

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Biologie

BBI



Alena Rulfová

Role evolučních mechanismů v designování akustických signálů

Role of evolutionary mechanisms in designing of acoustic signals

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Richard Policht Ph.D.

Praha, 2011

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 dne: 12. 8. 2011

Podpis:

Poděkování: Děkuji především svému školiteli Mgr. Richardovi Polichtovi Ph.D. za trpělivé vedení práce. Dále bych ráda poděkovala svému konzultantovi doc. RNDr. Danielu Fryntovi Ph.D. za pomoc s konečnou fází psaní práce. Nemalý dík patří také mojí mamince za kontrolu pravopisné a slohové stránky práce, a mému partnerovi za psychickou podporu.

Abstrakt

Akustická komunikace je v celé živočišné říši poměrně silně rozšířený jev. Téma evolučních mechanismů a jejich působení v akustické komunikaci je v posledních letech vcelku hojně studované, a to zejména u ptáků, netopýrů či žab. I přes tento fakt byly některé evoluční mechanismy dosud studovány detailně, zatímco jiné byly neprávem opomíjeny. Velice dobře prostudovaný je proces působení selekce (přírodního a pohlavního výběru) na akustické projevy, zatímco náhodné procesy, jako genetický drift či bottleneck, byly na poli této problematiky studovány spíše sporadicky. Genetický drift vede v akustické komunikaci k náhodným změnám v akustických projevech. Obdobou genetického driftu je pak drift kulturní, a to u druhů, které jsou schopny vokálního učení se. Změny v důsledku kulturního driftu mohou ale nemusí být spojeny se změnami na genetické úrovni. Velmi málo prostudovaným fenoménem na poli evolučních mechanismů v bioakustice je bottleneck. Zdá, že tento jev je příčinou redukce nejen genetické, ale také akustické variability živočichů.

Některé parametry akustických projevů jsou utvářeny prostředím, a to zejména parametry spojené s frekvencí hlasu. Jiné oproti tomu velice dobře odrážejí fylogenetické vztahy mezi příbuznými druhy, a na základě těchto parametrů tak lze, kromě fylogeneze, mapovat například historii rozrůznění a šíření těchto druhů ve spojení s postglaciálním zaledněním, osídlování ostrovů, a mnohé další zajímavé fenomény.

klíčová slova: mikroevoluce, makroevoluce, kulturní evoluce, omezení (constraints), fylogeneze

Abstract

Acoustic communication is a wide-spread phenomenon in all animal taxones. The theme of evolutionary mechanisms and their functioning in acoustic communication has become more and more frequently studied during last years, and geographic variation in acoustic signals has been reported in various taxa such as insect, birds, anurans and mammals. However, some evolutionary mechanism still remain poorly understood. The mechanisms comprise mainly stochastic forces such as genetic drift and bottleneck or cultural drift. Genetic drift causes stochastic changes in acoustic signals, whereas bottleneck probably primarily spawns reduction of acoustic variability.

Some acoustic parameters are shaped by habitat and others by species' phylogeny. Physical environment and other ecological factors play important role in shaping vocalizations in most species, and thus distantly related populations occupying similar habitats may possess very similar vocalization. Because of that, revealing phylogenetic pattern is possible only by careful cladistic analysis of vocal characters in taxa that have simple songs or calls that are not learned, and whose habitat distributions are well understood. By finding the proper acoustic parameters we can also e.g. map connection between acoustic divergence and glaciations, history of colonisation of islands and so on.

key words: microevolution, macroevolution, cultural evolution, constraints, phylogeny

OBSAH

ÚVOD	7
1. MIKROEVOLUČNÍ PROCESY	8
1. 1. GENETICKÝ DRIFT	9
1. 1. 1. DRIFT V AKUSTICKÝCH SIGNÁLECH	9
ZMNOŽENÍ GENOMU	11
KLEPTOSKUPINA SKOKANŮ ZELENÝCH	11
KOMPLEX ROPUCH ZELENÝCH	12
1. 2. BOTTLENECK	13
OSTROVNÍ SPECIACE	14
1. 3. SELEKCE	15
POHLAVNÍ VÝBĚR	15
PŘÍRODNÍ VÝBĚR	15
MORFOLOGIE A FYZIOLOGIE	15
PROSTŘEDÍ	15
VLIV PREDÁTORA, PARAZITA, KONKURENTA	16
1. 4. KULTURNÍ EVOLUCE	16
2. MAKROEVOLUČNÍ PROCESY	17
2. 1. SPECIACE	17
2. 2. FYLOGENEZE	17
3. GEOGRAFICKÁ VARIABILITA	19
DISKUZE	20
ZÁVĚR	21
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	22
PŘÍLOHY	34

ÚVOD

Komunikace založená na zvuku je široce rozšířeným jevem mezi mnoha bezobratlými druhy i skupinami obratlovců (review: Rosenthal a Ryan 2000, Dangles et al. 2009, Seyfarth and Cheney 2010).

U některých živočišných druhů je komunikace pomocí zvuků méně sofistikovaná nebo spíše jen méně prozkoumaná (review: Seyfarth and Cheney 2010) a využívána jen v některých obdobích života: př. pavouci *Schizocosa retrorsa* (Hebets et al. 2008), panda velká (Charlton et al. 2009). U ptáků (review: Seyfarth a Cheney 2010, Catchpole a Slater 2008), primátů (review: Seyfarth a Cheney 2010, review: Ey et al. 2007, review: Fitch a Hauser 1995), hlodavců (Hafner a Smith 2010, Janik 2009, review: Blumberg a Alberts 1991), hmyzu (review: Bailey 2003, review: Stumpner a von Helversen 2001), netopýřů (review: Jones a Siemers 2011, review: Grether et al. 2009) slonů (Janik 2009, review: Garstang 2004), ploutvonožců či delfinovitých kytovců (van Opzeeland et al. 2010, Janik 2009) je vokalizace sofistikovaná velmi a slouží jako jeden z hlavních způsobů dorozumívání se. V každé z těchto skupin nalezneme druhy s komplexním sociálním systémem, u nichž je možné sofistikovanou komunikaci logicky předpokládat (Janik 2009).

Akustická komunikace může probíhat jak na úrovni vnitrodruhové (př. review: Jones a Siemers, review: Dessuter-Grandcolas 2003) tak i mezi jedinci různých druhů (př. review: Grether et al. 2009, review: Groning a Hochkirch 2008).

Živočichové používají vokální signály k různým projevům chování - například ke kontaktu s jedinci téhož druhu, identifikování konkrétního jedince (review: Ptacek 2000, Levréro et al. 2009), rozpoznání vlastního a cizího druhu (Ryan a Rand 1999, Kondo a Shigeru 2009, Melendez a Albert 2010), signalizování svého postavení - dominance, vlastnictví teritoria, reprodukční statut (Soltis et al. 2009), vyžadování potravy, varování před nepřítelem (Fichtel a Kappeler 2002, Fichtel a Hammerschmidt 2003, Fichtel a van Schaik 2006, Hafner a Smith 2010, Hollén a Radford 2009), a koordinaci reprodukčního úsilí - námluvy, vyžadování kopulace, fyziologická synchronizace (Balakrishnan a Pollack 1997, Bretagnolle a Genevois 1997, Zimmermann et al. 2000, Boul et al. 2007, Patricelli et al. 2007).

Víme-li, jak významná je funkce akustických projevů, můžeme se začít ptát, jakým způsobem a proč se dané akustické projevy ustálily či naopak v určité populaci zanikly a zda a jakou měrou přispěly k evoluci živočišných druhů. Je obtížné posoudit, jaké síly stály v pozadí postupného utváření akustických procesů.

Struktura signálu a jeho funkce jsou utvářeny mnoha faktory, jako je charakteristika životního prostředí živočichů, fyziologické a morfologické parametry jak vysílajícího tak příjemce, a mnohé další, a lze je velmi dobře využít pro demonstraci typu a intenzity evolučních procesů (viz review: Seyfarth

and Cheney 2010).

Mnohé faktory mohou projevy evolučních mechanismů v bioakustice maskovat (vliv prostředí apod.). Akustické projevy se navíc liší v rámci geografických regionů a často je těžké odhadnout, zda se jedná o kulturní evoluci či o geneticky zapříčiněný jev systému (Gerhardt 1994, Gerhardt 1999, review Grether et al. 2009).

Práce vydané na poli výzkumu ptáků, žab a hmyzu ukazují, že akustické signály jsou citlivé na rozličné selektivní i náhodné vlivy. Procesy zapříčiňující variabilitu vokalizace savců jsou oproti tomu známy jen málo (Campbell et al. 2010).

Nejvíce studií o mechanismech a funkcích akustické komunikace, poskytujících vhled do evolučního vývoje současných fenotypů, bylo sepsáno v rámci několika málo živočišných skupin, jako jsou ptáci, hmyz a žáby. Ve vědeckých studiích je výběr živočišného druhu obvykle motivován jeho dostupností a mírou vhodnosti pro pozorování a experimentování. Dalším kritériem pak je výběr takového druhu, u něhož je možné dostatečně odpovědět na položené evoluční otázky (Janik 2009). Zahrneme-li všechna tato kritéria, vychází nám jako jeden z nejvhodněji zvolených předmětů výzkumu živočišné komunikace ptačí zpěv (Janik 2009). I to je možná důvodem, proč zpěv ptáků patří mezi nejlépe prostudované systémy akustické komunikace (Todt a Naguib 2000).

Cílem mé práce bylo uvést přehled dosavadních poznatků, které byly v bioakustice v rámci tématu evolučních mechanismů zjištěny, a to napříč rozličnými skupinami živočišných druhů. Zaměřila jsem se především na náhodné procesy jako je genetický drift či bottleneck, neb právě tyto mechanismy jsou v rámci akustiky prozkoumány nejméně, zatímco selekci se věnuje velké množství prací a zdá se, že znalosti o jejím působení na akustické projevy jsou již velice dobře pochopeny. Neméně důležitým cílem mé práce bylo zmapování možných projevů fylogenetických vztahů v akustické komunikaci živočichů.

1. MIKROEVOLUČNÍ PROCESY

Mikroevoluční procesy zahrnují veškeré procesy odehrávající se na poli evoluce v rámci populace jednoho druhu. Mikroevolučními procesy jsou genetický drift, genetický draft, a genový tok, které řadíme mezi tzv. náhodné procesy, a dále pak přírodní a pohlavní výběr, které už náhodné nejsou (Carroll 1997, Brock 2000, Mayr 2002).

V populaci o velké efektivní velikosti se šíří lépe adaptivní mutace, zatímco v populaci s malou efektivní velikostí a silnou populační substrukturou se díky gen. driftu šíří spíše neutrální mutace (Wright 1931, Kimura 1985, Mayr 2002).

Na genetické úrovni dochází při mikroevoluci ke změnám frekvencí jednotlivých alel (Carroll 1997, Brock 2000). Nemusí se však jednat pouze o frekvence alel ale i o jiné znaky, včetně znaků akustických (Mayr 2002, Catchpole a Slater 2008).

Někteří autoři (Castellano et al. 2002, Mayr 2002, Ruegg et al. 2006, Pröhl et al. 2006, Campbell et al. 2010, Tobias et al. 2010) se zabývali spojením jednotlivých mikroevolučních procesů v akustických projevech se studiem genetického pozadí problému. Uvažují, že v případě náhodného jevu způsobeného genetickým driftem a jinými stochastickými procesy lze předpokládat silnou korelaci mezi akustickou a genetickou vzdáleností jednotlivých subpopulací. Jedná-li se o důsledek selekčního tlaku, potom lze naopak předpokládat slabou korelaci mezi akustickou a genetickou vzdáleností. Zároveň, pokud je divergence signálu ovlivněna selekcí spjatou s ekologií druhu, pak lze dle těchto autorů očekávat silnou korelaci mezi ekologickou a akustickou vzdáleností.

1. 1. GENETICKÝ DRIFT

Autorem teorie genetického driftu je R. A. Fischer (Fischer 1999, Piegorsch 1990). O rozvoj této teorie se v pozdější době zasloužili však především Američan S. Wright (Wright 1931) a Japonci M. Kimura (Kimura 1985) a T. Ótová (Ohta 1993).

Genetický drift spočívá v náhodných posunech ve frekvenci jednotlivých alel v genofondu určité populace, způsobených například tím, že zakladatelská populace nově vznikajícího druhu disponuje pouze omezenou alelickou diverzitou a nereprezentativními frekvencemi alel. V důsledku inbreedingu a delecí recesivních mutací dochází v dalších generacích k selektivní eliminaci (Grant a Grant 1995). Čím je efektivní velikost populace (skutečný počet reprodukceschopných jedinců) menší, tím pravděpodobnější je fixace alel genetickým driftem (Nei 1975, Ohta 1993, Mayr 2002, Hallatschek et al. 2007, review: Lenormand et al. 2009).

Při obsazování nového území se s pokračující expanzí šíří nejvíce genetická informace předků těch jedinců, kteří nové prostředí obsadili jako první (Edmonds et al. 2004, Klopstein et al. 2006). Náhodné páření těchto jedinců mezi sebou pak ústí v genetický drift, který může silně ovlivnit diverzitu množící se populace. Vskutku se zdá, že rozdílná míra diverzity na různých územích světa koreluje s kolonizačními patrnými mnoha druhů (Cavalli-Sforza a Feldman 2003, Hewitt 2000).

V malé, dostatečně dlouho oddělené populaci, může vést genetický drift až ke speciaci (Ohta 1993, Carroll 1997, Roff et al. 1999, Brock 2000, Hallatschek et al. 2007), někdy za spolupůsobení dalších posilujících faktorů, jako je třeba pohlavní výběr (Ryan a Wilczynski 1988, Ryan a Wilczynski 1991, Gray a Cade 2000, Coyne a Orr 2004, Tazzyman a Iwasa, 2009), nebo i další faktory (Templeton 2008).

DRIFT V AKUSTICKÝCH SIGNÁLECH

Genetický drift může vést k fixaci alel odpovídajících za akustické projevy. Oddělí-li se dceřinná populace od populace mateřské, může v této populaci dojít k náhodnému odlišení akustických signálů. V dostatečně dlouho izolované populaci může dojít k velkému množství genetických mutací a zároveň k

mutacím v akustických signálech, takže případný styk s populací původní již nemusí vést k páření mezi příslušníky nyní dvou již příliš odlišných populací - "druhů" (Mayr 2002, Phillips a Johnston 2008).

Příčiny akustického rozrůznění přitom mohou být mnohé a působit společně. Kupříkladu de la Torre (2009) v práci věnující se lvíčkům (*Pygmy marmoset*) říká, že jedná-li se o migrující druh, mohou za rozdíly v akustických projevech odpovídat jak genetický drift, tak i habitat a sociální skladba skupiny, které se v důsledku migrace v čase mění. Během migrace se utváří nové skupiny a staré zanikají, takže jedinci jsou občas nuceni vyhledat zcela nového sexuálního partnera, či se zapojit do nově vzniklé skupiny. Jedná-li se o druh, jehož komunikace je založena na akustice, musejí být jedinci schopni využívat rozdílné zvuky v různých kontextech a situacích. Tento jev, nezbytný pro přizpůsobení se novým podmínkám, se nazývá vokální plasticita a byl zaznamenán i u dalších živočišných druhů (review: Hou a Li 2009, Mora et al. 2005, Noad et al. 2000) Důležité je, že změny v akustických signálech společně s genetickými změnami mohou v tomto případě právě působením genetického driftu za spolupůsobení vokální plasticity vést ke vzniku druhu zcela nového (de la Torre 2009).

Gerhardt (1999) uvádí další z možných scénářů, jak může k akustickému rozrůznění pomoci genetického driftu dojít. Říká, že poté, co dojde ke genetickému driftu, projeví se působení pohlavního výběru. Změny v signálech samců vyvolané náhodnými mutacemi jsou testovány samicemi. Velké změny mohou vést k nerozpoznání volajícího samce jako jedince vlastního druhu a jsou proto během času eliminovány, zatímco menší změny samice tolerují. Jinou možností je, že náhodné změny v preferencích samic slouží jako posilovač potenciálních změn v hlasech samců. Změny v preferencích samic nicméně nesmí být natolik velké, aby existující samčí signály přestaly (pro účely páření se s jedinci téhož druhu) efektivně fungovat (Gerhardt 1999).

Působení genetického driftu v bioakustice bylo jasně rozeznáno jen u několika taxonů (žáby - Gerhardt 1999, Castellano et al. 2002, Wycherley et al. 2002, Amezcuita et al. 2009, Funk et al. 2009; ptáci - Grant a Grant 1995, Baker 1996, Baker et al. 2001, Päckert a Martens 2004, Soha et al. 2004, Baker 2006, Balakrishnan a Edwards 2008; myši - Cambell et al. 2010; ryby - Phillips a Johnston 2008, netopýři - Chen et al. 2009, Odendaal a Jacobs 2011; hmyz - Butlin 1996). V jiných studiích je jeho úloha v utváření akustické komunikace živočichů prozatím nepříliš jasná, nicméně autoři ji zvažují jako možnou (ptáci: Bried a Jouventin 1997, Irwin et al. 2008; ryby - Parmentier et al. 2005; primáti - Fichtel a van Schaik 2006, Delgado 2007, de la Torre 2009; netopýři - Armstrong a Coles 2007; hlodavci - Hafner a Smith 2010; hmyz - Ritchie a Kyriacou 1994). Celkově je studií, které se tomuto fenoménu věnují, jen velmi málo. Z některých prací vyplývá, že roli podobnou genetickému driftu hraje drift kulturní (př. Grant a Grant 1995, Grant et al. 2000, Matthysen et al. 2002, Jiang et al. 2010), případně působí genetický a kulturní drift společně (Lynch a Baker 1993, Grant a Grant 1996). Z dosavadních studií mimo jiné vyplývá, že genetický drift na utváření akustických signálů vždy působí ve spojení s dalšími faktory, jako je například vliv prostředí, morfologie aj. (př. Templeton 2008).

Dobrou ukázkou, jak složitě jednotlivé evoluční mechanismy navzájem spolupůsobí, je poměrně nedávno vydaná studie populace *Taeniopygia guttata* (Balakrishnan a Edwards 2008). Tento druh žije na území celé vnitrozemské Austrálie a dále na ostrůvcích na jihovýchodě Austrálie. Vnitrozemské a ostrovní populace vykazují vzájemně vysokou míru polymorfismu. Jedná se nejen o důsledek genetického driftu v rámci prodělání silného bottlenecku, k němuž došlo v Pleistocénu ale i dalších efektů. Ostrovní populace pravděpodobně založilo jen devět jedinců. Genový tok mezi ostrovními a vnitrozemskými populacemi byl velmi slabý ale nenulový. Po bottlenecku populace prodělaly prudký populační nárůst. Určitý vliv na skustické rozrůznění studovaných populací mělo pravděpodobně také střídání výšky hladiny moře v Pleistocénu (Balakrishnan a Edwards 2008), či adaptace na odlišné prostředí (White 1996).

Populace vykazují kromě genetických rozdílů také morfologické odlišnosti. Genetický drift sám o sobě není jejich příčinou, zřejmě zde sehrála svou roli také selekce. Dvě možné výjimky jsou barva a "hloubka" zobáku (Balakrishnan a Edwards 2008). Akustické rozdíly mezi populacemi jsou známé již z dřívějších studií provedených v zajetí (Clayton 1990). Jsou propojeny jak s rozdíly v genetice tak i v morfologii *Taeniopygia guttata* (Forstmeier et al. 2009) a jsou tedy částečně způsobeny genetickým driftem (Balakrishnan a Edwards 2008).

ZMNOŽENÍ GENOMU

Genetický drift se může v akustické komunikaci projevit různými způsoby. Zmnožení genomu, k němuž občas během genetického driftu dochází, a to, jak se projevuje v akustických signálech, představuje specifické téma. Na ukázkou uvádím příklad dvou výzkumných prací. První se věnuje kleptoskupině skokanů zelených (Wycherley et al. 2002), druhá komplexu ropuch zelených (Castellano et al. 2002).

KLEPTOSKUPINA SKOKANŮ ZELENÝCH

Velmi zajímavým a geneticky detailně studovaným případem je reprodukční systém kleptoskupiny zelených skokanů. Wycherley et al. 2002 ve své studii akustiky této skupiny uvádí, že se skládá ze skokana skřehotavého (*Rana ridibunda*), skokana zeleného (*R. esculenta*) a skokana krátkonohého (*R. lessonae*). *R. ridibunda* a *R. lessonae* jsou skutečné druhy, zatímco *R. esculenta* je sice životaschopný a plodný hybrid vzniklý křížením těchto dvou druhů, nicméně pro úspěšnou reprodukci se potřebuje spářit s jedním z mateřských druhů. Samice *R. esculenta* a *R. lessonae* se v prostředí, kde žijí všechny tři druhy, vyhýbají páření se samci *R. esculenta*, a vybírají si k páření raději samce *R. lessonae* a to na základě hlasových projevů samců. Pokud se samice *R. lessonae* nebo samice *R. esculenta* páří se samcem *R. esculenta*, je to pro ni silně nevýhodné. Geny samice *R. lessonae* nejsou dále předány potomkům. Spáření samice *R. esculenta* se samcem *R. esculenta* vede k tomu, že

progeny případných potomků obsahují velice málo životaschopný klonální genom *R. ridibunda* - potomstvo má genotyp *R. ridibunda*. K tomu však v přírodě nedochází často, neb v málokteré populaci existují zároveň samci a samice *R. esculenta* (Wycherley et al. 2002).

Protože samice *R. esculenta* se každoročně páří se samci *R. lessonae*, obdrží tak v každé generaci nový genom a navíc v kombinaci s klonálním genomem *R. ridibunda*, není zde žádná možnost, že by se mohly vyvinout specifické hlasové projevy *R. esculenta*. Hybridní samci se liší v hlasovém projevu pouze na základě přidaného vysokofrekvenčního prvku. Pravděpodobně se jedná o důsledek pleiotropního působení genů *R. lessonae* a *R. ridibunda*. Zároveň platí, že hlasové projevy *R. ridibunda* se systematicky mění se zeměpisnou délkou. Tento trend může být zapříčiněn buď klinální proměnlivostí v selekčních tlacích v rámci Evropy, nebo právě genetickým driftem během postglaciální kolonizace ze západního refugia. Druhá možnost, tedy genetický drift, se dle autorů studie jeví jako pravděpodobnější (Wycherley et al. 2002).

KOMPLEX ROPUCH ZELENÝCH

Castellano et al. (2002) ve studiu polyploidního komplexu *Bufo viridis*, dochází k závěru, že genetický drift působil především na jednu část akustických projevů této skupiny a to na tzv. "release calls". Ve studii jsou tyto akustické projevy vysvětlovány jako zvuky, které vydávají samci v případě chybného pokusu o páření se dvou samců. Kromě těchto release calls vydávají samci také "advertisement calls", kterými lákají samice k páření. Release calls se od sebe mezi jednotlivými druhy liší ve shodě s fylogenezí druhů, zatímco advertisement calls nikoliv. Pravděpodobným evolučním scénářem vyplývajícím ze studie je, že nejprve došlo k oddělení populací a genetickému driftu, a poté k působení selekce a to zjm. na ty akustické projevy, které jsou nezbytné pro přežití druhu.

Jednotlivé polyploidní skupiny žijí v odlišných prostředích a proto zřejmě selekce prostředím způsobila, že se vzájemně odlišily advertisement calls samců mezi těmito skupinami. Některé hlasy se nesly lépe a jejich majitelé se stali reprodukčně úspěšnějšími. Na advertisement calls tedy působil pohlavní výběr.

Variabilita advertisement calls se neshoduje s paterny fylogeneze *Bufo viridis* komplexu. Příčinou je fakt, že v důsledku působení pohlavního výběru podlely akustické parametry změnám rychleji, než genetické vlastnosti jedinců, k jejichž změnám dochází poměrně obtížněji (Castellano et al. 2002). Release calls naopak signifikantně korelují s genetickými vzdálenostmi mezi skupinami. Autoři tudíž předpokládají, že release calls prodělaly pouze genetický drift. Selektce na release calls (na odstranění chybných pokusů páření samce se samcem) zřejmě nepůsobila dostatečně silně, neb v populacích přetrvávají i přesto, že z hlediska fitness jedná o ztrátovou činnost. Důvodem je pravděpodobně to, že nezabraňují úspěšnému přežívání jednotlivých druhů (Castellano et al. 2002).

Podobné změny v akustické komunikaci v důsledku působení genetického driftu a selekce na

akustické projevy, spojené s rozdílnými behaviroálními projevy a navíc rozdílnou měrou významné pro přežívání druhu, nalezneme i u dalších polyploidních systémů žab (Gerhardt 1999, Ptacek et al. 1994).

1. 2. BOTTLENECK

Jak jsem již popsala výše, po oddělení malé populace může dojít ke genetickému driftu. Po určité době se jedinci v populaci namnoží. V důsledku malého počtu zakládajících jedinců se však v populaci i přes vyšší počet jedinců vyskytuje zředěná genetická variabilita (Mayr 2002, Hallatschek et al. 2007). Ta se může projevit také v redukci akustické variability, neboť akustické parametry jsou často spojeny s genetickými faktory (Balakrishnan a Edwards 2008). Akustické parametry mimo to mohou podléhat bottlenecku samy o sobě, a často vykazují sníženou variabilitu stejně jako znaky na úrovni genomu (Naugler a Smith 1991, Baker 1996, Grant a Grant 1996, Laiolo a Tella 2007, Parker et al. 2010).

Otázkou je, zda nižší variabilita ve zpěvu skutečně vyplývá z redukci způsobených bottleneckem. Bylo totiž prokázáno, že kupříkladu zpěvní ptáci, kteří nejsou filopatričtí, mají relativně malý zpěvný repertoár (Bensch et al. 1998), a že samci (Pärt 1994, Bensch et al. 1998, Wheelwright a Mauck 1998) nebo/a samice (Pärt 1991, Julliard et al. 1996) vykazují nižší reprodukční úspěšnost než filopatričtí jedinci. Pokud jsou zisky plynoucí z filopatrie vysoké ale zároveň je v mateřské populaci vysoká míra kompetice, pak se logicky snaží z mateřské populace oddělit zejména subdominantní jedinci (Dufty a Belthoff 2001). Studie provedená Ödeenem a Björklundem (2003) proto uvažuje, že je možné, že samci, kteří se oddělují od mateřské populace, jsou subdominantní jedinci s nižší reprodukční úspěšností a jednodušším zpěvem (Ödeen a Björklund 2003).

Některé studie navíc v souvislosti s bottleneckem uvádějí, že akustická variabilita u nově vzniklé populace je vyšší než u populace mateřské, a to v důsledku působení kulturní evoluce akustických projevů nabytých v procesu vokálního učení (Päckert a Martens 2004) či jiných mechanismů (Ritchie a Kyriacou 1994).

Další z možných scénářů působení bottlenecku na diverzitu samčích pohlavních znaků, mezi něž samozřejmě patří i akustické projevy, nabízí Keneshirův model peripatrické speciace (Kaneshiro 1989 podle Ödeen a Björklund 2003). Tento model uvažuje, že v populacích, které prošly bottleneckem, dochází vlivem nízké početnosti kvalitních samců k uvolnění působení pohlavního výběru na preference samic, a tím i k potlačení fenoménu existence velmi úspěšných a silně neúspěšných samců. Vysoce vybíravé samice z důvodu malé populační hustoty jen zřídka potkají ideálního samce, a proto se jim spíše (časově, energeticky) vyplatí pářit se i s méně kvalitními samci, kterých je v populaci více (Widemo a Sæther 1999). To vede k uvolnění tlaku pohlavního výběru na sekundární znaky samců, kterými disponoval jejich předek, a v konečném důsledku může dojít k úplné ztrátě těchto znaků. Keneshirův model dále předpokládá, že jakmile dojde k nárůstu početnosti populace na určité množství,

působením pohlavního výběru vzniknou znaky zcela nové (Kaneshiro 1989 podle Ödeen a Björklund 2003). Tento model podporují kupříkladu výsledky studie na ptačím druhu *Motacilla flava* (Ödeen a Björklund 2003). Ztrátu akustických znaků v souvislosti s bottleneckem uvádí i letos publikovaná studie zaměřená na porovnání akustických projevů ostrovních a vnitrozemských populací cvrčka druhu *Teleogryllus oceanicus* (Tinghitella et al. 2011). V tomto případě došlo dokonce k utichnutí akustických signálů některých samců na Havajských ostrovech, pravděpodobně nikoliv z důvodu změn v působení pohlavního výběru, ale za účelem vyhnutí se parazitaci akusticky se orientujícím parazitoidem (Tinghitella et al. 2011, podobně také viz Zuk et al. 2006).

OSTROVNÍ SPECIACE

K bottlenecku dochází často u populací, které se oddělily od mateřské populace žijící na kontinentu a následně osídlily ostrovy. Děje se tak v důsledku nízkého či nulového genového a memového toku mezi mateřskou a dceřinou populací (Mayr 2002). Práce věnující se ostrovní speciaci a změnám v akustické diverzitě vlivem bottlenecku jsou zaměřeny zjm. na ptáky. Jednu takovou dlouholetou studii provedl Baker a jeho spolupracovníci (Baker 1996, Baker et al. 2001, Baker 2006). Týká se populací *Meliphaga virescens*. Ve svých studiích zkoumali rozdíly mezi zpěvy a voláním ostrovních a kontinentálních populací. Oba typy těchto akustických projevů jsou přenášeny kulturně učením a nikoliv geneticky. Studie říkají, že vysoká fidelita v procesu kulturního přenosu zpěvu, kdy mláďata kopírují zpěv dospělých, vede k negaci kulturního driftu a improvizace, a po nějaký čas se tedy projevuje efekt zakladatele. Důležitou roli přitom hraje stáří zakládajících jedinců. Jsou-li mladí, mohou mít zpěv zatím nevyvinutý na úroveň dospělých, v důsledku čehož se zpěv nové populace může vyvinout naprosto odlišným způsobem než zpěv kontinentální mateřské populace. Druhá varianta je, že zakládající jedinci mohou být sice plně dospělí se zcela vyvinutým zpěvem, avšak v důsledku efektu zakladatele (malý počet zakládajících jedinců s omezenější akustickou variabilitou než kontinentální mateřská populace) se zpěv ostrovní populace bude i přesto od kontinentálního lišit (Baker 1996). V navazujících studiích stejných populací, z let 2001 a 2006 (Baker et al. 2001 a Baker 2006), dochází autoři ke zjištění, že v důsledku nejprve bottlenecku (Baker 1996) a malé zásobárny typů zpěvů je u ostrovních populací jen malá variabilita ve zpěvu (počtu slabik a typech slabik). Ve studii z roku 2001 dále uvádí, že zkoumaná ostrovní populace má společných 30 % z celkového počtu slabik a max 44 % typů slabik se zkoumanou kontinentální populací, z níž se zakládající jedinci odštěpili. V navazující studii vydané roku 2006 vychází podobně nízká variabilita (Baker 2006).

Působení bottlenecku na akustickou variabilitu ostrovních populací zaznamenaly i další studie (Naugler a Smith 1991, Grant a Grant 1996, Päckert a Martens 2004).

Další studií, věnující se působení bottlenecku na akustickou divergenci živočichů, v níž však bottleneck prokázán nebyl, je práce Sohy et al. (2004) zaměřená na rod *Zonotrichia*.

1. 3. SELEKCE

Na znaky, které jsou nezbytné pro přežití, na rozdíl od znaků nepodstatných, často působí selekce upřednostňující ty znaky, které zvyšují fitness (reprodukční úspěch) jedince (Mayr 2002). Stejně pravidlo platí pro znaky akustické (Naguib a Janik 2009).

POHLAVNÍ VÝBĚR

Jedním z typů selekce je pohlavní výběr (Mayr 2002), jehož působení bylo zaznamenáno v mnoha studiích akustických projevů živočichů (review: Ptacek 2000, Panhuis et al. 2001; Gröning a Hochkirch 2008 – hmyz, žáby, ptáci, savci). Z uvedených studií vyplývá, že pohlavní výběr v rámci akustické komunikace slouží k rozpoznání nejvhodnějšího partnera (nejsilnějšího, nejzdravějšího apod.), a zároveň k rozpoznání partnera vlastního versus cizího druhu.

K působení pohlavního výběru může dojít dvěma cestami. Buďto se vyvine určitý akustický znak a následně preference samic na tento znak, nebo se nejprve vytvoří preference samic na určitý akustický znak a teprve později dojde k jeho vzniku. Preference samic však v druhém případě nesmí být natolik odlišné od preferencí na původní akustický projev sameců. To by totiž mohlo vést k tomu, že by již nebyly schopné rozeznat samce svého druhu s původním akustickým projevem (Mayr 2002, review: Ptacek 2000, Panhuis et al. 2001; Gröning a Hochkirch 2008 – hmyz, žáby, ptáci, savci).

Pro fungování pohlavního výběru je přitom nezbytné genetické propojení mezi samičími preferencemi a samčím signálem. Další důležitou podmínkou je, že chybné rozpoznání partnera cizího druhu jako partnera druhu vlastního, musí vést ke ztrátám ve fitness (Mayr 2002, review: Ptacek 2000, Panhuis et al. 2001; Gröning a Hochkirch 2008 – hmyz, žáby, ptáci, savci).

PŘÍRODNÍ VÝBĚR

MORFOLOGIE A FYZIOLOGIE

Selekce může probíhat také působením přírodního výběru a to skrze morfologii (zobák má vícero funkcí, velikost těla se odvíjí kupříkladu od prostředí a ovlivňuje přitom výšku frekvence vydávaného signálu, aj.) či fyziologii apod. (review: nonhumánní primáti - Ey et al. 2007; primáti - Fitch a Hauser 1995, Gros -Louis et al. 2008; hmyz - Mendelson et al. 2004; savci - Peters 2002; ptáci - Tobias a Seddon 2009; netopýři - Jones a Holderied 2007, Knörnschild et al. 2009).

PROSTŘEDÍ

Dalším jevem spadajícím so přírodního výběru je selekce prostředím. O působení selekce skrze prostředí je dobře známo, že signály s nižší frekvencí a užším frekvenčním rozsahem se lépe přenáší v

hustém habitatu a naopak. Může se proto stát, že druhy navzájem nepříbuzné, avšak žijící ve stejném typu habitatu, jsou si v důsledku selekce na kvalitu přenosu signálu v prostředí svými akustickými projevy podobnější, než příbuzné druhy žijící v různém prostředí (review: Ey a Fischer 2009, hmyz př. Crocrot 2011). Na utváření signálů má však vliv nejen propustnost prostředí, ale kupříkladu také nadmořská výška, míra vlhkosti vzduchu v němž organismy žijí (Guillén et al. 2000), denní teplota (Campbell et al. 2010), klima (Bried a Jouventin 1997), míra narušení prostředí činností člověka (př. Rabin a Greene 2002, de la Torre 2009) či hlučnost (př. Ryan a Brenowitz 1985, Grant et al. 2000, review: Nowacek et al. 2007, review: Ey a Fischer 2009).

VLIV PREDÁTORA, PARAZITA, KONKURENTA

Do přírodního výběru majícího vliv na utváření akustických signálů, a to jak na úrovni vnitrodruhové, tak i mezidruhové, patří také působení vztahu mezi predátorem a kořistí (review: Fullard a Yack 1993, Greenfield a Hohendorf 2009), parazitem a parazitovaným (ptáci - review: Garamszegi 2005, hnízdní parazitizmus u ptáků viz review: Parejo a Avilés 2009; hmyz - review: Vincent a Bertram 2010, Oberdörster a Grant 2007; žáby - Bernal 2006), a mezi konkurenty - tzv. eavesdropping. Eavesdropping, neboli odposlouchávání, slouží k odhadnutí vlastností jiného jedince, k získání potravy, možnostem párování se s jiným jedincem, aj. a to na základě poslechu buďto přímo hlasového projevu určitého jedince (tzv. interception), nebo odposlechu interakce mezi dvěma jinými jedinci a následně díky tomu odhadnutí vlastností, záměrů aj. interagujících jedinců (tzv. social eavesdropping) a to opět jak na úrovni vnitrodruhové (netopýři - review: Jones a Siemers 2011, všichni živočichové - review: Valone 2007) tak i mezidruhové (netopýři - Loeb a Britzke 2010; hlodavci - Hughes et al. 2010; kopytníci - Lea et al. 2008; plazi - Ito a Mori 2010; ptáci - Fallow a Magrath 2010). Na stejném principu funguje eavesdropping i ve vztahu predátor a kořist (př. alarmní hlasy, detekce predátora) (review: Earley 2010).

1. 4. KULTURNÍ EVOLUCE

Fenomén kulturní evoluce se projevuje u těch živočišných druhů, které jsou schopny vokálního učení. De la Torre a Snowdon (2009) ve své studii věnující se vokální komunikaci u lvíčků (*Pygmy marmoset*) definují učení se v rámci akustické komunikace jako schopnost učit se produktivní komunikaci pomocí hlasových projevů. Tato schopnost může být ovlivněna mimo jiné morfologií či fyziologií živočichů (Armstrong a Coles 2007, de la Torre a Snowdon 2009).

Je dobře známo, že učení se akustické komunikaci hraje klíčovou roli v životě ptáků (Podos et al. 2009) a mořských savců (Janik 2009). U primátů je tato schopnost spíše limitována (Naguib a Janik 2009) a u nonhumánních primátů se podle některých autorů projevuje jen velmi omezeně (Janik and Slater 1997). Většinu vokalizace mají vrozenou (Fichtel a van Schaik 2006). De la Torre a Snowdon

(2009) však trvdí, že se může jednat pouze o důsledek nedostatku dat. Pravděpodobně to tak skutečně bude, neb některé studie ukazují, že nonhumánní primáti jsou přinejmenším s přibývajícím věkem schopni naučit se kontext, ve kterém mají použít vhodný akustický signál a jak na tento signál reagovat (Fischer et al. 2000, McCowan et al. 2001, Fichtel a van Schaik 2006).

Kulturní evoluce vnáší potíže do zjišťování evolučních mechanismů, které se podílely na divergenci akustických signálů, neboť v důsledku kulturní evoluce se mohou projevované signály lišit nejen mezi různými populacemi určitého druhu, ale také mezi jedinci téže populace (ptáci - review: Baptista 1996 či Handley a Nelson 2005, Naguib a Janik 2009; obecné review: Tyack 2008).

2. MAKROEVOLUČNÍ PROCESY

2. 1. SPECIACE

Vznik druhů prostřednictvím speciace (Mayr 2002) může potenciálně nastat v důsledku oddělení populací geografickou bariérou (Mayr 1963, 2002, Endler 1977), selekcí prostředím (Endler 1977, Moritz 2000, Mayr 2002), působením pohlavního výběru (Fisher 1930, Mayr 2002, Coyne a Orr 2004, Boul et al. 2007), genetickým driftem (Nei et al. 1975, Nei et al. 1983, Mayr 2002) aj. Tyto mechanismy mohou působit v rámci jedné populace nebo v rámci různých populací druhu.

Ke speciaci pomocí akustických signálů dochází tak, že se akustické signály dceřinné populace odlišují od populace mateřské. Možnými příčinami tohoto rozrůznění jsou mechanismy popsané výše: nenáhodné procesy, jako je pohlavní výběr a přírodní výběr nebo procesy náhodné, tedy genetický drift a další (review: Gröning a Hochkirch 2008, Seddon et al. 2008).

2. 2. FYLOGENEZE

Fylogenezi lze definovat jako vývoj určité skupiny druhů od společného předka postupným odvětčováním - vznikem druhů nových (speciacemi) až do současného stavu o určitém počtu odvětvených druhů (Mayr 2002). Tento proces můžeme znázornit pomocí fylogenetického stromu, na jehož začátku se nachází společný předek a jednotlivé větve představují druhy vzniklé během evoluce dané skupiny (Mayr 2002).

Jak ukazují některé studie (hmyz - Dessuter-Grandcolas a Robillard 2003, Robillard a Dessuter-Grandcolas 2004; žáby - Marquez et al. 1993, Croft a Ryan 1995, Vences et al. 2003, Robillard et al. 2006, Boul et al. 2007, Wollenberg et al. 2007, Goicoechea et al. 2009, Evans et al. 2010, Lehtinen et al. 2010, Pérez-Vacas et al. 2010, Ron et al. 2010; ryby - Malavasi et al. 2008, Phillips a Johnston 2009, Rice a Bass 2009; ptáci - Helbig et al. 1996, Miller 1996, McCracken a Sheldon 1997, Isler et al. 1998, McCracken a Sheldon 1998, Price a Lanyon 2002, Laiolo a Rolando 2003a, Laiolo a Rolando 2003b, Garrido et al. 2005, Isler et al. 2005, Lei et al. 2005, Farnsworth a Lovette 2008, Rheindt et al. 2008,

Seneviratne et al. 2009, Gonzáles et al. 2011; netopýři - Miller-Butterworth et al. 2005; hlodavci - Hafner a Smith 2010; jelenoví - Cap et al. 2008; primáti: Burton a Nietsch 2010), vybrané akustické parametry se velice dobře shodují s fylogenezí skupin stanovenou na základě molekulárních dat, a lze je tedy využít k mapování fylogenetických vztahů (viz příloha č. 1 - tab. I - 1, tab. I - 2). Zdá se, že v případě, kdy akustické parametry při stanovení fylogenetických vztahů nekorelují s molekulárními daty, jde o důsledek špatně zvolených akustických parametrů či jejich malého množství (Cannatella et al. 1998), případně nízkého počtu taxonů zahrnutých do výzkumu (Senter 2008). Problém může nastat také v případě, že doba, která uběhla od oddělení druhů, je poměrně krátká (Grant et al. 2000), a/nebo dochází mezi nově vznikajícími druhy stále ke křížení (Grant et al. 2000).

Velice vhodnou metodou, jak získat představu o fylogenetických vztazích živočichů, se zdá být popsání a zmapování akustických projevů spojených s určitým chováním (přítomnost či nepřítomnost duetového volání, načasování akustického projevu v rámci dne aj.), neb i na tyto behaviorální znaky může působit selekce (př. Geissman a Nijman 2006, Rice a Bass 2009).

Zajímavý přístup ke studiu fylogeneze skrze akustické projevy nabízí práce založená na výzkumu zpěvu samic evropských pěvců (Garamszegi et al. 2006). Pomocí zmapování přítomnosti či nepřítomnosti zpívajících samic u evropských druhů pěvců zjistili autoři studie, že minimálně ve dvou jimi stanovených skupinách (Fringillidae a Muscicapidae) se vyskytoval předek se zpívajícími samicemi. Příčinou vymizení tohoto znaku se zdá být pohlavní či přírodní výběr, které mohou ovlivňovat zpěv samic podobným způsobem, jakým působí na zpěv samců. Autoři navíc zjistili, že více než u poloviny jimi zkoumaných druhů (do studie zahrnuli 233 druhů evropských pěvců) nevíme, zda samice zpívají či nikoliv, což může výsledky studie značně ovlivňovat. Další výzkum tohoto fenoménu tak může přinést překvapivé výsledky (Garamszegi et al. 2006).

Problémem při zjišťování vhodných akustických parametrů pro zmapování fylogeneze je, že některé faktory mohou tyto parametry maskovat. Jedním z takových faktorů je výše zmíněná kulturní evoluce.

V důsledku kulturní evoluce se mohou projevované akustické signály lišit nejen mezi různými populacemi určitého druhu ale také mezi jedinci téže populace (ptáci - review: Baptista 1996 či Handley a Nelson 2005, Naguib a Janik 2009; obecné review: Tyack 2008).

Dalším z faktorů maskujících propojení fylogeneze na akustické a genetické úrovni je selekce, a to selekce skrze přírodní a pohlavní výběr, jak jsem rovněž již popsala výše. Akustické znaky utvářené selekcí se totiž často vyvíjejí rychleji než znaky genetické, což se na molekulární úrovni projevuje jako slabá korelace mezi genetickou a akustickou vzdáleností mezi populacemi jednoho druhu či v rámci poddruhů (Castellano et al. 2002, Mayr 2002, Pröhl et al. 2006, Ruegg et al. 2006, Campbell et al. 2010, Tobias et al 2010).

V důsledku všech zmíněných typů selekce může (ale nemusí - viz např. Cocroft a Ryan 1995, Goicoechea et al. 2009, Rice a Bass 2009, a další) dojít k tzv. konvergentní evoluci v hlasových projevech, což znamená, že druhy navzájem nepříbuzné se mohou akusticky projevovat velice podobně (Mayr 2002, review: primáti - Gros-Louis et al. 2008 - *Cebus capucinus*; netopýři - Jones a Holderied 2007, Knörnschild et al. 2009; savci obecně - Peters 2002; hmyz - Mendelson et al. 2004; ptáci - Grant et al. 2000, Tobias a Seddon 2009; obecné review: Tyack 2008).

3. GEOGRAFICKÁ VARIABILITA

V důsledku působení evolučních procesů na akustické signály se mezi živočišnými druhy ustanovuje geografická variabilita (ptáci - review: Podos a Warren 2007; žáby - review: Ohmer et al. 2009; netopýři - review: Jones a Siemers 2011; hmyz - Joyce et al. 2010) a to jak v mikrogeografickém měřítku, kdy se jednotlivé populace mohou potkávat, tak na úrovni makrogeografické, kdy se populace potkat nemohou. Na mikrogeografické škále se mezi populacemi mohou působením kulturní evoluce ustavit např. tzv. dialekty známé zjm. u ptáků (review: Handley a Nelson 2005), případně může dojít k tzv. sympatrickému posunu znaků, kdy u dvou populací majících podobné akustické projevy a žijících v sympatrii dojde k posunu v akustickém signálu tak, aby nedocházelo ke křížení nepříbuzných jedinců (př. netopýři - review: Jones a Siemers 2011; ptáci a hmyz - obecné review: Grether et al. 2009, pouze ptáci - Lynch a Baker 1991, Qvarnstrom et al. 2006, Kirschel et al. 2009; žáby - review: Lemmon 2009; kytovci - Kyhn et al. 2010).

Existuje několik hypotéz, proč dochází k geografickému rozrůznění populací a k jejímu udržování. Jednou z nich je hypotéza adaptace na obývané prostředí. Říká, že různé populace jednoho druhu musí přizpůsobit své akustické projevy různým podmínkách dle obývaného prostředí, tak aby optimalizovaly přenos signálu (př. ptáci, žáby, savci - review: Ey a Fisher 2009). Další z hypotéz - hypotéza genetické adaptace na dané prostředí říká, že lokální samci jsou lépe geneticky adaptováni na dané prostředí (lépe odolní vůči nemocem aj.), a samicím se tudíž vyplatí vybírat si lokální samce s lokálním akustickým projevem (př. MacDougall-Shackleton a MacDougall-Shackleton 2001, Klappert et al. 2007). Velmi důležitou rolí v geografické variabilitě hraje také kulturní evoluce (př. Noad et al. 2000, obecné review: Tyack 2008). Hypotézou vysvětlující geografickou variabilitu a spadající do kategorie kulturních procesů je hypotéza sociální adaptace. Ta říká, že v rámci sociálních vztahů mladí samci po ustanovení teritoria buďto přejímají repertoár starších samců, nebo mladí samci již mají repertoár naučený a usazují se tam, kde ostatní samci zpívají podobně (př. Matthysen et al. 2002, Ellers a Slabbekoorn 2003). Působení sociální adaptace se může projevit také u samic a jejich mláďat, kdy například u nonhumánních primátů je známo, že mláďata přejímají hlasové projevy po matce (Egnor a Hauser 2004). Z těchto hypotéz je zřejmé, že geografickou variabilitu není možné vysvětlit pomocí jedné hypotézy, a vždy je třeba mít na paměti pravděpodobné spolupůsobení rozličných faktorů.

DISKUZE

Ve své práci jsem se zaměřila na evoluční mechanismy designující utváření akustických signálů a to jak na úrovni mikroevoluční, tak i makroevoluční. Ačkoliv se jedná o zdánlivě široké téma, některé z evolučních mechanismů jsou již dobře prostudovány (přírodní a pohlavní výběr), zatímco jiným bylo dosud věnováno jen málo pozornosti (náhodné procesy). Z toho důvodu jsem se zaměřila právě na mechanismy jako je genetický drift a bottleneck, které jsou v dosavadních studiích popsány jen sporadicky.

Na téma genetický drift v akustických signálech jsem našla téměř 30 prací, pouze 17 z nich však uvádí genetický drift jako jasně rozeznatelnou příčinu akustického rozrůznění sledovaných populací. Z uvedených studií vyplývá, že v důsledku genetického driftu dochází v rámci akustických projevů k jejich náhodným změnám (náhodné promíchání slabik, změny ve struktuře aj.). Poměrně nízký počet prací, které se tomuto tématu věnují, je dle mého názoru důsledkem jak spolupůsobení rozličných evolučních mechanismů při utváření akustických projevů, a také maskování těchto procesů jinými faktory, jak jsem popsala výše, tak i faktu, že genetický drift prozatím zůstává při výzkumu akustické komunikace narozdíl od selekce poněkud opomíjen.

Prokázaný a popsáný vliv působení bottlenecku na evoluci akustických parametrů jsem našla ve 14-i studiích. Domnívám se, že i toto množství vyplývá z podobných příčin. Pokud je možné z tohoto nízkého počtu prací vyvodit nějaké odpovědi, pak by bylo možné říci, že bottleneck vede v akustických projevech zjm. k redukci variability.

Neméně důležitou součástí mé práce bylo vyhledání prací, které mapují fylogenetické vztahy živočichů na základě podobností či rozdílností v akustických projevech. Takto zaměřených studií jsem našla 35, a kromě jedné studie (Cannatella et al. 1998) všechny potvrzují využitelnost akustických parametrů k tomuto účelu. Dané studie přitom probíhají napříč celou živočišnou říší.

Veškeré studie, relevantní pro mnou studované téma a z nich vyplývající výsledky jsem shrnula do tabulek (viz příloha č. 1 - tab. I - 1, tab. I - 2). Na základě těchto tabulek pak je možné nahlédnout vhodnost či nevhodnost jednotlivých, ve výzkumu dosud použitých, akustických parametrů pro studium fylogenetického vývoje daných živočišných skupin.

Tabulky jsem rozdělila podle toho, zda se jedná o parametry časové či spektrální. Časové akustické parametry jako je délka elementů či délka signálu pravděpodobně odrážejí jak fylogenezi tak i působení prostředí a kulturní evoluce, tudíž na jejich základě zřejmě nelze mapovat fylogenetické vztahy mezi příbuznými druhy živočichů. Oproti tomu délka intervalů mezi jednotlivými akustickými elementy či délka pulzů vycházejí pro mapování fylogeneze jako velice vhodné. Velmi dobře využitelnými parametry jsou rovněž ty, které se týkají rychlosti akustického projevu. Co se týče

spektrálních parametrů, tak pravděpodobné problémy při určování fylogeneze se mohou vyskytnout u frekvenčního rozsahu, minimální frekvence, a frekvenční modulace signálu/elementů. Možný nesouhlas může nastat také při využití hodnot maximální frekvence či dominantní (peak) frekvence. Všechny tyto frekvenční parametry jsou důležité pro přenos signálu v prostředí, a není se tedy čemu divit, že jsou jím často ovlivněny. Oproti tomu ostatní akustické parametry jak časové tak i spektrální, které jsou uvedeny v příloze č. 1, se s fylogenezí živočišných skupin (od hmyzu až po primáty) velice dobře shodují.

Studie napříč celou živočišnou říší dokládají, že evoluční změny lze skutečně mapovat pomocí akustické divergence jednotlivých druhů. Nejvhodnějším se jeví porovnání různých přístupů - akustického, molekulárního, morfologického a ekologického, neboť na utváření akustických signálů má vliv velké množství faktorů.

Pravděpodobně nejpřesněji lze evoluční změny pomocí rozdílů v akustických signálech určit u těch parametrů, které prošly náhodnými procesy - tedy genetickým driftem či bottleneckem, neb v takovém případě akustická vzdálenost mezi populacemi daného druhu nebo již mezi oddělenými druhy koreluje se vzdáleností genetickou. Faktory, na něž působí selekce, často podléhají změnám velice rychle a to nezávisle na změnách genetických. Některé studie však přesto dokládají, že i akustické signály, které se rozrůznily působením selekce, mohou být dobře využity ke zmapování evolučních procesů a fylogenetických vztahů.

Většina studií věnujících se mapování fylogeneze na základě podobnosti či rozdílnosti akustických signálů byla provedena na ptácích a na žábách. Na první pohled by se mohlo zdát, že akustické signály nelze použít pro mapování u těch skupin živočichů, které jsou schopny vokálního učení. Uvedené studie však dokládají, že to tak nutně být nemusí. Vždyť právě ptáci (pěvci) disponují schopností učení se zpěvu aj. ve vysoké míře. Důležité je vybrat vhodné akustické parametry, které jsou na genetické bázi spjaty s vývojem daných skupin. Oproti těmto parametrům stojí parametry designované prostředím, které pro mapování evoluce použít nelze nebo jen s nepřesnostmi, neb selekce prostředím často vede v akustických projevech živočichů ke konvergentním projevům.

ZÁVĚR

Ve své práci jsem se zaměřila na evoluční procesy a to, jak se jejich působení odráží v akustických projevech živočichů. Na téma selekce v akustických procesech bylo dosud sepsáno mnoho studií, náhodným procesům oproti tomu se věnuje jen nízký počet prací. Z toho důvodu jsem se věnovala právě náhodným procesům a snažila se zjistit co nejvíce o jejich dopadu na akustické projevy.

Nízký počet studií na toto téma vyplývá pravděpodobně z neoprávněného opomíjení těchto mechanismů autory těchto studií a dále z obtížného rozeznání jejich působení.

Genetický drift vede v akustických projevech k jejich náhodným změnám, a při dostatečně dlouhé izolaci oddělených populací mohou tyto změny vést až ke speciaci. Bottleneck, zdá se,

způsobuje redukci v akustické variabilitě živočichů.

Důležitým cílem mé práce bylo také na základě dosud vydané literatury zmapovat akustické parametry, které lze využít pro stanovení fylogenetických vztahů mezi příbuznými druhy živočichů, a také zjistit, které parametry naopak pro mapování fylogeneze využít nelze. Výsledky mého studia shrnuje příloha č. 1.

Obecně lze říci, že jako nejvhodnější ke stanovení fylogeneze se jeví ty parametry, které nesouvisí s frekvencí akustických projevů, neb se jedná o projevy utvářené mimo jiné prostředím, které daný druh obývá, tudíž mohou podléhat konvergenci. Ostatní parametry, a to jak časové tak i spektrální, vycházejí z dosavadních studií pro tento účel jako velice dobře využitelné.

Znalosti získané na základě mé bakalářské práce bych ráda využila ve své diplomové práci, v rámci níž se hodlám věnovat akustické diverzitě ptáků na souostroví Filipín.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

pozn.: Sekundární citace jsou označeny *.

1. Amezcuita A., Lima Albertina P., Jehle R., Castellanos L., Ramos O., Crawford Andrew J., Gasser H. a Hödl W. (2009). Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 98 (4): 826 - 838.
2. Armstrong Kyle N. a Coles Roger B. (2007). Echolocation call frequency differences between geographic isolates of *Rhinonicteris aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae): implications of nasal chamber size. *Journal of Mammalogy*. 88 (1): 94 - 104.
3. Baker Myron C. (1996). Depauperate meme pool of vocal signals in an island population of Singing Honeyeaters. *Animal Behaviour*. 51: 853 - 858.
4. Baker Myron C., Baker Esther M. a Baker Merrill S. A. (2001). Island and island-like effects on vocal repertoire of Singing Honeyeaters. *Animal Behaviour*. 62: 767 - 774.
5. Baker Myron C. (2006). Differing effects of isolation on evolution of bird songs: examples from an island-mainland comparison of three species. *Biological Journal of the Linnean Society*. 89 (2): 331 - 342.
6. Balakrishnan R. a Pollack Gerald S. (1997). The role of antennal sensory cues in female response to courting males in the cricket *Teleogryllus oceanicus*. *The Journal of Experimental Biology*. 200 (3): 511 - 522.
7. Balakrishnan Christopher N. a Edwards Scott V. (2008). Nucleotide variation, linkage disequilibrium and founder-facilitated speciation in wild populations of the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *Genetics*. 181 (2): 645 - 660.
8. Bailey Winston J. (2003). Insect duets: underlying mechanisms and their evolution. *Physiological entomology*. 28 (3): 157 - 174.
9. Bensch S., Hasselquist D., Nielsen B. a Hansson B. (1998). Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great Reed warblers. *Evolution*. 52 (3): 877 - 883.

10. Bernal Ximena E. (2006). Acoustic preferences and localization performance of Blood-sucking Flies (*Corethrella Coquillett*) to Túngara frog calls. *Behavioral Ecology*. 17 (5): 709 - 715.
11. Blumberg Mark S. a Alberts Jeffrey R. (1991). On the significance of similarities between ultrasonic vocalizations of infant and adult rats. *Neuroscience and biobehavioral reviews*. 15 (3): 383 - 390.
12. Boul Kathryn E., Funk Chris W., Darst Catherine R., Cannatella David C. a Ryan Michael J. (2007). Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 274 (1608): 399 - 406.
13. Bretagnolle V. and Genevois F. (1997). Geographic variation in the call of the Blue Petrel: effect of sex and geographical scale. *Condor*. 99 (4): 985 - 989.
14. Bried J. a Jouventin P. (1997). Morphological and vocal variation among subspecies of the Black-Faced Sheathbill. *Condor*. 99 (3): 818 - 825.
15. Brock James P. (2000). *The evolution of adaptive systems*. Academic Press, London, U.K., 642 stran.
16. Burton James A. a Nietsch A. (2010). Geographical variation in duet songs of Sulawesi tarsiers: evidence for new cryptic species in South and Southeast Sulawesi. *International Journal of Primatology*. 31 (6): 1123 - 1146.
17. Butlin R. K. (1996). Co-ordination of the sexual signalling system and the genetic basis of differentiation between populations in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Heredity*. 77: 369 - 377.
18. Cambell P., Pasch Bret, Pino Jorge L., Crino Ondi L., Phillips M. a Phelps Steven M. (2010). Geographic variation in the songs of neotropical Singing Mice: testing the relative importance of drift and local adaptation. *Evolution*. 64 (7): 1955 - 1972.
19. Cannatella David C., Hillis David M., Chippindale Paul T., Weigt L., Rand Stanley A. a Ryan Michael J. (1998). Phylogeny of frogs of the *Physalaemus Pustulosus* species group, with an examination of data incongruence. *Systematic Biology* . 47 (2): 311 - 335.
20. Cap H., Deleporte P., Joachim J. a Reby D. (2008). Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistics*. 24 (6): 917 - 931.
21. Carroll Robert L. (1997). *Patterns and processes of vertebrate evolution*. Science. Cambridge University Press, New York, 448 stran.
22. Castellano S., Tontini L., Giacomina C., Lattes A. a Balleto E. (2002). The evolution of release and advertisement calls in green toads (*Bufo viridis* complex). *Biological Journal of the Linnean Society*. 77 (3): 379 - 391.
23. Catchpole C. K. a Slater P. J. B. (2008). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 335 stran.
24. Cavalli-Sforza Luca L. a Feldman Marcus W. (2003). The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. *Nature Genetics*. 33: 266 - 275.
25. Charlton Benjamin D., Zhihe Z. a Snyder Rebecca J. (2009). The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size. *Animal Behaviour*. 78 (4): 893 - 898.
26. Clayton N. S. (1990). Assortative mating in Zebra Finch subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 330 (1258): 351 - 370.

27. Cocroft Reginald B. a Ryan M. J. (1995). Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*. 49 (2): 283 - 303.
28. Cocroft Reginald B. (2011). The public world of insect vibrational communication. *Molecular Ecology*. 20 (10): 2041 - 2043.
29. Cook Patrick M., Rowe Matthew P. a Van Devender R. Wayne. (1994). Allometric scaling and interspecific differences in the rattling sounds of rattlesnakes. *Herpetologica*. 50 (3): 358 - 368.
30. Coyne Jerry A. a Orr Allen H. (2004). *Speciation*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts U.S.A, 29 stran.
31. Dangles O., Irschick D., Chittka L. a Casas J. (2009). Variability in sensory ecology: expanding the bridge between physiology and evolutionary biology. *The quarterly review of biology*. 84 (1): 51 - 74.
32. de la Torre S. a Snowdon Charles T. (2009). Dialects in Pygmy Marmosets? Population variation in call structure. *American Journal of Primatology*. 71 (4): 333 - 342.
33. Delgado Roberto A. (2007). Geographic variation in the long calls of male orangutans (*Pongo* spp.). *Ethology*. 113 (5): 487 - 498.
34. Dessuter-Grandcolas L. a Robillard T. (2003). Phylogeny and the evolution of calling songs in *Gryllus* (Insecta, Orthoptera, Gryllidae). *Zoologica Scripta*. 32 (2): 173 - 183.
35. Dufty A. M. Jr. a Belthoff J. R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. V: Clobert J., Danchin E., Dhont A. A. a Nichols J. D. (eds). *Dispersal*. Oxford University Press Inc, New York, 217 - 229.
36. Earley Ryan L. (2010). Social eavesdropping and the evolution of conditional cooperation and cheating strategies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 (1553): 2675 - 2686.
37. Edmonds Christopher A., Lillie Anita S., a Cavalli-Sforza Luca L. (2004). Mutations arising in the wave front of an expanding population. *PNAS*. 101 (4): 975 - 979.
38. Egnor Roian S. E. a Hauser Marc D. (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *TRENDS in Neurosciences*. 27 (11): 649 - 654.
39. Ellers J. a Slabbekoorn H. (2003). Song divergence and male dispersal among bird populations: a spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal behaviour*. 65 (4): 671 - 681.
40. Endler J. A. (1977). *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton, 262 stran.
41. Evans B. J., Greenbaum E., Kusamba C., Carter T. F., Tobias M. L., Mendel S. A., a Kelley D. B. (2010). Description of a new octoploid frog species (Anura: Pipidae: *Xenopus*) from the Democratic Republic of the Congo, with a discussion of the biogeography of African clawed frogs in the Albertine Rift. *Journal of Zoology*. 283 (4): 276 - 290.
42. Ey E., Pfefferle D. a Fischer J. (2007). Do age- and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. *Primates*. 48 (4): 253 - 267.
43. Ey E. a Fischer J. (2009). The “acoustic adaptation hypothesis” - a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*. 19 (1-2): 21 - 48.

44. Fallow Pamela M. a Magrath Robert D. (2010). Eavesdropping on other species: mutual interspecific understanding of urgency information in avian alarm calls. *Animal Behaviour*. 79 (2): 411 - 417.
45. Farnsworth A. a Lovette Irby J. (2008). Phylogenetic and ecological effects on interspecific variation in structurally simple avian vocalizations. *Biological Journal of the Linnean Society*. 94 (1): 155 - 173.
46. Fichtel C. a Kappeler P. M. (2002). Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm call system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 51 (3): 262 - 275.
47. Fichtel C. a Hammerschmidt K. (2003). Responses of squirrel monkeys to their experimentally modified mobbing calls. *Journal of the Acoustical Society of America*. 113 (5): 2927 - 2932.
48. Fichtel C. a van Schaik Carel P. (2006). Semantic differences in Sifaka (*Propithecus verreauxi*) alarm calls: a reflection of genetic or cultural variants? *Ethology*. 112 (9): 839 - 849.
49. Fischer, R. A. (1999). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, New York, 318 stran.
50. Fischer J., Cheney Dorothy L. a Seyfarth Robert M. (2000). Development of infant baboons' responses to graded bark variants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 267 (1459): 2317 - 2321.
51. Fitch Tecumseh W. a Hauser Marc D. (1995). Vocal production in Nonhuman-primates - acoustics, physiology, and functional constraints on honest advertisement. *American Journal of Primatology*. 37 (3): 191 - 219.
52. Forstmeier W., Burger C., Temnow K. a Derégnaucourt S. (2009). The genetic basis of Zebra Finch vocalizations. *Evolution*. 63 (8): 2114 - 2130.
53. Fullard James H. a Yack Jayne E. (1993). The evolutionary biology of insect hearing. *Trends in Ecology and Evolution*. 8 (7): 248 - 252.
54. Funk W. C., Cannatella D. C. a Ryan M. J. (2009). Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the Amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi*. *Journal of Evolutionary Biology*. 22 (9): 1839 - 1853.
55. Garamszegi László Z. (2005). Bird song and parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 59 (2): 167 - 180.
56. Garamszegi László Z., Zaprianova Pavlova D., Eens M. a Moller Anders P. (2006). The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*. 18 (1): 86 - 96.
57. Garrido Orlando H., Wiley James W. a Kirkconnell A. (2005). The genus *Icterus* in the west Indies. *Ornitologia neotropical*. 16 (4): 449 - 470.
58. Garstang M. (2004). Long-distance, low-frequency elephant communication. *Journal of Comparative Physiology A-neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*. 190 (10): 791 - 805.
59. Gerhardt Carl H. (1994). The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review in Ecology and Systematics*. 25: 293 - 324.
60. Gerhardt Carl H. (1999). Reproductive character displacement and other sources of selection on acoustic communication system. V: Hauser Marc D. a Konishi M. (eds). *The design of animal communication*. Massachusetts Institute of Technology Press, Boston, MA, 515 - 534.

61. Geissman T. a Nijman V. (2006). Calling in wild Silvery Gibbons (*Hylobates moloch*) in Java (Indonesia): behavior, phylogeny, and conservation. *American Journal of Primatology*. 68 (1): 1 - 19.
62. Goicoechea N., de La Riva I. a Padial José M. (2009). Recovering phylogenetic signal from frog mating calls. *Zoologica Scripta*. 39 (2): 141 - 154.
63. González C., Ornelas Juan F. a Gutiérrez-Rodríguez C. (2011). Selection and geographic isolation influence hummingbird speciation: genetic, acoustic and morphological divergence in the Wedge-tailed Sabrewing (*Campylopterus curvipennis*). *BMC Evolutionary Biology*. 11: 19 str.
64. Grant Peter R. a Grant Rosemary B. (1995). The founding of a new population of Darwin's Finches. *Evolution*. 49 (2): 229 - 240.
65. Grant Rosemary B. a Grant Peter R. (1996). Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's Finches. *Evolution*. 50 (6): 2471 - 2487.
66. Grant Peter R., Grant Rosemary B. a Petren K. (2000). The allopatric phase of speciation: the Sharpbeaked Ground Finch (*Geospiza difficilis*) on the Galapagos islands. *Biological Journal of the Linnean Society*. 69 (3): 287 - 317.
67. Gray David A. a Cade W. H. (2000). Sexual selection and speciation in field crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97 (26): 14449 - 14454.
68. Greenfield Michael D. a Hohendorf H. (2009). Independence of sexual and anti-predator perceptual functions in an acoustic moth: implications for the receiver bias mechanism in signal evolution. *Ethology*. 115 (12): 1137 - 1149.
69. Grether Gregory F., Losin N., Anderson Christopher N. a Okamoto K. (2009). The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews*. 84 (4): 617 - 635.
70. Gros-Louis Julie J., Perry Susan E., Fichtel C., Wikberg E., Gilkenson H., Wofsy S. a Fuentes A. (2008). Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: acoustic structure, context, and usage. *International Journal of Primatology*. 29 (3): 641 - 670.
71. Gröning J. a Hochkirch A. (2008). Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*. 83(3): 257 - 282.
72. Guillén A., Juste J. a Ibáñez C. (2000). Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats. *Journal of Evolutionary Biology*. 13 (1): 70 - 80.
73. Hafner David J. a Smith Andrew T. (2010). Revision of the subspecies of the American pika, *Ochotona princeps* (Lagomorpha: Ochotonidae). *Journal of Mammalogy*. 91(2): 401 - 417.
74. Hallatschek O., Hersen P., Ramanathan S. a Nelson David R. (2007). Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *PNAS*. 104 (50): 19926 - 19930.
75. Handley Heather G. a Nelson Douglas A. (2005). Ecological and phylogenetic effects on song sharing in songbirds. *Ethology*. 111 (2): 221 - 238.
76. Hebets Eileen A., Elias Damian O., Mason Andrew C., Miller Gary L. a Stratton Gail E. (2008). Substrate-dependent signalling success in the Wolf Spider, *Schizocosa retrorsa*. *Animal Behaviour*. 75 (2): 605 - 615.

77. Helbig A. J., Martens J, Seibold I, Henning F., Schottler B. a Wink M. (1996). Phylogeny and species limits in the Palearctic Chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *Ibis*. 138 (4): 650 - 666.
78. Hewitt G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405 (6789): 907 - 913.
79. Hollén Linda I. a Radford Andrew N. (2009). The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour*. 78 (4): 791 - 800.
80. Hou Guo-Qiang a Li Dong-Feng. (2009). Auditory feedback and the plasticity of vocal learning in songbirds. *Progress in Biochemistry and Biophysics*. 36 (4): 403 - 409.
81. Hughes Nelika K., Korpimäki E. a Banks Peter B. (2010). The predation risks of interspecific eavesdropping: weasel–vole interactions. *Oikos*. 119 (7): 1210 - 1216.
82. Chen Shiang-Fan, Jones G. a Rossiter Stephen J. (2009). Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan Lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 276 (1674): 3901 - 3909.
83. Irwin D. E., Thimgan M. P a Irwin J. H. (2008). Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in Greenish Warblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution?. *Journal of Evolutionary Biology*. 21 (2): 435 - 448.
84. Isler Morton L., Isler Phyllis R. a Whitney Bret M. (1998). Use of vocalizations to establish species limits in Antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *The Auk*. 115 (3): 577 - 590.
85. Isler Morton L., Isler Phyllis R. a Brumfield Robb T. (2005). Clinal variation in vocalizations of an Antbird (Thamnophilidae) and implications for defining species limits. *The Auk*. 122 (2): 433 - 444.
86. Ito R. a Mori A. (2010). Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: *Iguania*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 277 (1685): 1275 - 1280.
87. Janik Vincent M. (2009). Acoustic communication in delphinids. V: Naguib M. a Janik Vincent M. (eds). *Advances in the study of behavior*. 40: 123 - 157.
88. Janik Vincent M. a Slater P. J. B. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the study of behavior*. 26: 59 - 99.
89. Jiang T., Liu R., Metzner W., You Y., Li S., Liu S., a Feng J. (2010). Geographical and individual variation in echolocation calls of the intermediate Leaf-nosed bat, *Hipposideros larvatus*. *Ethology*. 116 (8): 691 - 703.
90. Jones G. a Holderied Marc W. (2007). Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 274 (1612): 905 - 912.
91. Jones G. a Siemers Björn M. (2011). The communicative potential of bat echolocation pulses. *Journal of Comparative Physiology A-neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*. 197: 447 - 457.
92. Joyce A. L., Bernal J. S., Vinson S. B., Hunt R. E., Schulthess F. a Medina R. F. (2010). Geographic variation in male courtship acoustics and genetic divergence of populations of the *Cotesia flavipes* species complex. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 137 (2): 153 - 164.

93. Julliard R., Perret P. a Blondel J. (1996). Reproductive strategies of philopatric and immigrant Blue Tits. *Acta Oecologica*. 17 (6): 487 - 501.
94. *Kaneshiro K. Y. (1989). The dynamics of sexual selection and founder effects in speciation formation. V: Giddings L., Kaneshiro K. Y. a Anderson W. (eds). *Genetics, Speciation and the Founder Principle*. Oxford University Press, Oxford, 279 - 296.
95. Kimura M. (1985). *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, New York, 384 stran.
96. Kirschel Alexander N. G., Blumstein Daniel T. a Smith Thomas B. (2009). Character displacement of song and morphology in African Tinkerbirds. *PNAS*. 106 (20): 8256 - 8261.
97. Klappert K., Butlin Roger K. a Reinhold K. (2007). The attractiveness fragment - AFLP analysis of local adaptation and sexual selection in a Caeliferan Grasshopper, *Chorthippus biguttulus*. *Naturwissenschaften*. 94 (8): 667 - 674.
98. Klopstein S., Currat M. a Excoffier L. (2006). The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *Molecular Biology and Evolution*. 23 (3): 482 - 490.
99. Knörnschild M., Nagy M., Metz M., Mayer F. a von Helversen O. (2009). Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. *Biology Letters*. 6 (2): 156 - 159.
100. Kondo N. a Shigeru W. (2009). Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research*. 51 (3): 197 - 208.
101. Kroodsma Donald E. a Miller Edward H (eds). (1996). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, 587 stran.
102. Kyhn L. A., Jensen F. H., Beedholm K., Tougaard J., Hansen M. a Madsen P. T. (2010). Echolocation in sympatric Peale's dolphins (*Lagenorhynchus australis*) and Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) producing narrow-band high-frequency clicks. *The Journal of Experimental Biology*. 213 (11): 1940 - 1949.
103. Laiolo P. a Rolando A. (2003a). The evolution of vocalisations in the genus *Corvus*: effects of phylogeny, morphology and habitat. *Evolutionary Ecology*. 17 (2): 111 - 123.
104. Laiolo a P. a Rolando A. (2003b). Comparative analysis of the Rattle calls in *Corvus* and *Nucifraga*: the effect of body size, bill size, and phylogeny. *The Condor*. 105 (1): 139 - 144.
105. Laiolo P. a Tella Jose L. (2007). Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5 (2): 68 - 72.
106. Lea Amanda J., Barrera June P., Tom Lauren M. a Blumstein Daniel T. (2008). Heterospecific eavesdropping in a nonsocial species. *Behavioral Ecology*. 19 (5): 1041 - 1046.
107. Lehtinen R. M., Wojtowicz E. A. a Hailey A. (2010). Male vocalizations, female discrimination and molecular phylogeny: multiple perspectives on the taxonomic status of a critically endangered Caribbean frog. *Journal of Zoology*. 283 (2): 117 - 125.
108. Lei Fu-Min, Wang Ai-Zhen, Wang G. a Yin Zuo-Hua. (2005). Vocalizations of Red-necked Snow Finch, *Pyrgilauda ruficollis* on the Tibetan Plateau, China - a syllable taxonomic signal? *Folia Zoologica*. 54 (1-2): 135 - 146.

109. Lemmon Emily M. (2009). Diversification of conspecific signals in sympatry: geographic overlap drives multidimensional reproductive character displacement in frogs. *Evolution*. 63 (5): 1155 - 1170.
110. Lenormand T., Roze D. a Rousset F. (2009). Stochasticity in evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 24 (3): 157 - 165 .
111. Levréro F., Durand L., Vignal C., Blanc A. a Mathevon N. (2009). Begging calls support offspring individual identity and recognition by Zebra Finch parents. *Comptes Rendus Biologies*. 332 (6): 579 - 589.
112. Loeb Susan C. a Britzke Eric R. (2010). Intra- and interspecific responses to Rafinesque's Big-Eared bat (*Corynorhinus rafinesquii*) social calls. *Acta Chiropterologica*. 12 (2): 329 - 336.
113. Lynch A. a Baker Allan J. (1991). Increased vocal discrimination by learning in sympatry in two species of Chaffinches. *Behaviour*. 116 (1/2): 109 - 126.
114. Lynch A. a Baker Allan J. (1993). A population memetics approach to cultural evolution in Chaffinch song: meme diversity within populations. *American Naturalist*. 141 (4): 597 - 620.
115. MacDougall-Shackleton Elizabeth A. a MacDougall-Shackleton Scott A. (2001). Cultural and genetic evolution in Mountain White-Crowned Sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution*. 55 (12): 2568 - 2575.
116. Malavasi S., Collatuzzo S. a Torricelli P. (2008). Interspecific variation of acoustic signals in Mediterranean gobies (Perciformes, Gobiidae): comparative analysis and evolutionary outlook. *Biological Journal of the Linnean Society*. 93 (4): 763 - 778.
117. Marquez R., De la Riva I. a Bosch J. (1993). Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Biotropica*. 25 (4): 426 - 443.
118. Matthysen E., Devos Y. a Hepp E. (2002). Loss of song variation through cultural drift in Nuthatches *Sitta europaea*: testing an hypothesis. *Avian Science*. 2 (1): 49 - 57.
119. Mayr E. (1963). Populations, species, and evolution: an abridgement of animal species and evolution. Harvard University Press, London, 453 stran.
120. Mayr E. (2002). What evolution is. Phoenix, London, 348 stran.
121. McCowan B., Franceschini Nick V. a Vicino Greg A. (2001). Age differences and developmental trends in alarm peep responses by Squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology*. 53 (1): 19 - 31.
122. McCracken Kevin G. a Sheldon Frederick H. (1997). Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 94 (8): 3833 - 3836.
123. McCracken Kevin G. a Sheldon Frederick H. (1998). Molecular and osteological Heron phylogenies: sources of incongruence. *The Auk*. 115 (1): 127 - 141.
124. Melendez Karla V. a Feng Albert S. (2010). Communication calls of Little Brown bats display individual-specific characteristics. *Journal of the Acoustical Society of America*. 128 (2): 919 - 923.
125. Mendelson Tamra C., Siegel Alex M. a Shaw Kerry L. (2004). Testing geographical pathways of speciation in a recent island radiation. *Molecular Ecology*. 13 (12): 3787 - 3796.
126. Miller Edward H. (1996). Acoustic differentiation and speciation in shorebirds. V: Kroodsma Donald E. a Miller Edward H. (eds). *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University

Press, Ithaca, New York, 241 - 257.

127. Miller-Butterworth Cassandra M., Eick G., Jacobs David S., Schoeman M. Corrie a Harley Eric H. (2005). Genetic and phenotypic differences between South African long-fingered bats, with a global miniopterine phylogeny. *Journal of Mammalogy*. 86 (6): 1121 - 1135.
128. Mora Emanuel C., Rodríguez A., Macías S., Quiñonez I. a Mellado Marcia M. (2005). The echolocation behaviour of *Nycticeius cubanus* (Chiroptera: Vespertilionidae): inter- and intra-individual plasticity in vocal signatures. *Bioacoustics*. 15 (2): 175 - 193.
129. Moritz C. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 533 - 563.
130. Naguib M., Janik Vincent M., Clayton C. a Zuberbuhler K. (eds). 2009. Vocal communication in birds and mammals. *Advances in the study of behavior*. Academic Press, 40: 350 stran.
131. Naugler Christopher T. a Smith Peter C. (1991). Song similarity in an isolated population of Fox sparrows (*Passerella iliaca*). *The condor*. 93: 1001 - 1003.
132. Nei M., Maruyama T. a Chakraborty R. (1975). The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*. 29 (1): 1 - 10.
133. Nei M., Maruyama T. a Wu C. (1983). Models of evolution of reproductive isolation. *Genetics*. 103 (3): 557 - 579.
134. Nicholls J. A., Austin J. J., Moritz C. a Goldizen A. W. (2006). Genetic population structure and call variation in a passerine bird, the Satin Bowerbird, *Ptilonorhynchus violaceus*. *Evolution*. 60 (6): 1279 - 1290.
135. Noad Michael J., Cato Douglas H., Bryden M. M., Jenner Micheline-N. a Jenner K. Curt S. (2000). Cultural revolution in whale songs: Humpbacks have picked up a catchy tune sung by immigrants from a distant ocean. *Nature*. 408: str. 537.
136. Nowacek Douglas P., Thorne Lesley H., Johnston David W. a Tyack Peter L. (2007). Responses of cetaceans to anthropogenic noise. *Mammal Review*. 37 (2): 81 - 115.
137. Oberdörster U. a Grant Peter R. (2007). Acoustic adaptations of periodical cicadas (Hemiptera: *Magicicada*) *Biological Journal of the Linnean Society*. 90: 15 - 24.
138. Ödeen A. a Björklund M. (2003). Dynamics in the evolution of sexual traits: losses and gains, radiation and convergence in Yellow Wagtails (*Motacilla flava*). *Molecular Ecology*. 12: 2113 - 2130.
139. Odendaal Lizelle J. a Jacobs David S. (2011). Morphological correlates of echolocation frequency in the endemic Cape horseshoe bat, *Rhinolophus capensis* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Journal of Comparative Physiology A-neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*. 197 (5): 435 - 446.
140. Ohmer Michel E., Robertson Jeanne M. a Zamudio Kelly R. (2009). Discordance in body size, colour pattern, and advertisement call across genetically distinct populations in a Neotropical anuran (*Dendropsophus ebraccatus*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 97 (2): 298 - 313.
141. Ohta T. (1993). Interaction of selection and drift in molecular evolution. *Japanese Journal of Genetics*. 68 (6): 529 - 537.
142. Päckert M. a Martens J. (2004). Song dialects on the Atlantic islands: goldcrests of the Azores (*Regulus regulus azoricus*, *R. r. sanctae-mariae*, *R. r. inermis*). *Journal of Ornithology*. 145 (1): 23 - 30.

143. Páez-Vacas Mónica I., Coloma Luis A. a Santos Juan C. (2010). Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa*. 2711: 1 - 75.
144. Panhuis Tami M. (2001). Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 16 (7): 364 - 371.
145. Parejo D. a Avilés Jesús M. (2009). Do avian brood parasites eavesdrop on heterospecific sexual signals revealing host quality? A review of the evidence. *Animal Cognition*. 10 (2): 81 - 88.
146. Parker K. A., Hauber M. E. a Brunton D. H. (2010). Contemporary cultural evolution of a conspecific recognition signal following serial translocations. *Evolution*. 64 (8): 2431 - 2441.
147. Parmentier E., Lagardère J. P., Vandewalle P. a Fine M. L. (2005). Geographical variation in sound production in the anemonefish *Amphiprion akallopisos*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 272 (1573): 1697 - 1703.
148. Pärt T. (1991). Philopatry pays: a comparison between Collared Flycatcher sisters. *American Naturalist*. 138 (3): 790 - 796.
149. Pärt T. (1994). Male philopatry confers a mating advantage in the migratory Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour*. 48 (2): 401 - 409.
150. Patricelli Gail L., Dantzker Marc S. a Bradbur Jack W. (2007). Differences in acoustic directionality among vocalizations of the male Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) are related to function in communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61 (7): 1099 - 1110.
151. Peters G. (2002). Purring and similar vocalizations in mammals. *Mammal Review*. 32 (4): 245 - 271.
152. Piegorsch Walter W. (1990). Fisher's contributions to genetics and heredity, with special emphasis on the Gregor Mendel controversy. *Biometrics*. 46 (4): 915 - 924.
153. Phillips Catherine T. a Johnston Carol E. (2008). Geographical divergence of acoustic signals in *Cyprinella galactura*, the Whitetail Shiner (Cyprinidae). *Animal Behaviour*. 75 (2): 617 - 626.
154. Phillips Catherine T. a Johnston Carol E. (2009). Evolution of acoustic signals in *Cyprinella*: degree of similarity in sister species. *Journal of Fish Biology*. 74 (1): 120 - 132.
155. Podos J. a Warren Paige S. (2007). The evolution of geographic variation in birdsong. V: Brockmann H. J., Roper T. J., Naguib M., Wynne Edwards K. E., Barnard C. a Mitani J. *Advances in the Study of Behavior*. 37: 403 - 458.
156. Podos J., Lahti David C. a Moseley Dana L. (2009). Vocal Performance and Sensorimotor Learning in Songbirds. V: Naguib M., Zuberbuhler K., Clayton N. S. a Janik V. M. (eds). *Advances in the Study of Behavior*. 40: 159 - 195.
157. Price Jordan J. a Lanyon Scott M. (2002). Reconstructing the evolution of complex bird song in the Oropendolas. *Evolution*. 56 (7): 1514 - 1529.
158. Pröhl H., Koshy Regina A., Mueller U., Rand A. Stanley a Ryan Michael J. (2006). Geographic variation of genetic and behavioral traits in northern and southern Túngara frogs. *Evolution*. 60 (8): 1669 - 1679.

159. Pröhl H., Hagemann S., Karsch J. a Höbel G. (2007). Geographic variation in male sexual signals in Strawberry Poison frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology*. 113 (9): 825 - 837.
160. Ptacek Margaret B., Gerhardt H. C. a Sage R. D. (1994). Speciation by polyploidy in treefrogs: multiple origins of the tetraploid, *Hyla versicolor*. *Evolution*. 48 (3): 898 - 908.
161. Ptacek Margaret B. (2000). The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *Behavioural Processes*. 51 (1-3): 111 - 134.
162. Qvarnström A., Haavie J., Sæther S. A., Eriksson D. a Pärt T. (2006). Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology*. 19 (4): 1202 - 1209.
163. Rabin Lawrence A. a Greene Correigh M. (2002). Changes to acoustic communication systems in human-altered environments. *Journal of Comparative Psychology*. 116 (2): 137 - 141.
164. Rheindt Frank E., Norman Janette A. a Christidis L. (2008). DNA evidence shows vocalizations to be a better indicator of taxonomic limits than plumage patterns in *Zimmerius* tyrant-flycatchers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48 (1): 150 - 156.
165. Rice Aaron N. a Bass Andrew H. (2009). Novel vocal repertoire and paired swimbladders of the Three-spined toadfish, *Batrachomoeus trispinosus*: insights into the diversity of the Batrachoididae. *The Journal of Experimental Biology*. 212 (9): 1377 - 1391.
166. Ritchie Michael G. a Kyriacou Charalambos P. (1994). Genetic variability of courtship song in a population of *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*. 48 (2): 425 - 434.
167. Robillard T. a Desutter-Grandcolas L. (2004). High-frequency calling in *Eneopterinae* crickets (Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae): adaptive radiation revealed by phylogenetic analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*. 83 (4): 577 - 584.
168. Robillard T., Höbel G. a Gerhardt Carl H. (2006). Evolution of advertisement signals in North American hylid frogs: vocalizations as end-products of calling behavior. *Cladistics*. 22 (6): 533 - 545.
169. Roff Derek A., Mousseau Timothy A. a Howard Daniel J. (1999). Variation in genetic architecture of calling song among populations of *Allonemobius socius*, *A. fasciatus*, and a hybrid population: drift or selection? *Evolution*. 53 (1): 216 - 224.
170. Ron Santiago R., Toral E., Rivera M. a Terán-Valdez A. (2010). A new species of *Engystomops* (Anura: Leiuperidae) from southwestern Ecuador. *Zootaxa*. 26 (6): 25 - 49.
171. Rosenthal Gil G. a Ryan Michael J. (2000). Visual and acoustic communication in non-human animals: a comparison. *Journal of Biosciences*. 25 (3): 285 - 290.
172. Ruegg K., Slabbekoorn H., Clegg S. a Smith T. B. (2006). Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *Molecular Ecology*. 15 (11): 3147 - 3156.
173. Ryan Michael J. a Brenowitz Eliot A. (1985). The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*. 126 (1): 87 - 100.
174. Ryan Michael J. a Wilczynski W. (1988). Coevolution of sender and receiver: effect on local mate preference in cricket frogs. *Science, New Series*. 240 (4860): 1786 - 1788.
175. Ryan Michael J. a Wilczynski W. (1991). Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a Cricket frog (*Acris crepitans*, *Hylidae*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 44 (3): 249 - 271.

176. Ryan Michael J. a Rand S. (1999). Phylogenetic interference and the evolution of communication in Túngara frogs. V: Hauser Marc D. a Konishi M. (eds). The design of animal communication. Massachusetts Institute of Technology Press, Boston, MA, 535 - 557.
177. Seddon N., Merrill Richard M. a Tobias Joseph A. (2008). Sexually selected traits predict patterns of species richness in a diverse clade of suboscine birds. *American Naturalist*. 171 (5): 620 - 631.
178. Seneviratne Sampath S., Jones Ian L. a Miller Edward H. (2009). Vocal repertoires of auklets (Alcidae: Aethiini): structural organization and categorization. *The Wilson Journal of Ornithology*. 121 (3): 568 - 584.
179. Senter P. (2008). Homology between and antiquity of stereotyped communicatory behaviors of crocodylians. *Journal of Herpetology*. 42 (2): 354 - 360.
180. Seyfarth Robert M. a Cheney Dorothy L. (2010). Production, usage, and comprehension in animal vocalization. *Brain a Language*. 115 (1): 92 - 100.
181. Soha Jill A., Nelson Douglas A. a Parker Patricia G. (2004). Genetic analysis of song dialect populations in Puget Sound white-crowned sparrows. *Behavioral Ecology*. 15 (4): 636 - 646.
182. Soltis J., Leighty, Katherine A., Wesolek Christina M. a Savage A. (2009). The expression of affect in African elephant (*Loxodonta africana*) rumble vocalizations. *Journal of Comparative Psychology*. 123 (2): 222 - 225.
183. Stumpner A. a von Helversen D. (2001). Evolution and function of auditory systems in insects. *Naturwissenschaften*. 88 (4): 159 - 170.
184. Tazzyman Samuel J. a Iwasa Y. (2009). Sexual selection can increase the effect of random genetic drift- a quantitative genetic model of polymorphism in *Oophaga pumilio*, the Strawberry Poison-dart frog. *Evolution*. 64 (6): 1719 - 1728.
185. Templeton Alan R. (2008). The reality and importance of founder speciation in evolution. *BioEssays*. 30 (5): 470 - 479.
186. Tinghitella R. M., Zuk M., Beveridge M. a Simmons L. W. (2011). Island hopping introduces Polynesian field crickets to novel environments, genetic bottlenecks and rapid evolution. *Journal of Evolutionary Biology*. 24 (6): 1199 - 1211.
187. Tobias Joseph A. a Seddon N. (2009). Signal design and perception in *Hypocnemis antbirds*: evidence for convergent evolution via social selection. *Evolution*. 63 (12): 3168 - 3189.
188. Tobias Joseph A., Aben J., Brumfield Robb T., Derryberry Elizabeth P., Halfwerk W., Slabbekoorn H. a Seddon N. (2010). Song divergence by sensory drive in amazonian birds. *Evolution*. 64 (10): 2820 - 2839.
189. Todt D. a Naguib M. (2000). Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. V: Slater P. J. B., Rosenblatt J. S., Snowdon C. T. a Roper T. J. (eds). *Advances in the Study of behaviour*. 29: 247 - 296.
190. Tyack Peter L. (2008). Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of vocal learning in mammals. *Journal of Comparative Psychology*. 122 (3): 319 - 331.
191. Valone Thomas J. (2007). From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62 (1): 1 - 14.

192. van Opzeeland I., van Parijs S., Bornemann H., Frickenhaus S., Kindermann L., Klinck H., Plötz J. a Boebel O. (2010). Acoustic ecology of Antarctic pinnipeds. *Marine Ecology-Progress Series*. 414: 267 - 291.
193. Vences M., Andreone F., Glaw F. a Randrianirina Jasmin E. (2003). Molecular and bioacoustic divergence in *Mantidactylus granulatus* and *M. zavona n.sp.* (Anura: Mantellidae): bearings for the biogeography of northern Madagascar. *African Zoology*. 38 (1): 67 - 78.
194. Vincent Crystal M. a Bertram Susan M. (2010). Reproductive compensation: A Review of the *Gryllus spp.*—*Ormia ochracea* host-parasitoid system. *Journal of Insect Behavior*. 23 (5): 340 - 347.
195. Widemo F. a Sæther Stein A. (1999). Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution*. 14 (1): 26 - 31.
196. Wheelwright N. T. a Mauck R. A. (1998). Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah Sparrows. *Ecology*. 79 (3): 755 - 767.
197. White M. E. (1996). *After the Greening: The browning of Australia*. Kangaroo Press, Kenthurst, NSW, Australia, 288 stran.
198. Wollenberg Katharina C., Glaw F., Meyer A. a Vences M. (2007). Molecular phylogeny of Malagasy reed frogs, *Heterixalus*, and the relative performance of bioacoustics and color-patterns for resolving their systematics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 45 (1): 14 - 22.
199. Wright S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 16: 97 - 159.
200. Wycherley J., Doran S. a Beebee Trevor J. C. (2002). Male advertisement call characters as phylogeographical indicators in European water frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*. 77 (3): 355 - 365.
201. Yoshino H., Armstrong Kyle N., Izawa M., Yokoyama J. a Kawata M. (2008). Genetic and acoustic population structuring in the Okinawa least horseshoe bat: are intercolony acoustic differences maintained by vertical maternal transmission?. *Molecular Ecology*. 17 (23): 4978 - 4991.
202. Zimmermann E., Vorobieva E., Wrogemann D. a Hafen T. (2000). Use of vocal fingerprinting for specific discrimination of Gray (*Microcebus murinus*) and Rufous mouse lemurs (*Microcebus rufus*). *International Journal of Primatology*. 21 (5): 837 - 852.
203. Zuk M., Rotenberry John T. a Tinghitella Robin M. (2006). Silent night: adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters*. 2 (4): 521 - 524.

PŘÍLOHY

OBSAH

Příloha č. 1

- tab. I - 1: spektrální akustické parametry a faktory na ně působící, využití parametrů pro mapování fylogeneze 35 - 37

- tab. I - 2: časové akustické parametry a faktory na ně působící, využití parametrů pro mapování fylogeneze 38

Příloha č. 2 - spektrogramové znázornění vybraných akustických parametrů 39