (2014):** Avian vocal mimicry: a unified conceptual framework, *Biological Reviews* 90, 643-668
- Dobkin D. S. (1979):** Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 50, 348–363

- Dowsett-Lemaire F. (1979):** Imitative range of the song of the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds, *Ibis* 121, 453-468
- Dubois P. J. (2008):** Mixed-singing Iberian Chiffchaffs: is it their ‘swan song’?, *British Birds* 101, 378–382
- Duckworth R. A., Badyaev A.V. (2007):** Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 15017–15022
- Eens M., Pinxten R., Verheyen F. R. (1994):** Variation in singing activity during the breeding cycle of the European starling *Sturnus vulgaris*, *Belgian Journal of Zoology* 124, 167-174
- Emlen S. T., Rising J. D., Thompson W. L. (1975):** A behavioral and morphological study of sympatry in the indigo and lazuli buntings of the Great Plains, *Wilson Bulletin* 87, 145-179
- Garamszegi L. Z., Eens M., Pavlova D. Z., Aviles J., Moller A. P. (2007):** A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines, *Behavioral Ecology* 18, 1001–1009
- Gelter H. P. (1987):** Song differences between the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, the Collared Flycatcher *F. albicollis*, and their hybrids, *Ornis Scandinavica* 18, 205-215
- Gil D. (1997):** Increased response of the Short-Toed Treecreeper *Certhia brachydactyla* in sympatry to the playback of the song of the Common Treecreeper *C. familiaris*, *Ethology* 103, 632-641
- Gorissen L., Gorissen M., Eens M. (2006):** Heterospecific song matching in two closely related songbirds (*Parus major* and *P. caeruleus*): great tits match blue tits but not vice versa, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60, 260-269
- Grant P. R. (1972):** Convergent and divergent character displacement, *Biological Journal of the Linnean Society* 4, 39-68



- Gross S. J., Price T. D. (2000):** Determinants of the northern and southern range limits of a warbler, *Journal of Biogeography* 27, 869–878
- Grether G. F., Anderson C. N., Drury J. P., Kirschel A. N. G., Losin N., Okamoto K., Peiman K. S. (2013):** The evolutionary consequences of interspecific aggression, *Annals of the New York Academy of Sciences* 1289, 48–68
- 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
- \*Gwinner E., Dorka V. (1965):** Beobachtungen an Zilpzalp-Fitis-Mischsängern, *Vogelwelt* 86, 146-151: citováno dle **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41
- Haavie J., Borge T., Bures S., Garamszegi L. Z., Lampe H. M., Moreno J., Qvarnström A., Torok J., Saetre G. P. (2004):** Flycatcher song in allopatry and sympatry - convergence, divergence and reinforcement, *Journal of Evolutionary Biology* 17, 227-237
- Hamao S., Sugita N., Nishiumi I. (2015):** Geographic variation in bird songs: examination of the effects of sympatric related species on the acoustic structure of songs, *Acta Ethologica* 19, 81–90
- Hamilton W. D., Zuk M. (1982):** Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?, *Science* 218, 384–387
- Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41
- Hindmarsh A. M. (1984):** Vocal mimicry in starlings, *Behaviour* 90, 302-324
- Howard R. D. (1974):** Influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*), *Evolution* 28, 428-438
- Hultsch H., Todt D. (1981):** Repertoire sharing and song-post distance in Nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.), *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, 183-188

- Odom K. J., Hall M. L., Riebel K., Omland K. E., Langmore N. E. (2014):** Female song is widespread and ancestral in songbirds, *Nature Communications* 5, 3379, DOI: 10.1038/ncomms4379
- Kelsey M. G. (1989):** A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter, *Ibis* 131, 403–414
- Kiefer S., Spiess A., Kipper S., Mundry R., Sommer Ch., Hultsch H., Todt D. (2006):** First-year Common Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males, *Ethology* 112, 1217-1224
- 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
- Kroodsma D. E., Konishi M. (1991):** A suboscine bird (Eastern Phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behaviour* 42, 477-487
- Kroodsma D. E., Byers B. E. (1991):** The Function(s) of bird song, *American Zoologist* 31, 318-328
- Kverek P., Storchová 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
- Lemaire F. (1977):** Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*), *Behaviour* 63, 215-240
- Lille R. (1988):** Species-specific song and mixed singing of nightingale and thrush nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*), *Journal of Ornithology* 129, 133–159 [in German with English summary]
- Losin N., Drury J. P., Peiman K. S., Storch Ch., Grether G. F. (2016):** The ecological and evolutionary stability of interspecific territoriality, *Ecology Letters* 19, 260-267

- McCarthy E. M. (2006):** Handbook of avian hybrids of the world, *Oxford University Press*
- Miller E. H., Kroodsma D. (1982):** Character and variance shift in acoustic signals of birds, *Acoustic communication in birds, New York Academic Press* 1, 253-295
- Minot E. O., Perrins C. M. (1986):** Interspecific interference competition-nest sites for Blue and Great Tits, *Journal of Animal Ecology* 55, 331-350
- Mountjoy D. J., Lemon R. E. (1996):** Female choice for complex song in the European starlings: a field experiment, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38, 65-71
- Nolan P. M., Hill G. E. (2004):** Female choice for song characteristics in the house finch, *Animal Behaviour* 67, 403–410
- Nowicki S., Peters S., Podos J. (1998):** Song Learning, early nutrition and sexual selection in Songbirds, *American Zoologist* 38, 179-190
- Nowicki S., Searcy W. A. (2005):** Song and mate choice in birds: How the development of behaviour helps us understand function, *The Auk* 122, 1-14
- Ord T. J., Stamps J. A. (2009):** Species identity cues in animal communication, *American Naturalist* 174, 585–593
- Petrinovich L., Peeke H. V. S. (1973):** Habituation to territorial songs in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*), *Behavioral Biology* 8, 743-748
- 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
- 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 C. (2002):** Avian hybridization, mixed pairing and female choice, *Animal Behaviour* 63, 103-119
- 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

- Reifová R., Kverek P., Reif J. (2011b):** The first record of a hybrid female between the common nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature, *Journal of Ornithology* 152, 1063-1068
- Reif J., Jiran M., Reifová R., Vokuroková J., Dolata P. T., Petrussek A., Petrusková T. (2015):** Interspecific territoriality in two songbird species: potential role of song convergence in male aggressive interactions, *Animal Behaviour* 104, 131-136
- Rice J. C. (1978):** Behavioural interactions of two interspecifically territorial vireos, I: Song discrimination and natural interactions, *Animal Behaviour* 26, 527-549
- Ríos-Chelén A. A., Salaberria C., Barbosa I., Macías Garcia C., Gil D. (2012):** The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn, *Journal of Evolutionary Biology* 25, 2171-80
- Robinson F. N. (1974):** The function of vocal mimicry in some avian displays, *Emu* 74, 9-10
- Robinson S. K., Terborgh J. (1995):** Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds, *Journal of Animal Ecology* 64, 1-11
- Sætre G. P., Borge T., Lindell J., Moum T., Primmer C. R., Sheldon B. C., Haavie J., Johnsen A., Ellegren H. (2001):** Speciation, introgressive hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers, *Molecular Ecology* 10, 737-749
- Salomon M., Hemim Y. (1992):** Song variation in the Chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*) of the Western Pyrenees – the contact zone between *collybita* and *brehmii* forms, *Ethology* 92, 265–282
- Sattler G. D., Sawaya P., Braun M. J. (2007):** An assessment of song admixture as an indicator of hybridization in Blackcapped Chickadees (*Poecile atricapillus*) and Carolina Chickadees (*Poecile carolinensis*), *Faculty Publications and Presentations*, Paper 34
- Servedio M. R., Noor M. A. F. (2003):** The role of reinforcement in speciation: theory and data, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 339–364

- Snell C. L., LaZerte S. E., Reudink M. W., Otter K. A. (2016):** Sympatric song variant in mountain chickadees *Poecile gambeli* does not reduce aggression from black-capped chickadees *Poecile atricapillus*, *European journal of Ecology* 2, 53-59
- 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. (1986):** Mixed singing and interspecific territoriality - consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe, *Ornis Scandinavica* 17, 53-67
- Stadie C. (1983):** Erste Ergebnisse zur verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) und Sprosser (*Luscinia luscinia*), *Voliere* 6, 87-91
- Stadie C. (1991):** Erdsanger I; Nachtigall und Sprosser. Europäische Vogelwelt, *Sonderheft* 3, 130–189
- 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
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Horning C. L., Willis M. S. (1990):** Strong neighbour-stranger discrimination in song sparrows, *Condor* 92, 1051-1056
- Svedin N., Wiley C., Veen T., Gustafsson L., Qvarnström A. (2008):** Natural and sexual selection against hybrid flycatchers, *Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275,735–744
- Thielcke G. (1972):** Waldbaumlaufer (*Certhia familiaris*) ahmen artfremdes Signal nach und reagieren darauf, *Journal für ornithologie* 113, 287-296 (with english summary)
- Thielcke G. (1986):** Constant proportions of mixed singers in tree creeper populations (*Certhia familiaris*), *Ethology* 72, 154-164
- Tobias J. A., Seddon N. (2009):** Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection, *Evolution* 63, 3168-3189

- Vallet E., Beme I., Kreutzer M. (1998):** Two-notes syllables in the canary songs elicit high levels of sexual display, *Animal Behaviour* 55, 291–297
- Vallin N., Rice A. M., Bailey R. I., Husby A., Qvarnström A. (2012):** Positive feedback between ecological and reproductive character displacement in a young avian hybrid zone, *Evolution* 66-4, 1167–1179
- Vokurková J., Petrusková T., Reifová R., Kozman A., Mořkovský L., Kipper S., 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, e60172
- Walker L. K., Stevens M., Karadaş F., Kilner R. M., Ewen J. G. (2013):** A window on the past: male ornamental plumage reveals the quality of their early-life environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20122852
- Wiley C., Fogelberg N., Saether S. A., Veen T., Svedin N., Vogel Kehlenbeck J., Qvarnström A. (2007):** Direct benefits and costs for hybridizing *Ficedula* flycatchers, *Journal of Evolutionary Biology* 20, 854-864
- Zollinger S. A., Brumm H. (2015):** Why birds sing loud songs and why they sometimes don't, *Animal Behaviour* 105, 289–295

### **Elektronické zdroje**

#### **The Cornell Lab of Ornithology**

<http://ebird.org/ebird>, [www.allaboutbirds.org](http://www.allaboutbirds.org)

- Jetz W., Thomas G. H., Joy J. B., Hartmann K., Redding D., Mooers A. O. (2014):** Distribution and conservation of global evolutionary distinctness in birds, *Current Biology* 24, 1-12, <http://www.onezoom.org>; <http://birdtree.org/>