

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Švůgrová

Individuální variabilita v hlasech šelem

Individual variation in vocalization of Carnivores

Bakalářská práce

Školitel RNDr. Mgr. Pavel Linhart, Ph.D.

Konzultanta RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

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

V Praze , 17.8.2017

Barbora Švůgrová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat všem, co mi s touto prací pomohli a drželi mi palce. Největší poděkování patří mému školiteli, který se mnou měl svatou trpělivost a také mé konzultantce. Dále chci poděkovat své rodině, která mě po celou dobu podporovala a nenechala mě to nedopsat. Všem patří obrovské díky.

Abstrakt

Schopnost individuálního rozpoznávání jedinců je mezi šelmami velmi důležitá, podobně jako u ostatních skupin živočichů. V této práci jsem se zaměřila na individuální variabilitu v hlasech šelem. Zaměřila jsem se hlavně na práce, které popisují individuální variabilitu v hlasech pomocí diskriminační analýzy. Rozšířila jsem review od Insley et al. (2003), kteří navrhli, že schopnost individuálního rozpoznávání je rozvinutější u lachtanovitých než u tuleňovitých. Mé kvantitativní porovnání individuální variability v hlasech lachtanů a tuleňů ukazuje, že to může být tím, že lachtani mají individuálně různorodější hlasy. Dále jsem porovнала individualitu v hlasech i u ostatních šelem. Výsledky porovnání ukazují, že druhy žijící ve skupinách nemají individuálně variabilnější hlasy než soliterně-párově žijící druhy. Lépe lze dle hlasu odlišit jednotlivé dospělé než mláďata.

Ačkoliv pro skupinu šelem jako celek najdeme hodně prací na téma individuální variability v hlasech, většina výzkumu byla učiněna na lachtanech a tuleních. Pro další výzkum a lepší srovnání je potřeba pokrýt i další skupiny šelem.

Klíčová slova: individualita, identita, vokalizace, hlasová komunikace, savci, šelmy

Abstract

For carnivorans, as well as for other groups of animals, it is very important to be able to recognize other individuals. In this thesis, I focused on individual vocal variation in carnivoran's calls. I reviewed studies which described individual variability of calls in carnivorans. I focused on studies which used diskriminant analysis to quantify individual variation in calls. I updated the review of Insley et al. (2003) who suggested that the ability of individual recognition is more advanced in the Otariidae compared to Phocidae. My quantitative comparison on individual variability of Otariidae and Phocidae voices shows that the reason could be that Otariidae have more individually distinct voices. Furthermore, I compared the individuality in calls of other carnivorans. The comparison results do not support the hypothesis that animals living in groups have individually more variable voices than the animals living solitary or in pairs. However, individuality seems to be influenced by ontogeny as it is easier to individually recognize calls of adults than calls of juveniles.

In general, there have been many studies published about vocal individuality in carnivorans, but most of the research was done on just two very social families: Otariidae and Phocidae. It is necessary to study other carnivora groups as well to carry out proper komparative studies on factors that might influence individual variation in calls of carnivorans.

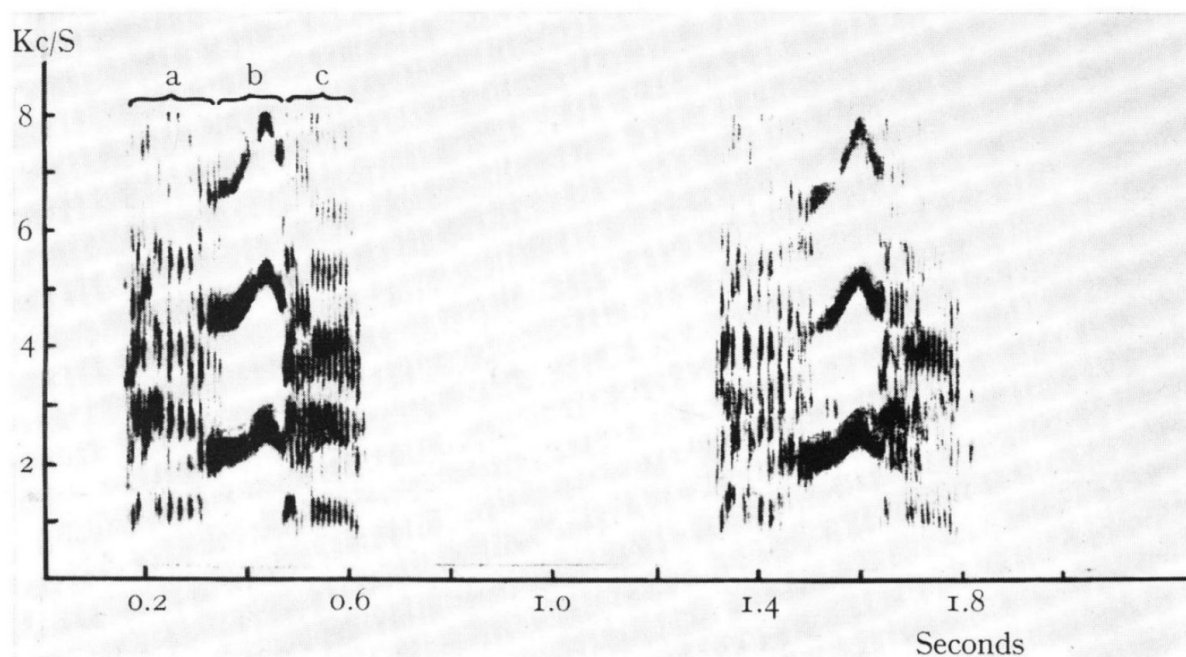
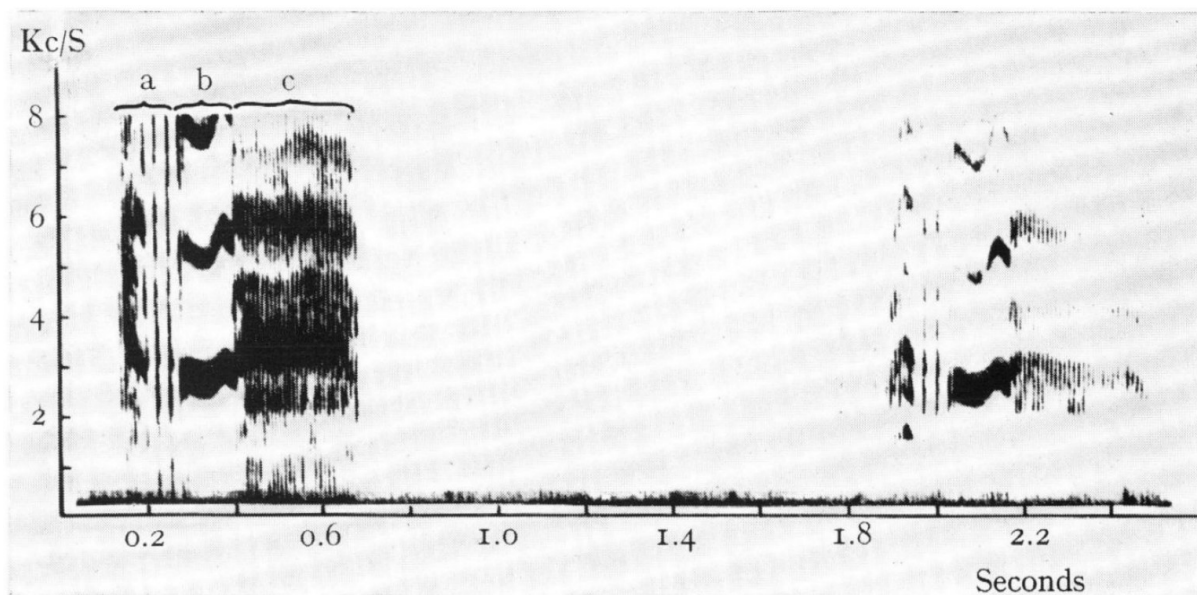
Keywords: individua variation, identity signalling, vocalization, acoustic communication, calls, mammal

Obsah

Úvod	1
Individualita v hlasech	3
Cíle práce	6
Zhodnocení materiálu z výzkumů zabývajících se vokální individualitou z pozice vysílajícího	6
Výsledky rešerše	6
Obecné komentáře k nasbíranému materiálu	6
Metody studia individuality v hlasech šelem.....	8
Měření akustické parametry v hlase	8
Kvantifikace individuality v hlase	10
Variabilita zjištěných výsledků v úspěšnosti klasifikace	11
Parametry studie a úspěšnost klasifikace	12
Porovnání čeledí šelem z hlediska individuality v hlasech	15
Je socialita důležitý faktor ovlivňující individualitu v hlasech?	17
Diskuze	19
Závěr	23
Tabulka prací	24
Reference:	27

Úvod

Bioakustika jako vědní obor úzce souvisí s vynálezem spektrografu v období 2. světové války. Spektrograf se původně používal pro vojenské účely, ale po roce 1945 byl zpřístupněn veřejnosti a zoologové potenciál tohoto vynálezu rychle rozpoznali. Vynalezl ho Ralph K. Potter a jeho společníci z Bell Laboratories. Spektrograf byl první přístroj, který dokázal zobrazovat zvuk na papír. Do této doby se lidé snažili zobrazovat hlasy, nejčastěji zpěv ptáků, pomocí nákresů nebo i not. Spektrogram zaznamenává čas na ose X a frekvenci zvuku na ose Y. Hlasitost zvuku je zaznamenána pomocí barevné intenzity spektrogramu. Na spektrogramu lze jednoduše pozorovat změny frekvence a intenzity signálu, typické zvukové vzorce a porovnávat a měřit důležité parametry signálu (Obrázek 1). To otevřelo zoologům možnost zkoumat objektivně hlasovou komunikaci živočichů. Dalším impulzem pro vývoj bioakustiky bylo rozšíření záznamu zvuku na magnetické pásky. Záznam na magnetickou pásku usnadnil nahrávání v terénních podmínkách a editaci nahrávek.



Obrázek 1 Ukázka spektrogramu Fish call dospělých rybáků severních z jedné z prvních prací, které se zabývají individuální variabilitou v hlasech (Hutchison et al., 1968). Obrázek ukazuje dvě po sobě následující volání (call) od dvou samců. Průběh frekvence v prostřední části volání „b“ je pro jedince typický.

Individuální rozpoznávání a individuální variabilita v hlasech upoutaly pozornost vědců velmi brzy po rozšíření nových metod záznamu a analýzy zvuku (Weeden and Falls, 1959). Individuální rozpoznání je pro jedince klíčové. Schopnost rozpoznávat mezi jedinci je základním předpokladem řady sociálních typů chování. U teritoriálních druhů ptáků je například často důležité naučit se rozpoznat své sousedy podle zpěvu, protože sousedé se stabilním teritoriem většinou nepředstavují takovou hrozbu jako neznámý samec, který teritorium teprve hledá (např. Jaška et al., 2016).

Rozpoznávání jedinců je rovněž důležité pro mateřské chování, aby se rozpoznaly matky s mláďaty. Matky se typicky starají jen o vlastní mláďata, protože investice do potomků je nákladná a péče o cizí potomky se nevyplácí. Rozpoznávání mláďat může být obzvláště problematické u koloniálních druhů. Například u lachtana hřívnatého, kde je 20 až 80 jedinců v kolonii, není pro kojící matky jednoduché mláďe v kolonii najít. Využívají k tomu zrak, čich a vokalizaci, která je v případě velkých kolonií zřejmě nejvýhodnější (Trimble and Charrier, 2011).

K výzkumu individuálního rozpoznávání můžeme přistupovat ze dvou stran: z hlediska toho, kdo signál vysílá a z hlediska toho, kdo signál přijímá. V prvním případě se ptáme, jak se hlasy mezi jedinci liší a jestli jsou tyto rozdíly stálé v čase a umožňují individuální rozpoznávání. V druhém případě zjišťujeme, jestli tato individuální variabilita v hlasech je pro příjemce důležitá. (Wiley, 2005)

Jako první se začalo s výzkumem z hlediska příjemce. Prováděly se pokusy, které pomocí playbackových experimentů testovaly, zda zvířata dokáží rozpoznat ostatní jedince svého druhu (např. Beecher et al., 1981). Při těchto playbackových experimentech se sleduje, zda jedinec, kterému playback pouštíme, reaguje rozdílně na hlas dvou nebo více jedinců. Playbackové experimenty je možné různě upravovat. V první řadě můžeme testovat samostatnou schopnost rozpoznávání jedinců (Lovell and Lein, 2005). Následně je možné hlasy upravovat a zjišťovat, které parametry hlasů jsou pro schopnost rozpoznávání důležité (Jaška et al., 2016). Tato práce se dále bude zabývat individuálním rozpoznáváním pouze z pozice vysílajícího - jak se hlasy mezi jedinci liší.

Individualita v hlasech

Jedna z prvních prací zabývajících se individualitou z hlediska vysílajícího byla napsána v šedesátých letech Hutchinsonem a kol. (1968) na téma individuální variability v hlasech rybáka severního (*Sterna sandvicensis*). Nahrávání rybáků probíhalo na ostrově Scolt Head na pobřeží North Norfolk. Rybáci byli nahrávání během přiletu s krměním pro mladé, kdy vydávali tzv. „fish calls“. Ptáci v této situaci opakují volání několikrát po sobě ve zhruba sekundových intervalech. Nahráno bylo až šest volání od jednoho jedince. Autoři analyzovali dvě volání od každého z dvaceti dospělců. Volání typicky trvala 0,25-0,55 sekund a šlo jej rozdělit na tři segmenty se zcela odlišnou akustickou strukturou. Spektrogramy volání od jednoho jedince nebylo

těžké spárovat na základě zhodnocení spektrogramů pouhým okem. Pro jedince byl charakteristický hlavně průběh fundamentální frekvence v segmentu „b“, který ale nebyl měřený. Z měřených parametrů volání byla mezi jedinci variabilní hlavně délka posledního segmentu „c“ (Obrázek 1). Měřené parametry prvního a druhého volání v rámci jedince dobře korelovaly.

Od tohoto článku začalo vznikat, na téma individuální variability v hlasech, stále více prací. Ty první se zabývaly zejména vokalizací ptáků. Později přibývaly i práce dokumentující individuální variabilitu v hlasech i u ostatních skupin obratlovců od obojživelníků až po savce. Zatímco studium individuálního rozpoznávání z hlediska příjemce (pomocí playbackových experimentů) bylo několikrát podrobně shrnuto (Jaška et al., 2016; Wiley, 2013), existuje jen velmi málo přehledových článků o individuální variabilitě v hlasech, ačkoliv prací s touto tematikou lze nalézt dostatek. Výjimkou je přehledová práce „A review of social recognition in pinnipeds“ napsaná S. J. Insleyem, A. V. Phillipsem a I. Charrier (2003), kteří porovnávali variabilitu v hlasech a individuální rozpoznávání u tuleňovitých a lachtanovitých.

Ploutvonožci jsou výbornou skupinou pro srovnávací studii o individuálním rozpoznávání. Většina z nich žije během výchovy mláďat ve velkých, nahuštěných skupinách, což jsou podmínky, které by měly vést k tlaku na signalizaci individuální identity mezi matkou a mládětem, zejména pomocí hlasů. Navíc všechny druhy zůstávají během porodu a po něm na jednom místě, a to buď na souši nebo na ledu a je relativně snadné se k volně žijícím jedincům přiblížit na krátkou vzdálenost, což zásadně usnadňuje nahrávání i experimenty. Z těchto důvodů zřejmě vzniklo právě na ploutvonožcích největší množství prací s tematikou individuální variability v hlasech.

Práce o individuálním rozpoznávání ploutvonožců již byly v minulosti shrnuty. Cílem review (Insley et al., 2003) bylo zjistit, jestli je individuální variabilita v hlasech a individuální rozpoznávání u ploutvonožců spojeno s prvky jejich sociálního chování, jako je rozdílný přístup k mláďatům u lachtanovitých a tuleňovitých, viz.dále. Insley et al. (2003) vytvořili přehled prací, které studovaly individuální rozpoznávání a variabilitu v hlasech matek a mláďat na řadě druhů ploutvonožců. Mimo jiné zjistili, že individuální variabilita v hlasech byla nalezena u všech studovaných druhů ploutvonožců, což je důležitá prerekvizita individuálního rozpoznávání.

U všech druhů lachtanů, které byly zkoumány se dále prokázalo, že univerzálně mají dobrou schopnost individuálně rozpoznávat. Lachtani vychovávají

mláďata v početných koloniích a mají relativně dlouhé periody neonatální závislosti. Matky se během laktace krmí a v důsledku toho často nechávají své potomky o samotě a musí je později v kolonii najít.

Tuleni ale vykazují více variability v mateřských a výchovných strategiích a tudíž u nich existuje větší variabilita ve schopnosti individuálního rozpoznávání. U některých druhů tuleňů mají mláďata individuální volání a jejich matky odmítají krmit cizí mláďata a zjevně rozpoznávají svá mláďata od cizích, ale u jiných, jako je tuleň havajský (*Monachus schauinslandi*), matky mezi hlasy svých a cizích mláďat nerozlišují, ačkoli volání mláďat jsou rozdílná. Také je možné, že to pro tyto matky není důležité (Insley et al., 2003).

Insley et al.(2003) naznačují, že schopnost individuálního rozpoznávání je lépe vyvinuta u lachtanovitých než u tuleňovitých. To může být dáno tím, že lachtanovití mají individuálně odlišnější hlasy, ale na to review neodpovídá, protože autoři rozlišují pouze jestli daný druh individuálně odlišné hlasy má nebo ne. Jak je uvedeno výše, individuální variabilita se našla u všech studovaných druhů ploutvonožců. Nebylo ale porovnáno, jestli některé druhy mají hlasy individuálně odlišnější než jiné. Moje práce se pokusí kvantifikovat individuální odlišnosti v hlasech lachtanovitých a tuleňovitých na materiálu z původní práce, který bude rozšířen o nově publikované práce. Zároveň review rozšířím na celou skupinu Carnivora, protože to umožní lépe zhodnotit hypotézu, zda jsou hlasy individuálně variabilnější u druhů žijících ve větších skupinách (Insley et al., 2003; Pollard and Blumstein, 2011). Individuální variabilita v hlasech různých druhů nikdy nebyla kvantitativně shrnuta kvůli obavám vědců, že by mohlo nastavení studie ovlivnit zjištěnou individualitu. Ovlivnit by to mohly faktory studie, které jsou zejména počet jedinců a počet hlasů na jedince (Linhart and Šálek, 2017; Pollard et al., 2010).

Cíle práce

Zhodnocení materiálu z výzkumů zabývajících se vokální individualitou z pozice vysílajícího

Aktualizovat review Insley et al.(2003) a zkusit kvantitativně porovnat individuální rozdíly ve vokalizacích lachtanovitých a tuleňovitých.

Rozšířit review na celý řád šelem Carnivora, porovnat rozdíly individuální odlišnosti v hlasech u jednotlivých čeledí a zjistit, jestli je individuální odlišnost (=individualita) v hlase konkrétního druhu ovlivněna sociálním uspořádáním (soliterní – sociální). Prozkoumány budou i další faktory, které by mohly individualitu v hlasech ovlivnit: ontogenetické stádium (juvenil – dospělec) a pohlaví.

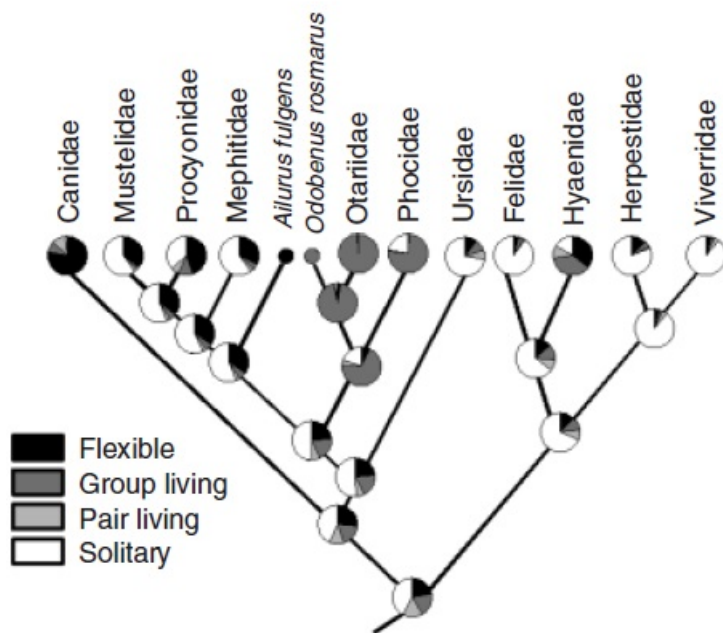
Zjistit, jestli je zjištěná individuální odlišnost v hlasech systematicky ovlivněná nastavením konkrétní studie (počet jedinců ve studii, počet hlasů na jedince ve studii a počet měřených parametrů v hlasu jedince).

Výsledky rešerše

Obecné komentáře k nasbíranému materiálu

Na Web of Science jsem použila klíčová slova: evoluce, individualita, identita, vokalizace, fylogeneze, hlasová komunikace, savci, šelmy. Pomocí procházení citovaných a citujících článků jsem dohledávala další práce. Takto jsem to udělala se všemi články, které jsem na Web of Science našla. Celkově jsem zpracovala 50 prací zaměřených na téma individualita v hlasech u druhů zvířat z řádu Carnivora.

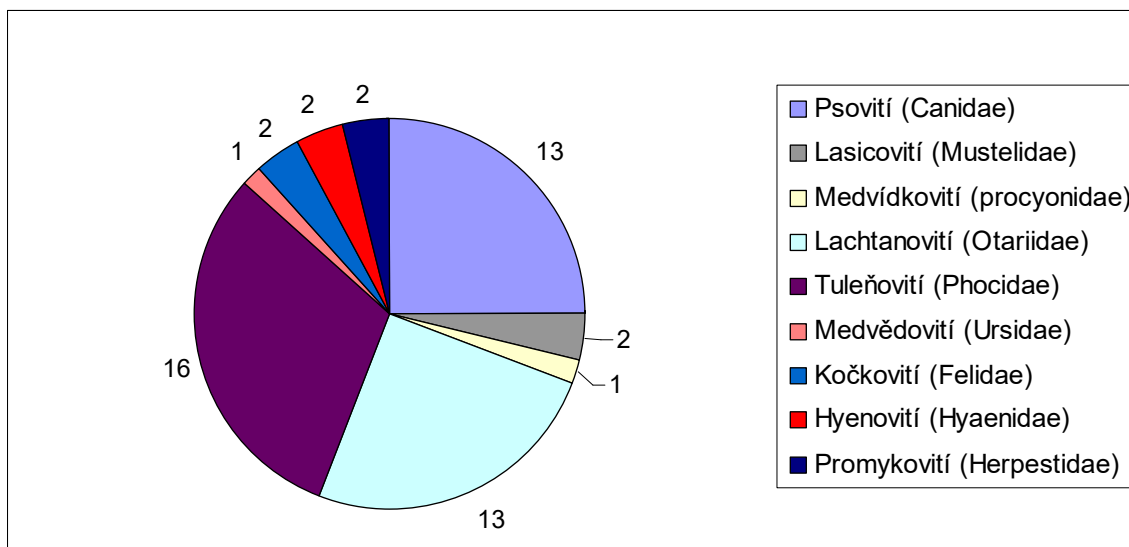
Na obrázku 2 můžeme vidět fylogenetický strom šelem, kde je vidět, které čeledi žijí převážně samotářsky v párech a které ve skupinách (Dalerum, 2007).



Obrázek 2 Systém šelem a jejich společenské uspořádání. Pomocí barev černé, světle šedé, tmavě šedé a bílé je zde znázorněno, jsou-li šelmy samotářské, flexibilní nebo žijí v páru či sociálně (převzato z Dalerum, 2007)

Na obrázku 3 je vidět, že nejvíce studovány jsou čeledi psovitých, tuleňovitých a lachtanovitých. Ovšem i z dalších čeledí jsou v článcích zástupci, snad kromě cibetkovitých (*Viverridae*) a skunkovitých (*Mephitidae*).

Nejvíce článků zaměřených na šelmy bylo napsáno na zvířata žijících ve skupinách, ale i na samotářské jedince jako je panda velká nebo třeba tuleň havajský, kteří se setkají s jinými jedinci pouze v době páření. (Obrázek 3)



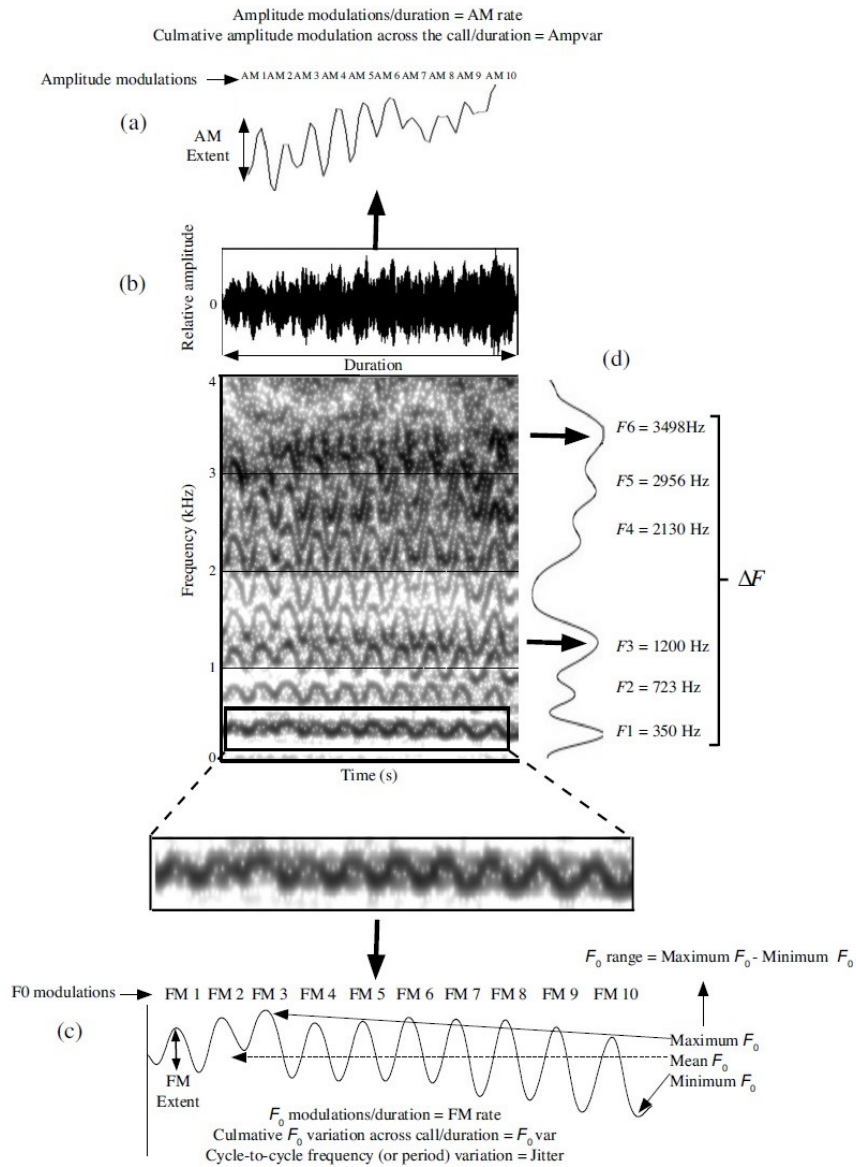
Obrázek 3 Počty prací v čeledích šelem

Metody studia individuality v hlasech šelem

Z hlediska používaných metod jsou články zabývající se individualitou šelem poměrně jednotné, což je dobré pro jejich porovnávání. V typickém případě se nejprve v prvním kroku změří akustické parametry hlasů a ty jsou následně analyzovány, nejčastěji pomocí diskriminační analýzy. Měřenými parametry jsou doba trvání, minimální frekvence, maximální frekvence, průměrná frekvence volání a jiné (podrobněji viz níže). V některých případech se autoři snaží zjistit, které parametry určují největší individuální variabilitu v hlase (Hanggi and Schusterman, 1994).

Měření akustické parametry v hlase

V každé studii se typicky používá jiná sada akustických parametrů. Záleží na charakteru daných hlasů – jiné parametry se mohou měřit u tonálních a jiné u neharmonických hlasů – a na úsudku autorů studie, kteří odhadují ve kterých akustických parametrech se od sebe jedinci liší. Jedněmi z nejčastěji uváděných parametrů jsou například: délka trvání volání (udává se v sekundách), fundamentální frekvence (F_0) uváděna v Hertzích (Hz). F_0 je základní frekvencí tónu, který vytváří hlasivky. Dále se často měří nejvyšší (F_{max}) a nejnižší (F_{min}) frekvence. V některých článcích autoři použili pouze 2 nebo 3 parametry, ale v jiných to může být až 19 parametrů. Devatenáct parametrů má například práce, která se zabývá individuální variabilitou hlasů pandy velké (Charlton et al., 2009). Mimo základních akustických parametrů, které jsem popsala výše, měří autoři i mnoho dalších, jak můžeme vidět na obrázku 4, kde jsou některé z nich znázorněny a popsány.



Obrázek 4 Parametry v hlase u pandy velké (Charlton et al., 2009) Na obrázku je vidět šest formantů: F1, F2, F3, F4, F5 a F6 a každý z nich je samostatným měřeným parametrem. Dalším znakem je ΔF znázorňující průměrnou vzdálenost formantů. Dále můžeme vidět intenzitu jednotlivých formantů aj. Kromě běžně používaných parametrů použili autoři řadu speciálnějších parametrů, jako je jitter nebo FM rate.

Kvantifikace individuality v hlase

Diskriminační analýza je metoda, která se k vyjádření individuality v hlasech používá u šelem nejčastěji. Diskriminační analýza umožňuje na základě změřených akustických parametrů přiřadit jednotlivé hlasy k jedincům. V typickém případě se vybere část hlasu, která je použita jako trénovací množina. U těchto hlasů je příslušnost k jedinci do analýzy explicitně zadána a analýza na tomto podkladě hledá rozhodovací pravidlo, díky kterému je možné hlas ke konkrétnímu jedinci přiřadit. Následně probíhá tzv. validace, kdy se k jedincům přiřazují hlasy, které v trénovací množině nebyly. Každý hlas je charakterizován sadou znaků, akustickými parametry, jako je melodie, frekvence, hlasitost, aj. Diskriminační analýza umožňuje zařadit jen objekty pocházející z konečného počtu objektů, to znamená, že daný hlas vždy přiřadí některému z jedinců zastoupených v trénovací množině a nedokáže rozlišit, že hlas je natolik odlišný, že pravděpodobně pochází od nového jedince.

Výsledkem diskriminační analýzy je úspěšnost klasifikace – v kolika procentech případů byl hlas přiřazen správnému jedinci. Vysoké skóre ukazuje velké individuální odlišnosti v hlasech jedinců.

Některé práce používají pro zhodnocení individuality v hlasech ANOVU neboli jednorozměrnou analýzu rozptylu. Nevýhodou je, že ANOVA jakožto jednorozměrná metoda, zpracovává najednou vždy jen jeden akustický parametr. Testovou statistikou je F, které udává poměr variability daného parametru mezi skupinami (jedinci) a variability v rámci skupiny (jedince). Vysoké F znamená, že parametr má malou variabilitu v rámci jedince (jeden hlas jako druhý) a rozdíly v hlasech různých jedinců jsou naopak velké a tedy, že daný parametr bude vhodný pro individuální rozpoznávání.

Další metodou jak zhodnotit individualitu hlasů je spočítat PIC („Potential of individual coding“) každého parametru. Je to podobná metoda, jako ANOVA. Nejvíce je používána v pracích francouzských autorů. Jedná se také o jednorozměrnou metodu. PIC také porovnává intraindividuální a interindividuální variabilitu u daného parametru, ale na rozdíl od ANOVY jde o poměr koeficientů variance přes všechna data a průměrného koeficientu variance dat v rámci jedinců (Charrier et al., 2002). Hodnoty PIC větší než 1, se hodnotí tak, že parametr nese informaci o individualitě.

Pro kvantitativní porovnání individuality v hlasech šelem budu používat pouze články, které používají diskriminační analýzu. Těchto článků je v mé práci

většina: 37 z 50. Ostatní práce využívají jiné výše uvedené metody. Úspěšnost klasifikace diskriminační analýzy shrnuje úroveň individuality v jednom čísle a jedná se o mnohorozměrnou metodu, proto je pro podobné srovnání prací nejlepší.

Variabilita zjištěných výsledků v úspěšnosti klasifikace

V úspěšnosti klasifikace jedinců podle hlasu jsou mezi studii velké rozdíly. Největší úspěšnost klasifikace zjistili Charrier et al.(2010) u mrože ledního (*Odobenus rosmarus*) kde dosáhla 99,6%. V tomto článku se snažili zjistit, jak velkou individualitu mají v hlasech volně žijící matky a mláďata tohoto druhu. V nahrávání se zaměřili na frekvenci a časové akustické parametry. Tyto parametry pak používali v diskriminačních analýzách, kde jedna proběhla na matkách a druhá na mláďatech. V obou případech jim vyšla vysoká individualita jedinců. U matek byla klasifikace jedince 99,6% a u mláďat 90,2%. Tato vysoká klasifikace značí, že jedince lze podle jeho hlasu rozpoznat s velkou jistotou.

Nejnižší úspěšnost klasifikace zjistili Khan et al.(2006) u mláďat tuleně obecného (*Phoca vitulina richardii*), kde dosáhla pouze 29,3%. Hlasy mláďat byly nahrávány v zajetí. Nahráli přes 4000 hlasů mláďat a pomocí diskriminační analýzy zjistili, že úspěšnost klasifikace je v průměru 29,3%, ovšem pro jednotlivá mláďata se úspěšnost pohybovala mezi 3,6% až 53%.

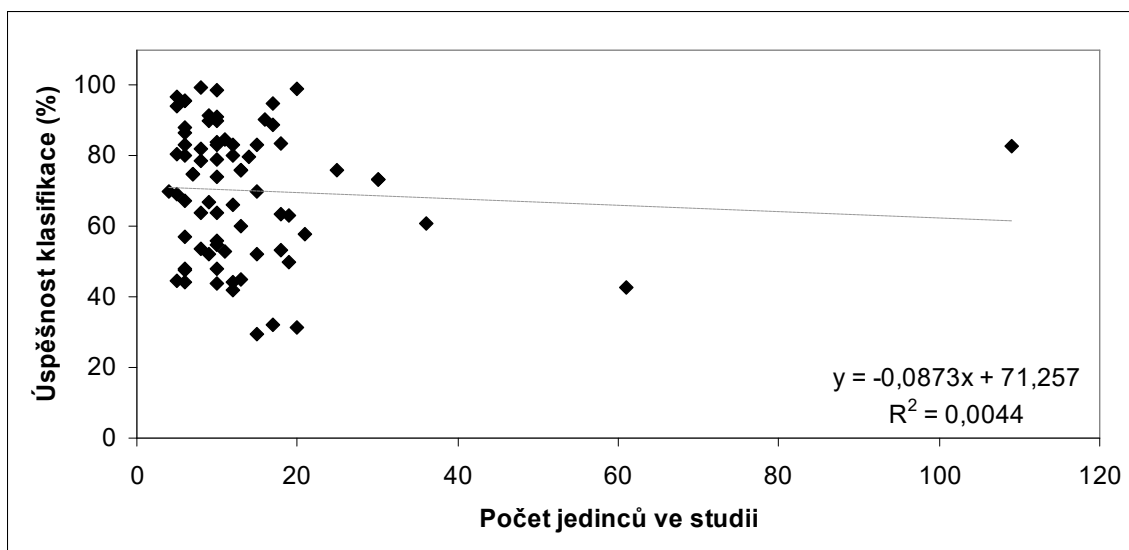
Nejvíce studovanou šelmou je tuleň obecný (*Phoca vitulina*). Tento druh je studován v 5-ti člancích, které jsem pro svou práci použila. U tuleně obecného jsou výsledky úspěchu klasifikace jedince v rozsahu mezi 29,3% a 73,2%. V průměru je úspěšnost klasifikace u tuleně obecného 48,3%. Je zajímavé, že zjištěná individualita v hlasech může být u jednoho druhu natolik odlišná. Rozdíly v úspěšnosti mohou být způsobeny řadou faktorů. Jedním z faktorů může být například věk. Nejmladší mláďata měla úspěšnost klasifikace 44,2% a nejstarší pak 57,1%, což naznačuje, že mladší mláďata mají svá volání více si podobná než starší. Dalším faktorem může být hlas mláďat nad vodou a pod vodou, kde se to také liší. Vyšší úspěšnost klasifikace jedince mají mláďata nahraná pod vodou (Khan et al., 2006; Sauve et al., 2015).

Pět článků bylo rovněž publikováno u vlka (*Canis lupus*) a jeho poddruhů, kde byla úspěšnost klasifikace stabilnější a pohybovala se v rozmezí 82,7% až 98,5%. Tato vyšší úspěšnost a stabilita klasifikace oproti tuleni může být dána tím, že

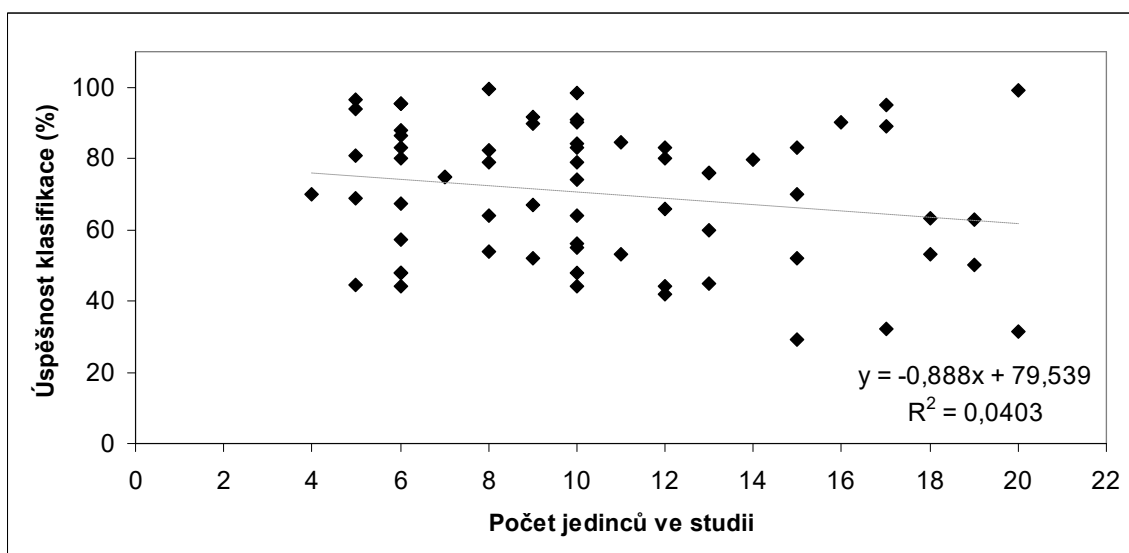
ve studiích o vlčích nahrávají převážně dospělé jedince a nenahrávají tolik různých typů hlasů, jako je tomu u tuleně. U všech 5-ti „vlčích“ článků vyšla vysoká úspěšnost klasifikace, což znamená, že u vlka a jeho poddruhů lze jedince podle jejich hlasů rozeznat se značnou jistotou (Root-Gutteridge et al., 2014a; Tooze et al., 1990). Je zajímavé, že úspěšná identifikace u jedinců psa domácího, kde jsou výsledky v rozmezí mezi 48-56%, je nápadně horší než u vlka, ačkoliv se ve většině pracích nahrávali zvuky dospělých jedinců (Yin and McCowan, 2004). To by mohlo naznačovat, že domestikace mohla negativně ovlivnit individualitu v hlasech psů. Pro mou rešerši jsou druhy, u nichž byla individualita popsána vícekrát ideální k porovnání výsledků.

Parametry studie a úspěšnost klasifikace

Na obrázcích 5-9, jsou znázorněny vztahy úspěšnosti klasifikace jedinců a počtu jedinců ve studii, počtu hlasů na jedince a počtu měřených akustických parametrů. Toto srovnání jsem dělala, abych zjistila, jestli jsou práce navzájem rámcově srovnatelné, nebo jestli jsou jejich výsledky systematicky ovlivněné parametry konkrétní studie. Pro počet jedinců ve studii a počet hlasů na jedince jsou uvedeny dva grafy, protože jsem srovnávala všechny studie a poté jsem vybrala ze všech těch studií jen ty, kde je omezený počet jedinců na 4 až 20 nebo počet hlasů na jedince na 3 až 50 (Obrázek 5-8). Při použití plného počtu jedinců (Obrázek 5) a plného počtu hlasů na jedince (Obrázek 7), bylo zřejmé, že některé studie jsou výrazně odlišné a mohly by mít na výsledek značný vliv. Použila jsem lineární regresi, abych zhodnotila, které vztahy byly signifikantní a které nikoliv.

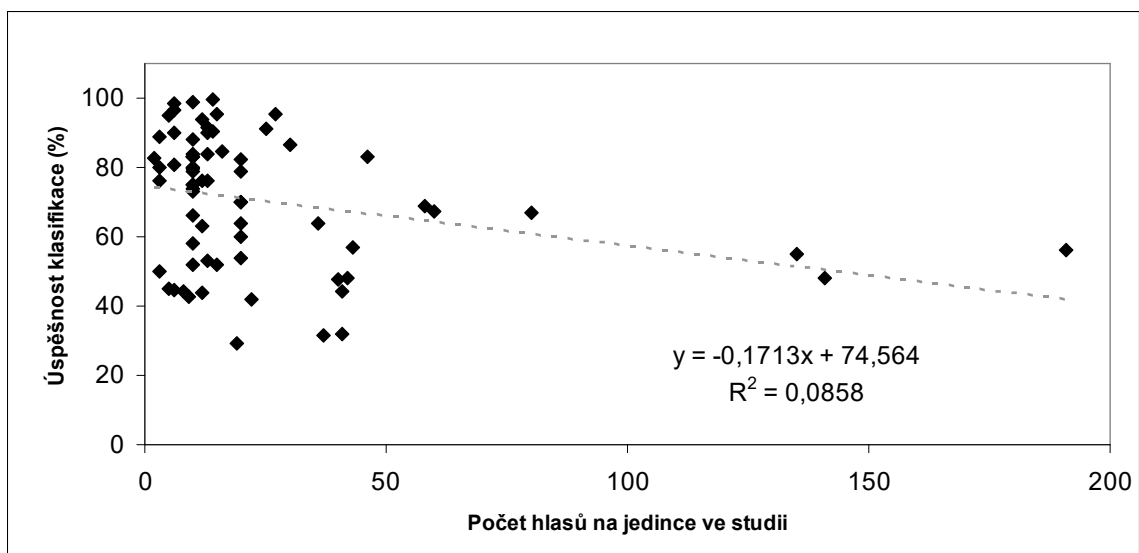


Obrázek 5 Vztah úspěšnosti klasifikace a počtu jedinců ve studii Počet jedinců ve studii neměl vliv na úspěšnost klasifikace (lineární regrese, $\beta = -0,09$, $F(1,72) = 0,32$, $R^2 = 0,00$, $p = 0,575$).

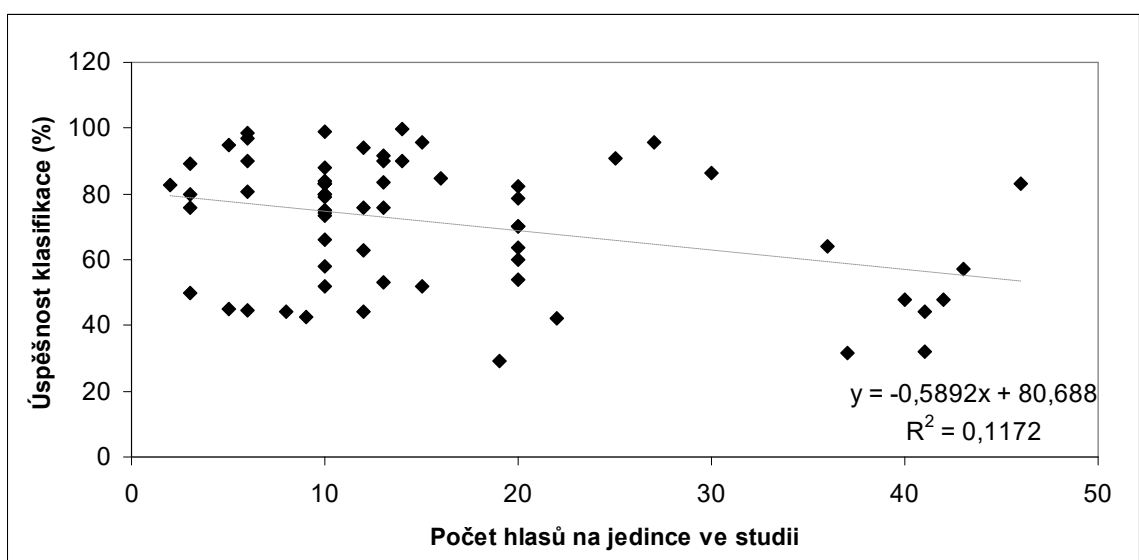


Obrázek 6 Vztah úspěšnosti klasifikace a počtu jedinců ve studii, kde bylo maximálně 20 jedinců Počet jedinců ve studii, který nepřesáhl limit 20-ti jedinců neměl vliv na úspěšnost klasifikace (lineární regrese, $\beta = -0,89$, $F(1,64) = 2,69$, $R^2 = 0,04$, $p = 0,106$).

Počet jedinců nijak systematicky výsledky neovlivňuje. (Obrázky 5,6)

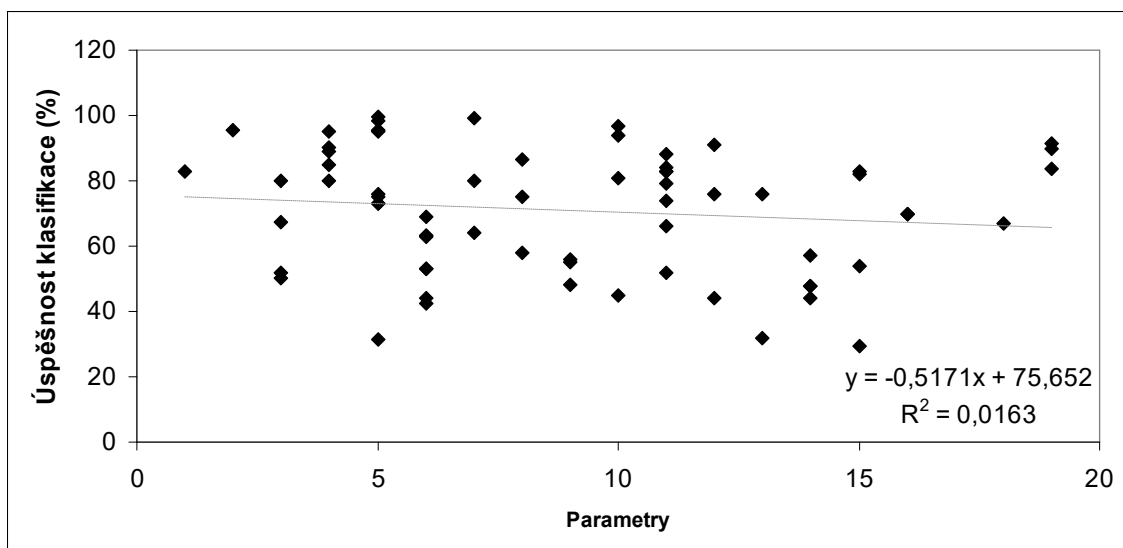


Obrázek 7 Vztah úspěšnosti klasifikace jedinců a počtu hlasů ve studii Počet hlasů ve studii měl vliv na úspěšnost klasifikace (lineární regrese, $\beta = -0.17$, $F(1,68) = 6.38$, $R^2 = 0.09$, $p = 0.02$)



Obrázek 8 Vztah úspěšnosti klasifikace jedinců a počtu hlasů ve studii, kde bylo maximálně 50 hlasů Počet hlasů na jedince, kde bylo maximum 50 měl vliv na úspěšnost klasifikace (lineární regrese, $\beta = -0.59$, $F(1,62) = 8.23$, $R^2 = 0.12$, $p = 0.006$)

Vyšlo mi, že jediným signifikantním parametrem studie, který ovlivňuje úspěšnost klasifikace tím, že čím vyšší je počet hlasů tím nižší je úspěšnost klasifikace, je počet hlasů na jedince (Obrázek 7). Tento výsledek je podložený i obrázkem 8, kde jsou studie, které používali 3 – 50 hlasů na jedince.

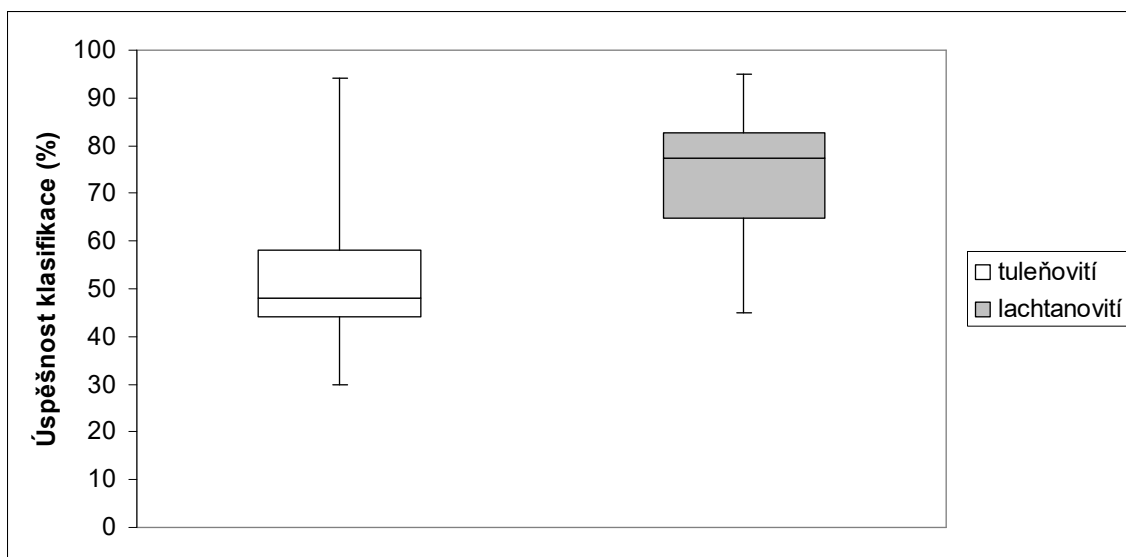


Obrázek 9 Vztah úspěšnosti klasifikace jedinců a počtu parametrů. Počet parametrů neměl vliv na úspěšnost klasifikace (lineární regrese, $\beta = -0.52$, $F(1,65) = 1.08$, $R^2 = 0.02$, $p = 0.303$).

Počet parametrů stejně jako počet jedinců ve studii systematicky výsledky nijak neovlivňuje (Obrázek 9)

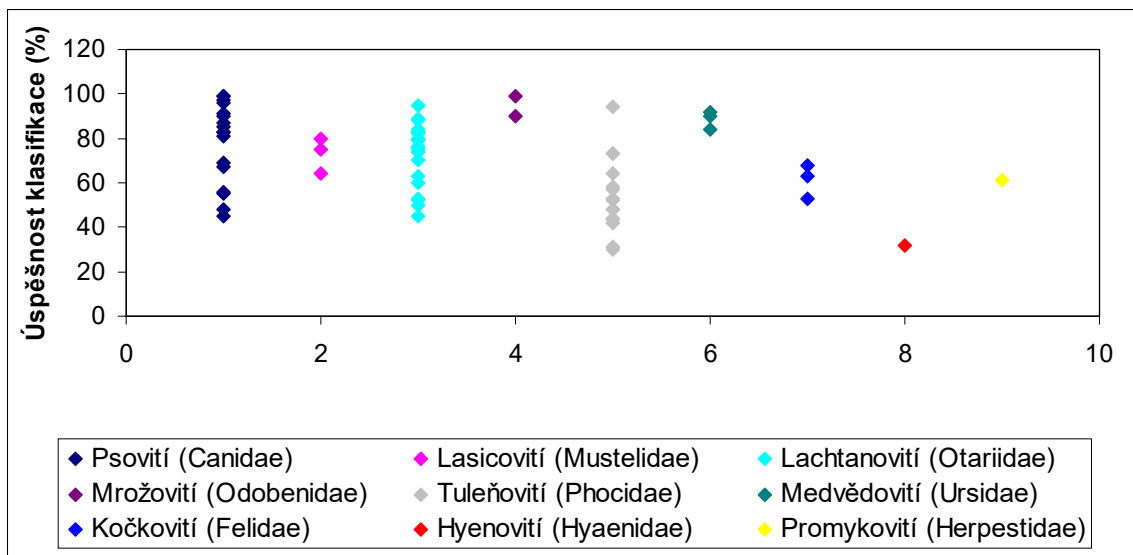
Porovnání čeledí šelem z hlediska individuality v hlasech

V porovnání s prací Insleyho et al. (2003) je v této rešerši použito o 12 článků víc. Počet studovaných druhů se však oproti předešlému souhrnu rozšířil pouze o tři. Na rozdíl od Insley et al. (2003) jsem se pokusila zjištěnou individualitu v hlasech ploutvonožců porovnat a zjistit, jestli mají větší individualitu v hlase lachtani nebo tuleni. Zjistila jsem, že u lachtanovitých je úspěšnost klasifikace signifikantně vyšší než u tuleňovitých (Obrázek 10). Lachtani mají tedy v hlasech více individuálních prvků než tuleni a lze je lépe rozeznat.



Obrázek 10 Srovnání úspěšnosti klasifikace mezi čeledí lachtanovitých a tuleňovitých Úspěšnost klasifikace byla u lachtanovitých signifikantně vyšší než u tuleňovitých (t-test, $t = -4.31$, $df=39$, $p < 0.001$). Pro obě čeledi bylo k porovnání 9 prací, ve kterých byla uvedena úspěšnost klasifikace.

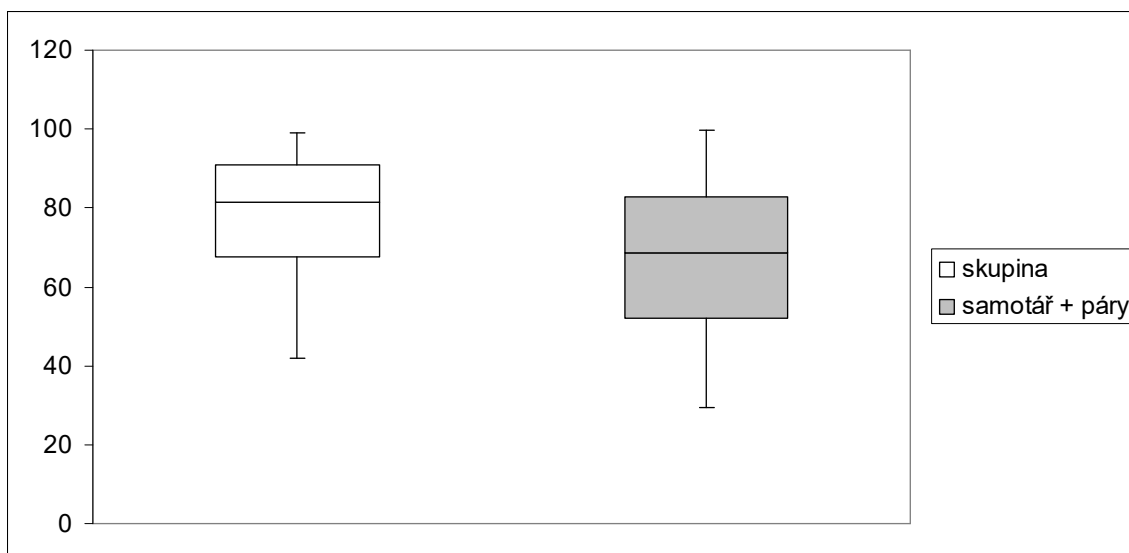
Dále jsem udělala podobné srovnání úspěšnosti klasifikace i u dalších čeledí šelem, o kterých byly k dispozici publikované studie. Na obrázku 11 můžeme toto srovnání vidět. Bohužel nemám ke všem čeledím dostatek dat, aby bylo srovnání reprezentativní. Některé čeledi jsou zastoupeny jen jedním či několika málo druhy. Podle toho co mám k dispozici mohu říct, že největší individualitu v hlasech mají mrožovití, kde dosahuje úspěšnost klasifikace 99% a nejnižší individualitu najdeme u hyen, kde je pouhých 32%. Dále například vidíme, že zjištěná individualita v hlasech psovitých šelem je podobná jako u lachtanovitých. Toto srovnání je třeba brát s velkou rezervou, vzhledem k počtu studií pro jednotlivé skupiny. Hlavním závěrem je to, že dobře pokryté jsou jen dvě skupiny ploutvonožců.



Obrázek 11 Úspěšnost klasifikace v jednotlivých čedích řadu Carnivora Pomocí barev jsou znázorněny jednotlivé čedě a můžeme vidět všechny úspěšnosti klasifikace, které v čedích byly.

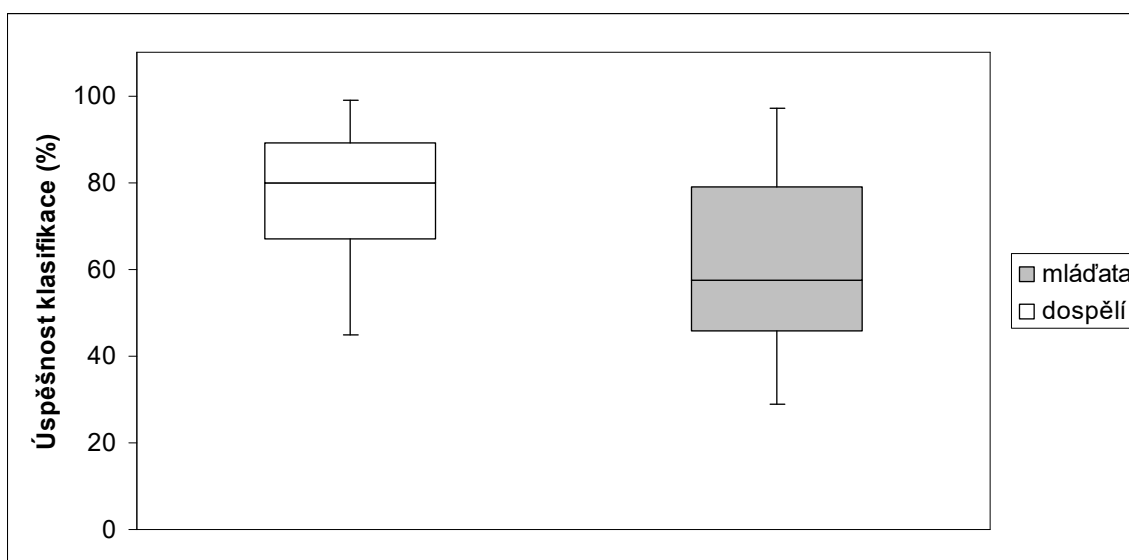
Je socialita důležitý faktor ovlivňující individualitu v hlasech?

Už z přehledu zjištěné individuality v hlasech jednotlivých čedí šelem se zdá, že velikost skupiny, ve které zvířata žijí by nemusela být klíčovým faktorem individuality v hlasech. Přesto jsem udělala srovnání mezi druhy žijícími ve skupinách a druhy žijícími v párech nebo samotářsky (Obrázek 12). Tyto kategorie odpovídají rozdělení šelem v článku, který se zabývá evolucí sociality u šelem (Dalerum, 2007), pouze kvůli nedostatku dat jsem spojila skupiny solitérních živočichů a živočichů žijících v párech do jedné skupiny. Oproti očekávání byla úspěšnost klasifikace jedinců spíše vyšší (nesignifikantně) u druhů žijících buď samostatně nebo v páru než u druhů žijících ve skupině.



Obrázek 12 Srovnání úspěšnosti klasifikace mezi druhy žijícími ve skupině nebo jako samotáři, či v páru. Úspěšnost klasifikace byla u druhů soliterních a žijících v páru nesignifikantně vyšší než u čeledí žijících ve skupině (t-test, $t=1.76$, $df=66$, $p=0.084$). Pro druhy žijící v páru nebo soliterně bylo použito 8 prací a pro druhy žijící ve skupině bylo použito 27 prací.

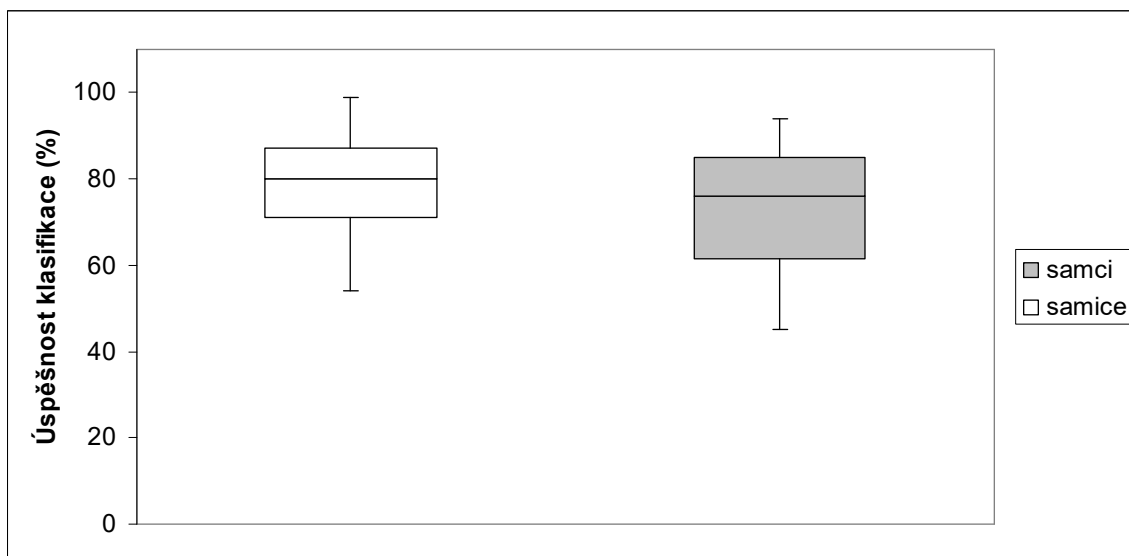
Mimo socialitu by individualitu v hlasech mohly ovlivnit další faktory. Porovnávala jsem individualitu v hlasech mezi dospělci a mláďaty (Obrázek 13), kde to vyšlo podle mého očekávání. Dospělí měli signifikantně vyšší úspěšnost klasifikace než mláďata, což může být z důvodu toho, že u mláďat není individualita v hlasech ještě plně vyvinutá.



Obrázek 13 Srovnání úspěšnosti klasifikace mezi dospělými jedinci a mláďaty Úspěšnost klasifikace byla signifikantně vyšší u dospělých jedinců než u mláďat (t-test, $t=3.64$, $df=63$, $p=0.0006$). Pro mláďata bylo použito 16 prací a pro dospělé jedince bylo použito 23 prací.

Pro zajímavost jsem také porovnávala jestli se neliší úspěšnost klasifikace u samců a samic (Obrázek 14). U samic mi vyšla úspěšnost klasifikace

nesignifikantně vyšší, což může být způsobeno tím, že samice využívají individualitu v hlasech více než samci a to při rozpoznávání s mláďaty.



Obrázek 14 Srovnání úspěšnosti klasifikace mezi samicemi a samci Úspěšnost klasifikace byla nesignifikantně vyšší u samic (t-test, $t=0.9$, $df=19$, $p=0.378$). Pro samice bylo použito 10 prací a pro samce 6 prací.

Diskuze

Jedním z cílů mé práce bylo zjistit, jestli jsou zjištěné individuální odlišnosti v hlasech systematicky ovlivněné nastavením konkrétní studie (počet jedinců ve studii, počet hlasů na jedince ve studii a počet měřených parametrů v hlasu jedince). Některé práce ukazují podstatný vliv těchto parametrů na úspěšnost klasifikace v rámci jednoho druhu (Linhart and Šálek, 2017; Pollard and Blumstein, 2011). Předpokládala jsem, že by se stejné vlivy mohly uplatňovat i při porovnání mezi studii zaměřenými na šelmy, které jsem měla k dispozici, což by komplikovalo jejich vzájemné srovnání.

V této práci mi vyšlo, že jediným signifikantním parametrem, který ovlivňuje úspěšnost klasifikace je počet hlasů na jedince. Práce Pollard et al.(2010) ukazuje, že vliv počtu hlasů na jedince zvyšuje zjištěnou individualitu v hlase. Já jsem naopak zjistila, že vyšší počet hlasů na jedince je spojen s nižší individualitou v hlase (horší úspěšností klasifikace), i když závislost není příliš těsná. Opačný efekt není jednoduché vysvětlit. Větší počet hlasů by teoreticky měl vést k lepším odhadům individuality. Je možné, že v případě nižší individuality v hlase autoři vědomě nebo nevědomě používají více hlasů od každého jedince.

V jiné práci zase přišli autoři na to, že čím víc je jedinců v diskriminační analýze, tím nižší je úspěšnost klasifikace (Linhart and Šálek, 2017). V mé práci se tento efekt na mezidruhové úrovni nepotvrdil. Ačkoliv je pravděpodobné, že jednotlivé studie jsou tímto efektem ovlivněné, rozdíly mezi druhy jsou pravděpodobně určeny jinými faktory.

Celkově se dá říci, že sledované parametry studie, jako je počet jedinců ve studii, počet hlasů na jedince ve studii nebo počet parametru v hlase jedince, neměly systematický vliv na úspěšnost klasifikace nebo byl jejich vliv malý. V ideálním případě by bylo vhodné parametry studie do mezidruhového srovnání zahrnout. Výsledky by byly pravděpodobně přesnější. Pro základní zhodnocení dat v rámci této bakalářské práce ale jejich opomenutí systematicky výsledky zřejmě neovlivní.

Hlavním cílem mé práce bylo aktualizovat review Insley et al.(2003) a kvantitativně porovnat rozdíly v individualitě v hlasech mezi lachtanovitými a tuleňovitými. Insley et al. (2003) naznačují, že individuální rozpoznávání je rozvinutější u živočichů žijících ve větších koloniích – tedy u lachtanovitých. Také poukazují na rozdíly mezi lachtanovitými a tuleňovitými v péči o potomstvo, které by mohly nahrávat lepšímu individuálnímu rozpoznávání u lachtanovitých. Lachtanovití na rozdíl od tuleňovitých své potomky během laktace často opouštějí, žijí ve větších a hustších koloniích a mají delší období, kdy jsou mláďata na matce závislá. V souladu se závěry studie Insley et al. (2003) jsem zjistila, že u lachtanů je individualita v hlasech vyšší než u tuleňů. Otázkou je, jestli jsou uvedené důvody správné.

Když se podívám na další čeledi a udělám srovnání mezi těmi, co žijí převážně ve skupinách (mimo lachtanovitých a tuleňovitých např. hyeny) a převážně samostatně (například medvědovití), tak mezi nimi nápadný rozdíl není. Nedá se tedy zřejmě jednotně říci, že pokud daný druh žije ve větších skupinách tím větší individualitu v hlasech u něj najdeme. Například u čeledi psovitých je úspěšnost klasifikace velmi podobná jako u lachtanovitých, ačkoliv psi obecně nežijí v tak velkých skupinách jako tuleni natož jako lachtani.

Velikost sociální skupiny se nezdá být klíčová ani při srovnání individuality hlasů na úrovni jednotlivých studií. Udělala jsem srovnání mezi soliterně-párově a sociálně žijícími druhy. V souladu s publikovanými hypotézami jsem předpokládala, že vyjde, že sociálně žijící zvířata mají vyšší úspěšnost klasifikace (tedy vyšší

individualitu v hlasech). Zvířata žijící soliterně-párově i sociálně ale mají srovnatelnou úspěšnost klasifikace a tudíž socialita / velikost skupiny pravděpodobně není klíčový faktor pro úroveň individuality v hlasech.

Důležitějším faktorem pro úroveň individuality v hlase je věk zvířete. Tento efekt je vidět při srovnání různých studií, ale někdy i v rámci jednotlivých studií. Je to dobře viditelné například v práci od Khan et al. (2006), kde srovnávají zvuky mláďat v různých věkových kategoriích. Čím je mláďe starší tím úspěšnost klasifikace roste, což potvrzuje to, že věk je důležitý faktor pro individuální rozpoznávání. Je to zřejmě proto, že mláďatům se teprve vyvíjí hlasové ústrojí. Růst těla a vokálního aparátu pravděpodobně vede k větší individuální variabilitě hlasů. Vliv by alespoň u některých druhů (ploutvonožci) mohlo mít také učení.

V rámci skupiny šelem jsem našla velký počet prací, které se zabývají individualitou v hlasech. Bohužel studie nejsou rovnoměrně rozloženy do všech čeledí. Pozornost vědců se zaměřuje hlavně na lachtanovité a tuleňovité, což způsobuje, že nemůžeme obecně zhodnotit faktory ovlivňující individualitu v hlasech šelem. Zcela chybí informace například o čeledi cibetkovitých, nebo skunkovitých. Dále je velmi málo prací na čeledi kočkovité, hyenovité, promykovité, lasicovité, medvídkovité a medvědovité. Šelmy přitom představují různorodou skupinu s odlišnými životními strategiemi a větší pokrytí dalších čeledí (například převážně soliterní kočkovité šelmy nebo medvědi) by mohlo naše pochopení faktorů důležitých pro individualitu v hlasech posunout.

Například u hyenovitých jsou hlasy důležité a hyeny je často při komunikaci používají. Je velmi zvláštní, že v jediné práci, která se zabývá hlasy sociálně žijící hyeny skvrnité, autoři zjistili nízkou individualitu v hlasech. To může být způsobeno tím, jaký hlas a jaké metody v dané práci autoři použili (viz velké rozdíly v úspěšnosti klasifikace mezi studiemi u tuleně obecného, kde to bylo také ovlivněno tím, jaké hlasy ve studii použili). V této konkrétní práci autoři použili „giggle call“, který více než individualitu poukazuje na dominanci zvířete. Bylo by zajímavé vědět, jak je to u ostatních druhů hyen a jestli bychom u nich dostali jiný výsledek s mnohem vyšší úspěšností klasifikace. U čeledi promykovitých je také málo prací, ačkoliv druhů je v této čeledi dostatek. Myslím si, že u této čeledi, do níž patří například surikata, by mohlo být uděláno víc prací, protože se jedná o druhy, které žijí velmi sociálně a často používají akustickou komunikaci.

Nedostatek prací v některých skupinách by mohl být daný tím, že většina druhů šelem je soliterních a jejich vokalizace je tak méně nápadná nebo proto, že se předpokládá, že pachová a vizuální komunikace je pro šelmy důležitější. Šelmy přitom obecně v některých kontextech vokalizace využívají často: např. v agresivním kontextu nebo při komunikaci matky a mláďete. (Gittleman, 1989)

Jednou z čeledí, pro kterou máme nedostatek prací jsou medvědovití. Jsou to jedny z největších šelem. Žijí samotářsky a to by mohl být důvod, proč nejsou pro vědce, kteří se zabývají vokalizací natolik zajímaví, ale pro pochopení faktorů, které určují individualitu v hlase je potřeba věnovat se i soliterním druhům. Právě u medvědů se vokalizace uplatňuje při komunikaci matek s mláďaty, ale i během agrese, např. u samců, kteří bojují o samice nebo o teritorium. Individualita byla ale studována pouze u pandy velké. Zájem o pandu je způsoben zřejmě tím, že se jedná o charismatický, ohrožený druh, kterému vědci věnují hodně pozornosti po všech stránkách.

Hodně zajímavé je, že nedostatkem prací trpí i čeleď kočkovitých. Je zde spousta druhů s převážně soliterním způsobem života, ale najdeme i s dalšími životními strategiemi, jako ve skupině žijící lvi. Kočkovití mají velmi dobře vyvinutý sluch a vokalizují v různých kontextech. Je ovšem možné, že pro vědce nejsou tak zajímaví, protože se předpokládá, že spíše používají pachové signály. Ovšem je to velká škoda, protože čeleď kočkovitých představuje početnou skupinu a dobrý zdroj srovnávacích informací. Myslím, že pro další práce jsou nevhodnější skupinou šelmy kočkovité. Mají poměrně bohatou vokální komunikaci a také různé životní strategie a představují tak bohatý zdroj srovnávacích informací. Další vhodnou čeledí by pak mohli být medvědovití a promykovití.

Závěr

V této práci jsem se pokusila kvantitativně porovnat individualitu v hlasech šelem. Tato práce ukazuje, že kvantitativní porovnání mezi studii na základě úspěšnosti klasifikace hlasů k jedincům je možné a dává smysluplné výsledky. Aktualizovala jsem review od Insleyho et al.(2003) a zkusila jsem kvantitativně porovnat individuální rozdíly ve vokalizaci lachtanovitých a tuleňovitých. Insley et al. (2003) tvrdili, že lachtani mají rozvinutější schopnost individuálního rozpoznávání. Moje práce ukazuje, že to může být tím, že hlasy lachtanovitých jsou individuálně různorodější a je tak lehčí od sebe jedince poznat.

Druhým cílem bylo rozšířit review na celý řád šelem Carnivora, porovnat rozdíly individuální odlišnosti v hlasech u jednotlivých čeledí. Bohužel pro řadu čeledí je z hlediska studií týkajících se individuálního rozpoznávání k dispozici jen velmi málo zástupců a pro smysluplné porovnání bude třeba počkat na další studie. Vysokou individualitu vědci našli i u soliterně žijících medvědovitých. Sociální i soliterní druhy jsou co se týká individuality v hlase srovnatelné. U šelem se tedy nezdá být velikost skupiny klíčovým faktorem, který individualitu v hlasech ovlivňuje.

Tabulka prací

Autor	Rok	zvíře	zvíře (lat.)	čeleď	J	H/J	P	sex	věk	typ hlasu	Ú(%)	soc.
East and Hofer	1991	hyena skvrnitá	<i>Crocota crocuta</i>	hyenovití	60	9	8	obě	dospělí			G
Mathevon et al.	2010	hyena skvrnitá	<i>Crocota crocuta</i>	hyenovití	17	41	13	obě	všechna		32	G
Scheumann et al.	2012	kočka divoká	<i>Felis silvestris catus</i>	kočkovití	18		6	obě	mláďata	high arousal	63	S
Scheumann et al.	2012	kočka divoká	<i>Felis silvestris catus</i>	kočkovití	18		6	obě	mláďata	low arousal	53	S
Ji et al.	2013	tygr	<i>Panthera tigris</i>	kočkovití	6	14-91	3	obě	dospělí		67,3	S
Insley	1992	lachtan medvědí	<i>Callorhinus ursinus</i>	lachtanovití	8	20	15	samice	dospělí		82,2	G
Insley	1992	lachtan medvědí	<i>Callorhinus ursinus</i>	lachtanovití	8	20		obě	mláďata		78,8	G
Fernandez-Juricic et al.	1999	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	12	3	4	samci	dospělí	HPC	80	G
Fernandez-Juricic et al.	1999	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	25	3	5	samci	dospělí	bark	76	G
Fernandez-Juricic et al.	1999	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	19	3	3	samci	dospělí	growl	50	G
Fernandez-Juricic et al.	1999	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	17	5	5	samice	dospělí	MPC	95	G
Fernandez-Juricic et al.	1999	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	17	3	4	obě	mláďata	PPC	89	G
Phillips and Stirling	2000	lachtan jihoamerický	<i>Arctocephalus australis</i>	lachtanovití	15	20	16	samice	dospělí		70	G
Phillips and Stirling	2000	lachtan jihoamerický	<i>Arctocephalus australis</i>	lachtanovití	13	20		obě	mláďata		60	G
Page et al.	2002	hybridi		lachtanovití	12	10	11	samice	dospělí	PAC	66	G
Page et al.	2002	hybridi		lachtanovití	12	10	11	obě	mláďata	FAC	83	G
Page et al.	2002	lachtan antarktický	<i>Arctocephalus gazella</i>	lachtanovití	10	10	11	samice	dospělí	PAC	74	G
Page et al.	2002	lachtan antarktický	<i>Arctocephalus gazella</i>	lachtanovití	9	10	11	obě	mláďata	FAC	52	G
Page et al.	2002	lachtan fosterův	<i>Arctocephalus fosteri</i>	lachtanovití	6	10	11	samice	dospělí	PAC	88	G
Page et al.	2002	lachtan fosterův	<i>Arctocephalus fosteri</i>	lachtanovití	10	10	11	obě	mláďata	FAC	79	G
Page et al.	2002	lachtan jižní	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	lachtanovití	12	4	9	obě	mláďata			G
Page et al.	2002	lachtan jižní	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	lachtanovití	10	10	11	samice	dospělí	PAC	84	G
Page et al.	2002	lachtan jižní	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	lachtanovití	10	10	11	obě	mláďata	FAC	83	G
Campbell et al.	2002	lachtan ušatý	<i>Eumatopias jubatus</i>	lachtanovití	26	10		samice	dospělí			G
Tripovich et al.	2006	lachtan jihoafrický	<i>Arctocephalus pusillus</i>	lachtanovití	13	13	12	samice	dospělí		76	G
Charrier and Harcourt	2006	lachtan šedý	<i>Neophoca cinerea</i>	lachtanovití	14	10	7	samice	dospělí		79,8	G
Charrier and Harcourt	2006	lachtan šedý	<i>Neophoca cinerea</i>	lachtanovití	15	10		obě	mláďata		83,1	G
Gwilliam et al.	2008	lachtan šedý	<i>Neophoca cinerea</i>	lachtanovití	13	5		samci	dospělí		45	G
Tripovich et al.	2009	lachtan jihoafrický	<i>Arctocephalus pusillus</i>	lachtanovití	7	10	8	obě	mláďata		75	G
Trimble and Charrier	2011	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	19	6 až 18	6	samice	dospělí		63	G
Trimble and Charrier	2011	lachtan hřívnatý	<i>Otaria flavescens</i>	lachtanovití	11	6 až 20	6	obě	mláďata		53	G
McShane et al.	1995	vydra mořská	<i>Enhydra lutris nereis</i>	lasicovití	6	10	3	samice	dospělí		80	S
McShane et al.	1995	vydra mořská	<i>Enhydra lutris nereis</i>	lasicovití	7	10	5	obě	mláďata		75	S
Lemasson et al.	2014	vydra malá	<i>Aonyx cinerea</i>	lasicovití	10	36	7	obě	všechna		64	G
Charlton et al.	2009	panda velká	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	medvědovití	18	13	19	obě	dospělí		83,7	S

Autor	Rok	zvíře	zvíře (lat.)	čeleď	J	H/J	P	sex	věk	typ hlasu	Ú(%)	soc.
Charlton et al.	2009	panda velká	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	medvědovití	9	13	19	samci	dospělí		89,9	S
Charlton et al.	2009	panda velká	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	medvědovití	9	13	19	samice	dospělí		91,5	S
Maurello et al.	2000	nosál bělohubý	<i>Nasua narica</i>	medvidkovití	5	6	4	obě	dospělí			G
Charrier et al.	2010	mrož lední	<i>Odobenus rosmarus rosmarus</i>	mrožovití	8	14	5	samice	dospělí		99,6	G
Charrier et al.	2010	mrož lední	<i>Odobenus rosmarus rosmarus</i>	mrožovití	16	14		obě	mláďata		90,2	G
Schibler and Manser	2007	surikata	<i>Suricata suricatta</i>	promikovití	24	4 až 6		obě	dospělí			G
Jansen et al.	2012	mangusta žihaná	<i>Mungos mungo</i>	promikovití	36			obě	všechna		61	G
Tooze et al.	1990	vlk obecný	<i>Canis lupus</i>	psovití	6	30	8	obě	dospělí		86,5	G
Goldman et al.	1995	vlk obecný	<i>Canis lupus</i>	psovití	2	20-22		samice	dospělí			G
Durbin	1998	dhoul	<i>Cuon alpinus</i>	psovití	10	6	4	obě	dospělí		90	G
Frommolt et al.	2003	liška polární	<i>Alopex lagopus</i>	psovití	10	25	12	obě	dospělí		91,3	P
Darden et al.	2003	liška šedohnědá	<i>Vulpes velox</i>	psovití	20	10	7	obě	dospělí		99	P
Yin and McCowan	2004	pes domácí	<i>Canis lupus</i>	psovití	10	141	9	obě	dospělí	disturbance	48	G
Yin and McCowan	2004	pes domácí	<i>Canis lupus</i>	psovití	10	135	9	obě	dospělí	isolation	55	G
Yin and McCowan	2004	pes domácí	<i>Canis lupus</i>	psovití	10	191	9	obě	dospělí	play	56	G
Hartwig	2005	pes hyenovitý	<i>Lycan pictus</i>	psovití	9	80	18	obě	dospělí		67	G
Volodina et al.	2006	dhoul	<i>Cuon alpinus</i>	psovití	5	6	10	obě	subadult	high frequency	80,7	G
Volodina et al.	2006	dhoul	<i>Cuon alpinus</i>	psovití	5	6	10	obě	subadult	low frequency	44,7	G
Volodina et al.	2006	dhoul	<i>Cuon alpinus</i>	psovití	5	6	10	obě	subadult	biphonic yap-squeak	96,7	G
Mitchell et al.	2006	kojot préríjní	<i>Canis latrans</i>	psovití	5	cca 58	6	obě	dospělí	bark	69	F
Mitchell et al.	2006	kojot préríjní	<i>Canis latrans</i>	psovití	6	cca 46	15	obě	dospělí	howl	83	F
Palacios et al.	2007	vlk iberský	<i>Canis lupus signatus</i>	psovití	11	16	4	obě	dospělí		84,7	G
Root-Gutteridge et al.	2014	vlk lesní	<i>Canis lupus lycaon</i>	psovití	6	27	5	obě	dospělí		95,5	G
Root-Gutteridge et al.	2014	vlk lesní	<i>Canis lupus lycaon</i>	psovití	6	15	2	obě	všechna		95,5	G
Root-Gutteridge et al.	2014	vlk lesní	<i>Canis lupus lycaon</i>	psovití	109	2	1	obě	všechna	chorus	82,7	G
Root-Gutteridge et al.	2014	vlk lesní	<i>Canis lupus lycaon</i>	psovití	10	6	5	obě	všechna	howls	98,5	G
Larranaga et al.	2015	pes domácí	<i>Canis familiaris</i>	psovití	8	100	29	obě	všechna			G
Shiple et al.	1981	rypouš severní	<i>Mirounga angustirostris</i>	tuleňovití	72		5	samci	dospělí			G
Insley	1992	rypouš severní	<i>Mirounga angustirostris</i>	tuleňovití	8	20	15	samice	dospělí		53,8	G
Insley	1992	rypouš severní	<i>Mirounga angustirostris</i>	tuleňovití	8	20		obě	mláďata		63,8	G
Hanggi and Schusterman	1994	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina</i>	tuleňovití	10	20	4	samci	dospělí			G
Job et al.	1995	tuleň havajský	<i>Monachus schauinslandi</i>	tuleňovití	12	22		obě	mláďata		42	S
Caudron et al.	1998	tuleň kuželozubý	<i>Halichoreus grypus</i>	tuleňovití	19	9 až 20	5	obě	mláďata			G
McCulloch et al.	1999	tuleň kuželozubý	<i>Halichoreus grypus</i>	tuleňovití	20	37	5	obě	mláďata		31,5	G

Autor	Rok	zvíře	zvíře (lat.)	čeleď	J	H/J	P	sex	věk	typ hlasu	Ú(%)	soc.
Van Parijs et al.	2000	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina</i>	tuleňovití	30	10	5	samci	dospělí		73,2	G
Rogers and Cato	2002	tuleň leopardí	<i>Hydrurga leptonyx</i>	tuleňovití	5	12	10	samci	dospělí		94	S
Van Opzeeland and Van Parijs	2004	tuleň gronský	<i>Phoca groenlandica</i>	tuleňovití	91	44	13	obě	mláďata			G
van Opzeeland and Van Parijs	2004	tuleň gronský	<i>Phoca groenlandica</i>	tuleňovití	49	44	13	samci	mláďata			G
van Opzeeland and Van Parijs	2004	tuleň gronský	<i>Phoca groenlandica</i>	tuleňovití	42	44	13	samice	mláďata			G
Collins et al.	2005	tuleň Weddellův	<i>Leptonychotes weddellii</i>	tuleňovití	69	8	4	obě	mláďata			G
Khan et al.	2006	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina richardii</i>	tuleňovití	15	19	15	obě	mláďata	aggressive vocalization	29,3	G
Khan et al.	2006	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina richardii</i>	tuleňovití	6	40	14	obě	mláďata	F0	47,8	G
Khan et al.	2006	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina richardii</i>	tuleňovití	6	41	14	obě	mláďata	0-14 dní staré	44,2	G
Khan et al.	2006	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina richardii</i>	tuleňovití	6	42	14	obě	mláďata	15-28 dní	47,9	G
Khan et al.	2006	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina richardii</i>	tuleňovití	6	43	14	obě	mláďata	29-42 dní	57,1	G
Collins et al.	2006	tuleň Weddellův	<i>Leptonychotes weddellii</i>	tuleňovití	15	15	3	obě	mláďata		52	G
Collins et al.	2006	tuleň Weddellův	<i>leptonychotes weddellii</i>	tuleňovití	10	12	12	obě	mláďata		44	G
Van Opzeeland et al.	2012	tuleň Weddellův	<i>Leptonychotes weddellii</i>	tuleňovití	21	10	8	obě	mláďata		58	G
Sauve et al.	2015	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina</i>	tuleňovití	61	9	6	obě	mláďata	airborne	42,6	G
Sauvé et al.	2015	tuleň obecný	<i>Phoca vitulina</i>	tuleňovití	12	8	6	obě	mláďata	underwater	44,2	G

Tabulka prací Zde jsou uvedeny všechny použité práce, ze kterých jsem brala data. J-počet jedinců ve studii, H/J-počet hlasů na jedince, P- počet měřených parametrů v hlasu jedince, sex-pohlaví jedinců ve studii, věk-věkové stádium jedinců ve studii, Ú(%)- úspěšnost klasifikace jedinců ve studii

Reference:

- Beecher, M.D., Beecher, I.M., and Hahn, S. (1981). Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia-riparia*) .2. Development and acoustic basis. *Anim. Behav.* 29, 95-.
- Campbell, G.S., Gisiner, R.C., Helweg, D.A., and Milette, L.L. (2002). Acoustic identification of female Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J. Acoust. Soc. Am.* 111, 2920–2928.
- Caudron, A.K., Kondakov, A.A., and Siryanov, S.V. (1998). Acoustic structure and individual variation of grey seal (*Halichoerus grypus*) pup calls. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 78, 651–658.
- Charlton, B.D., Zhang, Z., and Snyder, R.J. (2009). Vocal cues to identity and relatedness in giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *J. Acoust. Soc. Am.* 126, 2721–2732.
- Charrier, I., and Harcourt, R.G. (2006). Individual vocal identity in mother and pup Australian sea lions (*Neophoca cinerea*). *J. Mammal.* 87, 929–938.
- Charrier, I., Mathevon, N., and Jouventin, P. (2002). How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis*. *J. Exp. Biol.* 205, 603–612.
- Charrier, I., Aubin, T., and Mathevon, N. (2010). Mother-Calf vocal communication in Atlantic walrus: a first field experimental study. *Anim. Cogn.* 13, 471–482.
- Collins, K.T., Rogers, T.L., Terhune, J.M., McGreevy, P.D., Wheatley, K.E., and Harcourt, R.G. (2005). Individual variation of in-air female “pup contact” calls in Weddell seals, *Leptonychotes weddellii*. *Behaviour* 142, 167–189.
- Collins, K.T., Terhune, J.M., Rogers, T.L., Wheatley, K.E., and Harcourt, R.G. (2006). Vocal individuality of in-air weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) pup “primary” calls. *Mar. Mammal Sci.* 22, 933–951.
- Dalerum, F. (2007). Phylogenetic reconstruction of carnivore social organizations. *J. Zool.* 273, 90–97.
- Darden, S.K., Dabelsteen, T., and Pedersen, S.B. (2003). A potential tool for swift fox (*Vulpes velox*) conservation: Individuality of long-range barking sequences. *J. Mammal.* 84, 1417–1427.
- Durbin, L.S. (1998). Individuality in the whistle call of the Asiatic wild dog *Cuon alpinus*. *Bioacoustics* 9, 197–206.
- East, M.L., and Hofer, H. (1991). Loud calling in a female-dominated mammalian society .1. Structure and composition of whooping bouts of spotted hyaenas, *Crocuta-crocuta*. *Anim. Behav.* 42, 637–649.
- Fernandez-Juricic, E., Campagna, C., Enriquez, V., and Ortiz, C.L. (1999). Vocal communication and individual variation in breeding South American sea lions. *Behaviour* 136, 495–517.
- Frommolt, K.H., Goltsman, M.E., and MacDonald, D.W. (2003). Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Anim. Behav.* 65, 509–518.

- Gittleman, J.L. (1989). *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* | John L. Gittleman | Springer.
- Goldman, J.A., Phillips, D.P., and Fentress, J.C. (1995). An acoustic basis for maternal recognition in timber wolves (*Canis lupus*). *J. Acoust. Soc. Am.* *97*, 1970–1973.
- Gwilliam, J., Charrier, I., and Harcourt, R.G. (2008). Vocal identity and species recognition in male Australian sea lions, *Neophoca cinerea*. *J. Exp. Biol.* *211*, 2288–2295.
- Hanggi, E.B., and Schusterman, R.J. (1994). Underwater acoustic displays and individual variation in male harbor seals, *Phoca vitulina*. *Anim. Behav.* *48*, 1275–1283.
- Hartwig, S. (2005). Individual acoustic identification as a non-invasive conservation tool: An approach to the conservation of the African wild dog *Lycaon pictus* (Temminck, 1820). *Bioacoustics- Int. J. Anim. Sound Its Rec.* *15*, 35–50.
- Hutchison, R.E., Stevenson, J.G., and Thorpe, W.H. (1968). Basis for individual recognition by voice in sandwich tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* *32*, 150-.
- Insley, S. (1992). Mother-Offspring Separation and Acoustic Stereotypy - a Comparison of Call Morphology in 2 Species of Pinnipeds. *Behaviour* *120*, 103–122.
- Insley, S.J., Phillips, A., and Charrier, I. (2003). A review of social recognition in pinnipeds. *Aquat. Mamm.* 181–201.
- Jansen, D.A.W.A.M., Cant, M.A., and Manser, M.B. (2012). Segmental concatenation of individual signatures and context cues in banded mongoose (*Mungos mungo*) close calls. *Bmc Biol.* *10*.
- Jaška, P., Linhart, P., and Fuchs, R. (2016). Individual song-mediated recognition in territorial interactions of songbirds. *Sylvia* *2016*.
- Ji, A., Johnson, M.T., Walsh, E.J., McGee, J., and Armstrong, D.L. (2013). Discrimination of individual tigers (*Panthera tigris*) from long distance roars. *J. Acoust. Soc. Am.* *133*, 1762–1769.
- Job, D., Boness, D., and Francis, J. (1995). Individual Variation in Nursing Vocalizations of Hawaiian Monk Seal Pups, *Monachus-Schauinslandi* (phocidae, Pinnipedia), and Lack of Maternal Recognition. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.* *73*, 975–983.
- Khan, C.B., Markowitz, H., and McCowan, B. (2006). Vocal development in captive harbor seal pups, *Phoca vitulina richardii*: Age, sex, and individual differences. *J. Acoust. Soc. Am.* *120*, 1684–1694.
- Larranaga, A., Bielza, C., Pongracz, P., Farago, T., Balint, A., and Larranaga, P. (2015). Comparing supervised learning methods for classifying sex, age, context and individual Mudi dogs from barking. *Anim. Cogn.* *18*, 405–421.
- Lemasson, A., Mikus, M.-A., Blois-Heulin, C., and Lode, T. (2014). Vocal repertoire, individual acoustic distinctiveness, and social networks in a group of captive Asian small-clawed otters (*Aonyx cinerea*). *J. Mammal.* *95*, 128–139.
- Linhart, P., and Šálek, M. (2017). The assessment of biases in the acoustic discrimination of individuals. *PLOS ONE* *12*, e0177206.

- Lovell, S.F., and Lein, M.R. (2005). Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* *57*, 623–630.
- Mathevon, N., Koralek, A., Weldele, M., Glickman, S.E., and Theunissen, F.E. (2010). What the hyena's laugh tells: Sex, age, dominance and individual signature in the giggling call of *Crocuta crocuta*. *BMC Ecol.* *10*, 9–Article No.: 9.
- Maurello, M.A., Clarke, J.A., and Ackley, R.S. (2000). Signature characteristics in contact calls of the white-nosed coati. *J. Mammal.* *81*, 415–421.
- McCulloch, S., Pomeroy, P.P., and Slater, P.J.B. (1999). Individually distinctive pup vocalizations fail to prevent allo-suckling in grey seals. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.* *77*, 716–723.
- Mcshane, L., Estes, J., Riedman, M., and Staedler, M. (1995). Repertoire, Structure, and Individual Variation of Vocalizations in the Sea Otter. *J. Mammal.* *76*, 414–427.
- Mitchell, B.R., Makagon, M.M., Jaeger, M.M., and Barrett, R.H. (2006). Information content of coyote barks and howls. *Bioacoustics- Int. J. Anim. Sound Its Rec.* *15*, 289–314.
- Page, B., Goldsworthy, S.D., and Hindell, M.A. (2002). Individual vocal traits of mother and pup fur seals. *Bioacoustics* *13*, 121–143.
- Palacios, V., Font, E., and Marquez, R. (2007). Iberian wolf howls: Acoustic structure, individual variation, and a comparison with North American populations. *J. Mammal.* *88*, 606–613.
- Phillips, A.V., and Stirling, I. (2000). Vocal individuality in mother and pup South American fur seals, *Arctocephalus australis*. *Mar. Mammal Sci.* *16*, 592–616.
- Pollard, K.A., and Blumstein, D.T. (2011). Social Group Size Predicts the Evolution of Individuality. *Curr. Biol.* *21*, 413–417.
- Pollard, K.A., Blumstein, D.T., and Griffin, S.C. (2010). Pre-screening acoustic and other natural signatures for use in noninvasive individual identification. *J. Appl. Ecol.* *47*, 1103–1109.
- Rogers, T.L., and Cato, D.H. (2002). Individual variation in the acoustic behaviour of the adult male leopard seal, *Hydrurga leptonyx*. *Behaviour* *139*, 1267–1286.
- Root-Gutteridge, H., Bencsik, M., Chebli, M., Gentle, L.K., Terrell-Nield, C., Bourit, A., and Yarnell, R.W. (2014b). Identifying individual wild Eastern grey wolves (*Canis lupus lycaon*) using fundamental frequency and amplitude of howls. *Bioacoustics- Int. J. Anim. Sound Its Rec.* *23*, 55–66.
- Root-Gutteridge, H., Bencsik, M., Chebli, M., Gentle, L.K., Terrell-Nield, C., Bourit, A., and Yarnell, R.W. (2014a). Improving individual identification in captive Eastern grey wolves (*Canis lupus lycaon*) using the time course of howl amplitudes. *Bioacoustics- Int. J. Anim. Sound Its Rec.* *23*, 39–53.
- Sauve, C.C., Beuplet, G., Hammill, M.O., and Charrier, I. (2015). Acoustic analysis of airborne, underwater, and amphibious mother attraction calls by wild harbor seal pups (*Phoca vitulina*). *J. Mammal.* *96*, 591–602.

- Scheumann, M., Roser, A.-E., Konerding, W., Bleich, E., Hedrich, H.-J., and Zimmermann, E. (2012). Vocal correlates of sender-identity and arousal in the isolation calls of domestic kitten (*Felis silvestris catus*). *Front. Zool.* 9.
- Schibler, F., and Manser, M.B. (2007). The irrelevance of individual discrimination in meerkat alarm calls. *Anim. Behav.* 74, 1259–1268.
- Shipley, C., Hines, M., and Buchwald, J.S. (1981). Individual-differences in threat call of northern elephant seal bulls. *Anim. Behav.* 29, 12-.
- Tooze, Z.J., Harrington, F.H., and Fentress, J.C. (1990). Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis-lupus*. *Anim. Behav.* 40, 723–730.
- Trimble, M., and Charrier, I. (2011). Individuality in South American sea lion (*Otaria flavescens*) mother-pup vocalizations: Implications of ecological constraints and geographical variations? *Mamm. Biol.* 76, 208–216.
- Tripovich, J.S., Rogers, T.L., Canfield, R., and Arnould, J.P.Y. (2006). Individual variation in the pup attraction call produced by female Australian fur seals during early lactation. *J. Acoust. Soc. Am.* 120, 502–509.
- Tripovich, J.S., Canfield, R., Rogers, T.L., and Arnould, J.P.Y. (2009). Individual variation of the female attraction call produced by Australian fur seal pups throughout the maternal dependence period. *Bioacoustics- Int. J. Anim. Sound Its Rec.* 18, 259–276.
- Van Opzeeland, I.C., and Van Parijs, S.M. (2004). Individuality in harp seal, *Phoca groenlandica*, pup vocalizations. *Anim. Behav.* 68, 1115–1123.
- Van Opzeeland, I.C., Van Parijs, S.M., Frickenhaus, S., Kreiss, C.M., and Boebel, O. (2012). Individual variation in pup vocalizations and absence of behavioral signs of maternal vocal recognition in Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *Mar. Mammal Sci.* 28, E158–E172.
- Van Parijs, S.M., Hastie, G.D., and Thompson, P.M. (2000). Individual and geographical variation in display behaviour of male harbour seals in Scotland. *Anim. Behav.* 59, 559–568.
- Volodina, E.V., Volodin, I.A., Isaeva, I.V., and Unck, C. (2006). Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology* 112, 815–825.
- Weeden J.S., and Falls J.B. (1959). Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* 79, 343-351
- Wiley, R.H. (2005). Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Anim. Behav.* 70, 237–247.
- Wiley, R.H. (2013). Specificity and multiplicity in the recognition of individuals: implications for the evolution of social behaviour. *Biol. Rev.* 88, 179–195.
- Yin, S., and McCowan, B. (2004). Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification. *Anim. Behav.* 68, 343–355.