

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Alena Rulfová

Divergence zpěvu filipínských bulbulů (Pycnonotidae) na ostrovech

Song divergence of Philippine bulbuls (Pycnonotidae) on islands

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Richard Policht Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2014

**Prohlášení:**

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

**V Praze dne:** 14. 8. 2014

**Podpis:**

**Poděkování:** Děkuji především svému školiteli Mgr. Richardovi Polichtovi Ph.D. za vedení práce. Dále bych ráda poděkovala svému konzultantovi doc. RNDr. Danielu Fryntovi Ph.D. za pomoc zejména s organizační stránkou práce. Nemały dík patří také mojí mamince za kontrolu pravopisné a slohové stránky práce, a všem kolegům, kteří se podíleli na terénní části práce, zjm. Mgr. Petře Hlaváčové a Mgr. Tomášovi Telenskému.

## **Abstrakt**

Bulbuli (Pycnonotiade) představují variabilní skupinu pěvců s bohatými akustickými projevy. Ačkoliv je zpěv bulbulů velmi dobře slyšitelný, dosud se jeho výzkumu věnovalo jen několik málo studií. Studovaný druh bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) patří mezi endemické sedentární druhy filipínského souostroví. Tato diplomová práce tak přináší první komplexní popis jeho zpěvu. Nahrávky byly pořízeny na pěti ostrovech filipínského souostroví v osmi různých habitatech. Na nahraných zpěvech bylo měřeno devět parametrů, které nejlépe vypovídají o rozdílech mezi jednotlivými ostrovy. Při zpracování dat byl ošetřen vliv potenciálních korelátů jako je habitat a současné vzdálenosti mezi ostrovy. Byly zjištěny rozdíly mezi třemi skupinami ostrovů a to v konečné frekvenci, počtu slabik a délce zpěvu, které naznačují možnou souvislost s propojením ostrovů v pozdním pleistocénu a kolonizačními paterny studovaného druhu. Byl prokázán vliv habitatu na frekvenční parametry zpěvu. Vliv současných vzdáleností mezi jednotlivými ostrovy byl prokázán jen velmi slabý.

Klíčová slova: *Ixos philippinus*, bulbul, Filipíny, zpěv, divergence, kolonizace, pozdní pleistocén

## **Abstract**

Bulbuls (Pycnonotidae) are a biologically diverse group of songbirds that produce a variety of vocalisations. Their songs are very audible, yet the vocal behaviour of the majority of bulbul species has not been formally described or subject to bioacoustical study. The Philippine bulbul (*Ixos philippinus*) is a sedentary and endemic species of the Philippine archipelago. This thesis presents the first detailed descriptions of its song. The songs were recorded on five islands locations that covered eight different habitats. Nine song features of these species were compared, in order to understand song variations between different islands. In searching for correlations, habitat types and geographical distances between the islands were also measured. The songs of the species found on five islands were readily split up into three groups based on end frequency, syllable number and song duration. The correlations possibly relate to a late Pleistocene connection between the islands and colonization routes of the species. It was found that song frequency parameters in bulbul species is primarily affected by habitat, whilst the effect of current distances between islands was shown to be weak.

Key words: *Ixos philippinus*, bulbul, Philippines, song, divergence, colonization, late pleistocene

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Cíle práce .....	3
3. Rešerše .....	4
3.1. Bulbuli (Pycnonotiade) .....	4
3.2. Akustické projevy bulbulů (Pycnonotidae) .....	4
3.3. Systematika .....	5
3.4. Kolonizace Filipín bulbuly .....	7
3.5. Biogeografický vývoj Filipín .....	9
4. Metodika .....	11
4.1. Studijní oblast .....	11
4.2. Sběr dat .....	12
4.3. Akustická analýza .....	12
4.4. Statistická analýza .....	14
4.5. Měření vzdálenosti mezi jednotlivými lokalitami .....	15
5. Výsledky .....	16
5.1. Popis zpěvu bulbulčíka filipínského ( <i>Ixos philippinus</i> ) .....	16
5.2. Porovnání akustických parametrů mezi ostrovy .....	17
5.3. Diskriminančně funkční analýza .....	27
5.4. Vliv habitatu na rozdíly ve zpěvu <i>Ixos philippinus</i> .....	29
5.5. Vzdálenost mezi jednotlivými ostrovy .....	31
6. Diskuze .....	32
7. Závěr .....	35
8. Použitá literatura .....	37

## 1. Úvod

Oceánská souostroví představují jedinečné oblasti pro studium diverzifikace fauny a flóry. Pevné a ostré geografické hranice pomáhají odstranit mnoho zkreslujících faktorů přítomných v kontinentálních oblastech (Oliveros a Moyle 2010). Nejzajímavějšími otázkami, které v nás vzbuzují všechna souostroví, jsou význam kolonizace a diverzifikace živočišných druhů in situ. Původ a historie diverzifikace endemických druhů různých souostroví jsou mnohdy relativně málo prozkoumány (např. Siler et al 2014, Xing et al., 2013, López et al. 2013, Lovell and Lein 2013, Jansa et al. 2006, Förschler and Kalko 2007).

Filipínské souostroví, zahrnující více než 7000 ostrovů, je jedním z největších na Zemi. Patří mezi nejbohatší hot spot oblasti a žije zde velké množství endemických druhů živočichů (64 % savců, 77 % obojživelníků, 31 % ptáků) (Kennedy et al. 2000).

Jak ukazují studie z posledních let, počet endemických druhů ptáků žijících na Filipínách byl v minulosti silně podhodnocován a číslo uváděné v klíčích k určování filipínských ptáků (viz např. Kennedy et al. 2000) tedy s velkou pravděpodobností neplatí (např. Hosner et al. 2013, Moltesen et al. 2012, Rasmussen et al. 2012, Collar et al. 2013, Lohman et al. 2010, Sheldon et al. 2009).

Příčinou tohoto podhodnocování je nejspíše fakt, že schopnost letu jaksi nižší míru endemismu evokuje (Lohman et al. 2010). Nicméně Filipíny jsou (kromě Palawánu) již po miliony let odděleny od zbytku zemského povrchu (Heaney 1986, Hall 2001, 2002). Zajímavé je, že poslední výzkumy dokonce naznačují, že Palawán během středního Pleistocénu možná vůbec nebyl k Sunda Regionu připojen, a Filipíny by tak jako celek mohly podléhat zcela samostatnému vývoji (Esselstyn et al. 2004).

Dalším důvodem, proč na Filipínách nalezneme velké množství endemických druhů ptáků je fakt, že pouze malé množství filipínských ptačích druhů patří mezi oceánické migranty (Kennedy et al. 2000). Studie Moore et al. (2008) navíc ukazuje, že ptáci tropického lesa jen vzácně přeletují přes moře, neboť potřebují ke svým přeletům mezi částmi lesa zalesněné koridory.

Pro některé lesní druhy představuje hlavní impuls k šíření či setrvání na ostrově míra deforestace, která se na Filipínách stále stupňuje (Sammler et al. 2012), případně naopak šíření a opětovné propojování pralesa v minulosti mohlo vést k sekundárním kontaktům izolovaných populací (Silva-Iturizza et al. 2010). To se samozřejmě netýká jen Filipín (např. Sodhi et al. 2011).

U bulbulíka filipínského (*Ixos philippinus*) stejně jako u většiny druhů čeledi Pycnonotidae hraje důležitou roli v šíření právě fragmentace pralesa a to zejména proto, že se jedná o frugivorní druhy (Tobias a Fishpol 2005), které kupříkladu ve východní Asii představují

dominantní frugivory (Au et al. 1998, Kitamura et al. 2002, Wydhayagarn et al. 2009, Kamtaeja et al. 2012). Ve fragmentované krajině mají totiž frugivorní druhy tendenci k vyšší disperzi než v krajině s dostatkem potravních zdrojů (např. Neuschulz et al. 2012, Khamcha et al. 2012).

Izolace populací, ať již v důsledku zmenšování původního habitatu nebo izolace na ostrovech bývá mnohdy doprovázena divergencí ve zpěvu či dalších akustických projevech (např. klasicky známé Darwinovy 'pěnkavy' Grant a Grant 2010)

Akustické parametry ptačího zpěvu vykazují významnou geografickou variabilitu a to jak vnitrodruhově tak i mezidruhově (Mundinger 1982). K tomuto rozrůznění dochází v důsledku izolace jednotlivých populací, a to složitými evolučními procesy jako jsou genetické (např. genetický drift López et al. 2013b či Méndez et al. 2011) nebo kulturní mutace (např. Parker et al. 2012), sexuální selekce (viz např. review Podos et al. 2004), adaptivní odpověď na místní ekologické podmínky, jako je struktura habitatu ovlivňující transmisi akustických signálů (např. review Ey a Fisher 2009 či review Luther a Gentry 2013). Zpěv ptáků se dále může rozrůznit v důsledku morfologických změn (viz review Riede a Goller 2014). Souhrnný popis toho, o jaké procesy se jedná a jakým způsobem na akustické projevy působí, uvádím na příkladu nemalého množství studií ve své bakalářské práci (viz Rulfová 2011).

Rozdíly v akustických projevech ptáků tedy mohou být způsobeny jak rozličnými selekčními tlaky, tak i neutrálními procesy. Tyto rozdíly často umožňují pochopení faktorů řídících evoluci nejen akustických signálů (viz review Farnsworth a Lovette 2008 či na příkladu hybridizace Willis et al. 2014).



## **2. Cíle práce**

1. deskripce zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) prostřednictvím vybraných akustických parametrů.
2. zmapovat geografickou variabilitu zpěvu endemického druhu Filipín bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) na vybraných ostrovech.
3. otestovat potenciální vliv Pleistocénní geografie (endemických center).
4. test dalších potenciálních korelátů: habitat, vzdálenost mezi ostrovy.
5. porovnat nalezené patern v akustické diverzifikaci s kolonizačními paterny popsány v literatuře na základě molekulárních dat.

### 3. Rešerše

#### 3.1. *Bulbuli (Pycnonotiade)*

Bulbuli (Pycnonotidae) představují poměrně velkou a variabilní skupinu pěvců, žijících v Africe a jižní Asii. Obsadili značnou část ostrovů východní Indonesie a překročili Wallaceovu linii. Novou Guineu se jim však nikdy osídlit nepodařilo (Tobias a Fishpol 2005). Najdeme je v mnoha různých typech habitatů počínaje polopouštěmi a tropickými pralesy konče. Centrum jejich biodiverzity leží v Afrotropickém regionu a Sunda regionu (Tobias a Fishpol 2005).

Bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) patří mezi endemické sedentární druhy filipínského souostroví, a obývá především lesní prostředí (Kennedy et al. 2000, Silva-Iturriza et al. 2012). Vlivem narůstající deforestace během posledních sto let (Kummer 1992, Villegas et al. 2012) jeho populace silně poklesla (Silva-Iturriza et al. 2010, 2012). Vyskytuje se na všech velkých ostrovech Filipín kromě Palawánu a části Mindanaa - Zamboanga Peninsuly (Kennedy et al. 2000).

#### 3.2. *Akustické projevy bulbulů (Pycnonotidae)*

Mnozí bulbulové se projevují poměrně hlasitě. V Africe i v Asii přispívají nemalou měrou k ptačím hlasům, které můžeme zaslechnout jak uvnitř lesů, tak i na jejich okrajích, stejně tak je tomu i v keřových porostech. Ve svých akustických projevech používají četné nasální či chraplavé tóny, někdy bublavé a konzervativní, jindy pískavé a nepříjemné na poslech. Hlasy druhů vyskytujících se sympatricky lze přitom od sebe dobře rozlišit (Tobias a Fishpol 2005).

Druhy otevřených krajín rodu *Pycnonotus* stejně jako většina druhů rodu *Hypsipetes* zpívají z vyvýšených míst (vrcholky stromů, větve čnějící do prostoru, telegrafní sloupy apod.). Mnoho lesních druhů bulbulů oproti tomu zpívá spíše z nižších pater lesa (Tobias a Fishpol 2005).

Ačkoliv je zpěv bulbulů velmi dobře slyšitelný, dosud se jeho výzkumu věnovalo jen několik málo studií. Práce Kumar a Bhatt (2000), Kumar (2004) jsou zaměřené na popis základních temporálních a frekvenčních charakteristik zpěvu, kontaktních hlasů, hlasů na nocovištích (roosting cools), varovných hlasů (alarm cools), žebravých hlasů a hlasů vydávaných za letu druhu *Pycnonotus cafer*. Práce také uvádí, v jakých kontextech a za jakým účelem jsou tyto akustické projevy vydávány.

Studie Dowsett et al. (1999) se zabývá výzkumem molekulárních, morfologických a také akustických dat afrotropického druhu *Neolestes torquatus*. Tato studie dokázala, že *Neolestes torquatus* řazený do té doby mezi ůhýky, patří ve skutečnosti mezi bulbuly. Woxvold et al. (2009) popsali na základě morfologie a akustiky nový druh bulbula rodu *Pycnonotus*, vyskytujícího se v Indočíně a pravděpodobně také v centrální části Vietnamu. Divergenci zpěvů afrických bulbulů rodu *Bleda* se věnuje práce Chappuis a Erard (1993).

V roce 2012 vyšla studie diverzifikace zpěvů asijských druhů bulbulů rodu *Pycnonotus* (Kamtaeja et al. 2012). Tato studie prokázala velký význam odlišnosti ve zpěvu sympatricky žijících a blíže příbuzných druhů rodu *Pycnonotus*. Významnou studií vokalizace bulbulů a toho, jaký význam může hrát ve speciaci druhů, je práce Collar et al. 2013, která se věnuje komplexu poddruhů *Thapsinillas afinis*.

Studie autorů Xing et al. (2013) se věnuje evoluci zpěvu bulbula čínského (*Pycnonotus sinensis*), který v průběhu posledních třiceti let migroval do severní Číny. Představuje tak ideální druh pro studium tohoto jevu. Studie dokládá, že vlivem efektu zakladatele a působení kulturní evoluce došlo k rychlé divergenci zpěvu této severní populace.

Modelový druh, kterým se zabývá tato práce, bulbulčík filipínský *Ixos philippinus* dosud nebyl z hlediska akustiky nijak zvlášť zkoumán. Popisu jeho zpěvu se věnují pouze klíče či atlasy ptáků (např. Kennedy et al. 2000, Hoyo et al. 2005).

Zpěv tohoto druhu, tedy to, jak se odlišuje u jednotlivých poddruhů (viz Systém), popisuje Tobias a Fishpol (2005). Zpěv bulbulčíka filipínské se liší v určitých regionech, avšak je vždy melodický (Kennedy et al. 2000, Hoyo et al. 2005). Zpěv *I.p.philippinus* přepisují autoři takto: deut doo doo doo doo da-lee-eut, přičemž frekvence nejprve klesá a na konci stoupne; *I.p.saturation* zpívá deut deut leee deut deut deut deut nebo jen krátce deut do-lee-eut, nejvyšší frekvence je v obou těchto případech umístěna na „lee“; zpěv *I.p.guimarasensis* je přepisován jako delší hlasový projev začínající deut deut deut s pauzami mezi prvními dvěma slabikami. Po těchto třech slabikách následuje zrychlující se série několika melodických tónů charakteristických pro ostatní regiony. Posledním poddruhem je *I.p.mindorensis*, jehož zpěv autoři přepisují těmito slabikami: we-to we-to we-to-to, s počáteční kolísavou melodií, která se ke konci ustálí. Pro všechny popsané akustické regiony je typický jednoduchý zvuk sestávající z jedné slabiky deut a také chraplavé ch-chi-chi, které bulbulčík filipínský vydává při odletu či přiletu na potravní strom (Tobias a Fishpol 2005).

### 3.3. Systematika

Tobias a Fishpol (2005) rozdělují druh *Ixos philippinus* na několik poddruhů a to na základě morfologie a bioakustiky:

1. *I.p.philippinus*, který obývá sever Filipín (Luzon, Corregidor, Fortune, Lubang, Polillo, Calagua Is, Marinduque, Banton, Catanduanes).
2. *I.p.mindorensis*, kterého najdeme na ostrovech Mindoro a Semirara.
3. Třetí poddruh *I.p.parkesi* nalezneme na Burias.
4. *I.p.guimarasensis* (Steere, 1890) pak na Ticao, Masbate, Carabao, Borocay, Panay, Gigantes, Clagna-an, Sicogon, Bantayan, Guimaras, Negros a Verde. Posledním poddruhem je dle

těchto autorů *I.p.saturator* (Hartert, 1916) obývajících Samar, Buad, Balut, Biliran, Leyte, Cebu, Olango, Mactan, Bohol, Panaon, Calicoan, Mindanao krom Zamboangy, Cabo, Talicud a Pujada.

Oliveros a Moyle (2010) provedli ve své studii bulbulů celého světa fylogenetickou revizi těchto druhů (viz obr. 1). Tato studie na základě Maximální pravděpodobnosti a Bayesiánské analýzy rozdělila bulbuly na tři hlavní linie A, B a C. *Ixos philippinus* přitom společně s ostatními bulbuly rodu *Ixos* a s bulbuly rodu *Tricholestes*, *Setornis*, *Hypsipetes*, *alophoixus*, *Iole*, *Hemixos* a *Microscelis* spadá do stejné linie C. Tato linie je sesterská kládu tvořenému linemi A a B. Linie A obsahuje 4 monofyletické druhy rodu *Pycnonotus* (*P. eutilotus*, *P. melanoleucos*, *P. atriceps*, a *P. urostictus*, a k linii A sesterská linie B zahrnuje zbylé druhy rodu *Pycnonotus* a *Spizixos semitorques*. *P. plumosus* možná představuje polyfyletický druh (Oliveros a Moyle 2010).

*Ixos philippinus* byl touto studií jasně rozdělen na několik poddruhů, z nichž tři Oliveros a Moyle navrhuje jako samostatné druhy - *I. p. mindorensis* respektive *I. mindorensis*, *I. p. guimarasensis*) respektive *I. guiamarensis* a *I. philippinus*. Poddruh *I. p. parkesi*, který obývá pouze ostrov Burias náležející k Luzonu, nebyl do této analýzy zahrnut a byl proto zatím ponechán v druhu *I. philippinus*.

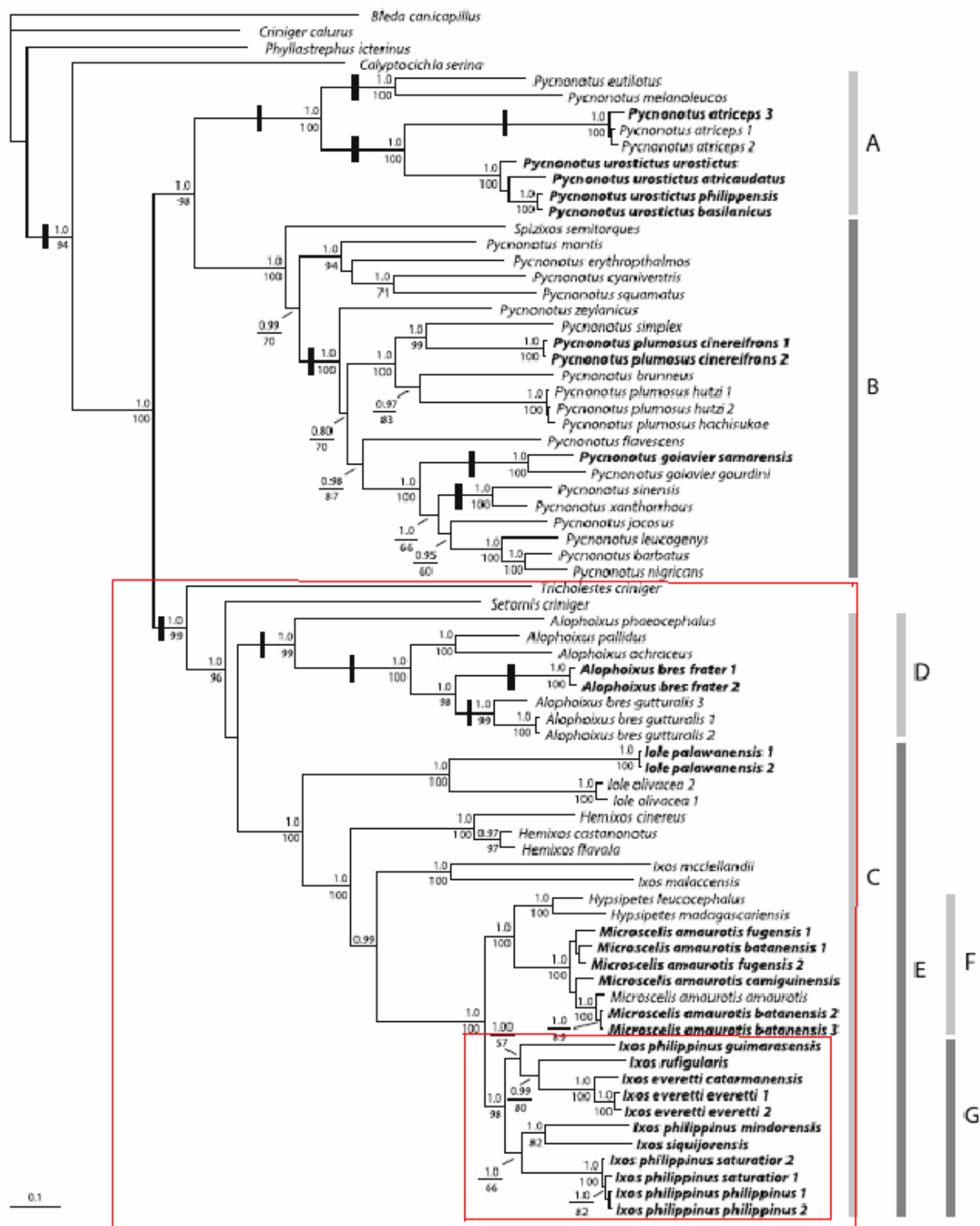


Fig. 2. Bayesian consensus tree inferred from the combined sequences of the mitochondrial genes ND2 and ND3 and the nuclear introns Fib7 and TGF5. Philippine samples appear in bold. Numbers above nodes indicate Bayesian posterior probability >95%, numbers below indicate ML bootstrap support >50%. Black bars indicate the inference of indels in the introns.

Obr. č. 1: Fylogenetický strom čeledi Pycnonotidae dle Oliveros a Moyle (2010); upraveno Rulfová 2014

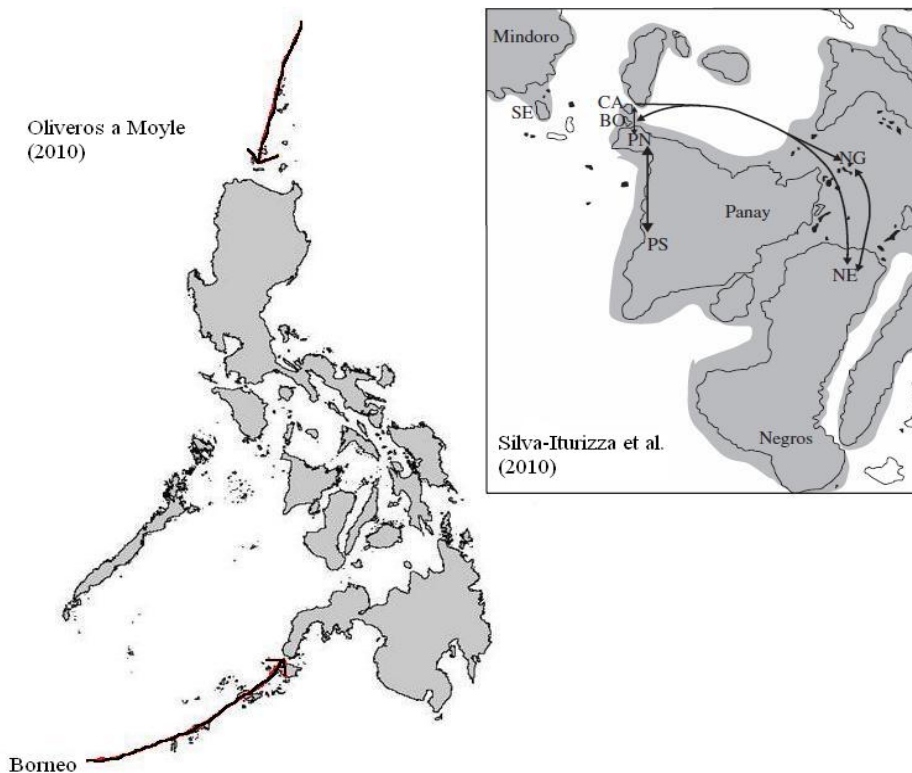
### 3.4. Kolonizace Filipín bulbulů

Review kolonizačních paternů a studie molekulární fylogeneze vybraných filipínských ptačích druhů ukazuje, že bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) kolonizoval Filipíny několikrát nezávisle

(Jones a Kenedy 2008a). Oliveros a Moyle (2010) ve své studii zkoumali patern kolonizace filipínských ostrovů zde žijícími druhy bulbulů. U bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) bohužel nedokázali na základě genetických dat s jistotou určit jeho pravděpodobnou kolonizační trasu. Zvažují dvě možnosti, kde mohla kolonizace začít. Jednou je kolonizace ze severu a druhou, pravděpodobnější, je kolonizace z jihu z Bornea přes Sulu Archipelago na Mindanao (Oliveros a Moyle 2010).

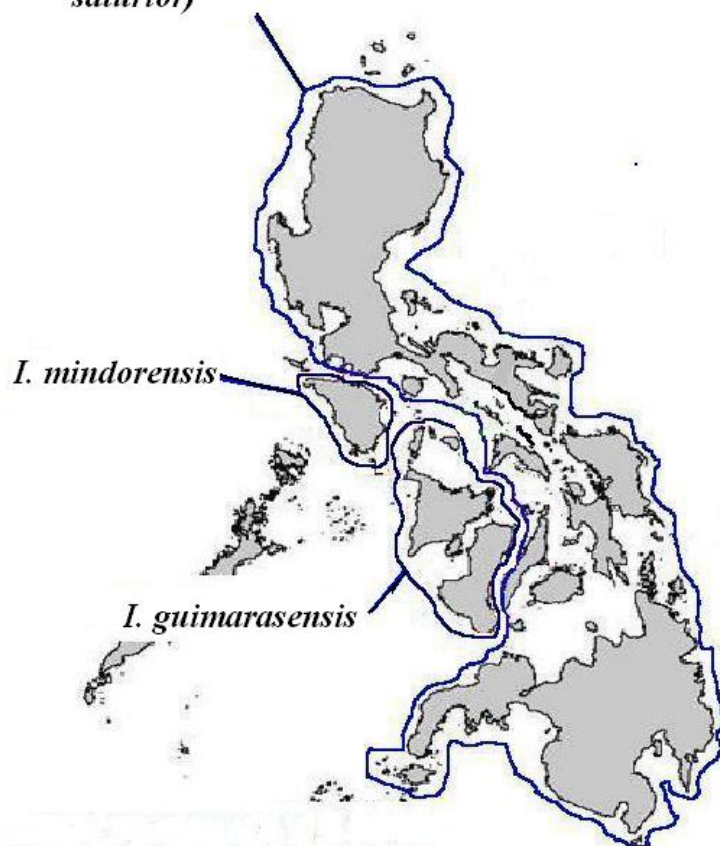
Zajímavé poznatky přinesla molekulární studie kolonizačních paternů *I. p. guamairensis* a *I. p. mindorensis* (Silva-Iturizza et al. 2010). Autoři v té době nerozlišovali tyto poddruhy jako druhy, na rozdíl od Oliverose a Moyla. Z této studie vyplývá, že vznik poddruhů, odpovídá pozdnímu pleistocénu. Výjimku představuje Mindanao komplex, kde docházelo ke zpětným přesunům ptáků mezi ostrovy. Boracay byl osídlen minimálně dvakrát nezávisle, poprvé nejspíše z Panaye. Tento fakt odpovídá teorii ostrovní biogeografie, kdy velké ostrovy slouží jako zdroj genů pro menší ostrovy (MacArthur a Wilson 1963). Negros byl kolonizovaný pravděpodobně třikrát nezávisle a to z Carabao, Severního Panaye a/nebo ze Severního Gigante. (Silva-Iturizza et al. 2010).

Názorně ukazuje kolonizaci Filipín popisovanou těmito dvěma studii obr. č. 2. Na obr. č. 3 pak nalezneme současné rozšíření druhů, na něž se *Ixos philippinus* rozdělil v důsledku studie Oliverose a Moyla (2010).



**Obr. č. 2:** Kolonizace Filipínského souostroví bulbulčíkem filipínským (*Ixos philippinus*) resp. *Ixos philippinus* komplex dle Oliveros a Moyle (2010) a Silva-Iturizza et al. (2010); upraveno Rulfová 2014

*Ixos philippinus* (*I. p. philippinus* + *I. p. saturior*)



**Obr. č. 3:** Rozšíření druhů, na které se dělí *Ixos philippinus* dle Oliveros a Moyle (2010); upraveno Rulfová 2014

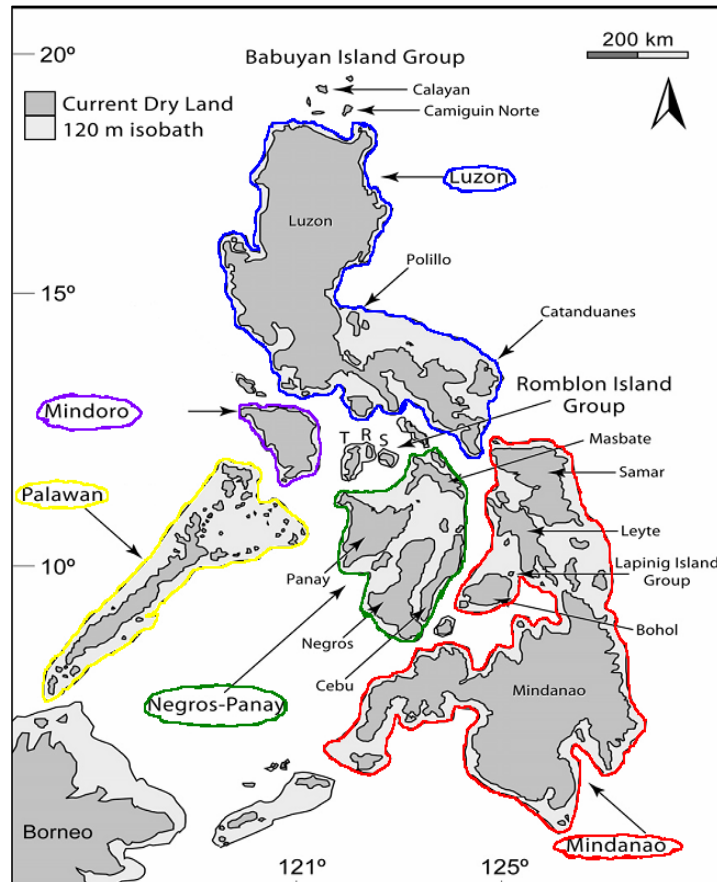
### **3.5. Biogeografický vývoj Filipín**

Filipínské souostroví má složitou biogeografickou historii. Hlavní etapy názorně popisují např. Heaney (1986), Hall (2002) či ve svém review Yumul et al. (2008). V pozdním Pleistocénu, kdy byly některé ostrovy propojeny, vznikla na těchto ostrovech po jejich osídlení tzv. endemická centra. Moře totiž představovalo pro mnohé suchozemské živočichy nepřekonatelnou bariéru (Heaney 1986). To, jak byly jednotlivé ostrovy propojeny, popisuje obr. č. 4.

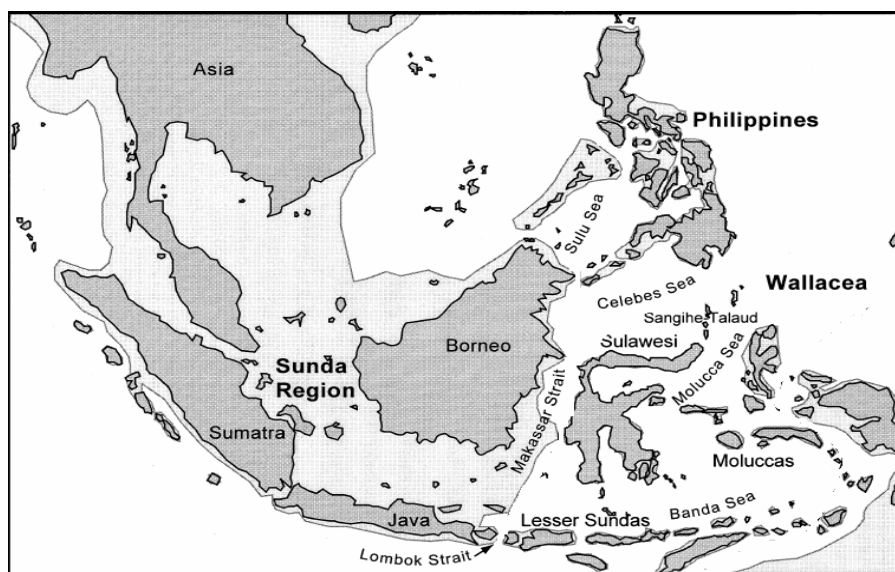
Jedině Palawán byl propojen s okolní pevninou a to s Borneem, odkud docházelo ke kolonizaci souostroví ze Sunda Regionu (Diamond a Gilpin 1983). Hladinu moře v pozdním Pleistocénu a z ní vyplývající propojení Filipín a Sunda Regionu ukazuje obr. č. 5. Nejnovější studie však ukazují, že se může jednat o chybný názor, a Palawán vůbec se Sunda Regionem propojen nebyl, či případně jen velmi slabě (Esselstyn et al. 2004).

Zejména v posledních letech se ukazuje, že výzkum diverzifikace zejm. endemických ptačích druhů může sloužit jako výborný nástroj pro studium otázek biogeografického vývoje a ptačí kolonizace filipínského souostroví (např. Hosner et al. 2013, review Fahey et al. 2012,

Moltesen et al. 2012, Sammler et al. 2012, Lohman et al. 2010, Oliveros and Moyle 2010, Silva-Iturriza et al. 2010, Sheldon et al. 2009, Jones and Kenedy 2008a, 2008b, Heaney 1986).



**Obr. č. 4:** pravděpodobné rozložení ostrovů v pozdním Pleistocénu, ostrovy tvořily 5 základních komplexů (Mindanao komplex, Negros a spol. komplex, Luzon komplex, Mindoro komplex a Palawan komplex) dle Heaney 1986; upraveno Rulfová 2014)



**Obr. č. 5:** Výška hladiny moře a propojení Filipín se Sunda Regionem v podzdním Pleistocénu dle Evans et. al. (2003); upraveno Rulfová 2014



## 4. Metodika

### 4.1. Studijní oblast

Terénní výzkum proběhl na souostroví Filipín v termínu od konce listopadu 2010 do ledna 2011. V daném ročním období panují na Filipínách poměrně dobré klimatické podmínky - od prosince do května zde nejsou monzunové deště, neb vítr směřuje ze severovýchodu, a teplota v lednu dosahuje na většině území průměrně 27°C. Zároveň nehrozí riziko tajfunů (Schoolmeester 2009).

Zpěvy byly nahrány na pěti ostrovech, celkem na sedmi různých lokalitách. Více viz mapa č. 1. Lokality byly zvoleny dle pozitivního výskytu sledovaného druhu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*), jejich geografické dostupnosti, habitatu (důraz kladen zejm. na přítomnost primárního pralesa), doporučení filipínských biologů, a v případě Mindanaa v neposlední řadě na základě bezpečnostní situace (přítomnost muslimských protestantů).

Při pořizování nahrávek zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) na monitorovaných ostrovech byl zaznamenáván typ habitatu, ve kterém byla nahrávka pořízena. Nahrávání proběhlo v osmi typech habitatů: (1) primární prales hustý, (2) primární prales řídký, sekundární prales hustý (3), sekundární prales řídký (4), okraj lesa (5), křoviny (6), otevřená krajina (7), vesnice (8). Každému z osmi typů habitatů bylo přiřazeno specifické číslo pro statistickou analýzu.

Pro zjištění potenciálního vlivu habitatu, ve kterém byly nahrávky pořízeny, na rozdíly v měřených parametrech, byl použit Kruskal-Wallisův test.



**Mapa č. 1:** lokality, na kterých byly pořízeny nahrávky zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*)

## **4.2. Sběr dat**

Zpěvy byly nahrávány dvěma rekordéry – Fostex FR2-LE a Marantz PDM 661 (samplovací frekvence 96 kHz, samplovací velikost 24 bit). Při nahrávání s Fostex FR2-LE a Marantz PDM 661 byl použit buďto mikrofon Senheiser ME-67 nebo parabola Telinga PRO-7.

Při nahrávání bylo snahou přiblížit se ke sledovanému jedinci co nejvíce, aniž by došlo k jeho vyplašení. Jedinci byli nahráváni tak dlouho, dokud zpívali, případně dokud nahrávání nebylo přerušeno okolními vlivy. Námi nahrávaní jedinci bulbulčika filipínského (*Ixos philippinus*) zpívali ve většině případů osamoceně daleko od sebe a nepřeletovali, takže bylo snadné identifikovat konkrétního jedince.

Při nahrávání byly zaznamenávány parametry nezbytné pro identifikaci nahrávaných jedinců a jednotlivých nahrávek. Jednalo se o tyto parametry: použitá nahrávací technika, datum, čas, lokalita, GPS (bylo-li to možné - signál aj.), habitat (primární vs sekundární prales, okraj lesa, otevřená krajina, vesnice), překážky, zvuky na pozadí, vzdálenost náhrávaného jedince, číslo jedince.

Sběr dat byl proveden týmem pěti lidí. Tento tým se během dvou měsíců výzkumu značně lišil a jediným stabilním členem jsem byla já. První měsíc tým sestával ze mě a Petry Hlaváčové. Během tohoto měsíce byly pořízeny nahrávky na Luzonu v národním parku Mt Makiling, na Boholu, Negrosu a Panay. Druhou polovinu pobytu, tedy od 1. ledna sestával tým ze mě, Tomáše Telenského, Petra Podzemného, Venduly Ptáčkové a Jaromíra Adamce. Nahrávání proběhlo opět na Luzonu, tentokrát však v bývalé vojenské oblasti Subic Bay, a dále bylo nahráváno na Mindanau.

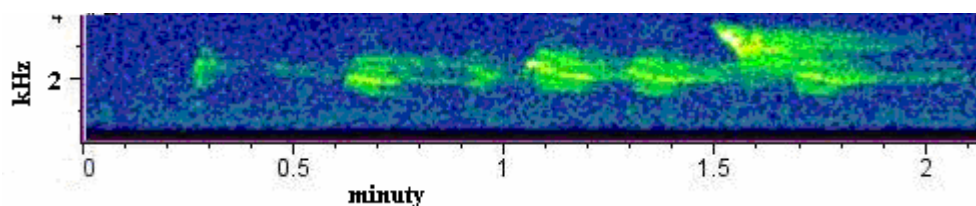
## **4.3. Akustická analýza**

Měření akustických parametrů bylo provedeno v Raven pro 1.4. ve spektrogramech následujících parametrů: jas monitoru (Brightness) 90 (v případě vyšší intenzity šumu bylo někdy nutno snížit jas monitoru na 64); barevný kontrast (Contrast) 76; barva modrozelenožlutá. Treshold (určení úrovně intenzity zvuku, v níž všechny hodnoty jsou vyjádřeny stejnou barvou) jsem nastavila takto: a) floor 88 dB - zvuky pod touto úrovní jsou zobrazeny modře a černě, b) ceiling 123,5 dB - méně intenzivní zvuky nad touto úrovní jsou zobrazeny zeleně a velmi intenzivní žlutě. Na základě využití tresholdu jsem za součást zpěvu považovala zvuky o intenzitě mezi 88 dB a 123,5 dB, tzn zeleně a žlutě znázorněné. Spectrogram window size: 1124.

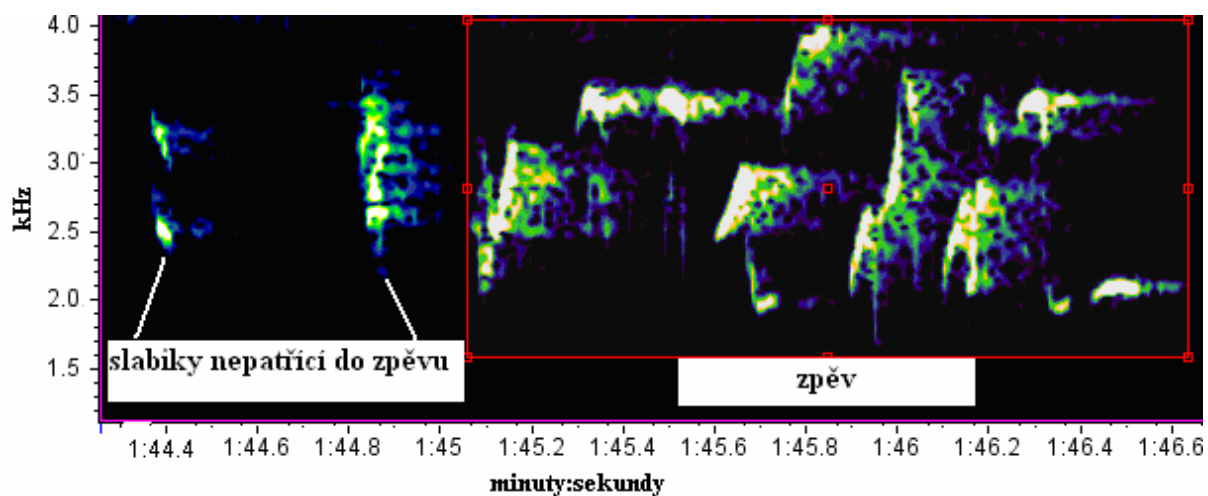
Přednostně byly měřeny nejkvalitnější zpěvy. Za kvalitní zpěvy jsem považovala takové, které byly na spektrogramu dostatečně zřetelně odlišitelné od pozadí. Z každé nahrávky bylo vybráno do následných analýz maximálně 15 zpěvů.

Pokud počet nejkvalitnějších zpěvů obsažených v nahrávce přesahoval stanovenou hranici 15-ti zpěvů, označila jsem všechny tyto zpěvy a poté z nich vybrala 15 zpěvů. Postup jsem zvolila následující: vybrala jsem dvojice a to tak, že jsem vždy 2 změřila, a 2 vynechala, až jsem pokryla všechny označené zpěvy. Pokud i po prvním výběru přesáhl počet označených zpěvů hranici 15, opakovala jsem výběr z těchto zpěvů, avšak namísto dvojic, jsem měřila trojice zpěvů.

Spektrogram na obr. č. 6. ukazuje jeden z typických zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*), který byl zahrnut do akustické analýzy. V některých případech tomuto zpěvu předchází slabiky, které jsou odlišitelné od počáteční slabiky zpěvu, viz obr. č. 7. Tyto slabiky jsou vydávány často i mimo popsáný zpěv a proto nebyly do typického zpěvu zahrnuty.



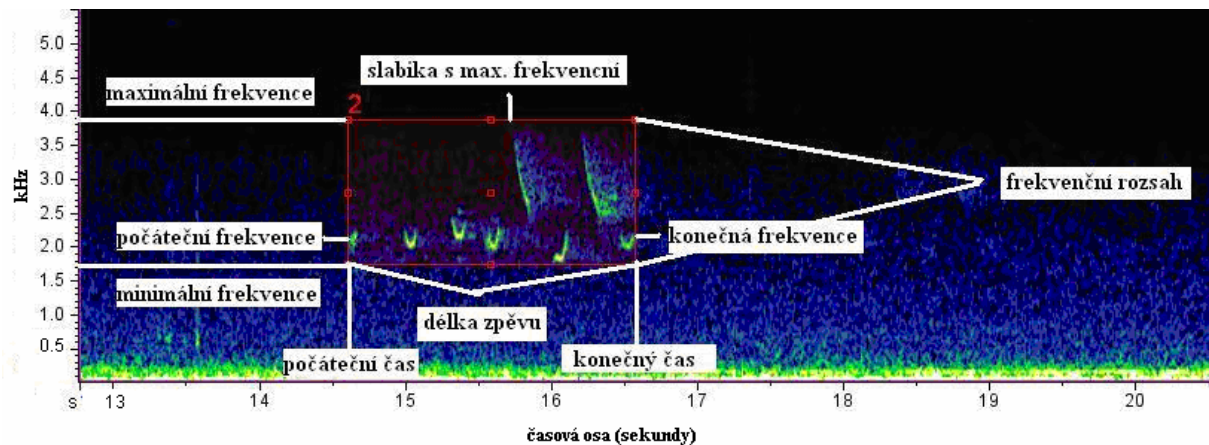
**Obr. č. 6:** Typický zpěv bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*)



**Obr. č. 7:** Ukázka slabik, které nebyly do zpěvu zařazeny, neb je bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) vydává i v případě, že vůbec nezpívá

### Měřené akustické parametry

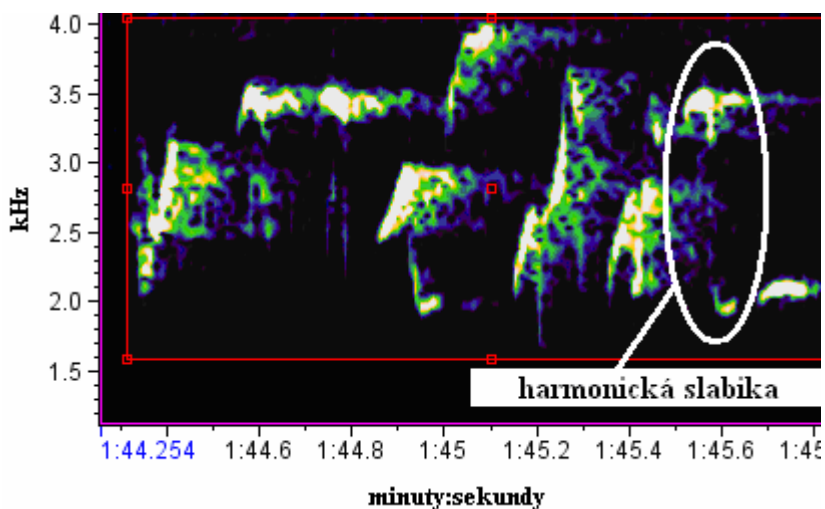
Měřené parametry lze rozdělit na spektrální a časové (temporální). Konkrétní parametry byly zvoleny na základě mé bakalářské práce věnující se evolučním mechanismům v akustických signálech (Rulfová 2011), která ukazuje, které parametry nesou výpovědní hodnotu o fylogenetických a také kulturních dějích v evoluci živočišných druhů. Některé vybrané parametry, které byly měřeny v mé diplomové práci, názorně ukazuje obr. č. 8.



**Obr. č. 8:** Vybrané měřené parametry

Na spektrogramech zpěvů byl měřen počet slabik, počáteční čas zpěvu a koncový čas zpěvu, délka zpěvu, počáteční frekvence, konečná frekvence, frekvenční rozsah, umístění nejvyšší frekvence (na které slabice), frekvenční modulace - hodnota získaná odečtením počáteční frekvence od konečné frekvence zpěvu.

Počáteční a konečná frekvence byly měřeny s výše popsaným tresholdem a poté bylo označeno, kde se poprvé na ose x objevil zpěv. Při počítání slabik byl za slabiku považován samostatný element zřetelně oddělený v čase od sousedních elementů. Takovýto element může obsahovat i další složky ve frekvenčním spektru, harmonické či neharmonické - viz obr. č. 9



**Obr. č. 9:** Ukázka harmonické slabiky ve zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*)

#### 4.4. Statistická analýza

Rozdíly v akustických parametrech zpěvů mezi ostrovy byly testovány jednorozměrnými (Anova, Kruskal Wallis Anova, korelace, atd.) i mnohorozměrnými ordinačními testy, konkrétně diskriminační funkční analýzou (dále jen DFA) (IBM Corp., Armonk, USA), hledající takovou kombinaci proměnných, které maximalizují rozdíl mezi testovanými skupinami (ostrovy).

V případě vícenásobných srovnání bylo výsledné P korigováno podle Bonferoniho (tj. 0,05 děleno počet srovnání). DFA byla cross-validována metodou „leave-one-out“ v programu IBM SPSS).

#### **4.5. Měření vzdáleností mezi jednotlivými lokalitami**

Ke zjištění potenciálního vlivu současné geografie ostrovů, vzdálenostmi mezi ostrovy na divergenci zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*), byly změřeny vzdušné vzdálenosti mezi lokalitami pomocí internetové aplikace Google Maps (Google Inc. 2014) . V této aplikaci byla změřena vzdušná vzdálenost tak, že se kliklo pravým tlačítkem myši na mapu a zvolila možnost "Measure distance". Poté se kliknulo na dvě místa v mapě, mezi kterými bylo potřeba změřit vzdálenost.

Ze vzdáleností mezi ostrovy byla vytvořena matice. Z matice vzdáleností mezi ostrovy byla udělána PCA. První PCA osa vysvětlovala největší míru variability. Poté byla provedena korelace 1. PCA osy (geografických vzdáleností mezi ostrovy) s jednotlivými akustickými parametry.

## 5. Výsledky

Do analýz vstoupilo celkem 740 zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) z pěti různých ostrovů a ze sedmi lokalit (viz mapa lokalit). Z Boholu bylo změřeno 138 zpěvů, z Luzonu 336 zpěvů, z Negrosu 47 zpěvů, z Panaye 60 zpěvů a z Mindanaa 159 zpěvů.

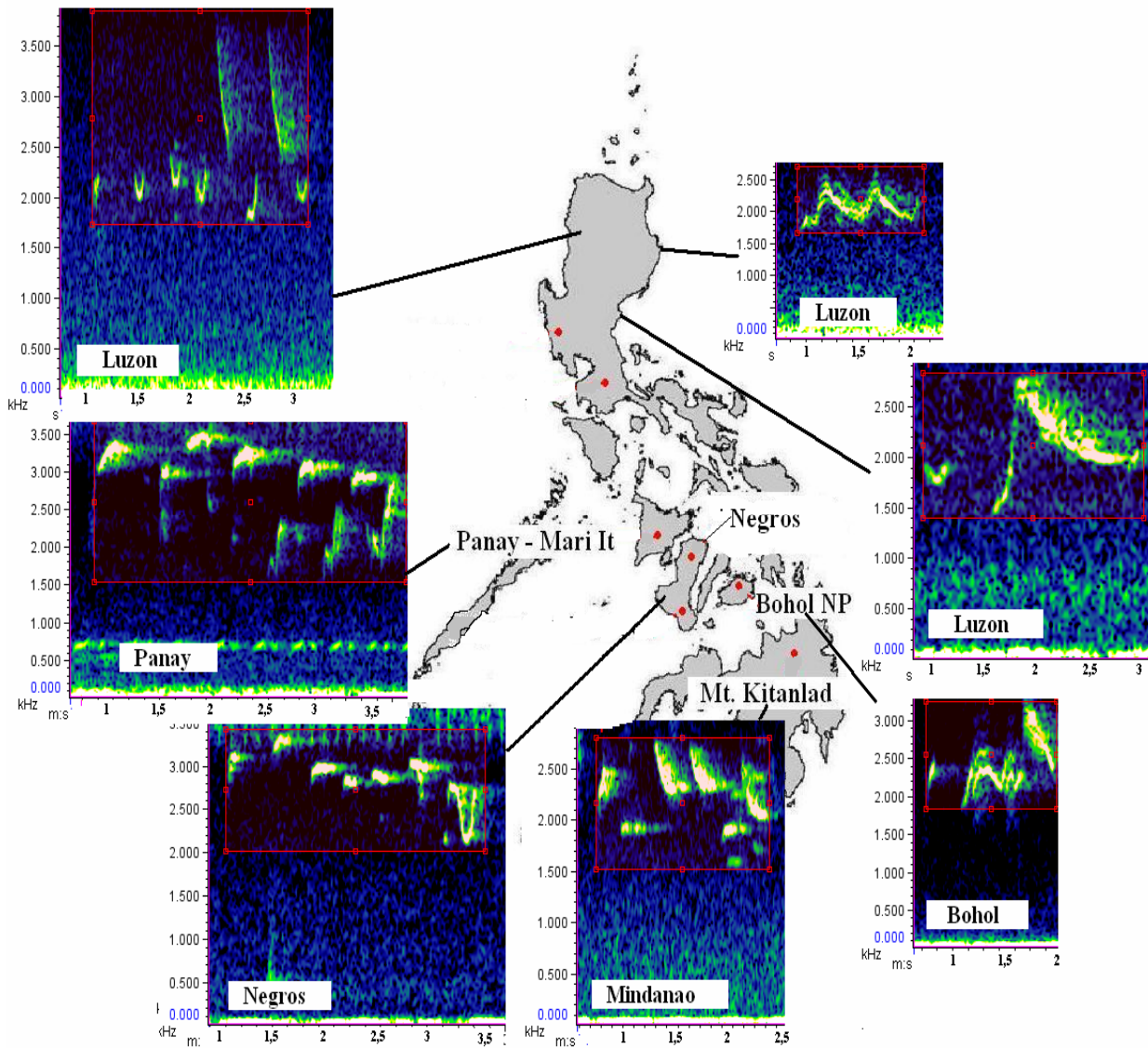
### 5.1. Popis zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*)

Zpěv o průměrné délce 1,2 s je tvořen sérií 1 až 11 slabik, do třetí slabiky často stoupavá intonace následně doprovázená klesající frekvenční modulací (viz obr. č. 9 se zpěvy typickými pro jednotlivé ostrovy). Frekvenční rozsah se pohybuje kolem 1750 Hz, maximální frekvence dosahuje průměrně cca 3300 Hz a minimální nabývá hodnot kolem 1600 Hz.

V tab. č. 1 nalezneme průměrné hodnoty parametrů zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*), pocházející ze všech pěti studovaných ostrovů. Tyto průměrné hodnoty byly vytvořeny zprůměrováním hodnot měřených parametrů zpěvů.

akustický parametr	N	průměr	směrodatná odchylna	min	max
počet slabik	752	4,3	2,4	1,0	11,0
počáteční frekvence (kHz)	785	2308,2	477,4	1159,0	3682,0
konečná frekvence (kHz)	786	2116,9	302,5	1613,0	4182,0
umístění nejvyšší frekvence	758	3,2	1,9	1,0	9,0
délka zpěvu (s)	796	1,2	0,5	0,4	2,6
frekvenční modulace (kHz)	789	-192,8	634,6	-1997,0	1111,0
minimální frekvence (kHz)	796	1619,1	436,2	800,0	3059,0
maximální frekvence (kHz)	796	3365,4	253,3	2344,9	6388,0
frekvenční rozsah (kHz)	796	1749,4	650,3	538,2	5166,0

Tab. č. 1: Průměrné hodnoty měřených parametrů pro všechny ostrovy



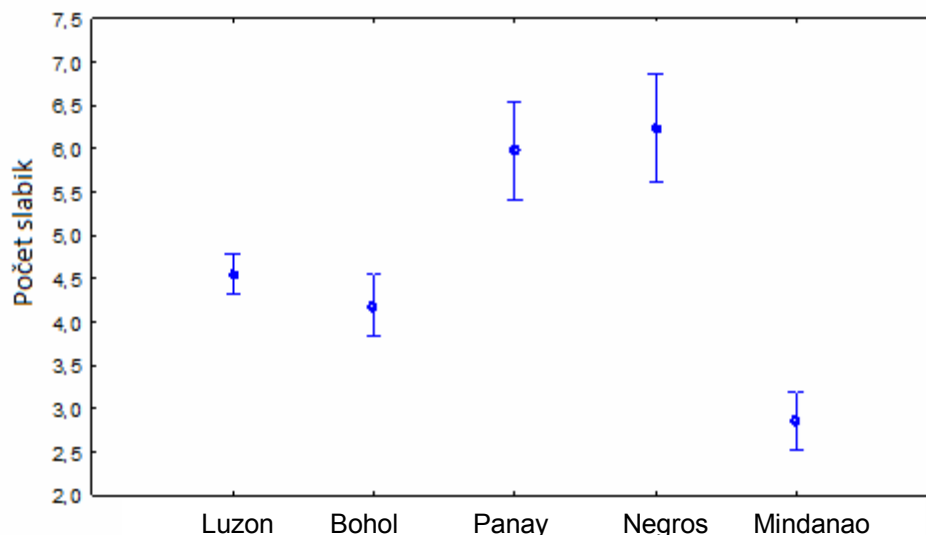
Obr. č. 9: Spektrogramy zpěvů typické pro jednotlivé ostrovy

## 5.2. Porovnání akustických parametrů mezi ostrovy

### Počet slabik

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se významně lišily v počtu slabik, ANOVA:  $F(4,8) = 36,7$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 1. ukazuje rozdíly v průměrném počtu slabik na jednotlivých ostrovech. Výrazně se od ostatních ostrovů odlišují zejména Negros a Panay a to vysokým počtem slabik pohybujícím se okolo šesti slabik a dále Mindanao s nízkým průměrným počtem slabik.



**Graf. č. 1:** Průměrný počet slabik na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v počtu slabik ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi Luzonem a Panayem, Luzonem a Negrosem, Luzonem a Mindanaem a dále mezi Boholem a Panayem, Boholem a Negrosem, Boholem a Mindanaem (viz tab. č. 2).

	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,508	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Bohol	0,508		<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Panay	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		0,971	<b>0,000</b>
Negros	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,971		<b>0,000</b>
Mindanao	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	

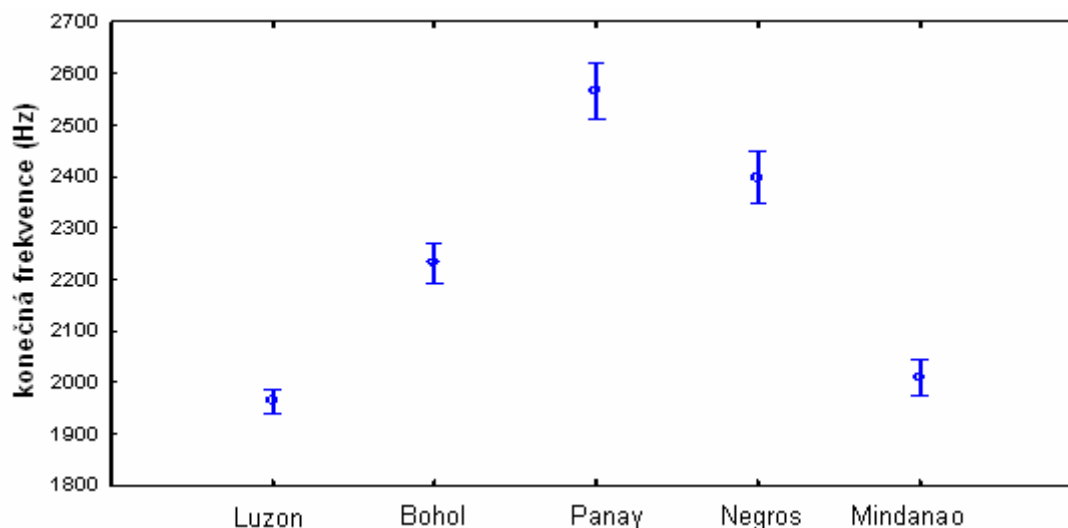
**Tab. č. 2:** Výsledky Tuckey post hoc testu pro počet slabik, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tuckey,  $p < 0,05$ )

### Konečná frekvence

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se signifikantně lišily v konečné frekvenci, ANOVA:  $F(4,8) = 157$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 2 ukazuje rozdíly v průměrné konečné frekvenci na jednotlivých ostrovech. I na tomto parametru je vidět značná odlišnost Negrosu a Panaye od ostatních ostrovů.





**Graf č. 2:** Průměrná konečná frekvence zpěvu na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v konečné frekvenci ( $p < 0,05$ ) nebyly nalezeny pouze mezi Luzonem a Mindanaem (viz tab. č. 3).

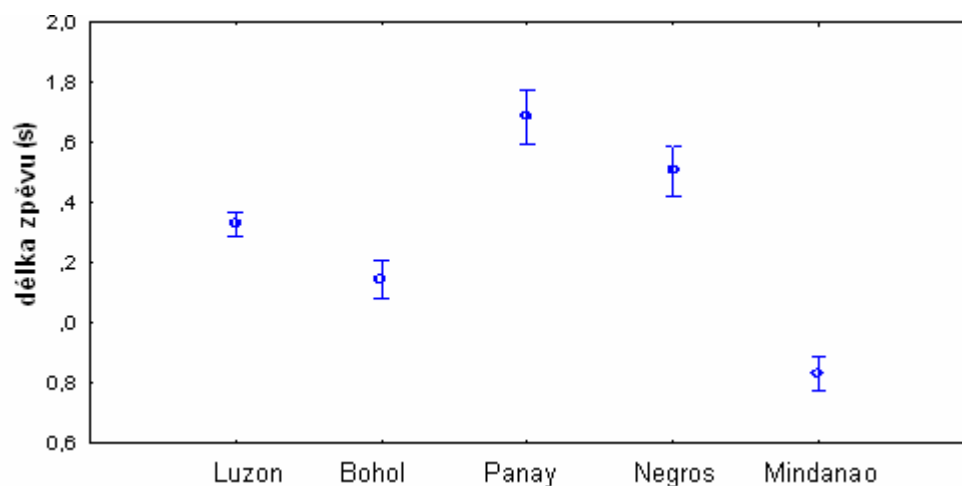
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,000	0,000	0,000	0,226
Bohol	0,000		0,000	0,000	0,000
Panay	0,000	0,000		0,000	0,000
Negros	0,000	0,000	0,000		0,000
Mindanao	0,226	0,000	0,000	0,000	

**Tab. č. 3:** Výsledky Tukey post hoc testu pro konečnou frekvenci, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tukey,  $p < 0,05$ )

### Délka zpěvu

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se signifikantně lišily v délce, ANOVA:  $F(4,8) = 85,3$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 3 ukazuje rozdíly v průměrné délce zpěvu na jednotlivých ostrovech. Na tomto parametru je vidět značná odlišnost Negrosu a Panaye od ostatních ostrovů a dále Mindanaa od ostatních ostrovů podobně jako v případě konečné frekvence zpěvu.



**Graf č. 3:** Průměrné délce zpěvu na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v délce zpěvu ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi všemi ostrovy (viz tab. č. 4).

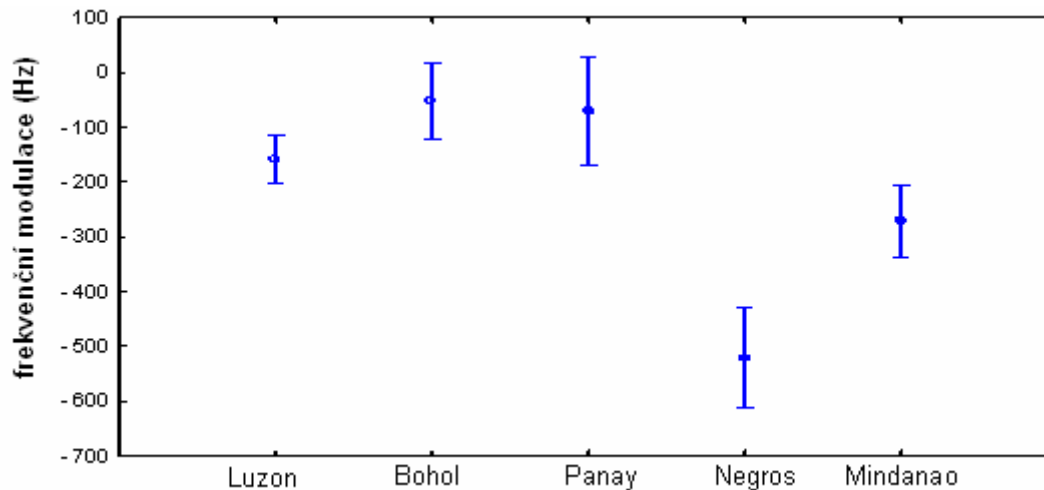
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,000	0,000	0,002	0,000
Bohol	0,000		0,000	0,000	0,000
Panay	0,000	0,000		0,034	0,000
Negros	0,002	0,000	0,034		0,000
Mindanao	0,000	0,000	0,000	0,000	

**Tab. č. 4:** Výsledky Tuckey post hoc testu pro délku zpěvu, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tuckey,  $p < 0,05$ )

### Frekvenční modulace

Zpěvy bulbulčíků z různých ostrovů se signifikantně lišily ve frekvenční modulaci, ANOVA:  $F(4,8) = 19,9; p < 0,01$ .

Graf č. 4 ukazuje rozdíly v průměrné frekvenční modulaci na jednotlivých ostrovech. Na tomto parametru je vidět značná odlišnost Negrosu a Mindanaa od ostatních ostrovů.



**Graf. č. 4:** Průměrná frekvenční modulace na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly ve frekvenční modulaci zpěvu ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi Luzonem a Negrosem, Luzonem a Mindanaem, dále mezi Boholem a Negrosem, Boholem a Mindanaem, mezi Panayem a Negrosem, a mezi Negrosem a Mindanaem (viz tab. č. 5).

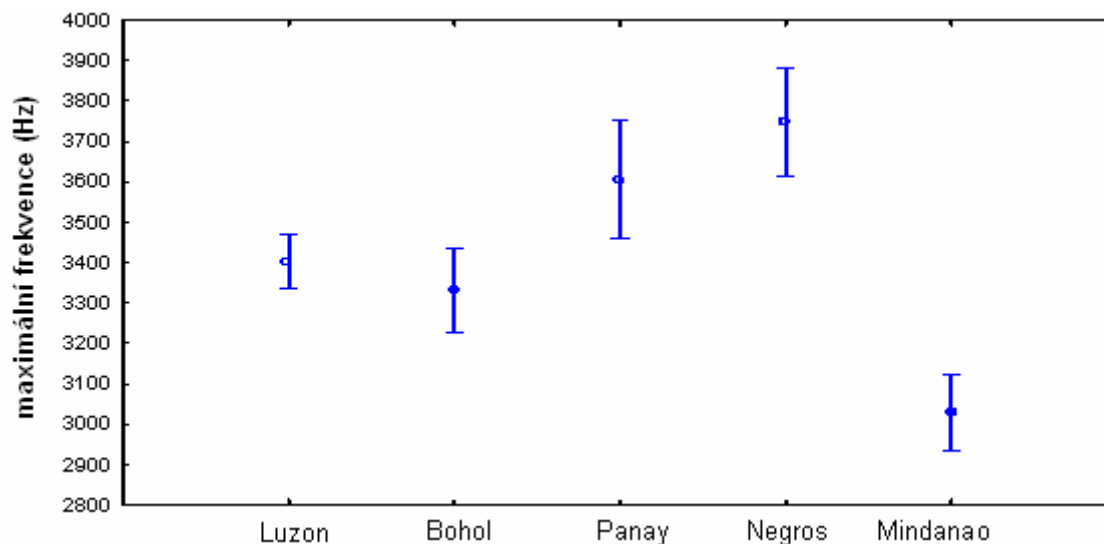
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,079	0,501	<b>0,000</b>	<b>0,041</b>
Bohol	0,079		0,998	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Panay	0,501	0,998		<b>0,000</b>	<b>0,008</b>
Negros	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		<b>0,000</b>
Mindanao	<b>0,041</b>	<b>0,000</b>	<b>0,008</b>	<b>0,000</b>	

**Tab. č. 5:** Výsledky Tuckey post hoc testu pro frekvenční modulaci, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tuckey,  $p < 0.05$ )

### Maximální frekvence

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se významně lišily v maximální frekvenci, ANOVA:  $F(4,8) = 23,2$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 5 ukazuje rozdíly v průměrné maximální frekvenci na jednotlivých ostrovech. Vyšší byla na Negrosu a Panayi, nižší naopak u Mindanaa.



**Graf č. 5:** Průměrná maximální frekvence na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v maximální frekvenci ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi Luzonem a Negrosem, Luzonem a Mindanaem, dále mezi Boholem a Panayem, Boholem a Negrosem, Boholem a Mindanaem, mezi Panayem a Mindanaem, mezi Negrosem a Mindanaem (viz tab. č. 6).

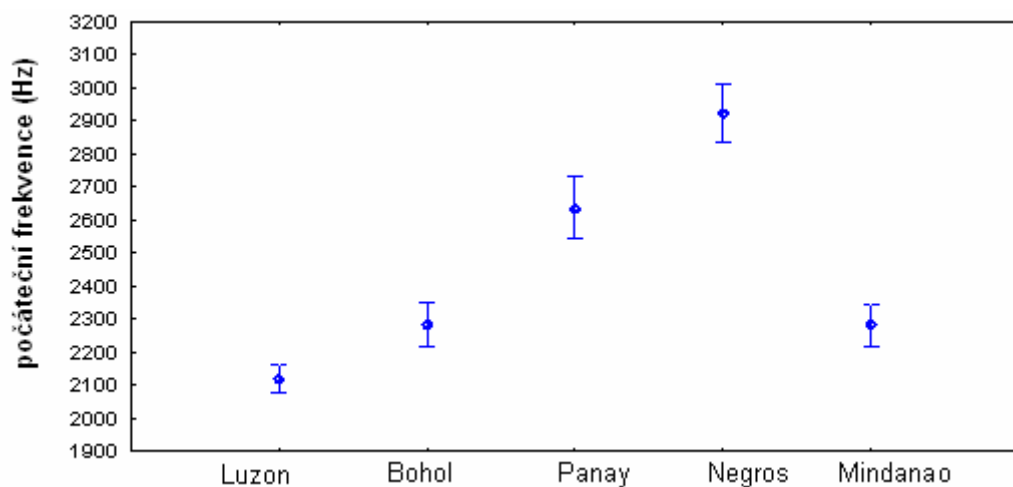
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,785	0,093	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Bohol	0,785		<b>0,022</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Panay	0,093	<b>0,022</b>		0,610	<b>0,000</b>
Negros	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,610		<b>0,000</b>
Mindanao	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	

**Tab. č. 6:** Výsledky Tukey post hoc testu pro frekvenční modulaci, tučně significantní hodnoty (post hoc test Tukey,  $p < 0,05$ )

### Počáteční frekvence

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se významně lišily v počáteční frekvenci, ANOVA:  $F(4,8) = 76,3$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 6 ukazuje rozdíly v průměrné počáteční frekvenci na jednotlivých ostrovech. Vyšší byla na Negrosu a Panayi.



**Graf č. 6:** Průměrná počáteční frekvence na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v počáteční frekvenci nebyly nalezeny pouze mezi Boholem a Mindanaem ( $p > 0,05$ ) (viz tab. č. 7).

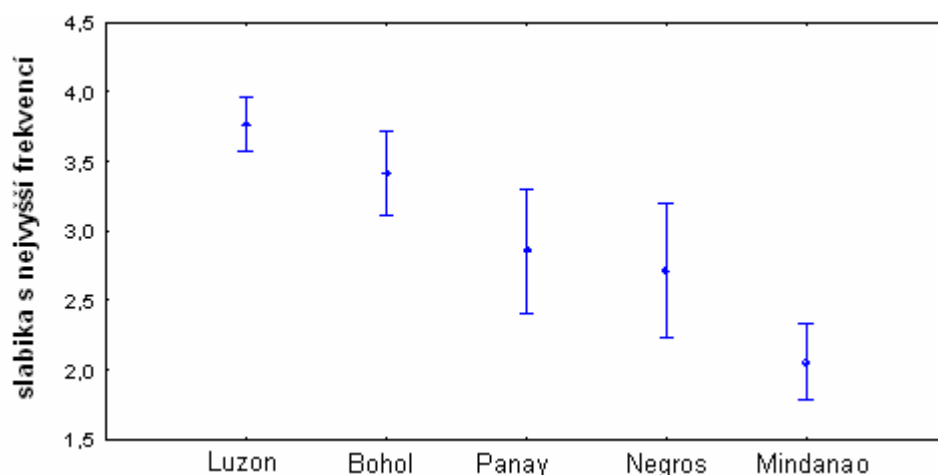
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,001	0,000	0,000	0,000
Bohol	0,001		0,000	0,000	1,000
Panay	0,000	0,000		0,000	0,000
Negros	0,000	0,000	0,000		0,000
Mindanao	0,000	1,000	0,000	0,000	

**Tab. č. 7:** Výsledky Tukey post hoc testu pro počáteční frekvenci, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tukey,  $p > 0.01$ )

### Umístění nejvyšší frekvence

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se signifikantně lišily v umístění nejvyšší frekvence, ANOVA:  $F(4,8) = 27,4$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 7 ukazuje rozdíly v průměrném umístění nejvyšší frekvence ve zpěvu na jednotlivých ostrovech. Na tomto parametru je vidět určitá podobnost Negrosu a Panaye (umístění nejvyšší frekvence přibližně na 3. slabice) a Boholu a Luzonu (3,5. - 4. slabika). Zpěvy na Mindanau mají nejvyšší frekvenci umístěnou přibližně na 2. slabice.



**Graf č. 7:** Průměrné umístění nejvyšší frekvence na slabice ve zpěvu na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v umístění nejvyšší frekvence ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi Luzonem a Panayem, Luzonem a Negrosem, Luzonem a Mindanaem, mezi Boholem a Mindanaem (viz tab. č. 8).

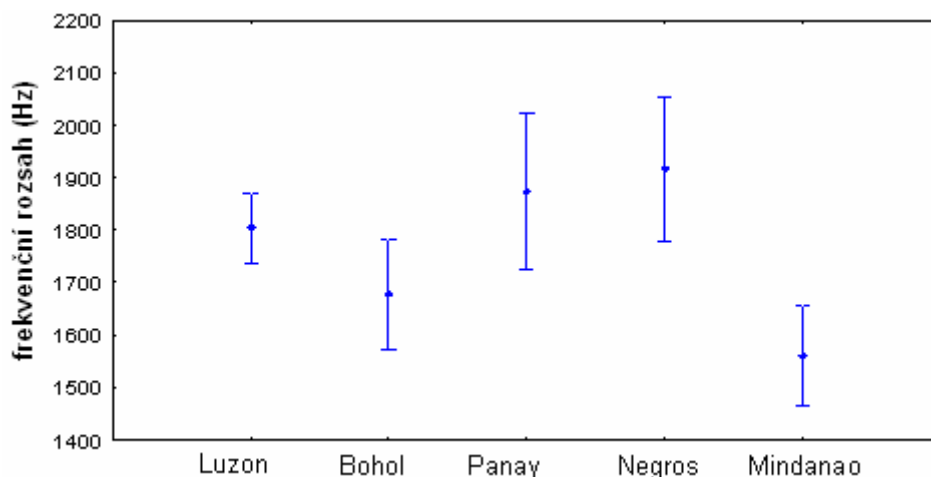
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,291	<b>0,002</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>
Bohol	0,291		0,248	0,114	<b>0,000</b>
Panay	<b>0,002</b>	0,248		0,993	<b>0,023</b>
Negros	<b>0,001</b>	0,114	0,993		0,143
Mindanao	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,023</b>	0,143	

**Tab. č. 8:** Výsledky Tuckey post hoc testu pro umístění nejvyšší frekvence, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tuckey,  $p < 0,05$ )

### Frekvenční rozsah

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se signifikantně lišily ve frekvenčním rozsahu, ANOVA:  $F(4,8) = 6,9; p < 0,01$ .

Graf č.8 ukazuje rozdíly v průměrném frekvenčním rozsahu zpěvu. Nejširšího frekvenčního rozsahu dosahují zpěvy na Negrosu a Panay, zatímco na Mindanau dosahuje frekvenční rozsah hodnot nejnižších.



**Graf č. 8:** Průměrný frekvenční rozsah zpěvu na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly ve frekvenčním rozsahu ( $p < 0,05$ ) byly nalezeny mezi Luzonem a Mindanaem, mezi Panayem a Mindanaem, a mezi Negrosem a Mindanaem (viz tab. č. 9).

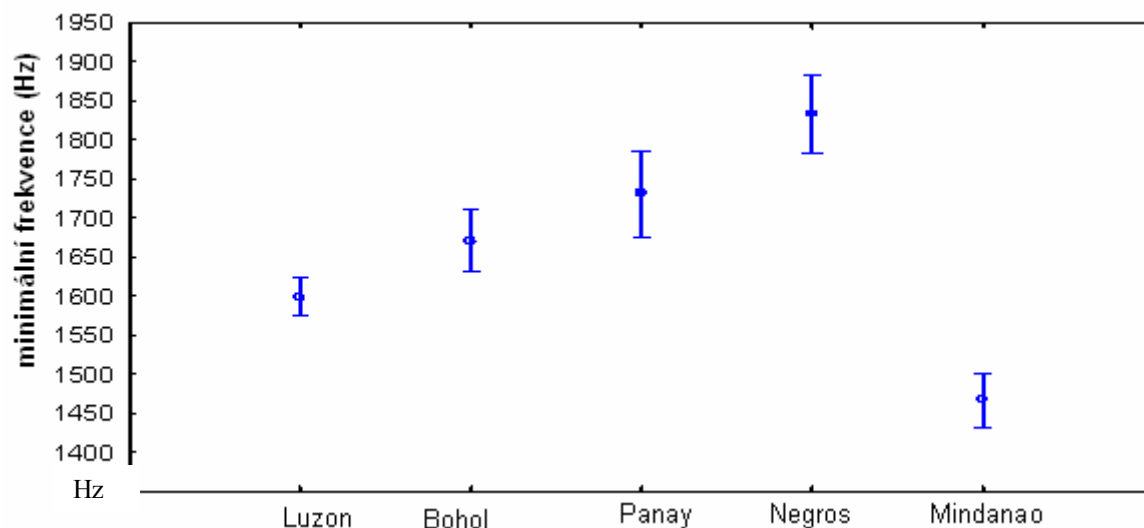
	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		0,267	0,913	0,593	<b>0,000</b>
Bohol	0,267		0,207	0,051	0,495
Panay	0,913	0,207		0,994	<b>0,005</b>
Negros	0,593	0,051	0,994		<b>0,000</b>
Mindanao	<b>0,000</b>	0,495	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	

**Tab. č. 9:** Výsledky Tukey post hoc testu pro frekvenční rozsah, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tukey,  $p < 0,05$ )

### Minimální frekvence

Zpěvy bulbulčků z různých ostrovů se signifikantně lišily v minimální frekvenci, ANOVA:  $F(4,8) = 42,1$ ;  $p < 0,01$ .

Graf č. 9 ukazuje rozdíly v průměrné minimální frekvenci zpěvu na jednotlivých ostrovech. Nejvyšších hodnot dosahují zpěvy na Negrosu a Panay, zatímco na Mindanau dosahuje průměrná minimální frekvence nejnižších hodnot.



**Graf č. 9:** Průměrná minimální frekvence zpěvu na jednotlivých ostrovech. Je vyznačen 95% konfidenční interval.

### Tukey post hoc test

Průkazné rozdíly v minimální frekvenci nebyly nalezeny pouze mezi Boholem a Panayem, a mezi Panayem a Negrosem (viz tab. č. 10).

	Luzon	Bohol	Panay	Negros	Mindanao
Luzon		<b>0,015</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Bohol	<b>0,015</b>		0,405	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>
Panay	<b>0,000</b>	0,405		0,052	<b>0,000</b>
Negros	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,052		<b>0,000</b>
Mindanao	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	

**Tab. č. 10:** Výsledky Tukey post hoc testu pro minimální frekvenci, tučně signifikantní hodnoty (post hoc test Tukey,  $p < 0,05$ )

Měřené parametry rozdělily zpěvy dle ostrovů, na kterých byly nahrávány, víceméně do tří skupin.

Panay a Negros: Prokazatelně se tyto dva ostrovy liší v délce zpěvu a počtu slabik od ostatních ostrovů (vyšší hodnoty). Zpěvy dosahují signifikantně vyšších hodnot než ostatní ostrovy také v konečné frekvenci, maximální frekvenci a počáteční frekvenci. V ostatních frekvenčních parametrech je tento trend nesignifikantní, což může souviset s typem habitatu, ve kterém byly zpěvy nahrávány (viz 5.4.).

Luzon, Bohol: zpěvy dosahují průměrných středních hodnot v délce zpěvu a počtu slabik. V případě konečné frekvence se signifikantně neliší Luzon s Mindanaem. Maximální frekvence



není signifikantně rozdílná na Luzonu a na Panayi. Ve frekvenčním rozsahu se Bohol signifikantně neliší od Mindanaa. Opět se může jednat o důsledek vlivu typu habitatu.

Mindanao: Mindanao dosahuje průměrně nižších hodnot než ostatní ostrovy v délce zpěvu a počtu slabik. Průměrně nižších hodnot dosahuje také v minimální frekvenci. Ve frekvenčním rozsahu a počáteční frekvenci se prokazatelně neliší od Boholu. V konečné frekvenci se signifikantně neliší od Luzonu.

Jasně prokázané odlišnosti v délce zpěvu a počtu slabik mezi těmito třemi skupinami a shody v některých parametrech zejména mezi Luzonem, Boholem a Mindanaem mohou představovat důsledek oddělení sledovaných populací v pozdním pleistocénu (viz diskuze).

Zjištěné rozdíly se navíc shodují s nedávným molekulárně potvrzeným rozštěpením druhu *Ixos philippinus* na tři samostatné druhy a naznačují určitou shodu s kolonizačními patery druhu (viz diskuze).

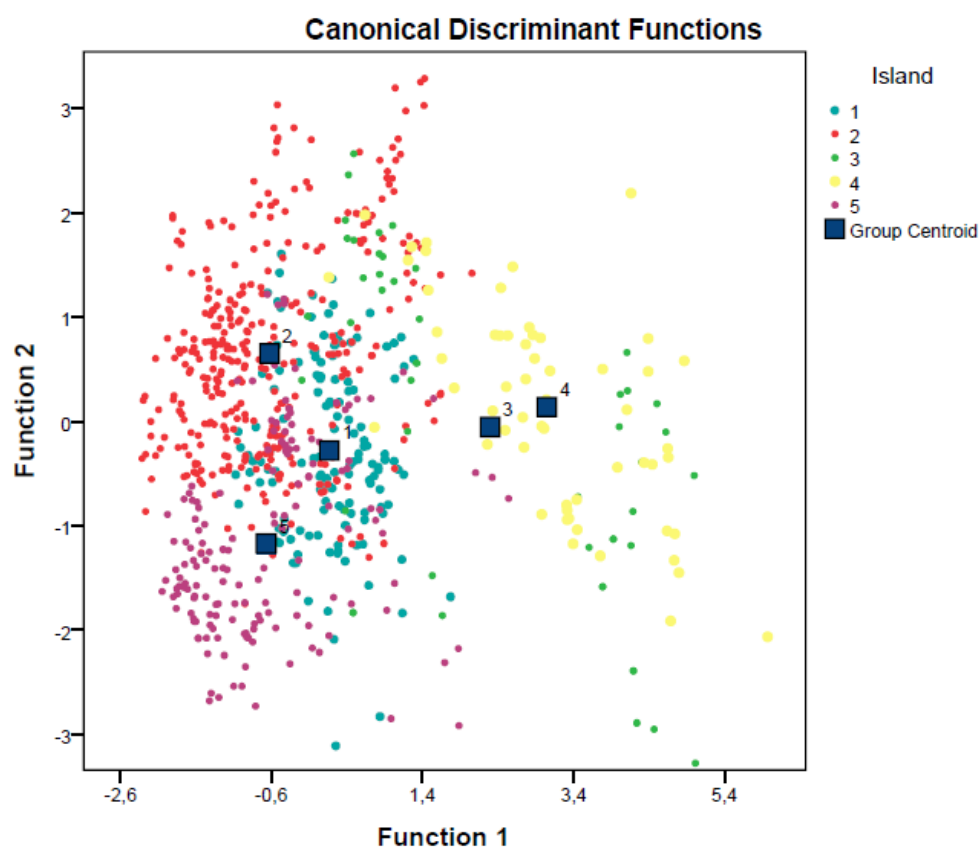
### 5.3. Diskriminančně funkční analýza

Z výsledků diskriminančně funkční analýzy vyplývá, že zpěvy bulbulčíka filipínského (dále jen *Ixos philippinus*) se od sebe na jednotlivých ostrovech odlišují. Data byla krosvalidována (viz metodika). Vyjádřeno v procentech bylo pomocí diskriminančně funkční analýzy po validaci správně klasifikováno k 45,7 % zpěvů z Boholu; 90,8 % z Luzonu; 55 % z Panaye, a 67,3 % z Mindanaa. Oproti tomu zpěvy z Negrosu byly přiřazeny v 36,2 % k Luzonu a ve 27,7 % na Panay. Z Boholu bylo 38,4 % zpěvů přiřazeno na Luzon. Zpěvy z Mindanaa byly z 27 % přiřazeny na Luzon. Viz tab. č. 2. Celkově bylo 70,4 % zpěvů přiřazeno na správný ostrov. Zde je zajímavé, že zpěvy z Negrosu byly z velké části přiřazeny Luzonu.

Classification Results								
Island			Predicted Group Membership					Total
			1	2	3	4	5	
Cross-validated	Count	Bohol	63	53	1	0	21	138
		Luyon	8	305	4	0	19	336
		Negros	2	17	13	13	2	40
		Panay	1	8	18	33	0	60
		Mindanao	7	43	0	2	107	159
	%	Bohol	<b>45,7</b>	<b>38,4</b>	,7	,0	<b>15,2</b>	100,0
		Luyon	2,4	<b>90,8</b>	1,2	0,0	5,7	100,0
		Negros	4,3	<b>36,2</b>	<b>27,7</b>	<b>27,7</b>	4,3	100,0
		Panay	1,7	13,3	<b>30,0</b>	<b>55,0</b>	0,0	100,0
		Mindanao	4,4	<b>27,0</b>	0,0	1,3	<b>67,3</b>	100,0

**Tab. č. 11:** Výsledky DFA. 70,4 % správně zařazeno. Legenda: 1 - Bohol, 2 - Luzon, 3 - Negros, 4 - Panay, 5 - Mindanao; Total - celkový počet zpěvů nahraných na daném ostrově.

Graf č. 10. ukazuje, první dvě funkční osy DFA, které sytí rozdíly ve zpěvech jednotlivých ostrovů. Strukturní matice popisuje, které parametry odpovídají za hlavní rozdíly.



**Graf č. 10:** Výsledky DFA; Legenda: 1 - Bohol, 2 - Luzon, 3 - Negros, 4 - Panay, 5 - Mindanao; funkce 1 - sycena zjm. konečnou frekvencí, funkce 2 sycena zjm. délkou zpěvu

	Funkce			
	1	2	3	4
konečná frekvence	,752*	-,191	,534	,075
počáteční frekvence <sup>b</sup>	,362*	-,225	-,164	,294
délka zpěvu	,349	,686*	-0,96	-0,90
umístění nejvyšší frekvence	-,047	,490*	,258	,291
počet slabik	,277	,409*	-0,72	,336
FR	,086	,224*	-,136	,218
FM	,026	,130	,449*	-,262
nejnižší frekvence	,267	,173	,213	,631*
nejvyšší frekvence	,177	,273	-,093	,413*

**Strukturní matice:** hlavní parametry sytící první dvě funkční osy DFA: první osa - zjm. konečná frekvence zpěvu a druhá osa zjm. délka zpěvu.; <sup>b</sup> - tato hodnota nebyla v modelu použita, \* - největší absolutní korelace mezi každou proměnnou a jakoukoliv diskriminanční funkcí.

Zpěvy tedy můžeme rozdělit na základě diskriminančně funkční analýzy do dvou velkých skupin. Rozdíly mezi těmito skupinami jsou syceny zejména konečnou frekvencí a délkou zpěvu a umístěním nejvyšší frekvence (viz strukturní matice a graf č. 10).

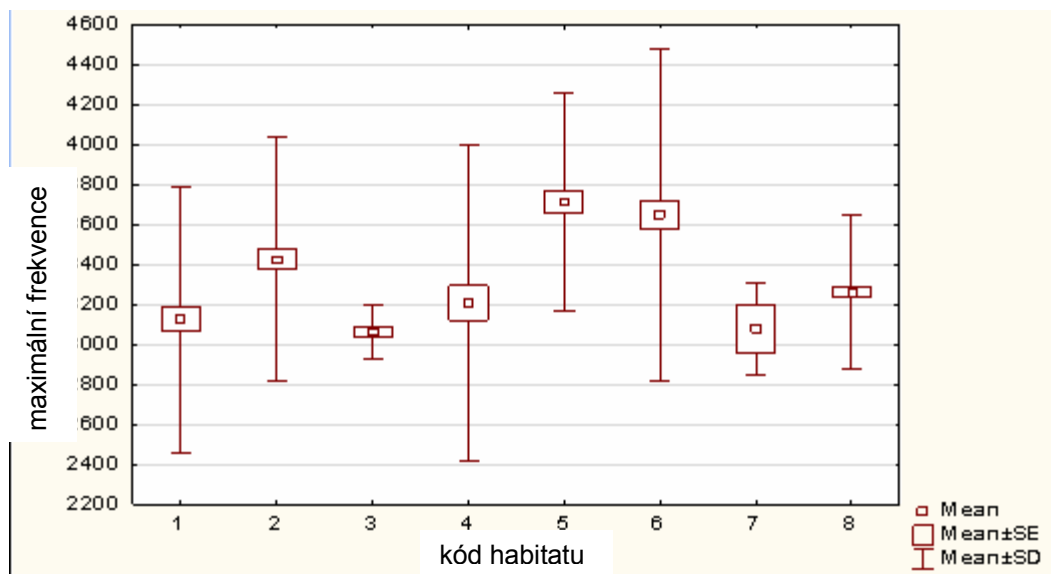
#### 5.4. Vliv habitatu na rozdíly ve zpěvu *Ixos philippinus*

Habitat má signifikantní vliv na rozdíly ve všech měřených parametrech zpěvu (Kruskal-Wallis  $p < 0,006$  po Bonferroniho korekci).

Výsledky poukazují na poměrně jasný vliv habitatu na frekvenční parametry zpěvu a to konkrétně na maximální frekvenci ( $H(7, N=787) = 119,7, p < 0,01$ ), počáteční frekvenci ( $H(7, N=776) = 117,8, p < 0,01$ ) a konečnou frekvenci ( $H(7, N=777) = 141,5, p < 0,01$ ) a frekvenční rozsah ( $H(7, N=787) = 127,5, p < 0,01$ ). Pro přehlednost jsou zde uvedeny hodnoty pouze dvou frekvenčních parametrů. Podíváme-li se na tab. č. 12. a graf č. 11 ukazující signifikantní podobnost mezi jednotlivými typy habitatu v závislosti na nejvyšší frekvenci zpěvu, zjistíme, že vysokých hodnot dosahuje tento parametr v otevřených typech habitatu (vesnice a otevřená krajina), zatímco v ostatních habitatech je hodnota maximální frekvence zpěvu nízká. Podobný trend hodnot má také frekvenční rozsah (viz tab.č. 13).

	1	2	3	4	5	6	7	8
1		<b>0,000</b>	1,000	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	<b>0,000</b>
2	<b>0,000</b>		<b>0,003</b>	1,000	<b>0,001</b>	1,000	1,000	0,977
3	1,000	<b>0,003</b>		0,081	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	0,116
4	<b>0,001</b>	1,000	0,081		<b>0,000</b>	0,532	1,000	1,000
5	<b>0,000</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>		0,100	0,252	<b>0,000</b>
6	<b>0,000</b>	1,000	<b>0,000</b>	0,532	0,100		1,000	<b>0,006</b>
7	1,000	1,000	1,000	1,000	0,252	1,000		1,000
8	<b>0,000</b>	0,977	0,116	1,000	<b>0,000</b>	<b>0,006</b>	1,000	

**Tab. č. 12:** Výsledky Kruskal-Wallisova testu ( $H(7, N=787) = 119,7, p < 0,01$ ) pro nejvyšší frekvenci zpěvu a vliv habitatu na tento parametr, tučně jsou zvýrazněny signifikantní hodnoty; Legenda: 1 - primární prales hustý, 2 - okraj lesa, 3 - sekundární prales řídký, 4 - primární prales řídký, 5 - vesnice, 6 - otevřená krajina, 7 - křoviny, 8 - sekundární prales hustý



**Graf č. 11:** Maximální frekvence zpěvu v jednotlivých habitatech; Legenda: 1 - primární prales hustý, 2 - okraj lesa, 3 - sekundární prales řídký, 4 - primární prales řídký, 5 - vesnice, 6 - otevřená krajina, 7 - křoviny, 8 - sekundární prales hustý

	1	2	3	4	5	6	7	8
1		<b>0,000</b>	1,000	<b>0,005</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	0,447
2	<b>0,000</b>		<b>0,000</b>	0,078	1,000	1,000	1,000	<b>0,000</b>
3	1,000	<b>0,000</b>		0,446	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	1,000
4	<b>0,005</b>	0,078	0,446		<b>0,006</b>	0,178	1,000	1,000
5	<b>0,000</b>	1,000	<b>0,000</b>	<b>0,006</b>		1,000	1,000	<b>0,000</b>
6	<b>0,000</b>	1,000	<b>0,000</b>	0,178	1,000		1,000	<b>0,000</b>
7	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000		1,000
8	0,447	<b>0,000</b>	1,000	1,000	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	

**Tab. č. 13:** Výsledky Kruskal-Wallisova testu ( $H(7, N=787) = 127,5$   $p < 0,01$ ) pro frekvenční rozsah zpěvu a vliv habitatu na tento parametr, tučně zvýrazněny signifikantní hodnoty; Legenda: 1 - primární prales hustý, 2 - okraj lesa, 3 - sekundární prales řídký, 4 - primární prales řídký, 5 - vesnice, 6 - otevřená krajina, 7 - křoviny, 8 - sekundární prales hustý.

### 5.5. Vzdálenost mezi jednotlivými ostrovy

Současná vzdálenost mezi monitorovanými ostrovy nemá téměř žádný vliv na variabilitu ve zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*). Nejvyšší signifikantní korelaci se vzdálenostmi mezi ostrovy vykazuje konečná frekvence zpěvu a počáteční frekvence zpěvu. (viz tab. č. 14).

Proměnná	Korelace Vyznačené signifikance dosahují p < (bulbul3) ,05000									
	PC1-dist	počet slab.	startF	endF	local Fmax	délka zp.	FR	FM	minF	maxF
PC1-dist	1,000	-0,044	<b>0,294</b>	<b>0,450</b>	<b>-0,224</b>	<b>-0,156</b>	<b>-0,108</b>	-0,008	<b>0,135</b>	-0,069
počet slabik	-0,044	1,000	0,067	<b>0,108</b>	<b>0,816</b>	<b>0,859</b>	0,060	0,002	<b>0,222</b>	<b>0,127</b>
startF	<b>0,294</b>	0,067	1,000	<b>0,456</b>	<b>-0,167</b>	0,045	<b>0,263</b>	<b>-0,782</b>	<b>0,327</b>	<b>0,376</b>
endF	<b>0,450</b>	<b>0,108</b>	<b>0,456</b>	1,000	<b>-0,130</b>	<b>0,118</b>	<b>0,159</b>	<b>0,198</b>	<b>0,389</b>	<b>0,292</b>
localFmax	<b>-0,224</b>	<b>0,816</b>	<b>-0,167</b>	<b>-0,130</b>	1,000	<b>0,685</b>	0,064	<b>0,093</b>	0,063	<b>0,084</b>
délka zpěvu	<b>-0,156</b>	<b>0,859</b>	0,045	<b>0,118</b>	<b>0,685</b>	1,000	<b>0,105</b>	0,034	<b>0,152</b>	<b>0,153</b>
FR	<b>-0,108</b>	0,060	<b>0,263</b>	<b>0,159</b>	0,064	<b>0,105</b>	1,000	<b>-0,178</b>	<b>-0,192</b>	<b>0,950</b>
FM	-0,008	0,002	-0,782	0,198	0,093	0,034	-0,178	1,000	-0,088	-0,210
minF	<b>0,135</b>	<b>0,222</b>	<b>0,327</b>	<b>0,389</b>	0,063	<b>0,152</b>	<b>-0,192</b>	-0,088	1,000	<b>0,111</b>
maxF	-0,069	<b>0,127</b>	<b>0,376</b>	<b>0,292</b>	0,084	<b>0,153</b>	<b>0,950</b>	<b>-0,210</b>	<b>0,111</b>	1,000

**Tab. č. 14:** Matice korelací geografické vzdálenosti mezi ostrovy (PCA 1) s jednotlivými měřeními parametry zpěvu. Nejvyšší korelaci vykazují konečná ( $r=0,45$ ) a počáteční frekvence ( $r=0,29$ ); Legenda: startF - počáteční frekvence, endF - konečná frekvence, localFmax - umístění nejvyšší frekvence, FR - frekvenční rozsah, minF - nejnižší frekvence, maxF - nejvyšší frekvence.

## 6. Diskuze

Většina filipínských ptačích druhů byla donedávna klasifikována na základě morfologie a až v posledních letech se objevují studie zaměřené na taxonomii na základě genetických a také akustických znaků (viz např. Hosner et al. 2013, Moltesen et al. 2012, Lohman et al. 2010, Oliveros a Moyle 2010, Silva-Iturriza et al. 2010, Policht et al. 2009, Sheldon et al. 2009).

Dochází tak často k separaci dříve běžných druhů na více poddruhů či dokonce druhů, které se ukazují být méně početné či již přímo ohrožené (Mahood et al. 2013).

Mnohé studie provedené nejen na ptácích dokazují, že rozdíly v akustických projevech jednotlivých druhů často korelují s fylogenezí, přičemž na změny v akustických signálech působí stejné procesy jako na morfologické či molekulární aspekty živočichů (např. Robillard a Desutter-Grandcolas 2004, Miller-Butterworth et al. 2005, Rice a Bass 2009, Burton a Nietsch 2010, Hafner a Smith 2010, Ron et al. 2010, González et al. 2011. Příklady mnoha těchto studií včetně faktorů, které určují evoluci hlasových projevů uvádí moje bakalářská práce (Rulfová 2011).

Provázanost evoluce akustických signálů s fylogenezí prokazují i výše zmíněné studie hlasových projevů různých zástupců čeledi Pycnonotidae (Dowsett et al. 1999, Woxvold et al. 2009, Kamtaeja et al. 2012, Collar et al. 2013, Xing et al. 2013).

### **Deskripce zpěvu bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*)**

Zpěv tohoto druhu, tedy to, jak se liší u pěti poddruhů popsal již dříve Tobias a Fishpol (2005). V rámci mé diplomové práce byly pořízeny nahrávky zpěvů tří z těchto poddruhů. Jedná se o *I.p.philippinus*, který obývá sever Filipín (Luzon a okolní ostrovy), *I.p.guimarasensis* (Panay, Negros), a *I.p.saturation* (Bohol, Mindanao).

Zpěv *I.p.philippinus* přepisují autoři jako "deut doo doo doo da-lee-eut", přičemž frekvence nejprve klesá a na konci stoupá.

Výsledky mé diplomové práce ukázaly, že zpěvy nahrané na Luzonu signifikantně korelují v délce zpěvu, počtu slabik a konečné frekvenci se zpěvy nahranými na Boholu a Mindanau. Počet slabik se v námi nahraných zpěvech na Luzonu pohybuje kolem 4,5 slabik a nejvyšší frekvence je umístěna na 3. - 4. slabice, intonace je tedy zpočátku stoupavá a později klesá. Nelze tedy potvrdit, že by se popis zpěvu Tobiase a Fishpola z roku 2005 shodoval s našimi výsledky. Tyto rozdíly mohou být způsobeny tím, že autoři nahrávaly druh i na okolních malých ostrůvcích (viz 3.3.), kde může zpěv nabývat odlišných akustických parametrů.

Zpěv *I.p.saturation* popisují autoři jako "deut deut leee deut deut deut" nebo jen krátce "deut do-lee-eut", nejvyšší frekvence je vždy umístěna na „lee“. Délka námi nahraných zpěvů tohoto poddruhu se pohybuje kolem 4 slabik a nejvyšší frekvence je umístěna na 3. slabice. V tomto případě tedy charakteristika zpěvu souhlasí s předchozím popisem.

Zpěv *I.p.guimarasensis* je Tobiasem a Fishpolem (2005) přepisován jako delší akustický projev začínající "deut deut deut" s pauzami mezi prvními dvěma slabikami. Po těchto třech slabikách následuje zrychlující se série několika melodických tónů. Tyto informace nejsou nijak podrobné a nelze je proto srovnávat s nahrávkami poddruhu pořízenými v rámci této diplomové práce.

### **Pozdní Pleistocén a kolonizační trasy**

Výsledky mé diplomové práce divergence zpěvů bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) naznačují, že rozdíly a shody mezi zpěvy na jednotlivých ostrovech představují důsledek propojení ostrovů v době pozdního Pleistocénu, kdy hladina moře dosahovala o stovacet metrů níž než v současnosti (Heaney 1986). Zároveň jsou tyto rozdíly zřejmě ovlivěny kolonizačními trasami.

Má diplomová práce pokrývá nahrávkami zpěvů dva nově objevené druhy ze tří, které navrhuje studie Oliverose a Moyleho (2010). Mapu výskytu navrhovaných druhů ukazuje obr. č. 3.

První navrhovaný druh nezměnil svůj vědecký název a jmenuje se tedy nadále *Ixos philippinus*. Molekulární data této studie neumožnila přesné určení směru kolonizace. Žije ve východní části Filipín a pokrývá svým výskytem dvě potenciální endemická centra pozdního Pleistocénu - tedy Luzon komplex a Mindanao komplex (Mindanao, Bohol, Leyte, Samar).

V rámci mé diplomové práce byly pořízeny nahrávky tohoto druhu ze tří ostrovů: Luzonu, Boholu a Mindanaa.

Značná vzájemná podobnost nahraných zpěvů z Mindanaa a Luzonu a dále z Luzonu a Boholu (viz tab. č. 11) ukazuje na nemalý vliv směru kolonizace, který u tohoto druhu mohl proběhnout jak ze severu tak i z jihu souostroví. V případě vlivu pouze endemických center, by si zpěvy v rámci těchto ostrovů nebyly pravděpodobně natolik podobné.

Druhým navrhovaným druhem je *Ixos guiamarensis* žijící na Negrosu, Panay a malých okolních ostrůvcích a pokrývá svým výskytem jedno endemické centrum.

V rámci mé diplomové práce byly pořízeny nahrávky tohoto druhu ze dvou hlavních ostrovů: Negrosu a Panaye. Jak ukazuje tab. č. 11. zpěvy z těchto ostrovů jsou si vzájemně poměrně podobné. To odpovídá i kolonizačním paternům popsáným Silvou-Iturizzou et al. (2013).

Překvapivé je ovšem to, že více než třicetšest procent zpěvů z Negrosu bylo statistickou analýzou přiřazeno na Luzon. Oproti tomu zpěvy nahrané na Luzonu již na Negros nespádají. Tato výchylna může být způsobena malým počtem analyzovaných zpěvů z Negrosu, respektive

velkým množstvím analyzovaných zpěvů z Luzonu, mnohonásobně přesahujících počet nahrávek z Negrosu (viz tab. č. 11).

### **Habitat**

Během terénní části výzkumu, byl sledovaný druh bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) nahráván v různých habitatech, aby byla ošetřena možnost vlivu habitatu na rozdíly ve zpěvech. Je totiž známo, že dle hypotézy akustické adaptace signály s nižší frekvencí a užším frekvenčním rozsahem se lépe přenáší v hustém habitatu a naopak, takže v hustším prostředí živočišné komunikují na nižší frekvenční úrovni zatímco v otevřené krajině využívají vysokofrekvenčních tónů (např. review Ey a Fisher 2009 či review Luther a Gentry 2013).

Výsledky naznačují, že frekvenční parametry zpěvu (maximální frekvence, počáteční a konečná frekvence a frekvenční rozsah) bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) jsou v souladu s hypotézou akustické adaptace, neb v hustším a uzavřeném habitatu využívá tento druh nízkofrekvenční tóny, zatímco v otevřené krajině či ve vesnici zpívají zástupci *Ixos philippinus complex* vysokofrekvenční zpěv.

Na rozšíření frugivorních ptáků, mezi které bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) patří, má velký vliv potravní nabídka a propojenost pralesa. Frugivorní druhy jsou schopny šířit se za potravou na poměrně velké vzdálenosti, ale pokud je potravní nabídka na jednom místě dostačující, upřednostňují setrávání na této lokalitě (Neuschulz et al. 2012, Khamcha et al. 2012). V budoucnu by proto bylo dobré doplnit poznatky o rozšíření *Ixos philippinus complex* také o míru propojení pralesa na jednotlivých ostrovech.

### **Vzdálenost mezi ostrovy v současnosti**

Porovnáme-li výsledky diskriminančně funkční analýzy a výsledky PCA a korelační matice, které byly použity na porovnání vlivu současných vzdáleností mezi ostrovy, dospějeme k zajímavému poznatku. Diskriminančně funkční analýza prokazatelně rozdělila (na základě rozdílů zjm. v délce zpěvu a konečné frekvenci) nahrané zpěvy bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) na dvě velké skupiny (viz tab. č. 11 a graf. č. 10). Tyto skupiny odpovídají endemickým centrům v pozdním pleistocénu a kolonizačním paternům studovaného druhu (viz literární rešerše 3.4. a 3.5. ). PCA a následně provedená korelace 1. PCA osy (geografických vzdáleností mezi ostrovy v současnosti) s jednotlivými akustickými parametry potvrdily jen slabou korelaci konečné frekvence ( $r=0,45$ ) a počáteční frekvence ( $r=0,29$ ) s geografickými vzdálenostmi. Je tedy zřejmé, že současné vzdálenosti mezi ostrovy, odpovídají za divergenci zpěvů studovaného druhu jen minimální měrou.

S paternem, kdy Pleistocén hrál podstatnou roli ve speciaci druhu, se setkáváme u dalších filipínských druhů ptáků (např. Hosner et al. 2013, Moltesen et al. 2012).



## 7. Závěr

Zpěv bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) dosahuje průměrné délky 1,2 s, skládá se ze série 1 až 11-ti slabik, do třetí slabiky má zpěv často stoupavou melodii, poté následuje klesající frekvenční modulace (viz obr. č. 9 se zpěvy typickými pro jednotlivé ostrovy). Průměrný frekvenční rozsah se pohybuje kolem 1750 Hz, maximální frekvence dosahuje průměrně cca 3300 Hz a minimální frekvence nabývá přibližně 1600 Hz.

Moje diplomová práce potvrdila, že se zpěvy bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) na sledovaných ostrovech prokazatelně odlišují a to ve všech devíti měřených parametrech (délka zpěvu, počet slabik, umístění nejvyšší frekvence, počáteční frekvence, konečná frekvence, nejvyšší frekvence, nejnižší frekvence, frekvenční modulace, frekvenční rozsah). Diskriminační analýza potvrdila rozdíly a zároveň prokázala shody mezi zpěvy na jednotlivých ostrovech a to zejména v konečné frekvenci a v délce zpěvu. Zpěvy tak lze na základě výsledků DFA rozdělit dle podobnosti do dvou skupin: Luzon, Bohol, Mindanao vs Panay a Negros. Podobně rozděbila zpěvy také ANOVA a následný post hoc Tuckey test.

Jak je známo z literatury (např. Heaney 1986), během pozdního pleistocénu bylo vlivem nižší hladiny moře filipínské souostroví rozděleno na pět hlavních komplexů (Luzon komplex, Mindanao komplex, Panay Negros komplex, Mindoro komplex a Palawán komplex). V mojí diplomové práci byly pořízeny nahrávky z pěti ostrovů (Luzon, Bohol, Negros, Panay a Mindanao) ze dvou těchto komplexů - Luzon komplex a Mindanao komplex. Výsledky mojí diplomové práce naznačují, že nalezené paterny ve zpěvech bulbulčíka filipínského (*Ixos philippinus*) odpovídají endemickým centrům - tedy Luzon komplex a Mindanao komplex. Bulbulčík filipínský (*Ixos philippinus*) byl molekulární studií Oliverose a Moyleho (2010) rozdělen na tři samostatné druhy *I. mindorensis*, *I. guiamarensis* a *I. philippinus*. Má diplomová práce pokrývá zpěvy dvou těchto druhů, *I. mindorensis* během mé diplomové práce nahrán nebyl. Patern v rozdílech ve zpěvu námi nahraných jedinců odpovídá těmto dvěma novým druhům, a ukazuje, že akustické rozrůznění provázelo jejich speciaci.

Studie Oliverose a Moyleho (2010) se věnuje rovněž kolonizačním paternům bulbulů, ty však u *Ixos philippinus* zůstaly nejasné. Značná vzájemná podobnost nahraných zpěvů z Mindanaa a Luzonu a dále z Luzonu a Boholu (viz tab. č. 11) ukazuje na nemalý vliv směru kolonizace, který u tohoto druhu mohl proběhnout jak ze severu tak i z jihu souostroví. Výzkumu kolonizačních paternů se dále věnuje výzkum Silva-Iturriza et al. 2010, který mimo jiné potvrdil vzájemnou multikolonizaci Negrosu a Panaye. Rozdíly ve zpěvu na těchto ostrovech oproti

ostatním ostrovům tak mohou být způsobeny také přeletováním jedinců mezi Negrosem a Panayem.

Má diplomová práce prokázala, že habitat má vliv na frekvenční parametry *Ixos philippinus* komplexu. V hustěji zapojeném a uzavřeném habitatu používá tento druh nízkofrekvenční tóny, zatímco v otevřeném habitatu zpívá na vysoké frekvenci. Tento výsledek je v souladu s hypotézou akustické adaptace.

Výsledky mé diplomové práce prokázaly pouze malý signifikantní vliv současných vzdáleností mezi jednotlivými ostrovy na rozdíly ve zpěvu dvou druhů *Ixos philippinus* komplexu.

## 8. Použitá literatura

- Au, A. Y., Richard T. Corlett, and Billy C. H. Hau. 'Seed Rain into Upland Plant Communities in Hong Kong, China'. *Plant Ecology* 186, no. 1 (2006): 13–22.
- Burton, James A., and Alexandra Nietsch. 'Geographical Variation in Duet Songs of Sulawesi Tarsiers: Evidence for New Cryptic Species in South and Southeast Sulawesi'. *International Journal of Primatology* 31, no. 6 (2010): 1123–46.
- Collar N.J.. 'Species Limits in Some Philippine Birds Including the Greater Flameback *Chrysocolaptes lucidus*'. *FORKTAIL*, no. 27 (2013): 29–38.
- Diamond, Jared M., and Michael E. Gilpin. 'Biogeographic Umbilici and the Origin of the Philippine Avifauna'. *Oikos* 41, no. 3 (1983): 307–321.
- Dowsett, Robert J., Storrs L. Olson, Michael S. Roy, and Françoise Dowsett-Lemaire. 'Systematic Status of the Black-Collared Bulbul *Neolestes Torquatus*'. *Ibis* 141, no. 1 (1999): 22–28.
- Esselstyn, J. A., P. Widmann, and L. R. Heaney. 'The Mammals Of Palawan Island, Philippines'. *Proceedings of The Biological Society of Washington* 117 (2004): 271–302.
- Evans, Ben J., Rafe M. Brown, Jimmy A. McGuire, Jatna Supriatna, Noviar Andayani, Arvin Diesmos, Djoko Iskandar, Don J. Melnick, and David C. Cannatella. 'Phylogenetics of Fanged Frogs: Testing Biogeographical Hypotheses at the Interface of the Asian and Australian Faunal Zones'. *Systematic Biology* 52, no. 6 (2003): 794–819.
- Ey E., J. Fischer. 'The 'acoustic Adaptation Hypothesis' - A Review of the Evidence from Birds, Anurans and Mammals'. *Bioacoustics* 19 (2009): 21–48.
- Fahey, Anna L., Robert E. Ricklefs, Steven C. Latta, and J. Andrew DeWoody. 'Comparative Historical Demography of Migratory and Nonmigratory Birds from the Caribbean Island of Hispaniola'. *Evolutionary Biology* 39, no. 3 (2012): 400–414.
- Farnsworth, A., and Irby J. Lovette. 'Phylogenetic and Ecological Effects on Interspecific Variation in Structurally Simple Avian Vocalizations'. *Biological Journal of the Linnean Society* 94, no. 1 (2008): 155–73.

Förschler, M. I., and Elisabeth K. V. Kalko. 'Geographical Differentiation, Acoustic Adaptation and Species Boundaries in Mainland Citril Finches and Insular Corsican Finches, Superspecies *Carduelis [citrinella]*.' *Journal of Biogeography* 34, no. 9 (2007): 1591–1600.

González, C., Juan F. Ornelas, and Carla Gutiérrez-Rodríguez. 'Selection and Geographic Isolation Influence Hummingbird Speciation: Genetic, Acoustic and Morphological Divergence in the Wedge-Tailed Sabrewing (*Campylopterus curvipennis*)'. *BMC Evolutionary Biology* 11, no. 1 (2011): 1–19.

Grant, B. Rosemary, and Peter R. Grant. 'Songs of Darwin's Finches Diverge When a New Species Enters the Community'. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, no. 47 (2010): 20156–63.

Hafner, D. J., and Andrew T. Smith. 'Revision of the Subspecies of the American Pika, *Ochotona Princeps* (Lagomorpha: Ochotonidae)'. *Journal of Mammalogy* 91, no. 2 (2010): 401–17.

Hall, R. 'Cenozoic Reconstructions of SE Asian and the SW Pacific: Changing Patterns of Land and Sea.' In: Metcalfe I., Smith J.M.B., Morwood M., and Davidson I. (eds.): *Faunal and Floral Migrations and Evolution in SE Asia–Australia*. Lisse: Swets and Zeitlinger Publishers, (2001);, 35–56.

Hall, R. 'Cenozoic Geological and Plate Tectonic Evolution of SE Asia and the SW Pacific: Computer-Based Reconstructions, Model and Animations.' *Journal of Asian Earth Sciences* 20, no. 4 (April 2002): 353–431. doi:10.1016/S1367-9120(01)00069-4.

Heaney, L. R. 'Biogeography of Mammals in SE Asia: Estimates of Rates of Colonization, Extinction and Speciation.' *Biological Journal of the Linnean Society* 28, no. 1–2 (1986): 127–165.

Hosner, P. A., Árpád S. Nyári, and Robert G. Moyle. 'Water Barriers and Intra-Island Isolation Contribute to Diversification in the Insular *Aethopyga* Sunbirds (Aves: Nectariniidae)'. *Journal of Biogeography* 40, no. 6 (2013): 1094–1106.

Chappuis, C., and Ch. Erard. 'Species Limits in the Genus *Bleda* Bonaparte, 1857 (Aves, Pycnonotidae)'. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 31, no. 4 (1993): 280–99.

Jansa, S. A., F. Keith Barker, and Lawrence R. Heaney. 'The Pattern and Timing of Diversification of Philippine Endemic Rodents: Evidence from Mitochondrial and Nuclear Gene Sequences.' *Systematic Biology* 55, no. 1 (2006): 73–88.

Jones, A. W., and Robert S. Kennedy. 'Evolution in a Tropical Archipelago: Comparative Phylogeography of Philippine Fauna and Flora Reveals Complex Patterns of Colonization and Diversification.' *Biological Journal of the Linnean Society* 95, no. 3 (2008a): 620–639.

Jones, A. W., and Robert S. Kennedy. 'Plumage Convergence and Evolutionary History of the Island Thrush in the Philippines'. *The Condor* 110, no. 1 (2008b): 35–44.

Khamcha, D., Tommaso Savini, Warren Y. Brockleman, Vijak Chimchome, and George A. Gale. 'Influence of food availability and distribution on the movement patterns of a forest avian frugivore, the puff-throated bulbul (*Alophoixus pallidus*)'. *Journal of Tropical Ecology* 28, no. 1 (2012): 1–9.

Kamtaeja S., Sitasuwan Narit, Chomdej Siriwadee, Jatisatienr Araya, and Daniel J. Mennill, 'Species-Distinctiveness in the Vocal Behaviour of Six sympatric Bulbuls (genus *Pycnonotus*) in South-East Asia'. *EMU* 112, no. 3 (2012): 199–208.

Kennedy, R. S. *A Guide to the Birds of the Philippines*. Oxford; New York: Oxford University Press, 2000.

Kitamura, S., Takakazu Yumoto, Pilai Poonswad, Phitaya Chuailua, Kamol Plongmai, Tamaki Maruhashi, and Naohiko Noma. 'Interactions between Fleshy Fruits and Frugivores in a Tropical Seasonal Forest in Thailand'. *Oecologia* 133, no. 4 (2002): 559–72.

Kumar, A. 'Acoustic Communication in the Redvented Bulbul *Pycnonotus cafer*'. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 76, no. 2 (2004): 350–58.

Kumar, A., and Dinesh Bhatt. 'Vocal Signals in a Tropical Avian Species, the Redvented bulbul *Pycnonotus cafer*: Their Characteristics and Importance'. *Journal of Biosciences* 25, no. 4 (2000): 387–96.

Kummer, D. M. 'Measuring Forest Decline in the Philippines: An Exercise in Historiography.' *Forest & Conservation History* 36, no. 4 (1992): 185–189.

Lohman, D. J., Krista K. Ingram, Dewi M. Prawiradilaga, Kevin Winker, Frederick H. Sheldon, Robert G. Moyle, Peter K. L. Ng, et al. 'Cryptic Genetic Diversity in 'widespread' Southeast Asian Bird Species Suggests That Philippine Avian Endemism Is Gravely Underestimated.' *Biological Conservation* 143, no. 8 (2010): 1885–1890.

Sosa-López, J. Roberto, Clementina González, and Adolfo G. Navarro-Sigüenza. 'Vocal Geographic Variation In Mesoamerican Common Bush Tanagers (*Chlorospingus ophthalmicus*).' *The Wilson Journal of Ornithology* 125, no. 1 (2013): 24–33.

Sosa-López, J. Roberto, Daniel J. Mennill, and Adolfo G. Navarro-Sigüenza. 'Geographic Variation and the Evolution of Song in Mesoamerican Rufous-Naped Wrens *Campylorhynchus rufinucha*'. *Journal of Avian Biology* 44, no. 1 (2013b): 027–038.

Lovell, S. F., and M. Ross Lein. 'Geographical Variation In Songs of A Suboscine Passerine, the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*).' *The Wilson Journal of Ornithology* 125, no. 1 (2013): 15–23.

Luther, D., and Katherine Gentry. 'Sources of Background Noise and Their Influence on Vertebrate Acoustic Communication'. *Behaviour* 150, no. 9–10 (2013): 1045–68.

MacArthur, Robert H., and Edward O. Wilson. 'An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography'. *Evolution* 17, no. 4 (1963): 373.

Méndez, M., José L. Tella, and José A. Godoy. 'Restricted Gene Flow and Genetic Drift in Recently Fragmented Populations of an Endangered Steppe Bird'. *Biological Conservation* 144, no. 11 (2011): 2615–22.

Miller-Butterworth, C. M., Geeta Eick, David S. Jacobs, M. Corrie Schoeman, and Eric H. Harley. 'Genetic and phenotypic differences between South African Long-Fingered bats, with a global miniopterine phylogeny'. *Journal of Mammalogy* 86, no. 6 (2005): 1121–35.

Moore, R. P., W. D. Robinson, I. J. Lovette, and T. R. Robinson. 'Experimental Evidence for Extreme Dispersal Limitation in Tropical Forest Birds.' *Ecology Letters* 11, no. 9 (2008): 960–968.

Moltesen, M., Martin Irestedt, Jon Fjeldså, Per G. P. Ericson, and Knud A. Jønsson. 'Molecular Phylogeny of Chloropseidae and Irenidae – Cryptic Species and Biogeography.' *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65, no. 3 (2012): 903–914.

- Mundinger P. C. 'Microgeographic and Macrogeographic Variation in the Acquired Vocalizations of Birds'. In *Acoustic Communication in Birds*, edited by D. E. Kroodsma E. H. Miller, 2:147–208. New York, USA: Academic Press, 1982.
- Neuschulz, E. L., M. Brown, and N. Farwig. 'Frequent Bird Movements across a Highly Fragmented Landscape: The Role of Species Traits and Forest Matrix'. *Animal Conservation* 16, no. 2 (2013): 170–79.
- Oliveros, C. H., and Robert G. Moyle. 'Origin and Diversification of Philippine Bulbuls.' *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54, no. 3 (2010): 822–832.
- Podos, J., Sarah K. Huber, and Benjamin Taft. 'Bird Song: The Interface of Evolution and Mechanism'. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, no. 1 (2004): 55–87.
- Parker, K. A, Marti J. Anderson, Peter F. Jenkins, and Dianne H. Brunton. 'The Effects of Translocation-Induced Isolation and Fragmentation on the Cultural Evolution of Bird Song'. *Ecology Letters* 15, no. 8 (2012): 778–85.
- Policht, R., Milada Petru, Lucia Lastimoza, and Leo Suarez. 'Potential for the Use of Vocal Individuality as a Conservation Research Tool in Two Threatened Philippine Hornbill Species, the Visayan Hornbill and the Rufous-Headed Hornbill.' *Bird Conservation International* 19, no. 1 (2009): 83–97.
- Rasmussen, P. C., Allen D.N.S., Collar N.J., De Meulemeester B., Hutchinson R.O., Jakosalem P.G.C., Kennedy R.S., Lambert F.R., and Paguntalan L.M. 'Vocal Divergence and New Species in the Philippine Hawk Owl *Ninox philippensis* Complex'. *FORKTAIL*, no. 28 (2012): 1–20.
- Rice, A. N., and Andrew H. Bass. 'Novel Vocal Repertoire and Paired Swimbladders of the Three-Spined Toadfish, *Batrachomoeus trispinosus*: Insights into the Diversity of the Batrachoididae'. *The Journal of Experimental Biology* 212, no. Pt 9 (2009): 1377–91.
- Riede, T., and Franz Goller. 'Morphological Basis for the Evolution of Acoustic Diversity in Oscine Songbirds'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, no. 1779 (2014):
- Robillard, T., and Grandcolas-Desutter L. 'High frequency Calling in Eneopterinae Crickets (Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae): Adaptive Radiation Revealed by Phylogenetic Analysis'. *Biological Journal of the Linnean Society* 83, no. 4 (2004): 577 – 584.

Ron, S. R., Eduardo Toral, Myrian Rivera, and Andrea Terán-Valdez. 'A New Species of *Engystomops* (Anura: Leiuperidae) from Southwestern Ecuador'. *Zootaxa* 2606 (2010): 25–49.

Rulfová A. 'Role evolučních mechanismů v designování akustických signálů', Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, (2011).

Sammler, S., Valerio Ketmaier, Katja Havenstein, Ulrike Krause, Eberhard Curio, and Ralph Tiedemann. 'Mitochondrial Control Region I and Microsatellite Analyses of Endangered Philippine Hornbill Species (Aves; Bucerotidae) Detect Gene Flow between Island Populations and Genetic Diversity Loss'. *BMC Evolutionary Biology* 12, no. 1 (2012): 203-216.

Sheldon, F. H., David J. Lohman, Haw C. Lim, Fasheng Zou, Steven M. Goodman, Dewi M. Prawiradilaga, Kevin Winker, Thomas M. Braile, and Robert G. Moyle. 'Phylogeography of the Magpie-Robin Species Complex (Aves: Turdidae: *Copsychus*) Reveals a Philippine Species, an Interesting Isolating Barrier and Unusual Dispersal Patterns in the Indian Ocean and Southeast Asia.' *Journal of Biogeography* 36, no. 6 (2009): 1070–1083.

Siler, C. D., T. Alex Dececchi, Chris L. Merkord, Drew R. Davis, Tony J. Christiani, and Rafe M. Brown. 'Cryptic Diversity and Population Genetic Structure in the Rare, Endemic, Forest-Obligate, Slender Geckos of the Philippines.' *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70 (2014): 204–209.

Silva-Iturriza, A., Valerio Ketmaier, and Ralph Tiedemann. 'Mitochondriale DNA Deutet Auf Multiple Kolonisierungen Der Zentralen Philippinischen Inseln (Boracay, Negros) Durch Den Sedentären Philippinischen Bülbül *Hypsipetes philippinus guimarasensis* (Aves) Hin.' *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 48, no. 3 (2010): 269–278.

Silva-Iturriza, A., Valerio Ketmaier, and Ralph Tiedemann. 'Profound Population Structure in the Philippine Bulbul *Hypsipetes philippinus* (Pycnonotidae, Aves) Is Not Reflected in Its *Haemoproteus* Haemosporidian Parasite.' *Infection, Genetics and Evolution* 12, no. 1 (2012): 127–136.

Sodhi, N. S., Cagan H. Sekercioglu, Jos Barlow, a Scott K. Robinson. *Conservation of Tropical Birds*. John Wiley & Sons, 2011.



Tobias J. and Fishpool Lincoln. 'Family Pycnonotidae (Bulbuls)'. In: del Hoyo J., Elliot A. a Christie D. (eds.): *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona: Lynx Edicions *Vol. 10: Cuckoo-Shrikes to Thrushes*,(2005). 124–250.

Villegas, K. L., Ruth Grace R. Ambal, Charlotte Boyd, Thomas M. Brooks, Oliver Coroza, Naamal De Silva, Melizar Duya, Rodel D. Lasco, Goetz Schroth, and Grace B. Villamor. 'Quantitative Landscape Management Targets for Biodiversity Conservation: Method Development with an Example from the Philippines.' *Asia Life Sciences* 21, no. 2 (2012): 565-583

Willis, P. M., Rebecca E. Symula, and Irby J. Lovette. 'Ecology, Song Similarity and Phylogeny Predict Natural Hybridization in an Avian Family'. *Evolutionary Ecology* 28, no. 2 (2014): 299–322.

Woxvold, I. A., J. W. Duckworth and R. J. Timmins. 'An Unusual New Bulbul (Passeriformes: Pycnonotidae) from the Limestone Karst of Lao PDR'. *FORKTAIL*, no. 25 (2009): 1–12.

Wydhayagarn, Chawapich, Stephen Elliott, a Prasit Wangpakapattanawong. „Bird Communities and Seedling Recruitment in Restoring Seasonally Dry Forest Using the Framework Species Method in Northern Thailand". *New Forests* 38, č. 1 (1. červenec 2009): 81–97.  
doi:10.1007/s11056-009-9133-z.

Xing, X. Y., P. Alström, X. J. Yang, and F. M. Lei. 'Recent Northward Range Expansion Promotes Song Evolution in a Passerine Bird, the Light-Vented Bulbul.' *Journal of Evolutionary Biology* 26, no. 4 (2013): 867–877.

Yumul, Jr. Graciano P., Carla B. Dimalanta, Victor B. Maglambayan, and Edanjarlo J. Marquez. 'Tectonic Setting of a Composite Terrane: A Review of the Philippine Island Arc System.' *Geosciences Journal* 12, no. 1 (2008): 7–17.

Google Maps [online]. [cit. 2014-08-13]. Dostupné z: [www.google.com/maps](http://www.google.com/maps)