

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Anna Králíková

Vztah vokalizace a hybridizace u savců

Connection of vocalization and hybridization in mammals

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková Ph.D.

Praha, 2015

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou 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, 13. 8. 2015

.....
Anna Králíková

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji zde zejména své školitelce Tereze Petruskové za veškeré rady, doporučení a především za její ochotu a důvěru. Ráda bych také poděkovala své rodině a přátelům za podporu během celého mého studia.

Abstrakt

Vokalizace umožňuje savcům komunikovat s ostatními jedinci stejného druhu a poskytnout jim informaci o nebezpečí, pohlaví volajícího, ale především o druhové příslušnosti. Jednotlivé druhy se svou vokalizací navzájem odlišují, a tudíž by jejich zvukový projev měl být součástí prezygotické reprodukčně izolační bariéry. Správné rozpoznání sexuálního partnera stejného druhu zabraňuje vzniku hybridního jedince, který může být až neživotaschopný.

Ve volné přírodě dochází k hybridizaci mezi příbuznými druhy častěji, než se myslelo. Uvažuje se, že vliv na mezidruhové křížení může mít i vokalizace hybridizujících druhů. Role vokalizace při hybridizaci byla zkoumána u několika málo druhů savců. V této literární rešerši se zabývám tím, zda je vokalizace u savců silnou etologickou reprodukčně izolační bariérou, ale také vlivem hybridizace na vokalizaci. Je známo, že některé druhy savců dokáží vydávat zvuky, které se naučili odposloucháváním, což by mohlo vést k předpokladu, že savci jsou schopni naučit se cizí zvuky a jejich vokalizace je založena spíše na odposlechu než na dědičnosti. Avšak některé studie naznačují, že vokalizace savců je podmíněna geneticky. Ideálním objektem pro studium dědičnosti vokalizace jsou hybridní jedinci, protože jejich rodičovské druhy se svou vokalizací často značně liší a hybridi tak mohou vokalizovat jako jeden z jejich rodičů nebo smíšeně. Na základě jejich vokalizaci lze nejlépe zkoumat, do jaké míry je u nich podmíněna geneticky nebo učením.

Klíčová slova: vokalizace, hybridizace, savci, dědičnost vokalizace

Abstract

Vocalization allows mammals to communicate with other individuals of the same species and provide them with information about the dangers, the sex of the caller, but mainly species affiliation. Individual species with their vocalizations differ from one another, and therefore their vocal performance should be part of the prezygotic reproductive isolation barrier. Correct recognition of the sexual partner of the same species prevents creating a hybrid individual that may even be nonviable.

In the wild, hybridization between related species occurs more often than preassumed. It is considered that influence on the interspecific crossing can be caused by vocalization of hybridizing species. The role of vocalization in hybridization was studied on a few mammalian species. This review deals with the question, whether the mammal vocalization is a strong ethological reproductive isolation barrier and whether hybridization influences vocalization. It is known that some mammal species can reproduce sounds learned by listening, assuming that mammals are able to learn foreign sounds and that vocalization is based on listening rather than heredity. However, some studies suggest that mammalian vocalization is determined genetically. Hybrid individuals are ideal object for studying the inheritance of vocalizations, because of their variable parental species vocalizations, which allows vocalization either as one of their parents or a mixture of both. On the basis of their vocalization it is possible to distinguish to what extent they are genetically conditioned or influenced by teaching.

Keywords: vocalization, hybridization, mammals, vocalization inheritance

Obsah

| | |
|---|----|
| Abstrakt..... | 4 |
| Abstract..... | 5 |
| Obsah..... | 6 |
| 1. Úvod..... | 7 |
| 1.1. Příčiny mezidruhové hybridizace u obratlovců..... | 8 |
| 1.1.1. Hybridizace při vnějším oplodnění..... | 9 |
| 1.1.2. Násilná kopulace..... | 9 |
| 1.1.3. Sexuální imprinting..... | 10 |
| 1.1.4. Hybridizace v kontaktních zónách..... | 10 |
| 1.1.4.1. Vzácnost konspecifického partnera..... | 10 |
| 1.1.4.2. Špatná volba samice..... | 11 |
| 1.1.4.3. Nedostatečná schopnost rozpoznat partnera..... | 11 |
| 1.1.4.4. Supernormální stimuly..... | 12 |
| 1.2. Hybridizace u savců..... | 12 |
| 2. Vokalizace savců..... | 15 |
| 3. Role vokalizace při vzniku hybridizace..... | 16 |
| 4. Vliv hybridizace na vokalizaci..... | 20 |
| 5. Závěr..... | 24 |
| 6. Seznam literatury..... | 27 |

1. Úvod

Koncept biologického druhu je založen na předpokladu určitých mechanismů, které zajišťují reprodukční izolovanost skupin živočichů (Flegr 2005). Skupinu živočichů s podobnými morfologickými znaky (například barva srsti) a podobným chováním (například rituály spojené s pářením, vokalizace) je také možné považovat za členy jednoho druhu (Templeton 1992). Pro účel této práce za druh považuji skupinu jedinců, kteří jsou geneticky příbuzní, mají podobné morfologické a etologické znaky. Aby bylo možné mluvit o druhu, musí být tato skupina zároveň reprodukčně izolovaná od ostatních živočišných skupin.

U pohlavně se rozmnožujících živočichů existují druhově specifické mechanismy, jež umožňují rozpoznat vhodného sexuálního partnera, tedy jedince stejného druhu (Paterson 1985). Současně s nimi vznikaly během evoluce i reprodukčně izolační bariéry, které znevýhodňovaly rozmnožování s jedinci cizího druhu. Tyto bariéry můžeme rozdělit do tří základních skupin: prekopulační, postkopulační a postzygotické bariéry (Coyne & Orr 2004). Prekopulační mechanismy se uplatňují před samotným rozmnožováním. Může se jednat o nekompatibilitu reprodukčních orgánů, jiné pářící období nebo etologickou izolaci – například odlišné zasnubní rituály. Pokud dojde k páření, mohou se začít uplatňovat postkopulační bariéry jako například nekompatibilita gamet. Postzygotické mechanismy začínají působit až po vzniku samotného jedince. Potomek vzniklý z mezidruhového křížení například nebude mít vlastní niku (Barton & Hewitt 1985), bude neatraktivní, sterilní nebo neživotaschopný (Mayr 1963). Dojde-li k překonání nebo porušení reprodukčně izolačních mechanismů a k mezidruhové reprodukci, mluvíme o hybridizaci (Mallet 2005).

Hybridizace byla často cíleně uskutečňována v laboratorních podmínkách či chovných zařízeních a jejím účelem bylo spojit v křížencích dobré vlastnosti rodičovských druhů. Příkladem takto kontrolovaného křížení mohou být mezci či muly, jež měli spojovat sílu koní a vytrvalost a odolnost oslů. Z čistě estetických důvodů byli kříženi například kanáři (*Serinus domesticus*) s našimi čížky (*Carduelis spinus*), kde bylo cílem dosáhnout krásněji vybarvených jedinců s bohatým zpěvem (McCarthy 2006).

Hybridizace ve volné přírodě je mezi vědci známá nejméně od 18. století (Zirkle 1935). Byla, a dodnes je, velmi často diskutovaným tématem mezi evolučními vědci (Mayr 1963; Arnold 1997; Willis 2013; Seehausen et al. 2014). Velký zájem budila

zejména kvůli své možné roli při speciaci. Zatímco pro botaniky bylo spontánní křížení rostlin poměrně častým a normálním jevem (Soltis & Soltis 2009), přirozená hybridizace u volně žijících živočichů byla považována spíše za omyl nebo náhodu (Mayr 1963). V padesátých letech minulého století byla teorie vzniku nového druhu díky hybridizaci u živočichů zavržována zejména kvůli jejich velké komplexnosti. Odpůrci tvrdili, že ke vzniku zvířete je zapotřebí zapojení většího množství genů než u rostlin a vývoj také prochází početnějšími kontrolními úseky (Dobzhansky 1951). Už ve stejné době se ale objevovaly i výzkumy, ve kterých se o hybridizaci u zvířat uvažovalo jako o jednom ze způsobů vzniku nových druhů. Podle Andersona a Stebbinse (1954) by mohla hybridizace hrát mnohem důležitější roli, než může být na první pohled rozpoznatelné. Předpokládali, že zkřížením dvou příbuzných druhů mohou vzniknout hybridní jedinci, kteří budou lépe přizpůsobeni novému prostředí. Potomci těchto hybridů budou proto moci rychleji osídlit nové ekologické niky. Jejich předpoklady zanedlouho podpořila studie na octomilkách rodu *Dacus*, kde se experimentálně prokázalo, že hybridní jedinci se dokázali lépe adaptovat v novém prostředí o vyšší teplotě než jejich rodičovské druhy (Lewontin & Birch 1966).

To, že hybridizace může evoluci stimulovat, potvrdila následně řada prací (shrnuté v Arnold 1992; Mallet 2007; Abbott et al. 2013). Například manželé Grantovi studovali mnoho let Darwinovy pěnkavy (rod *Geospiza*) a zjistili, že hybridní jedinci, kteří se stali nově vzniklou linií, se lépe prosadili v prostředí ovlivněném klimatickými disturbancemi (např. Grant & Grant 1993). Přes prvotní názor, kdy se o přirozené hybridizaci uvažovalo jako o ojedinělém úkazu, je dnes již zjevné, že hybridizace je poměrně běžná i u živočichů. Podle některých autorů dochází k mezidruhovému křížení alespoň u 10 % druhů zvířat (Mallet 2005), podle jiných se hybridizace vyskytuje pouze u 1 % druhů živočichů (Schwenk et al. 2008).

1.1 Příčiny mezidruhové hybridizace u obratlovců

Názory na vznik hybridizace mezi příbuznými druhy živočichů se různí. Bylo publikováno nemalé množství studií, které se zabývají tím, proč a za jakých okolností k mezidruhovému křížení dochází. Z těchto hypotéz bych zde ráda zmínila ty, které byly alespoň jednou prokázány na obratlovcích, zejména na savcích. Níže popsané hypotézy vycházejí ze dvou review, které shrnují možné příčiny hybridizace u živočichů (Wirtz

1999; Willis 2013). Nejprve se budu věnovat mechanismům hybridizace obratlovců obecně a následně rozeberu podrobněji ty, které se týkají savců.

1.1.1 Hybridizace při vnějším oplození

Živočichové s vnějším oplozením vypouštějí své pohlavní buňky do okolního prostředí. Ačkoli by při setkání dvou gamet různých druhů nemělo dojít ke splnutí, prokázalo se, že mezi některými druhy ryb to neplatí. Dokonce se uvažuje o úmyslném chování, při kterém se samec připlíží k pářícímu se páru jiného druhu a jakmile samice vypustí vajíčka, tak je oplodní. Tento způsob vzniku mezidruhových kříženců byl pozorován například u tlamovců (*Haplochromis xenognathus* a *H. ishmaeli*) chovaných v nádržích (Crapon de Caprona 1986) a také ve volné přírodě například u slunečnic v jezeře Opinicon (*Lepomis macrochirus* a *L. gibbosus*) (Garner & Neff 2013). V obou případech byli hybridy životaschopní, ale měli menší fitness než rodičovské druhy. Autoři starší studie se domnívají, že k hybridizaci může docházet při nevhodných podmínkách. Tím může být malé území s nevelkou možností mít své vlastní teritorium nebo nedostatek konspecifických partnerů v daném území (Crapon de Caprona 1986). Vliv na hybridizaci u tlamovců ovšem může mít i vliv imprintingu. Autor totiž popsal, že si ryby odchované s jiným druhem vybírají jako partnery spíše druh, se kterým vyrostli než svůj vlastní. Důvody mezidruhového křížení slunečnic nejsou ve studii příliš rozebírány. Podle autorů se samci druhu *L. gibbosus* se v 15% případů nenápadně přiblíží k páru, který se právě namlouvá a oplodní jikry dříve, než to učiní namlouvající samec. Garner a Neff (2013) ve své studii prokázali, že mezidruhové oplodnění jiker snižuje četnost vnitrodruhového oplodnění. Důvod chování samců *L. gibbosus* autoři neodhalili, pouze se zmiňují, že je možné, že se jedná o menší investici do rozmnožování při oplodnění heterospecifických jiker nebo jiné benefity, jež prozatím nebyly rozpoznány (Garner & Neff 2013).

1.1.2 Násilná kopulace

Hybridy mohou vznikat i z takzvaných násilných kopulací, které byly pozorovány ve volné přírodě. Samci, většinou silnější pohlaví, se násilně spáří se samicí, aniž by rozlišovali, zda se jedná o jejich druh nebo cizí. Důkazem jsou například rosničky (*Hyla cinerea* a *Hyla gratiosa*) (Lamb & Avise 1986), skokani (*Rana lessonae* a *Rana esculenta*) (Lengagne et al. 2006), kachny (*Anas rubripes* a *Anas platyrhynchos*) (Seymour 1990)

a albatrosové (*Phoebastria nigripes* a *P. immutabilis*) (Rohwer et al. 2014). Velmi životaschopní hybridy žab vznikají zejména v místech, kde se jejich rodičovské druhy potkávají. Násilná kopulace může být často způsobena rozdílnou rychlostí, kterou jsou samci schopni uchopit samici a spářit se s ní, ačkoli je jiného druhu (Lengagne et al. 2006) nebo samice musí překonat „bariéru“ samců příbuzného druhu, aby se dostaly ke svým samcům. Během jejich cesty ke konspecifickým samcům ale mohou být násilně zachyceny heterospecifickými samci (Lamb & Avise 1986). U zmíněných druhů ptáků může být násilná kopulace považována za sekundární rozmnožovací strategii, která samce zvyhodňuje. Kopulace se samicí jiného druhu ale může být jen omyl (Seymour 1990) nebo také může samci umožnit rozmnožit se se samicemi příbuzného druhu, které ještě nenakladly vejce, protože mají posunutou dobu rozmnožování (Rohwer et al. 2014) Násilná kopulace byla pozorována i u savců, konkrétně lachtanů, jak je popsáno níže. Výskyt násilné kopulace může být častější, než bylo dosud popsáno. Jedním z důvodů může být také obtížnost pozorování tohoto fenoménu.

1.1.3 Sexuální imprinting

Další možný způsob hybridizace se může vyskytnout u živočichů, kteří se učí rozpoznat partnera na základě imprintingu. Mládě si vtiskne do paměti jedince, kteří jej vychovávají nebo jsou v blízkosti během jeho vývoje, nehledě na příslušnost k druhu. V dospělosti potom vyhledává partnera na základě podobnosti s jeho vychovatelem. Sexuální imprinting je velmi dobře doložen u ptáků (např. ten Cate & Bateson 1988), u některých druhů ryb (Kozak et al. 2011) a dokonce i u některých bezobratlých (Svensson et al. 2010).

1.1.4 Hybridizace v kontaktních zónách

1.1.4.1 Vzácnost konspecifického partnera

K hybridizaci podle Wirtze (1999) nejčastěji dochází právě v oblastech kontaktu dvou příbuzných druhů, z nichž jeden je značně běžnější než druhý. Například Hofmeyr et al. (1997) našel u tuleňů (*Arctocephalus gazella* a *Arctocephalus tropicalis*) korelaci mezi počtem jedinců v daném areálu a frekvencí hybridizace. Během 14 let trvajících výzkumu se počet jedinců jednotlivých druhů více jak zdvojnásobil a frekvence křížení se přitom snížila z 25% na 1%.

U některých živočichů se může samice šířit do nového prostředí rychleji než samec. Konspecifický partner je tak pro samice velmi vzácný a ony se raději spáří se samcem příbuzného druhu. Pro samice to může být výhodnější, než se nerozmnožit vůbec. Tento jev byl pozorován například u některých ptáků (Gill 1998), jelenovitých (Carr et al. 1986) a psovitých šelem (Lehmann et al. 1991). Rychlejší šíření samců do oblasti výskytu příbuzného druhu nejspíš nemá takový podíl na hybridizaci jako v případě rychlejšího šíření samic. Wirtz (1999) se domnívá, že je to způsobeno větší energetickou investicí samic. Na území, kde je dostatek konspecifických samců si samice zvolí spíše samce svého druhu než samce příbuzného druhu, který se tam rozšířil. Učiní tak kvůli větší pravděpodobnosti mít kvalitního potomka a tím pádem lépe investované energie. Samec v novém území by se klidně se samicemi příbuzného druhu pářil, ale ty jej odmítají právě kvůli možnosti rozmnožit se samcem svého druhu.

1.1.4.2 Špatná volba samice

Tato hypotéza může úzce souviset s nedostatkem konspecifických partnerů. U většiny obratlovců jsou to samice, kdo si vybírá partnera. Jak bylo již zmíněno výše, právě ony vkládají do rozmnožování více energie, a proto je pro ně důležité zvolit si kvalitního samce. V případě, že je v jejím okolí málo konspecifických samců, může však přestat být vybíravá a výsledkem může být právě spáření s heterospecifickým samcem, který ovšem bude v dosahu. Podíl na špatné volbě může mít i čas vymezený pro oplodnění samice. Období ovulace, při kterém by mělo dojít k oplodnění, je časově omezené. Čím více se tento čas krátí, tím více se samice snaží spářit. Může se ovšem také stát, že samice udělá ve výběru partnera chybu, protože například neodliší drobné rozdíly mezi svým a blízce příbuzným druhem.

1.1.4.3 Nedostatečná schopnost rozpoznat partnera

Nesprávné rozlišení sexuálního partnera je poměrně časté v zónách sekundárního kontaktu a k hybridizaci tak může dojít i mezi příbuznými druhy, které se vyvíjely dlouhou dobu odděleně. Předpokládá se, že během doby odloučení mezi nimi vznikly nebo začaly vznikat reprodukční bariéry. Tato skutečnost by tedy měla zamezit mezidruhovému křížení při opětovném setkání. Nicméně důležitou roli zde hraje čas a rychlost evolučních změn. Je možné, že odloučení druhů nebylo dostatečně dlouhé na to, aby se reprodukční bariéry ustálily a tudíž hybridizace není vyloučena. Příčinou

může být nedostatečná nebo úplně chybějící schopnost rozlišovat konspecifické partnery od heterospecifických. K hybridizaci může dojít mezi jedinci, kteří se nejvíce podobají příbuznému druhu. Například velký jedinec malého druhu se spáří s malým jedincem velkého druhu. Oba totiž považují toho druhého za jedince svého druhu s podprůměrným nebo nadprůměrným vzrůstem. Toto vysvětlení bylo prokázáno například na rybách (Nagel & Schluter 1998), zajících (*Lepus timidus* a *Lepus europeanus*) (Thulin et al. 1997), poddruzích slepců druhu *Spalax ehrenbergi* (Nevo et al. 1987), ale i bezobratlých (kobylyky rodu *Concephalus*) (Gwynne & Morris 1986).

Schopnost rozpoznat správného partnera může být snížena i podmínkami prostředí. Například mečovkám Birchmanovým (*Xiphophorus birchmanni*) a tlamovcům, kteří si vybírají partnera na základě optických a čichových vjemů, zabránila špatná viditelnost a chemické znečištění vody správně rozlišit jedince vlastního druhu (Seehausen 1997; Fisher et al. 2006).

1.1.4.4 Supernormání stimuly

Na výběr partnera může mít velký vliv i znak, který je u blízce příbuzného druhu mnohem výraznější. Tento mechanismus je postaven na dobře známém pohlavním výběru. V některých studiích bylo prokázáno, že například samice ryb preferovaly samce s delšími ocasními ploutvemi, ačkoli se jednalo o samce heterospecifické (Basolo 1995). Podobný trend se začal objevovat i u žab, kde samice preferovaly výraznější vokalizaci (Ryan & Rand 1993) a u ptáků, kde si samice vybíraly spíše samce s pestřejším zbarvením nebo atraktivnějším zpěvem (Randler 2002).

1.2 Hybridizace u savců

Mechanismy, které by vysvětlovaly vznik hybridizace u zvířat, byly zprvu popsány na ptácích, rybách a obojživelnících, zatímco mezidruhové křížení savců bylo poněkud přehlíženo (Shurtliff 2013). Až do 70. let 20. století byla hybridizace u savců známá zejména v chovných zařízeních nebo laboratořích. Důvodem byla nejspíše domněnka, že v přírodě k hybridizaci mezi savci dochází jen velmi zřídka (Mayr 1963). Dříve totiž byli hybridy určováni zejména na základě viditelných znaků odlišných od rodičovských druhů, jako je například barva srsti, ale zhruba od roku 1970 bylo možné díky rozvoji moderních molekulárních metod (izoenzymová analýza, značení mikrosatelitní DNA, analýza mitochondriální DNA a další) určit hybridního jedince

s větší přesností (Schwenk et al. 2008; Shurtliff 2013). Od té doby jsou popsány případy mezidruhového křížení savců nejen díky zavlečení druhů člověkem do nových areálů, ale také v přirozených oblastech kontaktu dvou nebo více příbuzných druhů.

V průběhu posledních třiceti let bylo popsáno množství případů hybridizace u savců ve volné přírodě. Autoři, kteří tyto případy zkoumali, vysvětlují vznik hybridizace několika hypotézami. Patří mezi ně například násilná kopulace, nerovnoměrné šíření jednoho z pohlaví nebo chyba samičí volby.

Stejně jako u jiných tříd obratlovců, se i u savců předpokládá, že samice jsou schopné rozpoznat samce svého vlastního druhu, aby předešly hybridizaci. Ovšem i ony mohou být oplodněny násilím, a tudíž je jejich výběr vhodného partnera eliminován. Hybridizace, jako důsledek násilné kopulace byla pozorována například u sympatricky žijících lachtanů hřivnatých (*Otaria byronia*), ušatých (*Eumetopias jubatus*) a lachtanů jihoamerických (*Arctocephalus australis*), jež jsou menší než předchozí dva druhy. Samci lachtanů hřivnatých i ušatých napadali samice lachtanů jihoamerických a pářili se s nimi. Velikostní nepoměr mezi těmito jedinci a agresivní chování samců vedly ve většině případů ke smrti samice. U těch, které přežily, byli později pozorováni hybridní potomci (Miller et al. 1996).

Hypotéza supernormálního stimulu předpokládá, že je výběr sexuálního partnera podmíněn mnoha aspekty. Těmi mohou být například velikost těla nebo síla vhodného partnera. U čeledi pytlonošovitých (Geomyidae) bylo zjištěno, že velikost samce je samicemi vnímána jako předpoklad rozmnožovací zdatnosti. Samice si proto vybíraly velké samce, nehledě na jejich druhovou příslušnost (Patton 1990; Bradley et al. 1991).

Samci a samice se mohou šířit do nových areálů jinou rychlostí. Pro samici, která se vyskytuje hluboko v areálu výskytu příbuzného druhu, bude výhodnější spářit se se samcem, který je přítomný. Nebude tak ztrácet čas ani energii hledáním konspecifického samce, které navíc nemusí být úspěšné. Například samice jelena běloocasého (*Odocoileus virginianus*) se rychleji dostávaly na území, kde se vyskytoval jelenec ušatý (*Odocoileus hemionus*) a pářily se se samci tohoto druhu (Carr et al. 1986). Stejně tomu bylo i v případě samic kojota prérijního (*Canis latrans*) a samců vlka obecného (*Canis lupus*). Jejich areály se začaly přibližovat a překrývat, ale samice kojota byly rychlejší než samci, a proto si zvolily jako svého sexuálního partnera vlka (Lehmann et al. 1991).

Při hybridizaci některých druhů savců se uvažovalo i o schopnostech samic rozlišit správného partnera. Výzkum prováděný na zajících ve Švédsku zjistil, že hybridní potomci zajíce běláka (*Lepus timidus*), jež je v této oblasti původní, a introdukovaného zajíce hnědého (*Lepus europaeus*) mají pouze mtDNA zajíce běláka. Mitochondriální DNA se dědí po matce, tudíž samice zajíce běláka byly matkami hybridních jedinců (Thulin et al. 1997). Autoři příčiny hybridizace nijak blíže nezkoumají. Vysvětlením by mohla být například rozdílná schopnost samic rozlišovat samce stejného druhu. Podle Ehrmana & Wassermana (1987) rozlišují samice ancestrálního druhu lépe než samice druhu, který se od společného předka odštěpil později. Toto vysvětlení by mohlo být platné i u těchto druhů, pokud by zajíc běláka byl vývojově mladším druhem. Toto ovšem ve své studii autoři neuvádí. Dalším možným vysvětlením může být rozdílná hustota těchto druhů nebo rozdílná rychlost šíření. Prozatím ale není u tohoto druhu příčina hybridizace jasná.

Celkově je možné říci, že mezi savci k hybridizaci dochází častěji, než se myslelo. Velmi dlouhou dobu přetrvával názor shrnutý Mayrem (1963), že hybridizace je nevýhodná. Důvodem může být sterilita hybridů, nižší fitness nebo také zbytečný výdej energie na neúspěšné rozmnožování (Barton & Hewitt 1985; Butlin 1987). V dnešní době se také vyskytují vědecké články, které se nevýhodností hybridizace zabývají (Reby et al. 1999; Coyne & Orr 2004). Ovšem čím dál častěji se objevují studie, které ukazují, že hybridizace mohla být jednou z evolučních cest (Arnold 1992; Dowling & Secor 1997; Willis 2013) či potvrzují, že fitness hybridních jedinců může být větší než u jejich rodičů (Lewontin & Birch 1966; Grant & Grant 1993). Přestože některé studie ukazují hybridizaci v dobrém světle, obecně lze říci, že mezidruhové křížení není výhodné. Pokud by byla hybridizace neškodná nebo dokonce výhodná, byla mnohem více rozšířená. Vzhledem k tomu, že se odhady hybridizace u živočichů pohybují mezi 1% (Schwenk et al. 2008) až 10% (Mallet 2005), je zjevné, že je stále výhodnější mít vytvořené reprodukčně izolační mechanismy, které pomohou předejít vzniku hybridů.

Pro správné rozpoznání druhu může být klíčová i vokalizace, proto je cílem této bakalářské práce shrnout výsledky studií, které se zabývají vlivem vokalizace na hybridizaci, dědičností vokalizace a to zejména u hybridních jedinců. Pokud lze hybridy rozpoznat na základě vokalizace, mohl by být k zmapování jejich výskytu ve volné přírodě využit i akustický monitoring. Hlavní výhodou akustického monitoringu

spočívá zejména v minimálním přímém kontaktu se zvířaty, a tudíž pro ně není tolik stresující. Vokalizaci lze nahrávat skrytě i z větší vzdálenosti a zvířata se tak mohou chovat přirozeně a zbytečně neutíkají. Dalším kladem například oproti analýze DNA je neinvazivní způsob určování druhové příslušnosti.

2. Vokalizace savců

Savci mezi sebou vzájemně komunikují pomocí optických, chemických (olfaktorických), hmatových a akustických signálů (Veselovský 2008). Jednotlivé komunikační signály se liší dosahem, šířením, energetickými výdaji a složitostí lokalizace. Jsou tedy vhodné pro různá sdělení. Akustická komunikace je významným projevem u většiny savců, tedy nejen těch, kteří se nemohou orientovat podle zraku. Na rozdíl od vizuální komunikace funguje na větší vzdálenost a to i v nepřehledném, členitém terénu či při špatné viditelnosti. Oproti čichovým podnětům lze vokální projevy rychle měnit a tím pádem jsou vhodné ke sdělování aktuálních informací ostatním jedincům, a to i v nepřehledném prostředí, kde se nemohou uplatnit signály vizuální.

Vokalizace je druhově specifická, a proto lze jednotlivé druhy rozlišit právě na základě jejich zvukových projevů. Kromě rozpoznávání druhové příslušnosti slouží vokalizace zejména k vnitrodruhové komunikaci. Lze jí vyjádřit široké spektrum informací, například nebezpečí, připravenost k páření, nalezení zdroje potravy (Bradbury & Vehrencamp 1998, Wenrick Boughman & Moss 2003). Mnoho savců vydává výstražná volání (alarm calls) v případě ohrožení a někteří mají dokonce odlišný typ varovného signálu pro predátora ze vzduchu a ze země (Jarvis 2006). Další velmi důležitou roli hraje vzájemné zvukové dorozumívání mezi samicí a jejím mládětem. Je klíčové obzvláště u koloniálních savců, kde na jednom místě žije spousta jedinců a nalezení potomka po návratu z lovu může rozhodnout o jeho přežití (Janik & Slater 2000). Neméně důležitá je i komunikace mezi partnery (Bradbury & Vehrencamp 1998).

V této práci se zaměřím zejména na vokalizace během období páření, kdy jsou výrazné hlavně samčí zvukové projevy. Ty plní několik podstatných úloh. Upozorňují ostatní jedince na samcovu přítomnost a slouží i k zastrašení potenciálních soků. Na základě takovéto akustické informace si ostatní mohou udělat představu o velikosti, síle a kondici daného samce a rozhodnout se, zda s ním budou soupeřit či raději ustoupí

bez boje. Další roli hraje samčí vokalizace při lákání samice. Ty jsou schopny na základě vokalizace rovněž vyhodnotit kvality samce a posléze se rozhodnout, zda se s ním spáří či nikoli (Andersson 1994). Podmínkou úspěšné reprodukce však je, aby byly schopné rozpoznat jedince vlastního druhu a nedošlo k hybridizaci.

3. Role vokalizace při vzniku hybridizace

Během několika posledních let bylo dokázáno, že savci ve volné přírodě hybridizují a studií na toto téma není málo (Willis 2013). Málokdy se ovšem výzkumníci zabývali také funkcí vokalizace při hybridizaci, přestože jsou zvukové projevy klíčové ve vnitrodruhové komunikaci. Důležitost vokalizace savců v souvislosti s hybridizací byla doposud zkoumána u těchto skupin: slepci (Nevo et al. 1987), makakové (Muroyama & Thierry 1998), tuleni (St Clair Hill et al. 2001), myši a jeleni (Wyman et al. 2011; Wyman et al. 2014).

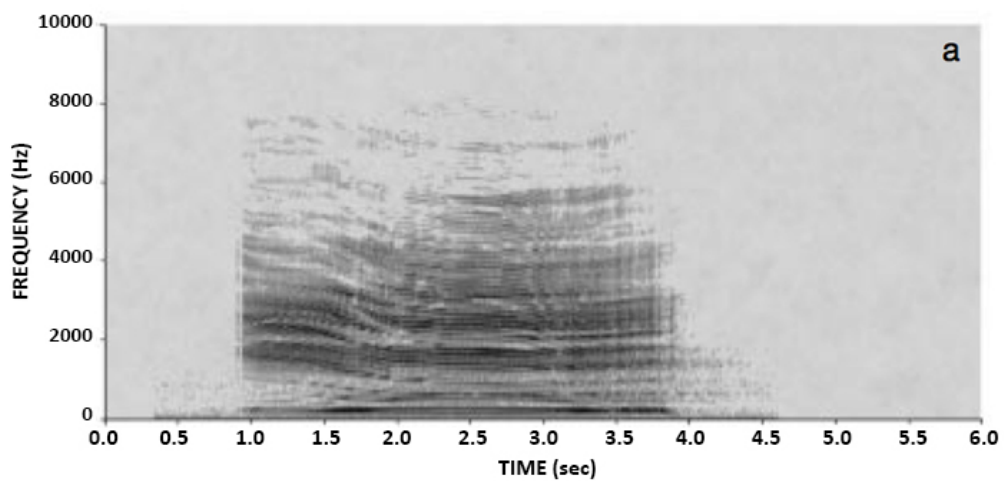
Pro slepce (*Heterocephalus*), kteří žijí většinu času pod zemí, je zvukové dorozumívání velmi důležité. Slepce egyptský (*Spalax ehrenbergi*) se vyznačuje tím, že má několik poddruhů se specifickým dialektem. Studie prováděná v Izraeli testovala, zda samice preferují při námluvách vokální projevy samců svého či cizího poddruhu. Bylo zjištěno, že u vývojově starších poddruhů si samice volily spíše partnery svého vlastního poddruhu, zatímco samice mladšího poddruhu nebyly tolik konzervativní a vybíraly si i samce z jiných poddruhů. Autoři tento výsledek vysvětlují stále vznikajícím a neustáleným dialektem nejpozději odštěpeného poddruhu. Vokalizace u starších poddruhů je nejspíš ustálená už mnoho tisíc let a jejich samice jsou schopné rozeznat drobné nuance. Kdežto pro samice mladšího poddruhu, kde je nejspíš variabilita vokalizace větší, jsou zatím tyto rozdíly zanedbatelné, a proto nerozlišují tolik mezi samci svého a příbuzného poddruhu (Nevo et al. 1987).

K podobnému výsledku, ale již na úrovni druhové, došli i Muroyama & Thierry (1998) zkoumající čtyři druhy makaků (*Macaca tonkeana*, *M. maurus*, *M. hecki*, *M. nigrescens*). Hlasové projevy všech čtyř druhů se v určitých detailech lišily. Nahrávky s vokalizací od každého druhu byly pouštěny třem skupinám makaků druhu *Macaca tonkeana* a byly zaznamenávány jejich reakce. Jak samci, tak samice reagovali na volání druhů, které byly svou délkou, strukturou a frázemi podobné volání jejich vlastního druhu. Snížené odezvy byly zaznamenány pouze vůči nahrávkám vokalizace

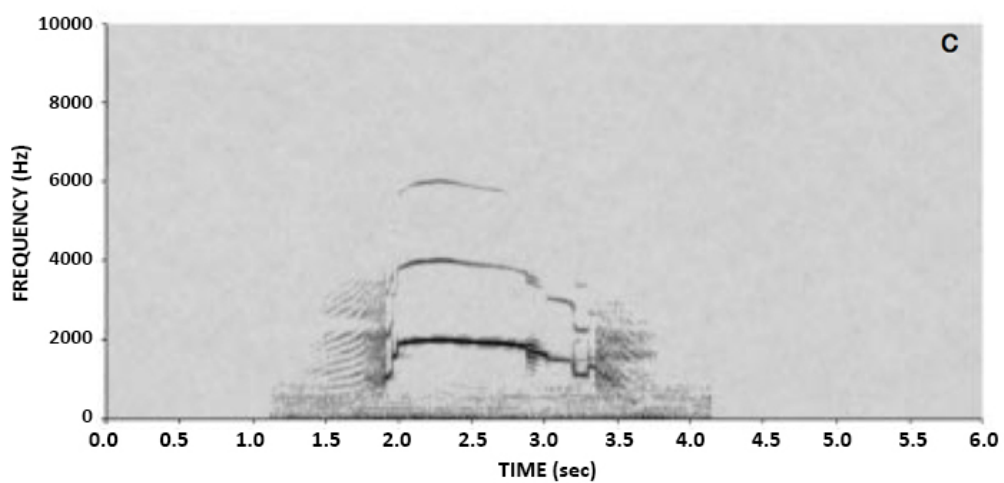
M. nigrescens. Důvodem může být jiný počet frází v jednom volání, protože volání *M. nigrescens* má dvě fráze s delší pauzou, kdežto vokalizace zbylých tří druhů jsou složeny z více než dvou frází s krátkými pauzami. Autoři předpokládají, že pozitivní reakce mohly být způsobeny právě podobností zvuků. Ty nejspíš mají společný původ u dávného předka a je možné, že reprodukční bariéra mezi těmito třemi druhy s podobnou vokalizací, ještě není úplně ustálená (Thierry et al. 1994). To by potvrdzovala i skutečnost výskytu hybridizace mezi *M. tonkeana* a *M. hecki* (Watanabe & Matsumura 1991).

Případná role vokalizace při hybridizaci je studována i u tuleňů. Doposud bylo zjištěno, že k hybridizaci dochází zejména mezi dvěma příbuznými druhy (*Arctocephalus gazella*, *A. tropicalis*) (Page et al. 2001). Vokalizaci tuleních samců obou druhů lze od sebe odlišit i lidským sluchem (Page et al. 2002). St Clair Hill et al. (2001) a Page et al. (2002) se domnívají, že pro samice těchto druhů tuleňů by nemělo být složité rozpoznat heterospecifické samce. Předpokládají také, že vokalizace je u těchto druhů silným reprodukčně izolačním mechanismem. S určitou pravděpodobností by tedy mohly hrát důležitější roli při hybridizaci jiné aspekty než je vokalizace, jako například velikost teritoria (Goldsworthy et al. 1999) nebo hustota populací (Lancaster et al. 2006).

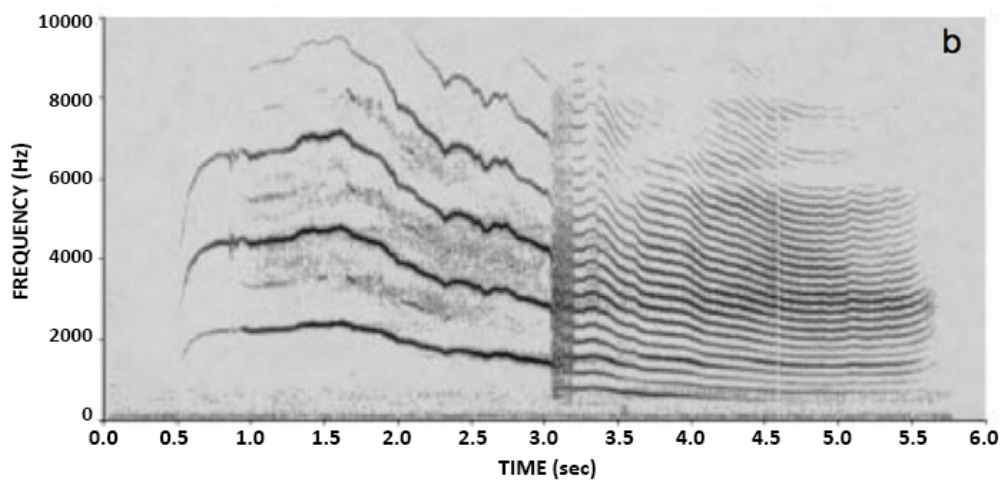
Následující dva příklady se týkají jelenů evropských (*Cervus elaphus*) a jelenů sika (*Cervus nippon*). Asijský jelen sika byl lidmi vysazen v Evropě, kde je původním druhem jelen evropský. Oba dva druhy se tak dostaly do sekundárního kontaktu a křížení mezi nimi bylo opakovaně dokumentováno (Senn & Pemberton 2009). Nahrávky vokalizace těchto jelenů v období říje lze od sebe velmi jednoduše rozpoznat. Liší se nejen frekvencí, ale i počtem opakovaných frází během troubení. Samci jelena evropského vydávají hluboká zvukově plná volání – obrázek 1. (Lincoln & Guinness 1973), zatímco samci jelena siky vyluzují během období říje dva typy vokalizace, které myslivci nazývají „pískání“ a „mrmlání“. Pískání (*howl*) je vysoký pištivý zvuk (obrázek 2.), který se několikrát opakuje. Mrmlání (*moan*) je frekvenčně modulovaný signál, který začíná vyšší frekvencí – obrázek 3. (Miura 1984). Velké rozdíly zvuků mezi jelenem evropským a jelenem sikou mohou být způsobeny rozdílnou velikostí těla nebo anatomií hrtanu mezi těmito druhy (Long et al. 1998).



Obrázek 1: sonogram troubení jelena evropského, převzato z Long et al. 1998



Obrázek 2: sonogram pískání jelena siky, převzato z Long et al. 1998



Obrázek 3: sonogram mrmlání jelena siky, převzato z Long et al. 1998

Značná odlišnost vokalizace obou druhů jelenů by měla samicím usnadnit rozpoznání samce vlastního druhu. Nemělo by tedy docházet ani ke křížení. V pokusu, kdy si měly samice jelena evropského zvolit mezi nahrávkami zvukových projevů konspecifických samců a samců jelena siky, preferovalo 90% laní samce svého druhu (Wyman et al. 2011). Stejný pokus byl prováděn i na laních sika. Ty ve svém výběru byly mnohem flexibilnější a nevykazovaly preference jen pro jeden druh (Wyman et al. 2014). Podle autora mohou být nejednoznačné preference laní siky zdůvodněny fylogeneticky. Podle Capa (2008) a Ludta (2004) se jelen sika odštěpil od jelena evropského, jedná se tedy o jeho dceřiný taxon. Ancestrální typ vokalizace byl tedy zvuk s nižší frekvencí. Samice sik mohou mít historicky podmíněnou preferenci pro původní typ vokalizace, která se stále vyskytuje u samců jelena evropského (Endler & Basolo 1998). Proti tomu ovšem hovoří preferenční volba laní jelena evropského pro konspecifické samce s vokalizací o vyšší frekvenci (Reby et al. 2010). Wyman et al. (2014) se domnívá, že právě tyto preference mohou odůvodnit upřednostnění samců jelena siky u deseti procent testovaných laní jelena evropského (Wyman et al. 2011). Nicméně podle Wymana et al. (2014) může být volání jelenů sika se svým vysokofrekvenčním zvukem daleko za hranicí preferencí pro vysoké tóny laní jelena evropského. Historicky dané preference sik by tedy nemusely být důvodem zvýšeného upřednostnění jelenů evropských, ale například aktuálním selekčním tlakem na samčí vokalizaci. Samice sik mohou upřednostňovat samce sik s určitým atraktivním prvkem ve vokalizaci a pokud se dostanou do kontaktu s jedinci příbuzného druhu, kteří splňují jejich preference, zvolí si právě tyto samce za své partnery. Nerozlišují zda se jedná o jelena evropského nebo siku, protože se rozhodují na základě atraktivity samčí vokalizace (Wyman et al. 2014). Je paradoxem, že i přes větší konzervativnost u laní jelena evropského ve volbě partnera, dochází častěji ke vzniku hybridního jedince mezi samicí jelena evropského a samcem jelena siky. To může být ovšem způsobeno pouze rychlejším šířením samců jelena siky do areálu jelena evropského (Senn & Pemberton 2009).

Výše zmíněné studie popisují vokalizaci zkoumaných příbuzných druhů jako dobře rozpoznatelnou. Často také předpokládají, že samicím by nemělo dělat problém rozpoznat samce svého druhu podle jejich zvukových projevů. Nicméně i mezi druhy s odlišnou vokalizací dochází k hybridizaci. V rámci každého zkoumaného druhu navíc může hrát roli jiný důvod: neustálená vokalizace, příbuznost druhu, preference

způsobené pohlavním výběrem. Zajímavým faktorem by mohla být i dědičnost vokalizace nebo dědičnost preferencí pro dané zvuky.

Předpokládám, že pokud by byly zvukové projevy dány geneticky, měli by být jedinci stejného druhu schopni jasně určit členy svého druhu. Pokud jsou například kytovci schopni rozeznat příslušníky nejen svého druhu, ale skupiny (Ford 1983), je zde velká pravděpodobnost, že za hybridizací, která byla pozorována i mezi těmito živočichy, stojí něco jiného nebo komplexnějšího. Je možné, že mladý jedinec zdědí zvukový projev po pokrevních rodičích, ale pokud bude v mladém věku vystaven zvukovým projevům jiného druhu, tak se domnívám, že by si jako svého sexuálního partnera mohl vybrat jedince se stejnou vokalizací, jaké byl v mládí vystaven. Toto tvrzení podporuje i výsledek experimentu, kde byla vyměněna mláďata dvou druhů a v dospělosti si tato mláďata vybírala jako své partnery ten druh, se kterým vyrůstala (Kendrick et al. 1998). Je tedy podstatné zabývat se i dědičností vokalizace, ale také možností, že se na výsledné vokalizaci může podílet i učení.

4. Vliv hybridizace na vokalizaci

Mnoho autorů se ve svých výzkumech zabývalo tím, zda je vokalizace podmíněná geneticky nebo učením (shrnuto v Janik & Slater 1997). Ve prospěch učení hovoří články dokumentující několik skupin savců, kteří mají schopnost naučit se odposlechnuté zvuky, například netopýři, ploutvonožci, kytovci, sloni a kopytníci. Tito savci často žijí ve skupinách a nezdá se, že by v takových skupinách na jednom území více. Dobrým způsobem, jak rozpoznat členy své skupiny nebo klanu, je vokalizace s určitými prvky, které jsou společné celému klanu, a která někdy bývá považována i za dialekt. Takovéto rozpoznání je velice vhodné zejména v prostředí se špatnou viditelností. Pro členy stejného klanu je výhodné umět klanový dialekt, což se teoreticky mohou naučit od ostatních členů. Příkladem, kde jsou klanové dialekty známé, jsou například kosatky (Ford 1983) nebo listonosové druhu *Phyllostomus hastatus*. Na tomto druhu netopýra byla dokázána schopnost učit se zvuky díky studii, při které bylo přesunuto několik jedinců do skupiny s odlišným dialektem. Během několika měsíců se příchozí naučili zvukům své nové skupiny (Boughman 1998).

Stejně jako příslušnost k určitému klanu je vokalizace důležitá i při nalezení mláďete v kolonii po návratu z lovu (Janik & Slater 1997; Bohn et al. 2007). Stejný

zvukový projev matky a mláděte usnadňuje matce nalézt hladového potomka v husté kolonii. Mládě odpovídá matce stejným typem vokalizace, jakým ho ona volá. Například u vrápence velikého (*Rhinolophus ferrumequinum*) je echolokace s velkou pravděpodobností podmíněna učením. U tohoto druhu se s věkem snižuje frekvence volání samic. Mláďata narozená mladším samicím vydávají zvuky s vyšší frekvencí než mláďata narozená starším samicím. Mladý vrápenec se naučí vydávat zvuky podobné své matce. Pokud by se jednalo o dědičnou vlastnost, byla by vokalizace mláďat starších samic podobná vokalizaci jejich matek za mlada, tedy o vyšší frekvenci (Jones & Ransome 1993).

Učení tedy může mít u některých druhů savců důležitou roli, u jiných naopak lze předpokládat vliv genetiky na vokalizaci, čemuž nasvědčují dvě laboratorní studie. Kikusui (2011) se zabýval vokalizací u dvou vyšlechtěných druhů myší, které se od sebe lišily jak frekvencí, tak i strukturou svých hlasových projevů. Mláďata obou skupin vyměnil a nechal je vyrůst s rodiči s odlišnou vokalizací. Mláďata, ač vystavena vlivu „adoptivních“ rodičů, vydávala zvuky specifické pro svůj genetický druh. Ke stejnému výsledku došel i Kendrick (1998), který vyměnil mláďata koz a ovcí a ta i přes neustálou přítomnost jiného druhu, vokalizovala stejně, jako druh, ke kterému geneticky patřila.

Na vokalizaci se ale může podílet jak dědičnost, tak učení. Zvířata se narodí s genetickými predispozicemi pro určité zvukové projevy, ale díky kontextuálnímu učení se naučí, kdy je používat. Například mláďata kočkodanů a dalších primátů pozorují dospělé jedince při vydávání výstražných volání, která vydávají při spatření predátora ze vzduchu. Tento signál je odlišný od jiných signálů, které varují například před predátorem ze země. Mládě potom vydá ten samý zvuk, když zahlédne objekt ve vzduchu. Nejprve to může být list, později jakýkoli pták a nakonec se naučí identifikovat přímo dravce. Samozřejmě k tomu dojde za zpětné reakce dospělých jedinců, kteří signál mláděte při správném určení nebezpečí podpoří a při špatně určeném nebezpečí jej opraví (např. Seyfarth & Cheney 1986; Chow et al. 2015).

Hybridi jsou ideálním modelem pro vokalizace z hlediska dědičnosti i učení. Pokud by byla vokalizace podmíněna učením, vydávali by hybridní jedinci zvuky podobné těm, které slyší od rodiče nebo skupiny, se kterou vyrůstají. Dědičnost zvukového projevu by naopak byla prokázána nezávislostí na rodičovském druhu, se kterým hybridní mládě žije.

Vědecké práce studující vokalizaci savčích hybridů se soustředily převážně na primáty, ploutvonožce a jeleny. Zvukové záznamy hybridních jedinců byly porovnávány se zvukovými nahrávkami jejich rodičovských druhů.

U primátů byly zkoumány příbuzné druhy v rámci dvou čeledí – hulmani (*Colobinae*) a gibbonovití (*Hylobatidae*). Vokalizaci jednotlivých druhů hulmanů i gibbonů je možné rozlišit i lidským sluchem (Poirier 1970). Studie zkoumající dva druhy hulmanů (*Presbytis entellus* a *P. johnii*) popsala jednoho vůdčího samce jako hybrida na základě barvy srsti, která se lišila od jedinců jeho skupiny, jenž náleželi k druhu *P. johnii*. Kříženec vydával zvuky kombinující v sobě prvky vokalizace obou rodičovských druhů, ačkoli délka a organizace celého zpěvu se podobala více druhu *Presbytis entellus*. Jeho zpěv také obsahoval i elementy netypické pro oba rodičovské druhy (Hohmann 1988). V rámci své skupiny byl jediný dospělý samec a také jako jediný vydával samčí zvuky.

Stejně tak i v případě zkoumaných druhů gibbonů (*Hylobates lar* a *H. pileatus*) byla vokalizace hybridních samců složená ze zvuků rodičovských druhů a obohacená netypickými prvky (Geissmann 1984). Na základě těchto studií a studie prováděné na dalších druzích gibbonů (*Hylobates lar* a *H. muelleri*) (Tenaza 1985) bylo prokázáno, že čím více se hybrid svým fenotypem blíží jednomu rodičovskému druhu, tím více byla podobná tomuto druhu i jeho vokalizace (Geissmann 1984). U hybridních samic byl tento trend také zaznamenán (Brockelman & Schilling 1984), ačkoli podle Kodyho et al. (2013) dochází k rozvoji vokalizace u samic učením od svých matek. V jeho studii se prokázal vliv matek na vokalizaci dcer, které se naučily některé aspekty vokalizace právě od matek. Toto zjištění ukazuje, že vokalizace samic gibbonů je flexibilní a některé její prvky se učí (Koda et al. 2013). Vokalizace samic gibbonů se liší od vokalizace samců (Geissmann 2002), proto má nejspíš matka vliv pouze na vokalizaci své dcery. Role otce jako učitele vokalizace se prozatím nezkoumala (Koda et al. 2013).

Smíšená vokalizace byla zjištěna i u hybridních jedinců tří druhů tuleňů (*Arctocephalus gazella*, *A. tropicalis* a *A. forsteri*), kteří vydávali zvuky složené z rodičovských akustických signálů. Tyto tři druhy se často vyskytují na stejném území, a jsou tedy v těsném kontaktu. Tvrzení, že hybridní mládě může odposlechnout zvuky vydávané sousedícími druhy, je důležité vzít v potaz, ale to by znamenalo, že i nehybridní jedinci ze stejné lokality by mohli vokalizovat, jako jejich sousedé s jinou druhovou příslušností. To ale zatím prokázáno nebylo (Page et al. 2001).

V poslední řadě bych zde ráda zmínila studie zkoumající dědičnost vokalizace u dvou druhů jelenů: jelena evropského a jelena siky. Zvuky, které oba druhy vydávají jsou velmi snadno rozpoznatelné, jak ukazují i sonogramy v druhé kapitole. Nahrávky pořízené ve volné přírodě i v zajetí autoři snadno přiřadili ke každému druhu a záznamy vokalizace hybridních jedinců se od nich zřetelně lišily jak frekvencí, tak délkou. Ze zpracovaných sonogramů zvuků hybridů bylo také patrné zkombinování vokalizací obou rodičovských druhů (Long et al. 1998). To by v případě učení bylo teoreticky možné pouze při blízkém kontaktu obou druhů jelenů, kdy by mladý kříženec odposlouchal obě varianty zvuků. Jenže stejně tak by se mohli tuto smíšenou vokalizaci naučit i nehybridní mlád'ata, což nebylo pozorováno. Lze tedy předpokládat, že u těchto druhů jelenovitých je vokalizace geneticky podmíněná.

Výše popsané případy naznačují, že zvukové projevy savců jsou silně podmíněny genetikou. Nelze ale ani vyloučit podíl učení, například kontextuální, kdy si jedinci během vývoje ujasňují, za jakých případů dané zvuky vydávat. Vokalizace hybridů nám v tomto ohledu poskytuje skvělý materiál ke studiu. Díky moderním metodám, lze s velkou spolehlivostí určit zda je jedinec opravdu hybrid a následné porovnání jeho vokalizace s rodičovskými druhy nám může dále umožnit rozkódovat, do jaké míry vokalizace rodičů ovlivňuje zvukový projev hybridního potomka. Další výzkumy vokalizace savčích hybridů mohou napomoci odhalit i mechanismy uplatňující se při dědičnosti vokalizace u savců.

5. Závěr

Již řadu let je vědcům známo, že vokalizace savců je klíčovým prvkem v předávání informací mezi jedinci v rámci druhu. Rodiče pomocí zvuků komunikují se svými mlád'aty, samci brání své teritorium a lákají svými zvukovými projevy samice k páření. Díky své druhové specifitě se o vokalizaci uvažuje jako o jedné ze součástí etologických prekopulačních reprodukčně izolačních mechanismů. Samice by při volbě sexuálního partnera měly upřednostňovat samce svého druhu před samci z druhu jiného, aby předešly nevýhodnému mezidruhovému křížení.

Studie zabývající se preferencemi samic při volbě samce na základě jejich vokalizace nicméně ukazují, že samice si mohou vybrat jako sexuálního partnera i samce příbuzného druhu a rozmnožit se s ním. Vysvětlení, proč k tomu dochází, není prozatím jednoznačně dáno.

Jednou z příčin mohou být nedostatečně vyvinuté izolační mechanismy. Vokalizace vývojově mladšího druhu se nemusí příliš lišit od vokalizace staršího druhu, ze kterého se odštěpil a samice vývojově mladšího druhu tím pádem ještě nemusí mít schopnost odlišit drobné rozdíly samčí vokalizace (Nevo et al. 1987; Thierry et al. 1994).

Další možností může být aktuální preference pro určitý prvek ve vokalizaci (atraktivní, selekčně zvýrazněný nebo inovovaný element). Například při sekundárním kontaktu jelena siky s jelenem evropským si část samic jelena siky volila za své partnery samce příbuzného druhu, jejichž zvuky mají mnohem nižší frekvenci než zvuky jelenů sika (Wyman et al. 2014). Pohlavní výběr tak může mít také podíl na upřednostnění příbuzného jedince, ačkoli je to z evolučního nebo energetického hlediska nevýhodné.

Mezidruhové křížení může být zapříčiněno dalšími faktory, které se vůbec nemusí týkat vokalizace. Mohou to být například vlastnosti, jako jsou velikost samce, jeho zbarvení nebo rozloha a kvalita teritoria, které brání. Stejně tak to může být několik faktorů dohromady. U mnohých druhů známe některé mechanismy, podle kterých si samice vybírají partnery (Willis 2013), ale je možné, že výběr samic je založen na mnohem větším počtu vlastností samců a jejich schopností. Domnívám se, že roli při mezidruhovém křížení může mít i rozdílná rychlost šíření samců a samic jednoho druhu do areálu výskytu svého příbuzného druhu. Rychleji se šířící samice nebo samci budou méně rozlišovat, s kým se rozmnoží. Bude pro ně výhodnější spářit se s příbuzným druhem a zvýšit pravděpodobnost rozmnožení se, než čekat nebo hledat

partnera svého druhu. Takový jedinec sice může jasně rozlišovat mezi vokalizací svého druhu a druhu příbuzného, ale v případě možnosti rozmnožit se, i když nevýhodně nebo nerozmnožit se vůbec, tuto schopnost neuplatní.

Na výběr partnera může mít vliv i rodič. V případě, že mládě bylo vychovááno matkou nebo skupinou příbuzného druhu, je možné, že jejich neustálá přítomnost poznamenala mladého jedince i ve výběru sexuálního partnera (Kendrick et al. 1998). Ve studii Kendrika et al. (1998) se ukázalo, že některé prvky chování, jako například hraní, se adoptivní mláďata naučila od ostatních jedinců druhu, se kterým vyrůstala. Některé vlastnosti, jako například vokalizace, ovšem nebyly poznamenány. I přes odlišný zvukový projev tohoto adoptivního jedince si později adoptivní mláďata vybírala jako své partnery jedince druhu, který je vychoval. Jedinci vychovávaní celý svůj život jiným druhem stále vydávaly zvuky charakteristické pro svůj genetický druh. Domnívám se, že je nesporně zajímavé zkoumat i dědičnost vokalizace popřípadě schopnost savců naučit se cizímu zvukovému projevu.

Experimenty s vyměněnými mláďaty různých druhů naznačují, že vokalizace u savců je nejspíš silně geneticky podmíněna (Kendrick et al. 1998; Kikusui et al. 2011). Zvuky, které mláďata vydávala, byly charakteristické pro jejich genetický druh i přes to, že byla během svého života vystavena odlišným zvukům „adoptivních“ rodičů.

I výzkumy prováděné na hybridních jedincích podpořily tvrzení, že vokalizace u savců je spíše geneticky daná. Nasvědčují tomu zvukové projevy zkoumaných hybridů, jež jsou kombinací zvuků obou jejich rodičovských druhů (Geissmann 1984; Hohmann 1988; Long et al. 1998; Page et al. 2001). Autoři popisující vokalizaci hybridů často došli k závěru, že vokalizace je ovlivněna spíše geneticky i v případech, kde se na stejném areálu dostávali mladí hybridní jedinci do kontaktu s oběma rodičovskými druhy. Tudíž vystavení těchto hybridů vokalizaci obou rodičovských druhů zřejmě nemělo na jejich výsledné vokální projevy až takový vliv. Nicméně vokalizaci hybridů se zabývalo omezené množství studií na malém vzorku druhů. Nedá se tedy vyloučit, že učení může i u hybridních jedinců ovlivnit jejich vokalizaci. Například si lze představit, že hybridní jedinec, který by vyrůstal v kontaktu pouze s jedním rodičovským druhem by mohl vydávat zvuky sice smíšené, ale více podobné právě tomu rodičovskému druhu, se kterým žije.

Studium dědičnosti vokalizace živočichů je však teprve na začátku, stejně jako výzkum neurobiologických procesů, které ovlivňují zvukový projev (Fitch 2006).

Lze přepokládat, že rychlý rozvoj výzkumu zejména v oblasti neurobiologie a genetiky časem odhalí i mechanismy zodpovědné za schopnost některých savců naučit se vydávat odposlechnuté zvuky.

Domnívám se, že důležitou roli by v učení vokalizace mohla krom genetiky hrát i anatomie živočichů. Dokáží si představit jedince malého druhu, který je často v blízkosti příbuzného velkého druhu a i když by jeho mozek umožňoval naučit se vokalizovat jako příbuzný druh, není schopen shodné zvuky produkovat, protože mu v tom zabrání například délka jeho hrtanu nebo jiná anatomická odlišnost.

Poznatky získané během sepisování této bakalářské práce mi následně pomohou při mé diplomové práci, ve které se budu zabývat vokalizací jelena evropského, jelena siky a hlavně hybridních jedinců vzniklých z jejich spojení. Pokusím se ověřit, zda je možné určit hybridního jedince těchto druhů pouze na základě jeho zvukového projevu a případně samotnou vokalizaci využít pro zmapování výskytu hybridů těchto druhů na našem území.

Použitá literatura

- Abbott, R. et al. (2013): Hybridization and speciation. *Journal of evolutionary biology*, 26(2): 229–46.
- Anderson, E. & Stebbins, G.L. (1954): Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, 8(4): 378–388.
- Andersson, M.B. (1994): Sexual Selection, *Princeton University Press, Princeton*, 624 s.
- Arnold, M.L. (1992): Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 237–261.
- Backwell, P.R.Y. & Passmore, N.I. (1996): Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(6): 407–416.
- Bakker, T.C.M. & Milinski, M. (1991): Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(3): 205–210.
- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. (1985): Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 113–148.
- Basolo, A.L. (1995): Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *The Royal Society*, 259: 307–11.
- Bohn, K.M., Wilkinson, G.S. & Moss, C.F. (2007): Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal behaviour*, 73(3): 423–432.
- Boughman, J.W. (1998): Vocal learning by greater spear-nosed bats. *The Royal Society*, 265: 227–233.
- Bradley, R.D., Davis, S.K. & Baker, R.J. (1991): Genetic control of premating-isolating behavior: Kaneshiro's hypothesis and asymmetrical sexual selection in pocket gophers. *J. Hered.*, 82(3): 192–196.
- Bredbury, J.W.; Vehrencamp, S. L. (1988): Principles of animal communication. *Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts*, 697 s.
- Brockelman, W.Y. & Schilling, D. (1984): Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature*, 312(13): 634–636.
- Butlin, R. (1987): Speciation by reinforcement. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 2(1): 8–13.
- Cap, H. et al. (2008): Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistics*, 24(6): 917–931.

- Carr, S.M. et al. (1986): Mitochondrial DNA analysis of hybridization between sympatric white-tailed deer and mule deer in west Texas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83(24): 9576–9580.
- Ten Cate, C. & Bateson, P. (1988): Sexual selection: the evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting. *Evolution*, 42(6): 1355-1358.
- Coyne, J. & Orr, A.H. (2004): Speciation. *Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts*, 545 s.
- Crapon de Caprona, M.D. (1986): Are “preferences” and “tolerances” in cichlid mate choice important for speciation? *Journal of Fish Biology*, 29: 151–158.
- Dobzhansky, T. (1951): Genetics and the origin of species. *Columbia Univ. Press, New York*, 364 s.
- Dowling, T.E. & Secor, C.L. (1997): The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1): 593–619.
- Ehrman, L. & Wasserman, M. (1987): The significance of asymmetrical sexual isolation. In: Hecht, M.K. et al. (eds): *Evolutionary biology*. *Plenum Press, New York*, 1-20.
- Endler, J. a. & Basolo, A.L. (1998): Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(10): 415–420.
- Fisher, H.S., Wong, B.B.M. & Rosenthal, G.G. (2006): Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish. *The Royal Society*, 273: 1187–1193.
- Fitch, W. (2006): Production of vocalizations in mammals. *Encyclopedia of Language and Linguistics*, 115–121.
- Flegr, J. (2009): *Evoluční biologie*. *Akademia, Praha*, 572 s.
- Ford, J.K.B. (1983): Group-specific dialects of killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. *Fifth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*.
- Garner, S.R. & Neff, B.D. (2013): Alternative male reproductive tactics drive asymmetrical hybridization between sunfishes (*Lepomis* spp.). *Biology Letters*, 9.
- Geissmann, T. (2002): Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews*, 77(1): 57–76.
- Geissmann, T. (1984): Inheritance of song parameters in the gibbon song, Analysed in 2 hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* × *H. lar*). *Folia Primatologica*, 42: 216–235.
- Gill, F.B. (1998): Hybridization in birds. *The Auk*, 115(2): 281–283.

- Goldsworthy, S.D., Boness, D.J. & Fleischer, R.C. (1999): Mate choice among sympatric fur seals: female preference for conspecific males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 253–267.
- Grant, B.R. & Grant, P.R. (1993): Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Biological sciences*, 251(1331): 111–117.
- Gwynne, D. & Morris, G. (1986): Heterospecific recognition and behavioral isolation in acoustic Orthoptera (Insecta). *Evol. Theory*, 8: 33–38.
- Hofmeyr, G.J.G., Bester, M.N. & Jonker, F.C. (1997): Changes in population sizes and distribution of fur seals at Marion Island. *Polar Biology*, 17(2): 150–158.
- Hohmann, G. (1988): Analysis of loud calls provides new evidence for hybridization between two Asian leaf monkeys (*Presbytis johnii*, *Presbytis entellus*). *Folia Primatologica*, 51(4): 209–213.
- Chow, C.P., Mitchell, J.F. & Miller, C.T. (2015): Vocal turn-taking in a non-human primate is learned during ontogeny. *The Royal Society*, 282(1887).
- Janik, V. & Slater, P.B. (1997): Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26: 59–99.
- Janik, V.M. & Slater, P.J.B. (2000): The different roles of social learning in vocal communication. *Animal behaviour*, 60(1): 1–11.
- Jarvis, E.D. (2006): Selection for and against vocal learning in birds and mammals. *Ornithological Science*, 5(1):5–14.
- Jones, G. & Ransome, R.D. (1993): Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *The Royal Society*, 252: 125–128.
- Kendrick, K.M. et al. (1998): Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395: 229–230.
- Kikusui, T. et al. (2011): Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate. *PLoS ONE*, 6(3): 1–10.
- Koda, H. et al. (2013): Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons. *PloS one*, 8(8): 1-10.
- Kozak, G.M., Head, M.L. & Boughman, J.W. (2011): Sexual imprinting on ecologically divergent traits leads to sexual isolation in sticklebacks. *The Royal Society*, 278: 2604–2610.
- Lamb, T. & Avise, J.C. (1986): Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: The influence of mating behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83(8): 2526–2530.

- Lancaster, M.L. et al. (2006): Ménage à trois on Macquarie Island: hybridization among three species of fur seal (*Arctocephalus* spp.) following historical population extinction. *Molecular ecology*, 15(12): 3681–3692.
- Lehmann, N. et al. (1991): Introgression of Coyote Mitochondrial DNA Into Sympatric North American Gray Wolf Populations. *Evolution*, 45(1): 104–119.
- Lengagne, T., Grolet, O. & Joly, P. (2006): Male mating speed promote hybridization in the *Rana lessonae*–*Rana esculenta* waterfrog system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60(2): 123–130.
- Lewontin, R.C. & Birch, L.C. (1966): Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution*, 20(3): 315–336.
- Lincoln, G.A. & Guinness, F.E. (1973): The sexual significance of the rut in red deer. *Journal of reproduction and fertility. Supplement*, 19: 475–89.
- Long, A.M., Moore, N.P. & Hayden, T.J. (1998): Vocalizations in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*), and red x sika hybrids. *Journal of Zoology*, 244(1): 123–134.
- Ludt, C.J. et al. (2004): Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3): 1064–1083.
- Mallet, J. (2007): Hybrid speciation. *Nature*, 446: 279–283.
- Mallet, J. (2005): Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(5): 229–237.
- Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. *Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA*, 797 s.
- McCarthy, E.M. (2006): Handbook of avian hybrids of the world. Oxford University Press, Oxford, 608 s.
- McDevitt, A.D. et al. (2009): Genetic structure of, and hybridisation between, red (*Cervus elaphus*) and sika (*Cervus nippon*) deer in Ireland. *Mammalian Biology*, 74(4): 263–273.
- Miller, E.H., Ponce de León, A. & DeLong, R. (1996): Violent interspecific sexual behavior by male sea lions (*Otariidae*): evolutionary and phylogenetic implications. *Marine mammal science*, 12(3): 468–476.
- Miura, S. (1984): Social behavior and territoriality in male sika deer (*Cervus nippon*) during the rut. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64(1): 33–73.
- Muroyama, Y. & Thierry, B. (1998): Species differences of male loud calls and their perception in sulawesi macaques. *Primates*, 39: 115–126.

- Nagel, L. & Schluter, D. (1998): Body size, natural selection and speciation in sticklebacks. *Evolution*, 52(1): 209–218.
- Nevo, E. et al. (1987): Geographic dialects in blind mole rats: role of vocal communication in active speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 84(10): 3312–3315.
- Page, B. et al. (2002): Interspecific differences in male vocalizations of three sympatric fur seals (*Arctocephalus* spp.). *Journal of Zoology*, 258(1): 49–56.
- Page, B., Goldsworthy, S.D. & Hindell, M. A. (2001): Vocal traits of hybrid fur seals: intermediate to their parental species. *Animal Behaviour*, 61: 959–967.
- Paterson, H.E.H. (1985): The recognition concept of species. In: Vrba, E. (eds): Species and speciation. *Pretoria, S. Africa, Transvaal museum*, 21–29.
- Patton, J.L. (1990): Geomyid evolution: the historical, selective, and random basis for divergence patterns within and among species. *Progress in clinical and biological research*, 335: 49–69.
- Poirier, F.E. (1970): The communication matrix of the nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia Primatologica*, 13(2-3): 92–136.
- Randler, C. (2002): Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour*, 63(1): 103–119.
- Reby, D. et al. (2010): Oestrous red deer hinds prefer male roars with higher fundamental frequencies. *The Royal Society*, 277: 2747–2753.
- Reby, D., Cargnelutti, B. & Hewison, J.M. (1999): Contexts and possible functions of barking in roe deer. *Animal Behaviour*, 57(5): 1121–1128.
- Rohwer, S., Harris, R.B. & Walsh, H.E. (2014): Rape and the prevalence of hybrids in broadly sympatric species: a case study using albatrosses. *PeerJ*, 2: e409.
- Ryan, M.J. & Rand, S.A. (1993): Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution*, 47(2): 647–657.
- Seehausen, O. (1997): Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science*, 277: 1808–1811.
- Seehausen, O. et al. (2014): Genomics and the origin of species. *Nature reviews. Genetics*, 15(3): 176–192.
- Senn, H. V. & Pemberton, J.M. (2009): Variable extent of hybridization between invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) in a small geographical area. *Molecular Ecology*, 18(5): 862–876.

- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (1986): Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 34(6): 1640–1658.
- Seymour, N.R. (1990): Forced copulation in sympatric American black ducks and mallards in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, 68(8): 1691–1696.
- Shurtliff, Q.R. (2013): Mammalian hybrid zones: A review. *Mammal Review*, 43(1): 1–21.
- Schwenk, K., Brede, N. & Streit, B. (2008): Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 363(1505): 2805–2811.
- Soltis, P.S. & Soltis, D.E. (2009): The role of hybridization in plant speciation. *Annual review of plant biology*, 60: 561–88.
- St Clair Hill, M., Ferguson, J.W.H. & Kerley, M.N.B. and G.I.H. (2001): Preliminary comparison of calls of the hybridizing fur seals *Arctocephalus tropicalis* and *A. gazella*. *African Zoology* 36(1): 45-53.
- Svensson, E.I. et al. (2010): A role for learning in population divergence of mate preferences. *Evolution; international journal of organic evolution*, 64(11): 3101–3113.
- Templeton, A.R. (1992): The meaning of species and speciation: genetic perspective. In: Ereshefsky, M. (eds): The unit of evolution: Essays on the nature of species. *MIT Press*, 3–27.
- Tenaza, R. (1985): Songs of hybrid gibbons (*Hylobates lar* × *H. muelleri*). *American Journal of Primatology*, 8(3): 249–253.
- Thierry, B. et al. (1994): Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. *Current Primatology*, 2: 103–117.
- Thulin, C.G., Jaarola, M. & Tegelström, H. (1997): The occurrence of mountain hare mitochondrial DNA in wild brown hares. *Molecular ecology*, 6(5): 463–467.
- Veselovský, Z. (2008): Etologie, *Academia, Praha*, 408 s.
- Watanabe, K. & Matsumura, S. (1991): The borderlands and possible hybrids between three species of macaques, *M. nigra*, *M. nigrescens*, and *M. hecki*, in the northern peninsula of Sulawesi. *Primates*, 32(3): 365–370.
- Wenrick Boughman, J. & Moss, C.F. (2003): Social sounds: Vocal learning and development of mammal and bird calls. *Acoustic Communication*. Springer Press, 138-224.
- Willis, P.M. (2013): Why do animals hybridize? *Acta Ethologica*, 16: 127–134.

Wirtz, P. (1999): Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal behaviour*, 58(1): 1–12.

Wyman, M.T. et al. (2014): No preference in female sika deer for conspecific over heterospecific male sexual calls in a mate choice context. *Journal of Zoology*, 293(2): 92–99.

Wyman, M.T. et al. (2011): Variability of female responses to conspecific vs. heterospecific male mating calls in polygynous deer: An open door to hybridization? *PLoS ONE*, 6(8): 1–6.

Zirkle, C. (1935): The beginnings of plant hybridization. Morris Arboretum Monographs. I. *University of Pennsylvania Press, Philadelphia*, 231 s.