

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

**Vlastnosti zpěvu ovlivňující reprodukční úspěšnost
samců u pěvců**

**Associations of song characteristics and
reproduction success in males of passerines**

(literární rešerše)



Zuzana Šebelíková

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.
Konzultant: RNDr. Tereza Petrusková Ph.D.

Srpen 2011

ABSTRAKT

Samčí zpěvy podléhají dvěma hlavním selekčním tlakům. Jeden ze strany samic (intersexuální tlak) v podobě samičí volby partnera a preference konkrétních samčích znaků. Druhým je tlak tvořený samci (intrasexuální), kteří vzájemně soupeří o zdroje a teritoria. Vokální projevy ptáků zahrnují nejrůznější zvuky od jednoduchých volání až po složité komplexní zpěvy. Ty jsou výsadou samců v období hnízdní sezóny a jsou považovány za měřítko samčí kvality, indikátor samčího reprodukčního úspěchu a předmět preference samic. Lze rozlišit kvalitativní (obsáhlost repertoáru, kvalita předvedení, zvláštní slabiky) a kvantitativní (délka zpěvu, doba strávená zpěvem, rychlost zpěvu a střídání mezi jednotlivými typy) složky komplexity zpěvu. Samice při výběru budoucího partnera hodnotí kvalitu samce a jím nabízené výhody. Mezi přímé výhody patří např. kvalitní rodičovská péče nebo dostatek potravních zdrojů v teritoriu. Tyto zisky zvyšují i reprodukční úspěch a fitness samice. Nepřímé výhody samec nabízí v podobě kvalitní genetické výbavy, která může mít vliv na kondici a životnost mláďat. Zpěv není jediným znakem samce, který hraje roli při samičí volbě. Samice mohou preferovat více atributů, které jí poskytnou dostatečnou informaci o kvalitě samce. Patří mezi ně například věk, fyzické parametry samce nebo vlastnosti teritoria. S různými parametry zpěvu mohou souviset i některé důsledky vyplývající z volby partnera jako je např. sociální status samce polygynie a extrapárová paternita. Vhodným modelovým organismem pro výzkum samičí volby, kvality zpěvu a reprodukčního úspěchu je např. rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*).

KLÍČOVÁ SLOVA:

Reprodukční úspěšnost, ptačí zpěv, samičí volba, sexuální selekce, velikost repertoáru, sexy syllables, kvalita, polygynie, kvalita teritoria, rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*)

ABSTRACT

Male songs are subject to two main selective pressures. One of the females (intersexual pressure) in the form of the female partner choices and preferences of specific male characters. The second pressure is made up of males (intrasexual), who are each competing for resources and territory. Vocal manifestations of birds include a variety of sounds ranging from simple to complex call complex songs. These are the prerogative of males during the nesting season and are considered a measure of male quality, an indicator of male reproductive success and female preference item. Can be distinguished quality (repertoire size, quality of presentation, special syllables) and quantitative (length of song, time spent singing, singing and speed of switching between different types of) components of song complexity. Females in the selection of future partners evaluate the quality of a male and it offered benefits. Among the direct benefits include high-quality parental care or sufficient food resources in the territory. These gains and increase the reproductive success and female fitness. Indirect benefits offered in the form of male genetic quality, which may affect offspring fitness and life. Singing is not the only male character that plays a role in female choice. Females may prefer more attributes that give it sufficient information about male quality. These include age, physical characteristics or properties of male territories. With different parameters may be related to singing and some consequences arising from the choice of a partner such as social status of male polygyny and extrapair paternity. A suitable model organism for research on female choice, quality of song and reproductive success is the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*).

KEY WORDS:

Reproductive success, bird song, female choice, sexual selection, repertoire size, sexy syllables, male quality, polygyny, territory quality, Great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*)

OBSAH

ÚVOD.....	5
1. CHARAKTERISTIKY ZPĚVU OVLIVŇUJÍCÍ SAMIČÍ PREFERENCI.....	7
1.1. Výběr partnera.....	7
1.2. Parametry zpěvu.....	8
1.2.1. <i>Struktura zpěvu</i>	8
1.2.2. <i>Velikost repertoáru a komplexita zpěvu</i>	9
1.2.3. <i>Délka a rychlost zpěvu</i>	11
1.2.4. <i>Verzatilita a střídání slabik</i>	14
1.2.5. <i>Speciální struktury zpěvu</i>	15
1.2.6. <i>Sdílení zpěvu</i>	20
2. DALŠÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PREFERENCE SAMIC A JEJICH SOUVISLOSTI SZPĚVEM	22
2.1. Teritorium.....	22
2.2. Ostatní vlastnosti samce.....	24
2.2.1. <i>Věk</i>	24
2.2.2. <i>Fyzické parametry samce</i>	26
3. DŮSLEDKY SAMIČÍ PREFERENCE PRO UČITÉ ZNAKY ZPĚVU.....	26
3.1. Polygynie.....	27
3.2. Extrapárová paternita.....	27
3.3. Rodičovská péče a vlastnosti mlád'at.....	28
4. RÁKOSNÍK VELKÝ (<i>Acrocephalus arundinaceus</i>)- modelový druh pro studium zpěvu, sociálních systémů a samičí volby partnera.....	30
4.1. Struktura zpěvu.....	31
4.2. Změny ve zpěvech rákosníka velkého.....	32
4.3. Filopatrie a lokální dialekt.....	33
4.4. Význam zpěvu při výběru partnera u rákosníka velkého.....	33
4.5. zpěv a extrapárová paternita.....	35
4.6. Polygynie.....	35
4.7. Zpěv a věk.....	35
ZÁVĚR.....	36
POUŽITÁ LITERATURA.....	38

ÚVOD

Ptačí zpěv patří společně s letem a stavbou hnízd mezi vlastnosti ptáků, které fascinovaly lidstvo od pradávna. Je to způsob komunikace, kterým se ptáci dorozumívají jak v rámci druhu, tak mezidruhově. Ptáci používají různá vokální vyjádření od jednoduchých zvuků v podobě volání (varování, vábení aj.), až po složité variabilní zpěvy, které produkují během hnízdní sezóny (Catchpole a Slater 2008). U všech druhů pěvců rozeznáváme individuální projev a soubor různých typů zpěvu. Proč někteří pěvci začali používat složité zpěvy, když ostatním stačí daleko jednodušší a málo rozdílné signály je předmětem diskuzí. Možným vysvětlením je, že složité repertoáry vznikly jako odpověď na sexuální selekci vynucenou samičím výběrem partnera (Searcy a Yasukawa 1996, Collins 2004). Druhou důležitou silou, která může samčí zpěv formovat je intrasexuální tlak způsobený jinými samci při kompetici o samice či teritoria. Tyto komplexní zpěvy jsou většinou výhradou samců. Výjimkou jsou např. tropické druhy ptáků, u kterých samice zpívají stejně jako samci po celý rok (např. Langmore 1998).

U pěvců existuje souvislost mezi sezónní produkcí zpěvu, osídlováním teritorií a zaujetím partnerky při samičí volbě. Z toho plynou teorie, že zpěv má dvě hlavní funkce: být atraktivní pro samici při volbě partnera a ubránit teritorium (Catchpole a Slater 2008). Druhý teritoriální význam může probíhat jak na úrovni vnitrodruhové, tak i mezidruhové. Samci pomocí zpěvu dávají na vědomí, že teritorium je již obsazeno a vymezují je a hájí vůči svým sokům (Kroodsma a Byers 1991).

Zpěv produkují samci běžně v průběhu hnízdní sezóny, která v temperátní zóně nastává v jarním období. Většina samců po spárování utichá a věnuje se společně se samicí péči o mláďata. Na některých druzích ptáků bylo ovšem prokázáno, že vrchol samčího zpěvu je vyšší později v sezóně a koreluje s obdobím, kdy samec stráží svou partnerku před mimopárovými kopulacemi od jiných samců (Hiett a Catchpole 1982, Moller 1988). Jiné studie zase dokazují, že samci po experimentálním odstranění samice z jejich teritoria opět své repertoáry výrazně zvyšují (např. Catchpole 1973, Krebs a kol. 1981). Některé druhy jako např. rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*) zpívají ve svých afrických zimovištích i mimo hnízdní období (Kelsey 1989). Je to zřejmě způsobeno tím, že zde samci brání svá potravní teritoria.

Ptačí zpěv přitahuje pozornost člověka od nepaměti, ale samotný výzkum ptačího zpěvu a jeho jednotlivých komponent je záležitost poměrně nová. Dříve mohly posloužit

k výzkumu ptačího zpěvu pouze vlastní smysly člověka, což neumožňuje bližší náhled na strukturu zpěvu, funkci zpěvu aj. Již D. Barrington v 18. století (Barrington 1775, podle Catchpole a Slater 2008) odhalil učení zpěvu u ptáků. Pozoroval, že americký druh stehlíka (*Spinus tristis*), kterého choval doma v kleci, začal náhle zpívat stejně jako střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*). Stehlík byl zřejmě po nějakou dobu vystaven zpěvu tohoto druhu a jeho vokální projev se naučil. Dalším dřevní metodu představuje prosté poslouchání. Jen pomocí sluchu se podařilo rozdělit rod budníčků na tři druhy (lesní, větší, menší) pomocí poslechu zpěvu (Catchpole a Slater 1995). Jinou zkoumanou vlastností, kterou mohli dříve pozorovat bez jakékoliv lepší techniky, jsou lokální dialekty. Již Marler (1952) popsal, že ptáci stejného druhu zpívají na různých místech jinak.

Skutečná revoluce přišla v roce 1954, kdy Thorpe poprvé vytvořil pomocí zvukového spektrografu první vizuální zobrazení zpěvu a tím vnesl nový náhled do studia ptačího zpěvu. Díky vynálezu zvukového spektrografu (1950) jsme schopni zobrazit zpěv jako frekvenci zvuku (Khz) za určitý čas (s). Takovéto znázornění zvuku se nazývá sonogram a umožňuje srovnávat rozdíly ve zpěvech jedinců stejného druhu i druhů navzájem. Mezi základní techniky dnešních výzkumů ptačího zpěvu patří pozorování, nahrávání, analyzování a experimenty. Pozorování nám nabízí základní informace o druhu ptáka, jeho teritorialitě, komu je zpěv určen, zdali přestane zpívat po spárování atd. Informace o těchto vlastnostech můžeme získat právě i ze starších prací. To pomáhá stanovit počáteční hypotézy, bez kterých nelze následně provádět analýzy a experimenty. V současné době spousta pokusů využívá trvalého záznamu zpěvu pomocí audiokazet či digitálních záznamů. Jeho výhodou je okamžitá možnost návratu k různým pasážím, možnost dalších podrobných analýz struktur zpěvu pomocí vhodných programů a využití při realizaci playbackových experimentů, které zkoumají odpovědi jedinců na vokální podněty.

Cílem mé bakalářské práce je podívat se na zpěv, jakožto předmět pohlavního výběru. Podrobně se zaměřím na měřitelné parametry ptačího zpěvu a na jejich možnou hlavní roli při výběru partnera samicemi. V průběhu evoluce dochází k růstu komplexity samčích zpěvů, pro které vzniká samičí preference. Měřítka komplexity jsou hlavně velikost repertoáru, délka přednesu, rychlost přednesu, střídání slabik, zvláštní náročné struktury zpěvu a lokální dialekty. Druhým cílem bude podrobně popsat všechny dostupné informace o souvislosti těchto parametrů zpěvu, samičí volby partnera, reprodukční úspěšnosti a případných jiných dalších vlastností samce či teritoria, které mohou volbu partnera ovlivnit. Závěr textu věnuji modelovému druhu pro výzkum zpěvu, sociálním systémů a reprodukční úspěšnosti rákosníku velkého, předmětu mé diplomové práce.

1. CHARAKTERISTIKY ZPĚVU OVLIVŇUJÍCÍ SAMIČÍ PREFERENCI

1.1. Výběr partnera

Výběr partnera je jen jedním z mnoha faktorů (např. kvalita teritoria, dostupnost potravních zdrojů, hnízdní predace aj.) ovlivňujících celkovou reprodukční úspěšnost jedince. Samice si vybírají partnery na základě druhotných pohlavních znaků. K vysvětlení vzniku této preference bylo vysloveno již mnoho hypotéz, které se vzájemně nevylučují. V tomto textu se omezím pouze na několik nejuznávanějších a experimentálně podložených.

První dvě hypotézy předpokládají výběr samce na základě preference znaků, které indikují jeho kvalitu (podle Flegra 2005). Samice se výběrem budoucího partnera snaží získat co nejvíce výhod a hledá samce, který je schopen nabídnout optimální podmínky k hnízdění v určité sezóně. Hypotéza přímé výhody (Williams 1966, Searcy a Yasukawa 1996) je založena na zlepšení reprodukční úspěšnosti a kondice vyvedených mlád'at v dané hnízdní sezóně. Podílí se na něm např. míra péče o mlád'ata, dostupnost potravy či schopnost vyhnout se hnízdní predaci. Přímo výhodou mohou samicím slibovat i vitálnější samci, u nichž může být větší šance, že budou mít méně parazitů, které by na ni nebo potomky mohli přenést (Flegr 2005).

Hypotéza dobrých genů (Fisher 1958, podle Flegra) nabízí vysvětlení preference pomocí výhod nepřímo ovlivňujících samičí reprodukční úspěšnost (*fitness*). Znaky, které odrážejí "dobré geny", jsou takové, jež signalizují kvalitu samce prostřednictvím právě jeho genů, a které se později projeví v genetické výbavě mlád'at. Ta mohou být díky tomu favorizována v přírodním (větší životaschopnost) či pohlavním (atraktivita pro samice) výběru (Hamilton a Zuk 1982, Kodrickbrown a Brown 1984). Součástí modelu je rovněž předpoklad, že takové znaky odrážející dobré geny jsou nákladné a nesnadno falzifikovatelné.

Na předpokladu, že je znak věrohodný (tzv. *honest signal*), protože je nákladný (Grafen 1990, Johnstone a Grafen 1993), je založená rovněž hypotéza handicapů (Zahavi 1977). Předpokládá, že pro samici může být výhodné vybírat si samce nějakým způsobem handicapované, přičemž handicapem nemusí být pouze samotný druhotný pohlavní znak, jenž samci znesnadňuje přežití (např. ocasní pera u páva), ale například i stáří jedince (Zahavi

1975, podle Flegra 2005) nebo náročný zpěv (vysoká rychlost, široký frekvenční rozsah), kde se dostává do konfliktu precizní provedení zpěvu s morfologickými a fyzickými schopnostmi samce (viz Kap. 1.2.5.).

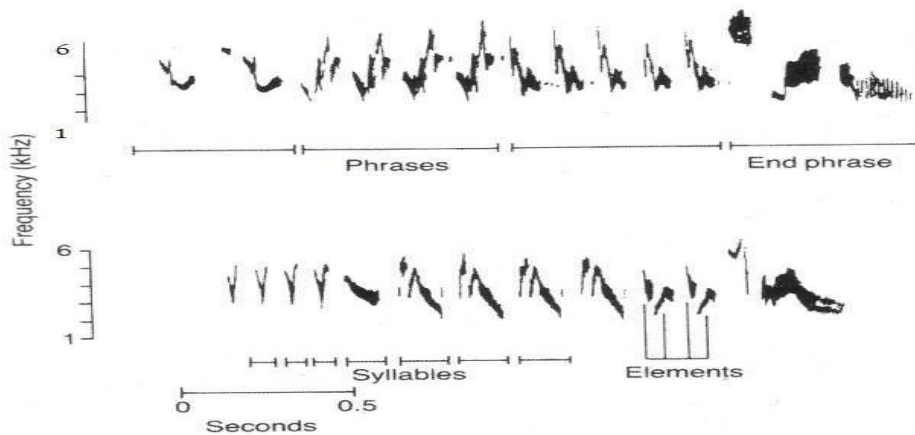
Poslední hypotéza, kterou zmíním, je založena na modelu ubíhající selekce (Fisher 1958, podle Flegra). Předpokládá, že preferovaným znakem se může stát náhodou jakýkoliv libovolný znak. Samci s takovým znakem mají později zákonitě i více potomků a znak se šíří v populaci. Zároveň s ním se však šíří i gen pro preferenci tohoto znaku samicemi a dochází k jeho fixaci v populaci (Fisher 1958, podle Flegra 2005). Tímto modelem by mohla být vysvětlena např. komplexita zpěvu u mnoha druhů ptáků (Nowicki a Searcy 2005).

Právě zpěv představuje jeden ze znaků selektovaných pohlavním výběrem a je považován za předmět samičí volby partnera (Catchpole a Slater 1995, Searcy a Yasukawa, 1996, Kroodsma a Byers 1991). Preference pro zpěv se u samic pravděpodobně vyvinula díky přímým i nepřímým výhodám, které samice získá párováním se samcem majícím určité vlastnosti zpěvu (Andersson, 1994, Kirkpatrick and Ryan 1991). Teprve v poslední době se ovšem daří identifikovat konkrétní prvky zpěvu, které jsou samicemi preferovány a které nabízí dostatečnou informaci o kvalitách potenciačního partnera. Podle mnoha terénních výzkumů a laboratorních experimentů to jsou např. velikost repertoáru, délka zpěvu a rychlost zpěvu (Catchpole 1983), precizní provedení prvků (Vallet a Kreutzer 1995) a lokální dialekty (Baker 1983). Relativně neprozkoumaným aspektem zpěvu je schopnost produkovat energeticky náročné elementy zpěvu. Těmito parametry zpěvu se budu podrobně zabývat v následujících podkapitolách.

1.2. Parametry zpěvu

1.2.1. Struktura zpěvu

Většina ptáků, především pěvců, používá více verzí zpěvu, které jedinci během přednesu často opakují či naopak bohatě kombinují. Vznikají tak různé repertoáry vypovídající o variabilitě a komplexitě jednotlivých zpěvů. Samotné zpěvy se dají rozdělit na typy zpěvů, ty dále na fráze, obsahující navzájem rozdílné úseky zpěvu skládající se ze slabik. Uvnitř slabiky se dají najít ještě menší elementy a noty. Elementem rozumíme nejzákladnější prvek rozeznatelný na sonogramu jako jednoduchá souvislá linie (Obr. 1), (vše podle Catchpole a Slater 2008).



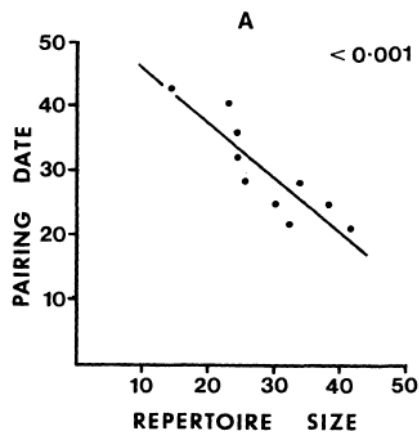
Obr. 1- Jednotlivé složky zpěvu na příkladu pěnkavy obecné (podle Slater a Ince 1979)

1.2.2. Velikost repertoáru (repertoire size) a komplexita zpěvu (complexity of song)

U některých ptáků můžeme pozorovat jen jednoduché vokální projevy složené ze samotných, monotónních a dokola se opakujících zpěvů (např. zebřička pestrá, *Taeniopygia guttata*). Na druhou stranu můžeme u ptáků najít i druhy vykazující ohromné komplexní repertoáry jejich zpěvů. Mezi takové patří např. drozdec mnohohlasý (*Mimus polyglottos*), lyrochvost nádherný (*Menura superba*) nebo evropský slavík (*Luscinia* spp.). Repertoáry většiny druhů ptáků obsahují variabilní zpěvy s rozsahy od několika desítek typů zpěvů až po několik stovek (vše podle Catchpole a Slater 2008). Jednotlivé typy zpěvu se od sebe liší složením (struktura frází a slabik) a časovými parametry (délka, rychlost), (Kunc a kol. 2005). Zdá se, že u mnoha druhů pěvců by to mohla být právě velikost repertoáru, jakožto vlastnost zpěvu, kterou samice preferují (Catchpole 1980, Searcy 1984, Catchpole a kol. 1986, Hasselquist a kol. 1996, Reid a kol. 2004) a která je vhodným měřítkem komplexity (složitosti) samčího zpěvu. Velikost repertoáru (*repertoire size*) udává maximální počet různých elementů nalezených ve všech analyzovaných zpěvech (Rehsteiner a kol. 1998). Mezi další měřítka komplexity zpěvu patří např. verzatilita, rychlost střídání slabik, nebo návaznost komponentů. Složitý komplexní zpěv je považován za energeticky náročný znak a může být tudíž indikátorem samčí kvality (Greigh-Smith 1982). Samičí preference pro samce s takovými repertoáry byla zkoumána jak terénními experimenty, tak pokusy v laboratoři. Ty jsou v mnoha případech jednoznačnější a ukazují, že samice při poslechu zpěvu s větším repertoárem vykazují vyšší úroveň sexuálního vzrušení než při poslechu jednodušších zpěvů. Potvrdil to např. Catchpole a kol. (1986) na rákosníku velkém (*Acrocephalus arundinaceus*), (blíže viz Kap. 4) a Searcy a Marler (1981)

na strnadcí zpěvném (*Melospiza melodia*). Ti ve svém experimentu implantovali samicím v zajetí menší dávky hormonu estradiolu, aby snadněji vykazovaly výzvu ke kopulaci, kterou považovali za měřítko samičí odpovědi na zpěvy samců. Po čtyři dny přehrávali osmi samicím jednoduchý typ zpěvu a pro porovnání úsek složený ze čtyř typů zpěvu a sledovali reakce samic. Pořadí nahrávek bylo pro každou samici a den náhodné. Odpovědi samic byly mnohem vyšší u složitějších zpěvů než u zpěvů jednoduchých.

Výsledky terénních pozorování už nejsou tak jednoznačné. Jasná preference byla objevena u rákosníků rodu *Acrocephalus* (Buchanan a Catchpole 1997, Catchpole 1980, 1986) a u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*), (Mounjoy a Lemon 1996). Catchpole (1980) potvrdil u rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*), že velikost repertoáru u samců koreluje s rychlejším párováním. V terénním experimentu byly zaznamenávány jak data přiletů, tak data párování jednotlivých samců. Tito samci byli zároveň i nahráváni a jejich zpěvy analyzovány, pro zjištění složení jejich repertoáru. V následném pokusu vykazovaly samice, po přehrání zpěvů za pomoci reproduktoru, jasnou preferenci pro samce s většími a složitějšími repertoáry, což dokazuje jejich rychlejší párování se samicemi než u ostatních samců (Obr. 2).



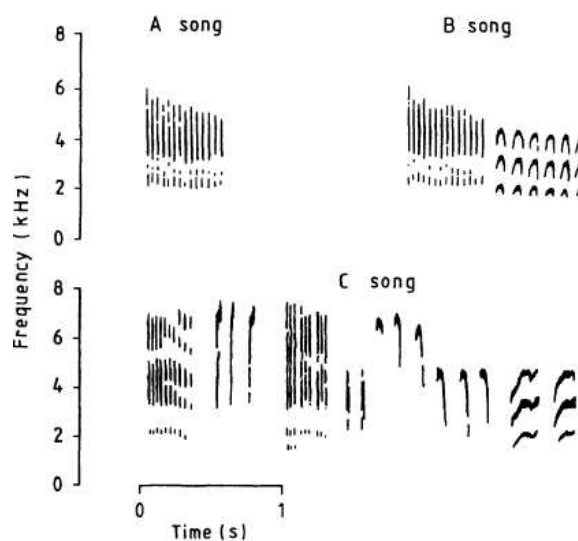
Obr. 2- Závislost doby párování na velikosti repertoáru u rákosníka proužkovaného vyplývající z výsledku pokusu (podle Catchpole 1980).

Velikost repertoáru hraje přímo roli i v reprodukčním úspěchu špačků obecných, kteří mají velmi komplikované zpěvy (Mountjoy a Lemon 1996, Gentner a Hulse 2000). Mountjoy a Lemon (1996) testovali hypotézu, zda si samice vybírají partnera dle rozsahu repertoáru samců nebo spíše kvality jejich teritoria. Dvě skupiny ptáků umístili v krátké době po sobě do provizorních hnízdních teritorií. Poté označili, která byla preferována, a z pozdějších analýz zpěvu vyhodnotili, že samci s rozsáhlými repertoáry neobsazovali nutně nejvíce preferovaná teritoria, ale zároveň se tito samci dříve párovali a vykazovali lepší tělesnou zdatnost.

Je však nutné zmínit, že terénní pozorování s sebou nesou určité komplikace. Mezi další faktory, které ovlivňují samičí preferenci, patří např. kvalita teritoria a jiné vlastnosti samce (věk, fyzická kondice, zbarvení). Zřejmě proto u dalších sudovaných druhů nebyla přímá závislost samičí preference na velikosti repertoáru prokázána vůbec (sýkora koňadra (*Parus Major*), (Mc Gregor a kol. 1981), lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*), (Alatalo a kol. 1986), vlhovec mokřadním (*Pseudoleistes guirahuro*), (Searcy 1984), budníček větší (*Phylloscopus trochylus*), (Gil a Slater 2000)) nebo jen v podmínkách, při kterých byly tyto faktory v přírodních podmínkách experimentálně manipulovány (drozdec mnohohlasý (Howard 1974), vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*), (Yasukawa a kol. 1980)). Velikost repertoáru proto nemůžeme považovat za nejlepší měřítko samčího úspěchu (Searcy 1992a).

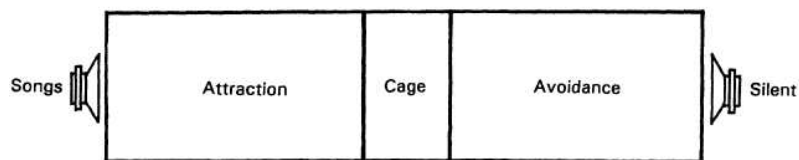
1.2.3. Délka (length) a rychlost (rate) zpěvu

Velikost repertoáru není zdaleka jediným parametrem zpěvu, který mohou samice u samců hodnotit. Mezi další měřitelné vlastnosti udávající komplexitu zpěvu a samčí kvalitu patří např. délka zpěvu, rychlost jeho přednesu a celková doba strávená zpěvem. Nottebohm v roce 1972 v jeho eseji **The Origins of Vocal Learning** napsal, že na zpěv můžeme nahlížet jako na každou jinou samčí ozdobu, jako je dlouhý ocas či pestré zbarvení. Mnoho druhů pěvců má ve svém repertoáru několik typů zpěvu. Tyto zpěvy se mohou vzájemně lišit funkcí, ale i strukturou a délkou. Např. u rákosníka ostřicového (*Acrocephalus paludicola*) byly nalezeny tři druhy zpěvu (A, B, C viz Obr. 3).



Obr. 3- Typy zpěvu rákosníka ostřicového: A je krátký a jednoduchý typ zpěvu obsahující pouze jednu frázi, B je o něco delší typ zpěvu složený z frází dvou a C je nejdelší a nejsložitější typ, který samci přednáší během dvoření samicím (podle Catchpole a Leisler 1989)

Typy A a B byly vyhodnoceny jako krátký a delší teritoriální typ zpěvu používaný samci v interakcích s ostatními samci spojený s agresí a ochranou teritoria (Catchpole a Leisler 1996). Zpěv C byl samci používán jen spontánně při interakci se samicí a mohl by tedy sloužit k jejímu zaujmutí. Catchpole a Liesler (1996) prováděli svůj výzkum na samicích, které chovali v zajetí a kterým před experimentem implantovali hormon estradiol. Samotný pokus probíhal ve voliére rozdělené centrální klecí na dvě části (Obr. 4). Samice se v centrální kleci mohla rozhodnout, jestli zvolí vstup do pravé klece, kde z reproduktoru zněl samčí zpěv nebo do levé, kde bylo ticho. Samicím byly pouštěny všechny tři druhy zpěvu náhodně a pro kontrolu i střídavě z obou stran. Z výsledků je patrné, že pokud hrál z reproduktoru typ zpěvu C, tak samice vykazovaly vysoký zájem, který byl posuzován na základě trvání a rozsahu jejich odpovědí.



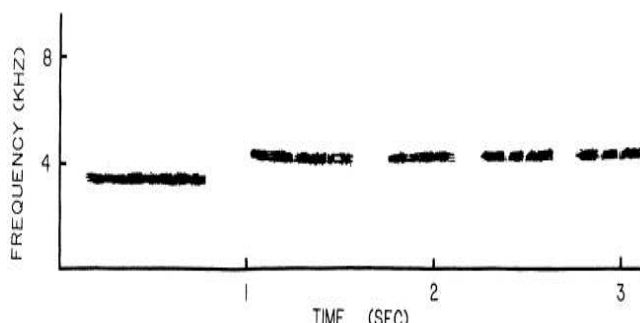
Obr. 4- Zobrazení pokusné voliéry při experimentu se samicemi rákosníka ostřicového. Prostřední centrální klec rozděljuje voliéru na pravou část s tichým reproduktorem a levou část, ve které je pouštěn zpěv samce (podle Catchpole a Liesler 1989)

Velmi podobný experiment provedl na zebříčkách pestrých Neubauer (1999). Ten v laboratorních podmínkách prokázal preferenci samic pro čtyřikrát delší zpěv, než jsou normální samci schopni vyprodukovat.

V obou pokusech je tedy délkou myšlena doba přednesu jednoho typu zpěvu bez přerušení. Může existovat ale i jiné vyjádření délky zpěvu, které popisuje celková doba strávená zpěvem. Příkladem může být parazitická vdovka atlásek malý (*Vidua chalybeata*), (Payna a Payna 1977). Samci tohoto druhu soupeří o samice v lekových teritoriích (samci mají svá teritoria v jednom společném území, kde se předvádí samicím), přičemž samice před spárováním jednotlivé samce postupně obchází a vybírá si mezi nimi dle určitých znaků. Autoři při pozorování prokázali, že u samic byli úspěšnější ti samci, kteří během hodiny zazpívali častěji a trávili tedy zpěvem delší dobu.

S délkou zpěvu je úzce spojen další parametr zpěvu a tím je rychlost předvedení zpěvu nebo jeho části. Laboratorní experiment u strnadce korunkatého (*Zonotrichia albicollis*), (Wasserman a Cigliano 1991) prokázal nejen samičí preferenci pro delší zpěvy, ale dokonce rychlost zpěvu byla kvalitnějším ukazatelem samičí preference. Nespárování samci strnadce začínají zpívat častěji na začátku hnízdní sezóny a na konec jednotlivých frází přidávají tzv.

ztrojené noty (Wasserman 1977). Typický zpěv tohoto druhu se skládá z jedné až pěti slabik (v dlouhých zpěvech se jich může objevit až devět). Za první slabikou většinou následuje série o něco vyšších not (Obr. 5). Jednotlivé typy zpěvu se od sebe liší délkou, díky přidávání slabik či rychlostí přednesu.



Obr. 5- Typický zpěv strnadce korunkatého. Za první slabikou následuje série několika dalších o něco vyšších. Při experimentu byly přehrávány tyto pětislabikové zpěvy a dvouslabikové zpěvy složené z prvních dvou slabik (podle Wasserman a Cigliano 1991)

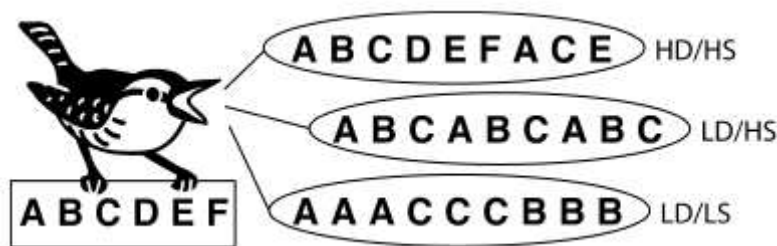
Pokus se skládal ze dvou samostatných experimentů. Při obou byl samicím dodán hormon estradiol pro zvýraznění samičí odpovědi. V prvním byly samicím v plexisklové kleci přehrávány dva druhy zpěvu (pětislabičný a dvojslabičný) po dobu dvanácti minut. Pokus trval dva dny a každý den vyslechly samice jeden typ zpěvu, kdy pořadí bylo určeno náhodně, a ukázky byly přehrávané s rychlostí 4 zpěvy za minutu. Druhý test byl velmi podobný, jen byla pozměněna rychlost přehrávaných zpěvů (dvojslabičný byl přehráván s rychlostí 10 zpěvů za minutu a pětislabičný 4 za minutu) a vyměněn vzorek ptáků. Měřítkem samičí odpovědi je zde i ve většině podobných experimentů tzv. CSD (*Copulation solicitation display*). Tento výraz popisuje postoj a soubor chování samice, která je ochotna se pářit. Typický projev je: třepetání křídel, prohýbání v zádech, ocas kolmo nahoru, zvedání hlavy a zobáku a odhalování kloakální oblasti. Výsledky prvního testu ukazují jasnou preferenci samic pro delší zpěvy. Ve druhém tomu bylo naopak a samice ve většině případů projevovaly větší zájem o dvouslabičné zpěvy zopakované vícekrát za minutu. Pokud by rychlost předvedení samice nezajímala, zřejmě by měly vyjít stejné výsledky jako v pokusu prvním. Tím autoři potvrdili funkci zpěvu, jakožto předmětu samičí selekce a vyjasnili samčí chování tohoto druhu před pářením (přidávání slabik do zpěvu a častější zpívání).

Tyto dva parametry zpěvu byly měřeny při mnoha experimentech. Přímou samičí preferenci pro délku či rychlost, jakožto parametry zpěvu, potvrdili i např. Hoi-Leitner a kol. (1995) u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*), Catchpole a kol. (1986) na rákosníku velkém,

Lambrechts a Dhondt (1986) na sýkoře koňadře a MartõAn-Vivaldi a kol. (1999) u dudka chocholatého (*Upupa epops*).

1.2.4. *Verzatility a střídání slabik (syllable switching)*

Komplexitu neboli složitost repertoáru, pro kterou evidentně samice vykazují preferenci a kterou samci zvyšují i při interakci s ostatními samci (Vehrencamp 2000), můžeme měřit velikostí repertoáru, ale i např. pomocí verzatility (všestrannosti). Tu můžeme charakterizovat jako množství typů zpěvu a počet jejich opakování v rámci provedení. Existují dva druhy verzatility. Prvním je verzatilita uvnitř jednoho typu zpěvu (*within-song versatility*), která udává právě komplexitu zpěvu. Druhý je verzatilita mezi typy zpěvu (*between-song versatility*), udávající rychlost přechodu z jednoho typu zpěvu na druhý (*switching rate*). Schopnost samce přepínat z jednoho typu zpěvu na druhý je měřitelná i v rámci jednoho typu zpěvu či fráze. Lze tedy pozorovat, jak rychle samci přechází ze slabiky na slabiku (*syllable switching*). U samců s vyšší verzatilitou uvnitř zpěvu bude pravděpodobně více docházet ke střídání mezi jednotlivými typy zpěvu v průběhu přednesu (vše Botero a Vehrencamp 2007). Jednotlivé druhy ptáků můžeme proto rozdělit na druhy se zpěvy s vysokou verzatilitou (*immediately versatile*), které jsou charakterizovány rychlým střídáním různých typů zpěvu či slabik za sebou (ABCDBDAC) a které mají typicky rozsáhlé repertoáry. Druhou skupinu tvoří druhy s postupnou verzatilitou (*eventually versatile*), kde jsou jednotlivé typy zpěvu či slabik zopakovány několikrát dokola než pták přepne na jiný typ (AAABBBCCC) a třetí tvoří druhy s malou variabilitou zpěvu zpívající jeden typ zpěvu stále dokola (AAAAA). Rychlost střídání slabik a verzatilita se může samozřejmě měřit i vnitrodruhově na jednotlivých samcích, kteří mění repertoáry a rychlost střídání zpěvu při námluvách (D'Agincourt a Falls 1983), po ukončení inkubace (Horn a Falls 1991) nebo v souvislosti s agresí v rámci samčí kompetice (Kramer a kol. 1985), (Obr. 6).



Obr. 6- Ukázka variability typu zpěvů a rychlosti zpěvů v rámci jednoho samce. HD- velká variabilita typů zpěvu, LD- nízká variabilita typů zpěvu, HS- vysoká rychlost střídání typů zpěvu, LS- nízká rychlost střídání typů zpěvu (podle Molles 2006)

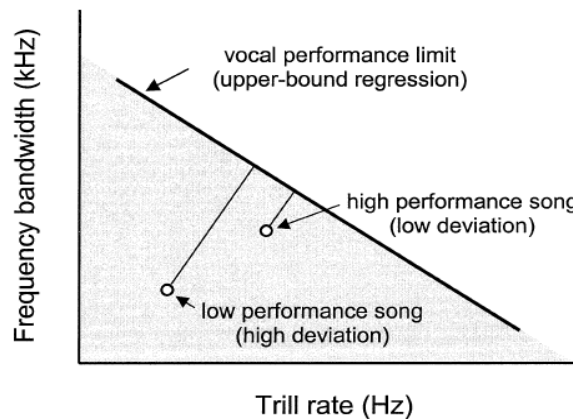
Konkrétní příklad uvedu na bobolincích kanadských (*Dolichonyx oryzivoms*) což je druh, u kterého byla pozorována modifikace a rozšiřování zpěvu při kontaktu se samicí (Ammer a Capp 1999). Zpěv bobolinků zahrnuje pouze dva typy zpěvu - α a β (Avery a Oring 1977, Wittenberger 1983). Ty se v dané populaci liší sekvencí úvodních slabik. Protože samci bobolinků zpívají často tyto úvodní zpěvy s odlišnou délkou, rozhodli se Ammer a Capp (1999) klasifikovat každou variantu jako samostatný typ zpěvu. Testovali samce, které náhodně umísťovali do klecí se samcem ve svatebním šatu, se samicí pro kontrolu i do prázdné klece. Samec představoval vetřelce a samice potenciálního hnízdního partnera. Ke každému stimulu byl teritoriální samec vpuštěn na jeden den a byly pozorovány a zaznamenány jeho veškeré vokální projevy. Pro všechny samce byl v rámci každé části pokusu vypočten speciální index verzatility daný počtem variant zpěvu a opakování variant v průběhu pokusu. Samci zpívali rychleji a nejvíce modifikovali zpěv při pokusu se samicí, méně se samcem a vůbec v kontrolní kleci.

Vysoká verzatilita v předvedení zpěvu opět může samicí nabídnout věrohodnou informaci o kvalitě či zkušenostech samce a dokazuje evoluční selekci určitých parametrů zpěvu vlivem samičích preferencí (Catchpole 1996).

1.2.5. Speciální struktury zpěvu

Tzv. sexy syllables mohou být částí frází nebo slabiky, které jsou pro samice zajímavější než ostatní části zpěvu samce. Souvisí tedy zřejmě těsněji s výběrem partnera a případně i reprodukčním úspěchem než jiné části zpěvu. Samice díky nim mohou získat objektivní informace o kvalitě samce. Základním principem je, že takový znak, který má být věrohodným ukazatelem samčí kvality (*honest signal*), by měl být energeticky náročný a nesnadno falzifikovatelný (Grafen, 1990, Johnstone a Grafen 1993). Jednou z vlastností zpěvu, která může potencionálně odrážet skutečnou kondici samce je schopnost produkovat náročné zpěvy (Goller a Suthers 1996, Vallet a Kreutzer 1995, Dračgaňoiu a kol. 2002). U samců strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*) jde např. o trylky, což jsou vícetónové frekvenčně modulované slabiky s vysokou mírou opakování (Ballentine a kol. 2004). Pro tvorbu takového trylku je potřebná koordinace syringiální a respirační aktivity v průběhu zpěvu s pohyby vokálního traktu a pohyby zobáku, které dynamicky modifikují rezonanci (Podos, 1997, Goller a Suthers 1996). Vzniká zde kompromis (*trade off*) mezi rychlostí jakou je pták schopen střídát slabiky v trylku (*trill rate*) a velikostí frekvenčního rozsahu každé

opakované slabiky (*frequency bandwidth*), (Podos, 1997). Pohyby ptačího zobáku při produkci zpěvu mohou ukazovat, že pták trylkující pomalu (s pomalým opakováním slabik) je schopen tvořit slabiky mající široký frekvenční rozsah. S větší rychlostí opakování slabik, se frekvenční rozsah naopak zužuje. Z toho je patrné, že existují určité hranice, udávající maximální hodnoty provedení daného prvku zpěvu (Obr. 7).



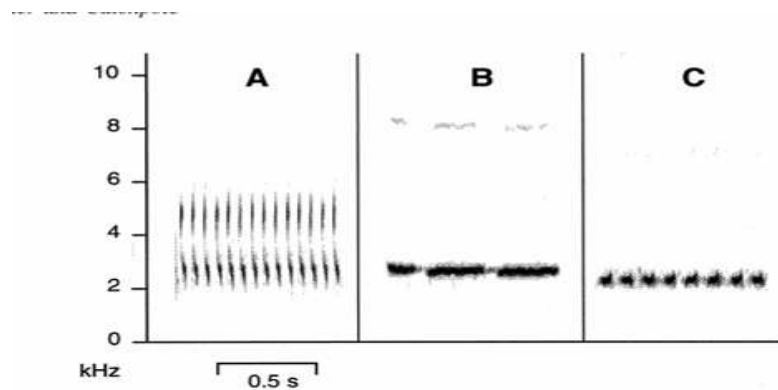
Obr. 7- Prostorové zobrazení trylky pomocí frekvenčního rozsahu (*frequency bandwidth*, osa Y) a rychlosti jeho opakování (*trill rate*, osa X). Šedý prostor zobrazuje oblast, ve které je zpěv normálně produkován a diagonála představuje hranici provedení zpěvu. Zde je viditelné trade off mezi rychlostí a frekvenčním rozsahem. S rostoucí rychlostí trylky se snižuje frekvenční rozsah a naopak. Prázdné kroužky zobrazují samce s nízkou kvalitou provedení trylky a tedy velkou odchylkou od limitu a naopak samce s vysokou kvalitou mající odchylku nepatrnou (Podos 1997), (podle Ballentine a kol. 2004)

Omezení mohou záviset např. na pohybu zobáku, jak rychle a jak moc ho jsou ptáci schopni otvírat, aby vznikly potřebné vysoce hodnocené zpěvy (Nowicki a kol., 1992, Podos 1997, Podos a Nowicki 2003). Jiná omezení produkce obtížnějších částí zpěvu jsou hlavně syringiální aktivita, respirační aktivita a pohyby vokálního traktu, který funguje jako filtr při tvorbě zvuku (Suthers a Goller, 1997). Tato fyzikální omezení jsou dobře patrna ze studie, kdy se mladí samci strnadců mokřadního učili zpěvy, které byly upraveny, tak aby obsahovaly trylky obtížnější úrovně, než jsou schopni normální jedinci v populaci vyprodukovat. Samci si tyto zrychlené části zpěvu zapamatovali, ale nebyli schopni je identicky předvést (Podos 1996). Předváděli trylky s pomalejší rychlostí, či vynecháváním slabik nebo i tzv. zlomený syntax, při kterém vydávali jednotlivé slabiky oddělené tichou pomlčkou (Podos 1996). Zde popsané *trade off* však neznamená absolutní limity akustického výkonu v živočišné říši. Spousta zvířat, jako např. netopýři, cvrčci a kolibříci produkují rychlé, širokofrekvenční zvuky, které nepochybně překračují hranice ukázané u pěvců.

V práci Ballentine a kol. (2004) pracovali s trylkami strnadců mokřadních a snažili se testovat hypotézu, že samice si vybírají své partnery na základě kvality vokálního projevu.

Konkrétně, jestli samice strnada mokřadního budou více reagovat na stejné typy zpěvu produkované různými samci, kteří se liší stupněm zdatnosti provedení toho zpěvu. Tento druh pěvce je vhodný pro takový experiment, jelikož jeho zpěv je dobře prozkoumán a je možné určit, který zpěv byl proveden lépe. Nejprve se snažili najít limitující hranici předvedení trylku pro danou populaci a poté vystavili samice různým variantám stejného trylku od různých samců. Ty se značně lišily kvalitou provedení. V populaci docházelo ke sdílení trylků, ale někteří samci zpívali vysoce hodnocené verze – s malou odchylkou od rychlosti a šířky frekvence představující limit a někteří naopak zpívali tentýž zpěv s nízkou kvalitou provedení a s velkou odchylkou. Vokální produkce jednotlivých samců přitom zůstávala pořád na stejné úrovni. Tato studie podporuje existenci limitu předvedení zpěvu na příkladu strnadce mokřadního a dále ukazuje měřitelné rozdíly mezi samci v jejich schopnosti přiblížit se těmto limitům. Samice v pokusu vykazovaly významně větší náklonnost k verzím zpěvu s vysokou kvalitou provedení. To podporuje hypotézu, že samice tohoto druhu si mohou volit budoucí partnery na základě kvality zpěvu, resp. některých jeho elementů. Pokud je vokální projev používán samicemi k posouzení potencionálního partnera, pak očekáváme, že tyto schopnosti by nějakým způsobem měly odpovídat samčí schopnosti poskytnut přímé výhody samici, jako je např. udržení výhodného teritoria nebo poskytovat lepší rodičovskou péči pro mláďata nebo nepřímé výhody ve formě genů, které zvyšují zdatnost potomstva.

Element náročný na produkci, tedy *sexy syllables*, byl nalezen i ve zpěvech kanárů (*Serinus canaria*). Práce Vallet a kol. (1998) a Draigainoiu a kol. (2002) popisují zvláštní element zpěvu, který nazývají A slabikou. Je to stereotypní, krátká, dvousložková slabika, kde každá složka vypadá na sonogramu jako samostatná stopa – Obr. 8A (Vallet a Kretzer 1995). Je charakterizována opět vysokou rychlostí opakování (až 17x/s). Obě složky slabiky se liší ve frekvenčním rozsahu. Horní 3,7-5,8 kHz a spodní 1-3,5 kHz. Produkce této slabiky závisí na precizní souhře syringiálních a dýchacích svalů (Hartley 1990). Kanáři tvoří většinu slabik na levé straně syrinxu (Hartley a Suthers 1990). Produkce složitých struktur potřebuje ale použití obou stran syrinxu, a to brání k doplňování rezervy vzduchu a vzniká konflikt (Goller a Suthers 1997). Pro samce je produkce těchto slabik energeticky náročná a může tedy dokazovat samčí kvality.

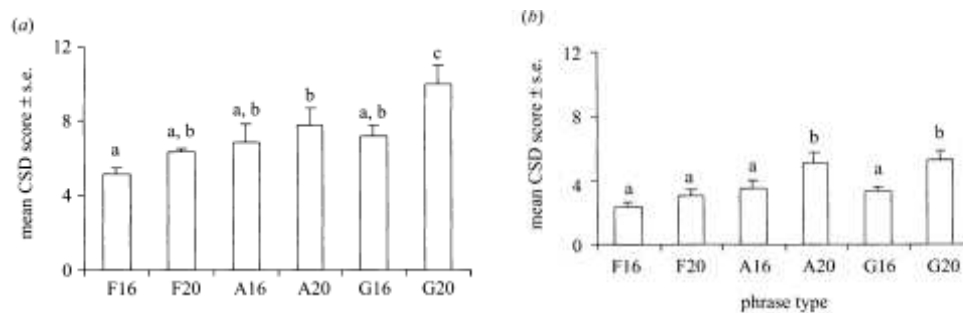


Obr. 8- A slabika, tzv. sexy sylabus, Ba C normální slabiky pro porovnání (podle Leitner a Catchpole 2002)

Vallet a kol. (1997) dokázali důležitost rychlosti, s jakou je A slabika u kanárů opakována. Ze zpěvu osmi samců vyfiltrovali slabiky s rychlým střídáním frekvencí a poté pozorovali odpovědi samic na jejich přehrávání. Pět z osmi těchto frází vzbuzovalo vysoký zájem ze strany samic a tři pak zájem střední, ale pořád větší než kontrolní slabiky F, které měly sníženou rychlost opakování. Autoři dochází k závěru, že identifikovali slabiky, které mohou signalizovat skutečnou samčí kvalitu (*honest signal*).

Funkce frekvenčního rozsahu je zkoumána ve výše zmiňované práci Draigainoiu a kol. (2002) ve které autoři testovali odpovědi samic na širokofrekvenční provedení zpěvu, přičemž byla uměle zvyšována rychlost opakování. Experiment byl prováděn na dvou skupinách samic. Jedna byla chována v izolaci, ta obsahovala samice, které nikdy nepřišly do interakce se samčím zpěvem, a druhá venku ve voliére, kde byly samice, které mohly zpěvy již znát. Hlavním výsledkem bylo, že obě skupiny samic preferovaly nadpřirozené samčí znaky. Izolované samice reagovaly výrazně na frázi G20 (Obr. 9) s širokou frekvencí 6 kHz a uměle zvýšenou rychlostí na 20 slabik za sekundu, což pro kanáří samce není přirozené. Dále autoři pozorovali, že samice reagovaly i na šířku frekvenčního pásma, protože při reprodukci části zpěvu se stejnou rychlostí, ale různým frekvenčním rozsahem, reagovali více na ty s větším frekvenčním rozsahem. A naopak, když zůstala stejná frekvence, ale rozdílné rychlost, reagovali více na větší rychlost. Tyto výsledky jsou opět v souladu se Zahaviho hypotézou tzv. čestného signálu (*honest signal*). Samice ve voliére odpovídaly nejsilněji na fráze A (4 kHz) a G (6 kHz) produkované s vysokou rychlostí (20 slabik za sekundu). Při srovnání obou skupin, byly reakce izolovaných samic dvojnásobné a samice ve voliére častěji reagovali na frázi A20. Vysvětlením může být fakt, že takovou frázi mohly slyšet v přírodě od samců, zatímco izolované samice slyšely zpěv samců poprvé a proto reagovaly více na nepřirozené

části zpěvu. Ostatní fráze, které mohly samice slyšet již dříve, nezbudily ohlasy v podstatě žádné.

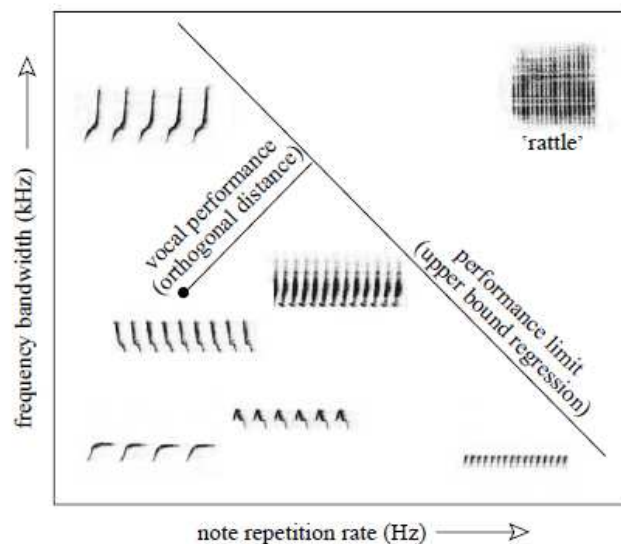


Obr. 9- a) Odpovědi jednotlivých samic na přehrávané zpěvy samců. A) izolovaná populace samic b) samice chované ve voliére. Na obrázku jsou zobrazeny jednotlivé slabiky, které vykazovaly různé samičí reakce v podobě tzv. CSD, což označuje soubor chování samice ochotné se pářit (podle Draizainoiu et al. 2002).

Podobně mohou fungovat i tzv. snarr fráze ve zpěvu lindušek horských (*Anthus spinoletta*), (Rehsteiner a kol. 1998). Jedná se o silně zvučný, skřehotavý a pronikavý element s širokým frekvenčním rozsahem. Zpěvy jednotlivých samců se liší dle počtu těchto frází ve zpěvech. Z výsledků Rehsteiner a kol. (2002) vyplývá, že samci s vyšším počtem těchto elementů se častěji párovali se samicemi a byli v lepší fyzické kondici. Podle výsledků studie ovšem tato fráze nijak neodráží věk samce, velikost jeho teritoria, kvalitu teritoria vzhledem k potravě ani rodičovské chování samce. Proto se zdá vysoký partnerský úspěch samců s vysokým počtem „snarrů“ být výsledkem aktivní samičí volby vysoce kvalitního samce, který zpívá tyto náročné slabiky.

Speciální struktury zpěvu nemusí obsahovat pouze informace o samčích kvalitách určené výhradně samicím. Mohou obsahovat i důležité informace pro ostatní samce. Některé práce zmiňují, že strukturální vlastnosti zpěvu jsou používány samci k hodnocení rivalů. Například výrazné nízké frekvence prvků ve zpěvu (tzv. harsh note), jsou dávány do souvislosti s většími tělesnými rozměry a kondicí a mohou ukazovat schopnost obrany a boje (ten Cate a kol. 2002). Opakující se nota, často v podobě trylky je u některých druhů pěvců ukazatelem agresivity a dominance (Lambrechts a Dhondt 1986). Produkce fyzicky náročného zpěvu tak může reflektovat samčí kvalitu při teritoriálním konfliktu (Suthers a Goller 1997, Gil a Gahr 2002). Samci produkující zpěvy blízké limitám provedení mohou být samci vnímáni jako větší hrozba. Dobrým příkladem je střízlík páskovaný (*Thryothorus pleurostictus*), u kterého byly prokázány reakce ostatních samců na kvalitu provedení trylek (Illes a kol. 2006). Trylky u střízlíka jsou tvořeny zřejmě jinak než např. u strnadců popsaných výše. Tvorba trylky nevzniká v obou částech syrinxu naráz, ale plynule přechází z jedné strany na druhou. Takováto struktura je velmi obtížná na provedení s vysokou úrovní

jak frekvenčního rozsahu, tak rychlosti. Trylky střízlíků jsou i mnohem hlasitější než u strnadců (90-95 dB oproti 5-10 dB z jednoho metru), (Trillo a Vehrencamp 2005). Střízlíci navíc ještě produkují chřestivou (*rattle*) frázi složenou z opakování jednotky s maximální rychlostí a frekvenčním rozsahem mnohdy větším než trylky. Tyto typy zpěvů souvisí s agresí (Trillo a Vehrencamp 2005) a zřejmě jsou tvořeny jinak než trylky. Samci střízlíků podle výsledků experimentu Illese a kol. (2006) rozlišují mezi vysokým a nízkým provedením trylků (Obr. 10). Při pokusu bylo pro samce větší hrozbou rychlejší trylkování z reproduktoru oproti pomalejšímu. Na rychlejší trylky většina samců reagovala rychleji a agresivněji. Pokud samci nedokázali odpovědět kvalitněji (rychlý trylek), trávili u playbacku s agresivnějším typem zpěvu daleko méně času.



Obr. 10- Prostorové zobrazení typů zpěvu střízlíka páskovaného. Z obrázku jsou patrné frekvenční rozsahy a rychlost opakování jednotlivých trylků, z čehož můžeme za pomoci udané limity provedení zpěvu pozorovat trylky vyšší i nižší kvality (podle Illes 2006).

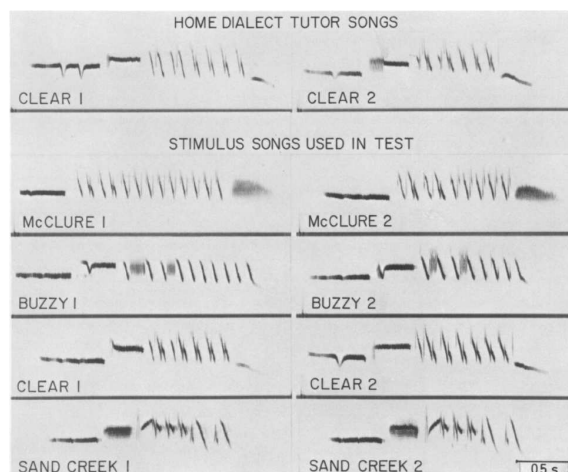
Informace kódované ve zpěvu tedy nesou výhody pro obě pohlaví. Samec se vyhne střetu s kvalitnějším sokem či sousedem a samice může zredukovat náklady na hledání vhodného partnera a může vybrat takového jedince, který zvýší její fitness jako partner či jako samec pro extrapárové kopulace (Anderson 1994).

1.2.6. Sdílení zpěvu

Mezi další parametry zpěvu patří i tzv. sdílení zpěvu a lokální dialekty. Samice mohou totiž vykazovat geograficky specifické preference pro některý parametr zpěvu (Catchpole a Slater 1995, O Loghlen a Rothstein 1995). Samci mnoha druhů pěvců tvoří v rámci jedné populace

tzv. lokální dialekty. Ty jsou založeny na vzájemném sdílení určitého procenta repertoáru s ostatními samci v populaci. Procento sdílených prvků ve zpěvu obvykle klesá se vzdáleností teritorií jednotlivých samců (Wilson a kol. 2000). Rozdíly mezi dialekty a mikroregionální variabilitu zkoumá mnoho detailních studií hlavně na druzích mající jednoduché zpěvy, např. strnavec bělokorunkatý (Slabekoorn a kol. 2003), tyranovec vrbový (*Empidonax traillii*), (Sedgwick 2001) a evropský strnadi, *Emberiza* spp. (Osiejuk a kol. 2003, Rutkowska-Gus a Osiejuk 2004). U druhů se složitějšími a variabilními repertoáry je nutné najít vhodnou úroveň prvků, které chceme ve zpěvech porovnávat (Petrušková 2010). Pro jednodušší repertoáry stačí úroveň typů zpěvu (Osiejuk a kol. 2003), ale pro druhy s většími repertoáry je potřeba sledovat až úroveň jednotlivých not a speciálních slabik (např. Petrušková (2010) na linduškách lesních (*Anthus trivialis*)).

Filopatrickí samci (tedy věrní místu rodiště) mohou mít důležité zkušenosti s místním prostředím a jsou na něj mnohem lépe adaptováni (Nottebohm 1972, Baker a Cunningham 1985). Lokální dialekty tak představují jakýsi identifikační znak, který tuto informaci předá samicím, u kterých vzniká preference lokálních dialektů před dialekty cizími (Searcy 1992a). Tento jev byl zjištěn u mnoha druhů pěvců, často studovaným modelem v tomto ohledu jsou různé druhy strnadů (strnavec bělokorunkatý (Baker 1983), strnad obecný (*Emberiza citrinella*), (Baker a kol. 1987), strnavec mokřadní (Balaban 1988b), strnavec zpěvný (Searcy a kol. 1997)). Lokální dialekty a sdílení repertoáru hraje nemalou roli i v komunikaci mezi samci (identifikace sousedů a nově příchozích soků) a souvisí s agresí a teritorialitou (např. Searcy a kol. 1997).



Obr. 11- Příklad lokálních dialektů u populace strnadce bělokorunkatého (Baker 1983). K experimentu použily 20 samic odebraných z hnízda jako mláďata. Samice byly dva měsíce dvakrát denně po dobu 45 min. vystaveny nahrávce zpěvu dvou samců z jejich rodné populace. Poté byly umístěny do venkovní klece s reproduktorem. Samice byly náhodně rozděleny do skupin, kterým byly pouštěny dva sady zpěvů (své populace a populace cizí). Autoři hodnotili míru CSD (*copulation solicited display*), což vyjadřuje postoj a soubor chování, kterým dává samice najevo zájem o páření. Ve většině příkladů samice reagovaly více a ochotněji na zpěvy s lokálním dialektem. CLEAR- domovská populace samic, McCLURE, BUZZY a SAND CREEK jsou oblasti, kde autoři nahrávali zpěvy z jiných populací (Podle Baker 1983).

2. DALŠÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PREFERENCE SAMIC A JEJICH SOUVISLOSTI SE ZPĚVEM

Zpěv, jakožto druhotný pohlavní znak se v rámci evoluce vyvíjí. Složitý zpěv považujeme za samčí znak vzniklý na základě sexuálního výběru (Collins 2004, Nowicki a Searcy 2005). Přímá samičí preference pro zpěvy samců mající různé vlastnosti a parametry je prokázána hlavně laboratorními experimenty, které se soustředí zejména na parametry zpěvu a zanedbávají či regulují vlastnosti jiných faktorů, které mohou samičí výběr ovlivnit. Jiné ukazatele, podle kterých si samice může vybírat své partery a zvyšovat tím svou fitness i fitness svých mláďat, mnohdy komplikují výsledky terénních studií a potvrzování hypotéz o přímé preferenci samčího zpěvu. Mezi tyto faktory patří hlavně vlastnosti samce, jako je např. věk, zbarvení a fyzické parametry samce, ale i vlastnosti teritoria, které souvisí se zpěvem a reprodukčním úspěchem jedince.

2.1. Teritorium

Teritorium stejně jako zpěv hraje výraznou roli jak ve vztazích samce se samicí, tak i mezi samci navzájem. Teritoriem se nazývá území, které samec po svém přiletu osídí a po celou dobu hnízdní sezóny pečlivě hájí před sousedními samci, vetřelci, ale i predátory. Mnoho druhů pěvců jsou ptáci s teritoriálním chováním a ke komunikaci s ostatními samci používají různé vokální projevy. Ty mohou signalizovat výhrůžku nepříteli, informaci o existenci samce v určitém území nebo varovné signály. Zároveň jsou schopni na základě zpěvu rozlišit sousedního samce a samce úplně cizího. Někteří samci okamžitě používají na takové vetřelce agresivní chování v podobě zkrácení zpěvů a pronásledování po teritoriu (př. rákosník velký (Wegrzyn a kol. 2009)).

Teritorium je ale i místo, kde samice staví svá hnízda, snášejí vejce a pečují o vylíhlá mláďata. Aby mohla získat takové teritorium, které bude obsahovat vhodné místo pro stavbu hnízda, bude dobře skryto před vetřelci a predátory a ve kterém se bude nacházet dostatek potravy, musí si samice vybrat ke kopulaci samce, který jí tyto výhody v rámci teritoria nabídne (Kirkpatrick a Ryan 1991). Proto samice logicky preferují samce s kvalitním teritoriem (Ezaki 1990, Dyrz 1986).

V dřívějších experimentech vědci nebrali v úvahu, že by samice mohla preferovat více signálů najednou. Vždy zkoumali vliv jednoho druhu signálu na samičí preferenci (např. Grafen 1990). Poté několik studií odstartovalo výzkum samičí preference pro více podnětů

najednou (Iwasa a Pomiankowski 1991, Sullivan 1994, Johnstone 1995). Samice nemusí vybírat partnera pouze na základě jednoho faktoru, ale může využívat všechny dostupné informace o kvalitách samce (Buchanan a Catchpole 1997). Tyto hypotézy se začaly aplikovat i v rámci sexuálních znaků jako je právě komplexita zpěvu u ptáků (Searcy a Andersson 1986, Catchpole 1997). Předmětem mnoha diskuzí se stal paralelní vliv teritoria a zpěvu na samičí volbu partnera.

Některé studie uvádí pozitivní souvislosti mezi samičí volbou, kvalitou teritoria a určitou složkou zpěvu. Příkladem může být studie provedená na rákosníku proužkovaném tedy druhu, kde samci v době námluv obhajují teritorium, zpívají intenzivněji a při zpěvu létají. Velikost repertoáru, zpěv v letu a velikost teritoria podrobně zkoumali Buchanan a Catchpole (1997) a zjistili, že všechny tři vlastnosti souvisí s datem párování, tedy měřítkem samičí preference. To, že preference samic závisí na velikosti repertoáru, ukázaly na tomto druhu již dřívější laboratorní i terénní experimenty (Catchpole 1980). Výhodou pro samice může být např. podle Hasselquist a kol. (1996) fakt, že samci s větším repertoárem jsou starší samci s větší životaschopností, kteří šíří své geny populací. Nikdo ovšem zatím nezkoumal význam velikosti repertoáru v kontextu s jinou složkou zpěvu či teritoria. Výsledky ukázaly, že preference pro větší teritoria, s více zdroji potravy, mají vliv na množství produkovaných mláďat a nese materiální výhodu pro samici (Kirkpatrick a Ryan 1991). Dále bylo prokázáno, že zpěv v letu je energeticky náročnější a může tak ukazovat okamžitou samčí kondici (Moller 1991). Samice tak mohou vybírat partnera na základě všech tří vlastností a ze všech budou mít nějaké přímé nebo nepřímé výhody (Buchanan a Catchpole 1997). Podobné výsledky potvrdili Hiebert a kol. (1989) u strnadce zpěvného. Samci, kteří produkovali zpěvy s obsáhlejšími repertoáry, zároveň vlastnili i větší teritoria a vykazovali vyšší roční i celoživotní reprodukční úspěch. Podobných studií je hned několik, zmíním zde ještě např. práce Searcy a Yasukawa (1996) na vlhovci červeném (*Agelaius phoeniceus*) a Greig-Smith (1982) u bramborníčka černohlavého (*Saxicola torquata*). U většiny dalších, hlavně terénních pokusů, kde autoři zkoumají vliv zpěvu na samičí preference, bylo však zjištěno, že zpěvy a repertoáry jsou sice samicemi preferovány, ale pokud přidáme i jiné faktory, jako jsou určité vlastnosti teritoria, tak přímá preference pro zpěv zmizí. Dobrým příkladem je jedna z úplně z prvních terénních prací, která zkoumá roli zpěvu při výběru partnera. Howard (1974) potvrdil, že samci drozdce mnohohlasého se složitějšími repertoáry mají větší úspěch u samic a párují se mnohem rychleji, než ti s repertoáry jednoduššími. Samci s většími repertoáry zároveň drželi kvalitnější teritoria, která samice preferovaly přednostně. Větší repertoáry u nich pravděpodobně slouží primárně ke kompetici mezi samci o teritorium. Podobné výsledky

přináší mnoho dalších prací např. Yasukawa a kol. (1980), Alatalo a kol. (1986) a Krebs a kol. (1981).

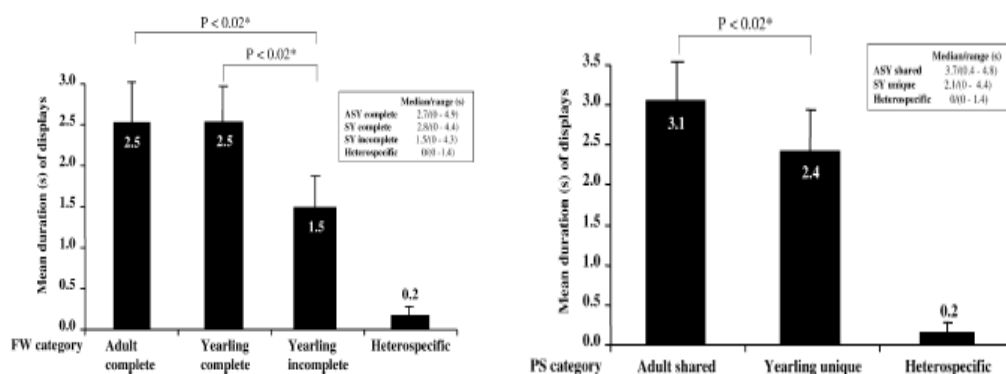
2.2. Ostatní vlastnosti samce

2.2.1. Věk

Kvalita předvedení druhotných pohlavních znaků se u ptáků poměrně často vyvíjí s věkem samce (Andersson 1994). Těmito znaky mohou být např. zvětšující se délka ocasu (pipulka dlouhoocasá (*Chiroxiphia linearit*)) nebo jakýkoliv parametr zpěvu. U několika druhů pěvců bylo vyzkoumáno, že starší samci mají větší repertoáry než samci mladší, kteří v průběhu let své repertoáry obohacují, např. u slavíků obecných (*Luscinia megarhynchos*), (Kiefer a kol. 2006). Tato hypotéza byla potvrzena v mnoha dalších pracích (Nottebohm a Nottebohm 1978, Lampe a Espmark 1994, Mountjoy a Lemon 1995, Hasselquist a kol. 1996). Ale spousta dalších takové rozdíly s věkem vyvrací (např. McGregor et al. 1981, Catchpole 1986) a naopak tvrdí, že samci mnoha druhů ptáků se naučí celý svůj repertoár v počáteční fázi svého života.

Tyto rozdíly výsledků mohou být zapříčiněny rozdílnými metodami výzkumů. Někteří používali tzv. *cross-sectional* metodu, která spočívá v porovnávání parametrů zpěvu na skupině různě starých samců v době trvání pokusu v rámci části roku. Druhou používanou metodou je tzv. *longitudinal* metoda, kdy je pozorována skupina stejně starých jedinců po několik let. Rozdíly výsledků vedou autory ke kombinaci obou metod (Gil et al. 2000). Ti se ve své práci zaměřili na jednu anglickou populaci budníčka většího. Pro experiment použili různě staré samce, u kterých díky barevnému značení v průběhu let stáří znali. První skupinou byli jednoletí samci hnízdící poprvé. Druhou samci dvouletí a třetí samci starší než dva roky, která obsahovala i samce různého stáří. Od každého samce nahráli 15 nahrávek zpěvu, na kterých měřili dva druhy vlastností zpěvu. První skupinou byla jednotlivá měřítka komplexity ptačího zpěvu (počet typů zpěvů nebo slabik, délka, rychlost, rozdílnost zpěvu nebo slabik, verzatilita, doba mezer mezi typy zpěvu) a druhá obsahovala výsledky z podrobné analýzy ohledně organizace zpěvu každého samce. Tyto dva sety dat podrobili oběma typům výše popsaných analýz, ze kterých vyplývá souvislost věku a zpěvu u dvou skupin. Repertoáry dvouletých samců byly větší než u samců jednoletých. U obou se projevila i tendence zvyšovat verzatilitu, což dokazuje zvyšování komplexity zpěvu s věkem. Liší se ale v prezentaci rychlosti předvedení, kdy *longitudinal* analýza udává zvýšení od prvního do druhého roku a *cross-sectional* nikoliv, což předchozí potvrzené hypotézy částečně zamítá.

Zpěv je signál založený na kvalitě předvedení (Podos 1997), kde úroveň provedení zpěvu souvisí s kvalitou jedince (ten Cate a kol. 2002, Byers 2007, Janicke a kol. 2007). Pokud se kvalita zpěvu zlepšuje s věkem, zlepšuje se i celková kvalita samce s věkem a proto, se mohou starší samci stát předmětem preference samic. Svazkem se starším samcem mohou samice získat přímé výhody jako je např. větší míra rodičovské péče (Searcy 1982) a kvalitnější obrana před predátory (Alatalo a kol. 1986) nebo výhody genetické v podobě dědičné dlouhověkosti (Trivers 1972). Navíc starší samci mohou mít daleko více zkušeností, což může souviset s teritorialitou a pomáhat vyřadit ze hry o lepší teritoria mladší protivníky (de Kort a kol. 2009). Příkladem pro samičí preferenci starších samců je např. vlvhovec hnědý (*Molothus ater*), který patří do skupiny několika druhů, u kterých byla potvrzena přímá samičí preference pro samčí vokální projev jak v laboratorních (West a kol. 1981, 1998), tak terénních (O’loghlan a Rothstein 1995) podmínkách. Již dříve u nich bylo prokázáno, že repertoáry jednoletých a víceletých samců se liší (O’ loghlen 1995). Mladí samci od starších většinou kopírují hvízdavé složky zpěvu (*whistles*) v letu a několik typů zpěvu v klidu, to podle lokálního dialektu populace (O’ loghlen 1995). Dříve bylo též dokázáno, že samice preferují samce s lokálním dialektem populace, ve které se narodili (O’ loghlan a Rothstein 1995). V této studii se soustředili hlavně na zpěv a stáří samce. Od různě starých samců v populaci autoři pořídili nahrávky dvou typů zpěvu (*whistles* a *perched songs*). Pro srovnání přidali i zpěvy jiných druhů. Tyto nahrávky byly postupně přehrávány samicím a veškeré jejich reakce spojené se sexuálním chováním byly zaznamenávány. Výsledky experimentu jsou znázorněny v obrázku (Obr. 12) a potvrzují hypotézu, že samice používá rozdíly v repertoárech jednotlivých věkových skupin k výběru budoucího partnera.



Obr. 12- Důkaz preference starších samců vlvhovce hnědohlavého na základě velikosti repertoáru pomocí dvou typů zpěvu. Vlevo- porovnání odpovědí samic na tzv whistle zpěv, který samci produkují v letu. Samice vykazují větší preference pro kompletní zpěvy dospělých samců. Vpravo- preference pro zpěv dospělých samců produkovaný v klidu. Jedná se o repertoáry sdílené v rámci populace. U obou pokusů byl přidán pro kontrolu náhodně vybraný heterospecifický zpěv, který nevzbuzoval zvláštní pozornost samic. (podle Ologhlen a Rothstein 2002).

2.2.2. Fyzické parametry samce

Dalšími znaky samce, které mohou ovlivnit preferenci samic a tím i celkový reprodukční úspěch samce jsou fyzické parametry a jeho kondice. Dobrou kondici samců předvádí samicím např. speciální struktury zpěvu a jejich precizní provedení. Ty jsou pro samce energeticky i fyzicky náročné a souvisí s určitými omezeními provedení zpěvu, které ukazují trade-of mezi rychlostí předvedení a frekvenčním rozsahem (viz Kap. 1.2.5.). Dobrou kondici vykazují i samci, kteří mají kvalitní imunitu, která podle Buchanan a kol. (1999) také souvisí se samičí volbou a zpěvem. Samci v populacích rákosníka proužkovaného, kteří byli parazitováni jednobuněčnými organismy, vykazovali menší repertoáry zpěvu a kondici.

Mezi fyzické parametry samce patří např. velikost těla, váha, délka křídla a délka tarsu. Souvislosti alespoň jednoho měřítka zpěvu s délkou křídel a váhou, objevili Kipper a kol. (2009) u slavíka obecného. U dvaceti stejně starých samců zaznamenali úryvky zpěvů. Jejich parametry poté porovnávali s různými parametry fyzické kondice a jako jediný související prvek se ukázala velikost repertoáru, kdy samci s delšími křídly a větší váhou vlastnili obsáhlejší repertoáry. Další studií je např. Gaelotti a kol. (1997), která dokazuje souvislost samičí preference, zpěvu a velikosti těla samce u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*), nebo totéž je zřejmé práce (Lampe a Estmark 1994) na lejskách černohlavých.

3. DŮSLEDKY SAMIČÍ PREFERENCE PRO UČITÉ ZNAKY ZPĚVU

Výběr vhodného partnera a samičí preference pro určité druhotné pohlavní znaky přináší samicím výhody v podobě co nejkvalitnějších podmínek pro vyvedení a vychování mláďat a svou volbou zvyšuje i vlastní fitness (Hasselquist a kol. 1995a, 1996). Tímto sekundárním znakem může být i ptačí zpěv a z preference pro určité parametry zpěvu mohou plynout různé důsledky. Je to např. polygynie samce (hnízdění s více samicemi v rámci roku), extrapárová paternita a také již zmiňované výhody získané z vlastností samce, jako je lepší míra rodičovské péče nebo nepřímo získané vlastnosti budoucích mláďat přes genetickou výbavu samce (Hamilton a Zuk 1982, Kodrick-Brown a Brown 1984).

3.1. Polygynie

Polygynií nazýváme sociální status samce, při kterém tvoří svazky s více než jednou samicí. Všechny takové samice hnízdí uvnitř jeho teritoria (Dyrzc 1977, Catchpole 1983). Samec se většinou podílí na péči o mláďata samice primární, což je samice, která se objevila v jeho teritoriu jako první. Další samice musí často spoléhat samy na sebe, ale teritoria polygynních samců bývají kvalitní a obsahují dostatečné množství zdrojů potravy. Aby byli tito samci preferováni, musí mít dostatečné kvality, poskytovat určité výhody (viz Kap. 3. 3.) a předat informaci o svých kvalitách samicím. Druhotné pohlavní znaky se u samců vyvíjí v rámci evoluce na základě selekce, proto by mohla být dostatečná informace o kvalitách samce ukryta ve větší variabilitě zpěvu, kterou u polygynních samců pozorujeme.

Takovým velmi polygynním a prozkoumaným druhem ptáka je vlhovec červenokřídlý. Yasukawa (1981) zjistil, že velikost repertoáru polygynních samců nepřímo koreluje s počty samic (tzv. *harem size*). Polygynie je velmi rozšířena a prozkoumána i u rákosníka velkého o kterém pojednává celá další kapitola

3.2. Extrapárová paternita

Většina samic najde před začátkem hnízdní sezóny svého stálého partnera, kterého v průběhu sezóny nemění. Tento samec pro ně představuje jistotu zázemí, obrany před predátory a rodičovskou péči (Hasselquist a kol. 1996), což všechno souvisí s vysokou produkcí mláďat (Bench 1993, Bych a Hasselquist 1991). U některých samic se ukázalo, že i přes všechny tyto výhody a jistoty, kopulují s jinými nespárovanými samci a v jejich snůškách se líhnou mimopárová mláďata. Důvody, proč samice kopulují se samci, kteří jí nepomáhají pečovat o mláďata, a zároveň mají svého stálého partnera, kterého si vybraly samy je předmětem stovek recentních prací (Hasselquist a Bench 1996). Z některých vyplývá, že mimopárový partner může samicí nabídnout nepřímé genetické výhody v podobě lepší životaschopnosti mláďat (Hamilton a Zuk 1982, Kodrickbrown a Brown 1984) nebo dědičnosti zpěvu (Weatherhead a Robertson 1979). Právě zpěvem by se samice mohly řídit při výběru mimopárových samců, jelikož u některých druhů byly prokázány spojitosti mezi parametry zpěvu a extrapárovými samci. U sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) je to například délka jednotlivých zpěvů. Reprodukčně úspěšní jsou extrapároví samci, kteří mají ve svých repertoárech dlouhé typy zpěvů, které produkují časně z rána (Kempnaers a kol. 1997). U samců vlhovce červenokřídlého je s preferencí extrapárových samců spojen větší repertoár a rychlé střídání typů zpěvu (Searcy 1988).

Na základě kvality repertoáru si vybírají mimopárové samce i samice budníčka temného (*Phylloscopus fuscatu*s), (Forstmeier a kol. 2002) nebo lesňáčka žlutotemenného (*Dendroica pensylvanica*), (Byers 2007). Uplatňování preference pro složitější repertoáry zejména u mimopárových samců je jedním z možných vysvětlení rozdílu mezi laboratorními a terénními výsledky výzkumu souvislostí mezi repertoáry a samičí preferencí (Searcy 1992a). Důkazy pro toto tvrzení byly objeveny u rákosníka velkého, kde stálí partneři mají chudší repertoáry než extrapároví samci (viz kap. 4.), (Hasselquist a kol. 1996).

Existují i práce, které souvislosti mezi zpěvem a mimopárovou paternitou vyvrací (Garamszegi a Moller 2002). Např. Marshall a kol. (2007), ukázali, že samice rákosníka prouzkouvaného si vybírají pro extrapárové kopulace samce, kteří mají daleko menší repertoáry než jejich vlastní stálý partner. Ukazuje to výběr sociálního partnera na základě velikosti repertoáru. Ve své práci nabízí hned několik vysvětlení. Prvním je, že samice vybírají svého sociálního partnera na základě fenotypové kvality, který jí poskytuje přímé výhody (Buchanan a kol. 1999). Tito samci po spárování přestávají zpívat a samici se naskytuje volba pro extrapárovou kopulaci. Jiné vysvětlení je, že samice čeká od každého samce rozdílné výhody. Samci s delšími repertoáry jsou zdravější a více se starají o mladé (Buchanan a kol. 1999), zatímco extrapároví samci se o ně nestarají (Buchanan a Catchpole 2000b), takže nemůže dojít ke stejnému důvodu preference jako u stálého partnera. Nedávná zjištění potvrzují růst repertoáru s věkem (Nicholson a kol. unpublished data), čili samice by mohly naprosto úmyslně s extrapárovými samci mladými, jakožto potenciálními partnery do budoucna a získat tak genetický materiál od mladého samce. Jako poslední variantu připouští možnost častého střídání samců ještě před nalezením toho pravého s rozsáhlým repertoárem. Takové chování samic ale nebylo nikdy pozorováno.

3.3. Rodičovská péče a vlastnosti mlád'at

Samice hledá takového samce, který jí bude schopen nabídnout kvalitní podmínky pro hnízdění a úspěšné vyvedení mlád'at a tím zároveň zvýšit nepřímo i její fitness. Sekundární pohlavní znaky samce jsou hlavním indikátorem samčí kvality a vyvíjí se na základě selekčního tlaku ze strany samic. Interakcí se samcem s určitými druhotnými pohlavními znaky (Kirkpatrick a Ryan 1991, Andersson 1994), jako je např. zpěv (Catchpole a Slater 2008), získává samice potenciální v přímé (materiální) a (nepřímé) genetické výhody.

Mezi materiální výhody patří hlavně míra rodičovské péče (Hoelzer 1989), kterou samec dokáže investovat do svých mlád'at a napomáhá zvyšovat pravděpodobnost jejich

přežití (Mock a Fujioka 1990). Tento fakt byl experimentálně testován u rákosníka proužkovaného, u kterého se vyskytují většinou monogamní vztahy, a samice je v podstatě závislá na pomoci samce. Duckworth (1992) experimentálně odstraňoval samce a sledoval reakce samic. Ty zvyšovaly svou parentální péči jako kompenzaci na nedostatek samčí péče a přesto mláďata hladověla a nepřežila.

Jak jsem již popsala v předešlé kapitole, tak tuto vlastnost poskytovat péči o mláďata postrádají extrapároví samci, ale naopak je očekávána od partnerů stálých. U těch byly, mezi jednotlivými druhy pěvců, vyzkoumány podobné vlastnosti zpěvu, které mohou dokazovat volbu partnera právě na základě zpěvu. Buchanan a Catchpole (1999) ukazují např. ve studii na rákosníku proužkovaném obsáhlejší repertoáry u samců, kteří vykazují vyšší míru rodičovské péče, než samci s repertoáry chudšími. Jak velikost repertoáru, tak rodičovská péče v této studii pozitivně koreluje s váhou mláďat zisky. Tento pokus probíhal po dobu dvou let a výsledky byly potvrzeny jen v jednom roce. Možnou příčinou je pokles velikosti repertoáru v druhém roce pokusu nebo rozdílná míra rodičovské péče v jednotlivých letech. Jako další vysvětlení nabízí autoři rozdílné počty jedinců v populaci v jednom roce, kdy byly zdroje potravy daleko menší a kompetice o ně větší.

Podobně u populace bramborníčka černohlavého bylo objeveno, že samci s vyšší rychlostí předvedení jednotlivých typů zpěvu mají tendenci vkládat více úsilí do krmení mláďat (Greigh-Smith 1982). V této práci autor nastínil i možné úskalí primární preference zpěvu. Konečné výsledky ukázaly možnost hlavní preference pro kvalitu teritorií (viz Kap. 1.2.2.). Teritorium je velmi důležitý prvek při volbě partnera, protože obsahuje důležité zdroje potravy pro mláďata a samec tedy poskytuje lepší rodičovskou péči (Kirkpatrick a Ryan 1991). Sekundární samice rákosníků velkých musí zvládnout krmit svá mláďata samy, jelikož samec se po snesení vajec touto samicí vrací k samici primární a věnuje rodičovskou péči jí. Sekundární samice by proto mohly primárně preferovat teritorium před vlastnostmi zpěvu Catchpole (1995). Proto opět nemůžeme s jistotou tvrdit, že vlastnosti zpěvu přímo ovlivňují samičí preferenci a reprodukční úspěšnost samců.

Mezi nepřímé výhody získané v podobě tzv. dobrých genů od preferovaného samce (Zahavi 1977) patří lepší přežívání mláďat (do prvního hnízdění nebo celoživotní životnost), produkce těžších mláďat, dědičnost zpěvu aj. Ty získává samice hlavně při kopulacích s extrapárovými partnery, kteří jí nejsou schopni nabídnout výhody přímé, jako jsou vlastnosti teritoria a rodičovská péče (viz extrapárová paternita). Tyto výhody ve spojitosti s extrapárovou paternitou budou podrobně probrány v následující kapitole pojednávající o modelovém druhu pro studium souvislostí mezi zpěvem a samičí preferencí.

4. RÁKOSNÍK VELKÝ (*Acrocephalus arundinaceus*)- modelový druh pro studium zpěvu, sociálních systémů a samičí volby partnera

Ve své diplomové práci se budu věnovat hlavně zpěvu a studiu jednotlivých měřitelných parametrů rákosníka velkého, modelového druhu vhodného pro zkoumání funkce zpěvu, teritoriality a sociálních systémů u pěvců. Zpěv je dobře prozkoumán, není složitý, je dobře zaznamatelný a slyšitelný a byla u něho prokázána preference pro určité složky zpěvu, polygynie i mimopárová paternita.

Rákosník velký přilétá na hnízdiště od poloviny dubna a do zimovišť v subsaharské Africe odlétá již koncem července (Procházka a kol. 2008). Obývá mokřiny kolem rybníků a řek, kde preferuje ve vodě rostoucí vysokostébelné rákosiny. V České republice hnízdí na celém území státu zejména v nižších polohách do 500 m n. m., hojnější je v rozsáhlejších rybníčních oblastech např. na Jižní Moravě (Šťastný a kol. 2006).

Rákosník velký je dobře rozeznatelný od jiných druhů rákosníků svým typickým zpěvem, samci zpívají většinou na vyvýšených místech např. stéble rákosu nebo ve větvích stromů. V porostech rákosu je lze poměrně snadno při teritoriálních projevech pozorovat, většinou zaujmají při zpěvu typický postoj (Obr. 13).



Obr. 13- Typický postoj rákosníka velkého při zpěvu (podle <http://www.wmap.cz/opk/ptaci/ptak/ptak77.htm>)

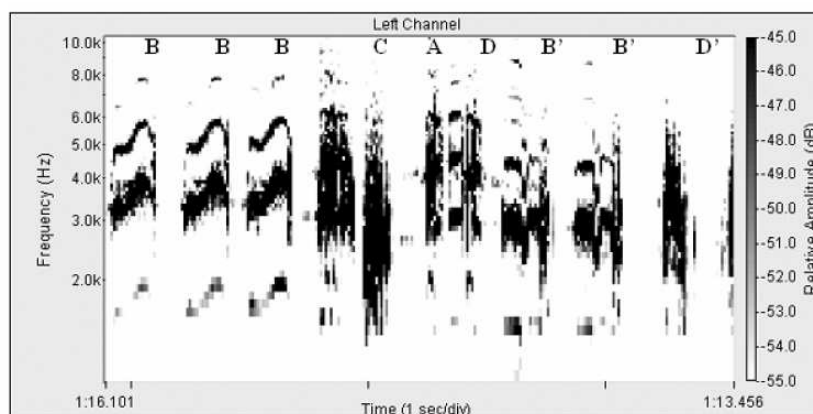
Samci rákosníků přilétají na hnízdiště o něco dříve než samice a obsazují vhodná teritoria. Rákosníci tvoří převážně monogamní páry, kde spárování samci po zahnízdění utichají a pomáhají samici s rodičovskou péčí. Samice staví a vplétají miskovitá hnízda mezi stébla rákosů, většinou těsně nad vodou. Obvyklou snůškou rákosníka velkého je pět vajec, která samice po snesení inkubuje 12 – 15 dní. Občas se vyskytují i samci polygynní, kteří tvoří páry s více samicemi najednou. Ty hnízdí v jeho teritoriu, kde se samec věnuje nejvíce samicí

primární. U rákosníků velkých byla prokázána i mimopárová paternita, při které samice kopulují nejen se svým stálým partnerem, ale i se samci jinými.

4.1. Struktura zpěvu

U rákosníka velkého byly popsány dva typy zpěvu lišící se navzájem strukturou a funkcí (Catchpole 1983). Krátké zpěvy jsou monotónní, často se opakují a jsou tvořeny jen několika slabikami. Jsou používány samci při obraně teritoria a interakci s jinými samci (Catchpole 1983) nebo při obraně samice sedící na vejcích (Bensch a Hasselquist 1992). Dlouhé zpěvy jsou tvořeny krátkými slabikami (stejně jako v krátkých zpěvech) a k nim samci přidávají velmi variabilní a rozmanité motivy. Takto zpívají výhradně nespárovaní samci, jenž se uchází o pozornost samice, nebo samci, kteří jsou polygynní a jejich primární samice právě inkubuje vejce (Bensch a Hasselquist 1991a). Většina monogamních samců přestává zpívat tyto zpěvy ihned po spárování a svůj projev zkracuje (Catchpole 1983).

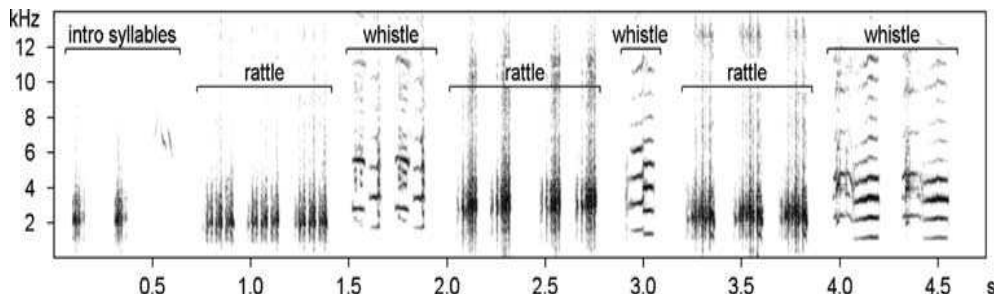
Jednotlivé typy zpěvů jsou tvořeny frázemi a ty pak jednotlivými slabikami. Strukturou a komplexitou zpěvu rákosníka velkého se zabývali např. Konstantin a Zamfirescu (2009). Ti v dlouhých zpěvech tohoto druhu objevili 6 různých typů slabik (Obr. 14) a vysokou variabilitu zpěvu.



Obr. 14- Šest typů slabik uvnitř fráze rákosníka velkého. (podle Konstantin a Zamfirescu 2009).

Wegrzyn a kol. (2009) rozlišili ve zpěvu rákosníka dva základní druhy slabik lišící se strukturou (hvizdy (*whistles*) a drnčení (*rattles*)). Hvizdy jsou obvykle tvořeny dvěma elementy, jež se vyznačují úzkým frekvenčním rozsahem a větším počtem harmonických složek. Drnčení se skládá z mnoha velmi krátkých rychle po sobě jdoucích elementů s širokým frekvenčním rozsahem. (Obr. 15). Zatím není mnoho známo o funkcích těchto dvou

typů slabik, ale podle nejnovějších analýz Wegrzyn a kol. (2010), by *whistles* slabiky mohly souviset s počtem získaných samic (*harem size*) a poskytovat informaci o filopatrii samce. Dále prokázali, že samci zdokonalují provedení *whistles* v následující hnízdní sezóně (délka, konsistence) a že provedení se liší i mezi filopatrickým polygynním samcem, filopatrickým monogamním samcem nespárovaným a samcem cizím.



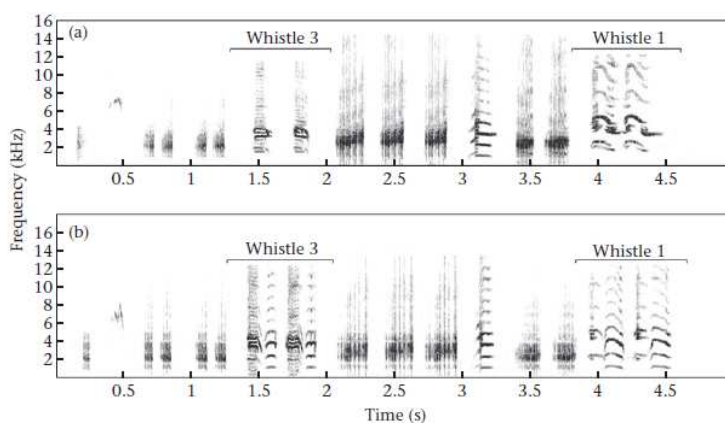
Obr. 15- Ukázka rozdělení zpěvu rákosníka velkého podle Wegrzyn (2009)

4.2. Změny v repertoáru rákosníka velkého

V polské populaci rákosníka velkého vědci zkoumali proměny samčího repertoáru v průběhu sezóny a v průběhu několika let. Objevili mezisezónní změny ve velikosti repertoáru a kompozice, naopak v průběhu sezóny byly oba parametry stabilní. To může být důkaz kvality samce nebo kvality např. teritoria spojeného se samcem. Mezisezónní variabilita velikosti repertoáru nijak nekorelovala s věkem, což naznačuje, že změny ve velikosti repertoáru jedinců jsou větší mezi sezónami než mezi věkovými skupinami. (ač v jedné sezóně jim vyšla korelace mezi věkem a velikostí repertoáru pozitivní mohou být tyto výsledky dány nepřesnými údaji o věku jednotlivých samců, kteří nebyli všichni kroužkováni jako mlád'ata). Změny ve velikosti repertoáru byly výrazně menší než ve změnách kompozice. Možné důvody vzrůstu velikosti repertoáru mezi sezónami jsou: špatné počasí v dané sezóně nebo cizí samci příchozí do filopatrické populace, kteří přinesou novou slabiku. Na toto téma se u rákosníků ví jen velmi málo. Za rozdílnou kompozici zpěvu mezi sezónami může buď fakt, že samci nesdílejí každý rok stejný repertoár s ostatními samci nebo se každý rok naučí nové fráze a staré slabiky zapomenou, ale to není moc pravděpodobné (vše podle Wegrzyn a kol. 2009).

4.3. Filopatrie a lokální dialekt

U mnoha druhů pěvců sdílí samci repertoáry se svými sousedy (Mc Gregor 1982, Krebs 1989). Wegrzyn a kol. (2009) ukázali, že rákosníci sdílí repertoáry jak se sousedy, tak i se samci ze vzdálenějších teritorií (až 77 % stejných elementů ve zpěvech). Tyto výsledky naznačují existenci lokálních dialektů v populacích rákosníka velkého. Autoři ale nedokázali uspokojivě vysvětlit tak obrovské procento sdílených komponentů i se vzdálenějšími samci. Lokální samci jsou lépe adaptováni na místní prostředí, vědí kde najít potravu, predátory a kvalitní hnízdní místa. Proto u samic vzniká preference pro tyto místní (filopatrické) samce před samci novými. Podle Benche a kol. (1998) mají imigrovaní samci rákosníků kratší zpěvy, nižší reprodukční úspěšnost a celkově menší úspěch u lokálních samic. V otázce dialektů může hrát svou roli i věk samce, ale jen pokud budeme srovnávat samce ze stejné filopatrické populace (Hasselquist 1998). Od staršího samce může mít samice přímé výhody z lepších teritorií, lepší rodičovské péče a obrany před predátory (Alatalo a kol. 1986) a nepřímé v podobě tzv. dobrých genů pro lepší přežívání mláďat (Travers 1972). Pokud ale srovnáme právě příletlého staršího samce s mladším filopatrickým samcem, budou samice dávat přednost samci mladšímu (Wegrzyn a kol. 2010). Informaci o filopatрии samce poskytuje samicím zřejmě *whistles* slabika ve zpěvech samců (Wegrzyn a kol. 2010).



Obr. 16- Srovnání sdílených prvků zpěvu dvou samců rákosníka velkého v populaci. Pořadí *whistles* slabiky udává jeho příslušnost k určité populaci. A) nový samec v populaci B) filopatrický polygynní samec (podle Wegrzyn 2010)

4.4. Význam zpěvu při výběru partnera u rákosníka velkého

Samice rákosníka velkého přilétají do hnízdních areálů o něco později než samci (Procházka 2008). K tomu, aby se mohly usadit a začít budovat hnízdo, musí nejdříve zvolit vhodného partnera. Obvykle nejprve navštěvují více samců a poté se vrací k tomu, jež nabízí optimálnější podmínky k hnízdění a vykazuje znaky, jež samice považují za výhodné. Samice

rákosníků jsou tedy schopny zapamatovat si vlastnosti samců a jejich teritorií, která navštívily (Bensch a Hasselquist 1992). Samci při lákání samice zpívají zpěvy obsahující dlouhé fráze, jejich délka je však individuálně variabilní. Zpívání dlouhých strof vyžaduje obsáhlé repertoáry slabik, přesto dlouhý zpěv nemusí nutně znamenat, že je variabilní. Pokud obsahuje pořad dokola ty samé slabiky, může to být důvod neúspěchu nespárovaných samců, kteří mají zpěvy sice výrazné, dlouhé a hodně slyšitelné, ale pro samice ničím přitažlivé (Ezaki 1987).

U rákosníka velkého je prokázáno, že samice volí své partnery na základě komplexity zpěvu (Catchpole 1986). Nejlepšími měřítky se zdají být právě délka zpěvu, variabilita a velikost repertoáru. Dobrým měřítkem samčí kvality může být i střídání slabik. Zpívání dlouhých strof je energeticky velmi náročné (Hasselquist a Bensch unpublished data, Suthers a Goller 1997) a provedení dlouhých nepřerušovaných strof plných střídání slabik může vést k preferenci těchto znaků samicemi. Je zajímavé, že střídání slabik v německé populaci v letech 1994 a 2000 korelovalo se samčím partnerským úspěchem a velikostí repertoáru nikoliv (Forstmeier a Lieser 2004). Není to však podpořeno daty z jiných paralelních prací. Střídání slabik u jedinců neroste s věkem, ale silně ukazuje samčí životaschopnost, jak zmiňuje Forstmeier a kol. (2005).

Základ výzkumu parametrů samčího zpěvu v souvislosti se samičí volbou a reprodukčním úspěchem položil u tohoto druhu právě Catchpole (1986) svými laboratorními pokusy. Samice vykazovaly mnohem větší sexuální chování při nahrávkách zpěvu od samců s bohatšími repertoáry, kteří mají více různých slabik ve zpěvu. Takovéto laboratorní pokusy s sebou nesou úskalí v podobě zanedbání ostatních možných faktorů, které působí na samici v přírodě jako je např. kvalita teritoria (viz kap. 1). Samičí preference experimentálně testovali i Bensch a Hasselquist (1992). V experimentu použili 13 samic, které před spárováním odvezli úplně na jinou hnízdní lokalitu a pomocí vysílaček sledovali výběr partnerů a teritorií. Všechny samice se usadily pár dní poté, co navštívily teritoria v průměru šesti samců. Byli mezi nimi jak samci zpívající dlouhé zpěvy, tak ti co zpívali zpěvy krátké. Samice jednoznačně preferovaly samce přednášející dlouhé fráze ve zpěvech. Čtyři samice daly dokonce přednost samcům již spárovaným, přestože navštívily teritoria i samců nespárovaných.

Shrnutím tedy je, že samci rákosníků mající větší reprodukční úspěšnost vlastní rozsáhlé variabilní repertoáry. Musíme brát ale na vědomí, že existuje možnost primární preference pro další působící faktorů na volbu samic.

4.5. Zpěv a extrapárová paternita

Samci s delšími zpěvy a většími repertoáry jsou pro samice více atraktivní. Tito samci vykazují větší míru extrapárových kopulací. Studie na švédské populaci rákosníka velkého, která probíhala v letech 1987-1993 ukázala, že genetickými otci extrapárových mlád'at byli sousední samci s teritorií do 120 m, kteří měli ve svých repertoárech delší zpěvy než jejich sociální partner (Hasselquist a kol. 1996). Velikost repertoáru jim pozitivně korelovala i s přežíváním mlád'at a to by mohl být důvod kopulace samic s mimopárovými samci. Naprosto opačný trend objevili Leisler a kol. (1995) v německé populaci, kde genetickým otcem mimopárových mlád'at nebyl žádný ze sousedních samců. Otcovství se podařilo zjistit u dvou samců, což byli samci s teritorií vzdálenými 2 km, ale shodují se v tom, že tito extrapároví samci měli také mnohem rozsáhlejší repertoáry.

4.6. Polygynie

U rákosníka velkého je polygynie poměrně častý jev. Polygynní samci zpívají delší strofy ve zpěvech, mají obsáhlejší repertoáry a zpívají hlasitěji oproti samcům monogamním (Catchpole 1995). Po spárování nesnižují intenzitu zpěvu a pokračují i ve chvíli, kdy jejich primární samice usedne na vejce (Hasselquist a Bensch 1991). U sekundárních samic, které se o svá mlád'ata starají většinou samy, protože samec pomáhá s rodičovskou péčí primární samici, objevili menší míru přežívání mlád'at (Leisler a kol. 1995). Podle Leislera a kol. (1995) jsou nejlepší ukazatele pro polygynii u rákosníka obsáhlost repertoáru, malá agresivita samce a dlouhý pás rákosu v teritoriu.

Catchpolovi naopak vyšlo, že tito polygynní rákosníci, mají zpěvy jednodušší. Tento jev Catchpole vysvětluje tím, že polygynní samci musí obhajovat rozsáhlé teritorium s velkým množstvím potravních zdrojů. Samice zřejmě vybírají samce na základě teritoria, a proto samci vyvíjí radši krátké zpěvy k obraně a hájení území. Naopak samci monogamní mají teritoria menší, krmí zde oba rodiče a samice vybírají samce na základě samčí kvality ve formě variabilního zpěvu.

4.7. Zpěv a věk

U mnoha druhů pěvců bylo potvrzeno zvyšování komplexity zpěvu s věkem (eg. Yasukawa a kol. 1980, Hiebert a kol. 1989, Mountjoy a Lemon 1995, Hasselquist a kol. 1996). Vysvětlením může být např. úprava repertoáru v průběhu života přidáním nových slabik (Wegrzyn a kol. 2009) nebo redukcí životnosti samců s chudšími repertoáry (Zeh a Zeh 1988,

Kokko 1998, Jennions a kol. 2001). Studium souvislostí mezi velikostí repertoáru a věkem prováděl Forsmeier a kol. (2005) na německé a švédské populaci rákosníka velkého. Mezi těmito dvěma populacemi objevil markantní rozdíly ve vzniku komplexity zpěvů. V německé populaci se střídání slabik a délka strof zvyšovaly s věkem. Jelikož testem byla cross-sectional analýza neznamená to zvyšování v průběhu let, ale v rámci různovětého vzorku samců, kde právě starší samci vykazovali komplexnější repertoáry, což ukazuje na lepší životaschopnost samců. Oproti tomu ve švédské populaci zvětšovali samci své repertoáry v průběhu let. Na stejné populaci tuto souvislost prováděl to samé Catchpole (1986) a tyto výsledky nepotvrzuje. Rozdíly mohou být způsobeny použitím odlišných analýz a malého vzorku pozorovaných samců.

ZÁVĚR

Ptačí zpěv patří mezi druhotné pohlavní znaky samce a vědci se shodují, že v průběhu evoluce se vyvíjel od jednoduchých volání až po složité komplexní zpěvy. Tyto zpěvy jsou typické pro samce v období hnízdění. Komplexita zpěvu v rámci evoluce je mnohdy vysvětlována evolučními tlaky v rámci sexuální selekce. Tlaky vyvíjené na takovéto znaky mohou být způsobeny samicemi, v tom případě se jedná o intersexuální tlak a samice ho provádí na základě výběru partnera. Druhým selekčním tlakem, který je na samce vyvíjen je intrasexuální, kde se jedná o kompetice samců o zdroje nebo samici. Z těchto dvou hypotéz vyplývají i dvě základní funkce komplexních zpěvů- atraktivita pro samici a obrana teritoria proti jiným samcům.

Ve své bakalářské práci jsem se snažila shrnout všechny dostupné informace o zpěvu jakožto předmětu pohlavního výběru a reprodukčního úspěchu samců. Mnoho prací říká, že zpěv je pro samice velmi atraktivní znak a hraje roli při výběru budoucího partnera, což může vypovídat spousta o samčí kvalitě a předurčovat jeho reprodukční úspěch. Až v posledních letech byly také identifikovány některé složky zpěvu, které samice hodnotí. Jsou to např. velikost repertoáru, ve smyslu jeho obsáhlosti. Dále potom délka jednotlivých zpěvů, čas strávený zpěvem, speciální energeticky náročné slabiky, rychlost přednesu, lokální dialekty aj.

Existuje ale i další hypotéza, že samice si samce nemusí vybírat jen na základě jedné vlastnosti jako je právě zpěv, ale v jejím výběru mohou hrát roli i další faktory. Tento fakt mnohdy zkresluje pozitivní výsledky hlavně laboratorních experimentů, ve kterých byly

mnohé další vlastnosti samce či prostředí eliminovány. Většina prací se shoduje, že samice si vybírá partnera na základě určitého znaku proto, aby získaly výhody pro sebe a pro svá mláďata. Mezi přímé výhody patří více potravy díky kvalitnímu teritoriu a větší míra rodičovské péče. Nepřímé výhody plynoucí z genetické výbavy samce jsou např. životnost mláďat, fyzické parametry a dědičnost zpěvu. Ty mohou samicím poskytovat extrapároví samci. Tito samci se nijak nepodílí na výchově mláďat, proto není dodnes zcela objasněno, proč to samice dělají. Mohlo by to být právě pro dědičnost vlastností extrapárového samce, u kterých byly objeveny rozsáhlejší repertoáry zpěvu než u samců spárovaných.

U pěvců se vyskytuje několik typů sociálních systémů. Polygynie je stav, kdy samec tvoří páry s více než jednou samicí v konkrétní sezóně. Všechny samice hnízdí v jeho teritoriu, kde se samec později stará většinou o mláďata primární samice. Z mnoha studií vyplývá, že se polygynní samci liší od monogamních různými vlastnostmi, mezi které patří právě zpěv. Polygynní samci nepřestávají po spárování s první samicí zpívat, ale pokračují dál a lákají další samice. Další jejich prokázanou vlastností jsou pravděpodobně komplexnější zpěvy než u samců monogamních.

Modelovým organismem pro zkoumání jak sociálních statusů, tak zpěvu, samičí volby a jiných vlastností spojených s reprodukčním úspěchem je rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*). Právě tímto druhem se budu podrobněji zabývat ve své diplomové práci. Cílem diplomové práce bude zjistit souvislosti mezi individuálními rozdíly ve struktuře zpěvu u různě starých samců a samců s rozdílným sociálním statutem. Očekáváme přitom, že individuální kvalita samců se bude odrážet v jejich zpěvu a tito samci budou reprodukčně úspěšnější. Mým úkolem bude získat co nejpodrobnější záznamy zpěvu jednotlivých samců a analyzovat jejich strukturu ve vztahu ke zmíněným charakteristikám včetně sezónní (před a po spárování) i mezisezónní variability. Zvláštní zřetel bude brán na vlastnosti zpěvu, jež mohou přímo indikovat kvalitu samce např. velikost repertoáru, verzatilita, případně tzv. „sexy syllables. Důležitým rozšířením výzkumu bude i analýza mimopárových paternit a jejich souvislost s vlastnostmi samců, včetně zpěvu.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

(***sekundární citace)

- Ammer, F. K. a Capp, M. S. (1999)** Song versatility and social context in the bobolink. *Condor* 101: 686-688
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. a Glynn, C. (1986)** Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152-153
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. a Glynn, C. (1990)** Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Animal Behaviour* 39: 601-603
- Andersson, M. (1994)** Sexual selection. *Princeton University Press, New Jersey*
- Baker, M. C. (1983)** The behavioral response of female nuttalls white-crowned sparrow to male song of natal and alien. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 309-315
- Baker, M.C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U. a Esmark, Y. O. (1987)** Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire size. *Animal Behaviour* 35: 395-401
- Baker, M. C. a Cunningham, M. A. (1985)** The biology of birds-song of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* 8: 85-100
- Balaban, E. (1988)** Bird song syntax- learned intraspecific variation is meaningful. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 85: 3657-3660
- Ballentine, B., Hyman, J. a Nowicki, S. (2004)** Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioural Ecology* 15: 163-168
- Bensch, S. a Hasselquist, D. (1991a)** Nest predation lowers the polygyny threshold: A new compensation. *The American Naturalist* 138: 1297-1306
- Bensch, S. a Hasselquist, D. (1992)** Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44: 301-311
- 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: 877-883
- Botero, C. A. a Vehrencamp, S. L. (2007)** Responses of male tropical mockingbirds (*Mimus gilvus*) to variation in within-song and between-song versatility. *Auk* 124: 185-196
- Buchanan, K. L. a 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* 264: 521-526
- Buchanan, K. L. a Catchpole C. K. (1999)** Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 321-326
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Luis, J. W. a Lodge, A. (1999)** Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behavioral* 57:307-314
- Buchanan, K. L. a Catchpole, C. K. (2000)** Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 321-326
- Byers, B. E. (2007)** Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology* 18: 130-136
- Byers, B. E. a Kroodsma, D. (2009)** Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77:13-22
- Catchpole C. K. (1973)** The functions of advertising song in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* and the reed warbler *Acrocephalus scirpaceus*. *Behaviour* 46: 300-320
- Catchpole, C. K. (1980)** Sexual selection and evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149-166

- Catchpole, C. K. (1983)** Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour* 31: 1217-1225
- Catchpole, C. K. (1986)** Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 439-445
- Catchpole, C. K. (1995)** The evolution of mating system in *Acrocephalus* warblers. *Japanese Journal of Ornithology* 44: 195-207
- Catchpole, C. K. (1996)** Song and female choice: good genes and big brains? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 358-360
- Catchpole, C. K. (2000)** Sexual selection and the evolution of song and brain structure in *Acrocephalus* warblers. *Advances in the Study of Behaviour* 29: 45-97
- Catchpole, C. K. a Liesler, B. (1996)** Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* 133: 1153-1164
- Catchpole, C. K., Leisler, B. a Winkler, H. (1985)** Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: A possible case of deception. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16: 285-291
- Catchpole, C. K., Leisler, B. a Dittami, J. (1986)** Sexual differences in the responses of captive great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) to variation in song structure and repertoire size. *Ethology* 73: 69-77
- Catchpole, C. K. a Slater P. J. B. (2008)** Bird song, biological themes and variations. *Royal Holloway, University of London*.
- Collins, S. (2004)** Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: **Marler, P. a Slabbekoorn H.** (ed) *Nature's Music: The science of bird song*. CA: *Academic press, San Diego*, str. 42-82
- de Kort, S. R., Eldermire, E. R. B., Valderrama, S., Botero, C. A. a Vehrencamp, S. L. (2009)** Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceeding of the Royal Society B-Biological Sciences* 276: 2315-2321
- Draganoiu, T. I., Nagle, L. a Kreutzer, M. (2002)** Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceeding Royal Society of London [Biol]* 269: 2525-2531
- Dyrce, A. (1986)** Factors affecting facultative polygyny and breeding results in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal of Ornithology* 127: 447-461
- Dyrce, A. (1977)** Polygamy and breeding success among great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) at Milicz. *Ibis* 119: 73-77
- Duckworth, J. W. (1992)** Effects of male removal on the behavioural and reproductive success of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Ibis* 134: 164-170
- Ezaki, Y. (1987)** Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous great reed warblers. *Japanese Journal of Ornithology* 36: 1-11
- Ezaki, Y. (1990)** Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in great reed warblers. *Journal of Animal Ecology* 59: 103-119
- ***Fisher, R. A. (1958)** The genetical theory of natural selection. *Dover publications, New York*.
- Flegr, J. (2005)** Evoluční biologie. *Academia, Praha*.
- Forstmeier, W. a Leisler, B. (2004)** Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: changing patterns in space and time. *Behavioral Ecology* 15: 555-563
- Forstmeier, W., Kempenaers B., Axel Meyer, A. a Leisler, B. (2002)** A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1479-1485

- Forstmeier, W., Hasselquist, D., Bensch, S. a Leisler, B. (2005)** Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 634-643
- Garamszegi, L. Z. a Moller, A. P. (2002)** Extrapair paternity and evolution of bird song. *Behavioural Ecology* 15: 508-519
- Gentner, T. Q. a Hulse, S. H. (2000)** Female European starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behavioural* 59: 443-458
- Gil, D. a Gahr, M. (2002)** The honesty of bird song: multiple constraints for multiple trans. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 133-141
- Gil, D. a Slater, P. J. B. (2000)** Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): Correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 319-326
- Goller, F. a Suthers, R. A. (1996)** Role of syringeal muscles in gating airflow and sound production in singing brown thrashers. *Journal of Neurophysiology* 75: 867-876
- Grafen, A. (1990)** Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal Of Theoretical Biology* 144: 473-516
- Greig-Smith, P. W. (1982)** Seasonal patterns of song production by male stonechats *Saxicola torquata*. *Ornis Scandinavica* 13: 225-231
- Hamilton, W. D. a Zuk, M. (1982)** Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384-387
- Hartley, R. S. (1990)** Expiratory muscle-activity during song production in the canary. *Respiration Physiology* 81: 177-188
- Hartley, R. S. a Suthers, R. A. (1990)** Lateralization of syringem function in the canary. *Journal of Neurobiology* 21: 1236-1248
- Hasselquist, D. (1998)** Polygyny in great reed warblers: A long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology* 79: 2376-2390
- Hasselquist, D. a Bensch, S. (1991)** Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 187-193
- Hasselquist, D., Bensch, S. a von Schantz, T. (1996)** Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232
- Hiebert, S. M., Stoddard, P.K. a Arcese, P. (1989)** Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* 37: 266-273
- Hiatt, J. C. a Catchpole C. K. (1982)** Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer *Emberizza citrinella*. *Animal Behaviour* 30: 568-574
- Hoelzer, G. A. (1989)** The good parental process of sexual selection. *Animal Behaviour* 38: 1067-1078
- Hoileitner, M., Nechtelberger, H. a Hoi, H. (1995)** Song rate as a signal for nest-site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 399-405
- Howard, R. D. (1974)** The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottus*). *Evolution* 28: 428-438
- Illes, A. E., Hall, M. L. a Vehrencamp, S. L. (2006)** Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceeding of the Royal Society B-Biological sciences* 273: 1907-1912
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A. a Nee, S. (1991)** The evolution of costly mate preferences. II. The 'handicap' principle. *Evolution* 45:1431-1442
- Janicke, T., Hahn, S., Ritz, M. S. a Peter, H. (2007)** Vocal performance reflects individual quality in a nonpasserine. *Animal Behaviour* 75: 91-98
- Jennions, M. D., Moller, A. P. a Petrie, M. (2001)** Sexually selected traits and adult survival: A meta-analysis. *Quarterly Review of Biology* 76: 3-36

- Johnstone, R. A. (1993)** Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour* 46: 759-764
- Johnstone, R. A. (1995)** Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *Journal of Theoretical Biology* 177: 87-94
- 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: 403-413
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R. a Dhondt A. A. (1997)** Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioural Ecology* 5: 481-492
- Kirkpatrick, M. a Ryan, M. J. (1991)** The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38
- Kodric-Brown, A. a Brown, J. H. (1984)** Truth in advertising: The kinds of traits favoured by sexual selection. *The American Naturalist* 124: 309-323
- Kokko, H. (1998)** Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology* 12: 739-750
- Konstantin, I. a Zamfirescu, S. R. (2009)** Aspects concerning the song of *Acrocephalus arundinaceus* (great reed warbler), during reproduction. *Biharean Biologist* 3: 105-110
- Krebs, J. R., Avery M. a Cowie, R. J. (1981)** Effect of removal of mate on the singing behaviour of great tits. *Animal Behaviour* 29: 635-637
- Kroodsma, D. E. a Byers, B. E. (1991)** The Function(s) of bird song. *American Zoologist* 31: 318-328
- Kunc, H. P., Amrhein, V. a Naguib, M. (2005)** Seasonal variation in dawn song characteristics in the common nightingale. *Animal Behaviour* 70: 1265-1271
- Lambrechts, M. a Dhondt, A. A. (1986)** Winter domination and song quality in a great titmouse population. *Annales La Societe Royale Zoologique De Belgique* 116: 113-114
- Lampe, H. M. a Esmark, Y. O. (1994)** Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 47: 869-876
- Langmore, N. E. (1998)** Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 136-140
- Leisler, B., Beier, J., Staudter, H. a Wink, M. (2000)** Variation in extra-pair paternity in the polygynous great Reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Journal für Ornithologie* 141: 77-84
- Leisler, B., Beier, J., Heine, G. a Siebenrock, K. (1995)** Age and other factors influencing mating status in German great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*). *Japanese Journal of Ornithology* 44: 169-180
- Marler, P. (1952)** Variation in the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis* 94: 458-472
- Martin-Vivaldi, M., Palomino, J. J. a Soler, M. (1999)** Function of song in the Hoopoe Upupa. *Bird Study* 46: 104-111
- McGregor, P. K., Krebs, J. R. a Perrins, C. M. (1981)** Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *American Naturalist* 118: 149-159
- Marshall, R. C., Buchanan, K. L. a Catchpole C. K. (2007)** Song and female choice for extra-pair copulations in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Behavioural Ecology* 73: 629-635
- Miskimen, M. (1951)** Sound production in passerine birds. *The Auk* 68: 493-504
- Mock, D. W. a Fujioka, M. (1990)** Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 39-43

- Moller, A. P. (1988)** Spatial and temporal distribution of song in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology* 78: 321-331
- Möller, A. P. (1991)** Parasite load reduces song output in passerine bird. *Animal Behaviour* 41: 723-730
- Mountjoy, D. J. a Lemon, R. E. (1995)** Extended song leasing in wild European starling. *Animal Behaviour* 49: 357-366
- Mountjoy, D. J. a Lemon, R. E. (1996)** Female choice for complex song in the European starlings: a field experiment. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 38: 65-71
- Neubauer, R.L. (1999)** Super-normal length song preferences of female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) and a theory of the evolution of bird song. *Evolutionary Ecology* 13: 365-380
- Nowicki S. a Searcy, W. A. (2005)** Song and mate choice in birds: How the development of behavior helps us understand function. *The Auk* 122: 1-14
- Nottebohm, F. (1972)** Origins of vocal learning. *American naturalist* 106: 116-&
- Osiejuk, T. S., Ratynska, K. a Cygan, J. P. (2003)** Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population. *Annales Zoologici fennici* 40: 3-16
- O’Loghlen, A. L. (1995)** Delayed access to local songs prolongs vocaldevelopment in dialectpopulations of brown-headed cowbirds. *Condor* 97:402–414
- O’Loghlen, A. L., Rothstein, S. I. (1995)** Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:251–259
- Payne, R. B. a Payne, K. (1977)** Social organization and mating succes in local song population of village indigobirds *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 45: 133-173
- Petruskova, T., Osiejuk, T. S. a Petrussek, A. (2010)** Geographic variation in song the tree pipit (*Anthus trivialis*) at two spatia scales. *Auk* 127: 274-282
- Podos, J. (1996)** Motor constraints on vocal developement in a songbirds. *Animal Behaviour* 51: 1061-1070
- Podos, J. (1997)** A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51, 537-551
- Prochazka, P., Bellinvia, E., Fainova, D, Hajkova, P., Elhalah, A. a Alomari, K. (2008)** Immigration as a possible rescue of a reduced population of a long-distant migratory bird: Reed warblers in the Azraq Oasis. *Journal of Arid environments* 72: 1184-1192
- Radesater, T., Jakobsson, S., Andbjer, N., Bylin, A. a Nystrom, K. (1987)** Song rate and pair formation in the willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 35: 1645-1651
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L. E. V. et al. (2004)** Hamilton and Zuk meet heterozygosity? Song repertoire size indicies inbreeding and imunity in song sparrow (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 272: 481-487
- Rehsteiner, U., Geisser, H. a Reyer, H. U. (1998)** Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the diference. *Animal Behaviour* 55: 1471-1481
- Rutkowska-Guz, J. M. a Osiejuk, T. S. (2004)** Song structure and variation in yellowhammers *Emberiza citrinella* from western. *Polish Journal of Ecology* 52: 333-345
- Searcy, W. A. (1982)** The evolutionary effects of mate selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 57-85

- Searcy, W. A. (1984)** Song repertoire size and female preferences in song sparrow. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 14: 281-286
- Searcy, W. A. (1988)** Dual intersexual and intrasexual functions of songs in red-winged blackbird. *Proceeding XIX International Congress in Ornithology* 1: 1373-1381
- Searcy, W. A. (1992a)** Song repertoire and mate choice in bird. *American Zoology* 32: 71-80
- Searcy, W. A. a Andersson, M. (1986)** Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 507-533
- Searcy, W. A. a Marler, P. (1981)** A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrow. *Science* 213: 926-928
- Searcy, W. A., Nowicki, S. Hughesa, M. (1997)** The response of male and female song sparrows to geographic variation in song. *Condor* 99: 651-657
- Searcy, W. A. a Yasukawa (1996)** Song and female choice. In: **Kroodsma D. E. a Miller E. H.** (ed.): Ecology and evolution of acoustic communication in birds. *Ithaca, New York*, str. 454-473
- Slabbekoorn, H., Jesse, A. a Bell, D. A. (2003)** Microgeographic song variation in island populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nutalli*): Innovation through recombination. *Behaviour* 140: 947-963
- Šťastný, K., Bejček, V. a Hudec, K. (2006)** Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001 - 2003. *Aventinum, Praha*
- ten Cate, C., Slabbekoorn, H. a Ballintijn, M. R. (2002)** Birdsong and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *Advances in the Study of Behavior* 31: 31-75
- Trillo, P. A. a Vehrencamp, S. L. (2005)** Song types and their structural features are associated with specific contexts in the banded wren. *Animal Behaviour* 70: 921-935
- Trivers, R. (1972)** Parental investment and sexual selection. In: **Campbell, B.** (ed.): Sexual selection and the descent of man 1871-1971 *Aldine Press, Chicago*, str. 136-179
- Vallet, E., Beme, I. a Kreutzer, M. (1998)** Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour* 55: 291-297
- Vallet, E. a Kreutzer, M. (1995)** Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behavioural* 49: 1603-1610
- Vehrencamp, S. L. (2000)** Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. *Behaviour Ecology* 11: 334-344
- Wasserman, F. E. (1977)** Mate attraction function of song in white-throated sparrow. *Condor* 79: 125-127
- Wasserman, F. E. a Cigliano, J. A. (1991)** Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 29: 55-59
- Weatherhead, P. J. a Robertson, R. J. (1979)** Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". *The American Naturalist* 113: 201-208
- Wegrzyn, E., Leniowski, K. a Osiejuk, T. S (2009)** Introduce yourself at the beginning-possible identification function of the initial part of the song in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ornis Fennica* 86: 61-70
- Wegrzyn, E. a Leniowski, K. (2010)** Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* 151: 255-267
- Wegrzyn, E., Leniowski, K. a Osiejuk, T. S. (2010)** Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warblers. *Animal Behaviour* 79: 1363-1372

- West, M. J., King, A. P. a Eastzer, D. H. (1981)** Validating the female bioassay of cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour* 29:490–501
- West, M. J., King, A. P. a Freeberg, T. M. (1998)** Dual signaling during mating in brown headed cowbirds (*Molothrus ater*, family Emberizidae/Icterinae). *Ethology* 104:250–267
- Wilson, P. L., Towner, M. C. a Vehrencamp S. L. (2000)** Survival and song-type sparing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *Condor* 102: 355-363
- Wittenberger, J. F. (1983)** A contextual analysis of two song variants in the bobolink. *Condor* 85: 172-184
- Yasukawa, K. (1981)** Song repertoires in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*): A test of the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour* 29: 114-125
- Yasukawa, K., Blank, J. L. a Patterson, S. B. (1980)** Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 233-238
- Zahavi, A. (1975)** Mate selection-selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214
- Zahavi, A. (1977)** Cost of honesty – (further remarks on handicap principle). *Journal Of Theoretical Biology* 67: 603-605
- Zeh, D. W. a Zeh, J. A. (1988)** Condition-dependent sex ornaments and field tests of sexual-selection theory. *The American Naturalist* 3: 454-459

Elektronické zdroje

<http://www.wmap.cz/opk/>