

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Hana Kohoutová

Mezidruhové kopírování zpěvů u ptáků: mechanismy vzniku a evoluční důsledky
Interspecific song copying in birds: causes and evolutionary consequences

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Radka Reifová, Ph.D.
Konzultant: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 20. 04. 2015

Hana Kohoutová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat své školitelce Radce Reifové a své konzultantce Tereze Petruskové za pomoc při psaní práce, za rady a komentáře a za jejich trpělivost. Také bych chtěla poděkovat svým rodičům a svému příteli za podporu během psaní práce i během celého studia.

Abstrakt

Ptačí zpěv je velmi důležitým nástrojem komunikace u ptáků, zejména u pěvců. Pomáhá samcům vymezit teritorium a slouží také k přilákání partnera v období páření. Zpěv je navíc jeden z důležitých znaků, které udržují prezygotickou reprodukční bariéru. U různých druhů ptáků, zejména u blízce příbuzných, může docházet k heterospecifickému kopírování zpěvů. Tento fenomén je znám také jako tzv. smíšené zpěvy. Smíšené zpěvy vznikají u různých druhů různými mechanismy. Nejčastěji se jedná o chybu během fáze učení zpěvu, ale v některých případech může být kopírování zpěvů adaptivní.

Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o mezidruhovém kopírování zpěvu u ptáků, popsat známé příklady kopírování zpěvů u blízce příbuzných druhů, pojednat o možných příčinách, které vedou ke vzniku smíšených zpěvů a diskutovat možný ekologický a evoluční význam tohoto jevu.

Klíčová slova: ptáci, zpěvy, smíšené zpěvy, vokální mimikry, sesterské druhy

Abstract

Bird song is very important for communication in birds, especially in passerine birds. It helps to define male territory and singing is also used to attract a female in mating season. Singing is also important for maintenance of prezygotic reproductive barriers in many bird species. In various species of birds, especially in closely related, there may occur heterospecific copying of singing. This phenomenon is also known as the mixed singing. Mixed singing is emerging in different avian species by various mechanisms. Mostly this is an error during the learning phase of singing, but in some cases copying of singing may be adaptive.

The aim of this thesis is to summarize the existing knowledge and findings about mixed singing, also to describe known examples of mixed singers in closely related species, present hypotheses that may explain the origin of mixed singing, and discuss ecological and evolutionary significance of this phenomenon.

Key words: birds, songs, mixed singing, vocal mimicry, sister species

Obsah

1. Úvod.....	7
2. Hypotézy o vzniku smíšených zpěvů u blízce příbuzných druhů	10
2.1. Chybné učení od heterospecifických jedinců	10
2.2. Mezi druhová hybridizace.....	11
2.3. Pohlavní výběr a samičí preference	11
2.4. Mezi druhová kompetice	12
2.5. Přizpůsobení na lokální bioakustické podmínky.....	13
3. Známé příklady smíšených zpěvů	14
3.1. Šoupálek dlouhoprstý (<i>Certhia familiaris</i>) a šoupálek krátkoprstý (<i>Certhia brachydactyla</i>)..	15
3.2. Rákosník obecný (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>) a rákosník zpěvný (<i>Acrocephalus palustris</i>)	16
3.3. Budníček menší (<i>Phylloscopus collybita</i>) a budníček větší (<i>Phylloscopus trochilus</i>).....	17
3.4. Slavík tmavý (<i>Luscinia luscinia</i>) a slavík obecný (<i>Luscinia megarhynchos</i>)	18
3.5. Lejsek černo hlavý (<i>Ficedula hypoleuca</i>) a lejsek bělokrký (<i>Ficedula albicollis</i>).....	19
3.6. Vlhovec východní (<i>Sturnellamagna</i>) a vlhovec západní (<i>Sturnella neglecta</i>).....	20
3.7. Papežík indigový (<i>Passerina cyanea</i>) a papežík lazurový (<i>Passerina amoena</i>)	21
3.8. Sýkora koňadra (<i>Parus major</i>) a sýkora modřínka (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	22
3.9. Sýkora černo hlavá (<i>Poecile atricapillus</i>) a sýkora karolínská (<i>Poecile carolinensis</i>)	23
4. Asymetrie smíšených zpěvů – výskyt a možné příčiny	24
Sociální dominance.....	24
Pohlavní výběr	25
Doba přiletu.....	25
Doba líhnutí mláďat.....	25
Stanoviště, velikost teritoria a početní převaha.....	25
Rozdílné schopnosti učení.....	26
Hybridizace	26
5. Závěr.....	29
6. Seznam literatury.....	31

1. Úvod

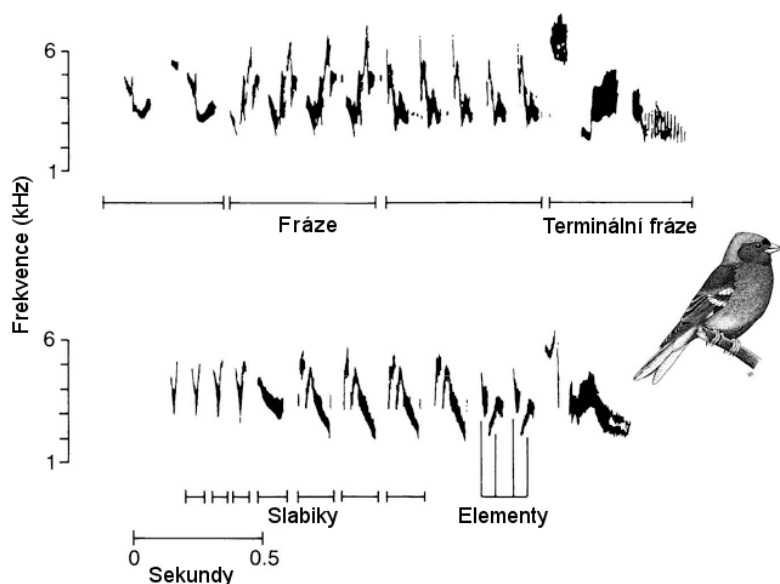
Vokalizace je u ptáků nejdůležitějším nástrojem jejich komunikace, pomáhá vymezit prezygotickou bariéru a ptáci do zpěvu investují hodně energie (Kroodsma & Byers 1991). Zvuk je navíc ideálním nástrojem pro dorozumívání, nese se i několik kilometrů daleko a na rozdíl od vjemů vizuálních ho neovlivňují faktory, jako je tma nebo mlha. Zvukové signály umožňují ptákům dorozumět se s vlastním druhem, ale různé hlasové projevy slouží i mezidruhově (Catchpole & Slater 2008). Zvláště důležité a rozvinuté jsou zvukové signály u pěvců (*Passeriformes*). Vokalizace pěvců se dá rozlišit na dva druhy: volání a zpěv. Volání jsou zpravidla krátká a jednoduchá, motiv se často opakuje vícekrát. Používají se obvykle ve speciálních situacích, jako je varování před predátorem apod. Některá volání jsou univerzální, dorozumívají se tak jedinci v rámci jedné populace a druhu, ale fungují v omezené míře i mezidruhově (Catchpole & Slater 2008). Zpěv bývá delší, skládá se z různých struktur (obr. 1) a v temperátní zóně je produkován hlavně samci během období rozmnožování. Lákají jím samičky, které podle zpěvu dokážou posoudit i kvalitu samce (Nowicki & Searcy 2005). Samec zároveň pomocí zpěvu brání svoje teritorium proti jiným samcům, upozorňuje, že je obsazené, aby se cizí samci nepřibližovali. U mnoha druhů dokáží samci rozeznat zpěv souseda od zpěvu zcela cizího jedince (Kroodsma & Byers 1991). Ptačí zpěvy bývají druhově velmi specifické (a to i u druhů, které se jinak fenotypově příliš neliší) a předpokládá se proto, že jsou také důležitým nástrojem při vymezení reprodukční bariéry mezi druhy (Grant 1972).

Pěvci podřádu suboscines, tvořeného převážně neotropickými druhy, mají vokalizaci vrozenou (Ríos-Chelén et al. 2012). Větší skupina pěvců, podřád oscines, která má své zástupce po celém světě, se zpěvy učí v průběhu života (Beecher & Brenowitz 2005). To, že se ptáci učí zpěvy v průběhu života, jim pravděpodobně umožňuje rychlejší adaptaci a modifikaci zpěvu. Dokonce se spekuluje, že díky učení zpěvu se pěvci podřádu oscines v průběhu evoluce velmi diverzifikovali a specifické zpěvy umožnily oddělení mnoha druhů (Hansen 1979). U ostatních skupin ptáků je vokalizace podobně jako u suboscines nejspíše vrozená. Výjimku tvoří svišťouni (*Apodiformes*) a papoušci (*Psittaciformes*), kteří také mají určitý systém napodobování a učení se zvukům, ale je to systém odlišný od oscines a vznikl u obou skupin nezávisle (Nowicki et al. 1998).

Zpěv se pěvci podřádu oscines obvykle učí v procesu zvaném imprinting. K tomu, aby se mladí pěvci naučili správně zpívat zpěvy svého druhu, potřebují vzor (Kroodsma & Konishi 1991). Většina druhů pěvců má sensitivní fázi (doba, kdy se učí zpěvu) v rané fázi života – obvykle během prvního roku. Mezi tyto druhy patří například pěnkava obecná (*Fringilla*

coelebs), papežik indigový (*Passerina cyanea*) či strnad obecný (*Emberiza citrinella*) (Beecher & Brenowitz 2005). Když mladí pěvci nemají v této době možnost náslechu zpěvů od dospělých jedinců, má jejich vlastní projev přibližně správnou délku a frekvenci, ale je roztržitější, postrádá přesnou strukturu a uspořádání do frází není příliš patrné (Catchpole & Slater 2008). U druhů s ukončeným učením zpěvu se po určité době repertoár daného jedince ustálí a dále se nemění. Pokud ale během sensitivní fáze slyší mladý jedinec zpěv jiného, blíže příbuzného druhu, může to ovlivnit jeho vlastní repertoár a později i sexuální preference (Immelmann 1979). Jsou ale i druhy, které se mohou učit zpěv po celý život, například špaček obecný (*Sturnus vulgaris*, Mountjoy & Lemon 1995), rákosník proužkovaný (*Acrocephalus schoenobaenus*, Birkhead et al. 1997) nebo sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*, Jůzlová & Riegert 2012).

Zpěv se obvykle analyzuje pomocí grafického zobrazení – sonogramu (viz. obrázek 1). Pojmy, kterými lze popisovat zpěv, se v literatuře často liší, proto zde definuji některé, které se budou objevovat v této práci. Základní stavební jednotkou ptačího zpěvu jsou *elementy* (dříve označovány i jako noty). Z jednotlivých elementů se skládají *jednoduché* nebo *komplexní slabiky*. Slabiky jednoduché jsou tvořeny jedním elementem a slabiky komplexní bývají složeny z více různých elementů. Další jednotkou je *fráze*, která se skládá z opakujících se slabik, fráze může být dokončená nebo nedokončená. Jednotlivé fráze se skládají do *zpěvů*, zpěvy některých druhů jsou pak ještě ukončeny specifickou *terminální (konečnou) frází*. (*Slater & Ince 1979 cit. dle Catchpole & Slater 2008).



Obrázek 1 Příklad sonogramu a popis zpěvu (*Slater & Ince 1979 cit. dle Catchpole & Slater 2008)

Většina samců má více různých typů zpěvu a všechny typy dohromady tvoří repertoár jedince. Podle druhu ptáka se uvádí slabikový repertoár či repertoár typů zpěvu. Repertoáry a jednotlivé zpěvy jsou obvykle typické pro daný druh, ale i jednotliví samci v rámci druhu se od sebe mohou více či méně lišit svým repertoárem (Kroodsma & Byers 1991).

Někteří pěvci jsou schopni imitovat části či dokonce celé zpěvy od jiných druhů. Někdy se tento jev také nazývá vokální mimikry (Dalziell et al. 2014). Odhaduje se, že vokální mimikry se vyskytují u 15 – 20 % pěvců (Dobkin 1979, Baylis 1982). Někteří napodobují jen jeden další druh, jiné i několik desítek. Schopnost napodobovat zpěv cizího druhu se velmi liší i mezi příbuznými druhy. Např. rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*) kopíruje v průměru 77 druhů. Tento druh hnízdí v Evropě a migruje do východní Afriky. Mladí samci se zpěvům učí v několika prvních měsících života. Mimo zpěvy svého vlastního druhu kopírují mnoho cizích druhů jak z Evropy, tak ze zimoviště v Africe, a jedinou limitací je, zda dokáže jejich syrinx napodobit daný zvuk. Naučené zpěvy poté různě kombinují a předělávají jejich strukturu (Dowsett-Lemaire 1979). Zajímavé je, že jiné druhy rákosníků napodobují jen jeden či několik málo druhů (např. Hamao & Eda-Fujiwara 2004) a u některých druhů rákosníků se smíšené zpěvy nevyskytují vůbec (Cramp & Perrins 1994, Cramp 2000). Jsou i další druhy, kdy všichni jedinci daného druhu inkorporují cizí zpěvy do svého repertoáru, patří mezi ně např. špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), který kopíruje zejména druhy nejběžnější v jeho teritoriu (Hindmarsh 1984), drozdec mnohohlasý (*Mimus polyglottos*) (Howard 1974) či lyrochvost (*Menura sp.*) (Robinson 1974).

V této práci se zaměřím na vokální mimikry (smíšené zpěvy) v rámci blízkce příbuzných druhů pěvců (patřících ke stejnému rodu). Obvykle se jedná o druhy, které přišly sekundárně do kontaktu a přejímají zpěv pouze jednoho dotyčného příbuzného druhu. V některých případech mezi takovými druhy také dochází k mezidruhové hybridizaci. Známým příkladem jsou například smíšené zpěvy u slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*), který v oblasti, kde se střetává s blízkce příbuzným druhem slavíkem obecným (*L. megarhynchos*), včleňuje do svého repertoáru struktury i celé typy jeho zpěvů (Vokurková et al. 2013).

Cílem této práce bude shrnout doposud získané poznatky o smíšených zpěvech u blízkce příbuzných druhů, představit jednotlivé známé příklady, pojednat o možných příčinách, které vedou ke vzniku smíšených zpěvů a diskutovat možný evoluční význam tohoto jevu.

2. Hypotézy o vzniku smíšených zpěvů u blízce příbuzných druhů

Když dojde k sekundárnímu kontaktu dvou blízce příbuzných druhů, mohou interakce mezi nimi vést k morfologické a ekologické diferenciaci, která může posílit míru reprodukční izolace mezi druhy (Reifová et al. 2011a). V případě zpěvů ale sekundární kontakt častěji vede ke konvergenci (Dalziell et al. 2014), i když jsou známé i příklady divergence jako například u afrických vousáků (*Pogoniulus*) (Kirschel et al. 2009). Konvergence ve zpěvu se může týkat určitých obecných charakteristik zpěvů, jako je frekvence nebo délka zpěvu, jako je tomu například u sedmihlásků (Secondi et al. 2003), nebo může být způsobená právě kopírováním částí zpěvů od blízce příbuzného druhu. Protože je zpěv důležitým nástrojem, který může pomoci vymezit reprodukční bariéru mezi druhy, může jeho konvergence zvýšit míru hybridizace mezi druhy. V této kapitole popíšeme mechanismy, které mohou vést ke konvergenci zpěvů se zaměřením na smíšené zpěvy u blízce příbuzných druhů, a uvedu možný evoluční význam smíšených zpěvů.

2.1. Chybné učení od heterospecifických jedinců

Proces učení je velmi složitý, a čím složitější proces, tím větší pravděpodobnost, že mladí jedinci při kopírování zpěvu od dospělých udělají nějaké chyby. Vznik smíšených zpěvů může být vysvětlen dočasnou nebo permanentní nepřítomností správného modelu společně s vystavením cizímu druhu během rané fáze imprintingu.

Podobná situace může nastat při početní převaze cizího druhu v sekundární kontaktní zóně (Helb et al. 1985). Experimentálně bylo prokázáno, že mladý jedinec bude spíše kopírovat zpěvy svého vlastního druhu, má-li tu možnost (Helb et al. 1985). Podstatný je ale způsob, jak od sebe rozlišit, které zpěvy jsou cizí. Většina druhů ptáků má druhově specifické mechanismy, jak odlišit zpěvy svého vlastního druhu od zpěvů cizích. Pro strnadce bělokorunkaté (*Zonotrichia leucophrys*) je důležitý úvodní hvizd, který je na začátku každého zpěvu. Tento hvizd je používán jako filtr pro rozpoznávání vlastních zpěvů. Mladí samci se normálně učí pouze zpěvy svého druhu, ale naučí se i cizí zpěvy, pokud také začínají podobným hvizdem (Soha & Marler 2000). Ostatní druhy také používají různé odlišovací filtry, které jsou založeny například na frekvenci, organizaci zpěvu, rychlosti nebo na specifických elementech, které jsou na začátku zpěvu (Catchpole & Slater 2008).

Významným spouštěčem pro heterospecifické učení může být stres. Jedinec je ve stresu, například pokud často slyší ve svém okolí predátora nebo varovná volání cizích druhů. Stres by mohl vysvětlovat neadaptivní smíšené zpěvy (Kelley et al. 2008), kdy se jedinci učí cizí zpěvy,

jen pokud jsou vystaveni stresujícímu faktoru, který omezí jejich schopnost rozpoznat zpěv svého vlastního druhu (Dalziell et al. 2014).

2.2. Mezidruhov^á hybridizace

U blízce příbuzných druhů, které vzájemně hybridizují, mohou smíšené zpěvy vzniknout i hybridizací. Mezidruhov^á hybridizace by mohla vést ke smíšeným zpěvům zejména u suboscines, kde se zpěv neučí, ale je geneticky podmíněn. Mohla by ale vysvětlit i vznik smíšených zpěvů u oscines (Vokurková et al. 2013), pokud existuje geneticky podmíněná tendence učit se preferenčně zpěv vlastního druhu.

Hybridizace u ptáků je poměrně častá. Odhaduje se, že v přírodě hybridizuje přibližně 8 % druhů pěvců (Grant & Grant 1992). K hybridizaci dochází zejména u velmi blízce příbuzných druhů, mezi kterými se ještě nestihly vytvořit dostatečně silné reprodukční bariéry a kde se druhy od sebe příliš neliší, a tak se může stát, že samice nesprávně identifikuje potenciálního partnera. K mezidruhov^é hybridizaci dochází často také v oblastech, kde žijí dva blízce příbuzné druhy, ale jeden z nich se zde vyskytuje s větší četností (Helb et al. 1985). Samice druhého druhu má tedy větší šanci potkat samce cizího druhu než druhu svého, navíc je pro jedince výhodnější spárovat se heterospecificky než vůbec (Svedin et al. 2008). Podmínky, které usnadňují vznik smíšených zpěvů pomocí hybridizace (blízká příbuznost druhů, vzácnost jednoho druhu) jsou tedy podobné těm, které usnadňují vznik smíšených zpěvů pomocí učení.

2.3. Pohlavní výběr a samičí preference

Samice se snaží vybrat si co nejlepšího partnera k hnízdění. K tomu jim slouží celá řada znaků, jako je vzhled, fyzická kondice či velikost teritoria samce. Jedním z důležitých kritérií při výběru partnera je zpěv, který může i na větší vzdálenost napovědět mnoho o kvalitě konkrétního samce. Protože se zpěv podílí na pohlavním výběru, je na něj vyvíjen velký selekční tlak (Catchpole & Slater 2008).

Různé druhy pěvců považují za důležité různé prvky zpěvu. Samičky u některých druhů mohou preferovat samce s větším repertoárem (Catchpole & Slater 2008). Mezidruhov^é kopírování zpěvů může být způsob, jak si samci mohou zvětšit svůj repertoár (Dobkin 1979, Baylis 1982). Kromě větších repertoárů se samice zaměřují i na kvalitu kopírovaných zpěvů. Důležité je například, jak moc se zpěv odlišuje od předlohy či kolik předloh daný samec zvládne bezchybně zapívat (Dalziell et al. 2014). Preference větších repertoárů byla objevena u rákosníků rodu *Acrocephalus* (Buchanan & Catchpole 1997). Význam byl objeven i u špačků obecných (*Sturnus vulgaris*), samci s větším repertoárem jsou plodnější (Mounjoy & Lemon 1996).

Catchpole (1980) zase potvrdil u rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*), že velikost repertoáru u samců koreluje s rychlejším párováním.

Ne vždy však má učení od jiných jedinců vliv na velikost repertoáru. Ve výzkumu Kroodsma et al. (1997) ukazují, že samec drozdce černohlavého (*Dumetella carolinensis*), který neměl možnost učit se zpěvu náslechem, měl větší repertoár než samci, kterým byly přehrávány větší nebo menší repertoáry. Navíc bylo u tohoto druhu zjištěno, že i v přírodě sdílí samci mezi sebou své repertoáry jen málo. Repertoár zde vzniká spíše pomocí vlastní improvizace než kopírováním od ostatních (Catchpole & Slater 2008). Dalším takovým příkladem jsou i rákosníci proužkovaní (*Acrocephalus schoenobaenus*), kteří byli studováni Leitnerem et al. (2002). Izolovaní ptáci měli větší repertoáry než samci ve volné přírodě. U tohoto druhu je specifické, že dospělí po spárování přestanou zpívat, takže mladí jednorocní samci nemají žádnou zkušenost se zpěvy svého vlastního druhu. Po přiletu ze zimoviště v Africe začnou mladí rozvíjet mnoho různých elementů, po několika dnech jich mnoho vyřadí a ponechají si hlavně ty, které se shodují s těmi, které zpívají jejich blízcí sousedi. Tato strategie může být výhodná pro migranty, kteří se na místě páření vyskytují jen krátkou dobu a potřebují co nejdříve zaujmout samičku (Catchpole & Slater 2008).

Dalším adaptivním významem smíšených zpěvů u některých druhů může být případ, kdy jedinec při nedostatku partnerů svého druhu má větší šanci na úspěch, pokud bude zpívat heterospecificky a může tak přilákat samičku příbuzného druhu. Snaží se zvýšit svůj reprodukční úspěch i za cenu heterospecifického párování. Takovým příkladem by možná mohly být smíšené zpěvy u papežů (*Passerina cyanea* a *P. amoena*), nicméně je třeba tuto hypotézu ještě ověřit (Randler 2002, Baker 1996).

2.4. Mezidruhová kompetice

Pokud jsou omezené zdroje, které využívají oba druhy, a velká kompetice, mohou smíšené zpěvy přinášet značnou výhodu. Některé blízké příbuzné druhy jako například papež indigový (*Passerina cyanea*) a papež lazulový (*Passerina amoena*, Emlen et al. 1975), rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) a rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*, Catchpole 1980) či slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) a slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*, Lille 1988) brání v sympatrii své teritorium nejen před samci vlastního druhu, ale i před samci blízké příbuzného druhu. Podobná heterospecifická agresivita se může vyskytnout i u druhů, které nejsou blízké příbuzné, společným faktorem je vždy snaha o přístup k limitovanému zdroji (Gil 1997). Smíšené zpěvy se pak mohou hodit jako nástroj komunikace zvláště samcům při obraně teritoria (Lemaire 1977)

Mnoho druhů přizpůsobuje svou vokalizaci druhům ve svém okolí. Například medosavka žlutočerná z Austrálie (*Xanthomyza phrygia*) využívá kopírování volání jiných druhů medosavek, hlavně druhů, které jsou větší a kompetičně zdatnější, a využívá těchto mimiker v boji o potravu (Veerman 1994). Drongo vlajkový (*Dicrus paradiseus*) kopíruje varovné volání mnoha různých druhů a používá je, i když žádné ohrožení nehrozí, tento druh žije v druhově smíšených hejnech, tímto varováním může vyplašit ostatní, a tak získat větší příděl potravy (Goodale & Kotagama 2006).

Příkladem, kdy mezidruhová kompetice může hrát roli v konvergenci zpěvů, jsou i mravenčici *Hypocnemis subflava* a *Hypocnemis peruviana*. Při přehrávání nahrávek reagovali samci jak na vlastní druh, tak na druh cizí. A byli připraveni bránit své teritorium proti vetřelcům. Každý druh upřednostňuje jiné prostředí. *Hypocnemis subflava* se vyskytuje hlavně v bambusových hájích a *Hypocnemis peruviana* převážně v hustých lesích. Někde se ale obě niky překrývají a území je tak obýváno oběma druhy. Samci spolu soupeří o potravu a o teritoria, proto v místech sympatrie mají zpěvy velmi podobnou strukturu a jedinci se tak lépe dorozumí mezi sebou i mezidruhově. V alopatrických populacích si zpěvy tolik podobné nejsou. Neteritoriální zpěvy jsou stále druhově specifické. Samičky jsou schopny rozlišit mezi jednotlivými druhy a tak vznikají páry v rámci stejného druhu (Tobias & Seddon 2009).

2.5. Přizpůsobení na lokální bioakustické podmínky

K smíšeným zpěvům by mohlo docházet i kvůli špatné adaptaci na daný habitat. Komunikační systémy se musí adaptovat na lokální podmínky. Druhy musí svou komunikaci přizpůsobit prostředí, ve kterém žijí. Zvukový signál, který se dobře přenáší v řídké vegetaci, může být v lese hůře slyšitelný nebo dokonce pozměněný (Boughman 2002). Pokud se od sebe druhy oddělily před delší dobou a později se dostaly znovu do kontaktu, mohl by být jeden lépe přizpůsoben danému habitatu. Jeho zpěv by mohl být lépe slyšet, elementy by mohly být zřetelnější a šířit se do větších vzdáleností. Díky tomu by se mladí samci mohli učit elementy cizích zpěvů, protože by je slyšeli lépe a častěji než zpěv vlastní pro svůj druh.

3. Známé příklady smíšených zpěvů

V této kapitole představím jednotlivé známé příklady smíšených zpěvů u evropských i mimoevropských druhů pěvců. Detailněji jsou zde popsány pouze druhy, kde jsou smíšené zpěvy častější, druhy, u kterých byl nalezen jen jeden či několik málo případů, v této kapitole rozebírány nejsou. Kompletní výčet druhů, u kterých jsou známé smíšené zpěvy včetně vzácných případů lze nalézt v tabulce 1. Konkrétní případy se liší délkou kopírovaného zpěvu i frekvencí výskytu smíšených zpěvů v populacích. Některé druhy pouze přidávají slabiky do svých vlastních zpěvů po vzoru jiného druhu. Například pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) kombinuje svůj zpěv a slabiky ze zpěvu pěnice mistrovské (*Sylvia hortensis*), vzniká tak nová unikátní fráze (*Bergmann, Weis 1976 cit. dle Helb et al. 1985). Jiné druhy kopírují celé cizí zpěvy. Takové kopírování bylo objeveno například u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*), který přidává do repertoáru zpěvy rákosníka zpěvného (*Acrocephalus palustris*) (Lemaire 1977). U některých druhů se vyskytují oba způsoby vzniku smíšených zpěvů, např. někteří jedinci slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*) kopírují od slavíka obecného pouze slabiky a jiní jedinci celé zpěvy (*Lille, Moritz 1986 cit. dle Helb et al. 1985). Zajímavé je, že často kopíruje jen jeden ze dvou druhů, vzácně se smíšené zpěvy objevují v populacích obou druhů současně (Helb et al. 1985). U některých druhů jsou smíšené zpěvy v populacích velmi časté, u jiných se objevují jen vzácně. U jednotlivých příkladů budu zároveň diskutovat možné příčiny vzniku smíšených zpěvů a jejich evoluční význam.

U různých výzkumů se lišila kritéria, podle kterých byl daný jedinec řazen mezi smíšené zpěváky. Například u slavíka tmavého se jako smíšený zpěvák bral každý jedinec, který zařadil do svého zpěvu aspoň jednu frázi z repertoáru slavíka obecného. U papežíků lazulových se ve zpěvu, který byl označován jako typický pro daný druh, tolerovala i jedna fráze papežíka indigového, pokud byl počet frází vyšší, byl jedinec považován za smíšeného zpěváka. Tato kritéria pochopitelně mohou zkreslit porovnávání výsledků z různých studií.

3.1. Šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) a šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*)

Šoupálek krátkoprstý obývá území celé západní Evropy od portugalského pobřeží a jeho rozšíření jde přes střední Evropu až po východní polské hranice. Rozšířen je v evropských zemích kolem středozevního moře, menší populace jsou i na západní hranici Turecka (The EBCC Atlas of European breeding bird). Šoupálek dlouhoprstý je rozšířen více na sever. Obývá skandinávský poloostrov i britské ostrovy, také východní Evropu, menší populace jsou i v západním Rusku. S šoupálkem krátkoprstým sdílí teritoria ve střední Evropě, populace jsou i ve Francii, Španělsku, Itálii a Řecku (The EBCC Atlas of European breeding bird).

Smišený zpěv byl zaznamenán hlavně u samců šoupálka dlouhoprstého. Ve výzkumu z roku 1972 prováděném v Německu bylo zjištěno, že až 50 % samců šoupálka dlouhoprstého, zejména v menších populacích, zpívalo smíšené zpěvy (*Thielcke 1972 cit. dle Helb et al. 1985). Zpěv nebyl příliš pozměněn, pouze dva elementy ve zpěvu smíšených zpěváků šoupálků dlouhoprstých jsou nahrazeny elementy od šoupálků krátkoprstých. To může naznačovat, že tyto konkrétní elementy mají něco společného (Helb et al. 1985). Přestože v některých lokálních menších populacích se vyskytovalo mnoho smíšených zpěváků, obecně se smíšené zpěvy objevují u šoupálka dlouhoprstého spíše vzácně. Samci šoupálka krátkoprstého ze sympatrické zóny reagují výrazněji na zpěv šoupálka dlouhoprstého než samci žijící v alopatrii (Gil 1997). Ale dlouho nebyl zaznamenán dobře dokumentovaný případ smíšených zpěvů. Jediný nalezený případ byl zaznamenán poblíž Paříže a ten nebyl bohužel blíže zkoumán (*Chappuis 1976 cit. dle Lemaire 1977).

Ve výzkumu prováděném v Dánsku v letech 1979 – 1984 bylo ale nalezeno hned několik smíšených zpěváků šoupálka krátkoprstého (Clausen & Toft 1988). Šoupálek dlouhoprstý je zde mnohem častější, 10 tisíc až 100 tisíc hnízdících párů (*Dybbro 1978 cit. dle Clausen & Toft 1988), než šoupálek krátkoprstý, 250 – 350 párů (*Clausen & Madsen 1986 cit. dle Clausen & Toft 1988). V zóně sympatrie několik šoupálků dlouhoprstých zpívalo kratší fráze, než je běžné v alopatrii, celý zpěv byl tedy kratší a tím se podobal šoupálkům krátkoprstým. Ale mnohem zajímavější bylo nalezení sedmi případů neobvyklého zpěvu u šoupálků krátkoprstých. Z nich zpívalo pět samců smíšené zpěvy, ty byly v práci definovány jako zpěvy, které obsahují slabiky typické pro oba druhy v jedné frázi nebo zvlášť, ale zpívající jedinci neměli vyvinuté normální fráze typické pro jejich druh. Další dva jedinci měli vyvinuté fráze typické pro vlastní druh, ale imitovali navíc i zpěvy šoupálků dlouhoprstých. Oba tyto imitátory měli ve svém okolí samce šoupálků dlouhoprstých, takže se zdá, že jim imitování mohlo pomoci vymezit si proti nim své teritorium (Clausen & Toft 1988). Mladí jedinci šoupálků krátkoprstých pravděpodobně umí

rozlišit mezi jedincem patřícím k jejich druhu a jedincem heterospecifickým podle tzv. „rival calls“, ale pokud nemají k dispozici správný vzor, naučí se zpívat smíšené zpěvy a některé typické fráze se nikdy správně nenaučí (Thielcke 1984).

Šoupálci divergovali relativně nedávno, před 6,98 milióny let (<http://www.onezoom.org>, Jetz et al. 2014). Oba druhy šoupálek mezi sebou vzácně hybridizují (McCarthy 2006), a tak nemůžeme zcela vyloučit hypotézu, že by mezidruhová hybridizace vedla ke smíšeným zpěvům u šoupálek. Tuto možnost však zatím nikdo netestoval.

Zdá se, že u šoupálek je pravděpodobnější, že smíšené zpěvy vznikají chybným učením. Tuto hypotézu podporuje i skutečnost, že smíšené zpěvy byly pozorované především v malých populacích a v případech, kdy se na daném území jeden z druhů vyskytuje vzácněji. U šoupálek dlouhoprstých byly smíšené zpěvy pozorovány v západním Německu, kde je převaha šoupálek krátkoprstých. Naopak v Dánsku je více šoupálek dlouhoprstých a smíšeně zpívají šoupálci krátkoprstí (Clausen & Toft 1988).

Podle zatím nalezených případů není jasné, zda mají smíšené zpěvy u šoupálek nějaký adaptivní význam. Je ale možné, že u nich smíšené zpěvy vznikají více způsoby, chybným učením, ale i cíleně jako nástroj při obraně teritoria.

3.2. Rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) a rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*)

Rákosník obecný obývá území od pobřeží Portugalska až po pobřeží Černého moře a země východní Evropy. Na jihu je rozšířen v zemích kolem středozemního moře a na severu obývá jižní pobřeží skandinávského poloostrova a také pobřeží Botnického zálivu, vyskytuje se i na jihu britských ostrovů (The EBCC Atlas of European breeding bird). Rákosník zpěvný obývá podobné území, ale nevyskytuje se v Portugalsku ani Španělsku. Největší populace je ve střední Evropě a menší populace lze nalézt i na západě Ruska (The EBCC Atlas of European breeding bird). Tyto dva druhy se od sebe oddělily přibližně před 3,8 miliony let (Arbabi et al. 2014).

Rákosník zpěvný má proměnlivější repertoár podle místa svého výskytu. Zařazuje do svých zpěvů i struktury převzaté od různých druhů, vyskytujících se blízko hnízdiště, nebo od druhů, které potká během první migrace. Rákosník obecný se učí pouze repertoár svého vlastního druhu bez zařazení cizích motivů. Výjimku tvoří případy smíšených zpěvů vzniklé kopírováním od rákosníka zpěvného (Lemaire 1977).

První případy rákosníků obecných, kteří by mohli být smíšenými zpěváky, byly popsány v Anglii již v roce 1965, ačkoliv autoři článků jedince neoznačili jako smíšené zpěváky (Atkin et

al. 1965, Ireson et al. 1965). Důkladnější výzkum proběhl v Belgii v letech 1974 a 1975, kdy byli nalezeni tři smíšené zpěváci rákosníka obecného. Jeden z těchto samců se dokonce spároval se samicí rákosníka zpěvného. V této oblasti u řeky Meuse hnízdí převážně populace rákosníka zpěvného a rákosník obecný se zde vyskytuje spíše vzácně. Je tedy možné, že smíšené zpěvy vznikají chybným učením od častěji se vyskytujících samců rákosníka zpěvného. Ale mohlo by jít i o snahu samců zalíbit se samicím, protože samice rákosníka obecného reagují intenzivněji, pokud zpěv obsahuje i elementy ze zpěvu rákosníka zpěvného (Lemaire 1977).

Oba druhy rákosníků spolu příležitostně hybridizují (McCarthy 2006, Randler 2002). Určení hybridů je ovšem v přírodě obtížné, neboť oba druhy mají velmi podobný vzhled. Hybrid se dá spolehlivě identifikovat až molekulárními metodami v laboratoři. Jeden takový případ byl odchycen v červenci 2011 (Otterbeck et al. 2013). Rodiči tohoto hybrida byli samice rákosníka obecného a samec rákosníka zpěvného. Repertoár nalezeného hybrida se podobal spíše otcovu zpěvu, tedy spíše rákosníku zpěvnému, ale byly v něm zřetelné i prvky zpěvů rákosníka obecného. Hybrid byl tedy smíšený zpěvák (Otterbeck et al. 2013). To ukazuje, že u rákosníka obecného mezidruhovú hybridizace přispívá ke vzniku smíšených zpěvů.

Smíšené zpěvy u rákosníka obecného vznikají nejspíše chybami v učení, protože kopíruje pouze od blízce příbuzného rákosníka obecného a nikoliv od jiných druhů. Rákosník zpěvný kopírování zpěvů využívá nejspíše pro rozšíření repertoáru, protože kopíruje zpěvy v různé míře od různých druhů.

3.3. Budníček menší (*Phylloscopus collybita*) a budníček větší (*Phylloscopus trochilus*)

Budníček menší hustě osídlil téměř celou Evropu kromě jihu Švédska a jihu Španělska, menší populace jsou i na severu skandinávského poloostrova a na západě Ruska. Budníček větší je rozšířen severněji, hustě osídlená je oblast britských ostrovů, Severního Irsku, Švédska, Finska, větší části Francie a střední Evropy a menší populace nalezneme i v podhůří Uralu. Oproti budníčkovi menšímu ho téměř nenacházíme ve Španělsku a Portugalsku a v jižní Evropě se nevyskytuje vůbec (The EBCC Atlas of European breeding bird). Doba divergence je odhadovaná na 5,56 milionů let (<http://www.onezoom.org>; Jetz et al. 2014).

Tyto dva druhy budníčků spolu v přírodě příležitostně hybridizují (McCarthy 2006). Budníček menší kopíroval zpěvy od budníčka většího v jednom případě (*Bergmann 1973 cit. dle Helb et al. 1985).

Starší samci budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*) mají poměrně stálý repertoár, který se během let mění už pouze nepatrně (Gil et al. 2001). U budníčka většího byly smíšené

zpěvy pozorovány vícekrát (*Haensel & Lippert 1976 cit. dle Helb et al. 1985, *Gwinner & Dorka 1965 cit. dle Helb et al. 1985, *Schubert 1969 cit. dle Helb et al. 1985, Helb 1985). Smíšené zpěvy budníčka většího začínají typickou frází a dále obsahují elementy zpěvu budníčka menšího, elementy jsou ale zpívané rychleji, než by je zpíval budníček menší. Počet různých elementů a jejich pořadí se liší u různých smíšených zpěváků (Helb 1985).

Vzhledem k opakovaným výskytům smíšených zpěvů u budníčka většího se zde může jednat o nějakou adaptaci. Může k nim docházet kvůli kompetici o zdroje s budníčkem menším, kdy smíšené zpěvy slouží jako nástroj mezidruhové komunikace. Nelze ale vyloučit, že se jedná o chyby v učení nebo dokonce pohlavní výběr, kdy samičky mohou preferovat samce, kteří mají díky přejímání zpěvu od cizího druhu bohatší repertoár. K objasnění bude zapotřebí dalšího výzkumu.

3.4. Slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) a slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*)

Slavík tmavý (*Luscinia luscinia*) a slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) od sebe divergovali před 1,8 milionu let (Storchová et al. 2010). Druhy se poté během holocénu dostaly do sekundárního kontaktu ve střední a východní Evropě (The EBCC Atlas of European breeding bird). Oba dva druhy obývají podobné habitaty a i morfologicky jsou si velmi podobné.

Slavíci patří mezi druhy, které se zpěvům učí i po rané sensitivní fázi učení. Navíc slavík obecný je znám i tím, že samci mají velké repertoáry. Starší samci slavíka obecného mají až o 53 % větší repertoár než samci, kteří se páří poprvé. Ale starší samci mají poměrně stálý repertoár, který se během let mění už pouze nepatrně (Kiefer et al. 2006). Bylo ale zjištěno, že slavík tmavý často kopíruje zpěvy nebo aspoň některé jejich části z bohatého repertoáru slavíka obecného. Velká část slavíků tmavých v oblasti, kde se vyskytuje společně se slavíkem obecným, byla smíšenými zpěváky. Proporce smíšených zpěváků u slavíka tmavého byla odhadnuta na 28 % (*Lille, Moritz 1986 cit. dle Helb et al. 1985, Lille 1988), 44 % (Sorjonen 1986), 56 % (Becker 2007). V další práci bylo zjištěno, že 8 z 9 jedinců slavíka tmavého byli smíšenými zpěváky. Pouze jeden slavík tmavý zpíval zpěvy typické pro slavíka tmavého, další jedinec zpíval výhradně zpěvy slavíka obecného, i když geneticky patřil mezi slavíky tmavé, a ostatní měli v repertoáru oba typy zpěvů (Vokurková et al. 2013). Byl objeven i jeden případ, kdy naopak slavík obecný kopíroval zpěvy z repertoáru slavíka tmavého, několik stovek dalších jedinců, zkoumaných ve stejné studii, ale zpívalo pouze zpěvy charakteristické pro slavíky obecné (*Lille, Moritz 1986 cit. dle Helb et al. 1985). Mezidruhové kopírování zpěvů u slavíků je tedy silně asymetrické.

Oba druhy slavíků spolu příležitostně hybridizují (McCarthy 2006, Kverek et al. 2008, Reifová et al. 2011b). Frekvence F₁ hybridů je ale v populaci nízká, jen asi 3 – 5 % slavíků žijících v sympatrické populaci jsou F₁ hybridi (Becker 2007, Reifová et al. 2011a). Výzkum ukázal, že smíšené zpěvy nemají významný vliv na pravděpodobnost hybridizace (Vokurková et al. 2013).

Ve studii z roku 2013 (Vokurková et al. 2013) bylo odchyceno i 5 geneticky potvrzených hybridů z F₁ generace. Z těchto pěti zpívali tři podobně jako otec, tedy repertoár byl typický pro slavíka obecného, a 2 hybridi byli smíšení zpěváci. Hybridizace tedy možná částečně podporuje vznik smíšených zpěvů u slavíků (Vokurková et al. 2013). Většina smíšených zpěváků ale byli geneticky čistí slavíci tmaví, což poukazuje na to, že smíšené zpěvy vznikají kopírováním zpěvů.

Jelikož jsou smíšené zpěvy v sympatrické populaci slavíků tmavých tak rozšířené, spekuluje se o adaptivním významu smíšených zpěvů. Pilotní výsledky playbackových experimentů v sympatrii naznačují, že by smíšené zpěvy mohly usnadňovat mezidruhovou teritorialitu (Reif et al. 2015 in press). To, zda smíšené zpěvy jsou preferovány samicemi, bude však teprve otázkou budoucího výzkumu.

3.5. Lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) a lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*)

Tyto druhy se od sebe oddělily přibližně před 0,5 milionu let (Backström et al. 2013). Lejsek černohlavý je v Evropě více rozšířeným druhem a obývá území od Portugalska po západní hranici Ruska, také území Velké Británie a Skandinávský poloostrov. Lejsek bělokrký obývá menší plochu od východu Francie po západní hranici Ruska, Itálii a Řecko, ale více na sever se nevyskytuje (The EBCC Atlas of European breeding bird). Na společném území je dominantnější lejsek bělokrký, zejména v kompetici o místa k hnízdění. Zároveň je však citlivější na nepříznivé podmínky, zejména jeho mláďata, a má i menší reprodukční úspěch v porovnání s lejsem černohlavým. To mohou být důvody, proč jsou oba druhy schopny koexistovat (Svedin et al. 2008).

Lejsek černohlavý a lejsek bělokrký jsou velmi blízce příbuzní a i jejich ekologické nároky jsou si podobné (Sætre et al. 2001). Lejscí v přírodě také celkem často hybridizují a bylo popsáno mnoho hybridů (Qvarnström et al. 2006, McCarthy 2006, Wiley et al. 2007). Hybridizace není příliš výhodná, protože hybridní samice lejsků bývají sterilní, pouze snesou vajíčka, ale nikdy nemají mláďata, a hybridní samci mají menší fitness a jsou pro samice méně přitažliví (Svedin et al. 2008). Vypadá to, že samci si samice nevybírají a páří se samicemi obou druhů. Naopak samice si pečlivě vybírají partnera a jedním z klíčových faktorů při výběru je

vybarvení peří a velikost repertoáru. Vybíravost samic vede k posílení pre-zygotické bariéry a snižuje procento vzniku hybridů. (Sætre et al. 1997). Pokud jsou samci vlastního druhu vzácní, samice si nemohou vybírat a často dochází k heterospecifickému párování (Svedin et al. 2008).

Starší samci lejska černočelého mají větší repertoár než jedinci, kteří se páří poprvé. U starších jedinců se repertoár nakonec ustálí a potom se už příliš nemění (Espmark & Lampe 1993). U těchto druhů bylo objeveno, že samci lejska černočelého často kopírují zpěvy od lejsků bělokrkých. Jedna z prvních zmínek se nachází v článku z roku 1987, kdy z 23 samic lejska černočelého zpívalo 7 smíšené zpěvy. V tomto výzkumu bylo zkoumáno i několik hybridů. Výsledky ukázaly, že všichni zkoumaní hybridi měli 69,8 % nebo více zpěvů shodných s repertoárem lejska bělokrkého a celkově se jejich zpěvy blížily spíše zpěvům lejska bělokrkého, měly pouze nižší frekvenci. Dva hybridi zpívali zpěvy pouze lejska bělokrkého (Gelter 1987).

Výzkum z roku 2004 podrobněji zkoumal repertoáry obou lejsků v allopatrických a ve dvou sympatrických populacích. Zpěvy lejska bělokrkého byly oproti lejskovi černočelému delší, pomalejší a měly vyšší frekvenci (minimální i maximální). Z 28 lejsků černočelých v sympatrických populacích zpívalo 8 jedinců i zpěvy lejska bělokrkého. Tito smíšené zpěváci byli mnohem častější ve Švédsku (6 z 8) než ve Střední Evropě (pouze 2 z 20). U nahrávek lejska bělokrkého nebyli nalezeni žádní smíšené zpěváci (Haavie et al. 2004). Opět se tedy jedná o systém, kde je mezidruhové kopírování zpěvů silně asymetrické.

Výzkum z roku 2006 byl prováděn pouze ve švédské hybridní zóně a výskyt smíšených zpěváků mezi lejsky černočelými byl vyšší – 65 %, což bude nejspíše tím, že tato hybridní zóna je novější (Qvarnström et al. 2006, Haavie et al. 2004). V této studii bylo ještě navíc zkoumáno párování jedinců. Samci lejska černočelého zpívající smíšené zpěvy měli zhruba 30% šanci na spáření se samicí lejska bělokrkého, a tím se v populaci zvýšila pravděpodobnost vzniku hybridů na 19 %, což potvrzuje, že zpěv je zde jedním z klíčových faktorů pro hybridizaci (Qvarnström et al. 2006). Pozorování, že výskyt smíšených zpěvů je méně frekventovaný ve starší části hybridní zóny, naznačuje, že smíšené zpěvy u lejsků jsou nevýhodné a postupem času selekce vede k jejich vymizení. Nevýhodnost smíšených zpěvů u lejsků může být způsobena především tím, že vedou ke smíšenému párování a vzniku hybridů, kteří jsou méně reprodukčně zdatní.

3.6. Vlhovec východní (*Sturnellamagna*) a vlhovec západní (*Sturnella neglecta*)

Vlhovec východní obývá celou východní polovinu Spojených států, dále většinu Mexika, Kubu, střední Ameriku a sever Jižní Ameriky (Cornell Lab of Ornithology). Vlhovec západní

žije téměř na celém území Spojených států kromě východního pobřeží. Dále se nachází na jihu Kanady a na severu Mexika (Cornell Lab of Ornithology). Divergence těchto druhů je odhadovaná na 2,28 milionů let (<http://www.onezoom.org>; Jetz et al. 2014).

Smíšené zpěvy byly objeveny u obou dvou druhů. Ve výzkumu z roku 1957 byl nalezen samec vlhovce západního, který ve svém zpěvu používal slabiky ze zpěvu vlhovce východního. Podařilo se mu v různých obdobích spářit jak se samicí vlastního druhu, tak se samicí vlhovce východního (*Lanyon 1957 cit. dle Helb et al. 1985). Tyto dva druhy spolu příležitostně hybridizují (McCarthy 2006). Smíšené zpěvy u tohoto druhu tedy nejspíš usnadňují mezidruhovou hybridizaci. Naopak bylo nalezeno i několik vlhovců východních, kteří zpívali jako vlhovci západní (Rohwer 1972).

Není zcela jasné, zda smíšené zpěvy přináší vlhovcům nějakou adaptivní výhodu. Přesto jsou u nich smíšené zpěvy poměrně časté a mají vliv na hybridizaci mezi druhy.

3.7. Papežík indigový (*Passerina cyanea*) a papežík lazurový (*Passerina amoena*)

Papežík indigový je rozšířen téměř v celých Spojených státech, více populací je na východní polovině země, kolonie zasahují až za severní hranici s Kanadou. Další kolonie jsou i na Karibských ostrovech, na jihu Mexika a v Guatemale a Nicaragui (Cornell Lab of Ornithology). Papežík lazurový má o něco menší areál rozšíření. Je rozšířen v západní a střední části Spojených států a opět se jeho kolonie nachází až za hranicemi s Kanadou. Kolonie jsou i na západním pobřeží Mexika a několik kolonií je roztroušeno i na Floridě a východě Spojených států (Cornell Lab of Ornithology). Tyto dva druhy se od sebe oddělily přibližně před 8,26 miliony let (<http://www.onezoom.org>; Jetz et al. 2014).

U těchto dvou druhů bylo prokázáno, že od sebe často kopírují jednotlivé fráze zpěvů. Z článku z roku 1975 vyplývá, že jen 33 % sympatrické populace se dalo jednoznačně druhově určit pomocí vzhledu (peří, váha) a zpěvu. Hybridi přesto zaujímali jen 6 – 7 % populace. Někteří samci, kteří měli peří typu papežíka lazurového, zpívali hlavně fráze papežíka indigového a naopak. Jedinci, kteří měli peří nejednoznačné – hybridní, zpívali různý počet frází od obou druhů nebo dávali přednost jednomu typu frází (Emlen et al. 1975).

K podobným výsledkům došel i výzkum prováděný v letech 1988 – 1990. V tomto výzkumu se za zpěvy smíšené považovaly takové, které obsahovaly více než jednu frázi sesterského druhu. U papežíků indigových zpívalo 15 % zkoumaných jedinců smíšené zpěvy. U papežíků lazurových bylo toto číslo ještě vyšší, 30 % papežíků lazurových zpívalo zpěvy, které obsahovaly více než jednu frázi ze zpěvu papežíků indigových (Baker & Boylan 1999).

Hybridní měli v průměru 3 fráze od papežika lazurového a 2 fráze od papežika indigového (Baker & Boylan 1999).

Samice papežiků při hledání partnera hodně dbají na vizuální vzhled partnera, jejich výběr více závisí na barvě peří než na zpěvu (Baker & Boylan 1999), takže zda je zpěv smíšený nebo ne, by nemuselo být příliš důležité z hlediska hybridizace. Hybridizace je u těchto dvou druhů přesto celkem častá (McCarthy 2006), protože se druhy mezi sebou párují, pokud není dostatek jedinců opačného pohlaví jejich vlastního druhu (Baker 1996).

3.8. Sýkora koňadra (*Parus major*) a sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*)

Sýkora koňadra hojně obývá prakticky celou Evropu kromě Ruska. V Rusku se vyskytuje několik populací na západě země a u pohoří Uralu. Sýkora modřinka obývá stejné území, ale nevyskytuje se na severu Skandinávského poloostrova (The EBCC Atlas of European breeding bird). Tyto dva druhy se od sebe oddělily přibližně před 19 miliony let (<http://www.onezoom.org>; Jetz et al. 2014). V přírodě oba druhy sýkor hybridizují. Hybridizace je u těchto dvou druhů ale spíše vzácná (McCarthy 2006).

Byly nalezeny heterospecifické zpěvy u 9 různých jedinců sýkory koňadry. Celkem šlo o 12 imitací v různých stádiích páření: během stavby hnízda, sezení na vejcích a při inkubaci. Dohromady ze všech zkoumaných samců sýkory koňadry 47 % mělo ve svém repertoáru, ve sledovaném období, alespoň jeden zpěv sýkory modřinky. Naopak u samců sýkory modřinky se nevyskytly žádné smíšené zpěváci (Gorissen et al. 2006).

U sýkory modřinky lze rozlišit dva druhy zpěvů, zpěv s trylkem a zpěv bez trylků. Zpěv bez trylků je velmi podobný zpěvům samců sýkory koňadry, zpěv s trylkou je ale velmi odlišný. Samci sýkory koňadry reagují stejně silně na zpěvy bez trylky jako na normální zpěvy sýkory koňadry, ale mnohem méně reagují na zpěvy s trylkem sýkory modřinky. Se zvyšujícím se počtem hnízdících párů sýkory koňadry se zvyšuje se počet samců sýkory modřinky, kteří zakončují své zpěvy trylkem. V prostředí s vysokou hustotou výskytu sýkor koňader mohou být sýkory modřinky vystaveny selekčnímu tlaku, aby své zpěvy odlišily, a proto se u nich objevují zpěvy zakončené trylkem (Doutrelant et al. 2000, Doutrelant & Lamrechts 2001). Samci sýkory koňadry ale napodobovali oba druhy zpěvů. V playbackových experimentech se tedy zkoumalo, zda mají heterospecifické zpěvy nějakou roli ve vnitrodruhové či mezidruhové komunikaci. Ukázalo se, že tyto smíšené zpěvy nejspíše slouží samcům sýkory koňadry pro komunikaci se sýkorou modřinkou (Gorissen et al. 2006). Sýkora koňadra je v teritoriu dominantnějším druhem, to by mohl být důvod, proč kopíruje pouze sýkora koňadra od sýkory modřinky a ne naopak (Robinson & Terborgh 1995).

3.9. Sýkora černošlavá (*Poecile atricapillus*) a sýkora karolínská (*Poecile carolinensis*)

Sýkora černošlavá a sýkora karolínská se vyskytují na území Severní Ameriky. Sýkora černošlavá obývá sever Spojených států a jih a západ Kanady. Sýkora karolínská se vyskytuje pouze na východě Spojených států. Kontaktní zóna těchto druhů tedy zahrnuje východní polovinu Severní Ameriky (Cornell Lab of Ornithology). Divergence těchto dvou druhů je odhadována na 7,3 milionů let (<http://www.onezoom.org>; Jetz et al. 2014).

Oba druhy sýkor spolu hybridizují. Hybridizace je u těchto dvou druhů celkem častá (McCarthy 2006). Při zkoumání genetických markerů u různých jedinců bylo nalezeno značné množství hybridů. Hybridizace je v této sekundární zóně až 50 %, což je číslo poměrně vysoké (Sattler et al. 2007). Pravděpodobně mezi druhy nejsou dostatečně účinné pre-zygotické a post-zygotické bariéry a častěji dochází k míšení genů obou druhů – introgresi (Haavie et al. 2004, Sattler et al. 2007). Na jednotlivých územích, kde se doposud sýkora černošlavá a sýkora karolínská zkoumaly, se liší poměr smíšených zpěvů, což je pravděpodobně způsobeno jinými ekologickými podmínkami v konkrétním místě výzkumu (Sattler et al. 2007).

Ve výzkumu prováděném v letech 1989 – 1992 (Sattler et al. 2007) bylo na území Virginie nahráno 83 jedinců, z toho 12 zpívalo smíšeně a 2 samci sýkory černošlavé a 1 samec sýkory karolínské zpívali zpěvy lišící se od základních typů zpěvů daných pro jejich druh. Na území Missouri v rámci stejného výzkumu bylo nahráváno 30 jedinců a z nich 5 opět zpívalo smíšené zpěvy a 2 samci sýkory černošlavé zpívali atypické zpěvy. Zpěvy, které byly během výzkumu nahrány, byly porovnávány se základními variantami zpěvů, které jsou typické pro konkrétní druh. Zajímavé je, že sýkora černošlavá má pouze jednu základní variantu zpěvu, ale sýkora karolínská jich má sedm. Při výzkumu navíc byly nalezeny čtyři typy zpěvů, které nebyly typické ani pro jeden z druhů.

V daném výzkumu byli zahrnuti i hybridi, takže není překvapivé, že největší podíl smíšených zpěváků byl mezi nimi. Z 12 hybridů bylo 10 smíšených zpěváků, u nekřížených jedinců bylo 19 smíšených zpěváků z celkového počtu 35 samců. V tomto případě tedy mezidruhovú hybridizace jednoznačně přispívá ke vzniku smíšených zpěvů. Otázkou opět je, zda má smíšený zpěv nějaký adaptivní význam či ne. U tohoto systému se zatím výzkumem na toto téma nikdo nezabýval.

4. Asymetrie smíšených zpěvů – výskyt a možné příčiny

U blízce příbuzných druhů je nápadné, že kopírování zpěvů je často asymetrické. U druhů, kde jsou smíšené zpěvy alespoň lokálně relativně časté (> u 10 % jedinců) zpěvy kopíruje pouze anebo většinou jen jeden ze sesterských druhů (Tabulka 1). Zde je výčet těchto druhů.

slavík tmavý × slavík obecný

lejsek černohlavý × lejsek bělokrký

papežík indigový × papežík lazurový

sýkora koňadra × sýkora modřinka

sýkora černohlavá × sýkora karolínská

V této kapitole bych se ráda věnovala možným důvodům této asymetrie. Proto uvádím výčet hypotéz, které by mohly asymetrii v kopírování zpěvů u blízce příbuzných druhů vysvětlit.

Sociální dominance

Přejímat zpěv blízce příbuzného druhu může být výhodné pro obhajobu teritoria před samci blízce příbuzných druhů, kteří mají podobné ekologické nároky (Harcus 1977). Pokud se však druhy liší dominancí, je takové heterospecifické kopírování zpěvů výhodné zejména pro sociálně dominantní druh, nikoli však pro sociálně submisivní druh, který by v mezidruhových střetech pravděpodobně prohrál (Robinson & Terborgh 1995).

Příkladem by mohla být sýkora koňadra a sýkora modřinka. Tyto dva druhy mají velmi podobnou potravu a vybírají si i podobná hnízdiště. Ve výzkumu v Anglii byla zkoumána kompetice těchto dvou druhů. Sýkora koňadra byla v kompetici o hnízdní budky lepší než sýkora modřinka. Rozdílem je, že sýkora koňadra využívá k hnízdění budky téměř výlučně, sýkora modřinka také preferuje budky, ale při jejich nedostatku asi 15 % párů využívá přirozená hnízdní místa (dutiny stromů apod.). Pokud nejsou místa k hnízdění limitující a je jich dostatek pro oba druhy, vede si populačně lépe sýkora modřinka, což je způsobeno i tím, že má menší teritoria a proto jich je na jedné ploše více. To může být nevýhodné, jakmile se teritoria obou druhů překrývají, což se stává na místech, kde je od obou druhů hodně jedinců (Minot & Perrins 1986).

Dalším případem kompetice může být slavík tmavý se slavíkem obecným. Slavík tmavý v sympatrii kopíruje ve velké míře zpěvy slavíka obecného, navíc je také o něco větší než slavík obecný a zdá se, že je i kompetičně silnější. Při playbackových experimentech se ukázalo,

že slavík obecný reaguje mnohem silněji na jiného slavíka obecného, ale slavík tmavý reaguje stejně silně na slavíka obecného jako na svůj vlastní druh (Reif et al. 2015 in press).

Smíšené zpěvy by mohly tuto situaci řešit a pomoci sýkorám koňadrám i slavíkům tmavým pomoci svá teritoria lépe vymezit proti menším soupeřům.

Pohlavní výběr

Asymetrii v kopírování heterospecifických zpěvů může vysvětlit i pohlavní výběr. Pokud samičky jednoho druhu, nikoli však druhého, preferují bohatší zpěvy (Catchpole & Slater 2008), či dokonce zpěv cizího druhu před vlastním, může docházet ke kopírování přednostně v jednom směru. Preference cizího zpěvu by byla z evolučního hlediska pro samičky nevýhodná, ale není vyloučené, že tato preference může vzniknout omylem, například pokud mladé samičky po vylíhnutí slyší častěji zpěv cizího druhu.

Doba přiletu

U některých pěvců dochází k učení zpěvů v prvním roce po přiletu ze zimoviště na hnízdiště (Kroodsma & Konishi 1991). Pokud se druhy liší načasováním doby přiletu, může se stát, že do oblasti sympatrie nejdříve dorazí jeden druh a teprve potom druhý. V takovém případě se mladí samci prvního druhu učí pouze zpěvy svého vlastního druhu, kdežto samci druhu, který přilétá později, se střetávají alespoň zpočátku více se zpěvy cizího druhu a mohou se ho tak snadněji naučit. To by mohlo mít vliv například u slavíků, protože slavík tmavý přilétá do oblasti sympatrie v Polsku později než slavík obecný.

Doba líhnutí mlád'at

Pokud se u jednoho druhu líhnou mlád'ata dříve, zatímco druhý druh je teprve ve fázi namlouvání, mohou mlád'ata slyšet více zpívat druh příbuzný než svůj vlastní, a to se může projevit i v jejich vlastním repertoáru, případně v preferencích samic. Tuto asymetrii by mohl posílit i fakt, že někteří pěvci přestanou zpívat, jakmile se spáří a usednou na hnízdo (Catchpole & Slater 2008).

Stanoviště, velikost teritoria a početní převaha

Asymetrii ve zpěvech by mohla vysvětlit i odlišná stanoviště obou druhů. Pokud jeden z druhů preferuje vyvýšená otevřená prostranství, kde se lépe šíří zvuk do okolí, je větší pravděpodobnost, že jeho zpěvy uslyší i cizí mlád'ata a mohou si jeho zpěv splést a naučit se jej (Boughman 2002). Navíc pokud jeden z druhů preferuje velká teritoria a druhý spíše menší, bude jeden druh zastoupen v dané oblasti více, a tím může být větší pravděpodobnost, že se mlád'ata

setkají s cizím zpěvem, který mohou špatně interpretovat jako zpěv svého druhu. Početní převaha jednoho druhu tedy může být jedním z důvodů asymetrie (Helb et al. 1985).

Rozdílné schopnosti učení

Asymetrii v kopírování zpěvů může vysvětlit i rozdílná schopnost učení mezi druhy (*Thielcke 1972 cit. dle Helb et al. 1985). Pokud se jeden z druhů snadněji učí cizí zpěvy než jiný, může to také vysvětlit, proč cizí zpěv kopíruje pouze nebo převážně jeden druh.

Hybridizace

V případě, že jsou smíšené zpěvy, nebo alespoň tendence zpívat smíšené zpěvy, podmíněny geneticky a vznikají v důsledku hybridizace, může asymetrický genový tok v oblasti sympatrie také vysvětlit, proč se smíšené zpěvy vyskytují přednostně u jednoho druhu.

Je patrná korelace mezi hybridizací a kopírováním zpěvů u různých druhů. Není ale jasné, zda jsou zpěvy více kopírovány kvůli časté hybridizaci nebo zda druhy častěji hybridizují kvůli imitaci zpěvů (Willis et al. 2014).

Tabulka 1- Dokumentované případy smíšených zpěvů

Kopírující druh (Imitátor)	Kopírovaný druh (Vzor)	Četnost výskytu smíšených zpěvů (n = počet testovaných jedinců)	Reference	Divergence druhů (v milionech let) (Jetz et al. 2014)	Známa hybridizace mezi druhy v přírodě	Přibližná frekvence hybridizace (McCarthy 2006)
<i>Certhia familiaris</i> Šoupálek dlouhoprstý	<i>C. brachydactyla</i> Šoupálek krátkoprstý	Vzácné, ale až okolo 50 % v některých malých populacích	*Thielcke 1972	6,98	ANO	vzácně
<i>C. brachydactyla</i> Šoupálek krátkoprstý	<i>C. familiaris</i> Šoupálek dlouhoprstý	1 případ 7 případů	*Chappuis 1976 Clausen, Toft 1988			
<i>Acrocephalus scirpaceus</i> Rákosník obecný	<i>A. palustris</i> Rákosník zpěvný	0,5 % (n = 400)	Lemaire 1977 Otterbeck et al. 2013	25 (3,8 Arbabi et al. 2014)	ANO	vzácně
<i>Sylvia atricapilla</i> Pěnice černohlavá	<i>S. hortensis</i> Pěnice mistrovská	1 případ	*Bergmann, Weiss 1976	17,5	-	-
<i>S. communis</i> Pěnice hnědokřídlá	<i>S. atricapilla</i> Pěnice černohlavá	1 případ	*Köpke 1970	17,5	ANO	vzácně
<i>Phylloscopus collybita</i> Budníček menší <i>Ph. trochilus</i> Budníček větší	<i>Ph. trochilus</i> Budníček větší <i>Ph. collybita</i> Budníček menší	1 případ 3 případy 0,1 - 0,5 % 1 případ	*Bergmann 1973 *Haensel, Lippert 1976 *Gwinner, Dorka 1965 *Schubert 1969 Helb 1985	5,56	ANO	příležitostně
<i>Regulus regulus</i> Králíček obecný <i>R. ignicapillus</i> Králíček ohnivý	<i>R. ignicapillus</i> Králíček ohnivý <i>R. regulus</i> Králíček obecný		Becker 1977	29,6	ANO	vzácně
<i>Luscinia luscinia</i> Slavík tmavý <i>L. megarhynchos</i> Slavík obecný	<i>L. megarhynchos</i> Slavík obecný <i>L. luscinia</i> Slavík tmavý	28 % (n = 239) 44 % 56 % 8 z 9 případů 1 případ (z několika stovek)	*Lille, Moritz 1986, Sorjonen 1986, Becker 2007, Vokurková et al. 2013 *Lille, Moritz 1986	2,85 (1,8 Storchová et al. 2010)	ANO	příležitostně
<i>Ficedula hypoleuca</i> Lejsek černohlavý	<i>F. albicollis</i> Lejsek bělokrký	(n = 131) 65 %	Gelter 1987, Haavie et al. 2004, Qvarnström et al. 2006	1,71 (0,5 Backström et al. 2013)	ANO	celkem často
<i>Emberiza citrinella</i> Strnad obecný	<i>E. cirrus</i> Strnad cvrčivý	2 případy	*Kreutzer 1979	4,76	-	-

Kopírující druh (Imitátor)	Kopírovaný druh (Vzor)	Četnost výskytu smíšených zpěvů (n = počet testovaných jedinců)	Reference	Divergence druhů (v milionech let) (Jetz et al. 2014)	Známa hybridizace mezi druhy v přírodě	Přibližná frekvence hybridizace (McCarthy 2006)
<i>Sturnella neglecta</i> Vlhovec západní	<i>S. magna</i> Vlhovec východní		*Lanyon 1957; Sziij 1966	2,28	ANO	příležitostně
<i>Pipilo fuscus fuscus</i> , <i>Melozona fusca</i> Pipilo šedozelený	<i>Pipilo albicollis</i> , <i>Melozona albicollis</i> Pipilo bělohrdlý	1 případ	Marshall 1964	2,71	-	-
<i>Spizella pusilla</i> Strnádka růzovozobá	<i>S. passerina</i> Strnádka vrbcovitá	2 případy	Short 1966; Borror 1968	3,98	-	-
<i>Passerina cyanea</i> Papežik indigový	<i>P. amoena</i> Papežik lazurový	Mnoho případů	Emlen et al. 1975, Baker, Boylan 1999	8,26	ANO	celkem často
<i>Parus major</i> Sýkora koňadra	<i>Cyanistes(Parus) caeruleus</i> Sýkora modřinka	47 %	Gorissen et al. 2006	19	ANO	vzácně
<i>Poecile atricapillus</i> Sýkora černohlavá <i>P. carolinensis</i> Sýkora karolínská	<i>Poecile carolinensis</i> Sýkora karolínská <i>P. atricapillus</i> Sýkora černohlavá	20 % (n = 83)	Sattler et al. 2007	7,31	ANO	celkem často
<i>Locustella fluviialis</i> Cvrčilka říční	<i>L. naevia</i> Cvrčilka zelená	1 případ	Polakowski et al. 2013	9,05	-	-

5. Závěr

Zpěv je velmi důležitým nástrojem komunikace mezi jedinci vlastního druhu, ale v určité míře i cizích druhů. Zpěv u ptáků je obvykle velmi druhově specifický a pomáhá proto vymezit prezygotickou reprodukční bariéru. Vznik smíšených zpěvů proto může mít velký význam pro konkrétní populaci i pro celý druh, protože smíšené zpěvy mohou ovlivnit mezidruhovou hybridizaci. Přesto je mezidruhové kopírování zpěvů u ptáků poměrně častým jevem, vyskytuje se až u 20 % pěvců (Dobkin 1979, Baylis 1982). Důvodů, proč smíšené zpěvy vznikají, je nejspíše více a pravděpodobně se liší u různých druhů.

Četnost výskytu smíšených zpěvů se velmi liší. Například u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) ze 400 jedinců bylo jen 0,5 % smíšených zpěváků, zatímco u šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) se smíšené zpěvy v některých populacích vyskytují až u 50 % samců. Liší se i míra kopírování zpěvů, některé druhy, například rákosník zpěvný, imitují několik různých druhů. Jiné, jako slavík tmavý, pouze jeden blízce příbuzný druh. Při bližším zkoumání konkrétních příkladů se navíc ukázalo, že u blízce příbuzných druhů je kopírování zpěvů často asymetrické. Obvykle kopíruje pouze jeden z obou druhů. Pokud kopírují oba druhy, pak jeden z nich pouze vzácně (1 případ smíšeného zpěváka na několik set jedinců). Bohužel u většiny druhů zatím nebylo dostatečně prozkoumáno, proč zpěvy kopírují a jaké důsledky to má pro populaci.

Na smíšené zpěvy u blízce příbuzných druhů se tradičně pohlíželo jako na důsledek chybného učení od heterospecifických jedinců. To může nastat zejména při početní převaze cizího druhu v sekundární kontaktní zóně (Helb et al. 1985). Na učení ale mohou mít vliv i jiné faktory, například stres (Kelley et al. 2008), které mohou zvýšit pravděpodobnost vzniku smíšených zpěvů. Ukazuje se, že roli ve vzniku smíšených zpěvů může hrát také mezidruhová hybridizace, a to zejména pokud je zpěv geneticky podmíněn, nebo pokud by byla ovlivněna geneticky podmíněná tendence učit se zpěv vlastního druhu (to je však u oscines ještě neprobádaná otázka). Protože smíšené zpěvy mohou usnadňovat hybridizaci, byly často považovány za časově přechodný, evolučně nevýhodný jev, ke kterému dochází v sekundárních kontaktních zónách (Haavie et al. 2004). Nověji se však začínají objevovat názory, že alespoň v některých případech by smíšené zpěvy mohly jedincům přinášet nějakou výhodu (Vokurková et al. 2013). U slavíka tmavého (Reif et al. 2015 in press) a sýkory koňadry (Gorissen et al. 2006) např. bylo zjištěno, že smíšený zpěv pravděpodobně pomáhá vymezit teritorium i proti blízce příbuzným heterospecifickým jedincům, a tím snížit míru mezidruhové kompetice. V některých případech se zdá, že by vznik smíšených zpěvů mohl podporovat pohlavní výběr.

V případě, že samičky preferují samce s velkými repertoáry (Catchpole & Slater 2008), může kopírování zpěvů samcům pomáhat repertoár obohatit. Pro samce může být navíc výhodné přilákat samičku cizího druhu, pokud je nedostatek samic jeho vlastního druhu.

V rámci mé budoucí diplomové práce bych ráda studovala mechanismy a ekologické a evoluční důsledky mezidruhového kopírování zpěvů v sekundární kontaktní zóně slavíka tmavého a slavíka obecného. V sympatrii je tento jev velmi častý; většina jedinců slavíka tmavého kopíruje zpěvy slavíka obecného. Pilotní experimenty ukázaly, že toto kopírování může usnadnit vymezení teritoria mezi druhy (Reif et al. 2015 in press). Zatím se však neví nic o tom, jak smíšené zpěvy ovlivňují preference samic v hybridní zóně a do jaké míry mohou usnadňovat hybridizaci. Zjistit, zda samice slavíků obecných a tmavých upřednostňují samce s čistým zpěvem vlastního druhu nebo dávají přednost smíšeným zpěvákům, bude hlavním cílem mé diplomové práce.

6. Seznam literatury

(*sekundární citace)

- Arbabi T., Gonzalez J., Wink M. (2004):** Mitochondrial evidence for genetic diversity and low phylogeographic differentiation in the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* (Aves: *Acrocephalidae*), *Organisms Diversity & Evolution* 14, 409–417
- Atkin K., Townsed A.D., Pyman G.A., Swaine C.M., Davis P. (1965):** Some comments on the problems of separating Reed and Marsh Warblers, *British Birds* 58, 181–188
- Backström N., Saetre G. P., Ellegren H. (2013):** Inferring the demographic history of European *Ficedula* flycatcher populations, *BMC Evolutionary Biology* 13:2. doi: 10.1186/1471-2148-13-2
- Baker M. C. (1996):** Female buntings from hybridizing populations prefer conspecific males, *Wilson Bulletin* 108, 771–775
- Baker M. C., Boylan J. T. (1999):** Singing behavior, mating associations and reproductive success in a population of hybridizing Lazuli and Indigo Buntings, *Condor* 101, 493–504
- Baylis J. R. (1982):** Avian vocal mimicry: its function and evolution, *Acoustic Communication in Birds* 2, Academic Press, New York, 51–83
- Becker J. (2007):** About Nightingales (*Luscinia megarhynchos*), Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and their hybrids – further results of an investigation via bird ringing in the Frankfurt (Oder) area. *Vogelwarte* 45, 15–26 [in German with English summary]
- Beecher M. D., Brenowitz E.A. (2005):** Functional aspects of song learning in songbirds, *Trends in Ecology and Evolution* 20, 143–149
- Birkhead T. R., Buchanan K. L., Devoogd T. J., Pellatt E. J., Sze'kely T., Catchpole C. K. (1997):** Song, sperm quality and testes asymmetry in the sedge warbler, *Animal Behaviour* 53, 965–971
- Borrer D. J. (1968):** Unusual songs in passerine birds, *The Ohio Journal of Science* 68, 129–138
- Boughman J. W. (2002):** How sensory drive can promote speciation, *Trends in Ecology & Evolution* 17, 571–577
- Buchanan K. L., Catchpole C. K. (1997):** Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality, *Proceedings of Royal Society London, Series B* 264, 521–526
- Catchpole C. K. (1980):** Sexual selection and evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*, *Behaviour* 74, 149–166
- Catchpole C. K., Slater P. J. B. (2008):** Bird song, biological themes and variations, Second Edition, *Cambridge University Press*, 335 stran
- *Catchpole C. K., Slater P. J. B. (2008):** Bird song, biological themes and variations, Second Edition, *Cambridge University Press*, 335 stran: **Slater P. J. B., Ince S. A. (1979):** Cultural evolution in chaffinch song, *Behaviour* 71, 146–166
- Clausen P., Toft S. (1988):** Mixed singers and imitation singers among Short-toed Treecreepers, *British Birds* 81, 496–503
- * Clausen P., Toft S. (1988):** Mixed singers and imitation singers among Short-toed Treecreepers, *British Birds* 81, 496–503: **Dybbro T. (1978):** Oversigt over Danmarks Fugle, *Dansk Ornitologisk Forening*, Copenhagen
- *Clausen P., Toft S. (1988):** Mixed singers and imitation singers among Short-toed Treecreepers, *British Birds* 81, 496–503: **Clausen P., Madsen J. (1986):** Forekomsten af Korttået Træløber *Certhia brachydactyla* i Danmark, *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 80, 9–16
- *Clausen P., Toft S. (1988):** Mixed singers and imitation singers among Short-toed Treecreepers, *British Birds* 81, 496–503: **Thielcke G. (1984):** Gesangslernen bei Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*), *Die Vogelwarte* 32, 282–297

- Cody M. L. (1969):** Convergent characteristics in sympatric species: A possible relation to interspecific competition and aggression, *Condor* 71, 222-239
- Cosens S. E., Sealy S. G. (1986):** Age-related variation in song repertoire size and repertoire sharing of yellow warblers, *Canadian Journal Zoology* 64, 1926-1929
- Cramp S., Perrins C. M. (1994):** The Birds of the Western Palearctic, *Oxford University Press*, Oxford
- Cramp S. (ed.) (2000):** The Birds of the Western Palearctic, Concise Edition and CD-ROM Set, *Oxford University Press*, Oxford
- Crudass J., Devlin T. R. E. (1965):** The problems of separating Reed and Marsh Warblers, *British Birds* 58, 473-478
- Dalziell A. H., Welbergen J. A., Igc B., Magrath R. D. (2014):** Avian vocal mimicry: a unified conceptual framework, *Biological Reviews* 90, 643-668
- Dobkin D. S. (1979):** Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 50, 348-363.
- Doutrelant C., Leitaó A., Otter K., Lambrechts M. M. (2000):** Effect of blue tit song syntax on great tit territorial responsiveness-an experimental test of the character shift hypothesis, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 119-124
- Doutrelant C., Lambrechts M. M. (2001):** Macrogeographic variation in song \pm a test of competition and habitat effects in blue tits, *Ethology* 107, 533-544
- Dowsett-Lemaire F. (1979):** Imitative range of the song of the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds, *Ibis* 121, 453-468
- Emlen S. T., Rising J. D., Thompson W. L. (1975):** A behavioral and morphological study of sympatry in the indigo and lazuli buntings of the Great Plains, *Wilson Bulletin* 87, 145-179
- Espmark Y. O., Lampe H. M. (1993):** Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons, *Bioacoustics* 5, 33-65
- Garamszegi L. Z., Eens M., Pavlova D. Z., Aviles J., Moller A. P. (2007):** A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines, *Behavioral Ecology* 18, 1001-1009
- Gelter H. P. (1987):** Song differences between the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, the Collared Flycatcher *F. albicollis*, and their hybrids, *Ornis Scandinavica* 18, 205-215
- Gil D. (1997):** Increased response of the Short-Toed Treecreeper *Certhia brachydactyla* in sympatry to the playback of the song of the Common Treecreeper *C. familiaris*, *Ethology* 103, 632-641
- Gil D., Cobb J. L. S., Slater P. J. B. (2001):** Song characteristics are age dependent in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*, *Animal Behaviour* 62, 689-695
- Goodale E., Kotagama S. W. (2006):** Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 273, 875-880
- Gorissen L., Gorissen M., Eens M. (2006):** Heterospecific song matching in two closely related songbirds (*Parus major* and *P. caeruleus*): great tits match blue tits but not vice versa, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60, 260-269
- Grant P. R. (1972):** Convergent and divergent character displacement, *Biological Journal of the Linnean Society* 4, 39-68.
- Grant P. R., Grant B. R. (1992):** Hybridization of bird species, *Science* 256, 193-197
- Greig-Smith P. W. (1982):** Seasonal patterns of song production by male stonechats *Saxicolatorquata*, *Ornis Scandinavica* 13, 225-231
- Haavie J., Borge T., Bures S, Garamszegi L. Z., Lampe H. M., Moreno J., Qvarnstrom A., Torok J., Saetre G. P. (2004):** Flycatcher song in allopatry and sympatry - convergence, divergence and reinforcement, *Journal of Evolutionary Biology* 17, 227-237
- Hamao S., Eda-Fujiwara H. (2004):** Vocal mimicry by the black-browed reed warbler *Acrocephalus bistrigiceps*: objective identification of mimetic sounds, *Ibis* 146, 61-68

- Hansen P. (1979):** Vocal learning: Its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution, *Animal Behaviour* 27, 1270-1271
- Harcus J. L. (1977):** Functions of mimicry in vocal behavior of the chorister robin, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 44, 178-193
- Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Becker P. H. (1977):** Verhalten auf Lautäußerungen der Zwillingsart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*), *Journal of Ornithology* 118, 233-260
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Bergmann H. H. (1973):** Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*), Ein Beitrag zum problem angeborener und erworbener Gesangsmerkmale, *Journal of Ornithology* 114, 317-338
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Bergmann H. H., Weiss J. (1976):** Die Gesangsmerkmale einer Mischsänger-Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla* [L.]) und ihres artfremden Vorbildes, der Orpheusgrasmücke (*S. hortensis hortensis* [Gm.]), *Bonner Zoologische Beiträge* 27, 53-66
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Gwinner E., Dorka V. (1965):** Beobachtungen an Zilpzalp-Fitis-Mischsängern, *Vogelwelt* 86, 146-151
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Haensel J. and Lippert W. (1976):** Weidenlaubsänger, *Phylloscopus collybita* (Vieill.), mit Gesangsanteilen des Fitis, *Phylloscopus trochilus* (L.), *Beiträge zur Vogelkunde* 22, 26-37
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Köpke G. (1970):** Beobachtungen an einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*), *Ornithologische Mitteilungen* 22, 146-149
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Kreutzer M. (1979):** Etude du chant chez le Bruant Zizi (*Emberiza cirius*). Le repertoire, caractéristiques et distribution, *Behaviour* 71, 291-321
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Lanyon W. E. (1957):** The comparative biology of the meadowlarks (*Sturnella*) in Wisconsin, *Nuttall Ornithological Club* 1, 1-67
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Lille R., Moritz V. (1986):** Beziehungen zwischen Nachtigall und Sprosser (*Luscinia megarhynchos* Brehm, *L. luscinia* L.) bei sympatrischem Vorkommen in Norddeutschland, *Journal für ornithologie*
- * **Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Schubert M. (1969):** Untersuchung über die akustischen Parameter von Zilpzalp-Fitis-Mischgesängen, *Beiträge zur Vogelkunde* 14, 354-368

- ***Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H., Conrads K. (1985):** Mixed singing in European songbirds: A review, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69, 27-41: **Thielcke G. (1972):** Waldbaumlauffer (*Certhia familiaris*) ahmen artfremdes Signal nach und reagieren darauf, *Journal für ornithologie* 113, 287-296 [with english summary]
- Hindmarsh A. M. (1984):** Vocal mimicry in starlings, *Behaviour* 90, 302-324.
- Howard R. D. (1974):** Influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*), *Evolution* 28, 428-438
- Immelmann K. (1979):** Genetical constraints on early learning: a perspective from sexual imprinting in birds and other species, *Theoretical Advances in Behavior Genetics*, 121-136
- Ireson G.M., Moule G. W. H., Crudass J., Devlin T. R. E. (1965):** The problems of separating Reed and Marsh Warblers, *British Birds* 58, 473-478
- Jetz W., Thomas G. H., Joy J. B., Hartmann K., Redding D., Mooers A. O. (2014):** Distribution and conservation of global evolutionary distinctness in birds, *Current Biology* 24, 1-12
- Jůzlová Z., Riegert J. (2012):** Vocal mimicry in the song of the icterine warbler, *Hippolais icterina* (Sylviidae, Passeriformes), *Folia Zoologica* 61, 17-24
- Kelley L. A., Coe R. L., Madden J. R., Healy S. D. (2008):** Vocal mimicry in songbirds, *Animal Behaviour* 76, 521-528
- Kiefer S., Spiess A., Kipper S., Mundry R., Sommer Ch., Hultsch H., Todt D. (2006):** First-year Common Nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males, *Ethology* 112, 1217-1224
- Kirschel A. N. G., Blumstein D. T., Smith T. B. (2009)** Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds, *PNAS* 106, 8256-8261
- Kroodsma D. E., Byers B. E. (1991):** The Function(s) of bird song, *American Zoologist* 31, 318-328
- Kroodsma D. E., Houlihan P. W., Fallon P. A., Wells J. A. (1997):** Song development by grey catbirds, *Animal Behaviour* 54, 457-464.
- Kroodsma D. E., Konishi M. (1991):** A suboscine bird (Eastern Phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback, *Animal Behaviour* 42, 477-487
- Kverek P., Storchová R., Reif J., Nachman M. W. (2008):** Occurrence of a hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in the Czech Republic confirmed by genetic analysis, *Sylvia* 44, 17-26
- Leitner S., Nicholson J., Leisler B., DeVogdt T. J., Catchpole C. K. (2002):** Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler, *Proceedings of Royal Society London, Series B* 269, 2519-2524
- Lemaire F. (1977):** Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*), *Behaviour* 63, 215-240
- ***Lemaire F. (1977):** Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*), *Behaviour* 63, 215-240:
- Chappuis C. (1976):** Quelques données acoustiques sur les grimpeaux du bassin parisien et de l'ouest de la France, *L'Oiseau R.F.O.* 46, 195-199
- Lille R. (1988):** Species-specific song and mixed singing of nightingale and thrush nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*), *Journal für ornithologie* 129, 133-159 [in German with English summary]
- Marler P., Slabbekoorn H. (2004):** Nature's music: the science of birdsong, *Elsevier Academic Press*, 387 stran
- Marshall J. T. Jr. (1964):** Voice in communication and relationships among brown towhees, *Condor* 66, 345-366
- McCarthy E. M. (2006):** Handbook of avian hybrids of the world, *Oxford University Press*

- Minot E. O., Perrins C. M. (1986):** Interspecific interference competition-nest sites for Blue and Great Tits, *Journal of Animal Ecology* 55, 331-350
- Mountjoy D. J., Lemon R. E. (1995):** Extended song learning in wild European starlings, *Animal Behaviour* 49, 357-366
- Mountjoy D. J., Lemon R. E. (1996):** Female choice for complex song in the European starlings: a field experiment, *Behavioural Ecology and Sociobiology* 38, 65-71
- Nowicki S., Peters S., Podos J. (1998):** Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds, *American Zoologist* 38, 179-190
- Nowicki S., Searcy W. A. (2005):** Song and mate choice in birds: How the development of behaviour helps us understand function, *The Auk* 122, 1-14
- Oatley T. B. (1969):** The functions of vocal imitation by African cossyphas, *Ostrich* 40, 85-89
- Otterbeck A., Dale S., Lindén A., Marthinsen G. (2013):** A male Reed Warbler and Marsh Warbler hybrid *Acrocephalus scirpaceus* × *A. palustris* in Norway documented with molecular methods, *Ornis Norvegica* 36, 6-13
- Polakowski M., Broniszewska M., Jankowiak Ł., Cofta T. (2013):** Hybridisation or vocal mimicry? A case of a mixed singing River Warbler *Locustella fluviatilis* in eastern Poland, *Turkish Journal of Zoology* 37, 246-248
- Qvarnström A., Haavie J., Pärt T., Sæther S. A., Eriksson D. & Pärt T. (2006):** Song similarity predicts hybridization in flycatchers, *Journal of Evolutionary Biology* 19, 1202-1209
- Randler C. (2002):** Avian hybridization, mixed pairing and female choice, *Animal Behaviour* 63, 103-119
- Rechten C. (1978):** Interspecific mimicry in birdsong: does the Beau Geste hypothesis apply?, *Animal Behaviour* 26, 305-306.
- Reifová R., Reif J., Antczak M., Nachman M.W. (2011a):** Ecological character displacement in the face of gene flow: Evidence from two species of nightingales, *BMC Evolutionary Biology* 11, 138
- Reifová R., Kverek P., Reif J. (2011b):** The first record of a hybrid female between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature, *Journal of Ornithology* 152, 1063-1068
- Reif J., Jiran M., Reifová R., Vokurková J., Dolata P., Petrusek A., Petrusková T. (2015 in press):** Interspecific territoriality in two songbird species: potential role of song convergence in male aggressive interactions, *Animal Behaviour*
- Ríos-Chelén A. A., Salaberria C., Barbosa I., Macías Garcia C., Gil D. (2012):** The learning advantage: bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn, *Journal of Evolutionary Biology* 25, 2171-2180
- Robinson F. N. (1974):** The function of vocal mimicry in some avian displays, *Emu* 74, 9-10
- Robinson S.K., Terborgh J. (1995):** Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds, *Journal of Animal Ecology* 64, 1-11
- Rohwer S.A. (1972):** A multivariate assessment of interbreeding between the meadowlarks, *Sturnella*, *Systematic Zoology* 21, 313-338
- Sætre G.P., Borge T., Lindell J., Moum T., Primmer C.R., Sheldon B.C., Haavie J., Johnsen A., Ellegren H. (2001):** Speciation, introgressive hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers, *Molecular Ecology* 10, 737-749
- Sætre G.P., Moum T., Bures S., Kral M., Adamjan M., Moreno J. (1997):** A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation, *Nature* 387, 589-592
- Sattler G. D., Sawaya P., Braun M. J. (2007):** An assessment of song admixture as an indicator of hybridization in Blackcapped Chickadees (*Poecile atricapillus*) and Carolina Chickadees (*Poecile carolinensis*), *Faculty Publications and Presentations*, Paper 34

- Secondi J., Bretagnolles V., Copagnon C., Faivre B. (2003):** Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines, *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 507-517
- Short L. L. Jr. (1966):** Field sparrow sings chipping sparrow song, *The Auk* 83, 665
- Short L. L., Horne J. F. M. (2001):** Toucans, Barbets and Honeyguides, *Oxford University Press*, Oxford
- Soha J. A., Marler P. (2000):** A species-specific acoustic cue for selective song learning in the white-crowned sparrow, *Animal Behaviour* 60, 297-306
- Sorjonen J. (1986):** Mixed singing and interspecific territoriality - consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe, *Ornis Scandinavica* 17, 53-67
- Storchová R., Reif J., Nachman M. W. (2010):** Female heterogamety and speciation: Reduced introgression of the Z chromosome between two species of nightingales, *Evolution* 64, 456-471
- Svedin N., Wiley C., Veen T., Gustafsson L., Qvarnström A. (2008):** Natural and sexual selection against hybrid flycatchers, *Proceedings of Royal Society London, Series B* 275, 735-744
- Szjij L. J. (1966):** Hybridization and the nature of the isolating mechanism in sympatric populations of meadowlarks (*Sturnella*) in Ontario, *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 6, 677-690
- Tobias J. A., Seddon N. (2009):** Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection, *Evolution* 63, 3168-3189
- Veermand P. A. (1994):** Batesian acoustic mimicry by the regent honeyeater *Xanthomyza phrygia*, *Australian Bird Watcher* 15, 250-259
- Vokurková J., Petrusková T., Reifová R., Kozman A., Mořkovský L., Kipper S., Weiss M., Reif J., Dolata P.T., Petrusek A. (2013):** The causes and evolutionary consequences of mixed singing in two hybridizing songbird species (*Luscinia* spp.), *PLoS ONE* 8, e60172, doi: 10.1371/journal.pone.0060172
- Wiley C., Fogelberg N., Saether S. A., Veen T., Svedin N., Vogel Kehlenbeck J., Qvarnström A. (2007):** Direct benefits and costs for hybridizing *Ficedula* flycatchers, *Journal of Evolutionary Biology* 20, 854-864
- Willis P. M., Symula R. E., Lovette I. J. (2014):** Ecology, song similarity and phylogeny predict natural hybridization in an avian family, *Evolutionary Ecology* 28, 299-322
- Wirtz P. (1999):** Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice, *Animal Behaviour* 58, 1-12

Elektronické zdroje

The EBCC Atlas of European breeding bird distribution and abundance

<http://s1.sovon.nl/ebcc/ea/>

Teritoria evropských druhů: The Cornell Lab of Ornithology

<http://ebird.org/ebird/map/>

Ptačí stromy a doba divergence druhů

<http://www.onezoom.org/>; <http://birdtree.org/>

Jetz W., Thomas G. H., Joy J. B., Hartmann K., Redding D., Mooers A. O. (2014):

Distribution and conservation of global evolutionary distinctness in birds, *Current Biology* 24, 1-12

Databáze ptačích hybridů

<http://www.bird-hybrids.com>