

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie



Bc. Anna Kinštová

**EXPERIMENTÁLNÍ OVĚŘOVÁNÍ FUNKCE TYPŮ A
CHARAKTERISTICKÝCH STRUKTUR ZPĚVU LINDUŠKY LESNÍ**

Testing of functions of song types and specific structures of tree pipit song

Diplomová práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2014

PROHLÁŠENÍ:

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

V Praze, 12. 08. 2014

Anna Kinštová

PODĚKOVÁNÍ:

Největší poděkování patří mé školitelce Tereze Petruskové za její odborné konzultace, ochotu, cenné rady a komentáře. Dále taktéž dvěma studentům, Juanu Mula Lagunovi a Adriánu Cortezónovi, kteří mi během svého studia v ČR v rámci studijního programu Erasmus pomohli zejména zanalyzovat velké množství dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat za odborné konzultace Adamu Petruskovi, který po poradě se Stano Pekárem, určil nejvhodnější statistickou metodu (konkrétně GEE).

Zároveň bych chtěla na tomto místě poděkovat i svým rodičům za jejich finanční podporu po celou dobu mého studia.

Tento výzkum byl podporován GA ČR, číslo projektu P505/11/P572.

Abstrakt

Mezi základní funkce zpěvu patří snaha samce přilákat samici a naopak zastrašit jiné samce. Předpokládá se tedy, že zpěv nese informaci o kvalitě či motivaci zpívajícího jedince. Takovým nosičem mohou být produkčně náročné trylky, což jsou rychle se po sobě opakující slabiky. Náš modelový druh, linduška lesní, *Anthus trivialis*, má ve svém repertoáru dva základní typy rychlých trylků, „I“ a „M“. Tempa těchto trylků se mezi samci výrazně liší, a proto by právě tyto struktury ve zpěvu mohly sloužit jako ukazatele kvality u tohoto druhu. Proto jsme pomocí playbackových experimentů testovali hypotézu, že rychlé trylky signalizují agresivní motivaci a zároveň, že slouží jako ukazatele kvality samce.

Na lokalitě Brdy jsme v roce 2012 testovali samce na oba typy rychlých trylků, ti odpovídali na playbacky pouze pomocí „I-trylků“ nezávisle na typu přehrávaného playbacku. V porovnání se spontánním zpěvem, samci zvýšili počet zpěvů obsahující tento trylek a zrychlili jej. Navíc jsme zjistili, že samci, kteří mají rychlejší (kvalitnější) „I-trylky“ si lépe udrželi svoje teritorium. Z toho plyne domněnka, že „I-trylky“ signalizují agresivitu samce. Druhý typ trylku „M“, byl překvapivě po stimulaci vniknutí jiného samce do teritoria méně používán. V následujících dvou sezónách jsme na této lokalitě testovali samce na 3 typy nahrávek obsahujících „M-trylky“ o různé kvalitě. Cílem bylo zjistit, zda se bude lišit odpověď samců v závislosti na kvalitě playbacku, a sledali jsme, že samci pravděpodobně nepřizpůsobují svoji odpověď kvalitě přehrávaného „M-playbacku“. Oproti předešlé sezóně jsme navíc postřehli snížení počtu zpěvů obsahujících „I-trylky“ po stimulaci playbackem. Jelikož některé výsledky naznačují, že „M-trylky“ jsou produkčně náročnějším typem trylku, domnívám se, že by mohly sloužit jako ukazatele kvality, avšak určené zejména samicím.

Dále jsme pokusovali samce lindušky na lokalitách Krkonoše a Oblík, kde byli testováni na pomalé nebo rychlé „I-trylky“. Na těchto lokalitách samci navzdory předpokladům nezrychlili trylky jako odpověď na playback. Avšak samci, kterým byly přehrány playbacky s vyšším tempem trylků, měli větší tendence zpomalit trylky, ale zároveň reagovali dříve a věnovali pokusům delší pozornost. Domnívám se, že díky dialektové variabilitě námi použité „I-trylky“ nejsou vhodným prostředkem k testování agresivity na těchto dvou lokalitách.

klíčová slova: kvalita samce, přednes zpěvu, playbackové pokusy, teritoriální chování

Abstract

Bird song is usually considered to have two primary functions; attract females and repels males. Hence, song features can be an indicator of male quality or aggressive motivation. It has been suggested that one of those features could be in the form of a trill - physically demanding structures. Two types of trill has been found in tree pipit, *Anthus trivialis*, „I“ and „M“ trills. Trill rates significantly differ among males in this species therefore we assume that repetitive syllable production may indicate male quality. Firstly, we tested if both types of trills are used in aggressive context using playback experiments. Only “I” trills were sung by males in response to playback, regardless of the type of trill involved in playback. Moreover, males increased the frequency of the singing of that trill as an immediate response to playback, and also increased the trill rate in comparison with spontaneous songs. In addition males who sung faster “I” trills were able to maintain the territory. We conclude “I” trills may carry information about the signaller’s aggressiveness. Surprisingly, production of “M” trills decreased after the simulated territorial intrusion.

Secondly, we tested hypotheses that males modify their response according to the intruders' quality therefore we used playbacks containing three types of “M” differed in trill rate. Our results did not support this hypothesis. Nevertheless we suppose “M” trills indicate a male’s quality but more directed towards females as further data suggested that these trills are more physically demanding. In contrast to our previous findings males sang less songs containing “I” trills after being stimulated.

Thirdly, we hypothesize that males modify their response according to the quality of the “I” trills. Thus, we performed experiments at two further localities, Krkonoše and Oblík. Males were tested by “I” trills differing in trill rates. On the contrary to our previous results males did not increase their trill rates. Nevertheless males tended to respond more quickly to high-quality playbacks. Furthermore, those males inclined to decrease trill rate and pay attention longer to playback recordings. I assume we underestimated variability among localities and trills we used were unknown to tested males.

Key words: male quality, song performance, playback experiments, territorial behaviour

Obsah

1. ÚVOD.....	6
<i>Hlasové projevy pěvců a jejich kategorizace</i>	8
<i>Struktury a typy zpěvů jako signály kvality a agresivity</i>	10
<i>Cíle práce</i>	14
2. METODIKA.....	15
<i>Modelový druh a lokality</i>	15
<i>Nahrávání zpěvů a analýza trylků</i>	18
<i>Příprava a průběh playbackových pokusů</i>	20
<i>Analýza hlavních komponent</i>	23
<i>Statistická analýza dat</i>	24
3. VÝSLEDKY.....	27
<i>Typy trylků lindušky lesní</i>	27
<i>Charakteristika trylků a jejich variabilita</i>	28
<i>Porovnání intenzity trylků</i>	32
<i>Playbackové pokusy</i>	33
4. DISKUZE	43
5. ZÁVĚR	48
6. SEZNAM LITERATURY	49
7. PŘÍLOHY	56

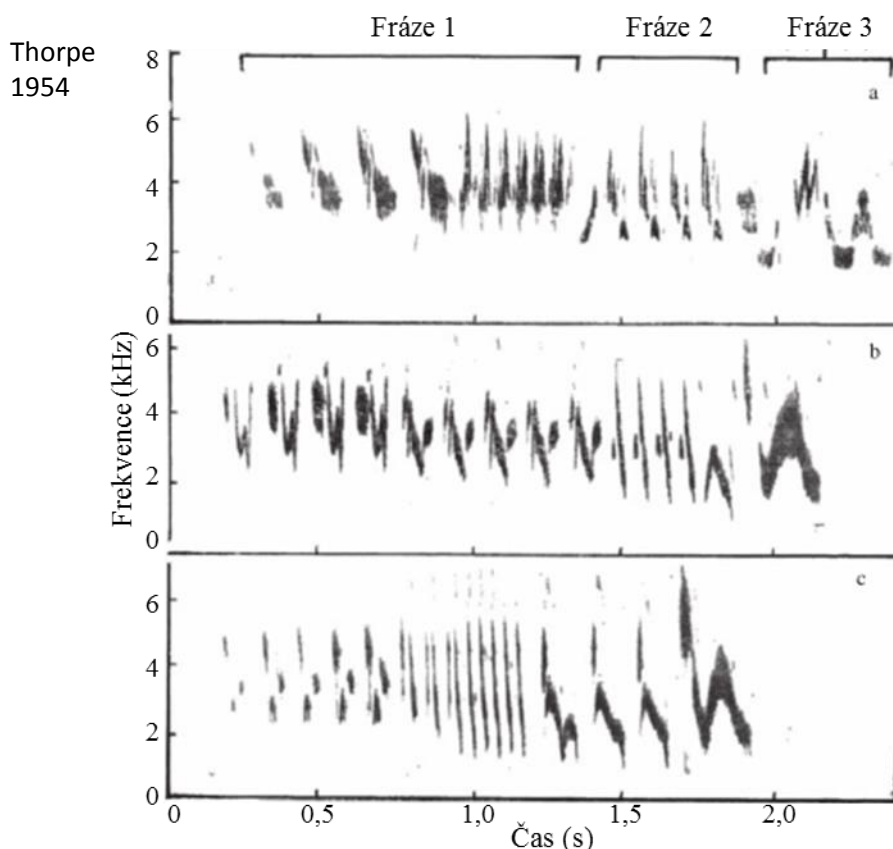
1. Úvod

Již od pradávna jsou lidé fascinováni přírodou, která nás obklopuje na každém kroku. Jedním z takových výrazných jevů je i ptačí zpěv, který zaujal nejednoho umělce, zejména hudební skladatele. Mezi ty nejznámější určitě patří i francouzský skladatel a ornitolog Olivier Messiaen, který dokázal zhudebnit ranní chorus pěvců ve svém díle „Le réveil des oiseaux“ (Messiaen 1955) nebo třeba i jen zpěv pěnkav (obrázek 1).

Nicméně zpěv upoutal nejen umělce, ale i přírodovědce. V počátcích zájmu o ptačí zpěv však nebylo možné jej zkoumat jiným způsobem než pomocí vlastního sluchu, proto se objevila snaha zpěv nějakým způsobem zaznamenat, například pro snadnější určování jednotlivých druhů. K tomuto účelu dodnes slouží slovní přepisy (obrázek 1), popsané buď pomocí jednoduchých slabik, jako je tomu například u budníčka menšího, *Phylloscopus collybita*: „cilp-calp“ (Černý & Drchal 1990), nebo mohou mít podobu celých vět jako například u strnada obecného, *Emberiza citrinella*: „Jak to sluníčko pěkně svítí“ (Procházka 2011). Takové transkripce zpěvu, převážně pomocí hlásek, byly zpočátku používány i pro vědecké účely (např. Garstang 1922, podle Marler & Slabbekoorn 2004; Miller 1941).

S následným rozvojem techniky, respektive s vynálezem zvukového spektrografu kolem roku 1950, bylo konečně umožněno zkoumat ptačí zpěv objektivně. Pomocí spektrografu byla zprostředkována vizualizace zvuku, která umožnila mnohem detailnější výzkum zpěvu. První, kdo pro tyto účely využil zvukový spektrograf (obrázek 1), byl Thorpe již v roce 1954 (Thorpe 1954).

Garstang 1922	Phrase 1a Chip chip chip chip	Phrase 1b Tell-tell-tell-tell	Phrase 2 Cherry-erry-erry-erry	Phrase 3a-3b Tissy-che-wee-ooo
------------------	----------------------------------	----------------------------------	-----------------------------------	-----------------------------------



Obrázek 1: Tři způsoby vyjádření zpěvu pěnkav Garstang (1922) a Messiaen (1944, podle Johnson 1975) a Thorpe (1954), převzato z Marler & Slabbekoorn (2004)

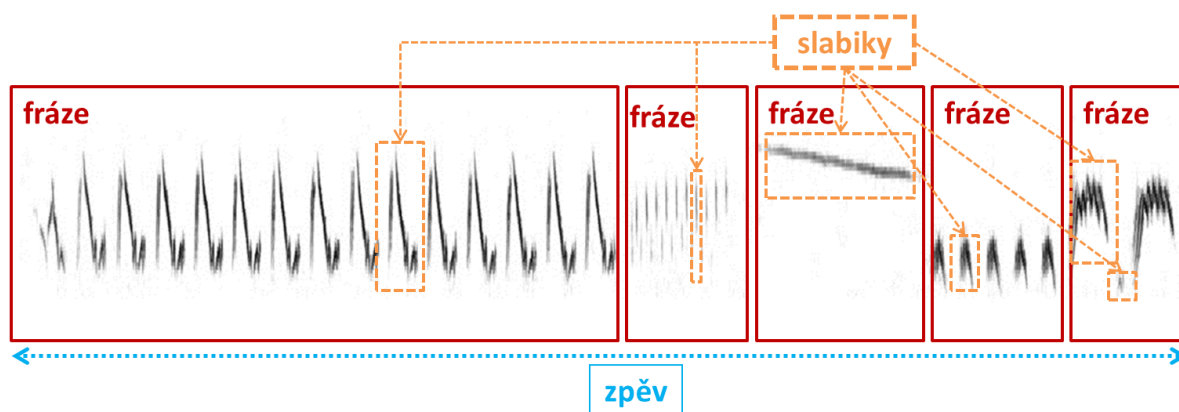
Díky neustále narůstajícímu rozvoji moderních technologií je bioakustický výzkum dnes mnohem snazší. Moderní přístroje usnadňují preciznější práci v terénu a dostupné bioakustické softwary umožňují detailnější analýzy i manipulace s nahranými zpěvy. Mezi nejpopulárnější bioakustické softwary bezpochyby patří např. Avisoft (Specht 2011), Raven (Bioacoustics Research Program 2011) či XBAT (Figuroa 2007).

Navzdory tomu, že se bioakustikou zabývá čím dál více vědců a počet vydaných článků nadále rapidně vzrůstá, stále zůstává řada otázek zabývajících se detailním způsobem komunikace pěvců stále nezodpovězena.

Hlasové projevy pěvců a jejich kategorizace

Existuje několik možných způsobů komunikace, při níž jsou využívány tzv. signály. Mezi nejčastěji užívané signály u pěvců bezpochyby patří vizuální a vokální signály. Vizuální mají oproti vokálním několik nevýhod, například při nižší viditelnosti mohou být těžce detekovatelné (Catchpole & Slater 2008). Oproti tomu hlasové projevy mohou být srozumitelné i za těchto podmínek. Ptačí vokalizace může být rozdělena do dvou základních skupin na zpěvy a volání (Catchpole & Slater 2008).

Zpěv bývá většinou delší a složitější a skládá se z několika jasně oddělitelných úseků. Tyto části mají ve vědecké literatuře různá pojmenování, terminologie však není pevně stanovená. Já jsem si osvojila asi nejčastěji používané názvosloví, podle něhož se základní stavební jednotky ptačího zpěvu označují jako elementy, ve starší literatuře bývají velmi často označovány jako noty. Složením elementů vznikají slabiky, které mohou být tvořeny pouze jedním elementem, v tomto případě se jedná o jednoduché slabiky, nebo mohou být tvořeny několika elementy, tedy mít komplexní strukturu. Z řady po sobě se opakujících stejných slabik je tvořena fráze a spojením frází vznikne zpěv (obrázek 2). Oproti zpěvu bývají volání obvykle kratší, jednoslabičná a vyskytují se u obou pohlaví v průběhu celého roku. Volání bývají vrozená (Marler & Slabbekoorn 2004) a jsou zpravidla uplatňována v určitých kontextech, například jako varování před nebezpečím, volání o pomoc či žadonění mláďat (Marler & Slabbekoorn 2004).



Obrázek 2: Sonogram zpěvu lindušky lesní, *Anthus trivialis*, upraveno podle Kinštové (2012)

Na rozdíl od volání, zpěv může být vrozený i naučený a krom toho, že je druhově specifický, má především dvě základní funkce, teritoriální (obsazení a obrana teritoria) a zároveň hraje i důležitou roli při lákání partnera (např. Mountjoy & Lemon 1991; Marler & Slabbekoorn 2004; Catchpole & Slater 2008). V mírném pásu zpívají většinou jen samci, a to pouze v poměrně krátkém období rozmnožování (Catchpole & Slater 2008).

Většina pěvců má více forem jejich typicky druhového zpěvu. Soubor všech těchto variant zpěvu jednoho jedince se nazývá repertoár. „Song type“ repertoár neboli repertoár typů zpěvu je součtem různých typů jednotlivých zpěvů jedince, přičemž za jeden typ zpěvu je považován pouze takový zpěv, kde se vyskytuje stejná kombinace slabik (Searcy 1982, Searcy 1992). U některých druhů je výhodnější určovat tzv. slabikový repertoár, jenž je souborem všech typů slabik samce (Catchpole 1980; Leitner & Catchpole 2004). Tyto slabiky mohou být rekombinovány tak, že samci produkují hodně odlišných typů zpěvu. Slabikový repertoár se převážně používá u druhů s jednodušší strukturou zpěvu, či u druhů se středně složitým zpěvem, jako je tomu například u lindušky lesní, *Anthus trivialis*, (Petrušková et al. 2010) anebo u těch, kde typy zpěvu nelze odlišit, ku příkladu u spojitých zpěvů skřivana polního, *Alauda arvensis*, (Briefer et al. 2010). Oproti tomu u jiných druhů s komplikovaným zpěvem může být produkce nových druhů slabik téměř neomezená, například u slavíka obecného, *Luscinia megarhynchos*, (Kipper et al. 2004). V takových případech je výhodnější počítat s repertoárem typů zpěvů. Repertoár tedy může být dvojího typu, repertoár typů zpěvu nebo slabikový.

Struktury a typy zpěvů jako signály kvality a agresivity

Signály kvality

Existuje mnoho prací, jež dávají do souvislosti velikost repertoáru a reprodukční úspěch potažmo kvalitu samce (shrnuto v Kinštová 2012). Nicméně právě v řadě novějších studií se ukazuje, že u některých druhů jsou pravděpodobnějším ukazatelem samčích kvalit spíše různé struktury zpěvu (např. Byers 2007; Botero et al. 2009; de Kort et al. 2009b) či dokonce charakteristické typy zpěvu. Konkrétní typy zpěvu mohou samcům sloužit například při lákání samic, jako tomu je u lesňáčka žlutotemenného, *Dendroica pensylvanica*, (Byers 1996) nebo u střízlíka páskovaného, *Thryothorus pleurostictus*, (Trillo & Vehrencamp 2005). Právě individuální rozdíly v přednesu takovýchto charakteristických zpěvů nebo struktur by mohly tudíž sloužit jako signál, jenž by mohl nést informaci o kvalitách jednotlivých samců (Appleby & Redpath 1997; Weiss et al. 2012). Samice by pak po páření s takovým jedincem mohla získat nějaké přímé i nepřímé výhody jako například kvalitnější teritorium, staršího a zkušenějšího samce nebo samce, který se lépe dokáže postarat o svoje potomstvo (viz Kinštová 2012). Řada novějších studií však ukazuje, že i samci posuzují podle konkrétních charakteristik zpěvu kvalitu a sílu soupeře, respektive zpívajícího samce (de Kort et al. 2009a; DuBois et al. 2011). Typickým často uváděným a všeobecně přijatým příkladem mohou být nízkofrekvenční elementy obsažené v repertoáru samců s dobrou kondicí nebo s větší velikostí těla (Morton 1977). Proto by tyto elementy o nízké frekvenci mohly sloužit jako signály kvality určené samicím (Appleby & Redpath 1997; Galeotti 1998) a zároveň i samcům, kdy by v sobě mohly nést například informaci o schopnosti bojovat v přímém střetu (Galeotti et al. 1997; Galeotti 1998). Ostatní samci mohou tímto způsobem předem zhodnotit potencionálního soupeře a případně se vyvarovat střetu, v němž by zřejmě neuspěli (Marler & Slabbekoorn 2004). Samci tedy snadněji obhájí svá teritoria a samice tak zároveň pozná samce s kvalitním teritoriem, například s dostatkem potravních zdrojů, což jí může pomoci při výchově potomků atd. (Catchpole & Slater 2008).

Existuje několik publikací o konkrétních strukturách ptačího zpěvu, které jsou obzvláště preferované samicemi (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998; Ballentine et al. 2004). Později byly takové charakteristiky označeny jako „sexy slabiky“ (Leitner et al. 2001; Leitner & Catchpole 2002, 2004) či „sexy fráze“ (Pasteau et al. 2009), což jsou struktury ve zpěvu, které by měly být velmi náročné na produkci. Proto je samice pravděpodobně používají jako relevantní a spolehlivý zdroj informací o kvalitách samce při jejich výběru (Vallet et al. 1998; Leitner & Catchpole 2002; Drăgănoiu et al. 2002).

Takovými produkčně náročnými strukturami ve zpěvu jsou ku příkladu i trylky, tvořené rychle se po sobě opakujícími slabikami (Marler & Slabbekoorn 2004). Právě kvůli své produkční náročnosti by u druhů, u nichž se tyto struktury vyskytují, mohly sloužit jako spolehlivé ukazatele kvality (DuBois et al. 2009). Tyto závěry byly učiněny na základě zjištění, že produkce trylků je omezená a byl nalezen „trade off“ mezi tím, jak rychle může jedinec opakovat jednotlivé slabiky trylku (tempo trylku, „trill rate“, resp. počet trylků za čas) a frekvenčním rozsahem, kterého může dosáhnout každá slabika („frequency bandwidth“), přičemž ve většině pokusů bylo prokázáno, že frekvenční rozsah klesá spolu s rostoucí rychlostí trylku (Podos 1997; Drăgănoiu et al. 2002; Ballentine et al. 2004; Illes et al. 2006; minimálně v jednom případě prokázán růst frekvenčního rozsahu viz DuBois et al. 2009). Rychlejší trylky navíc vyžadují náročné a přesné koordinace pohybu vokálního traktu a proudění vzduchu (Westneat et al. 1993; Podos 1996; Hoese et al. 2000). Nicméně nejnovější studie (Zollinger et al. 2012) ukazuje, že při nahrávání v terénu prakticky nelze spolehlivě a kvalitně zaznamenat zpěv tak, aby bylo možné měřit přesně frekvenční rozsah slabik. Z tohoto důvodu je vhodnější, pokud nemáme dokonale ošetřený záznam intenzity zvuku, měřit pouze rychlost trylku. Toto navrhli již Cardoso et al. (2007b), podle nichž by rychlost trylku sama o sobě mohla být důležitým signálem u některých druhů ptáků. Toto tvrzení následně ověřili u zvonohlíka zahradního, *Serinus serinus*, (Cardoso et al. 2007a) nebo u strnadce zimního, *Junco hyemalis*, (Cardoso et al. 2007b).

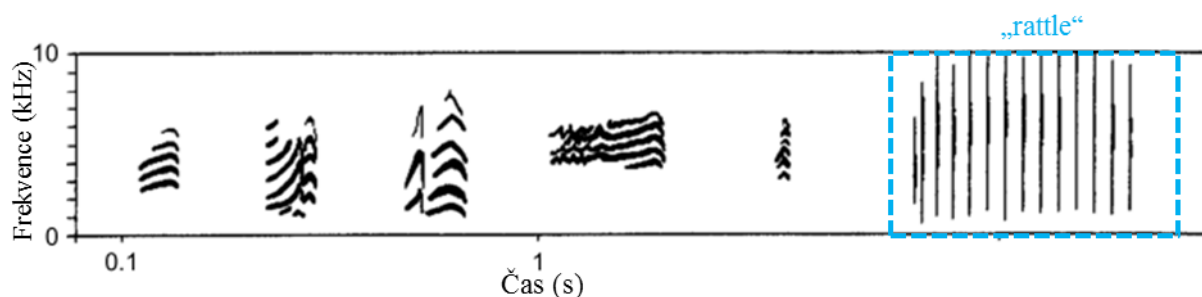
Již u několika druhů pěvců bylo testováno, zdali způsob přednesu trylku nemůže samicím sloužit jako signál vypovídající o kvalitě samce, kdy by si samice měly přednostně vybírat samce s lepším přednesem trylku. Toto bylo potvrzeno například u kanára divokého, *Serinus canaria*, (Vallet & Kreutzer 1995; Vallet et al. 1998; Drăgănoiu et al. 2002) či strnadce mokřadního, *Melospiza georgiana*, (Ballentine et al. 2004). První studie zabývající se trylkou se tedy zaměřily převážně na reakci samic. Nicméně novější studie se začaly zabývat právě i tím, jestli samci také nepoužívají různé způsoby přednesu trylku při své komunikaci s jinými samci, přičemž by samci na jejich základě měli být taktéž schopni stanovit kvalitu (např. Illes et al. 2006; DuBois et al. 2009).

Signály agresivity

Variabilita v přednesu určitých charakteristik ve zpěvu nemusí vždy být dána pouze do souvislosti s kvalitou zpívajícího jedince, ale tytéž struktury mohou rovněž sloužit i jako signál samčí krátkodobé motivace, respektive agresivity čili ochoty bojovat (Searcy & Beecher 2009).

Určité charakteristiky zpěvu mohou být pravděpodobně užity i při agresivních střetech mezi samci (Illes et al. 2006; DuBois et al. 2009; Linhart et al. 2013). Užití konkrétních typů zpěvu při agresivních interakcích bylo prokázáno u budníčka většího, *Phylloscopus trochilus*, (Järvi et al. 1980) nebo u lesnáčka ostrovního, *Dendroica adelaidae*, (Staicer 1996). Dále toto bylo zjištěno například na již výše zmíněném lesnáčkovi žlutotemenném (Byers 1996), u nějž konkrétní typy zpěvu vyjadřovaly ochotu bojovat s jiným samcem. V takových případech se však jedná pouze o jedinečné typy zpěvu v repertoáru jednoho druhu, častěji je však agresivní vyladění jedinců zakódováno ve způsobu produkce zpěvů. Konkrétně se v takovýchto případech může jednat o tiché zpěvy (Searcy et al. 2006; Searcy & Nowicki 2006; Ballentine et al. 2008) nebo případy, kdy dochází ke kopírování zpěvu soupeře (Krebs et al. 1981; Trillo & Vehrencamp 2005; Vehrencamp et al. 2007; Searcy & Beecher 2009) nebo k tzv. „overlapping“ čili přezpívávání (Todt & Naguib 2000; Mennill & Ratcliffe 2004; Naguib & Kipper 2006; Fitzsimmons et al. 2008). Všechny tyto tři způsoby produkce zpěvu jsou u pěvců považovány za agresivní.

Taktéž i určité struktury ve zpěvu mohou sloužit jako indikátory agresivní motivace samce. Například vlaštovka obecná, *Hirundo rustica*, má ve svém repertoáru obsaženou slabiku zvanou „rattle“ (obrázek 3), jež slouží jako signál intenzivnější míry agrese. Čím byla produkce těchto slabik delší, tím byla vyšší i míra agrese (Galeotti et al. 1997).



Obrázek 3: Sonogram zpěvu vlaštovky obecné, převzato (Galeotti et al. 1997)

Slabika „rattle“ je strukturálně velmi podobná trylkům, což nasvědčuje tomu, že i trylky by mohly sloužit jako signály agresivní motivace (Illes et al. 2006; Schmidt et al. 2008; DuBois et al. 2009), tedy ochoty samce bojovat. Toto bylo zkoumáno, pravděpodobně

poprvé, již u střízlíka páskovaného (Illes et al. 2006), kdy samcům bylo umožněno vybrat si při playbackových experimentech s dvěma reproduktory mezi stimuly s rychlejším a pomalejším trylkem. Samci střízlíka se prvně přiblížili k reproduktorům s rychlejšími trylkami, což podle autorů znamená, že samci považovali rychlejší trylky za mnohem výhružnější signály než pomalejší trylky.

Dále byly reakce na trylky experimentálně testovány u vlhovce červenokřídleho, *Agelias phoeniceus*, (Cramer & Price 2007), kdy každému samci byly přehrávány stimuly s vyšší (blízko produkčního limitu) a nižší kvalitou při playbackových pokusech uskutečněných v rozestupu přinejmenším dvou dní. Testovaní samci reagovali odlišně na různé kvality trylky, avšak jejich reakce byla silnější při přehrávání playbackových nahrávek obsahujících méně kvalitní typy trylků.

Zrychlení trylky v agresivním kontextu bylo zaznamenáno i při playbackových pokusech u strnadce mokřadního (DuBois et al. 2009), avšak poměrně překvapivě bylo zjištěno, že s rostoucí rychlostí trylky roste i frekvenční rozsah.

Ve své diplomové práci jsem se zabývala výzkumem zpěvu lindušky lesní. Samci lindušky mají ve svém repertoáru dva typy rychlých trylků, námi označené jako „I-trylky“ a „M-trylky“ (viz Mula Laguna 2012). Na základě výzkumů trylků u jiných druhů se domníváme, že trylky lindušek jsou taktéž náročné na produkci, a proto by zdatnější a kvalitnější samci měli být schopni je přednést lépe, tedy rychleji (s vyšším tempem trylky). Linduška lesní se tedy zdá být ideálním druhem, na němž bychom mohli testovat, zdali by variabilita v přednesu trylků u jednotlivých samců mohla sloužit samicím a ostatním samcům jako indikátory kvality či motivace zpívajícího jedince.

Cíle práce

Cílem této práce bylo ověřit na našem modelovém druhu následující hypotézy:

Hypotéza č. 1: *Jednotliví samci se liší v přednesu obou typů rychlých trylků, tj. v rychlosti tempa trylku.*

Právě tato variabilita v tempu trylků by mohla sloužit jako ukazatel kvality.

Hypotéza č. 2: *„M-trylky“ jsou produkčně náročnější nežli „I-trylky“.*

„M-trylky“ jsou tišší nežli zbytek zpěvu, zatímco „I-trylky“ jsou stejně hlasité, přičemž produkčně náročnější struktury bývají produkovány o nižší amplitudě (např. Christie et al. 2004; Cardoso & Mota 2009).

Hypotéza č. 3: *Samci s rychlejšími trylkami budou úspěšnější při samčích interakcích.*

Toto však nejsme schopni při terénní práci kontrolovat přímo, proto jsme zaznamenávali schopnost samců udržet si svoje teritorium.

Hypotéza č. 4: *Oba typy trylků jsou ukazateli agresivní motivace samce.*

Předpokládali jsme, že samci budou reagovat na určitý typ trylku stejným typem trylku. Přičemž na jeho základě budou schopni odhadnout motivaci zpívajícího jedince, například „M-trylky“ by mohly vyjadřovat vyšší stupeň hrozby.

Hypotéza č. 6: *Oba typy trylků jsou ukazateli kvality.*

Předpokládali jsme, že samci budou schopni na základě kvality trylku stanovit kvalitu soupeře.

Hypotéza č. 7: *Samci reagují více na kvalitnější typ trylku (rychlejší).*

Samci odpovídají silněji na kvalitnější produkované trylky, jež považují za potencionálně vyšší hrozbu (Marler & Slabbekoorn 2004).

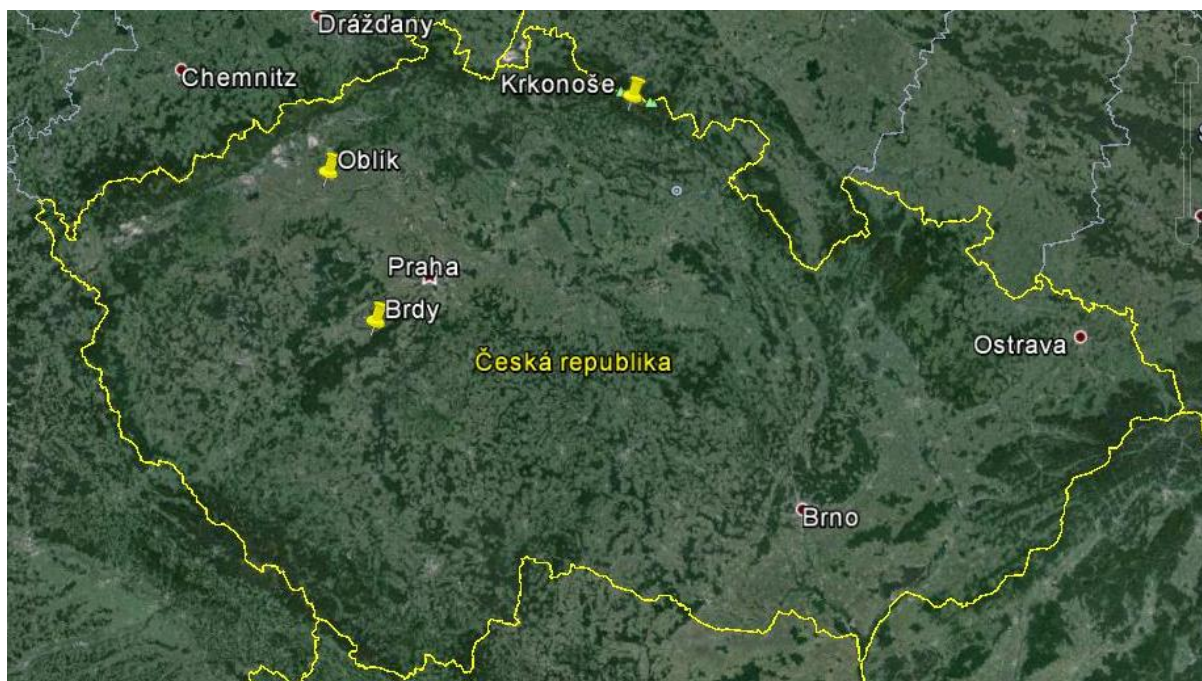
2. Metodika

Modelový druh a lokality

Linduška lesní (obrázek 4) je malý pěvec z čeledi konipasovitých (Motacillidae). Tvar těla je charakteristický pro konipasovité, štíhlé tělo s dlouhým ocasem a špičatým zobákem dorůstá délky kolem 14-16 cm. Jedná se o krypticky zbarvený druh bez pohlavního dimorfismu hnízdící na zemi. V České republice je tento druh hojný v místech s vhodnými habitaty, jimiž jsou například světlé lesy a zejména jejich okraje, paseky či otevřené krajiny s rozptýlenými stromy a keři (Svensson et al. 2009). Protože je linduška poměrně plachá, nejjednodušším způsobem, jak ji nalézt a rozpoznat je podle jejího druhově typického zpěvu, který by se dal popsat slovním přepisem například takto: „cit-cit-cit-cit ča-ča-ča-ča srrrrrrrrrrrrrrr síí-e tvet-tvet-tvet-tvet siva síva sííva sííhva ča-ča-ča, přičemž se pořadí jednotlivých slabik může měnit (Svensson et al. 2009). Linduška lesní obvykle používá dva typy zpěvů, zpěv z posedu, kdy je většinou usazená na vrcholcích stromů či jiných vyvýšených stanovištích, a charakteristický zpěv v letu (Petrušková et al. 2008).



Obrázek 4: Linduška lesní (foto T. Petrušková)



Obrázek 5: Umístění tří lokalit

Výzkum probíhal na třech lokalitách (obrázek 5). Naše hlavní lokalita, „Brdy“ (obrázek 6), je umístěná ve Středočeském kraji v České republice na okraji kopcovité oblasti zvané Brdské hřebeny (49°84' N, 14°10' E) na rozloze asi 2300 x 800 m v mírně svažitém terénu (370-440 m n. m.). Jedná se o hranici lesa spolu s loukami, přerušeny jen řídkými remízky tvořenými stromy a keři. Právě na rozhraní lesa a louky či podél remízků, si samci nejčastěji zakládali svá teritoria, avšak občas se některý usídlil i na pasece v lese. První samci přilétali na tuto lokalitu zhruba v polovině dubna, většina počátkem května a poslední se objevovali až v červnu. Proto byla data sbírána v období rozmnožování, tedy od poloviny dubna do začátku července po dobu čtyř let (2011-2014), přičemž samotné pokusy, jež byly hlavní náplní mé práce, probíhaly v letech 2012-2014. Lokalita byla kontrolována alespoň jednou týdně, během května a první poloviny června častěji. Pro snadnější identifikaci byli jednotliví samci na lokalitě odchyceni a okroužkováni, přičemž na jednu nohu byl vždy umístěn hliníkový kroužek s kódem Národního muzea v Praze a na druhou byly nasazeny dva barevné kroužky, jejichž unikátní barevná kombinace byla zaznamenána. V průběhu jednotlivých kontrol jsme se snažili při nahrávání zpěvu odečíst pomocí dalekohledu i barevnou dvojkombinaci. Při odchycích jsme rovněž zaznamenali i hmotnost, délku křídla a délku tarsu odchyceného samce. Odchyty samců probíhaly pomocí sítí a přehrávání zpěvu samců nahraných v roce 2010. Samci byli odchytáváni až po otestování, aby se zamezilo negativní zkušenosti spojené s přehráváním playbacků a s chycením do sítě (Linhart et al. 2012). Při odchycích i pokusech byl používán reproduktor Mipro MA-202.



Obrázek 6: Lokalita „Brdy“

Samci z dalších dvou lokalit, „Oblík“ a „Krkonoše“, byli nahráváni v průběhu několika dnů již v roce 2012.

Lokalita „Oblík“ (50.4°N; 13.8°E; 0,65 km²; 360–509 m n. m.) je umístěna v Chráněné krajinné oblasti České středohoří ve velmi rozmanité krajině, zahrnující například pastviny s řídkými keři, opuštěný sad, step atd. Zde byly playbackové experimenty provedeny v první polovině května 2013 a 2014.

V první polovině června 2013 byli rovněž otestováni samci na poslední, třetí, lokalitě „Krkonoše“ (50.7°N, 15.6°E; 1090–1350 m n. m.), kde hnízdní sezóna začíná později. Ta je umístěna v Krkonošském národním parku a nachází se poblíž Klínových bud a jejich přilehlého okolí. Tato oblast je převážně lesnatá, nicméně lindušky se zde vyskytují na okrajích lesa a pasekách či na loukách s osamělými stromy.

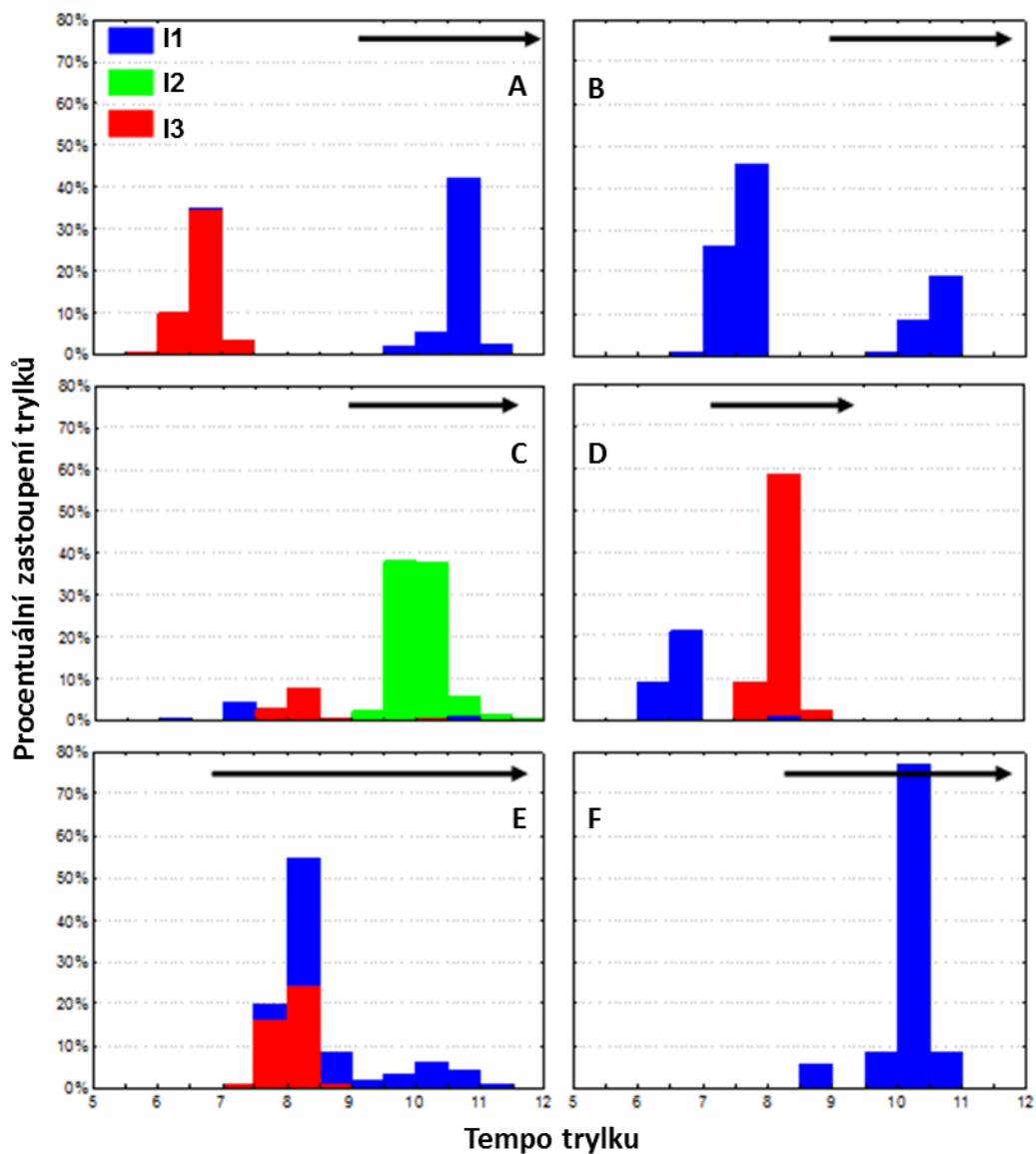
Nahrávání zpěvů a analýza trylků

Jednotlivé samce jsme rozpoznávali na základě barevné kombinace kroužků či pomocí jejich individuálního repertoáru, v němž se jednotliví samci liší (Pišvejcová 2014). U těchto samců jsme navíc zaznamenávali jejich umístění na lokalitě a rozdělili jsme je na samce se stabilními teritorii, kteří si udrželi svoje teritorium v průběhu celé hnízdní sezóny (čili v průběhu jejich výskytu na lokalitě), a samce bez teritorií, kteří v průběhu svého výskytu na lokalitě několikrát změnili umístění svého teritoria. Dále jsme taktéž zaznamenávali chování, jež by mohlo naznačovat, že samec je již spárován se samicí či již má vyvedená mláďata.

Zpěvy samců byly průběžně během sezóny nahrávány, do formátu WAV, pomocí rekordéru Marantz PMD 660 či 661 a směrového mikrofonu Sennheiser ME 67 a analyzovány pomocí softwaru Avisoft SASLab Pro (Specht 2011) s nastavením: FFT-length 512, Frame 100%, Hamming window, Temporal Overlap 87.5%. S tímto nastavením jsme měřili délky rychlých trylků „M“ a „I“, a to tak, že jsme vždy měřili od začátku první slabiky po začátek poslední slabiky v trylku. Pro stanovení délky poslední slabiky jsme navíc změřili i její konec. Z těchto údajů jsme vypočítali rychlost či tempo trylku pomocí vzorce (Illes et al. 2006): $(\text{počet slabik} - 1) / (\text{délka trylku} - \text{délka poslední slabiky})$. Jak jsem již uvedla výše, přesné měření frekvenčního rozsahu jednotlivých slabik v trylku je v terénu prakticky nemožné kvůli rozdílným kvalitám nahrávek (Zollinger et al. 2012), proto jsme frekvenční rozsah trylků neměřili. Do analýz byly zahrnuty pouze trylky s nejméně 7 slabikami, to proto, abychom se vyvarovali zkreslujícím hodnotám naměřeným u trylků s menším počtem slabik, jejichž tempo je logicky rychlejší, a mohli jsme objektivně porovnat rozdíly mezi samci.

Již bylo vysvětleno, že samci lindušky mají ve svém repertoáru často více typů „I-trylků“, které jsou navzájem zaměnitelné. Navíc tempa trylků jednotlivých samců mohou mít bimodální či multimodální rozložení (viz obrázek 7), protože jednotlivé trylky se mohou velmi různit svým tempem (Mula Laguna 2012; Cortezón Rivas 2014). Rozhodli jsme se, že do analýz zahrneme pouze nejrychlejší kategorie tempa trylků, protože se domníváme, že právě ta nejrychlejší kategorie by měla být nejvíce relevantní jako ukazatel kvality či by se měla nejvíce uplatnit při samčích interakcích. V praxi byla tato kategorie tvořena jedním či více typy „I-trylků“. Z nahrávek pořízených v letech 2011-2012 bylo vybráno k analýzám tempa trylků 21 samců (17 z nich nahraných v roce 2011, 4 v roce 2012) z celkem zaznamenaných 45 jedinců (Mula Laguna 2012; Cortezón Rivas 2014). Do analýz byli zahrnuti pouze ti samci, kteří byli nahráni alespoň pětkrát v průběhu sezóny a odstup první a poslední nahrávky byl přinejmenším jeden měsíc (v průměru 10 nahrávek na jednotlivce,

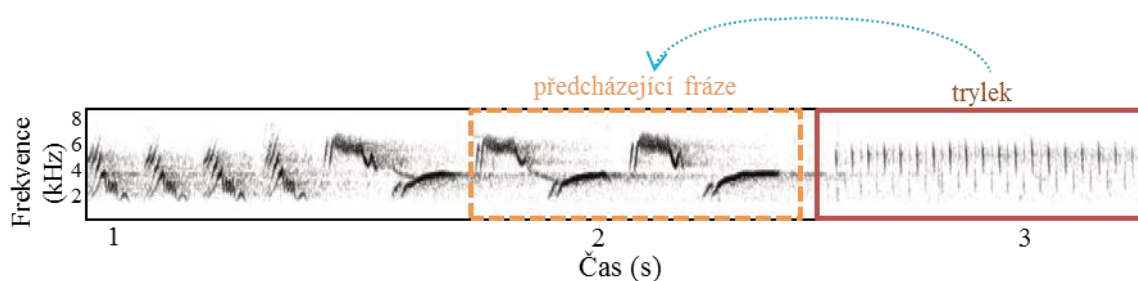
v rozpětí 5-23). Po vytvoření histogramů tempa trylků jednotlivých samců jsme zjistili, že u 15 z vybraných 21 jedinců je bimodální či multimodální rozložení (př. Obrázek 7).



Obrázek 7: Ukázka rozložení distribuce rychlých „I-trylků“ u několika samců. Různé typy „I-trylků“ jsou označeny různými barvami. Černá šipka označuje kategorii nejrychlejších trylků zahrnutých do analýz, při unimodálním rozložení (viz F) či při malém počtu opravdu rychlých trylků (viz E) byly zahrnuty všechny „I-trylky“ do analýz, při bi- či multimodálním rozložení byla zahrnuta jen nejrychlejší kategorie (viz A, B, C, D). Upraveno podle Petrusková et al. (2014)

Další velice výraznou charakteristikou u trylků je jejich intenzita (hlasitost). Již při poslechu lidským uchem v terénu je patrné, že „I-trylky“ jsou mnohem hlasitější oproti „M-trylkům“. Předpokládali jsme, že právě kvůli extrémní produkční náročnosti jsou samci nuceni snížit intenzitu. Proto jsme se rozhodli, že si naše předpoklady empiricky ověříme na naší hlavní lokalitě v Brdech v roce 2012, přičemž jsme celkem porovnali rychlé trylky

od 22 samců. Do této analýzy jsme mohli zahrnout pouze velmi kvalitní nahrávky, které neobsahovaly žádné zvuky na pozadí, například ptačí zpěvy, lidské hlasy nebo i zvuky projíždějících dopravních prostředků. I přes zahrnutí jen velmi kvalitních nahrávek, se jednotlivé záznamy svojí kvalitou velmi lišily, proto jsme neporovnávali rozdíl v amplitudách přímo, ale pomocí poměru intenzity trylky a jeho předcházející fráze v rámci jednoho zpěvu (obrázek 8). Pomocí funkce v programu Avisoft „Copy RMS of marked section“ (RMS = root mean square), jsme v rámci téhož zpěvu měřili amplitudy stejně dlouhých úseků tří náhodně vybraných „I-“, a „M-trylků“ s předešlou částí zpěvu. Délka měřeného úseku byla stanovena na základě kratší části, tedy v případě, že byl trylek kratší než předešlá část zpěvu, délka měřeného úseku se rovnala délce trylky a naopak.



Obrázek 8: Způsob měření intenzity trylky a jeho předcházející fráze

Příprava a průběh playbackových pokusů

Pro přípravu playbackových nahrávek, které byly přehrávané při pokusech v terénu, byly vždy použity zpěvy nahrané v předchozích sezónách na odpovídajících lokalitách. Přestože příprava playbackových nahrávek byla pro jednotlivé lokality (Brdy, Krkonoše, Oblík) a sezóny (roky 2012, 2013 a 2014) mírně odlišná, což bude detailněji popsáno dále, obecný postup byl pro všechny pokusné nahrávky stejný. Na základě předchozích výsledků bylo zjištěno, že průměrný počet zpěvů je kolem 6 zpěvů za minutu ve spontánních přirozených zpěvech (T. Petrusková, nepublikovaná data), proto bylo vždy vybráno 10 zpěvů konkrétního samce, v co možná nejlepší kvalitě, o délce 90 s. Pomocí programu Avisoft SASLab Pro byly tyto úseky pročištěny od ostatních zvuků, které nebyly součástí přirozených zpěvů jednotlivých samců. Zpěvy nedostatečné kvality byly vymazány tak, aby byla zachována přirozená pauza mezi jednotlivými zpěvy. Následovala úprava jednotlivých zpěvů obsahujících trylky, v této fázi byly jednotlivé trylky ze zpěvu vystříhány a poté na uvolněné místo byly vloženy trylky z repertoáru jiného samce vyjmuté z předpřipravených nahrávek proto, aby byly zásahy do zpěvů vždy stejné. Typy zaměňovaných trylek se na jednotlivých lokalitách a v průběhu let měnily, jak bude více specifikováno dále. Až po dočištění

vybraných 10 zpěvů a úpravě zpěvů s trylky byla přizpůsobena délka nahrávky přesně na 90 s, přičemž odmlky mezi jednotlivými zpěvy byly poměrově zachovány tak, aby odpovídaly přirozenému zpěvu. Na závěr byl tento 90 s dlouhý úsek zkopírován, vznikla tedy finální pokusná nahrávka o délce 3 minut.

Samotné pokusy probíhaly v terénu následovně. Ve stejný den, ideálně těsně před spuštěním třiminutové playbackové nahrávky, byli jednotliví samci nahráni spontánně taktéž v délce tří minut, zhruba ze vzdálenosti 25 m. Poté byl samcům do teritoria umístěn reproduktor Mipro MA-202, ze kterého byla přehrána vybraná třiminutová playbacková nahrávka pomocí MP3 přehrávače nebo přenosného CD přehrávače z dostatečné vzdálenosti pomocí bezdrátového přenosu nebo za pomoci kabelu. Zpěvná a behaviorální reakce testovaného samce byla nahrána v délce tří minut během přehrávání playbacku a poté i v délce tří minut po skončení playbacku. Mezi zaznamenávané behaviorální reakce patřila latence, celková doba zájmu, vzdálenost od reproduktoru a zejména pak různé agresivní reakce jako tiché zpěvy, nálety, přelety či fyzický kontakt.

Playbackové nahrávky použité na lokalitě Brdy v roce 2012

Na přípravu playbackových nahrávek použitých na lokalitě Brdy v sezóně 2012 byl u pěti samců, nahaných v sezóně 2011, vybrán nejvhodnější zhruba 90 s dlouhý úsek zpěvů. Všechny trylky v těchto úsecích byly nahrazeny buď jen za „I-“ nebo „M-trylky“ vyjmuté z jiných nahrávek (objasněno výše). Předpokládali jsme, že samci budou reagovat na nahrávky pomocí stejného typu trylky, jako byl v přehrávané nahrávce. Všechny playbackové nahrávky byly tvořeny ze souhrnného počtu 20 zpěvů, přičemž při zachování přirozeného výskytu trylků byly „I-trylky“ zastoupeny šestkrát až devětkrát a „M-trylky“ sedmkrát až osmkrát. Během dubna až června 2012 bylo celkem testováno 10 samců.

Playbackové nahrávky použité na lokalitě Brdy v roce 2013

V sezóně 2012 jsme pozorovali rozdíly mezi „M-trylky“ jednotlivých samců. Někteří samci používali „M-trylky“ pouze s horními elementy tzv. jednořadé, jiní používali trylky s horními i dolními elementy tzv. dvouřadé, o kterých jsme předpokládali, že jsou náročnější na produkci (viz „Typy trylků lindušky lesní“, obrázek 10). Protože jsou „M-trylky“ používány méně často než ostatní typy trylků, v 90s úsecích jsme použili vždy 3 „M-trylky“. Celkem tedy 6 „M-trylků“ v třiminutovém playbacku, kde byly třikrát použity trylky v délce zhruba 0,6 s a třikrát trylky v délce kolem 1 s. Je tedy zřejmé, že byl ve zkopírovaném 90s úseku jeden „M-trylek“ znovu nahrazen. Od šesti samců byly vytvořeny dva typy

pokusných nahrávek, celkem byly vytvořeny 4 nahrávky obsahující dvouřadá „M“ a 4 nahrávky obsahující jednořadá „M“, přičemž pouze dva samci byli použiti na výrobu obou typů playbackových nahrávek. Každá pokusná nahrávka měla být použita pouze jednou, ale kvůli nedostatečnému počtu jsme některé z nich museli použít opakovaně. Při opakovaném použití nebyla většina použita dříve než alespoň po desetidenním odstupu, jen jeden playback byl použit již po čtyřdenním odstupu. Nicméně nikdy nebyly použity nahrávky od stejného samce, nezávisle na typu playbacku, ve stejném či sousedním teritoriu. V roce 2013 jsme testovali, zda se liší odpověď testovaných samců na playbacky s jednořadým a dvouřadým „M-trylkem“. Takto bylo celkem testováno 12 samců, 6 na jednořadá „M“ a dalších 6 samců na dvouřadá „M“. Z následných analýz však byli 2 samci (testovaní na dvouřadá „M“) vyřazeni, protože již byli pokusováni v předešlé sezóně a jejich odpověď tím byla ovlivněna (Pišvejcová 2014).

Playbackové nahrávky použité na lokalitě Brdy v roce 2014

Pro přípravu playbacků na sezónu 2014 jsme využili připravené templáty z roku 2013 ze stejné lokality. Nejprve jsme pozměnili pořadí a poté jsme odstříhali trylky, za něž jsme si připravili jiné nové „M-trylky“. Tyto trylky jsme si nazvali jako superrychlé, protože jsme u nich uměle zrychlili tempo trylky, které poté dosahovalo hodnot od 80 do 90 (počet slabik/čas). Přičemž tempo přirozených rychlých dvouřadých trylek se pohybuje výjimečně od 45 po 75, avšak většina samců obvykle nabývá hodnot mezi 50 a 60. Zrychlení jsme dosáhli pomocí zkrácení vzdálenosti mezi jednotlivými elementy v „M-trylku“, řádově se jednalo o zkrácení zhruba v délce 0,002 s a 0,003 s. V rámci jednoho trylku byla tato zkracovaná délka vždy zachována. K tomu jsme opět využili program Avisoft. Celkem jsme takto vytvořili 4 typy playbacků, kterými jsme otestovali 6 samců. Opět jsme při opakovaném použití stejného playbacku měli časovou pauzu, tentokrát alespoň jednoho týdne, a geografický posun.

Playbackové nahrávky použité na Oblíku a v Krkonoších

Na těchto lokalitách jsme se rozhodli, že budeme testovat, zdali jsou „I-trylky“ rovněž signálem kvality zpívajícího jedince. Tyto pokusy proběhly na těchto lokalitách, protože na základě výsledků z předchozích sezón na lokalitě Brdy víme, že samci ve svých interakcích používají mnohem častěji „I-trylky“ nežli „M-trylky“. Protože však nebylo možné v Brdech testovat samce na více typů pokusů, byly tyto pokusy prováděny na dvou dalších lokalitách.

Opět byly vytvořeny dva typy pokusných nahrávek, s pomalým a rychlým „I-trylkem“, konkrétně s tempem trylku menším nebo větším než 10. V 90s úsecích bylo celkem použito 5 „I-trylků“, ve standardizovaných délkách 1 x 1 s, 3 x 1,5 s a 1 x 2 s. Na výrobu playbacků na lokalitě Krkonoše jsme použili nahrávky od 6 samců a na lokalitě Oblík od 5 samců, přičemž každá měla svoji rychlou a pomalou alternativu. Díky tomu jsme každý playback použili pouze jedenkrát. Tímto způsobem bylo celkem testováno 10 samců na Oblíku v roce 2013 a 2014, z toho připadalo na každou sezónu 5 samců, a 13 samců v Krkonoších v roce 2013. Do následných analýz však byli zahrnuti pouze samci, kteří zazpívali rychlý „I-trylek“ v obou měřených úsecích, tedy v rámci spontánního i playbackového zpěvu a navíc s dostatečným počtem slabik (viz „Nahrávání zpěvů a analýza trylků“). Souhrnně tedy do analýz bylo zahrnuto 7 samců z Oblíku, tři z roku 2013 (jeden testován na rychlý playback) a čtyři z roku 2014 (2 na pomalý a dva na rychlý playback), a 11 samců pokusovaných v Krkonoších (5 na pomalý a 4 na rychlý trylky).

Všechny pokusy v Brdech jsem prováděla já, v Krkonoších a na Oblíku testovala samce moje školitelka, jelikož nebylo časově možné stihnout navštěvovat všechny lokality. Následující analýzy pokusů jsem však prováděla všechny samostatně.

Analýza hlavních komponent

Při vyhodnocování behaviorálních reakcí z roku 2013 a 2014 bylo použito celkem devět naměřených proměnných hodnot. První dvě hodnoty byly vztažené ke zpěvné aktivitě jedince:

- I. celkový počet zpěvů
- II. počet zpěvů obsahujících „I-trylky“

Mezi dalších sedm kategorií behaviorálních reakcí byly zahrnuty tyto proměnné:

- III. maximální reakce, která byla dále rozdělena na 5 typů odpovědí, jimž byla přiřazena číselná hodnota od nejméně agresivních reakcí po nejvíce agresivní. Vznikla nám tedy následující škála agresivity: 1 = zpěv, 2 = přelet, 3 = tichý zpěv, 4 = nálet, 5 = fyzický kontakt.
- IV. minimální vzdálenost. Odhad nejkratší vzdálenosti, na kterou se testovaný jedinec přiblížil k reproduktoru.
- V. celková doba zájmu. Čas vyjádřený v sekundách, kdy samec jevil zájem o nahrávku (včetně agresivních reakcí).
- VI. latence. Doba, po které samec začal reagovat na přehrávaný playback.

Další tři kategorie se týkaly času stráveného v konkrétní vzdálenosti od reproduktoru během pokusování:

VII. méně jak 5 m

VIII. 5-10 m

IX. více jak 10 m

Všech výše zmíněných 9 proměnných bylo použito při analýze hlavních komponent (PCA), která nám umožnila lépe se zorientovat ve vztazích mezi jednotlivými kategoriemi. Poté byly pomocí faktorové analýzy s varimax rotací získány dva faktory, shrnující reakce testovaných samců, které byly dále použity zejména pro vyhodnocení behaviorálních reakcí v závislosti na typu přehrávaného playbacku atd. (viz níže).

Statistická analýza dat

Pro analýzu dat byly použity dva typy statistických programů, Statistica 6 a 12 (StatSoft 2001, 2013) a R v. 3.0 (R Core Team 2013). Nejdříve bylo zjištěno, že naše distribuce dat neodpovídá normální distribuci a homogennímu rozptylu (viz obrázek 7) a navíc byl k dispozici poměrně malý počet testovaných samců, z těchto důvodů byly k vyhodnocování používány převážně neparametrické testy.

Data nasbíraná v letech 2011-2012 byla již publikovaná v článku (viz Petrusková et al. 2014; Příloha 8), následující metodika je tedy totožná.

Zprvu byl k vyhodnocování dat použit Kruskal-Wallis test, pomocí něhož byly hodnoceny rozdíly v tempu obou typů trylků mezi samci. Vztah mezi tempy obou typů trylků jednoho samce a taktéž vztah mezi tempy trylků a morfologickými charakteristikami stejného samce (hmotnost, délka křídla, délka tarsu) byl vyhodnocen pomocí korelačních koeficientů. Mediánní hodnota rychlosti „I-trylků“ jednotlivých samců byla využita při porovnávání samců bez teritorií a samců se stabilními teritorii, k tomu byl použit Mann-Whitney U-test, stejným způsobem byly vyhodnoceny i morfologické znaky mezi těmito dvěma skupinami samců. Při vyhodnocování rozdílu v hlasitosti jednotlivých typů trylků byl aplikován Wilcoxon signed-rank test. Jak již bylo uvedeno výše, v detailněji popsané metodice, porovnávány byly tři fráze s trylkem se stejně dlouhými předcházejícími částmi ve zpěvu od jednoho samce, přičemž do analýz byla zahrnuta mediánní hodnota z těchto 3 měření.

Na výsledky playbackových experimentů, simulujících vnik jiného samce na již obsazené teritorium, byl aplikován Wilcoxon signed-rank test, a to tak, že do analýz změny

tempa trylků byl zahrnut medián z prvních deseti zpěvů s rychlými „I-trylky“ ze spontánního zpěvu před pokusem a medián z prvních deseti zpěvů obsahujících „I-trylky“ od spuštění playbacku. V některých případech samci nezapívali dostatečný počet trylků (10 „I-trylků“) v rámci třiminutových úseků. V takovém případě byly do analýzy spontánních zpěvů zahrnuty všechny trylky zazpívané v průběhu kontrolovaného úseku spontánního zpěvu. Taktéž pro vyhodnocení reakčních zpěvů byl využit první třiminutový úsek v průběhu přehrávání playbacku a zároveň i třiminutový úsek po skončení playbacku, z těchto šesti minut byla do analýz rovněž započítána pouze první desítka trylků či všechny dostupné, pokud jich bylo méně jak deset. Wilcoxon signed-rank test byl použit i pro pouze jednodominutový úsek spontánního zpěvu a jednodominutový úsek od první zpěvné reakce samce v průběhu přehrávání playbacku. Tento test byl vyhodnocen pouze pro „I-trylky“, jelikož „M-trylků“ nebyl dostatečný počet (viz Příloha 1-6).

Dále byla pomocí Wilcoxon signed-rank testu hodnocena změna v počtu zpěvů před a po vyprovokování playbackem, konkrétně toto bylo zjišťováno pro jednodominutové a třiminutové úseky spontánního zpěvu a zpěvu jako odpovědi na přehrávání playbacku. Taktéž byla otestována i změna v četnosti (počet zpěvů ne/obsahujících jeden z obou typů trylků) užívání trylků mezi spontánním zpěvem a reakčním zpěvem, pro jednodominutové a třiminutové úseky, k tomuto testování byl využit marginální model GEE (generalized estimating equation) s binomickou distribucí chyb a se zaměnitelnými korelačními strukturami (Pekár & Brabec 2012). GEE bylo vyhodnoceno za pomoci rozšiřujícího balíčku “geeproc” (Højsgaard et al. 2006) nainstalovaném do programu R version 3.0 (R Core Team 2013).

Následná data už jsem zpracovala samostatně. Část metodiky pro zpracování playbackových pokusů z let 2013-2014 jsem převzala z metodiky publikovaného článku Petruskové et al. (2014).

Poté jsem chtěla zjistit, zdali samci přizpůsobují změnu tempa „I-trylků“ typu přehrávané playbackové nahrávky, respektive jejímu tempu. Z tohoto důvodu jsem vyhodnotila mediánní hodnotu několika „M-trylků“ od jednoho samce, jež jsem náhodně našla v nahrávkách pořizovaných v průběhu celé sezóny, tuto hodnotu jsem dala do poměru s „M-trylky“ obsaženými v playbacku. V případě pokusování playbacky obsahujícími pouze „I-trylky“ jsem do poměru s playbackem vložila spontánní „I-trylky“ nahranými těsně před pokusem. Pomocí Spearmanova korelačního koeficientu jsem vyhodnotila korelaci mezi tímto poměrem a změnou tempa trylků pokusovaného samce.

Na závěr mne zajímalo, jestli samci budou reagovat odlišně podle typu přehrávaného playbacku. V této analýze jsem použila hodnoty získané z analýzy hlavních komponent. Prvně jsem si rozdělila samce do tří skupin podle typu použitého playbacku, jednořadé, dvouřadé a superrychlé. Pomocí Kruskal-Wallisova testu jsem zjišťovala, zdali obě faktorová skóre pro jednotlivé samce získané při analýze souvisí s typem playbacku. Poté jsem ještě aplikovala Mann-Whitney U-test, kdy jsem použila pouze 2 typy playbacků. Toho jsem dosáhla tak, že jsem dvouřadé a superrychlé playbacky sloučila do jedné skupiny, protože i mé tzv. superrychlé playbacky jsou ve skutečnosti dvouřadé. Taktéž jsem chtěla zjistit závislost mezi rychlostí přehrávaného playbacku a oběma faktory. Za použití Spearmanova korelačního koeficientu jsem vyhodnocovala vztah mezi oběma faktory a podílem mezi spontánním tempem trylků a playbackovým tempem trylků.

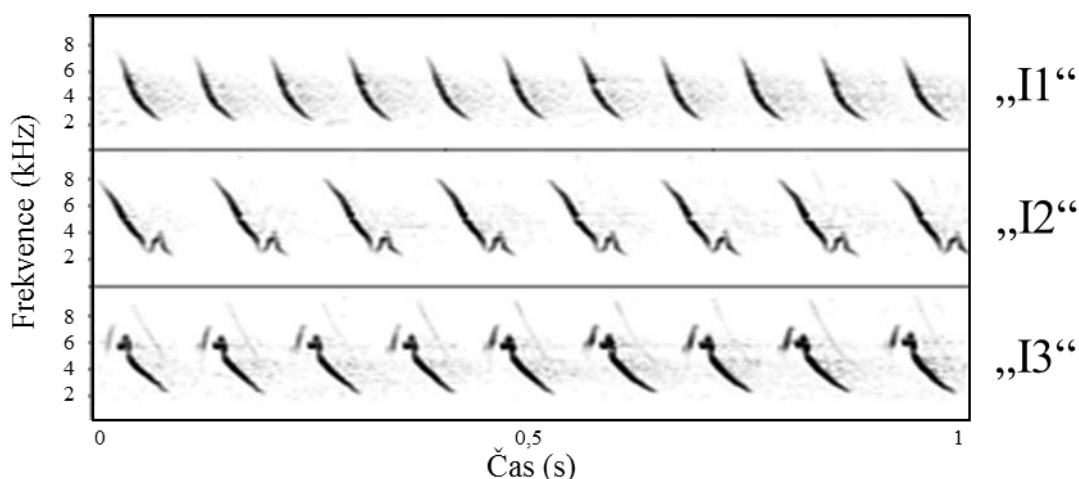
Dále jsem vyhodnotila pomocí Spearmanova korelačního koeficientu, zdali existuje vztah mezi zrychlením tempa trylků a oběma typy faktorů, jež jsem získala při faktorové analýze.

3. Výsledky

Výsledná data z následujících tří kapitol a první část čtvrté kapitoly, konkrétně podkapitola „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2012“, již byly publikovány (viz Petrusková et al. 2014; Příloha 8).

Typy trylků lindušky lesní

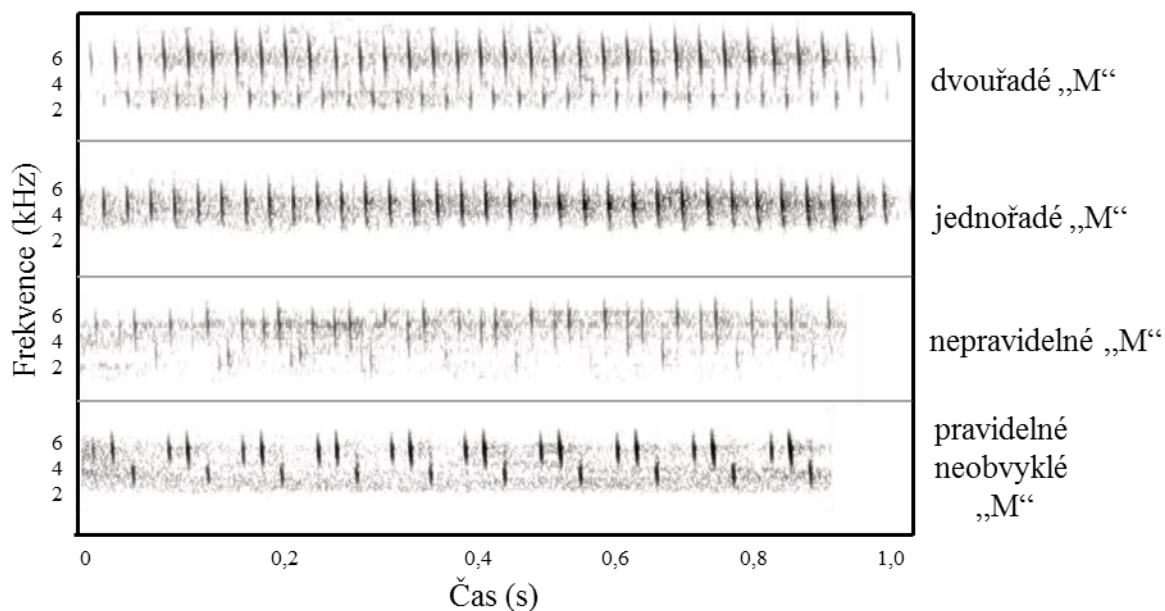
Jak již bylo uvedeno, u lindušky lesní jsou přítomny dva základní typy rychlých trylků, označené jako „I“ a „M“ (Mula Laguna 2012). Na základě našich pozorování na lokalitě v Brdech bylo zjištěno, že samci lindušek měli ve svém repertoáru často více typů „I-trylků“, které byly produkovány na stejném místě ve zpěvu a byly pravděpodobně používány i ve stejném kontextu, tedy byly navzájem zastupitelné. Byly vytvořeny tři základní kategorie těchto trylků (obrázek 9), jednoduché „I“ – „I1“; „I“ s dolními elementy – „I2“ a „I“ s horními elementy – „I3“ (Mula Laguna 2012; Cortezón Rivas 2014).



Obrázek 9: Tři typy „I-trylků“

Oproti „I-trylkům“ byly „M-trylky“ ve zpěvech samců zaznamenány vzácněji a výjimečně nebyly v repertoáru několika samců nalezeny vůbec. „M-trylky“ jsou tvořeny extrémně rychle se opakujícími elementy, které jsou většinou umístěny do dvou řad s krátkými elementy s vyšší a nižší frekvencí. V ideálním případě by se tyto vysoko- a nízko-frekvenční elementy měly pravidelně střídat, takový „M-trylek“ byl pracovně nazván „dvouřadý“ (obrázek 10). Nicméně někteří samci ve svém repertoáru vlastní pouze „jednořadý M-trylek“ obsahující jen vysokofrekvenční elementy (obrázek 10). Dále byly nalezeny „M-trylky“, u nichž některé elementy chyběly (Mula Laguna 2012; Cortezón Rivas 2014), domníváme se, že takové trylky jsou méně kvalitní (obrázek 10), navíc i jejich tempo

je logicky pomalejší. Avšak jak již bylo uvedeno, „M-trylky“ by se daly označit i pojmem tiché trylky. Již z tohoto názvu vyplývá, že jsou tišší nežli zbytek zpěvu, a proto je někdy velice obtížné stanovit přesný počet jednotlivých elementů v trylku, například kvůli hlukům z okolí či silnému větru.



Obrázek 10: Dva základní typy „M-trylků“, nedokonalý trylek a unikátní pravidelný trylek

Charakteristika trylků a jejich variabilita

Od 21 samců bylo celkem zanalyzováno 2022 „I-trylků“ a 391 „M-trylků“. Jak již tato čísla nasvědčují, všichni samci používali ve svém repertoáru poměrně často „I-trylky“, oproti tomu „M-trylky“ byly používány vzácněji. Navíc u jednoho samce nebylo zaznamenáno žádné „M“ a u dalších dvou samců bylo nahráno méně než 5 „M-trylků“. Pro tyto tři samce byla v analýze použita data týkající se pouze „I-trylků“.

Do finální analýzy bylo zahrnuto 1379 rychlých „I-trylků“ z nejrychlejší kategorie trylků (viz „Nahrávání zpěvů a analýza trylků“, obrázek 7). Na lokalitě Brdy samci užívali tři základní typy „I-trylků“ (viz „Typy trylků lindušky lesní“). Někteří samci používali pouze jeden typ z těchto trylků, většinou „I1“ („jednoduché I“), ale někteří samci měli ve svém repertoáru dva typy či dokonce tři typy „I-trylků“. V takových případech se jednotlivé typy mohly lišit svým průměrným tempem a většinou pouze jeden z nich byl zpíván s vysokým tempem. Obvykle samci, mající trylky s obzvláště vysokým tempem, využívali hlavně „I1“ (tabulka 1). Samci se mezi sebou významně lišili v tempu „I-trylků“, přičemž toto bylo nezávislé na typech trylků objevujících se v repertoáru.

Jak již bylo zmíněno výše, bylo zaznamenáno taktéž několik základních typů „M-trylků“ (viz „Typy trylků lindušky lesní“). Avšak byl nalezen i jeden samec s velmi pravidelným „M-trylkem“, přičemž toto „M“ obsahovalo vždy dva vysokofrekvenční elementy následované jedním nízkofrekvenčním (obrázek 10). Jednotliví samci se signifikantně lišili v tempu „M-trylků“ (tabulka 1).

samec	rok	počet nahrávek	první záznam	poslední záznam	všechny "I-trylky"	nejrychlejší kategorie "I-trylky"	tempo "I-trylků" medián (rozsah)	"M-trylky"	tempo "M-trylků" medián (rozsah)
1	2011	5	22.4.2011	6.6.2011	47 (I2, I3)	45 (I2)	8,2 (7,7-10,3)	méně než 5 nahrávek	
2	2012	18	2.5.2012	29.6.2012	119 (I1, I3)	119 (I1, I3)	8,2 (7,4-11,3)	31	41,9 (29,9-58,6)
3	2012	10	17.4.2012	17.6.2012	123 (I2, I3)	86 (I2, I3)	8,3 (7,6-8,6)	7	50,0 (41,0-64,8)
4	2011	13	1.5.2011	15.6.2011	126 (I1, I2, I3)	70 (I1, I2)	9,2 (8,5-10,2)	19	53,2 (34,8-69,6)
5	2011	16	22.4.2011	6.6.2011	220 (I1, I2, I3)	97 (I1, I2)	9,5 (8,0-11,0)	69	58,7 (33,7-68,6)
6	2012	9	25.4.2012	8.6.2012	64 (I2, I3)	28 (I3)	8,5 (8,1-10,0)	27	65,6 (45,4-67,5)
7	2012	15	17.4.2012	20.6.2012	33 (I1)	33 (I1)	8,7 (8,0-10,1)	6	35,6 (32,5-45,1)
8	2011	6	5.5.2011	15.6.2011	40 (I1, I3)	34 (I1, I3)	8,3 (7,8-10,1)	11	49,6 (31,1-62,4)
9	2012	23	25.4.2012	25.6.2012	204 (I1, I3)	202 (I1)	9,5 (7,8-10,4)	42	56,8 (29,5-62,6)
10	2011	13	22.4.2011	13.6.2011	237 (I1, I2, I3)	201 (I1, I2, I3)	10,0 (9,2-11,5)	12	47,3 (28,9-64,1)
11	2011	7	5.5.2011	5.6.2011	35 (I1)	35 (I1)	10,3 (8,9-10,5)	11	46,8 (29,4-66,7)
12	2012	10	1.5.2012	6.6.2012	132 (I1)	37 (I1)	10,7 (9,9-11,0)	25	41,1 (28,4-63,4)
13	2012	12	1.5.2012	29.6.2012	193 (I1, I3)	99 (I1)	10,7 (9,6-11,1)	28	54,0 (30,4-62,9)
14	2011	6	21.4.2011	6.6.2011	52 (I1, I2, I3)	27 (I1, I2, I3)	10,9 (9,4-12,1)	19	44,9 (30,4-64,5)
15	2011	7	21.4.2011	6.6.2011	33 (I1)	22 (I1)	11,0 (10,6-11,6)	9	61,1 (53,6-66,8)
16	2012	7	17.4.2012	11.6.2012	67 (I1, I3)	37 (I1, I3)	11,0 (10,8-11,3)	16	64,5 (59,7-69,2)
17	2011	10	28.4.2011	22.6.2011	34 (I1)	34 (I1)	11,3 (11,1-11,9)	nenahrán "M-trylek"	
18	2012	9	28.4.2012	21.6.2012	36 (I1)	36 (I1)	11,4 (10,3-11,8)	23	44,3 (28,7-54,7)
19	2011	7	21.4.2011	15.6.2011	90 (I1)	58 (I1)	11,8 (9,7-13,1)	méně než 5 nahrávek	
20	2011	8	22.4.2011	27.6.2011	46 (I1, I2, I3)	34 (I1, I2)	11,8 (10,8-12,3)	8	50,1 (26,6-56,8)
21	2011	5	12.5.2011	13.6.2011	56 (I1)	45 (I1)	12,2 (11,5-12,7)	28	58,9 (29,8-67,0)

Tabulka 1: Přehled samečů zaznamenaných v letech 2011 a 2012. V tabulce jsou pro jednotlivé samce uvedeny počty všech nahraných „I-trylků“, počet „I-trylků“ v nejrychlejší kategorii a jejich tempo, počet zaznamenaných „M-trylků“ a jejich tempo. Medián tempa „I-trylků“ byl počítán pouze z nejrychlejší kategorie tohoto typu trylku. Upraveno podle Petruskové et al. (2014)

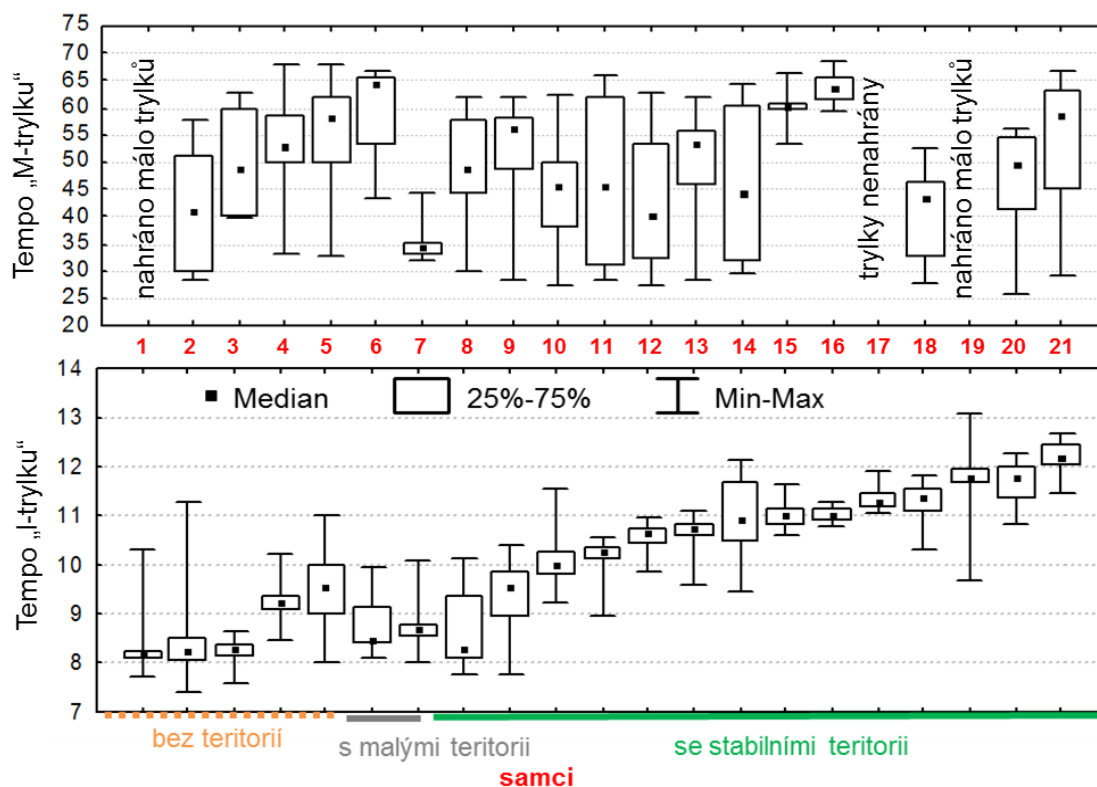
Nebyla nalezena signifikantní korelace mezi mediány temp obou typů trylků jednoho samce (N = 18; r = 0,16; p = 0,53). Navíc nebyla shledána ani žádná korelace mezi morfologickými znaky (tabulka 2) naměřenými celkem u 17 odchycených samců a jejich tempem „M-trylků“ (N = 14: tempo vs. hmotnost; r = 0,08; délka křídla; r = -0,31; délka tarsu; r = 0,30; vše p > 0,29) a „I-trylků“ (Spearmanův korelační koeficient; N = 17: tempo vs. hmotnot; r = -0,11; délka křídla; r = 0,17; délka tarsu; r = -0,10; vše p > 0,5).

samec	rok	hmotnost (g)	délka křídla (mm)	délka tarsu (mm)
1	2011	22	87	21,0
2	2012	26	87	21,0
3		Nechycen		
4	2011	21	85	20,2
5	2011	22,5	89	20,7
6	2012	23	88	20,7
7	2012	21	93	20,8
8	2011	22	86	21,2
9	2012	21	88	21,4
10		Nechycen		
11		Nechycen		
12	2012	22,5	88	20,8
13	2012	22,5	89	20,8
14	2011	21	88	20,3
15	2011	23,5	90	21,8
16		Nechycen		
17	2011	22	89	21,1
18	2012	21,75	89	20,7
19	2011	23	90	20,4
20	2011	22	90	19,9
21	2011	22,5	85	21,5

Tabulka 2: Morfologické znaky naměřené v roce 2011 a 2012 u odchycených samců, upraveno podle Petruskové et al. (2014)

Navzdory tomu bylo zjištěno, že samci s rychlejšími mediánními hodnotami tempa „I-trylků“ byli schopni si udržet stabilnější teritoria (obrázek 11) po celé období rozmnožování (N = 14) než ti s nižším tempem trylků (N = 5). Navíc bylo zjištěno, že stabilní teritoria byla umístěna na preferovanějších lokalitách, protože byla každoročně obsazována nejdříve. Samci bez teritorií změnili svoji polohu nejméně dvakrát až pětkrát. Nezávisle na tom, do které skupiny, se stabilními teritorii či bez teritorií, byli zařazeni 2 samci (č. 6 a 7,

obrázek 11) s neobvykle malými teritorii na tento druh, rozdíly v tempu rychlých „I-trylků“ mezi oběma skupinami samců byly statisticky významné (Mann-Whitney U-test, $U = 3$; $p = 0,0012$). Navíc nebyl zjištěn žádný průkazný rozdíl mezi těmito skupinami samců a jejich morfologickými znaky (Mann-Whitney U-test, $N_{\text{se stabilními teritorii}} = 11$, $N_{\text{bez teritorií}} = 4$, $U = 16,5$; $p = 0,49$).



Obrázek 11: Rozdíly v tempoch tryleků jednotlivých samců (označení červenými čísly). Barevné čáry pod grafem rozdělují samce do skupin podle schopnosti udržení teritoria, upraveno podle Petruskové et al. (2014)

Porovnání intenzity trylků

Při porovnání rychlého „I-trylku“ spolu s předcházejícími frázemi ve stejném typu zpěvu byl trylek zpíván ve stejné či vyšší amplitudě. Poměry „RMS“ amplitudy těchto dvou úseků jsou v rozsahu od $-9,2$ až do $5,6$ dB, s mediánem $-1,2$ dB, a právě negativní hodnoty ukazují na vyšší amplitudu trylku. Dále byly stejným způsobem porovnávány i „M-trylky“, u nichž poměry „RMS“ amplitudy dosahovaly hodnot od $7,8$ do $24,1$ dB. Tedy „M-trylek“ byl vždy o nižší amplitudě.

Porovnání amplitud obou typů trylků a jejich předcházejících částí ukázalo, že jednotliví samci zpívali „I-trylky“ vždy hlasitěji nežli „M-trylky“ (Wilcoxon signed-rank test: $N = 22$, $W = 0$, $Z = 4,1$; $p < 0,0001$). Do analýzy byl vždy zahrnut medián hodnot naměřených u každého samce.

Playbackové pokusy

Playbackové pokusy v Brdech v roce 2012

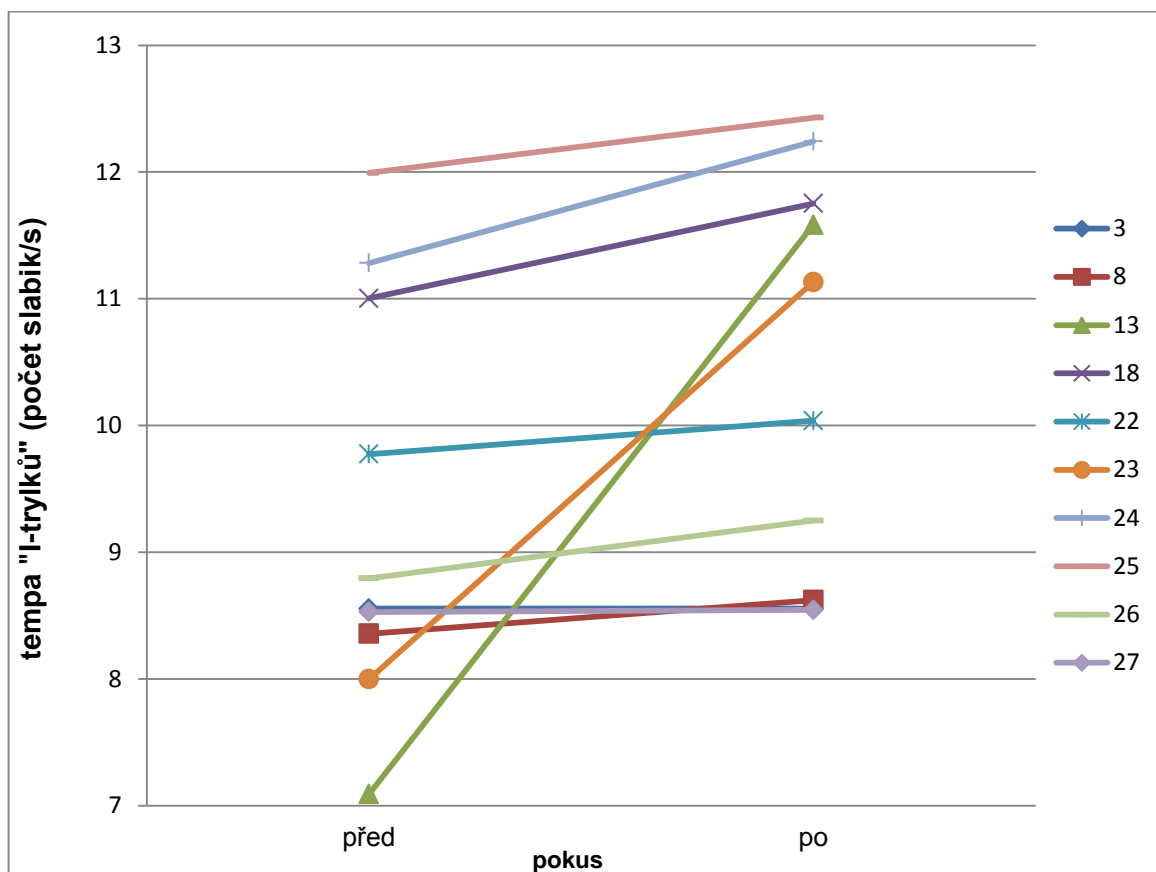
Navzdory očekávání, nezávisle na typu přehrávaného playbacku, samci odpovídali zejména zpěvy obsahujícími „I-trylky“. Toto zjištění bylo v rozporu s naším prvotním předpokladem, kdy jsme očekávali, že samci budou reagovat pomocí stejného typu trylky, jako byl obsažen v playbackové nahrávce. Tedy oba typy playbacků, s „M-“, a „I-trylky“, vyvolávaly obdobnou zpěvnou reakci, přičemž samci ve svých zpěvech měli častěji rychlé „I-trylky“ (od 4 do 16 trylků) a „M-trylky“ zůstaly i nadále zřídka užívanou frází (max. dva trylky). Příkladem toho je, že z celkem 10 pokusovaných samců 5 z nich bylo pokusováno pomocí playbacků obsahujících „M-trylky“, avšak 2 z nich vůbec nepoužili „M-trylek“ v průběhu přehrávání playbacku a zbývající samci použili tuto strukturu maximálně dvakrát. Podobné výsledky byly zjištěny i z analýz samců, kteří byli pokusováni zpěvy s „I-trylky“, dva z pěti samců nepoužili ve svém zpěvu vůbec zpěvy obsahující „M-trylky“ a zbývající 3 je použili pouze jedenkrát. Protože samci reagovali pomocí „I-trylků“ nezávisle na typu přehrávaného playbacku, byl přijat postup hodnocení reakcí samců v dalších analýzách společně pro oba typy playbackových nahrávek.

Celkově se produkce „M-trylků“ jako reakce na přehrání playbackové nahrávky snížila (viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“, tabulka 3). 8 z 10 testovaných samců použilo tento typ trylky ve zpěvech méně často v průběhu tří minut při přehrávání playbacku (viz Příloha 1). Změna ve frekvenci užívání zpěvů s „M-trylky“ v průběhu tříminutových úseků měřených před a po spuštění playbacku byla signifikantní (GEE; $p = 0,019$).

Obdobně byly vyhodnoceny i změny ve frekvenci užívání „I-trylků“ a bylo zjištěno, že samci zvýšili produkci těchto trylků jako reakci na playback (viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“, tabulka 3), zejména v průběhu první minuty (viz Příloha 2). Při měření jednodominutového úseku se změna ve frekvenci užívání zpěvů s „I-trylky“ v průběhu pokusu a před ním výrazně lišila (GEE; $p = 0,009$). Toto však neplatilo pro tříminutový úsek (viz tabulka 3; GEE, $p = 0,23$).

Dále bylo zaznamenáno signifikantní zvýšení zpěvné aktivity (Wilcoxon signed-rank test, 3 minuty: $N = 10$, $W = 2,5$; $Z = 2,55$; $p = 0,011$; 1 minuta: $N = 10$, $W = 0$, $Z = 2,37$; $p = 0,018$). Bylo zjištěno, že v průběhu tříminutových měřených úseků všech 9 samců z 10 zvýšilo produkci svých vyprovokovaných zpěvů oproti spontánním zpěvům (viz Příloha 1). Obdobné výsledky vykazaly i analýzy pro jednodominutový úsek, kdy 7 samců zvýšilo produkci trylků (viz Příloha 2).

Poté byl vyhodnocen rozdíl v tempu „I-trylků“ užívaných ve spontánním zpěvu a po spuštění playbacku. Bylo zjištěno, že samci signifikantně zrychlili tempa trylků (obrázek 12) ve fázi simulace vpádu jiného samce (Wilcoxon signed-rank test, $N = 10$, $W = 1$, $Z = 2,7$; $p = 0,007$). Nicméně v délce trylků, zaznamenaných před a při stimulaci, se samci nelišili ($N = 10$, $W = 14$; $Z = 1,38$; $p = 0,17$).



Obrázek 12: Změna v tempu „I-trylků“ v průběhu testování na lokalitě Brdy v roce 2012

Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014

Stejně jako v sezóně v roce 2012 samci reagovali na „M“ playbacky převážně pomocí „I-trylků“, jež použili až dvanáctkrát, zatímco „M-trylky“ byly použity maximálně dvakrát v průběhu tří minut, kdy byla přehrávána playbacková nahrávka (viz Příloha 3 a 4).

Souhrnně se produkce „M-trylků“ v průběhu přehrávání playbacku snížila oproti spontánním zpěvům (tabulka 3). Během první minuty spontánního zpěvu 9 ze 16 samců použilo „M-trylek“, v porovnání se zpěvem při přehrávání playbacku, kdy jej použili pouze 4 samci (Příloha 4). Změna frekvence používání zpěvů obsahujících „M-trylky“ byla signifikantní (GEE; $p = 0,042$). Obdobně i při porovnání třiminutových úseků samci užili při

spontánním zpěvu více „M-trylků“ než během pokusu, ve spontánním zpěvu dva samci nepoužili žádný trylek a jeden dokonce i čtyři. Oproti tomu během playbacku 11 samců nepoužilo žádný „M-trylek“ (Příloha 3). Při měření třiminutových úseků se změna ve frekvenci užívání zpěvu s „M-trylky“ v průběhu pokusu a před ním výrazně lišila (GEE; $p = 0,00033$).

Na rozdíl od předchozí sezóny jsem zjistila, že se frekvence užívání „I-trylků“ během přehrávání playbackové nahrávky snížila, a to jak v průběhu jedné minuty, tak i tří minut (viz tabulka 3). Změna ve frekvenci užívání zpěvu s „I-trylky“ v průběhu pokusu a před ním se výrazně lišila u obou třiminutových úseků (GEE; $p = 0,041$). Toto zjištění se však nepotvrdilo pro jednodominutový úsek (GEE; $p = 0,6$).

3-min. úsek		počet zpěvů s "M-trylky"				počet zpěvů s "I-trylky"			
rok	Lokalita	před pokus	po pokus	frekv. užití před pokus	frekv. užití po pokus	před pokus	po pokus	frekv. užití před pokus	frekv. užití po pokus
2012	Brdy	2 (0-6)	1 (0-2)	9,3 % (0-35 %)	3,3 % (0-18 %)	8,5 (4-12)	10 (4-16)	54,7 % (17-75 %)	47,5 % (24-73 %)
2013-2014	Brdy	1 (0-4)	0 (0-2)	11 % (0-33 %)	0 % (0-9 %)	5,5 (1-11)	5 (0-12)	40 % (8-73 %)	29 % (0-100 %)
2013-2014	Kr.+Obl.	1 (0-4)	0 (0-3)	8 % (0-40%)	0 % (0-50 %)	4,5 (1-11)	3 (0-13)	40 % (11-80 %)	32 % (0-100 %)

1-min. úsek		počet zpěvů s "M-trylky"				počet zpěvů s "I-trylky"			
rok	Lokalita	před pokus	po pokus	frekv. užití před pokus	frekv. užití po pokus	před pokus	po pokus	frekv. užití před pokus	frekv. užití po pokus
2012	Brdy	1 (0-1)	0 (0-2)	7,1 % (0-25 %)	0 % (0-50 %)	3 (1-6)	5 (3-10)	50 % (17-86 %)	73,2 % (57-83 %)
2013-2014	Brdy	1 (0-1)	0 (0-1)	11 % (0-25 %)	0 % (0-17 %)	1,5 (0-4)	1 (0-8)	27 % (0-67%)	20 % (0-100 %)
2013-2014	Kr.+Obl.	0,5 (0-4)	0 (0-1)	7 % (0-57 %)	0 % (0-50 %)	2 (0-7)	1 (0-6)	41% (0-100 %)	31 % (0-100 %)

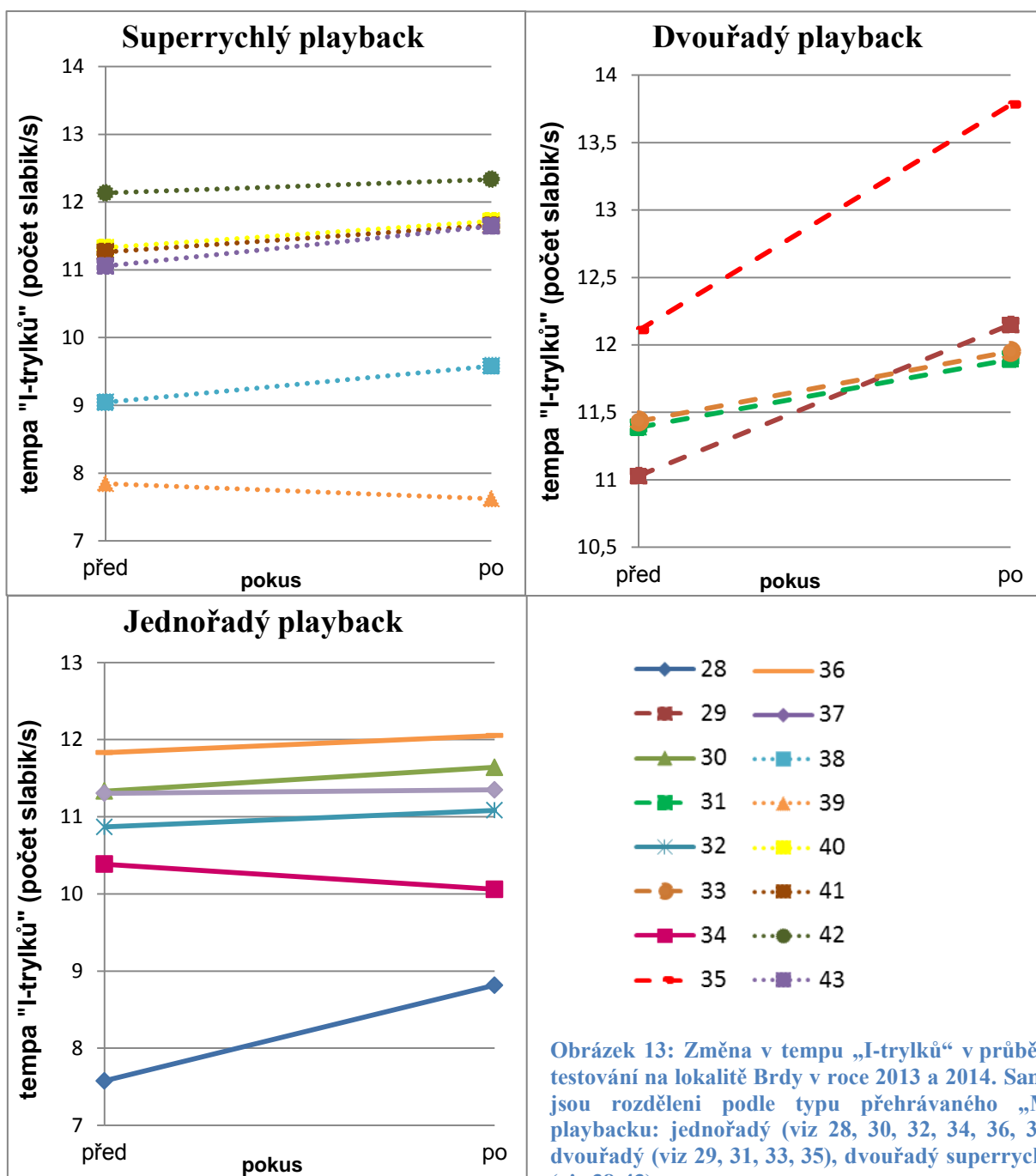
Tabulka 3: Výsledné hodnoty počtu zpěvů s trylky (medián, minimum-maximum) pro všechny lokality

Rovněž jsem hodnotila rozdíly ve zpěvné aktivitě. Zjistila jsem, že většina samců, respektive 9 ze 16, zvýšila aktivitu v průběhu obou časových úseků (viz tabulka 4), konkrétně 11 samců zvýšilo aktivitu během tří minut (Příloha 3) a 10 samců během jedné minuty (Příloha 4). I přesto jsem zjistila, že porovnávané rozdíly nejsou signifikantní (Wilcoxon signed-rank test: 3 minuty: $N = 16$, $W = 36$, $Z = 1,65$; $p = 0,098$; 1 minuta: $N = 15$, $W = 36$; $Z = 1,36$; $p = 0,17$).

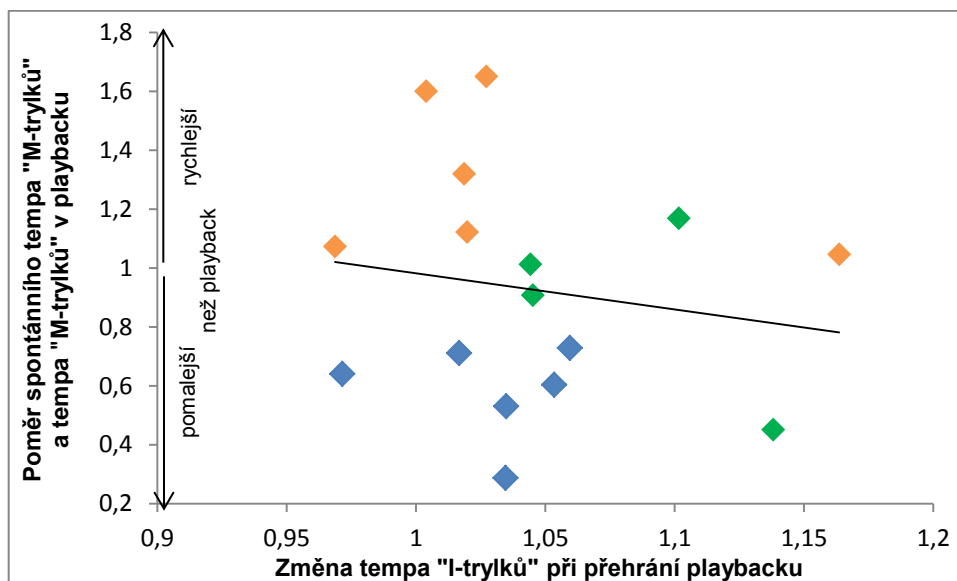
3-min. úsek		celkový počet zpěvů		1-min. úsek		celkový počet zpěvů	
rok	Lokalita	před pokus	po pokus	rok	Lokalita	před pokus	po pokus
2012	Brdy	16,5 (13-23)	23,5 (11-40)	2012	Brdy	6 (4-7)	7 (4-16)
2013-2014	Brdy	14,5 (7-22)	19 (5-32)	2013-2014	Brdy	5,5 (4-11)	6,5 (3-10)
2013-2014	Krko.+Obl.	15 (5-18)	16,5 (18-27)	2013-2014	Krko.+Obl.	6,5 (1-8)	6 (1-10)

Tabulka 4: Výsledné hodnoty celkového počtu zpěvů v mediánu (minimum-maximum) pro všechny lokality

Na závěr jsem opět vyhodnotila rozdíl v tempu „I-trylků“ mezi spontánním zpěvem a vyprovokovaným zpěvem během přehrávání playbacku (obrázek 13). Z celkového počtu 16 samců pouze 2 zpomalili. Zjistila jsem signifikantní rozdíl, to znamená, že samci zrychlili tempa trylků (Wilcoxon signed-rank test: $N = 16$, $W = 12$, $Z = 2,8$; $p = 0,004$).

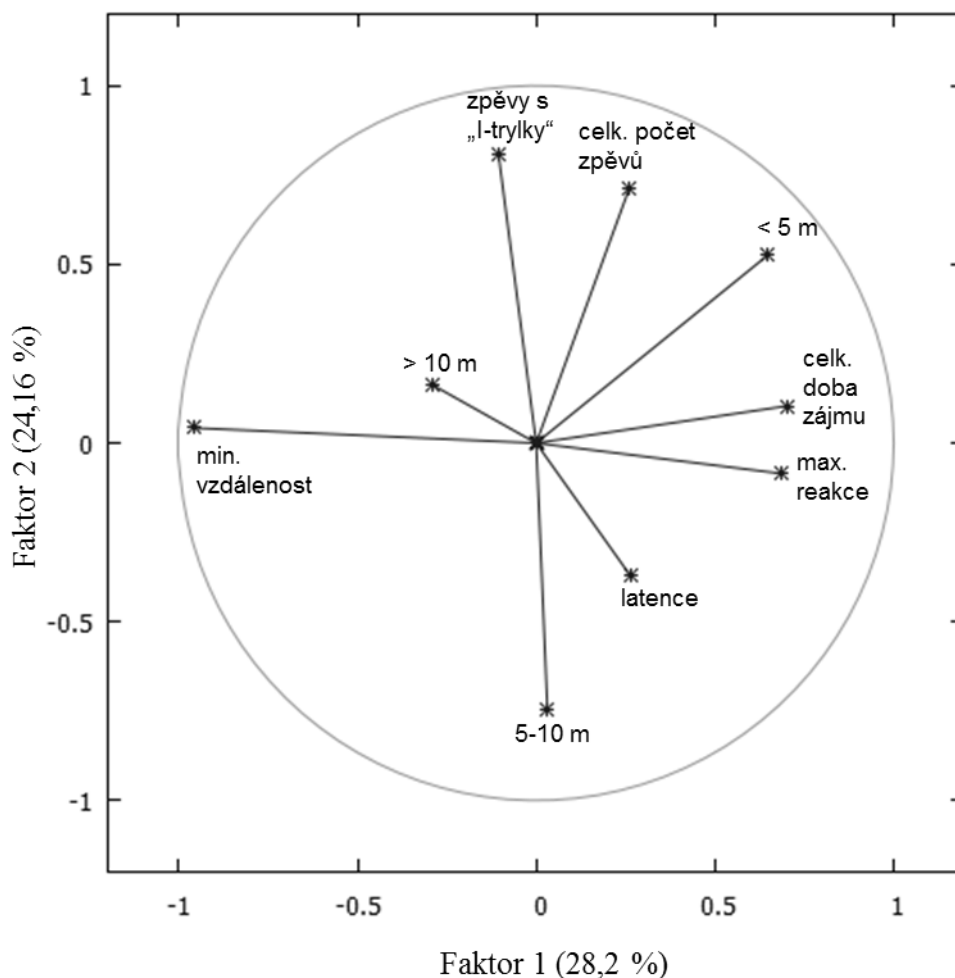


Při vyhodnocování změny tempa trylků u jednotlivých samců v závislosti na tempu playbacku jsem nezjistila žádnou prokazatelnou korelaci (Spearman's rank correlation coefficient: $N = 16$, $r = -0,26$; obrázek 14).



Obrázek 14: Korelace mezi odpovědí samce na playback, respektive změnou tempa „I-trylků“, a poměrem mezi spontánními „M-trylky“ jednotlivých samců a trylky, jež jim byly přehrávány v průběhu playbackového experimentu. Barevné označení samců podle typu přehrávaného „M“ playbacku: oranžová = jednořadý, zelená = dvouřadý, modrá = dvouřadý superrychlý.

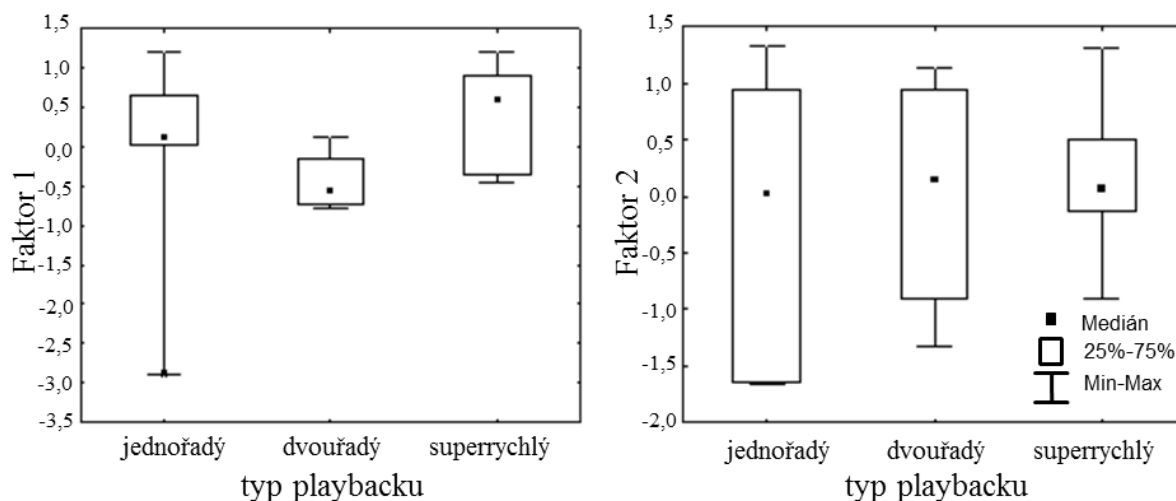
Při vyhodnocení behaviorálních reakcí pomocí faktorové analýzy s varimax rotací jsem zjistila, že první faktor vysvětlil 28,2 % variability a byl úzce korelován s minimální vzdáleností, celkovou dobou zájmu a maximální reakcí. Druhý faktor vysvětlil 24,16 % variability a byl zejména korelován s oběma proměnnými vztaženými ke zpěvné aktivitě a časem stráveným ve vzdálenosti mezi 5 až 10 m (obrázek 15). Toto zjištění ukázalo, že vokální reakce nebyly korelovány s výraznými projevy agresivity, proto jsem k následujícím analýzám používala jednotlivé faktory zvlášť.



Obrázek 15: Faktorová analýza devíti proměnných charakterizujících chování testovaných samců v roce 2013 a 2014

Vyhodnotila jsem závislost mezi oběma faktory získanými během analýzy hlavních komponent a změnou tempa „I-trylků“. Ani pro jeden z faktorů jsem nenalezla signifikantní korelaci mezi nimi a změnou rychlosti tempa trylků samce před a při pokusování (Spearmanův korelační koeficient; faktor 1: $r = -0,43$; faktor 2: $r = 0,01$; vše $p > 0,05$).

Nenalezla jsem vztah mezi rozdílem rychlosti spontánního tempa trylků a vyprovokovaného v porovnání s oběma faktory (Spearmanův korelační koeficient; faktor 1: $r = 0,02$; faktor 2: $r = -0,13$; vše $p > 0,05$). Obdobně jsem nenalezla ani žádný signifikantní vztah mezi typem playbacku a behaviorálními reakcemi (Kruskal-Wallisův test; $N_{\text{jednořadé}} = 6$, $N_{\text{dvouřadé}} = 4$, $N_{\text{superrychlé}} = 6$; faktor 1: $H = 3,6$; $p = 0,16$; faktor 2: $H = 0,13$; $p = 0,94$; obrázek 16), a to ani po zařazení superrychlých playbacků mezi dvouřadé (Mann-Whitney U-Test; pro oba faktory; $N_{\text{jednořadé}} = 6$, $N_{\text{dvouřadé}} = 10$; $U = 27$; $p = 0,79$; Příloha 7).



Obrázek 16: Rozdíly v reakcích na playbacky v závislosti na typu playbacku

Playbackové pokusy na Oblíku a v Krkonoších

I samci na dalších dvou lokalitách používali mnohem častěji „I-trylky“ nežli „M-trylky“ (Příloha 5 a 6).

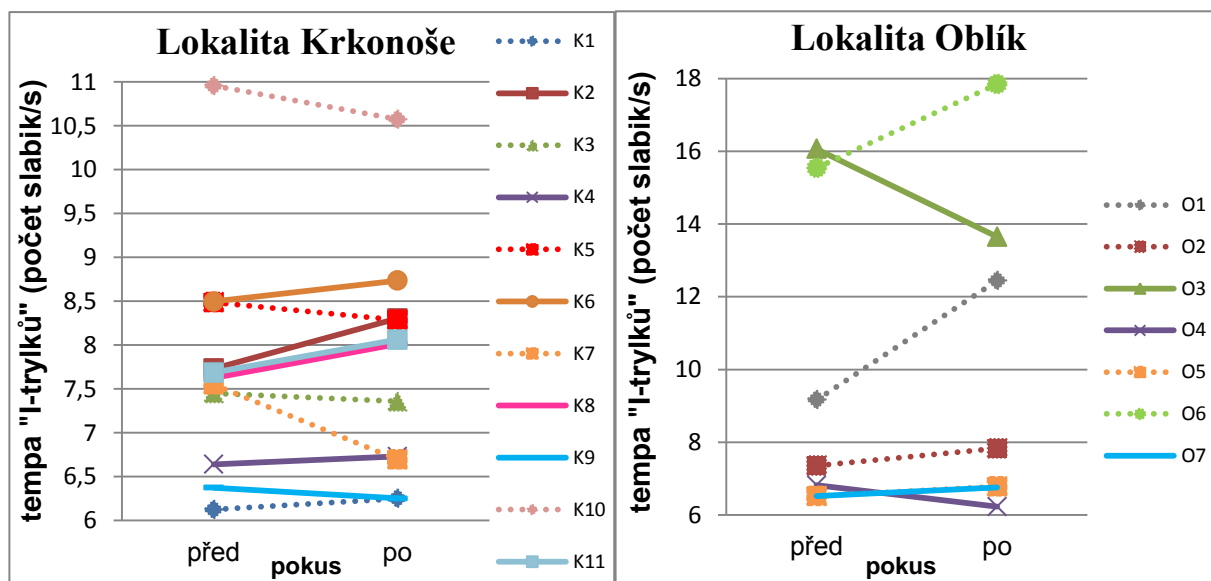
Po vyprovokování playbackovou nahrávkou zpívali samci méně zpěvů obsahujících „M-trylek“ oproti spontánním (GEE; 3 minuty: $p = 0,026$; 1 minuta: $p = 0,018$; viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“, tabulka 3). Během měření třiminutových úseků jsem zjistila, že zatímco 13 samců z 18 použilo „M-trylek“ během spontánního zpěvu před pokusem, ale ve vyprovokovaném zpěvu jej použilo o 5 samců méně (Příloha 5). Taktéž i při vyhodnocení jednodominutového úseku jsem nenalezla „M-trylek“ u 9 samců ve spontánních zpěvech a u 14 samců ve zpěvech zaznamenaných v průběhu přehrávání playbackové nahrávky (Příloha 6).

Dále jsem vyhodnocovala rozdíl ve frekvenci užívání „I-trylků“ a zjistila jsem, že se použití „I-trylků“ u samců před a po vyprovokování playbackem průkazně nelišilo pro žádný měřený úsek (GEE; 3 minuty: $p = 0,19$; 1 minuta: $p = 0,45$). Nicméně produkce „I-trylků“ se snížila pro oba pozorované úseky (viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“, tabulka 3), oproti spontánním zpěvům snížilo frekvenci užívání „I-trylků“ 12 samců v průběhu tří minut (Příloha 5) a 9 během první minuty (Příloha 6).

Opět jsem vyhodnotila i změnu v celkové zpěvné aktivitě. Přesně polovina samců, tedy 9 z 18, zpívala častěji při porovnání třiminutových úseků nahraných před a po spuštění playbackové nahrávky, další 2 zpívali stejně (Příloha 5). Oproti tomu při porovnání jednodominutových úseků pouze 8 samců zvýšilo produkci a jeden samec produkci nezměnil

(Příloha 6). I přesto jsem při porovnání počtu spontánních zpěvů a zpěvů nahraných při přehrávání playbackové nahrávky nezjistila signifikantní rozdíl (Wilcoxon signed-rank test; 3 minuty: $N = 16$, $W = 56$, $Z = 0,62$; $p = 0,53$; 1 minuta: $N = 15$, $W = 57,5$; $Z = 0,14$; $p = 0,89$; viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“, tabulka 4).

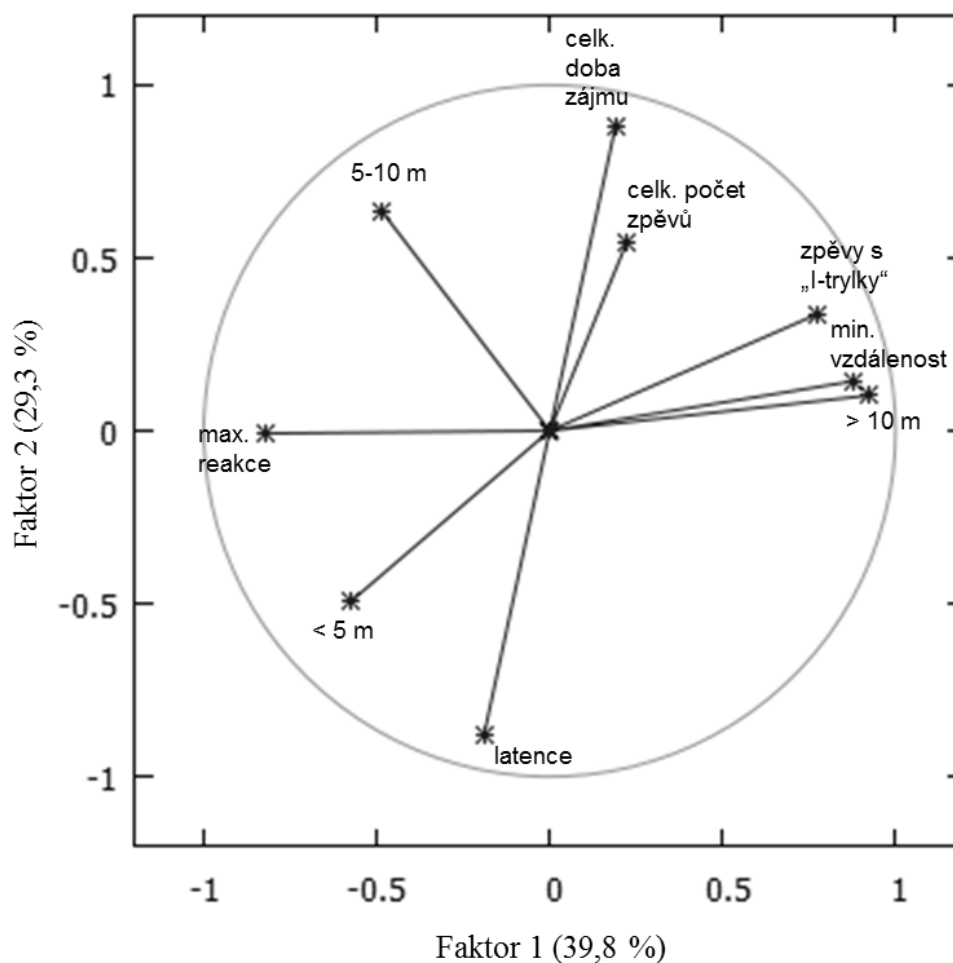
Na závěr jsem vyhodnotila rozdíl v tempu „I-trylků“ mezi spontánním a vyprovokovaným zpěvem, tedy zpěvem, který byl nahrán v průběhu přehrávání playbacku (obrázek 17). Celkem bylo pokusováno 18 samců. Na lokalitě Krkonoše bylo pokusováno 11 samců, z toho 5 zpomalilo tempa trylků, a na Oblíku 7, z nichž zpomalili pouze 2. Na rozdíl od výsledků na lokalitě v Brdech jsem nezjistila, že by samci taktéž významně zrychlili tempa trylků, nenalezla jsem tedy žádný signifikantní rozdíl v tempu trylků (Wilcoxon signed-rank test: $N = 18$, $W = 66$, $Z = 0,85$; $p = 0,4$). Žádnou tendenci ve změně tempa trylků jsem nenalezla ani při vyhodnocování jednotlivých lokalit zvlášť (Wilcoxon signed-rank test; Oblík: $N = 7$, $W = 10$, $Z = 0,68$; $p = 0,5$; Krkonoše: $N = 11$, $W = 29$, $Z = 0,36$; $p = 0,72$). Samci tedy prokazatelně nezrychlovali ani nezpomalovali tempa jejich trylků.



Obrázek 17: Změna v tempu „I-trylků“ v průběhu testování na lokalitě Krkonoše a Oblík v roce 2013-2014. Samci jsou rozdělení podle typu přehrávaného „I“ playbacku: pomalý = tečkovaně, rychlý = plná čára.

Při vyhodnocení behaviorálních reakcí pomocí faktorové analýzy s varimax rotací jsem zjistila, že první faktor vysvětlil 39,8 % variability a byl úzce korelován s maximální reakcí, minimální vzdáleností, časem stráveným ve vzdálenosti větší než 10 m a počtem zpěvů, jež obsahovaly „I-trylky“. Druhý faktor vysvětlil 29,3 % variability a byl převážně korelován

s celkovou dobou zájmu a latencí (obrázek 18). Pro následné analýzy jsem si opět vyhodnotila pro jednotlivé samce jejich faktorová skóre.



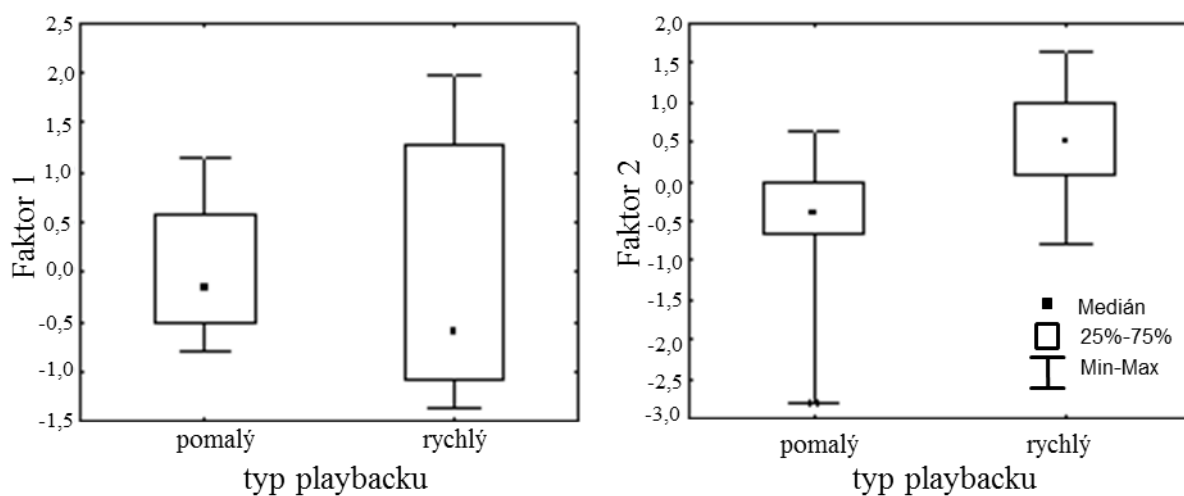
Obrázek 18: Faktorová analýza devíti proměnných charakterizujících chování testovaných samců v roce 2013 a 2014 na lokalitě Oblík a Krkonoše

Při vyhodnocování závislosti změny tempa trylků a faktorových skóre jednotlivých samců jsem nenalezla žádný vztah pro první faktor (Spearmanův korelační koeficient; $r = 0,24$; $p > 0,05$), avšak našla jsem významný vztah pro druhý faktor (Spearmanův korelační koeficient; $r = -0,56$; $p < 0,05$), což znamená, že samci, kteří zpomalovali trylky, věnovali delší pozornost přehrávanému playbacku a rychleji reagovali (tzn. kratší doba latence).

Nenalezla jsem vztah mezi poměrem, jenž byl získán z tempa spontánních trylků samce a temp trylků obsažených v playbackové nahrávce, a oběma faktory (Spearmanův korelační koeficient; faktor 1: $r = -0,11$; faktor 2: $r = -0,37$; vše $p > 0,05$).

Podobné výsledky jsem získala při vyhodnocení vztahu mezi typem playbacku a behaviorálními reakcemi, kdy jsem nenalezla žádný vztah pro faktor 1 (Mann-Whitney

U-Test; $N_{\text{pomalý}} = 9$, $N_{\text{rychlý}} = 9$; $U = 36$; $p = 0,72$; obrázek 19), avšak našla jsem signifikantní vztah pro faktor 2 (Mann-Whitney U-Test; $N_{\text{pomalý}} = 9$, $N_{\text{rychlý}} = 9$; $U = 17$; $p = 0,04$; obrázek 19), což nasvědčuje tomu, že samci soustředili déle svoji pozornost zejména na rychlý typ playbacku. Navíc faktor 2 byl úzce závislý na tempu přehrávaného playbacku (Spearmanův korelační koeficient; $r = 0,51$; $p < 0,05$), tedy samci věnovali více pozornosti a rychleji reagovali (kratší latence) na playback s vyšším tempem trylků. Žádná obdobná závislost však opět nebyla nalezena pro první faktor (Spearmanův korelační koeficient; $r = -0,12$; $p > 0,05$).



Obrázek 19: Rozdíly v reakcích na playbacky v závislosti na typu playbacku

4. Diskuze

Výzkum na lokalitě Brdy

Výsledky z prvních dvou let, 2011-2012, týkající se zejména hypotéz zabývajících se tím, jestli se samci liší v produkci trylků, zda jsou „M-trylky“ produkčně náročnější nežli „I-trylky“ a také jestli samci s rychlejšími trylkami jsou úspěšnější při samčích interakcích, jsou již diskutovány v publikovaném článku (Petrušková et al. 2014). Tamtéž jsou rovněž rozebrány i výsledky prvních playbackových pokusů uskutečněných v roce 2012, jež se zabývaly tím, zdali samci budou na jeden typ trylku odpovídat stejným typem trylku, což podle nás mělo odrazit různou míru agresivity. Proto se v diskuzi zejména zaměřím na pokusy, jež proběhly v letech 2013-2014.

Na základě našich předchozích výsledků jsme došli k závěru, že „M-trylky“ jsou pravděpodobně produkčně náročné struktury, které by mohly potenciálně informovat o kvalitě samce. Při předběžném prvním pohledu to vypadalo, že se samci přizpůsobují kvalitě, respektive rychlosti, přehrávaného playbacku, proto jsme se začali domnívat, že samci jsou schopni rozlišit různé kvality přednesu trylků, což bylo již testováno, například u střízlíka páskovaného (Illes et al. 2006) a u strnadce mokřadního (Moseley et al. 2013). Proto jsme se v roce 2013 a 2014 rozhodli testovat, zdali jsou i samci lindušky schopni odhadnout sílu soupeře na základě jedné konkrétní struktury ve zpěvu, podle „M-trylků“, a jestli samci přizpůsobují svoji odpověď rychlosti trylku rivala.

V roce 2013 byly při tvoření playbackových nahrávek použity přirozené trylky, avšak v roce 2014 bylo nepatrně manipulováno s tempem trylků, proto byly tyto „M-trylky“ nazvány jako superrychlé. Ku příkladu na jíz výše zmíněném strnadci mokřadním bylo zjištěno, že samci tohoto druhu jsou schopni se naučit upravené zpěvy s výrazně vyšší či nižší kvalitou přednesu, což naznačuje, že i takové zpěvy by mohl být považovány za přirozené (Podos 1996; Podos et al. 1999; Lahti et al. 2011). Při těchto výzkumech bylo zjištěno, že mladí samci v rané senzomotorické fázi jsou schopni se naučit zpěvy, u nichž bylo sníženo tempo trylku až o 55% (Lahti et al. 2011), a zároveň, že jsou schopni se naučit zpěv, jehož trylky byly zrychleny o 160-187% (Podos 1996; Podos et al. 1999). Stále však zůstává otázka, zdali jsou samci vůbec schopni rozlišit takové zrychlení. V novější studii na strnadci bylo zjištěno, že samci reagovali obdobně na playbacky obsahující přirozený trylek a playbacky s tempem uměle navýšeným o 115-155%. Avšak bylo zjištěno, že čím více byl playback zrychlen, tím spíše se pokusovaní samci drželi dál od reproduktoru a trávili méně času v jeho blízkosti. Došlo tedy i k útlumu agresivních reakcí (Moseley et al. 2013). Tyto výsledky mohou nasvědčovat tomu, že samci mohli být zastrašeni zrychlenými trylkami. Obdobně i další

studie potvrdily silnější reakci samců na méně výhružné signály (Cramer & Price 2007; de Kort et al. 2009a). Možným vysvětlením je, že přímý konflikt se silným rivalem by mohl znamenat velký risk (de Kort et al. 2009a; Hof & Hazlett 2012). Naše superrychlé trylky byly umělou úpravou zrychleny o 115-128%, přičemž vzorové trylky pro výrobu playbacků byly již sami o sobě nadprůměrně rychlé. Proto při porovnání oproti průměrným tempům trylků jsme tempa manipulovaných trylků zrychlili o 134-180% (průměrné tempo trylku 50-60, viz „Playbackové nahrávky použité na lokalitě Brdy v roce 2014“). I přesto, že superrychlé trylky použité při pokusování přesáhly svým tempem hranici rychlosti přirozených trylků, se domnívám, že samci byli schopni rozlišit vyšší tempa trylků. Takto usuzuji zejména na základě stupně agresivity, jenž byl použit proti superrychlým playbackům (viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“; Faktor 1, obrázek 16). Podle naší hypotézy jsme očekávali, že samci budou reagovat silněji na kvalitnější trylky (Marler & Slabbekoorn 2004), jež by dle nás měl samec vyhodnotit jako vyšší hrozbu. Proto nás nepřekvapilo, že nejagresivnější projevy reakcí, konkrétně nálety, byly zaznamenány právě u samců, jimž byly přehrány superrychlé playbacky, a taktéž tito samci trávili více času poblíž reproduktoru. Jak již několikrát bylo prokázáno delší čas strávený poblíž reproduktoru či atrapy bývá předzvěstí útoku (Illes et al. 2006; Ballentine et al. 2008). Avšak oproti našim předpokladům byly i pro jednořadé playbacky zjištěny nejagresivnější typy reakcí, včetně fyzického kontaktu, a času stráveného v těsné blízkosti reproduktoru, nicméně podstatně větší část pokusu trávili samci ve vzdálenosti větší než 10 m.

Stejně jako v roce 2012 (Petrušková et al. 2014) bylo zjištěno, že samci po stimulaci playbackem zrychlili trylky, pouze 2 samci zpomalili. První z nich pokusovaný na jednořadý playback, samec č. 34 se však projevil jako jediný samec ze všech testovaných samců za pomoci nejagresivnější reakce, a to fyzického kontaktu s reproduktorem. Druhý samec pokusovaný na nejrychlejší vytvořenou superrychlou playbackovou nahrávku, samec č. 39, měl druhé nejpomalejší tempo „I-trylku“ ze všech 16 pokusovaných samců. Osobně se domnívám, že tento samec byl opravdu slabý, a proto mohl raději zpomalit trylky než by riskoval přímý konflikt (Marler & Slabbekoorn 2004). Tomu nasvědčuje i to, že z residentů byl zaznamenáván na lokalitě po nejkratší dobu a navíc po odchytu a kroužkování jsme ho již na lokalitě nezaznamenali (občas se stane, že samce nahrajeme pouze jednou, takoví samci pravděpodobně jen protahují).

Ačkoliv žádná moje analýza nepodpořila závěr, že se samci přizpůsobují kvalitě přehrávaného playbacku, zdá se, že samci mají agresivnější sklony (viz „Playbackové pokusy v Brdech v roce 2013 a 2014“; Faktor 1, obrázek 16) spojeny se superrychlým a jednořadým

playbackem. Z těchto typů playbacků není ani jeden běžným playbackem. První je uměle upraven a druhý je užíván jen velmi zřídka, například v roce 2013 jsme ho zaznamenali pouze u dvou testovaných samců. Proto je možné, že samci sice zrychlují tempo trylků jako reakci na vpád do jejich teritoria, ale silnější behaviorální reakce používají proti neobvyklým typům zpěvu, jež pro ně potencionálně mohou znamenat větší hrozbu.

Jednořadá „M-trylky“ by mohly být vnímány samci jako mnohem kvalitnější, než jsme se doposud domnívali na základě jejich tempa. Jednořadá „M-trylky“ obsažené v playbaccích dosahovaly hodnot temp trylku od 35-56. Teoreticky by tyto trylky mohly být vnímány samci jako konsistentnější, a proto jsou chápány jako větší hrozba než stejně rychlé dvouřadá „M-trylky“. Existuje řada prací, která prokázala spojitost mezi konsistencí zpěvu či jeho konkrétních struktur a kvalitou samce (Botero et al. 2009; de Kort et al. 2009b; Vehrencamp et al. 2013). Zajímavé bylo, že všichni samci, kteří se projeví pomocí nejagresivnějšího typu reakce (v těchto případech nálet) měli ve svém repertoáru konsistentní typ dvouřadého „M-trylku“. Navíc samec, který dokonce zaútočil na reproduktor, samec č. 34, vlastnil shodně s playbackem jednořadý konsistentní typ „M-trylku“. Tyto závěry podporují teorii, že konsistence trylku má taktéž význam. Avšak jiní samci taktéž s konsistentními trylkami reagovali nejméně agresivním způsobem, tedy jen zpěvem. Proto na základě současných výsledků nemůžu dojít k jasnému závěru. Nezpůsobila jsem žádný trend. Nicméně jistě by bylo zajímavé pokusit se otestovat samce na konsistentní „M-trylky“.

Reakce samců mohly rovněž být ovlivněny načasováním pokusů v rámci sezóny. Již několikrát bylo testováno, že samci v lepší kondici čili kvalitnější samci přilétají ze zimovišť nejdříve (Møller et al. 2003; Kipper et al. 2006). Toto může být vysvětleno například tím, že si samci na začátku sezóny snaží osvojit nejlepší teritoria (Searcy 1984; Lanyon & Thompson 1986; Lampe & Espmark 2003). Z těchto zjištění se dá tedy předpokládat, že by mohlo docházet k nejagresivnějším konfliktům mezi nejkvalitnějšími samci právě na začátku sezóny. Nic takového jsem však nezpůsobila.

Výzkum na lokalitě Oblík a Krkonoše

Prozatím jsme se zejména věnovali naší hlavní lokalitě Brdy, kde jsme se rozhodli, že vyzkoušíme otestovat, jak samci reagují na přehrávané playbacky s „M-trylkami“. Protože zde však není dostatečný počet samců a museli bychom je testovat opakovaně, což by mohlo výsledky značně zkreslit (Pišvejcová 2014), zahrnuli jsme do výzkumu další dvě lokality. Na lokalitách umístěných na Oblíku a v Krkonoších jsme začali testovat, jak samci reagují

na zpěvy s rozdílně kvalitními „I-trylky“. Ty by potenciálně mohly kódovat rozdílnou míru agresivity či dokonce i kvalitu zpívajícího samce.

Po stimulaci playbackem pomocí rychlých či pomalých „I-trylků“ bylo zjištěno, že samci snížili počet zpívaných „M-trylků“. Tyto výsledky jsou shodné s výsledky z lokality v Brdech. Avšak v přímém rozporu s předchozími výsledky bylo, že samci signifikantně nezrychlili „I-trylky“ při přehrávání nahrávky. Prvním poměrně logickým vysvětlením by mohlo být, že samci na těchto lokalitách neužívají „I-trylky“ jako signály agresivity, jak tomu nasvědčovaly všechny naše předchozí výsledky získané na naší hlavní lokalitě Brdy. Tedy, že „I-trylky“ nejsou univerzálním signálem agresivity pro různé populace.

Dalším důvodem neočekávané reakce samců by mohl být způsob výroby playbackových nahrávek. Na přípravu playbackových nahrávek na lokalitě Oblík a Krkonoše byly použity záznamy ze sezóny 2012 pořízené na těchto lokalitách. Nicméně kvalitních nahrávek, jež by obsahovaly i potřebně dlouhé trylky, nebylo dostatečné množství. Proto jsme se rozhodli, že použijeme „I-trylky“ zaznamenané v Brdech. I přestože se jednotlivé populace lindušek liší svými lokálními dialekty (Petrušková et al. 2010), typ trylky „I1“ se vyskytuje na všech lokalitách (Petrušková, nepublikovaná data). Na první pohled se to tak opravdu může jevit, avšak při bližších analýzách nahrávek pořízených na těchto lokalitách jsme zpozorovali, že se jednotlivé typy trylků nepatrně liší. Důkazem tohoto může například být, že někteří samci dosahují neobvykle vysokých hodnot při měření temp „I-trylků“ (Kinštová, vlastní pozorování) oproti lokalitě Brdy (viz „Playbackové pokusy na Oblíku a v Krkonoších“, obrázek 17 - lokalita Oblík). Proto se domnívám, že i v této struktuře by mohla existovat dialektová variabilita, která nám prozatím unikala. Samci byli tedy testováni pro ně neznámými strukturami.

Je však velmi zajímavé, že z pokusovaných 18 samců jsme u poloviny z nich zaznamenali trylky, jež označujeme jako „I1“, či jim strukturálně velmi podobné trylky. Sedm z těchto samců zrychlilo trylky. Alternativně je tedy možné, že námi použitý typ trylky „I1“ není příliš často užíván či není užíván při interakcích mezi samci. Proto samci nevěděli, jak ho vyhodnotit. Naopak typ „I2“ byl v nahrávkách zaznamenán nápadně častěji (Kinštová, vlastní pozorování), což by nasvědčovalo tomu, že spíše tento typ trylky by mohl být využit při komunikaci mezi samci. Ti by tedy v agresivních stfech mohli používat konkrétní typ „I-trylky“. Samci proto mohli být zmateni při použití neobvyklého trylky v agresivním kontextu, a to zejména ti, kteří tento typ trylky ve svém repertoáru ani nevladnili.

Navzdory předchozím závěrům bylo zjištěno, že samci, z lokality Oblík a Krkonoše, se sklony ke snížení tempa trylků při přehrávání nahrávky věnovali delší pozornost

přehrávanému playbacku. Taktéž i samci, kterým byl přehráván playback s rychlým typem trylků, měli tendenci zpomalovat tempa svých trylků po přehraní pokusné nahrávky. Tyto výsledky však vedou k domněnce, že nejvíce výhružné nahrávky vzbuzují v samcích největší zájem, lépe řečeno nejdelší zájem. Již několik autorů se zabývalo otázkou, jestli při simulaci vpádu soka do teritoria samce by samci měli reagovat výrazněji na silnější výhružné signály (Marler & Slabbekoorn 2004), například přilákat vyprovokovaného jedince na kratší vzdálenost nebo rovnou podniknout útok (Leitão & Riebel 2003; Illes et al. 2006). Nebo by se naopak měli nechat zastrašit, ustoupit či dokonce opustit teritorium. V takovém případě by samci měli silněji reagovat na méně agresivní signál (Luschi & Del Seppia 1996; Langemann et al. 2000; Cramer & Price 2007). Pokud by toto platilo, znamenalo by to, že samci i na těchto dvou lokalitách považují brdské „I-trylky“ za agresivní signál, nicméně se odlišuje jejich reakce na agresivní signál oproti samcům pokusovaným v Brdech.

5. Závěr

Z výsledků tříleté studie na lokalitě v Brdech vyplývá, že „I-trylky“ jsou užívány v agresivních střetech a jejich zrychlení by navíc mohlo odrážet motivaci zpívajícího jedince. Taktéž se domníváme, že by tyto trylky mohly v sobě nést i informaci o kvalitě samce. Toto se nám však prozatím nepodařilo řádně otestovat, proto by bylo vhodné opakovat pokusy s pomalými a rychlými lokálně specifickými „I-trylky“.

Oproti tomu u „M-trylků“, které jsou pravděpodobně produkčně náročnějšími strukturami, nebylo prokázáno, že by je samci používali při stanovení kvalit soupeře a podle toho přizpůsobili svoji odpověď. Přesto si však stále myslím, že tyto trylky v sobě nesou signál kvality, ale ten bude pravděpodobně určený zvláště samicím. Bylo by taktéž zajímavé zjistit, jestli samci nepřizpůsobují svoji odpověď kvalitě „M-trylku“ na základě jeho konzistence. Konzistence by tedy mohla hrát významnější roli nežli rychlost trylku.

Proto, aby předpoklady o kvalitě trylků mohly být potvrzeny, je potřeba další terénní práce, jež by se soustředila zejména na zaznamenání úspěšných páření. Získané informace by měly být dány do souvislosti s kvalitou trylku každého jedince. Bylo by rovněž vhodné pokusit se více prozkoumat přirozené interakce mezi samci.

Pro další playbackové experimenty bych doporučila změnu přístupu, bylo by žádoucí každého samce otestovat dvakrát, jednou na trylek o nižší kvalitě a podruhé na trylek o vyšší kvalitě. Toto by pomohlo více objasnit, jak jednotliví samci reagují. Prozatím toto testování nebylo možné ze dvou důvodů. Prvním bylo, že pokud byl samec testován na druhý typ playbacku s malým časovým odstupem, například v rámci jednoho dne, jeho odpověď byla vždy ovlivněna již předchozím pokusem, proto je potřeba alespoň několikadenní odklad. V tomto případě jsme si však nemohli být jisti, že stále testujeme stejného samce. Avšak díky výsledkům ze simultánní studie (Pišvejcová 2014) již víme, že se jednotliví samci dají rozpoznat na základě jejich repertoáru. Tudíž je již možné samce otestovat dvakrát v časovém rozestupu. Druhý možný způsob testování je za pomoci dvou reproduktorů, kdy se samcům současně přehrávají dva typy playbacků a zaznamenává se jejich reakce. Pro tento typ testování jsme však prozatím neměli dostatečný počet reproduktorů. Toto je tedy druhý důvod.

Linduška lesní je velmi zajímavým a vhodným objektem pro testování jednotlivých struktur ve zpěvu, zejména díky tomu, že má ve svém repertoáru hned dva typy trylků. Nepochybně je vhodným modelovým druhem i pro další studium ptačí komunikace.

6. Seznam literatury

- Appleby, B. M. & Redpath, S. M.** 1997. Indicators of male quality in the hoots of tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Raptor Research*, **31**, 65–70.
- Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S.** 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, **15**, 163–168.
- Ballentine, B., Searcy, W. A. & Nowicki, S.** 2008. Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour*, **75**, 693–703.
- Botero, C. A., Rossman, R. J., Caro, L. M., Stenzler, L. M., Lovette, I. J., de Kort, S. R. & Vehrencamp, S. L.** 2009. Syllable type consistency is related to age, social status and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal Behaviour*, **77**, 701–706.
- Briefer, E., Osiejuk, T. S., Rybak, F. & Aubin, T.** 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of theoretical biology*, **262**, 151–164.
- Byers, B. E.** 1996. Messages encoded in the songs of chestnut-sided warblers. *Animal Behaviour*, **52**, 691–705.
- Byers, B. E.** 2007. Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology*, **18**, 130–136.
- Cardoso, G. C. & Mota, P. G.** 2009. Loudness of syllables is related to syntax and phonology in the songs of canaries and seedeaters. *Behaviour*, **146**, 1649–1663.
- Cardoso, G. C., Mota, P. G. & Depraz, V.** 2007a. Female and male serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1425–1436.
- Cardoso, G. C., Atwell, J. W., Ketterson, E. D. & Price, T. D.** 2007b. Inferring performance in the songs of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology*, **18**, 1051–1057.
- Catchpole, C. K.** 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, **74**, 149–166.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B.** 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variation*. Second edn. Cambridge University Press.
- Cortezón Rivas, A.** 2014. Study of song structures as potential quality indicators in Tree Pipit (*Anthus trivialis*). Universitat de Barcelona.
- Cramer, E. R. A. & Price, J. J.** 2007. Red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus* respond differently to song types with different performance levels. *Journal of Avian Biology*, **38**, 122–127.
- Černý, W. & Drchal, K.** 1990. *Průvodce přírodou: Ptáci*. Aventinum, 351.

- De Kort, S. R., Eldermire, E. R. B., Cramer, E. R. A. & Vehrencamp, S. L.** 2009a. The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral ecology: official journal of the International Society for Behavioral Ecology*, **20**, 200–206.
- De Kort, S. R., Eldermire, E. R. B., Valderrama, S., Botero, C. A. & Vehrencamp, S. L.** 2009b. Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **276**, 2315–2321.
- Drăgănoiu, T. I., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **269**, 2525–2531.
- DuBois, A. L., Nowicki, S. & Searcy, W. A.** 2009. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology letters*, **5**, 163–165.
- DuBois, A. L., Nowicki, S. & Searcy, W. A.** 2011. Discrimination of vocal performance by male swamp sparrows. *Behavioral ecology and sociobiology*, **65**, 717–726.
- Fitzsimmons, L., Foote, J., Ratcliffe, L. & Mennill, D.** 2008. Frequency matching, overlapping and movement behaviour in diurnal countersinging interactions of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, **75**, 1913–1920.
- Galeotti, P.** 1998. Correlates of hoot rate and structure in male Tawny Owls *Strix aluco*: implications for male rivalry and female mate choice. *Journal of Avian Biology*, **29**, 25–32.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. & Møller, A. P.** 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour*, **53**, 687–700.
- ¹**Garstang, W.** 1922. *Songs of the Birds*. Witherby & Sons, London.
- Hoese, W. J., Podos, J., Boetticher, N. C. & Nowicki, S.** 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *The Journal of experimental biology*, **203**, 1845–1855.
- Hof, D. & Hazlett, N.** 2012. Mortal combat: an apparent intraspecific killing by a male Black-capped Chickadee. *Journal of Field Ornithology*, **83**, 290–294.
- Christie, P. J., Mennill, D. J. & Ratcliffe, L. M.** 2004. Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**, 341–348.
- Illes, A. E., Hall, M. L. & Vehrencamp, S. L.** 2006. Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **273**, 1907–1912.

¹ sekundární citace (Marler & Slabbekoorn 2004)

- Järvi, T., Radesäter, T. & Jakobsson, S.** 1980. The song of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situation. *Ornis Scandinavica*, **11**, 236–242.
- Johnson, R.S.** 1975. Messiaen. University of California Press, Berkeley, CA.
- Kinštová, A.** 2012. Funkce velikosti repertoáru u pěvců. Univerzita Karlova v Praze.
- Kipper, S., Mundry, R., Hultsch, H. & Todt, D.** 2004. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour*, **141**, 371–390.
- Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H. & Todt, D.** 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour*, **71**, 211–217.
- Krebs, J. R., Ashcroft, R. & Van Orsdol, K.** 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour*, **29**, 918–923.
- Lahti, D. C., Moseley, D. L. & Podos, J.** 2011. A tradeoff between performance and accuracy in bird song learning. *Ethology*, **117**, 802–811.
- Lampe, H. M. & Espmark, Y. O.** 2003. Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis*, **145**, E24–E33.
- Langemann, U., Tavares, J. P., Peake, T. M. & McGregor, P. K.** 2000. Response of great tits to escalating patterns of playback. *Behaviour*, **137**, 451–471.
- Lanyon, S. M. & Thompson, C. F.** 1986. Site fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male painted buntings. *The Condor*, **88**, 206–210.
- Leitão, A. & Riebel, K.** 2003. Are good ornaments bad armaments? Male chaffinch perception of songs with varying flourish length. *Animal Behaviour*, **66**, 161–167.
- Leitner, S. & Catchpole, C. K.** 2002. Female canaries that respond and discriminate more between male songs of different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. *Journal of neurobiology*, **52**, 294–301.
- Leitner, S. & Catchpole, C. K.** 2004. Syllable repertoire and the size of the song control system in captive canaries (*Serinus canaria*). *Journal of neurobiology*, **60**, 21–27.
- Leitner, S., Voigt, C. & Gahr, M.** 2001. Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*), a field study. *Behaviour*, **138**, 885–904.
- Linhart, P., Fuchs, R., Poláková, S. & Slabbekoorn, H.** 2012. Once bitten twice shy: long-term behavioural changes caused by trapping experience in willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, **43**, 186–192.

- Linhart, P., Jaška, P., Petrusková, T., Petrusek, A. & Fuchs, R.** 2013. Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural processes*, **100**, 139–145.
- Luschi, P. & Del Seppia, C.** 1996. Song-type function during territorial encounters in male Cetti's Warblers *Cettia cetti*. *Ibis*, **138**, 479–484.
- Marler, P. & Slabbekoorn, H.** 2004. *Nature's Music, The Science of Birdsong*. Elsevier Academic Press.
- Mennill, D. J. & Ratcliffe, L. M.** 2004. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, **67**, 441–450.
- ²**Messiaen, O.** 1955. Le réveil des oiseaux, pour piano solo et orchestra: Partition d'orchestre. Napsáno 1953. Durand (1955), 61.
- Miller, E. V.** 1941. Behavior of the Bewick wren. *The Condor*, **43**, 81–99.
- Møller, A. P., Brohede, J., Cuervo, J. J., de Lope, F. & Primmer, C.** 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology*, **14**, 707–712.
- Morton, E. S.** 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American naturalist*, **111**, 855–869.
- Moseley, D. L., Lahti, D. C. & Podos, J.** 2013. Responses to song playback vary with the vocal performance of both signal senders and receivers. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **280**, 20131401.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E.** 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 97–100.
- Mula Laguna, J.** 2012. Trill phrases in bird songs as male quality indicators: Individual intra-population differences. Charles University in Prague.
- Naguib, M. & Kipper, S.** 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 419–426.
- Pasteau, M., Nagle, L. & Kreutzer, M.** 2009. Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**, 808–814.
- Pekár, S. & Brabec, M.** 2012. Modern Analysis of Biological Data. 2. Linear Models with Correlations in R. Masaryk University Press, Brno. 256.

² sekundární citace (Johnson 1975)

- Petrusková, T., Osiejuk, T. S., Linhart, P. & Petrušek, A.** 2008. Structure and complexity of perched and flight songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*). *Ann. Zool. Fennici*, **45**, 135–148.
- Petrusková, T., Osiejuk, T. S. & Petrušek, A.** 2010. Geographic variation in songs of the Tree Pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. *The Auk*, **127**, 274–282.
- Petrusková, T., Kinštová, A., Pišvejcová, I., Mula Laguna, J., Cortezón, A., Brinke, T. & Petrušek, A.** 2014. Variation in trill characteristics in Tree Pipit songs: Different trills for different use? *Ethology*, **120**, 586–597.
- Pišvejcová, I.** 2014. Individuální akustický monitoring pěvců na příkladu lindušky lesní. Charles University in Prague.
- Podos, J.** 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, **51**, 1061–1070.
- Podos, J.** 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, **51**, 537–551.
- Podos, J., Nowicki, S. & Peters, S.** 1999. Permissiveness in the learning and development of song syntax in swamp sparrows. *Animal Behaviour*, **58**, 93–103.
- Procházka, P.** 2011. *Strnad obecný, pták roku 2011*. Česká společnost ornitologická, 19.
- Searcy, W. A.** 1982. The evolutionary effects of mate selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **13**, 57–85.
- Searcy, W. A.** 1984. Song repertoire size and female preferences in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **14**, 281–286.
- Searcy, W. A.** 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist*, **32**, 71–80.
- Searcy, W. A. & Beecher, M. D.** 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, **78**, 1281–1292.
- Searcy, W. A. & Nowicki, S.** 2006. Signal interception and the use of soft song in aggressive interactions. *Ethology*, **112**, 865–872.
- Searcy, W. A., Anderson, R. C. & Nowicki, S.** 2006. Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 234–241.
- Schmidt, R., Kunc, H. P., Amrhein, V. & Naguib, M.** 2008. Aggressive responses to broadband trills are related to subsequent pairing success in nightingales. *Behavioral Ecology*, **19**, 635–641.
- Staicer, C. A.** 1996. Acoustical features of song categories of the Adelaide's Warbler (*Dendroica adelaidae*). *The Auk*, **113**, 771–783.

- Svensson, L., Mullarney, K. & Zetterström, D.** 2009. *Ptáci: Evropy, Severní Afriky a Blízkého Východu*. Druhé vydání. HarpersCollins, 447.
- Thorpe, W. H.** 1954. The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature*, **173**, 465-469.
- Todt, D. & Naguib, M.** 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior*, **29**, 247-296.
- Trillo, P. A. & Vehrencamp, S. L.** 2005. Song types and their structural features are associated with specific contexts in the banded wren. *Animal behaviour*, **70**, 921-935.
- Vallet, E. & Kreutzer, M.** 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, **49**, 1603-1610.
- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M.** 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, **55**, 291-297.
- Vehrencamp, S. L., Hall, M. L., Bohman, E. R., Depeine, C. D. & Dalziell, A. H.** 2007. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology*, **18**, 849-859.
- Vehrencamp, S. L., Yantachka, J., Hall, M. L. & de Kort, S. R.** 2013. Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **67**, 409-419.
- Weiss, M., Kiefer, S. & Kipper, S.** 2012. Buzzwords in females' ears? The use of buzz songs in the communication of nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *PLOS ONE*, **7**, e45057.
- Westneat, M. W., Long, J. H., Hoese, W. & Nowicki, S.** 1993. Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *The Journal of experimental biology*, **182**, 147-171.
- Zollinger, S. A., Podos, J., Nemeth, E., Goller, F. & Brumm, H.** 2012. On the relationship between, and measurement of, amplitude and frequency in birdsong. *Animal Behaviour*, **84**, e1-e9.

Další zdroje:

- Bioacoustics Research Program.** 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY, United States: The Cornell Lab of Ornithology. <http://www.birds.cornell.edu/brp/raven/raven>.
- Figuroa H.** 2007. XBAT-Extensible Bioacoustic Tool (Revision 5) [Computer software]. Bioacoustics Research Program, Ithaca, NY, United States: The Cornell Laboratory of Ornithology. <http://xbat.org/home.html>
- Højsgaard, S., Halekoh, U. & Yan J.** 2006. The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. *J. Stat. Softw.*, **15**, 1-11.

R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Specht R. 2011. Avisoft-SASLab Pro, Version 5. 1. 23 [Computer software]. Avisoft bioacoustics, Berlin, Germany. <http://www.avisoft.com/>

StatSoft. 2001. Statistica (data analysis software system), version 6. StatSoft, Inc., Tulsa, USA.

StatSoft. 2013. Statistica (data analysis software system), version 12. StatSoft, Inc., Tulsa, USA.