

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Biologie



**Jana Bílková**

**Mezipopulační variabilita zpěvu ptáků**

Inter-population variability of the bird song

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková Ph. D.

Praha, 2013

**Prohlášení:**

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

V Praze, 17. 05. 2013

---

Podpis

## **Poděkování:**

Na tomto místě bych chtěla poděkovat v první řadě své školitelce Tereze Petruskové za její užitečné rady, trefné komentáře a bezmeznou trpělivost. Dále pak své rodině, které vděčím za povzbuzování a podporu po celou dobu mého studia. A v neposlední řadě patří díky mým přátelům, za humor a naději ve chvílích, kdy všechno vypadalo černě.

## Abstrakt

Mezipopulační variabilita zpěvu je mezi ptáky velmi rozšířený fenomén. Ukazuje se, že u řady druhů se liší zpěv příslušníků populací z různých zeměpisných oblastí. V případě dialektů dokonce mezi jednotlivými formami neexistují přechody, ale jasně vymezené hranice. Přestože většina studovaných případů se týká pěvců, lze různé varianty zpěvu najít také v ostatních řádech. Studie prokázaly, že jedinci obývající lesy zpívají kratší, jednodušší zpěvy o nižší frekvenci než jejich soukmenovci z otevřené krajiny. Změny v časových a frekvenčních charakteristikách lze nalézt také v populacích žijících v hlučném prostředí měst. Avšak odlišné zpěvy produkují i jedinci pocházející z populací, jejichž habitaty nevykazují žádné výrazné rozdíly. Pokud se tyto skupiny liší i geneticky, mohla by za odlišnými variantami zpěvu stát dědičnost, zvláště u druhů s vrozeným zpěvem. Nicméně nalezená genetická variabilita může být následkem, nikoli příčinou nenáhodného párování, ke kterému v některých případech mezipopulační variabilita vede. U druhů s alespoň částečně naučeným zpěvem je pravděpodobnější, že výslednou podobu signálu více ovlivní sociální interakce – zvláště pokud samice dávají přednost samecům zpívajícím lokální dialekt nebo pokud sdílení zpěvů se sousedy umožní efektivnější obranu vlastního teritoria. Tato literární rešerše shrnuje dosavadní poznatky o faktorech, které by mohly mít zásadní podíl na mezipopulační variabilitě zpěvu a je zaměřena především na pěvce, kde je tato problematika prozkoumána nejlépe.

**Klíčová slova:** vnitrodruhová variabilita, geografická variabilita, ptačí zpěv, dialekt, adaptace na prostředí, genetická adaptace, sociální interakce, pěvci

## Abstract

Inter-population variability of the song is widespread phenomenon among birds. Populations of same species from different geographical areas might differ in vocalization. In case of dialects there are even no transitions between particular song forms, but clearly demarcated boundaries. Although the majority of studied cases concerns songbirds, it is possible to find examples in other orders as well. Studies showed that individuals inhabiting forests sing shorter and simpler songs with a lower frequency than their relatives from open landscapes. Changes in temporal and frequency characteristics can also be found in populations living in noisy cities. Different songs, however, are also produced by individuals from populations whose habitats do not show any significant differences. If these groups also differ genetically, then the different variants of song could be caused by heredity, especially in species with innate song. However, this variability may be the consequence instead of the cause of assortative mating, which might be the result of interpopulation variability in some cases. In species where the song is at least partially learned it is more likely that social interactions will play the key role – particularly if females prefer males singing local dialect or if sharing the song with neighbors enables more effective territory defense. This review summarizes information about factors which could have essential influence on inter-population song diversity and focuses on songbirds, where the issue is currently best researched.

**Key words:** intraspecific variability, geographic variability, birdsong, dialect, environment adaptation, genetic adaptation, social interactions, songbirds

# Obsah

<b>ABSTRAKT.....</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>5</b>
<b>1 ÚVOD.....</b>	<b>7</b>
<b>2 ZÁKLADNÍ TERMINOLOGIE.....</b>	<b>8</b>
2.1 ROZDĚLENÍ HLASOVÝCH PROJEVŮ .....	8
2.2 POPIS ZPĚVU.....	8
<b>3 VLIV PROSTŘEDÍ .....</b>	<b>10</b>
3.1 HYPOTÉZA ADAPTACE NA DANÉ PROSTŘEDÍ .....	10
3.2 ROZDÍLY MEZI HABITATY .....	11
3.2.1 <i>Hustota vegetace – les vs. otevřená krajina.....</i>	<i>12</i>
3.2.2 <i>Další faktory .....</i>	<i>13</i>
3.3 HLUK PROSTŘEDÍ A MĚSTA.....	13
<b>4 VLIV GENETIKY .....</b>	<b>15</b>
4.1 GENY A ZPĚV.....	15
4.2 HYPOTÉZA GENETICKÉ ADAPTACE .....	16
4.2.1 <i>Problémy hypotézy genetické adaptace.....</i>	<i>17</i>
<b>5 VLIV SOCIÁLNÍCH INTERAKCÍ.....</b>	<b>18</b>
5.1 HYPOTÉZA SOCIÁLNÍCH INTERAKCÍ .....	19
5.2 VÝHODY SDÍLENÍ REPERTOÁRU .....	20
<b>6 ZÁVĚR .....</b>	<b>22</b>
<b>7 SEZNAM LITERATURY .....</b>	<b>25</b>

# 1 Úvod

V přírodě existuje mnoho způsobů, jak si předávat informace – komunikovat lze vizuálně, hmatem, či i chemicky. Důležitou složkou komunikace živočichů jsou však bezesporu akustické signály, jež se uplatní v nepřehledném prostředí i na větší vzdálenosti (Bradbury & Vehrencamp 1998). Z nich zřejmě nejznámější projev, ptačí zpěv, svou krásou a ohromující variabilitou fascinuje i inspiruje lidstvo už od pradávna. Mnohé druhy svými více či méně melodickými projevy ovlivnily umělecké práce, jakými jsou například Máchův *Máj*, báseň Edgara A. Poea *Havran*, dílo hudebního skladatele Oliviera Messiaena (viz obr. 1) či obrazy Olgy Karlíkové zaznamenávající zpěv ptáků graficky.

Právě problém záznamu a následné analýzy však dlouho představoval podstatnou překážku vážnějšího bádání. Až vynález spektrografu umožnil skutečný rozvoj studia (nejen) ptačího zpěvu jako vědy, neboť vizualizace zvuku s sebou přinesla tolik potřebnou objektivitu (Marler & Slabbekoorn 2004). Vůbec poprvé byl spektograf využit při studiu ptačího zpěvu Thorpem (1954, podle Catchpole & Slater 2008), předtím si badatelé museli vystačit pouze s nepřesnými notovými záznamy či slovními přepisy. A tak přestože si tento fenomén nikdy nemohl stěžovat na nedostatek zájmu, detailnějšího výzkumu se dočkal až v posledních šedesáti letech (Catchpole & Slater 2008).



Obr. 1 - interpretace zpěvu pěnkavy (*Fringilla coelebs*) Messiaenem; převzato z Marler & Slabbekoorn (2004)

Stěží někoho překvapí informace, že různé druhy ptáků zpívají odlišně. Daleko zajímavější skutečností však je, že se zpěv může lišit i v rámci jednoho druhu. Z hlediska tohoto jevu jsou bezesporu nejlépe prozkoumanou skupinou pěvci, kde je dobře známo, že jedinci z různých zeměpisných oblastí se liší svým zpěvem (Mundinger 1982). V případě, kdy se jedinci z těchto populací mohou alespoň teoreticky během života potkat, mluvíme o variabilitě mikrogeografické. O makrogeografickou variabilitu se jedná, pokud jsou populace izolované vzdáleností či jinou překážkou a nestýkají se (Mundinger 1982). Speciálním případem jsou dialekty. Jejich definice nebyla v minulosti jednotná, ale v současnosti se pod tímto pojmem rozumí situace, kdy různé varianty zpěvu rozděluje jasná hranice, a tedy mezi

nimi nedochází k postupným přechodům. Právě dialekty se často stávají středem zájmu vědců – a ne bezdůvodně. Jejich důkladné studium může pomoci odhalit tajemství mnoha dalších procesů, jakými jsou například speciace, migrace, introdukce nebo genový tok (např. Lang & Barlow 1997; Tracy et al. 2009; Wilkins et al. 2013).

Vzrůstající počet prací věnujících se otázkám dialektů či mezipopulační variability jako takové se zabývá i otázkou, co tyto odlišnosti ve zpěvu působí (např. O’Loghlen et al. 2011; Greig et al. 2012; Nemeth et al. 2013). Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o faktorech ovlivňujících vnitrodruhovou variabilitu ptačího zpěvu mezi populacemi. Hlavní pozornost je přitom věnována pěvcům, o nichž pojednává většina publikovaných prací.

## 2 Základní terminologie

### 2.1 Rozdělení hlasových projevů

Zpěv není jediným způsobem ptačí komunikace – jejich hlasové projevy se dají rozdělit do dvou skupin, na zpěvy a volání (Marler & Slabbekoorn 2004). Tyto tradiční pojmy jsou spíše výsledkem dohody badatelů a hranice mezi nimi je poněkud neostrá. V zásadě se však dá říci, že zpěvy jsou delší, komplexnější, v temperátní zóně je obvykle zpívají pouze samci a to hlavně v období rozmnožování. Volání produkují obě pohlaví během celého roku a jsou spjaté s určitou funkcí, jako je například hrozba, žebrání nebo varování před predátorem (Nottebohm 1972; Catchpole & Slater 2008). Přestože tyto hlasové projevy bývají spíše jednodušší, a lze proto přepokládat, že prostor pro variabilitu bude poněkud omezenější než u zpěvů, byla u některých druhů prokázána geografická variabilita a dokonce dialekty i u volání (např. Wright 1996; Baker 2000).

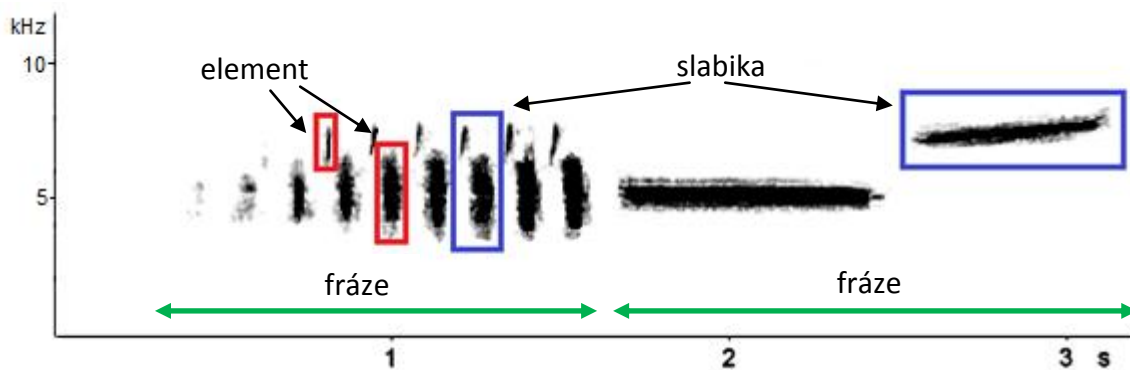
### 2.2 Popis zpěvu

Při studiu ptačího zpěvu se nelze obejít bez několika základních pojmů. Přestože významy některých používaných výrazů se zdají být značně intuitivní, odborná terminologie je nejednotná a často matoucí, a proto jsou zde pojmy definovány tak, jak budou v této práci nadále používány.

Nejmenšími strukturními jednotkami zpěvu jsou **elementy**. Na sonogramu (viz obr. 2) jsou vidět jako krátké úseky jasně oddělené časovými intervaly. Z elementů se skládají **slabiky**, které mohou být jednoduché i komplexní (Brenowitz et al. 1997). Slabiku může tvořit jediný element, takže tyto pojmy se někdy překrývají (Thompson et al. 1994). Sekvence

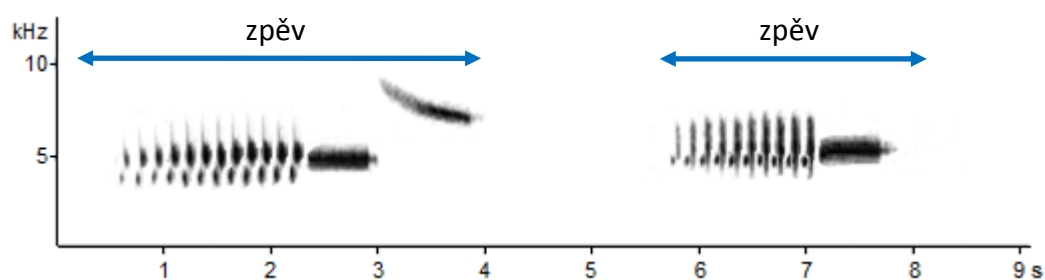


opakujících se slabik se označuje jako **fráze**, jejichž spojením vzniká **zpěv** (obr. 2). Jednotlivé zpěvy lze identifikovat podle pauz, jež jsou obvykle viditelně delší než intervaly mezi slabikami. U většiny druhů můžeme najít více verzí zpěvu, které při produkci střídají – těmto verzím se říká **typy** zpěvu (obr. 3).



Obr. 2 – sonogram zpěvu strnada obecného, *Emberiza citrinella*, podle nahrávky Terezy Petruskové

Soubor všech typů zpěvu, které jedinec používá, se nazývá repertoár. Velikost repertoáru se liší mezi jednotlivými samci i druh od druhu. Zatímco strnadům obecným (*Emberiza citrinella*) stačí 1-4 typy zpěvu (Hansen 1984), drozdec tropický (*Mimus gilvus*) má v zásobě více než 100 různých variant (Price & Yuan 2011). Některé druhy, jako například linduška lesní (*Anthus trivialis*), při produkci nestřídají několik typů zpěvu, ale jednotlivé slabiky (Petrusková et al. 2010). Repertoáry těchto druhů se proto označují jako slabikové.



Obr. 3 – sonogram dvou typů zpěvu s odlišnými frázemi samce strnada obecného; vlastní nahrávka

Repertoáry se však nerůzní jen svou velikostí, ale také složením. Pokud se odlišnosti neobjevují jen na individuální úrovni, ale produkované typy zpěvů či slabik jsou charakteristické pro celé populace z různých oblastí, jedná se o geografickou variabilitu, o které tato práce pojednává. Jedna ze starších teorií praví, že tato variabilita je pouze bezvýznamným vedlejším produktem chybného učení (Andrew 1962). V současné době však převládá názor, že ke vzniku (a následnému udržení) geografické variability vedou

konkrétnější důvody. Mezi hlavní faktory, které by mohly ovlivňovat strukturu zpěvu, se řadí genetika, sociální vztahy a prostředí. Ve všech těchto směrech jsou nejrozsáhleji studovanou skupinou pěvci (konkrétněji podřád zpěvní). Za to vděčí jak vysoké komplexitě zpěvu, díky níž ostatně dostali své jméno, tak i své početní převaze – vždyť do této skupiny patří polovina všech ptačích druhů (Catchpole & Slater 2008). Následující kapitoly této rešerše se zbývají právě rozborem výše zmíněných faktorů, jež by měly mít zásadní vliv na vnitrodruhovou variabilitu.

## 3 Vliv prostředí

### 3.1 Hypotéza adaptace na dané prostředí

Za jednu z možných příčin vzniku mezipopulační vnitrodruhové variability je považován vliv prostředí. Touto problematikou se zabývá hypotéza akustické adaptace na dané prostředí (Acoustic Adaptation Hypothesis; Morton 1975; rovněž zvaná Environmental Adaptation Hypothesis; Date & Lemon 1993). Ta předpokládá, že živočichové ve snaze optimalizovat přenos zvuku přizpůsobují svou vokalizaci biotopu, v němž se vyskytují. Zvláště při komunikaci na dlouhé vzdálenosti je totiž důležité, aby se signál během přenosu co nejméně měnil. V přírodě často dochází ke dvěma typům degradace: k redukci intenzity zvuku (hlasitosti) – např. vlivem absorpce vzduchem nebo vegetací – a k přesměrování signálu, tedy odrazu a ohybu (Morton 1975). Tyto jevy ztěžují přenos signálu prostředím a většinou jsou při komunikaci nežádoucí. Alternativní pohled na selekční tlaky ovlivňující akustické signály však přinesla studie Slabbekoorna et al. (2002) na budníčku šedozeleň (Hylia prasina). Podle ní podobu signálu nevysvětlují ani tak limitace prostředí, jako spíš výhody odrazu, které zvyšují efektivitu přenosu. U tónů s úzkým frekvenčním rozsahem totiž odraz vede k delšímu a hlasitějšímu signálu, který u samců budníčků vyvolává silnější behaviorální odpověď.

Nicméně, ať už se ptáci zkreslování signálu snaží vyhnout nebo využívají jeho potenciál, měli by svůj zpěv odpovídajícím způsobem modifikovat. Důležitým předpokladem hypotézy adaptace na prostředí přitom je, že zvuky jsou v různých typech habitatu zkreslovány odlišným způsobem. Rozdílné vlastnosti různých prostředí dokládají experimenty s přenosem zvuku (Slabbekoorn et al. 2002; Nicholls & Goldizen 2006). Při nich se vysílá počítačem generovaný čistý tón, který se po průchodu prostředím opět nahrává. Díky použití kalibrovaného signálu o známých vlastnostech lze vypočítat změnu hladiny akustického tlaku za ideálních podmínek. Tyto hodnoty se poté porovnají s hodnotami naměřenými a určí se tak

„nadměrný útlum“ (Morton 1975), tedy nakolik je zvuk prostředím degradován. Během těchto testů jsou vysílány signály o různých frekvencích, a díky tomu lze zjistit, zda jsou např. vysoké frekvence v daném prostředí rušeny více než nízké. Aby se předešlo útlumu způsobenému zemským povrchem (Marten & Marler 1977), bývá zdroj zvuku umístěn zpravidla alespoň 2 metry nad zemí.

V důsledku přizpůsobování vokalizace danému akustickému prostředí by tedy druhy žijící v odlišných ekologických podmínkách měly mít příslušně rozrůzněný zpěv. Přestože podobu signálů ovlivňují také faktory jako velikost těla, způsob učení a morfologie (Marler & Slabbekoorn 2004), u řady druhů se napříč taxony podařilo nalézt zřetelnou konvergenci zpěvů, závislou na vlastnostech prostředí (Morton 1975; Wiley 1991; Badyaev & Leaf 1997; Marler & Slabbekoorn 2004).

Stejně selekční tlaky mohou fungovat také v rámci jednoho druhu. Pokud jednotlivé populace obývají několik různých habitatů, hypotéza adaptace na prostředí předpokládá, že zpěv jedinců bude odpovídat podmínkám, v nichž se nacházejí (Catchpole & Slater 2008). Když se jedinec přesune na jinou lokalitu (např. při hledání teritoria), musí svůj zpěv přizpůsobit danému prostředí anebo najít takové, ve kterém se jeho zpěv dobře nese (Date & Lemon 1993). Protože sousedé sdílejí stejné akustické prostředí, měli by na jedné lokalitě zpívat podobné zpěvy (van Dongen & Mulder 2006). Takováto mezipopulační variabilita může v některých případech vést až k dialektům s jasně oddělenými hranicemi (Tubaro & Segura 1994; van Dongen & Mulder 2006). Navíc, mladí samci se budou nejspíše učit zpěvy, které slyší nejlépe – tedy ty, které nejméně podléhají degradaci (Hansen 1979, podle Nicholls & Goldizen 2006).

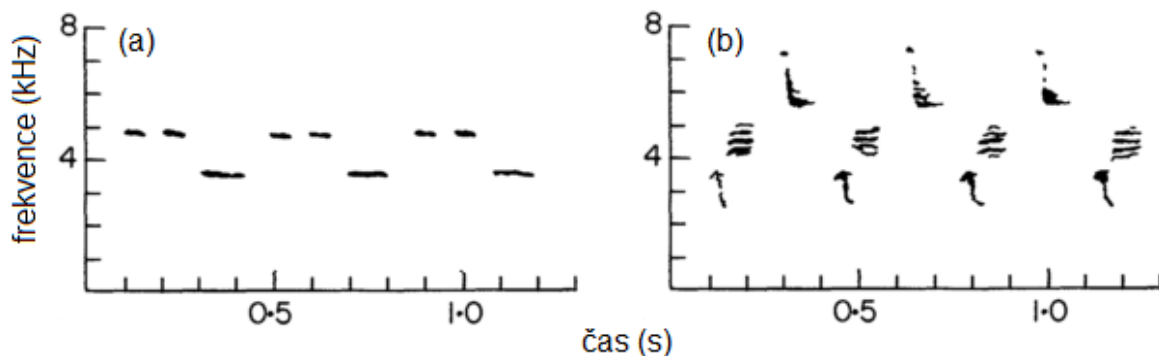
### **3.2 Rozdíly mezi habitaty**

Při studiu odlišností mezi prostředím je nejprve nutné habitaty klasifikovat. Jak poznamenali van Dongen & Mulder (2006), klasifikace jen na základě úrovně rostlinného společenstva je poměrně zjednodušující, což může vést k přecenění nebo podcenění hustoty vegetace, a tedy množství rozptylových ploch. Řešením je použití jemnějšího měřítka, kdy se hustota prostředí bere jako kontinuální proměnná a je na každém stanovišti měřena např. podle procentuálního zastoupení stromů. Termíny „les“ a „otevřená krajina“ se však dají použít jako zobecněné názvy pro habitaty s vysokou, respektive nízkou hustotou stromů a keřů – nejinak tomu bude i v následujících odstavcích. Podle potřeb studie se dále může měřit nadmořská výška, teplota nebo vlhkost vzduchu.

### 3.2.1 Hustota vegetace – les vs. otevřená krajina

V lesním prostředí se nachází mnoho rozptylových ploch, jako listí a větve, které negativně ovlivňují přenos zvuku (Marten & Marler 1977). Vegetace také způsobuje ozvěny, pohlcuje zvuk a tlumí jej. Navíc se hluk prostředí v hustších habitatech koncentruje především na nižších frekvencích (Slabbekoorn & Smith 2002). Nicméně ani otevřená krajina nemusí být ideální místo pro vokální komunikaci. Přenos signálů zde více než v lese ovlivňuje silnější vítr, teplotní gradienty produkující turbulence a při zemi vznikají akustické stíny (Morton 1975; Wiley & Richards 1978).

Akustické problémy hustších habitatů vyřešily sýkory koňadry (*Parus major*) napříč celou Evropou tak, že jedinci obývající lesy zpívají méně elementů na slabiku, používají nižší frekvence a užší frekvenční rozsah – tj. jejich zpěv není tolik modulovaný (obr. 4; Hunter & Krebs 1979). Krátké, jednoduché zpěvy totiž lépe čelí odrazům a dlouhé vlnové délky nízkých frekvencí méně ovlivňuje rozptyl (Catchpole & Slater 2008). Tato adaptace však není výsadou jen sýkor, stejně modifikovaný zpěv mají také například lemčik hedvábný (*Ptilonorhynchus violaceus*; Nicholls & Goldizen 2006), strnec bělohrdlý (*Zonotrichia albicollis*; Wasserman 1979) nebo tangara ohnivá (*Piranga rubra*; Shy 1983). Delší zpěvy o nižších frekvencích používá také lejskovec madagaskarský (*Terpsiphone mutata*; van Dongen & Mulder 2006). Strnec ranní (*Zonotrichia capensis*) zase v uzavřeném lesním prostředí produkuje pomalejší trylky (Nottebohm 1975).



Obr. 4 – sonogramy zpěvu sýkor koňader (a) v lese, (b) v otevřené krajině; podle Huntera & Krebse (1979)

Na druhou stranu, poslední zmíněný druh vydává pomalé trylky i v aridních oblastech, kde jejich přenosové výhody nebyly dlouho zřejmé (Nottebohm 1975). Tubaro & Segura (1994) soudí, že pomalejší trylky zapříčiňuje silný vítr převládající v dané oblasti. Dalším důvodem by mohla být i populační hustota, jež je ve srovnání se zalesněnými habitaty nižší.

Větší vzdálenosti mezi sousedícími jedinci totiž favorizují dále se šířící zpěvy (Hunter & Krebs 1979). Obdobně je tomu i u tangary šarlatové (*Piranga olivacea*), která svůj zpěv nerozrůžnila, snad protože obývá homogennější prostředí a často zpívá v korunách stromů (Shy 1983). Vliv akustických vlastností stanoviště na podobu zpěvu buď nebyl prokázán, případně byly výsledky smíšené a nepřesvědčivé také u některých migrujících druhů (Austen & Handford 1991; Date & Lemon 1993).

Pokud by ale lesní zpěvy skutečně měly lepší přenosové vlastnosti, proč je tedy ptáci nepoužívají také v otevřené krajině? Zřejmě musí existovat nějaká výhoda, která favorizuje používání vyšších frekvencí a/nebo komplexnějších zpěvů. Hunter & Krebs (1979) navrhli dvě možná vysvětlení. Za prvé, protože se vyšší frekvence nenesou na tak dlouhé vzdálenosti, zmenšují pravděpodobnost, že predátor v přehlednějším prostředí odhalí pozici zpívajícího jedince. Další možností je, že samotné komplexnější zpěvy jsou výhodné, např. při lákání samic (Kroodsma 1976; Darolová et al. 2012), ale v lese dominují potřeby přenosu. Ke kompromisu musí dojít také v případě, kdy samice preferují nízké frekvence (Halfwerk et al. 2011).

### 3.2.2 Další faktory

Hustota vegetace přirozeně není jediný faktor, který odlišuje jednotlivé habitaty. Kromě již zmíněné hustoty populace by na podobu signálu mohla působit také zeměpisná šířka (např. Nottebohm 1975; Tubaro & Segura 1995; Weir et al. 2012). Vystává však otázka, zda signalizaci spíše neovlivňují faktory se zeměpisnou šířkou spojené, jakou je třeba vzdušná vlhkost (Nottebohm 1975). Nejednoznačné výsledky přinesly rovněž studie posuzující vliv nadmořské výšky (Nottebohm 1975; Handford & Loughheed 1991; Tubaro & Segura 1995). Také v tomto případě se zdá pravděpodobnější, že za rozdíly mezi lokalitami stojí ostatní faktory, protože ve vyšších nadmořských výškách například většinou bývají habitaty s menší hustotou vegetace (Handford 1981; Handford & Loughheed 1991).

## 3.3 Hluk prostředí a měst

Pro ptáky, jejichž reprodukční úspěch poměrně značně závisí na akustických signálech, představuje hluk vážný problém (Slabbekoorn & Peet 2003; Brumm 2006a). Svět je někdy hlučné místo, a jedinci z mnoha populací se musely vyrovnat s rušivými prvky, jakými jsou např. bystřiny a vodopády, silný vítr nebo příboj, anebo i hluk způsobený vokalizací jiných živočichů (Douglas & Conner 1999; Lengagne et al. 1999; Brumm 2006b; Brumm & Slater 2006). Za jedno z nejhlučnějších prostředí se však bezpochyby dá označit evolučně nové,

rychle se šířící prostředí – městská zástavba. Selekcční tlaky ovlivňující vokalizaci městských populací se v posledních několika letech stávají poměrně intenzivním předmětem vědeckého bádání, což ilustruje řada recentně publikovaných studií (např. Halfwerk & Slabbekoorn 2009; Nemeth et al. 2013).

Jako potenciální řešení potíží s vysokou hladinou hluku se nabízí prosté zvýšení hlasitosti – Lombardův efekt, demonstrováný Brummem (2004) na berlínské populaci slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*). Přestože by se dalo očekávat, že se ptáci budou snažit zpívat co nejhlasitěji už za normálních podmínek, ve skutečnosti bohatě stačí, když se zpěv dostane jen do sousedního teritoria (Catchpole & Slater 2008). Hlasitější zpěv je také náročnější na produkci (Brumm 2004) a lze proto předpokládat, že se jedná o krátkodobou adaptaci, využívanou jen při aktuální potřebě (Pytte et al. 2003).

Protože dopravní ruch se nejhlasitěji projevuje na nízkých frekvencích (Patricelli & Blickley 2006), zjevnou výhodou přináší také posunutí frekvence vokalizace. Slabbekoorn & Peet (2003) pozorovali vyšší minimální frekvence, v porovnání s mimoměstskými populacemi, u sýkor koňader. Zdá se, že se jedná o poměrně běžnou adaptaci, protože stejný posun se našel nejen u koňader v celé Evropě (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006), ale i u mnoha dalších druhů, jako např. kosa černého (*Turdus merula*; Nemeth & Brumm 2009; Ripmeester et al. 2010), hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*; Fernández-Juricic et al. 2005) nebo strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*; Wood & Yezerinac 2006). Navíc, Luther & Derryberry (2012) zjistili, že minimální frekvence zpěvu strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) vzrostla za 30 let shodně s dopravním ruchem. Na druhou stranu, podle Nemetha & Brumma (2010) tato modifikace není při kompenzaci hluku příliš efektivní. Proto navrhuji, že vyšší frekvence představují vedlejší efekt náročnějšího hlasitějšího zpěvu.

Vyhnout se interferenci lze také posunutím načasování zpěvu, tak jako to dělají třeba červenky obecné (*Erithacus rubecula*), které zpívají v noci, kdy je antropogenní hluk mírnější (Fuller et al. 2007). A v některých dalších studiích bylo pozorováno častější opakování typů zpěvu (Brumm & Slater 2006), kratší a rychlejší zpěvy (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Ripmeester et al. 2010) a další strukturální modifikace signálů, které jsou v souladu s předpoklady hypotézy adaptace na prostředí. Připsání těchto změn vlivu „akustického znečištění“ zní proto velmi lákavě. Je však třeba si uvědomit, že korelace mezi vlastnostmi zpěvu a hlukem prostředí neznamena nutně kauzalitu a že vyloučení ostatních aspektů městského života není tak jednoduché. Například vyšší hustota městských populací, běžná u mnoha druhů (Nemeth & Brumm 2009), může působit dvěma způsoby, buď přes intenzivnější interakce mezi samci (Potvin & Parris 2012) a/nebo přes zkrácení přenosové vzdálenosti –

protože kratší vzdálenost znamená méně degradace. K potvrzení vlivu nejen městského hluku na strukturu zpěvu je tedy rozhodně zapotřebí dalších studií.

Prostředí je tedy velmi důležitým faktorem ovlivňujícím podobu zpěvu (Boncoraglio & Saino 2007). Nicméně lze předpokládat, že samo o sobě není jediným faktorem, který způsobuje mezipopulační variabilitu zpěvu. Další faktory musí na strukturu vokalizace působit zvláště v případech, kdy daný druh obývá pouze jeden typ habitatu, a přesto se zpěv jeho jednotlivých populací liší.

## 4 Vliv genetiky

### 4.1 Geny a zpěv

Je všeobecně známo, že genotyp ovlivňuje fenotyp – více či méně. A morfologické vlastnosti, jako například velikost těla či zobáku, mají vliv dokonce i na něco tak abstraktního, jako je zpěv (např. Podos 2001; Seddon 2005). Proč by ale genetika nemohla mít cosi společného se strukturou vokálních signálů mnohem nenápadnějšími způsoby? Mnohé studie (Kroodsma & Canady 1985; Forstmeier et al. 2009; Lovell & Lein 2013) ukázaly, že některé aspekty ptačího zpěvu mají silný genetický základ. Dokonce natolik, že rozdíly ve vokalizaci mohou v některých případech sloužit i jako vhodná charakteristika při studiu systematiky a rozlišování sesterských druhů (Marshall 1978; Robbins & Stiles 1999; Sedgwick 2001).

Geny by mohly stát také za variabilitou mezipopulační. Z logiky věci tomu tak bude tam, kde je vokalizace vrozená – což je u velké části ptačích druhů. Mladí samci tyranovce domácího (*Sayornis phoebe*) se během krystalizační fáze nepotřebují slyšet a produkují zcela normální zpěv, i když jsou experimentálně ohlušeni (Kroodsma & Konishi 1991). Napodobováním se však učí příslušníci nezanedbatelného řádu pěvců (Passeriformes) – ovšem s výjimkou podřádu křikavých (Tyranni; v anglické literatuře známí jako suboscines), do které patří již zmiňovaný tyranovec. Kromě zpěvných (Passeri; oscines) se mezi učící se skupiny řadí už jen kolibříci (Trochiliformes) a papoušci (Psittaciformes) (Marler & Slabbekoorn 2004), což jsou také skupiny, u kterých byly nalezeny dialekty (např. Mundinger 1982; Gaunt et al. 1994; Wright 1996). Pokud je alespoň část zpěvu naučená, začne se situace komplikovat.

Zásadní otázka zní, zda se vůbec populace s odlišnými zpěvy liší i geneticky. Pokud totiž geny skutečně ovlivňují zpěv, pak by jedinci z oblastí různých dialektů měli být geneticky odlišní, a to bez ohledu na geografickou vzdálenost. U vzdálených populací, mezi

kterými je genový tok poměrně malý, lze přirozeně nějaké odlišnosti očekávat, rozdíly mezi těmi sousedícími si však zasluhují detailnější vysvětlení. K porovnání variability geografické a genetické je nejprve potřeba jedince se známým dialektem (tzn. s nahraným zpěvem) odchytit a odebrat jim krev. V případě, kdy se genetické rozdíly mezi dialektovými oblastmi nenajdou, pozbývá diskuze o působení genů na strukturu zpěvu význam.

## 4.2 Hypotéza genetické adaptace

Nottebohm (1969, 1972) předložil teorii, že samicím se vyplatí vybírat si samce z vlastní populace, protože takový výběr může vést k rychlejšímu vývoji lokálních adaptací. Potenciálně prospěšný gen může být v jiné situaci (v jiné oblasti) zcela nepoužitelný, nebo dokonce svého nositele poškodit, takže se v populaci neudrží. Jako hypotetický příklad si lze představit gen pro velký zobák, kterým se dobře otvírají ořechy. V oblasti, kde ořechy nerostou, postrádá velký zobák původní smysl – ba naopak se s ním těžko sbírají drobná semínka. Proto stojí za to udržet pracně získanou výhodnou adaptaci v oblasti, kde se vyplatí – což bývá hlavně tam, kde vznikla. Navíc evoluce probíhá rychleji v populacích částečně propojených genovým tokem, než ve velké panmiktické populaci (Baker et al. 1981). K identifikaci samců pocházejících ze stejné oblasti podle této teorie slouží dialekty. Pokud k tomu skutečně dochází, dialekty inhibují, nebo alespoň redukují, genový tok mezi populacemi a tím způsobují genetické rozdíly (Baker 1974, 1975; Baker & Mewaldt 1978).

Hledání důkazu pro toto tvrzení se stalo předmětem mnoha studií. Pravděpodobně nejrozsáhlejší výzkum v tomto směru proběhl na strnadci bělokorunkatém, nicméně s poněkud rozporupnými výsledky. Část studií podporuje hypotézu, že dialekty omezují genový tok (Baker 1975; Baker et al. 1982a), ale další takovou interpretaci získaných dat zpochybňují (Zink & Barrowclough 1984; Hafner & Petersen 1985). Navíc se zdá, že role dialektů se může mezi poddruhy lišit. Například studium poddruhu *oriantha* ukázalo korelaci mezi dialekty a genetickou variabilitou (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton 2001), a zřejmě zde působí částečná bariéra genového toku. Ale u poddruhu *pugetensis* se takovou spojitost neprokázat nepodařilo (Soha et al. 2004). V této studii navíc nenašli korelaci ani při aplikaci moderních statistických metod na původní data poddruhu *nuttalli* ze starší studie Bakera et al. (1982a), kteří tvrdili, že se populace s různými dialekty geneticky odlišují.

Podobné výzkumy proběhly samozřejmě také na dalších druzích, jakými jsou například vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*; Fleischer & Rothstein 1988) a strnavec ranní (Lougheed & Handford 1992; Lougheed et al. 1993). A že pěvci nejsou jedinou skupinou, na které je tato problematika studována, demonstrují například studie na amazoňanovi žlutokrkém (*Amazona*



*auropalliata*; Wright & Wilkinson 2001; Wright et al. 2005). Nicméně, u všech těchto druhů jsou důkazy o vztahu genetických rozdílů mezi populacemi s odlišnými dialekty poměrně slabé. Balaban (1988) pozoroval, že strnadcí mokřadní (*Melospiza georgiana*) na lokalitách s výskytem odlišných alel produkují jiné slabiky, ale na jiných lokalitách se tento vztah nenašel. A mezi odlišně zpívajícími populacemi papežika indigového (*Passerina cyanea*) nebyly žádné významné genetické rozdíly nalezeny (Payne & Westneat 1988).

Ale ani v případech, kdy se najde variabilita jak v genetice, tak ve vokalizaci, to ještě neznamená, že se jedná o příčinu a následek. Například pokud z jakéhokoli důvodu jedinci nepřekračují určitou hranici, zpěv i genetika (ale také další charakteristiky) se na jejich stranách postupem času rozrůzní (Catchpole & Slater 2008). Když se k tomu přidá fakt, že genetickou podobnost dvou populací mohou vyvolat i dva podobné selekční tlaky (Baker 1974), je skutečně na místě velká opatrnost při interpretaci výsledků. Pěkným příkladem jsou přistěhovalci z jiných dialektových oblastí strnadce bělokorunkatého, kteří jsou více parazitováni, následkem čehož mají nižší reprodukční úspěch než místní samci (MacDougall-Shackleton et al. 2002). Jedno z možných vysvětlení větší parazitické zátěže imigrantů říká, že nejsou dostatečně geneticky adaptovaní na selekční tlak představovaný místními parazity. Dialekty by tedy mohly být považovány za příčinu genetické variability, ovšem stejně dobře by nalezená genetická variabilita mohla být důsledek nenáhodného párování, kdy samice preferují méně parazitované lokální samce.

#### 4.2.1 Problémy hypotézy genetické adaptace

Jak je patrné ze závěru předchozího odstavce, hypotéza genetické adaptace s sebou přináší řadu problémů. Její ověření bývá komplikované zejména proto, že počítá s mnoha předpoklady – respektive by měla vést k několika důsledkům, které ne vždy odpovídají skutečnosti. Například z ní lze usuzovat, že když dialekty brání disperzi, jedinci nebudou migrovat a usadí se ve své rodné oblasti (Catchpole & Slater 2008). Baker & Mewaldt (1978, 1981) během pokusu se zpětnými odchyty strnadců bělokorunkatých skutečně pozorovali mnohem menší migraci přes hranice dialektů, než by se dala očekávat při náhodné disperzi. V podobné práci na stejném druhu však Petrinovich et al. (1981) nejenže podobný trend nenašli, ale navíc došli k závěru, že mladí jedinci byli v předchozí studii kroužkování v době, kdy už dialektovou hranici překročili. Také Espmark et al. (1989) pozoroval, že do svého rodiště se vrací hnízdit jen velmi malá část populace drozda crvčaly (*Turdus iliacus*).

Ovšem dialekty by přesto mohly indikovat genetickou variabilitu, pokud by mladí jedinci sice migrovali relativně daleko, ale usazovali by se v oblastech, kde slyší svůj rodný

dialekt (Marler & Tamura 1962). Pak je ale nutné, aby se samci naučili svůj zpěv ještě před disperzí. Zdá se, že v některých případech tomu tak skutečně je (např. Cunningham & Baker 1983), ale jindy se samci učí až od sousedů po ustanovení teritoria v nové lokalitě – tato problematika je podrobněji rozebrána v následující kapitole (viz 5.2). Greig et al. (2012) navíc ukázali, že v případě modropláštíka modrofialového (*Malurus splendens*) jsou zpěvy synů podobnější samci, který je vychoval, než zpěvu jejich biologického otce.

Také vyvstává otázka, zda samice skutečně dávají přednost samcům, kteří zpívají podobně jako jejich otec. Ke zjištění samičí preference v zásadě slouží dvě metody. V tom jednodušším případě se pozorují odpovědi na playbackové nahrávky, složitější postup zahrnuje injekci testosteronu, po které samice začnou zpívat, a porovnání jejich zpěv se zpěvem partnera. U druhé metody se předpokládá, že samice produkuje rodný dialekt, je však také možné, že zpívá zpěv svého prvního partnera (Chilton & Lein 1996). Také není jisté, zda naučený zpěv samici při výběru samce nějak omezuje, ale například při párování kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*) na předchozí zkušenosti se zpěvem zřejmě nezáleží (Yamaguchi 1999). Podle některých studií samice skutečně upřednostňují typ zpěvu, který se naučily v senzitivní periodě (Baker et al. 1981, 1982a; Hernandez et al. 2009), ale Baptista & Morton (1982) a Chilton et al. (1990) pozorovali spíše náhodné párování, co se dialektu týče. Obecně tedy hypotéza genetické adaptace vyvolává více otázek než odpovědí a zdá se, že dialekty se častěji přenášejí spíše kulturně než geneticky – alespoň u druhů, které se zpěv učí.

## 5 Vliv sociálních interakcí

Jak již bylo uvedeno výše, ptačí zpěv slouží v první řadě ke komunikaci. Jednou z hlavních a dobře prokázaných funkcí ptačího zpěvu je obrana teritoria (Catchpole & Slater 2008). Práci potvrzujících tento fakt je celá řada. Například Smith (1979) ukázal, že pokud samec ztratí schopnost zpívat, je pro něj obtížnější obhájit území a je více vystaven útokům ostatních samců. Nowicki et al. (1998) ověřili, že neobsazená teritoria, ze kterých byl přehráván zpěv, byla zabírána pomaleji než tiché kontroly. Další neméně důležitou funkcí ptačího zpěvu je lákání samic (Catchpole & Slater 2008). Když samec není schopen získat partnerku, jeho fitness tím citelně utrpí. Při pátrání po příčinách mezipopulační variability tedy logicky vyvstane otázka, jakou roli v ní hrají jak mezi- tak vnitropohlavní interakce. Touto problematikou se zabývá teorie sociálních interakcí (Payne 1981, podle Rothstein & Fleischer 1987), podle které mezipopulační variabilita vznikne a udrží se, pokud mladé jedince,

respektive nově příchozí imigranty, zvýhodní kopírování zpěvů ostatních samců na lokalitě – například tak, že jim umožní komunikovat efektivněji se sousedy a/nebo rychleji získat partnerku.

## 5.1 Hypotéza sociálních interakcí

Hypotéza sociálních interakcí však předpokládá, že samci se učí zpívat minimálně ještě ve své první sezóně, či jsou schopni získávat nové zpěvy během celého života. Obojí je možné, protože načasování učení se mezi druhy liší – pěvci se tradičně dělí na druhy s „otevřeným“ a „uzavřeným“ učením (v anglické literatuře open- a close-ended learners; Marler & Slabbekoorn 2004).

Jednoduché není určení vzoru, tutora, kterého jedinci kopírují. Nicméně pokud se mladí samci učí zpívat ještě na jaře své první sezóny, velmi pravděpodobně to bude od teritoriálních sousedů (Catchpole & Slater 2008). U mnoha druhů bylo skutečně pozorováno, že roční samci imitovali zpěvy svých sousedů po ustanovení teritoria v nové lokalitě (např. Avery & Oring 1977; Payne & Payne 1993; Liu & Kroodsmá 2006). Zpěv slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*) je mnohem podobnější zpěvu souseda než vlastnímu loňskému zpěvu, a tato podobnost ještě během sezóny roste (Sorjonen 1987). Mladí strnadcí zpěvní se zase učí od několika jedinců a v následující sezóně se usazují poblíž teritorií svých vzorů, případně jednoho z nich nahradí (Beecher et al. 1994; Nordby et al. 1999). Navíc se preferenčně učí právě ty zpěvy, které tito starší samci sdílí mezi sebou (Foote & Barber 2007). Avšak u některých jiných druhů se zpěvy blízkých sousedů podobaly méně než u těch vzdálených nebo mezi nimi nebyl rozdíl (Borrór 1987; Lachlan & Slater 2003; Petrusková et al. 2010). Pokud se jedinec naučí zpívat ještě před usazením ve vlastním teritoriu, nejpravděpodobnějším vzorem pro něj bude otec anebo sousedé v doslechu (Catchpole & Slater 2008). A stejně jako v předchozím případě, existuje mnoho podpůrných studií. Jsou zdokumentovány případy, kdy synové zpívají typy zpěvu svých otců (např. Millington & Price 1985; Grant & Grant 1996), či alespoň dialekt své rodné oblasti (např. Cunningham & Baker 1983). Situace však nemusí být jiná ani tehdy, když je před ustanovováním teritoria schopnost naučit se nový zpěv nenávratně ztracena. Existují přesvědčivé studie ukazující, že samci některých druhů vybírají z repertoáru naučených typů zpěvu ten, který nejvíc odpovídá zpěvu jejich souseda (např. DeWolfe et al. 1989; Nelson 1992).

## 5.2 Výhody sdílení repertoáru

Učení se zpěvu od sousedů vede ke sdílení repertoáru, nebo alespoň jeho části. Sousedé mají tendenci častěji zpívat sdílené zpěvy než ty nesdílené (Mundinger 1975; Bitterbaum & Baptista 1979), takže se nabízí otázka, proč je napodobování sousedova zpěvu výhodné? Sdílení části repertoáru je důležité například pro tzv. „song-type matching“, kdy samci kteří spolu interagují zpěvem, přesně kopírují typ zpěvu svého oponenta (Burt et al. 2001). U některých druhů byl tento konvenční signál demonstrací zvýšené agresivity či dokonce rizika fyzického útoku (Burt et al. 2001; Vehrencamp 2001). Na půl cesty mezi neagresivním nesdíleným zpěvem a silnou hrozbou „song-type matchingu“ stojí podobný jev – „repertoire matching“, při kterém si jedinci odpovídají sice také vzájemně sdíleným zpěvem, ale jiným než který právě zazněl od protivníka. Přestože podle Burt et al. (2002) mohou shodně „zápasit“ i druhy, které repertoáry nesdílí (s využitím zpěvů, které jsou si jen podobné), pravý „song-type matching“ bude zřejmě v předávání informací přesnější. Také pro samice je „song-type matching“ zajímavý, protože při něm mohou například snáze porovnávat schopnosti obou soupeřících samců, zejména to, jak se vypořádají se strukturami náročnými na produkci (Logue & Forstmeier 2008).

Protože stejně jako song type matching jsou mnohé zpěvy určeny jak samcům-rivalům, tak samicím, vliv na strukturu zpěvu by měly mít i mezipohlavní interakce. Samičí preference ale často vedou spíše ke komplexnějším zpěvům či rozsáhlým repertoárům (např. Catchpole 1980; Marler & Slabbekoorn 2004), než ke vzniku mezipopulační variability. Nicméně ani v tomto případě není situace jednoznačná, protože preference pro velké repertoáry není obecně rozšířeným jevem, a navíc by tyto repertoáry mohly být pouze vedlejším produktem rozmanitého sociálního prostředí (Byers & Kroodsma 2009).

A že i samice mohou ovlivňovat mezipopulační variabilitu ukazují následující práce. Například mladé samce velmi zvýhodní, pokud budou napodobovat zpěv dominantního samce v oblasti, neboť tím zvýší své šance na úspěšné spárování (např. Jenkins 1978, podle Rothstein & Fleischer 1987; Payne & Payne 1993). Úspěšnost při párování i hnízdění ročních papežiků indigových je značně vyšší, pokud napodobují zpěv svého dospělého souseda – a to dokonce natolik, že hnědě zbarvení jedinci sdílející zpěv se dostanou na úroveň nesdílejících samců s modřejším, dospělejším opeřením, které je jinak samicemi preferováno (Payne 1982). Lze však soudit, že v takovém případě by jednotlivé varianty preferovaných zpěvů měly být v čase značně nestabilní, protože v zájmu kopírovaných dominantních jedinců bude vyvíjet

nové zpěvy jako protiakci (Rohwer 1982). Krátkodobá mezipopulační variabilita ale může být tímto způsobem udržována (Rothstein & Fleischer 1987).

Ze strany samce je situace poněkud ošemetná, protože teoreticky by si měl udržet schopnost přilákat také samici, která případně přimigruje z jiné oblasti. Z tohoto důvodu jsou specializované zpěvy určené pouze samicím u lesňáčka žlutotemenného (*Setophaga pensylvanica*) mnohem stereotypnější, bez dialektů, zatímco zpěvy používané při interakcích samců mají dialektový charakter (Marler & Slabbekoorn 2004). U kosovce zvučnohlásného (*Psophodes olivaceus*), kde zpívají obě pohlaví, vykazují samičí zpěvy geografickou variabilitu, ale samčí projevy jsou stabilní (Watson 1969; Mennill & Rogers 2006). Příčiny tohoto rozdílu nebyly dosud plně objasněny, ale role lákání samic i ze vzdálenějších oblastí není vyloučena. Avšak zdá se, že u jiných druhů se podobné omezení nevyskytuje a naopak právě samice pomáhají svými preferencemi lokální variabilitu zpěvu udržet (O’Loghlen et al. 2011). Svůj rodný dialekt upřednostňují například i samice strnadce bělokorunkatého nebo rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*; MacDougall-Shackleton et al. 2001; Węgrzyn & Leniowski 2010).

Z předchozího textu je zjevné, že právě sdílení zpěvu mezi samci na jedné lokalitě by mohlo být jednou z hlavních příčin vzniku a udržení dialektů. Rothstein & Fleischer (1987) tvrdí, že dialekty se mohou v populaci udržet, když je produkce lokálního zpěvu indikátorem samcovy kvality, respektive znakem, že je zkušeným členem místní populace. Samice vlhovce hnědohlavého zdá se skutečně posuzují věk a kvalitu potenciálního partnera právě podle schopnosti zpívat správný místní typ hvizdu (O’Loghlen & Rothstein 1995). Navíc podle některých studií (např. Beecher et al. 2000; Griebmann & Naguib 2002) lze sdílení repertoáru se sousedy použít jako indikátor dlouhodobého držení teritoria. Zvláště v případě, kdy je provedení „správného“ zpěvu obtížné a jedinci se ho se učí déle, umožní lokální dialekty rychlé rozpoznání cizinců, kteří podle „dear enemy hypothesis“ představují větší hrozbou než sousedé (např. Temeles 1994; Molles & Vehrencamp 2001). V souladu s tím jsou sousedící strnadci zpěvní vzájemně tím agresivnější, čím méně zpěvů spolu sdílí (Wilson & Vehrencamp 2001).

Na druhou stranu je třeba zmínit i „ranging hypothesis“ (Morton 1986), která tvrdí, že ptáci budou silně reagovat na každého vetřelce, pokud zjistí, že překročil hranice jejich teritoria. Podle této teorie vzdálenost zpívajícího soka odhadují porovnáním míry degradace signálu se zapamatovanou nedegradovanou verzí. Pro skutečně efektivní odhad je však opět výhodné mít stejný zpěv ve svém repertoáru (Morton 1986). Chování odpovídající této teorii i teorii „dear enemy“ lze pozorovat i u řady našich pěvců, zejména migrujících, na počátku

hnízdění sezóny. V tomto období ještě nejsou se sousedy dostatečně „obeznámeni“ a při ustavování hranic teritorií dochází k častým střetům a později během hnízdění je daleko silnější reakce na cizí samce než sousedy a lze předpokládat, že lokální variabilita či dokonce dialekty hrají v rozpoznávání důležitou roli (Hansen 1984; Briefer et al. 2008)..

## 6 Závěr

Mezipopulační variabilita ptačího zpěvu se v různé míře objevuje u řady druhů, nejvíce je však tato problematika studována na pěvcích. Podobnost či odlišnost vokálních projevů se většinou posuzuje podle typů zpěvu, slabik nebo časových a frekvenčních charakteristik. Pro vysvětlení vzniku a udržování odlišných variant zpěvu v různých zeměpisných oblastech bylo vysloveno několik teorií.

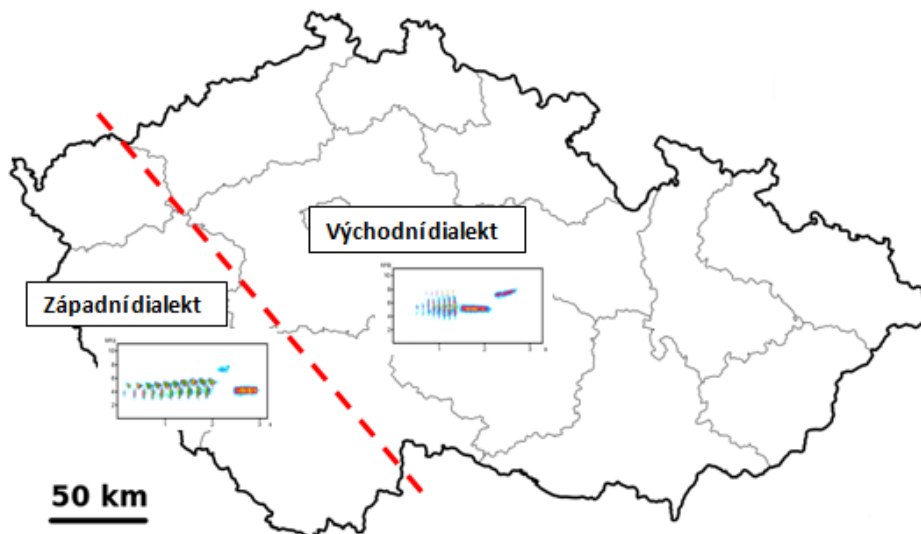
Řada studií prokázala, že jednotlivá prostředí se liší ve vlastnostech souvisejících s přenosem zvuku (např. Morton 1975; Slabbekoorn et al. 2002; Nicholls & Goldizen 2006). Protože zpěv hraje v ptačí komunikaci hlavní roli, bude působit velký selekční tlak na modifikaci struktury zpěvu tak, aby se pokud možno zabránilo degradaci signálu (Morton 1975). Přestože se (zvláště v případě změn v hlučném městském prostředí) nepodařilo zcela vyloučit vliv ostatních faktorů, ukazuje se, že prostředí má rozhodně značný podíl na výsledné podobě zpěvu (Boncoraglio & Saino 2007), alespoň co se týče kvantitativních časových a frekvenčních parametrů. Na vzniku strukturálních rozdílů (používané typy zpěvu, slabik, apod.) se však zřejmě více uplatňují další faktory.

Jedním z možných faktorů by mohla být dědičnost, kterou se zabývá hypotéza genetické adaptace. Je však velmi problematické dokázat, zda je genetická variabilita skutečně příčinou odlišnosti zpěvů různých populací. Většina dosavadních studií přinesla buď slabou podporu, nebo tuto teorii úplně vyvracely (Zink & Barrowclough 1984; Catchpole & Slater 2008). Jelikož se výsledky liší nejen mezi druhy, ale v případě strnadce bělokorunkatého dokonce i mezi jednotlivými poddruhy (Soha et al. 2004), lze úspěšně pochybovat o větším vlivu genetiky na rozrůznění zpěvu v rámci druhu. Dědičnost jistě do určité míry ovlivňuje vokalizaci u druhů s vrozeným zpěvem, avšak tam, kde se zpěv učí, budou odlišné varianty typů zpěvu vznikat a předávat se mezi generacemi spíše kulturní cestou.

Právě kulturní přenos může hrát možná i nejdůležitější roli při komunikaci s ostatními členy v rámci populace. Je zjevné, že vnitro- i mezipopulační interakce velmi ovlivňují výslednou podobu lokálních typů zpěvu. Za samotný vznik mezipopulační variability jsou

zřejmě zodpovědní především samci, zatímco role samic spočívá spíše v jejím udržování. Teoreticky je možné, aby samice ze dvou populací začaly preferovat odlišné zpěvy (ne na základě rozlišení místní-cizí, k čemuž dochází, ale např. kvůli určitým slabikám). Tím by „donutily“ samce rozrůznit zpěv, ale v praxi jsem nenašla žádnou práci, která by podobný jev popisovala. Na druhou stranu v případě samců se může jakákoli individuální změna zpěvu rozšířit mezi ostatní členy komunity, protože při učení se zpěvu je často vzorem jiný samec (Catchpole & Slater 2008). Navíc sdílení zpěvu se sousedy je pro samce výhodné – ať už kvůli získávání samic nebo úspěšnější obraně teritoria.

Zdá se tedy, že existenci mezipopulační variability nelze vysvětlit působením pouze jednoho z uvedených faktorů, ale spíše jejich kombinací. Nicméně v specifickém případě dialektů by větší vliv zřejmě mohly mít právě sociální interakce. Právě ve formě dialektů se vnitrodruhová geografická variabilita často projevuje (např. Bjerke & Bjerke 1981). S jasně definovanými hranicemi mezi různými zpěvy se můžeme setkat například u střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*; Catchpole & Rowell 1993) nebo strnadce bělokorunkatého (Soha et al. 2004). A dialekty vázané na slabiky lze nalézt například u lindušky lesní (Petrušková et al. 2010).



Obr. 5 – přibližný průběh hranice dialektů strnada obecného; podle [www.strnadi.cz](http://www.strnadi.cz)

Dialekty studuje i probíhající projekt Nářečí českých strnadů ([www.strnadi.cz](http://www.strnadi.cz)). Strnad obecný je běžný pěvec obývající otevřenou kulturní krajinu velké části Eurasie. Na rozdíl od většiny druhů temperátní oblasti samci zpívají od února až do pozdního léta, navíc v průběhu celého dne. Má velmi jednoduchý zpěv, na jehož koncovou frázi jsou vázané snadno rozlišitelné dialekty (Caro et al. 2009). Ze všech těchto důvodů je strnad velmi vhodný

modelový druh pro studium mezipopulační variability, obzvláště dialektů. Dosavadní výsledky projektu Nářečí českých strnadů prokázaly přítomnost východního a západního dialektu na území České republiky, jejichž hranice zhruba probíhá západními Čechy (viz obr. 5). Projekt však zároveň odhalil variabilitu v rámci těchto dvou hlavních dialektových skupin. Dosud však nebylo objasněno, zda za těmito mikrodiakty stojí odlišné prostředí, sociální interakce nebo jejich kombinace. Navazující diplomová práce se proto bude problematikou geografické variability zabývat právě na modelovém druhu strnadu obecném.



## 7 Seznam literatury

- Andrew, R. J. 1962. Evolution of intelligence and vocal mimicing. *Science* 137 (3530): 585–589.
- Austen, M. J. W. & Handford, P. 1991. Variation in the songs of breeding Gambel's white-crowned sparrows near Churchill, Manitoba. *The Condor* 93 (1): 147–152.
- Avery, M. & Oring, L. W. 1977. Song dialects in the Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *The Condor* 79 (1): 113–118.
- Badyaev, A. V. & Leaf, E. S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *The Auk* 114 (1): 40–46.
- Baker, M. C. 1974. Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects. *The Condor* 76 (3): 351–356.
- Baker, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* 29 (2): 226–241.
- Baker, M. C. 2000. Cultural diversification in the flight call of the ringneck parrot in western Australia. *The Condor* 102 (4): 905–910.
- Baker, M. C. & Mewaldt, L. R. 1978. Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *Evolution* 32 (4): 712–722.
- Baker, M. C. & Mewaldt, L. R. 1981. Response to “Song dialects as barriers to dispersal: a re-evaluation”. *Evolution* 35 (1): 189–190.
- Baker, M. C., Spittle-Nabors, K. J. & Bradley, D. C. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science* 214 (4522): 819–821.
- Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L., Cunningham, M. A. & Tomback, D. F. 1982. Allozyme frequencies in a linear series of song dialect populations. *Evolution* 36 (5): 1020–1029.
- Balaban, E. 1988. Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): I. song variation, genetic variation, and their relationship. *Behaviour* 105 (3/4): 250–291.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E. & Stoddard, P. K. 1994. Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91 (4): 1450–1454.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E. & Nordby, J. C. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour* 59 (1): 29–37.
- Bitterbaum, E. & Baptista, L. F. 1979. Geographical variation in songs of California house finches (*Carpodacus mexicanus*). *The Auk* 96 (3): 462–474.
- Bjerke, T. K. & Bjerke, T. H. 1981. Song dialects in the redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica* 12 (1): 40–50.
- Boncoraglio, G. & Saino, N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21 (1): 134–142.
- Borrer, D. J. 1987. Song in the white-eyed vireo. *The Wilson Bulletin* 99 (3): 377–397.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 882 str.
- Brenowitz, E. A., Margoliash, D. & Nordeen, K. W. 1997. An introduction to birdsong and the avian song system. *Journal of neurobiology* 33 (5): 495–500.

- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of Experimental Biology* 211 (3): 317–326.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 434–440.
- Brumm, H. 2006a. Animal communication: city birds have changed their tune. *Current Biology* 16 (23): R1003–R1004.
- Brumm, H. 2006b. Signalling through acoustic windows: nightingales avoid interspecific competition by short-term adjustment of song timing. *Journal of Comparative Physiology A* 192 (12): 1279–1285.
- Brumm, H. & Slater, P. J. B. 2006. Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (4): 475–481.
- Burt, J. M., Campbell, S. E. & Beecher, M. D. 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour* 62 (6): 1163–1170.
- Burt, J. M., Bard, S. C., Campbell, S. E. & Beecher, M. D. 2002. Alternative forms of song matching in song sparrows. *Animal Behaviour* 63 (6): 1143–1151.
- Byers, B. E. & Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77 (1): 13–22.
- Caro, S. P., Keulen, C. & Poncin, P. 2009. Song repertoires in a western European population of yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Acta Ornithologica* 44 (1): 9–16.
- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74 (1-2): 149–166.
- Catchpole, C. K. & Rowell, A. 1993. Song sharing and local dialects in a population of the european wren *Troglodytes troglodytes*. *Behaviour* 125 (1-2): 67–78.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 2008. *Bird song, Biological themes and variations*. Cambridge University Press, 335 str.
- Cunningham, M. A. & Baker, M. C. 1983. Vocal learning in white-crowned sparrows: sensitive phase and song dialects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13 (4): 259–269.
- Darolová, A., Krištofík, J., Hoi, H. & Wink, M. 2012. Song complexity in male marsh warblers: does it reflect male quality? *Journal of Ornithology* 153 (2): 431–439.
- Date, E. M. & Lemon, R. E. 1993. Sound transmission: a basis for dialects in birdsong? *Behaviour* 124 (3-4): 291–312.
- DeWolfe, B. B., Baptista, L. F. & Petrinovich, L. 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's white-crowned sparrows. *The Condor* 91 (2): 397–407.
- van Dongen, W. F. D. & Mulder, R. A. 2006. Habitat density, song structure and dialects in the Madagascar paradise flycatcher *Terpsiphone mutata*. *Journal of Avian Biology* 37 (4): 349–356.
- Douglas III, H. D. & Conner, W. E. 1999. Is there a sound reception window in coastal environments? Evidence from shorebird communication systems. *Naturwissenschaften* 86 (5): 228–230.
- Espmark, Y. O., Lampe, H. M. & Bjerke, T. K. 1989. Song conformity and continuity in song dialects of redwings *Turdus iliacus* and some ecological correlates. *Ornis Scandinavica* 20 (1): 1–12.
- Fernández-Juricic, E., Poston, R., De Collibus, K., Morgan, T., Bastain, B., Martin, C., Jones, K. & Treminio, R. 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male

- house finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western U.S. *Urban Habitats* 3 (1): 49–69.
- Fleischer, R. C. & Rothstein, S. I. 1988. Known secondary contact and rapid gene flow among subspecies and dialects in the brown-headed cowbird. *Evolution* 42 (6): 1146–1158.
- Foote, J. R. & Barber, C. A. 2007. High level of song sharing in an eastern population of song sparrow (*Melospiza melodia*). *The Auk* 124 (1): 53–62.
- Forstmeier, W., Burger, C., Temnow, K. & Derégnaucourt, S. 2009. The genetic basis of zebra finch vocalizations. *Evolution* 63 (8): 2114–2130.
- Fuller, R. A., Warren, P. H. & Gaston, K. J. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters* 3 (4): 368–370.
- Gaunt, S. L. L., Baptista, L. F., Sánchez, J. E. & Hernandez, D. 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *The Auk* 111 (1): 87–103.
- Grant, B. R. & Grant, P. R. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50 (6): 2471–2487.
- Greig, E. I., Taft, B. N. & Pruett-Jones, S. 2012. Sons learn songs from their social fathers in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1741): 3154–3160.
- Grießmann, B. & Naguib, M. 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108 (5): 377–387.
- Hafner, D. J. & Petersen, K. E. 1985. Song dialects and gene flow in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *Evolution* 39 (3): 687–694.
- Halfwerk, W. & Slabbekoorn, H. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour* 78 (6): 1301–1307.
- Halfwerk, W., Bot, S., Buikx, J., van der Velde, M., Komdeur, J., ten Cate, C. & Slabbekoorn, H. 2011. Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (35): 14549–14554.
- Handford, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8 (3): 203–206.
- Handford, P. & Loughheed, S. C. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *The Condor* 93 (3): 644–658.
- \* Hansen P., 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour*, 27:1270-1271
- Hansen, P. 1984. Neighbour-stranger song discrimination in territorial yellowhammer *Emberiza citrinella* males, and a comparison with responses to own and alien song dialects. *Ornis Scandinavica* 15 (4): 240–247.
- Hunter, M. L. & Krebs, J. R. 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology* 48 (3): 759–785.
- \* Jenkins, P. F. 1978. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* 26: 50-78.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science* 192 (4239): 574–575.

- Kroodsma, D. E. & Canady, R. A. 1985. Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among marsh wren populations have a genetic basis. *The Auk* 102 (3): 439–446.
- Kroodsma, D. E. & Konishi, M. 1991. A suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behaviour* 42 (3): 477–487.
- Lachlan, R. F. & Slater, P. J. B. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour* 65 (5): 957–969.
- Lang, A. L. & Barlow, J. C. 1997. Cultural evolution in the eurasian tree sparrow: divergence between introduced and ancestral populations. *The Condor* 99 (2): 413–423.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J. & Jouventin, P. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266 (1429): 1623–1628.
- Liu, W.-C. & Kroodsma, D. E. 2006. Song learning by chipping sparrows: when, where, and from whom. *The Condor* 108 (3): 509–517.
- Logue, D. M. & Forstmeier, W. 2008. Constrained performance in a communication network: implications for the function of song-type matching and for the evolution of multiple ornaments. *The American Naturalist* 172 (1): 34–41.
- Lougheed, S. C. & Handford, P. 1992. Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution* 46 (5): 1443–1456.
- Lougheed, S. C., Handford, P. & Baker, A. J. 1993. Mitochondrial DNA hyperdiversity and vocal dialects in a subspecies transition of the rufous-collared sparrow. *The Condor* 95 (4): 889–895.
- Lovell, S. F. & Lein, M. R. 2013. Geographical variation in songs of a suboscine Passerine, the alder flycatcher (*Empidonax alnorum*). *The Wilson Journal of Ornithology* 125 (1): 15–23.
- Luther, D. A. & Derryberry, E. P. 2012. Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour* 83 (4): 1059–1066.
- MacDougall-Shackleton, E. A. & MacDougall-Shackleton, S. A. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55 (12): 2568–2575.
- MacDougall-Shackleton, E. A., Derryberry, E. P. & Hahn, T. P. 2002. Nonlocal male mountain white-crowned sparrows have lower paternity and higher parasite loads than males singing local dialect. *Behavioral Ecology* 13 (5): 682–689.
- MacDougall-Shackleton, S. A., MacDougall-Shackleton, E. A. & Hahn, T. P. 2001. Physiological and behavioural responses of female mountain white-crowned sparrows to natal- and foreign-dialect songs. *Canadian journal of zoology* 79 (2): 325–333.
- Marler, P. & Tamura, M. 1962. Song “dialects” in three populations of white-crowned sparrows. *The Condor* 64 (5): 368–377.
- Marler, P. & Slabbekoorn, H. 2004. *Nature’s music, The science of birdsong*. Elsevier Academic Press, 513 str.
- Marshall, J. T. 1978. *Systematics of smaller asian night birds based on voice*. American Ornithologists’ Union, 59 str.
- Marten, K. & Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization: I. temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2 (3): 271–290.

- Mennill, D. J. & Rogers, A. C. 2006. Whip it good! Geographic consistency in male songs and variability in female songs of the duetting eastern whipbird *Psophodes olivaceus*. *Journal of Avian Biology* 37 (1): 93–100.
- Millington, S. J. & Price, T. D. 1985. Song inheritance and mating patterns in Darwin's finches. *The Auk* 102 (2): 342–346.
- Molles, L. E. & Vehrencamp, S. L. 2001. Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with high song type sharing. *Animal Behaviour* 61 (1): 119–127.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109 (965): 17–34.
- Morton, E. S. 1986. Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour* 99 (1-2): 65–86.
- Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations in birds. In: Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. (eds.), *Acoustic Communication in Birds*, 147–208. Academic Press, New York.
- Mundinger, P. 1975. Song dialects and colonization in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, on the east coast. *The Condor* 77 (4): 407–422.
- Nelson, D. A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 (6): 415–424.
- Nemeth, E. & Brumm, H. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour* 78 (3): 637–641.
- Nemeth, E. & Brumm, H. 2010. Birds and anthropogenic noise: are urban songs adaptive? *The American Naturalist* 176 (4): 465–475.
- Nemeth, E., Pieretti, N., Zollinger, S. A., Geberzahn, N., Partecke, J., Miranda, A. C. & Brumm, H. 2013. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280 (1754).
- Nicholls, J. A. & Goldizen, A. W. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* 75 (2): 549–558.
- Nordby, J. C., Campbell, S. E. & Beecher, M. D. 1999. Ecological correlates of song learning in song sparrows. *Behavioral Ecology* 10 (3): 287–297.
- Nottebohm, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *The Condor* 71 (3): 299–315.
- Nottebohm, F. 1972. The origins of vocal learning. *The American Naturalist* 106 (947): 116–140.
- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *The American Naturalist* 109 (970): 605–624.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. & Hughes, M. 1998. The territory defense function of song in song sparrows: a test with the speaker occupation design. *Behaviour* 135 (5): 615–628.
- O'Loughlen, 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 (4): 251–259.
- O'Loughlen, A. L., Ellis, V., Zatzian, D. R., Merrill, L. & Rothstein, S. I. 2011. Cultural evolution and long-term song stability in a dialect population of brown-headed cowbirds. *The Condor* 113 (2): 449–461.

- Patricelli, G. L. & Blickley, J. L. 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk* 123 (3): 639–649.
- \* Payne, R. B. 1981. Population structure and social behaviour: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: Alexander, R. D. & Tinkle, D. W. (eds.), *Natural selection and social behaviour: Recent Research and New Theory*, 108–120, Chiron Press.
- Payne, R. B. 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in indigo buntings. *Ecology* 63 (2): 401–411.
- Payne, R. B. & Westneat, D. F. 1988. A genetic and behavioral analysis of mate choice and song neighborhoods in indigo buntings. *Evolution* 42 (5): 935–947.
- Payne, R. B. & Payne, L. L. 1993. Song copying and cultural transmission in indigo buntings. *Animal Behaviour* 46 (6): 1045–1065.
- Petrinovich, L., Patterson, T. & Baptista, L. F. 1981. Song dialects as barriers to dispersal: a re-evaluation. *Evolution* 35 (1): 180–188.
- Petrusková, T., Osiejuk, T. S. & Petrušek, A. 2010. Geographic variation in songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. *The Auk* 127 (2): 274–282.
- Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409 (6817): 185–188.
- Potvin, D. A. & Parris, K. M. 2012. Song convergence in multiple urban populations of silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Ecology and Evolution* 2 (8): 1977–1984.
- Price, J. J. & Yuan, D. H. 2011. Song-type sharing and matching in a bird with very large song repertoires, the tropical mockingbird. *Behaviour* 148 (5-6): 673–689.
- Pytte, C. L., Rusch, K. M. & Ficken, M. S. 2003. Regulation of vocal amplitude by the blue-throated hummingbird, *Lampornis clemenciae*. *Animal Behaviour* 66 (4): 703–710.
- Ripmeester, E. A. P., Kok, J. S., van Rijssel, J. C. & Slabbekoorn, H. 2010. Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study on the influence of territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64 (3): 409–418.
- Robbins, M. B. & Stiles, F. G. 1999. A new species of pygmy-owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the Pacific slope of the northern Andes. *The Auk* 116 (2): 305–315.
- Rohwer, S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* 22 (3): 531–546.
- Rothstein, S. I. & Fleischer, R. C. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *The Condor* 89 (1): 1–23.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution* 59 (1): 200–215.
- Sedgwick, J. A. 2001. Geographic variation in the song of willow flycatchers: differentiation between *Empidonax traillii adastus* and *E. t. extimus*. *The Auk* 118 (2): 366–379.
- Shy, E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in north American tanagers (Thraupinae: *Piranga*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12 (1): 71–76.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T. B. 2002. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution* 56 (9): 1849–1858.
- Slabbekoorn, H. & Peet, M. 2003. Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424 (6946): 267.

- Slabbekoorn, H. & den Boer-Visser, A. 2006. Cities change the songs of birds. *Current Biology* 16 (23): 2326–2331.
- Slabbekoorn, H., Eilers, J. & Smith, T. B. 2002. Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. *The Condor* 104 (3): 564–573.
- Smith, D. G. 1979. Male singing ability and territory integrity in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* 68 (3-4): 193–206.
- Soha, J. A., Nelson, D. A. & Parker, P. G. 2004. Genetic analysis of song dialect populations in puget sound white-crowned sparrows. *Behavioral Ecology* 15 (4): 636–646.
- Sorjonen, J. 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). *Behaviour* 102 (3-4): 196–212.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour* 47 (2): 339–350.
- Thompson, N. S., LeDoux, K. & Moody, K. 1994. A system for describing bird song units. *Bioacoustics* 5 (4): 267–279.
- \* Thorpe, W. H. 1954. The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature* 173 (4402): 465–469.
- Tracy, T. T., Zasadny, H. J., Erickson, J. G. & Siemers, J. L. 2009. Syllable and song sharing in a recently established population of house finches (*Carpodacus mexicanus*). *The Auk* 126 (4): 823–830.
- Tubaro, P. L. & Segura, E. T. 1994. Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the southern pampas: a test of the acoustic adaptation hypothesis. *The Condor* 96 (4): 1084–1088.
- Tubaro, P. L. & Segura, E. T. 1995. Geographic, ecological and subspecific variation in song of the rufous-browed pappershrike (*Cyclarhis gujanensis*). *The Condor* 97 (3): 792–803.
- Vehrencamp, S. L. 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1476): 1637–1642.
- Wasserman, F. E. 1979. The relationship between habitat and song in the white-throated sparrow. *The Condor* 81 (4): 424–426.
- Watson, M. 1969. Significance of antiphonal song in the eastern whipbird, *Psophodes olivaceus*. *Behaviour* 35 (1-2): 157–178.
- Weir, J. T., Wheatcroft, D. J. & Price, T. D. 2012. The role of ecological constraint in driving the evolution of avian song frequency across a latitudinal gradient. *Evolution* 66 (9): 2773–2783.
- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern north America. *The American Naturalist* 138 (4): 973–993.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3 (1): 69–94.
- Wilkins, M. R., Seddon, N. & Safran, R. J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (3): 156–166.
- Wilson, P. L. & Vehrencamp, S. L. 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour* 62 (6): 1197–1205.
- Wood, W. E. & Yezerinac, S. M. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk* 123 (3): 650–659.

- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 263 (1372): 867–872.
- Wright, T. F. & Wilkinson, G. S. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1467): 609–616.
- Wright, T. F., Rodriguez, A. M. & Fleischer, R. C. 2005. Vocal dialects, sex-biased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology* 14 (4): 1197–1205.
- Węgrzyn, E. & 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 (2): 255–267.
- Zink, R. M. & Barrowclough, G. F. 1984. Allozymes and song dialects: a reassessment. *Evolution* 38 (2): 444–448.

---

\* sekundární citace