

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

**Fakulta tropického zemědělství**



**Fakulta tropického  
zemědělství**

**Akustická komunikace subtropických tučňáků (Sphenisciformes)**

**Bakalářská práce**

Praha 2023

**Vypracoval/a:**

Anna Buncová

**Vedoucí práce:**

RNDr. Irena Schneiderová, Ph.D.



## **Prohlášení**

Čestně prohlašuji, že jsem tuto práci na téma Akustická komunikace subtropických tučňáků (Sphenisciformes) vypracovala samostatně, veškerý text je v práci původní a originální a všechny použité literární prameny jsem podle pravidel Citační normy FTZ řádně uvedla v referencích.

V Libici nad Cidlinou dne 13.4.2023

Anna Buncová

## **Poděkování**

V první řadě chci velice poděkovat paní RNDr. Ireně Schneiderové, Ph.D. za umožnění věnovat se tomuto tématu, dále za odborné vedení a její cenné rady, které mi budou velkým přínosem i do budoucích let. Zároveň bych chtěla poděkovat paní Mgr. Evě Jiráňkové za jazykovou korekturu a veškerou pomoc, která pro mne byla klíčová.



## Abstrakt

Tučňáci (Sphenisciformes) jsou nelétaví mořští ptáci obývající jižní polokouli, konkrétně subantarktické, subtropické a mírné oblasti. Tento řád zahrnuje šest v současnosti žijících rodů, přičemž rody *Eudyptula*, *Eudyptes*, *Megadyptes* a *Spheniscus* mají subtropické rozšíření. Konkrétně se jedná o pobřežní oblasti Jižní Ameriky, jižní Afriky, Austrálie a Nového Zélandu.

Ptáci (Aves) disponují mnoha anatomickými a fyziologickými zvláštnostmi a jednou z nich je také syrinx, díky němuž produkují hlasy. Akustická komunikace hraje zásadní roli i v životě tučňáků. Komunikují pomocí kontaktních hlasů, k vyjádření agrese používají agonistické hlasy, v době hnízdění a námluv vydávají zpěvy. Mláďata se ozývají dvěma typy žadonicích hlasů v závislosti na jejich stáří. Každý jedinec má svůj unikátní hlas, který si jeho partner, rodič či potomek zapamatují, což jim umožňuje vzájemné rozpoznávání a upevňování vazeb. Současný výzkum akustické komunikace tučňáků se soustředí především na rod *Spheniscus*, konkrétně na tučňáka brýlového (*S. demersus*) a tučňáka Humboldtova (*S. humboldti*), kteří jsou chováni v zoologických zahradách, což usnadňuje jejich pozorování a umožňuje porovnání s volně žijícími populacemi.

Tučňáci jsou v současné době nejohroženější skupinou mořských ptáků, kterou ohrožuje komerční rybolov, znečištění moří a zavlečení invazivních druhů. Bioakustika představuje neinvazivní, novou a dynamicky se rozvíjející metodu výzkumu a monitoringu, díky které můžeme spolehlivě potvrdit přítomnost sledovaných druhů, ale i predátorů. Dále s její pomocí můžeme zmapovat výskyt konkrétních jedinců či zjistit přítomnost mláďat v koloniích. To vše i u druhů, které obývají nehostinné oblasti nebo jsou aktivní převážně v noci. Takto můžeme zjistit důležité informace, pomocí kterých lze navrhnout efektivnější plán podporující druhovou ochranu.

**Klíčová slova: Aves; bioakustika; mořští ptáci; syrinx; hlasová individualita; hlasový repertoár**

## **Author's abstrakt**

Penguins (Sphenisciformes) are flightless seabirds inhabiting the southern hemisphere, specifically subantarctic, subtropical and temperate regions. This order includes six currently living genera, with the genera *Eudyptula*, *Eudyptes*, *Megadyptes* and *Spheniscus* having a subtropical distribution. Specifically, these are the coastal areas of South America, southern Africa, Australia and New Zealand.

Birds (Aves) have many anatomical and physiological features, one of which is the syrinx, which enables them to produce calls. Acoustic communication also plays a vital role in the lives of penguins. They communicate by means of contact voices, use agonistic voices to express aggression and produce display songs during breeding and courtship. Penguin chicks make two types of begging calls depending on their age. Each individual has a unique voice that is remembered by its mate, parent or offspring, allowing them to recognize each other and strengthen their bonds. Current research on acoustic communication in penguins has focused primarily on the genus *Spheniscus*, specifically the spectacled penguin (*S. demersus*) and the Humboldt penguin (*S. humboldti*), which are kept in zoos, facilitating their observation and allowing comparisons with wild populations.

Penguins are currently the most endangered group of seabirds, threatened by commercial fishing, marine pollution and the introduction of invasive species. Bioacoustics is a non-invasive, new and dynamically developing method of research and monitoring that allows us to reliably confirm the presence of the species of interest, as well as predators. It can also be used to map the occurrence of specific individuals or to detect the presence of juveniles in colonies. All this even for species that inhabit inhospitable areas or are active mainly at night. In this way we can find out important information that can be used to design a more effective plan to support species conservation.

**Key words: Aves; bioacoustics; seabirds; syrinx; vocal individuality; vocal repertoire**

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Cíle práce</b> .....	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Metodika práce</b> .....	<b>3</b>
<b>4</b>	<b>Literární rešerše</b> .....	<b>3</b>
4.1	Představení řádu Sphenisciformes .....	3
4.1.1	Rod Eudyptula.....	10
4.1.2	Rod Eudyptes .....	11
4.1.3	Rod Megadyptes .....	12
4.1.4	Rod Spheniscus .....	12
4.2	Stavba a vlastnosti hlasového aparátu a sluchového ústrojí .....	13
4.2.1	Hlasový (fonační) aparát .....	14
4.2.2	Sluchový aparát.....	16
4.3	Hlasový repertoár tučňáků – akustická struktura hlasů a kontext jejich vydávání .....	17
4.3.1	Hlasový repertoár dospělých jedinců .....	19
4.3.2	Hlasový repertoár mláďat .....	24
4.4	Individuální variabilita v hlasových projevech a vzájemné rozpoznávání .....	25
4.4.1	Uvnitř skupiny.....	25
4.4.2	Období námluv a hnízdění .....	26
4.4.3	Mládě-rodíč.....	27
4.5	Význam akustické komunikace pro tučňáky, výzkum a ochranu.....	28
4.5.1	Bioakustika jako nástroj ochrany .....	28
<b>5</b>	<b>Závěr</b> .....	<b>32</b>
<b>6</b>	<b>Reference</b> .....	<b>1</b>

## Seznam tabulek:

<b>Tabulka 1:</b> Výskyt jednotlivých druhů subtropických tučňáků, populační trend a míra ohrožení (International Union of Conservation of Nature (IUCN); <a href="http://www.iucnredlist.org/">http://www.iucnredlist.org/</a> navštíveno 23.2.2023).....	9
--	---

## Seznam obrázků:

<b>Obrázek 1:</b> Rozšíření subtropického a tropického pásu (Zepeda-Rivas & Rodríguez-Álvarez 2020).....	2
<b>Obrázek 2:</b> Fylogenetický strom řádu Sphenisciformes (upraveno dle Favaro et al. 2018).....	4
<b>Obrázek 3:</b> <i>Eudyptula minor</i> (Anna Buncová 2023).....	10
<b>Obrázek 4:</b> Zástupci rodu <i>Eudyptes</i> (Anna Buncová 2023).....	11
<b>Obrázek 5:</b> <i>Megadyptes antipodes</i> (Anna Buncová 2023).....	12
<b>Obrázek 6:</b> Zástupci rodu <i>Spheniscus</i> (Anna Buncová 2023).....	13
<b>Obrázek 7:</b> Hlasové ústrojí tučňáka oslího ( <i>Pygoscelis papua</i> ) (A), tučňáka afrického (B), rostrální část, šipka značí <i>septum trachealis medialis</i> , kaudální část, plíce (Favaro & Gamba 2018).....	15
<b>Obrázek 8:</b> Anatomické znázornění hlasového ústrojí u tučňáka patagonského, popisující zobák, průdušnici, syrinx a plíce (Kriessel et al. 2020).....	16
<b>Obrázek 9:</b> Spektrogram popisující strukturu a skladbu zpěvů tučňáka oslího. Jednotlivé slabiky tvoří delší fráze (Jouventin & Dobson 2017).....	19
<b>Obrázek 10:</b> Spektrogram kontaktního hlasu tučňáka afrického, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro et al. 2014).....	20
<b>Obrázek 11:</b> Agonistický hlas tučňáka afrického na spektrogramu, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro et al. 2014).....	21
<b>Obrázek 12:</b> Extatický zpěv tučňáka afrického, počáteční krátká slabika (1), nejdelší slabika (2), slabika během nádechu (3). Osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro et al. 2014).....	22
<b>Obrázek 13:</b> Zpěvy tučňáka nejmenšího. (A-D) čtyři zpěvy jednoho jedince. (E-H) jeden zpěv čtyř různých jedinců. (Jouventin & Dobson 2017).....	22
<b>Obrázek 14:</b> Grafické znázornění parametrů Jitter a Shimmer (Teixeira 2014).....	23

**Obrázek 15:** Vzájemné zpěvy tučňáka afrického na spektrogramu, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro et al. 2014)..... 24

## Seznam zkratek použitých v práci:

AZA	Asociace zoo a akvárií (Organizace sdružující zoologické zahrady)
CITES	Úmluva o mezinárodním obchodu s ohroženými druhy volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin ( <i>Convention on International Trade in Endangered Species</i> )
GPS	Global penguin society
IUCN	Mezinárodní svaz ochrany přírody ( <i>International Union for Conservation of Nature</i> )
YEPT	The Yellow-Eyed Penguin Trust

# 1 Úvod

Budeme-li hovořit o tučňácích, některým z nás se vybaví tučňák císařský (*Aptenodytes forsteri*) obývající chladné zamrzlé oblasti Antarktidy. Tučňáci se stali neodmyslitelnou součástí našeho světa, což dokazuje i jejich časté zobrazování v nejrůznějších sférách, které jim přineslo slávu. Inspirovali se jimi tvůrci komiksů, filmů, ale i sportovních týmů. A právě umělci je nejčastěji dávají do spojitosti s chladnými oblastmi, což vyvolává mylný dojem, že tučňáci a led k sobě neodmyslitelně patří. Ovšem 13 druhů z celkového počtu 18 obývá subtropické oblasti. Konkrétně se jedná o rody *Eudyptes*, *Eudyptula*, *Megadyptes* a *Spheniscus*. Subtropický pás, zkráceně subtropy, zabírají polovinu zemského povrchu a rozprostírají se mezi obratníky Raka a Kozoroha. Zejména se jedná o oblasti na území Afriky, Austrálie, Jižní Ameriky a Nového Zélandu (Obrázek 1). Během letního období teploty dosahují více než 20 stupňů Celsia, v zimním období teploty neklesnou pod 0 °C. Velmi rozsáhlé subtropické klima dělíme do čtyř typů v závislosti na množství srážek, a to na suché, pravé, monzunové a vlhké (Kunte & Zelený 2008).

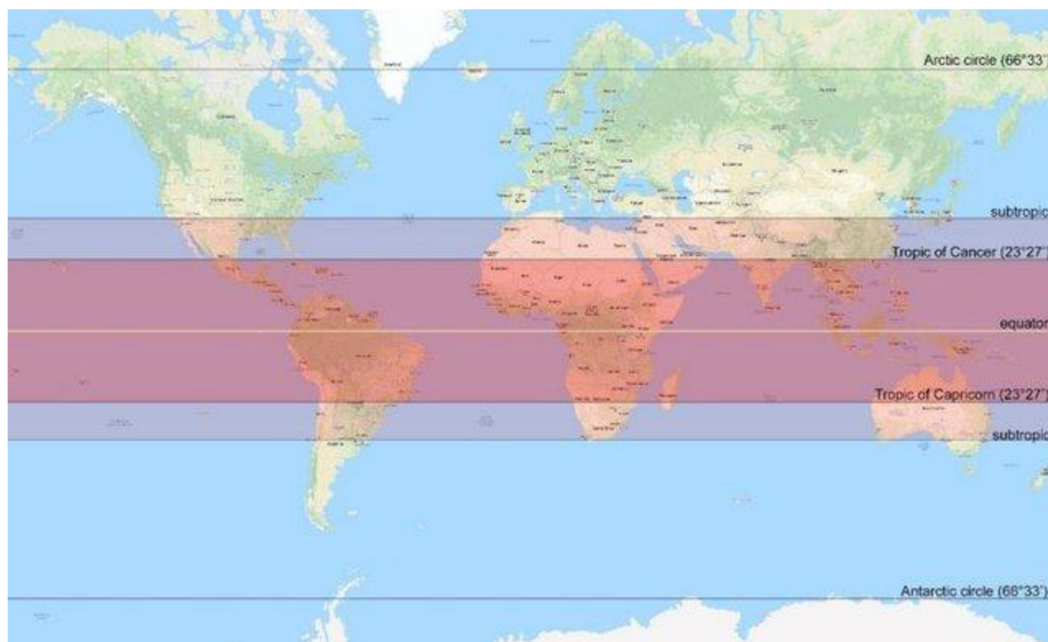
Bioakustika je vědní obor kombinující poznatky z biologie a akustiky, jejímž hlavním cílem je porozumět nejrůznějším aspektům zvířecí komunikace. Tyto poznatky nám mohou například pomoci rozlišovat jednotlivé druhy a odhalit jejich případnou hybridizaci. Můžeme díky ní mapovat rozšíření a výskyt jednotlivých druhů, získávat informace o jejich početnosti nebo také mnohem podrobnější údaje o identitě, reprodukčním stavu či emocionálním rozpoložení konkrétních jedinců. Na základě uvedených poznatků jim poté můžeme zajistit vhodné podmínky pro život jak ve volné přírodě, tak v naší péči. Ač se bioakustika z velké části zaměřuje na ptačí druhy, jelikož ptačí jsou považováni za živočichy s nejvíce rozvinutým hlasovým repertoárem, značná část zkoumá také komunikaci savců a zvuky produkované hmyzem (Teixeira *et al.* 2019).

Ačkoliv patří tučňáci mezi velmi oblíbená zvířata, literatury, která by shrnovala dosavadní poznatky o jejich akustické komunikaci a potenciální využití bioakustiky pro jejich výzkum či chov, není mnoho. Právě to byl i jeden z hlavních důvodů, proč se ve své práci zaměřuji na tučňáky. Způsob jejich života mě naprosto fascinuje

a v kombinaci s bioakustikou představuje téma, ve kterém je stále co objevovat a zkoumat.

*"I wish the world was twice as big - and half of it was still unexplored."*

Sir David Attenborough



Obrázek 1: Rozšíření subtropického a tropického pásu (Zepeda-Rivas & Rodríguez-Álvarez 2020)

## 2 Cíle práce

Cílem bakalářské práce bylo shrnout základní informace o rodech tučňáků, které svým rozšířením zasahují do subtropických oblastí, stručně popsat jejich vzhled, způsob života, potravu a rozmnožování s důrazem na hlavní rozdíly mezi jednotlivými rody.

Dále si práce kladla za cíl shrnout dosavadní poznatky o akustické komunikaci tučňáků, přičemž se soustředí především na popis hlasového repertoáru a individuální rozdíly v jednotlivých typech hlasů. Posledním cílem bylo vyzdvihnout důležitost bioakustiky jako možného nástroje druhové ochrany v řádu tučňáků.



### 3 Metodika práce

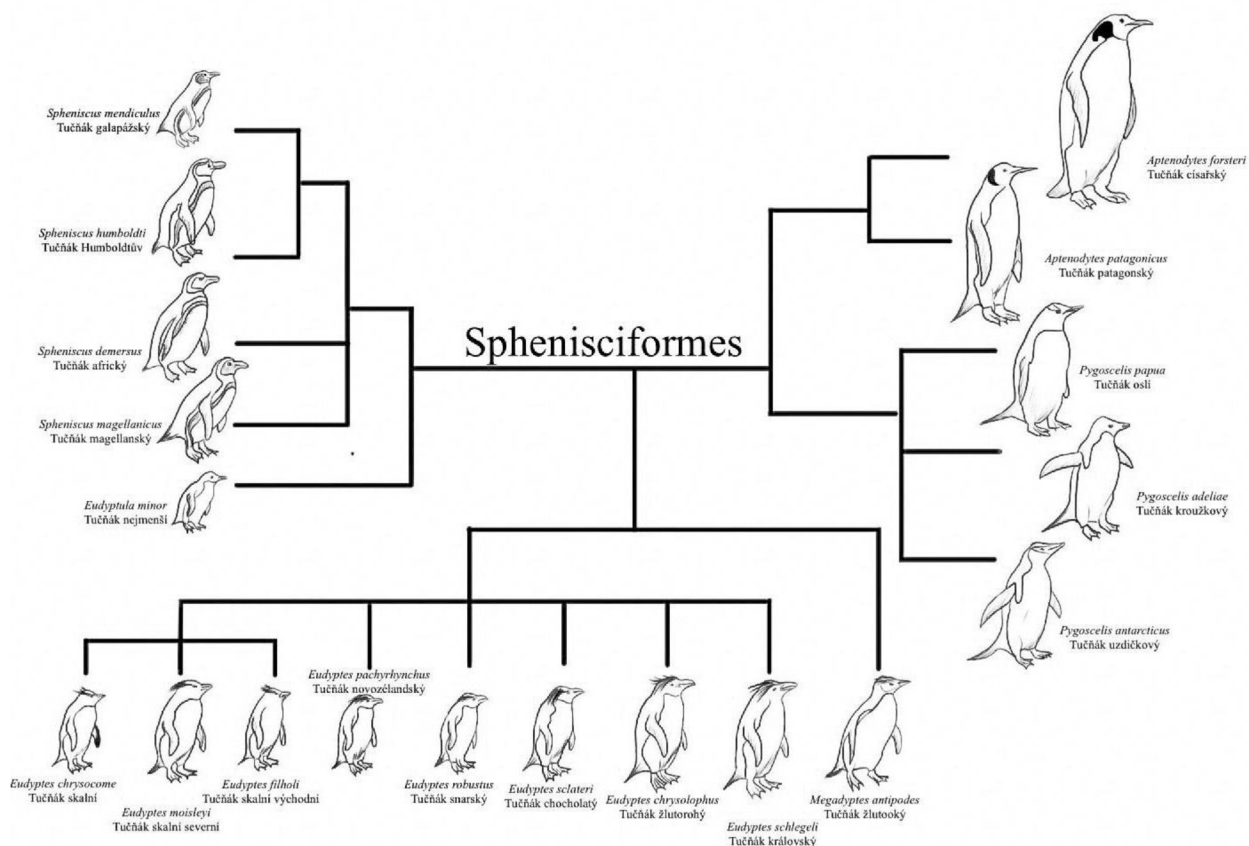
Bakalářská práce byla zpracována v souladu s Metodickým manuálem pro psaní bakalářských prací fakulty Tropického zemědělství, České zemědělské univerzity v Praze. Zdroje byly citovány dle nařízení děkana fakulty FTZ. Celá práce byla zpracována jako literární rešerše, ve které bylo čerpáno z vědeckých zdrojů. Nejvíce využívanými zdroji byly JSTOR, ResearchGate, Scholar, ScienceDirect a Web of Science. Podklady byly vyhledávány v souvislosti s tématem práce a na základě klíčových slov: Aves; bioacoustics; seabirds; syrinx; vocal individuality; vocal repertoire.

### 4 Literární rešerše

#### 4.1 Představení řádu Sphenisciformes

Tučňáci byli objeveni na počátku 15. století během expedičních výprav Jižní Amerikou, nicméně jejich existence sahá mnohem dále do historie. Již výše zmíněný mýtus, že tučňáci a chladné oblasti k sobě neodmyslitelně patří, vyvracejí současné výzkumy, které potvrzují, že současné druhy se vyvinuli z předka pocházejícího z oblastí subtropického pásu (Dobson & Jouventin 2017).

Monofyletický řád tučňáci (Sphenisciformes) zahrnuje jedinou čeleď tučňákovití (Spheniscidae; Ksepka *et al.* 2006) do které řadíme šest současně žijících rodů: *Aptenodytes*, *Eudyptes*, *Eudyptula*, *Megadyptes* *Pygoscelis*, *Spheniscus* a které dále dělíme do 18 rozlišovaných druhů (Obrázek 2; Borboroglu & Boersma 2013).



Obrázek 2: Fylogenetický strom řádu Sphenisciformes (upraveno dle Favaro et al. 2018)

Jedná se o nelétavé mořské ptáky (Boersma 2008), kteří jsou vysoce přizpůsobení k životu v moři, což vyžadovalo jisté evoluční změny. Krátké, silné nohy jim umožňují neohrabaný a pomalý pohyb na souši, kde se většinou pohybují pomocí krátkých skoků, ovšem ve vodním prostředí fungují jako kormidlo (Dobson & Jouventin 2017). Společně s válcovitým tvarem těla a zakrnělými křídly připomínající dvě vesla se tak stávají mistry ve vodním prostředí (Veselovský 1984). Jelikož žijí v mořské vodě, v orbitální části se u nich vyvinula solná žláza (salt gland), již disponují mořští savci a ptáci, a která slouží k vylučování přebytečné soli (Miller & Fowler 2014). U subtropických druhů je možné pozorovat i adaptace na vysoké teploty. Chtějí-li se ochladit, křídla odtahují co nejvíce od těla a nechávají doširoka rozevřený zobák (Dobson & Jouventin 2017). V očním okolí můžeme pozorovat holé, růžově zbarvené části, to z důvodu lepší termoregulace (Williams

1995). Došlo i ke změně jejich denního režimu, většinu času tráví ve vodách či v hlubokých norách. Na souši jsou aktivní zejména v noci (Veselovský 1984).

Ač jsou tučňáci obecně popisováni jako ptáci střední velikosti, existují mezi nimi výrazné velikostní rozdíly. Největším zástupcem je tučňák císařský (*Aptenodytes forsteri*) dosahující výšky 110 cm a nejmenším zástupcem je tučňák nejmenší (*Eudyptula minor*) s výškou pouhých 38 cm (Dobson & Jouventin 2017). Na rozdíl od ostatních druhů ptáků nemají tučňáci pneumatizované kosti, čímž se přibližují hustotě vody a potápění se pro ně tak stává snadnějším (Miller & Fowler 2014). I přes veškeré adaptace na mořské prostředí nejsou stejně jako ostatní ptáci schopni dýchat pod vodou a průměrně dokáží zadržet dech na pět minut. Hloubka ponoru se u jednotlivých druhů liší, u subtropických zástupců se pohybuje kolem 100 m (Dobson & Jouventin 2017).

Všichni zástupci jsou černobílého zbarvení, nicméně u některých druhů můžeme nalézt drobné odlišnosti v podobě oranžových nebo žlutých hřebínků na hlavě či celkového namodralého zbarvení (Borboroglu & Boersma 2013). Peří je vysoce voděodolné, krátké a husté (Miller & Fowler 2014). Jedinci o něj pravidelně a precizně pečují, proto ho potírají výměškem mazové žlázy, což zajistí pružnost i těch nejjemnějších per. Tučňáci mají poněkud specifický způsob přepeřování, které je nezbytné pro plnění jeho funkce. Na rozdíl od jiných ptáků vyměňují tučňáci svá pera najednou a během tohoto období se zdržují jen na souši, kde hladoví a odolávají nepříznivým podmínkám i predátorům. U menších druhů hovoříme o období trvajícím 10-14 dnů (Veselovský 1984).

Tučňáci jsou dlouhověcí ptáci, délka jejich života se ve volné přírodě pohybuje okolo 20 let, v zajetí je o něco vyšší (Miller & Fowler 2014). Nejstarším žijícím jedincem chovaným v zajetí je samička tučňáka afrického (*Spheniscus demersus*), která v lednu letošního roku oslavila 43. narozeniny. Samičku jménem ET chovají v Metro Richmond zoo (Metro Richmond zoo 2023).

Tučňáci jsou vysoce sociální tvorové, kteří žijí v koloniích někdy čítajících i tisíce členů (Gilbert *et al.* 2006). Pohlavně dospívají ve věku 3-5 let života (Miller & Fowler 2014). Jsou monogamní a většina druhů tvoří páry po mnoho let, tučňák magellanský i po dobu 17 let. Pokud se páru nedaří úspěšně zahrnout, dochází

k rozvodům a další sezonu stráví s novým partnerem (Borboroglu & Boersma 2013). Nutno podotknout, že tučňáky rozdělujeme na dvě skupiny v návaznosti na způsob hnízdění. Hnízdící druhy si staví vlastní hnízdo a nehnízdící druhy nosí své vejce na nohách uprostřed početné kolonie. Do nehnízdících druhů řadíme dva největší tučňáky, tučňáka patagonského (*Aptenodytes patagonicus*) a tučňáka císařského (*Aptenodytes forsteri*) (Dobson & Jouventin 2017). U hnízdících druhů hnízdění probíhá v norách, které si sami vyhrabávají, ovšem může probíhat i pod keři, v jeskyních či na pastvinách (Davis & Renner, 2003; Dobson & Jouventin 2017). Z materiálů volí guano, větvičky, různé kamínky a úlomky skal či dokonce písek (Paredes & Zavalaga 2001). Hnízdící rody používají své hnízdo jako místo setkání, kdežto nehnízdící rody využívají pouze akustickou komunikaci k nalezení svého partnera či potomka (Aubin *et al.* 2000). Samice snáší zpravidla dvě vejce s odstupem čtyř dnů, přičemž první vejce je větších rozměrů. Mláďata se začínají líhnout postupně po 37-45 dnech, první vejce se líhne přibližně o dva dny dříve (Yorio *et al.* 2002; Miller & Fowler 2014). O mláďata se starají oba rodiče, v první fázi je ovšem většina péče na samici a samec se vydává na lov. Tato fáze trvá několik týdnů, během nichž samice hladoví, po návratu samce se prostrídají (Lera *et al.* 2022). Mláďata jsou šedohnědé zbarvení, bez jakýchkoliv barevných kreseb, zhruba v šesti měsících věku získávají vzhled dospělého jedince (Boersma 1977). Tučňáci nemají výrazný pohlavní dimorfismus a samce a samici lze na základě vzhledu jen těžko rozeznat (Dobson & Jouventin 2017).

Potravní dominantou v jejich jídelníčku jsou ryby, pro které se potápí několikrát za den i do několika metrových hloubek (Steinfurth 2007; Jouventin & Dobson 2017). Nejčastěji se jedná o sardel obecnou, sardinku obecnou, gavúny, araukánské sledě (Herling *et al.* 2005). Kromě ryb pozřou i olihně, humry, některé druhy žahavců i korýšů (Steinfurth 2007; Jarman *et al.* 2013). Přesné složení jejich jídelníčku se mění sezónně a je závislé na dostupnosti potravy, která se právě vyskytuje v jejich blízkosti a v blízkosti pobřeží (Borboroglu & Boersma 2013). U tučňáků byl také potvrzen výskyt gastrolitů v trávicím traktu, které jim napomáhají při trávení a kontrole vztlaku při ponoru (Beaune *et al.* 2009). V závislosti na období, ve kterém se nacházejí, kolísá váha jedinců, nejvyšší hmotnosti dosahují před zaházením a přepeřováním. Naopak nejnižší hmotnost mají v době sezení na snůšce (Boersma 1977). Během přepeřování ztratí zhruba 40 % své hmotnosti (Penney 1967).

Tučňáci se jako každý živočich musí potýkat s nebezpečím, jako jsou predátoři, klimatické změny, znečištění plasty či další aktivity pocházející z lidské činnosti (Coudert 2019). Mezi přirozené predátory patří lachtani, kosatky, žraloci a tuleni (Veselovský 1984; Garcia Borboroglu & Boersma 2013). V současné době představují narůstající problém také invazivní druhy ohrožující ptačí populace, mezi něž řadíme kočky a psy, přičemž procentuálně větší počet útoků mají na svědomí kočky (Rebolo-Ifrán *et al.* 2021).

Dle IUCN je z celkového počtu 18 druhů 9 z nich ohrožených, u 12 druhů je klesající trend populace. Pro představu, populace tučňáka galapážského (*Spheniscus mendiculus*) v současné době čítá 1200 dospělých jedinců (Tabulka 1). Významnou roli v ochraně tučňáků představuje ochrana *in-situ*. Místa výskytu s největším počtem jedinců, jsou vyhlášena jako chráněné oblasti, čímž dochází k regulaci možných hrozeb a správě těchto oblastí. V současné chvíli se provádí konkrétní úkony, jako je výstavba umělých hnízd, úklid okolní krajiny, monitoring jednotlivců či edukační programy (Garcia Borboroglu & Boersma 2013). Nalezneme i neziskové organizace, které jednak fungují jako záchrané stanice pro zraněné, osiřelé či jinak handicapované tučňáky, a druhák úzce spolupracují s vědeckými pracovníky, čímž rozvíjí svou výzkumnou činnost a podílejí se tak na záchraně živočichů *in-situ*. Jednou z významných organizací je Sanccob sídlící v Kapském Městě (Sanccob 2023). Organizace YEPT se zabývá pouze tučňákem žlutookým, který patří mezi nejvíce ohrožené druhy. Nesmím opomenout zmínit důležitou mezinárodní organizaci zabývající se celosvětovou ochranou tučňáků v jejich přirozeném prostředí, Global penguin society (GPS). Svou roli ve výzkumu tučňáků také hrají chovy *ex-situ*, díky nimž máme možnost tučňáky detailně pozorovat, seznámit se s jejich životní strategií a tyto poznatky poté aplikovat na kolonie ve volné přírodě. V České republice nalezneme chovy tučňáků Humboldtových (zoo Praha, Zlín, Plzeň a Liberec), dále poté tučňáků afrických ve dvou zoo, a to v Ústí nad Labem a ve Dvoře Králové nad Labem. Tučňák Humboldtův je v úmluvě CITES zařazen do Appendixu I (Kando *et al.* 2021). Appendix I zahrnuje druhy, jenž jsou ohroženy vyhynutím, obchod s nimi je zakázán, ale povolen ve výjimečných případech, například v rámci zoologických zahrad (Klouček 2020). Tučňák africký spadá do CITES Appendix II (Kando *et al.* 2021). Tyto druhy mohou být ohroženy vyhynutím, a proto je mezinárodní obchod s nimi

regulován (Garcia Borboroglu & Boersma 2013). Chov tučňáků má svůj podrobný manuál, který má zajistit co možná nejvíce kvalitní život jedinců a welfare v mezinárodních institucích akreditovaných společností AZA (Schneider *et al.* 2014). Žádná zoo se nepodílí na reintrodukci jedinců zpět do volné přírody a většina současných výzkumů je prováděna v italských zoo.

Současné druhy obývají pouze jižní polokouli a areál jejich rozšíření sahá od Antarktidy až po rovníkové oblasti (Jouventin & Dobson 2017). Za druhy, které svým areálem rozšíření zasahují do subtropických oblastí, považujeme druhy rodu *Eudyptes*, který zahrnuje tučňáka královského (*Eudyptes schlegeli*), tučňáka novozélandského (*E. pachyrhynchus*), tučňáka skalního (*E. chrysocome*), tučňáka snárského (*E. robustus*). Dále rod *Eudyptula* zahrnující pouze jeden a ten nejmenší druh tučňáka nejmenšího (*Eudyptula minor*), dále rod *Spheniscus* do kterého řadíme tučňáka brýlového (*Spheniscus demersus*), tučňáka galapážského (*S. mendiculus*), tučňáka Humboldtova (*S. humboldti*) a tučňáka magellanského (*S. magellanicus*). Konečně rod *Megadyptes* zahrnující pouze tučňáka žlutookého (*Megadyptes antipodes*) (Williams 1995).

Tabulka 1: Výskyt jednotlivých druhů subtropických tučňáků, populační trend a míra ohrožení (International Union of Conservation of Nature (IUCN); <http://www.iucnredlist.org/> navštíveno 23.2.2023)

Druh	Výskyt	Míra ohrožení	Počet jedinců	Populační trend
tučňák královský ( <i>Eudyptes schlegeli</i> )	Austrálie, Argentina, Falklandské ostrovy	málo dotčený	1340000-1660000	neznámé
tučňák novozélandský ( <i>Eudyptes pachyrhynchus</i> )	Nový Zéland	téměř ohrožený	12,500-50,000	klesající
tučňák skalní ( <i>Eudyptes chrysocome</i> )	Austrálie, Argentina, Chile, Falklandské ostrovy, jižní Afrika, Nový Zéland	zranitelný	2 500 000	klesající
6 tučňák snarský ( <i>Eudyptes robustus</i> )	Austrálie, Argentina, Falklandské ostrovy	zranitelný	63 000	stabilní
tučňák žutorohý ( <i>Eudyptes chrysolophus</i> )	Austrálie, Brazílie, Nový Zéland, ostrov Svata Helena	zranitelný	6 300 000	klesající
tučňák nejmenší ( <i>Eudyptula minor</i> )	Austrálie, západní Austrálie, Nový Zéland	málo dotčený	469 760	stabilní
tučňák žlutooký ( <i>Megadyptes antipodes</i> )	Nový Zéland	ohrožený	2600-3000	klesající
tučňák brýlový ( <i>Spheniscus demersus</i> )	Namibie, východní Kapsko, Mozambik	ohrožený	41 700	klesající
tučňák galapážský ( <i>Spheniscus mendiculus</i> )	Galapážské ostrovy (ostrovy Fernandina a Izabela)	ohrožený	1 200	klesající
tučňák Humboldtův ( <i>Spheniscus humboldti</i> )	Chile, Peru, Ekvádor, Kolumbie	zranitelný	23 800	klesající
tučňák magellanský ( <i>Spheniscus magellanicus</i> )	Argentina, Chile, Falklandské ostrovy, Brazílie, Peru	málo dotčený	2200000-3200000	klesající

#### 4.1.1 Rod *Eudyptula*

Rod *Eudyptula* zahrnuje nejmenší současně žijící druh tučňáka, tučňáka nejmenšího (*Eudyptula minor*) (Obrázek 3), u kterého dle posledních studií rozeznáváme 6 poddruhů *E. m. iredalei*, *E. m. variabilis*, *E. m. chathamensis*, *E. m. albosignata*, *E. m. minor*, *E. m. novaehollandia* (Banks *et al.* 2002).

Oproti ostatním rodům tučňáků, jsou zástupci rodu *Eudyptula* považováni za noční tvory (Miyazaki & Waas 2003). Dospělí jedinci jsou tmavě modrého až šedého zbarvení, které v oblasti břicha a spodní části brady přechází do bílé (Borboroglu & Boersma 2013). Tučňáci nejmenší si vyhrabávají vlastní nory v písku, v případě že obývají místo s mělkou půdou, kde je nemožné vyhloubit noru, obývají jeskyně či se ukrývají pod vegetací (Coudert *et al.* 2009). Tento druh tučňáků má až fascinující způsob rodinného života, jež probíhá právě ve vyhloubených norách (Veselovský 1984). Další unikátností tohoto rodu je schopnost odchovat mláďata ze dvou snůšek během jedné hnízdící sezony (Johannesen *et al.* 2003).



Obrázek 3: *Eudyptula minor* (Anna Buncová 2023)



#### 4.1.2 Rod *Eudyptes*

Zástupci rodu *Eudyptes* (Obrázek 4) jsou středně velkého vzrůstu a jsou typičtí svými žlutooranžovými chocholkami na hlavě, všichni zástupci mají červeně zbarvené duhovky (Veselovský 1984). Druhy rodu *Eudyptes* jsou považovány za nejvíce migrující a dokáží urazit i tisíce kilometrů (Thiebot *et al.* 2013). Zároveň jsou také považováni za nejvíce agresivní (Massaro *et al.* 2019). Ač také snáší dvě vejce, v 97 % případů se vyklube jen jedno. První snesené vejce bývá mnohem menších rozměrů a slouží spíše k odlákání pozornosti predátorů, či jako pojistka, že druhé a větší vejce se podaří úspěšně odchovat (Williams 1989).



Obrázek 4: Zástupci rodu *Eudyptes* (Anna Buncová 2023)

### 4.1.3 Rod *Megadyptes*

Tučňák žlutooký (*Obrázek 5*) je nezaměnitelný za jiný druh díky svému výraznému, žlutému zbarvení na hlavě, které tvoří pruh táhnoucí se přes oči (Garcia Borboroglu & Boersma 2013). Oči jsou podobné kočičím (Veselovský 1984) a barva duhovky je od žluté po červenou v závislosti na věku jedince a pohlaví (Massaro *et al.* 2003). Ze všech druhů je nejméně koloniální (Ellenberg & Mattern 2012). Vzhledem k aktuálnímu počtu jedinců a vysoké míře ohrožení vznikla na Novém Zélandu nezisková organizace, která je oficiálně uznávána jako klíčový program napomáhající ochraně tohoto rodu.



Obrázek 5: *Megadyptes antipodes* (Anna Buncová 2023)

### 4.1.4 Rod *Spheniscus*

Rod *Spheniscus* zahrnuje čtyři současně žijící druhy (*Obrázek 6*): tučňáka brýlového (*Spheniscus demersus*), tučňáka galapážského (*Spheniscus mendiculus*), tučňáka Humboldtova (*Spheniscus humboldti*) a tučňáka magellanského

(*Spheniscus magellanicus*) (Ksepka *et al.* 2006). Bylo potvrzeno křížení tučňáka Humboldtova a tučňáka magellanského ve volné přírodě (Hibbets *et al.* 2020). Druhy rodu *Spheniscus* jsou černobílého zbarvení s unikátní kresbou v podobě pruhů či drobných teček v oblasti hrudníku. Vzhledem k oblastem, které obývají, mají holé části na bázi zobáku kvůli lepší termoregulaci (Garcia Borboroglu & Boersma 2013). Jsou nejvíce chovaným rodem v zoo, jelikož se dokáží nejlépe přizpůsobit podmínkám v zajetí (Veselovský 1984). Z tohoto tvrzení plyne, že mají zároveň nejvíce prozkoumaný hlasový repertoár a je na nich prováděno nejvíce studií.



Obrázek 6: Zástupci rodu *Spheniscus* (Anna Buncová 2023)

## 4.2 Stavba a vlastnosti hlasového aparátu a sluchového ústrojí

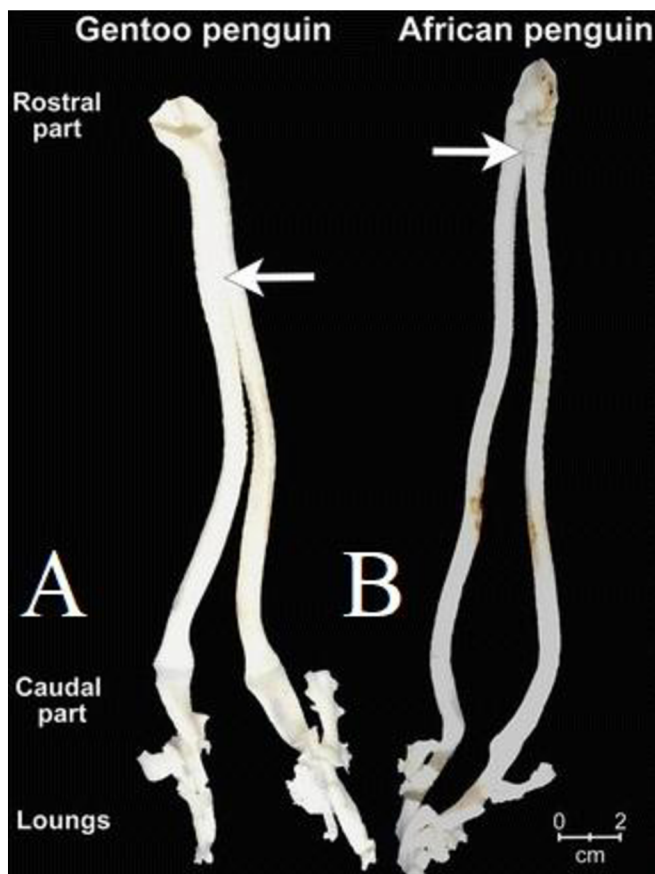
Pro lepší pochopení akustické komunikace je nutné znát alespoň základy anatomie a fyziologie sluchového a hlasového ústrojí. Zejména se jedná o odlišnosti, které se objevují u mořských ptáků.

### 4.2.1 Hlasový (fonační) aparát

V produkci ptačích hlasů hraje hlavní roli hlasový orgán syrinx, který je umístěn v místě rozdělení průdušnice (*Obrázek 8*). Z morfologického hlediska ho můžeme přirovnat k tenké blance, z fyziologického hlediska plní funkci píšťaly, která se působením proudícího vzduchu rozechvěje a produkuje zvuk. Okolní svaly napínají blánu uvnitř syrinxu, a tím korigují základní frekvenci ( $f_0$ ) výsledného hlasu (Kriesell *et al.* 2020). Většina hlasů produkovaných tučňáky vzniká během výdechu (Favaro *et al.* 2014), ovšem u některých typů hlasů může hlas vznikat i během nádechu. Takový typ hlasu vydává například tučňák nejmenší během páření (Miyazaki & Nakagawa 2015). Díky tomu, že syrinx se nachází v místě rozdělení průdušnice, mohou ptáci ovládat každou stranu odděleně, čímž může docházet k produkci dvou hlasů zároveň. Levá strana produkuje hlasy o nižších frekvencích, kdežto pravá strana vytváří vyšší tóny (Kingsley *et al.* 2018).

Počet chrupavčitých prstenců průdušnice je druhově odlišný, stejně jako délka zobáku i kapacita plic. Souhrn všech těchto faktorů má vliv na výsledný hlas (Hoese *et al.* 2000; Miller *et al.* 2007).

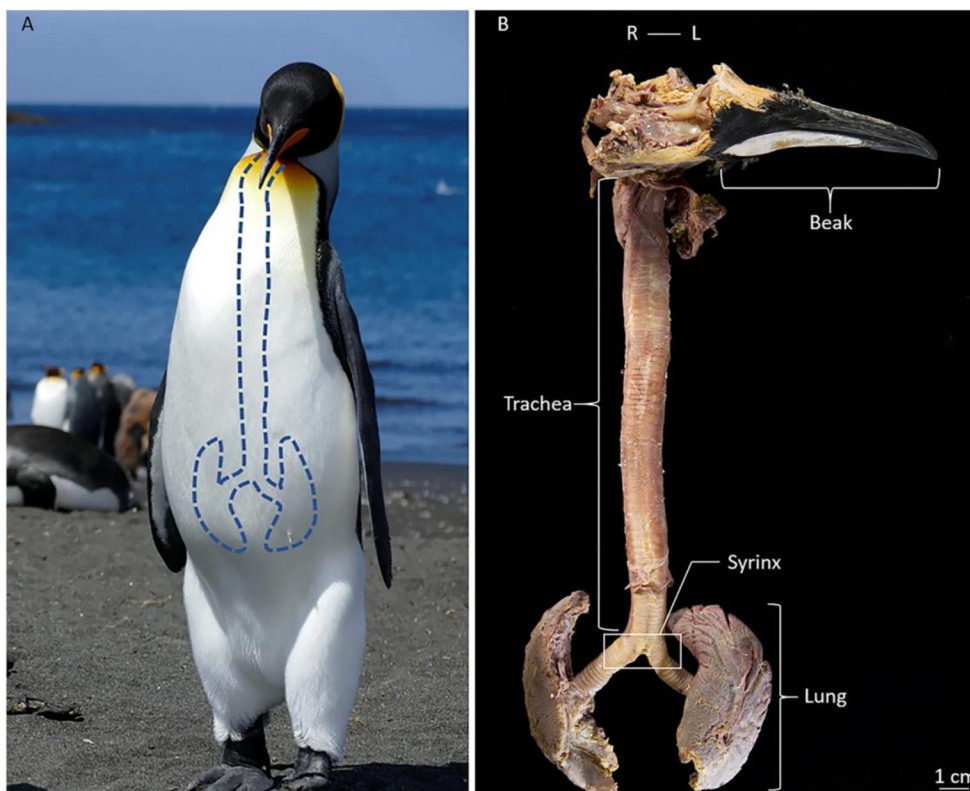
U průdušnice se vyvinula speciální přepážka (*septum trachealis medialis*) jako adaptace na vodní prostředí. Tato přepážka rozděluje průdušnici na dvě poloviny, ovšem je druhově odlišné, v kterém úseku. Například u tučňáka oslího (*Pygoscelis papua*) dochází k rozdělení v horní části, oproti tomu u tučňáka afrického je průdušnice rozdělena po celé její délce (*Obrázek 7*; Zeek 1951; Hocken 2002). Výskyt přepážky byl potvrzen i u dalších mořských živočichů, například u kožatky velké (*Dermochelys coriacea*) (Davenport *et al.* 2014). U tučňáků plní ochrannou funkci zabráňující stlačení průdušnice během hlubokých ponorů, když polykají kořist či vokalizují (Thiebault *et al.* 2019). Pro představu, hlasy vydávané pod vodou mají u všech zkoumaných druhů základní frekvenci ( $f_0$ ) v průměru 500-600 kHz a mají harmonickou strukturu (Thiebault *et al.* 2019).



Obrázek 7: Hlasové ústrojí tučňáka oslího (*Pygoscelis papua*) (A), tučňáka afrického (B), rostrální část, šipka značí *septum trachealis medialis*, kaudální část, plíce (Favaro & Gamba 2018)

Vzhledem k tomu, že se produkce hlasů u tučňáků řídí tzv. „source-filter theory“ (Fant 1960), výsledná podoba hlasu vzniká ve dvou fázích. Zdrojem hlasu v první fázi je syrinx, který udává hodnotu základní frekvence ( $f_0$ ), ve druhé fázi se na výsledné podobě hlasu podílí syprasyringeální trakt, zejména zobák, který funguje jako filtr (Favaro *et al.* 2015). Hlas je tedy ovlivňován fyzickými predispozicemi každého jedince. U tučňáků rodu *Spheniscus* bylo zjištěno, že těžší jedinci vydávají nižší a delší hlasy (Favaro *et al.* 2017). Mezi tučňáky jsou výrazné velikostní rozdíly, což se

projevuje i na jejich hlasovém repertoáru, který podléhá alometrii (Favaro *et al.* 2017).



Obrázek 8: Anatomické znázornění hlasového ústrojí u tučňáka patagoňského, popisující zobák, průdušnici, syrinx a plíce (Kriessel *et al.* 2020)

#### 4.2.2 Sluchový aparát

Sluchové ústrojí tučňáků, stejně jako u mnoha dalších živočichů, rozdělujeme na zevní, střední a vnitřní. Sluchové ústrojí je před průnikem vody zevně chráněno hustým, obrysovým peřím (Frahner *et al.* 2019). Vzhledem k prostředí, ve kterém se tučňáci pohybují, je na jejich sluch vyvíjen selekční tlak, resp. na konstrukci jejich ucha, které musí čelit výraznějším tlakovým výkyvům a odlišným podmínkám oproti druhům, které žijí pouze na souši (Frahner *et al.* 2019). V souvislosti se změnou tlaku se u tučňáků vyvinula tzv. baroprotekce v podobě zmenšení plochy bubínkové membrány a zúžení zvukovodu. Celkově můžeme říci, že vodní ptáci mají redukovaný objem lebeční dutiny a zmenšené střední ucho (Zeyl *et al.* 2022). Tyto adaptace jim pomáhají při hlubokých ponorech a usnadňují komunikaci pod vodou (Frahner *et al.* 2019; Zeyl *et al.* 2022).

Tučňáci silně reagují na podvodní zvuky a v kombinaci s akustickou komunikací pro ně mají obrovský význam jak z hlediska synchronizace lovné strategie, tak při



ochraně před predátory (Sørensen *et al.* 2020). Jsou schopni reagovat na vokalizace ostatních mořských živočichů, např. predátorů či ostatních členů kolonie (Frost *et al.* 1975). Při pokusu, zda-li tučňáci reagují na podvodní zvuky a popř. jakým způsobem, bylo zjištěno, že rozsah jejich sluchu pod vodou je velmi podobný rozsahu sluchu na souši, z čehož vyplývá, že se v obou prostředích projevují podobně a dokáží se orientovat. Pochopení sluchových možností tučňáků má také vliv na jejich ochranu, jelikož je ovlivňují antropogenní zvuky, např. zvuky z lodní dopravy či sonary (Ketten 2008).

### **4.3 Hlasový repertoár tučňáků – akustická struktura hlasů a kontext jejich vydávání**

Tučňáci používají ke své vnitrodruhové komunikaci člověku slyšitelné hlasy, ke kterým hojně přidávají i specifické postoje a pohyby (Thumser & Ficken 1998). Tučňáci komunikují v nejrůznějších situacích a jejich hlas charakterizuje každého jedince, vypovídá o jeho aktuálním sociálním postavení, věku, pohlaví a velikosti těla (Seyfarth & Cheney 2010). Ostatně i důvod vydávání se velmi liší, dospělí jedinci se ozývají během námluv a páření, uprostřed nebezpečí či při bojích s jedinci stejného druhu. Mláďata používají charakteristické hlasy při komunikaci s jejich rodiči, které se snaží upozornit, když trpí hladem, zimou nebo vyjadřují spokojenost (Veselovský 1984; Favaro *et al.* 2014).

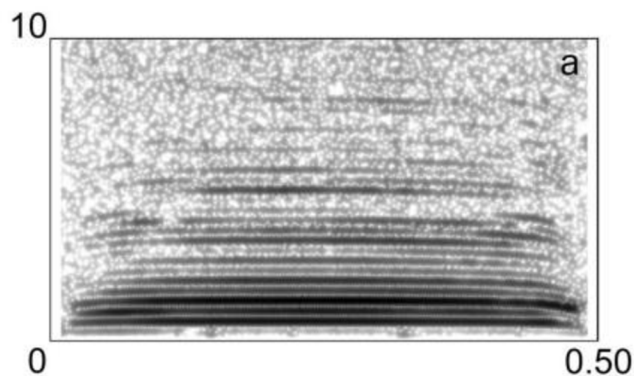
Přestože tučňáci obývají početné kolonie, ve kterých je obrovský hluk, je pro ně snažší svého partnera či potomka identifikovat na základě akustické komunikace než vizuálně. Akustická komunikace se tak stává jediným identifikačním nástrojem a jedinci se musí naučit zapamatovat si charakteristický hlas jejich partnera a mláďete (Jouventin & Dobson 2017). Hlasy tučňáků jsou relativně hlasité, což dokazuje i fakt, že některé druhy jsou schopné slyšet druhého jedince v hlučné kolonii až na vzdálenost 16 metrů (Aubin 2004). Malé a střední druhy vokalizují v rozmezí 85-90 dB (Jouventin & Aubin 2001), u velkých druhů hodnoty převyšují 95 dB (Aubin & Jouventin 1998). V souvislosti s tímto se u tučňáků vyvinula strategie, jak eliminovat okolní hluk a šum – jedinci zaujímají typický postoj. Například tučňák patagonský (*Aptenodytes patagonicus*) stojí vzpřímeně a hlavu má ve výšce 45 cm nad zemí. Tento postoj mu

zajistí, že k němu hlasový signál úspěšně dorazí (Lengagne *et al.* 1999). V případě selhání této strategie využívají hnízdicí rody svá hnízda jako setkávací místo, jehož polohu si každý jedinec zapamatuje a poté se do něho vrací. Nenaleznou-li zde své potomky či partnera, začnou je akusticky svolávat (Lengagne *et al.* 1999).

V rámci svých kolonií utvářejí tučňáci sociální vazby se všemi členy na základě akustické komunikace a v celé kolonii dochází k hlasovému přizpůsobení. V rámci jedné kolonie tak mají tučňáci kontaktní hlasy velmi podobné a jedinci si jejich strukturu navzájem připodobňují (Baciadonna *et al.* 2022). Hlasové přizpůsobení (ang. vocal accommodation) je rozšířeno i napříč jinými ptačími druhy, například u sýkorky černohlavé (*Poecile atricapillus*). Vyskytuje se ale i u jiných skupin živočichů, časté je u primátů (Candiotti *et al.* 2012) a v nedávné době bylo potvrzeno i u ryb (Nowicki 1989; Holt & Johnston 2014). Dlouhodobé přizpůsobování je u tučňáků pozorováno zejména během období utváření párů a skupin, jehož hlavním cílem je upevňování vazeb a vytvoření skupinové identity (Ruch *et al.* 2018). Nutno podotknout, že tučňáci si ale svého partnera nevybírají na základě jejich hlasové podobnosti (Baciadonna *et al.* 2022). V posledních desetiletích se výzkum začal zabývat akustickou komunikací tučňáků a došlo tak k popsání základních hlasů v jejich repertoáru (Favaro *et al.* 2014). Hlasy během terénního výzkumu zaznamenáváme prostřednictvím rekordérů a získané nahrávky lze poté analyzovat pomocí speciálních počítačových programů, které zvuk umožňují hodnotit vizuálně za pomoci spektrogramů (Obrázek 9). Touto metodou bylo zjištěno, že tučňáci komunikují v nejrůznějších situacích (Gilbert *et al.* 1994). Vokalizují zejména na souši, v případě podvodního prostředí komunikují pomocí kontaktních hlasů, aby udrželi vzájemný kontakt či se navigovali do lovných míst (Jouventin & Dobson 2017). Přestože jsou hlasy tučňáků druhově specifické a jejich přesná akustická struktura se mezi jednotlivými druhy liší, lze v hlasovém repertoáru, obzvláště blízkce příbuzných tučňáků, nalézt homologické hlasy a repertoár lze z hlediska kontextu zhruba klasifikovat na hlasy kontaktní, agonistické a zpěvy. Mláďata používají žadonící hlasy (Favaro *et al.* 2014; Jouventin & Dobson 2017). V současné době je hlasový repertoár nejlépe prozkoumán u rodu *Spheniscus*, jelikož je nejvíce chovaným druhem v zajetí (Veselovský 1984). Repertoár tučňáka afrického se řídí lingvistickými pravidly, konkrétně Zipfovým zákonem stručnosti a Menzerath-Altmannovým zákonem, podle





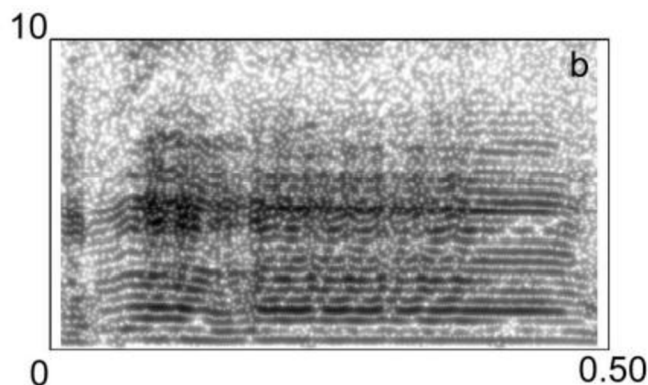


Obrázek 10: Spektrogram kontaktního hlasu tučňáka afrického, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro *et al.* 2014)

**Agonistické hlasy** jsou vydávány v agresivním a teritoriálním kontextu. Jedinci je používají jako výstražné zvuky pro zbytek kolonie před hrozícím nebezpečím, tučňáci je zejména používají jako varování před následným fyzickým útokem vůči protivníkovi, který narušuje jejich teritorium (Jouventin & Dobson 2017). Pro lidského posluchače se agonistická vokalizace tučňáků jeví jako vrčení či chraplavé zvuky (Jouventin & Dobson 2017). V některých případech nebezpečí jedinec přidává k agonistickým hlasům syčení, často se tak děje při přiblížení cizího jedince k jinému páru či jedinci (Veselovský 1984).

Agrese je projevena fyzickým útokem, nejčastěji klováním (Thumser & Ficken 1998). Rod *Eudypetes* je považován za nejvíce teritoriální. Obecně se samice projevují méně agresivně než samci (Jouventin & Dobson 2017).

U tučňáka afrického jsou agonistické hlasy krátkého trvání kolem 0,44 sekund, jejichž dominantní frekvence je v počátku kolem 2,51 kHz a ke konci se mírně snižuje na 2,27 kHz (Obrázek 11; Favaro & Pessani 2014).

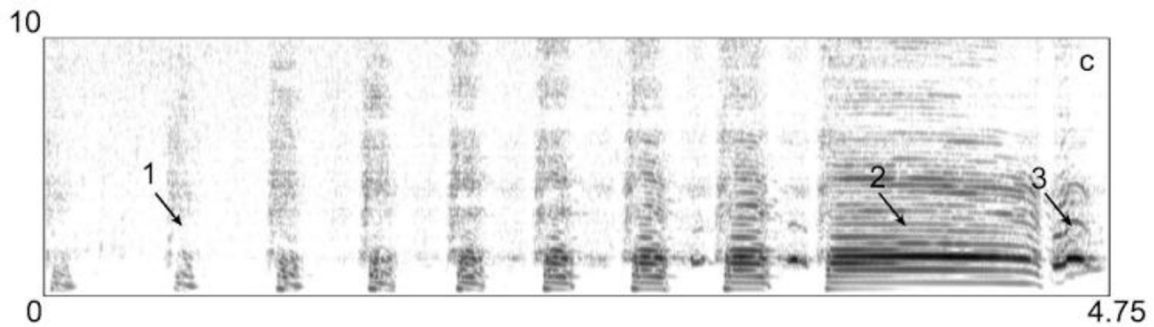


Obrázek 11: Agonistický hlas tučňáka afrického na spektrogramu, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro *et al.* 2014)

**Zpěvy** dělíme do dvou podkategorií tvořených stejným typem hlasu. První z nich jsou tzv. extatické zpěvy, jež produkuje samotný jedinec, a to pouze samec, druhým typem zpěvů jsou zpěvy vzájemné, které vydává více jedinců současně a vokalizuje jimi utvořený pár (Favaro *et al.* 2018). Slouží k individuální identifikaci druhého jedince a posilování vzájemných vazeb (Jouventin & Dobson 2017).

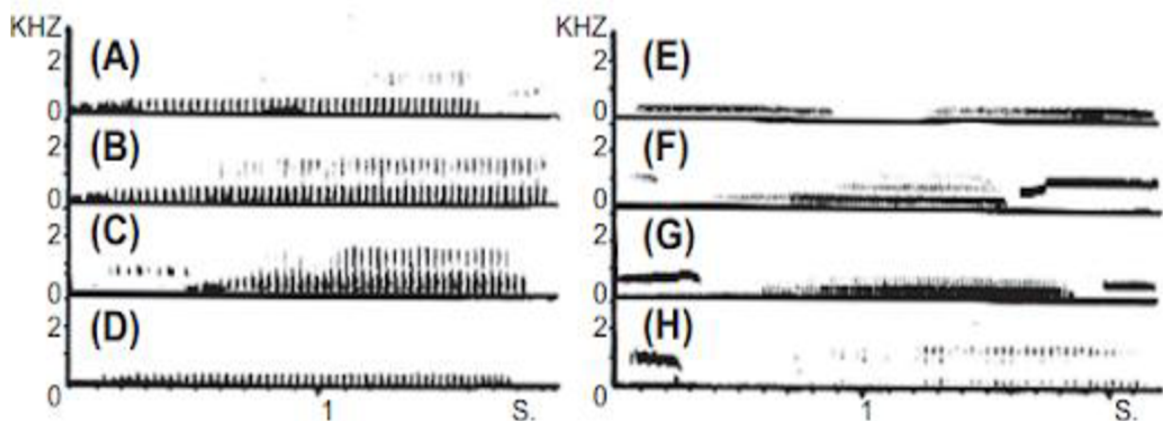
Extatické zpěvy jsou typické pro samce v době námluv a páření, kdy chtějí získat pozornost samice či se pochlubit, že získali své hnízdo. Tyto zpěvy vždy započne samotný jedinec, který je poté sborově následován celou kolonií (Favaro *et al.* 2014). Extatické zpěvy jsou téměř identické u všech zkoumaných druhů, pro lidské ucho se jeví jako hluboké hrdelní tóny, a jsou doprovázeny fyzickými projevy, které zahrnují zaklonění hlavy a mírné pozvednutí křídel. Vokalizující jedinec je tak lehce odlišitelný od ostatních (Veselovský 1984; Jouventin & Dobson 2017). Tučňák brýlový získal v anglickém jazyce hovorový název “jackass” právě po svých extatických zpěvech, které lidskému uchu zní podobně jako vokalizace oslů (Favaro *et al.* 2014).

Extatické zpěvy jsou nejdéle trvající vokalizací, jelikož se jedná o složený typ vokalizace, která sestává z několika kratších volání. U tučňáka afrického trvají 5,04 s zároveň jsou také nejhlasitější (Favaro *et al.* 2014). Extatické zpěvy začínají krátkými slabikami, může jich být i 12 za sebou (Obrázek 12), na které navazuje jedna dlouhá slabika (Obrázek 12). Po jejím skončení se jedinec nadechne a během nádechu vydá třetí typ slabiky (Obrázek 12; Favaro *et al.* 2014).



Obrázek 12: Extatický zpěv tučňáka afrického, počáteční krátká slabika (1), nejdelší slabika (2), slabika během nádechu (3). Osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro *et al.* 2014)

Extatické a společné zpěvy tučňáka nejmenšího jsou téměř totožné, jediným rozdílem je větší homogenita společných zpěvů. Forma slabik a intervaly mezi nimi jsou nejvíce pravidelné oproti ostatním druhům tučňáků. Písňe jednoho jedince jsou na spektrogramu od sebe téměř nerozeznatelné, ovšem při porovnání s jiným jedincem jsou rozdíly zcela patrné (Obrázek 13; Jouventin & Dobson 2017).



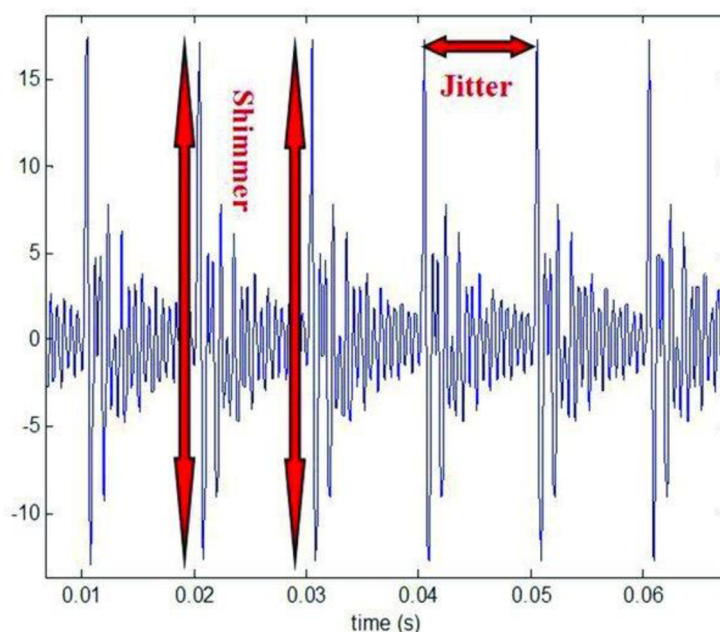
Obrázek 13: Zpěvy tučňáka nejmenšího. (A-D) čtyři zpěvy jednoho jedince. (E-H) jeden zpěv čtyř různých jedinců. (Jouventin & Dobson 2017)

Tučňák žlutooký má velmi podobné extatické a vzájemné zpěvy. Maximální frekvence jeho hlasů byla zaznamenána okolo 6000 Hz, dominantní frekvence je na hodnotě 1500 Hz. Hlasy sestávají z krátkých drobných slabik, nejčastěji jich je pět o délce 0,016 s (Jouventin & Dobson 2017).

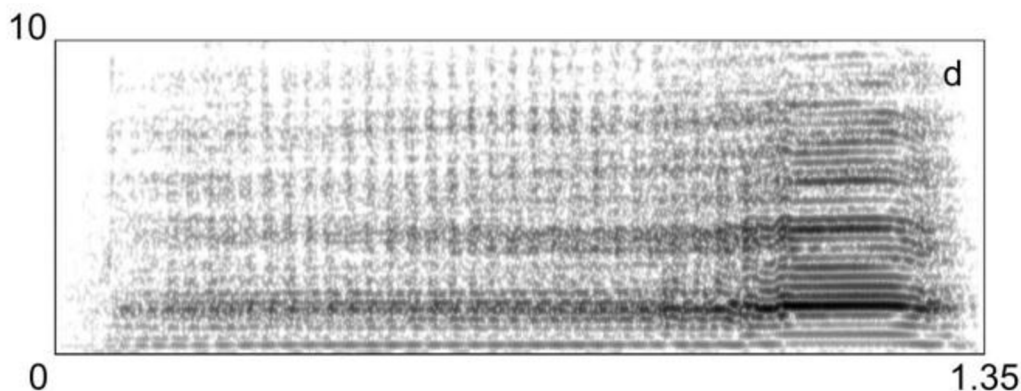
Vzájemné zpěvy (Obrázek 15) představují komunikaci mezi partnery a jejich mládřaty, díky níž posilují vzájemné vazby. Obzvláště v situacích, kdy se jeden z partnerů vrátí po delší době zpět do hnízda. Ke společným zpěvům je přidávána

i hojná gestikulace jako plácání křídly, vzájemné tření zobáků a čištění peří (Favaro *et al.* 2014; Veselovský 1984). Když tučňák přichází ke svému hnízdu, musí se nejprve uklonit, čímž projeví úctu svému partnerovi a sníží míru agrese. Poté následuje samotná vokalizace, na jejímž základě se partneři identifikují. Toto je velmi důležité zejména u rodu *Eudyptes*, který je považován za nejvíce agresivní druh tučňáka (Jouventin & Dobson 2017).

Vzájemné zpěvy u tučňáků afrických trvají v průměru 1,45 s, mají vysoký Jitter (4,30 %) i Shimmer (17,44 %), srovnatelný s hodnotami agonistických hlasů (Favaro *et al.* 2014). Hodnoty Jitter i Shimmer popisují kolísání základní frekvence  $f_0$  (Wertzner *et al.* 2005). Jitter popisuje absolutní rozdíl po sobě jdoucích frekvencí, Shimmer popisuje výšku po sobě jdoucích amplitud (Obrázek 14; Favaro *et al.* 2015). Jitter je ovlivněn nekontrolovaným kmitáním hlasivek a Shimmer odporem hlasivkové štěrbině (Wertzner *et al.* 2005). Vzájemné zpěvy zde popisují u více druhů, jelikož jsou nejvíce nápadné a studované.



Obrázek 14: Grafické znázornění parametrů Jitter a Shimmer (Teixeira 2014)



Obrázek 15: Vzájemné zpěvy tučňáka afrického na spektrogramu, osa x popisuje čas v sekundách, osa y frekvenci v kHz (Favaro *et al.* 2014)

Vzájemné zpěvy u rodu *Megadyptes* jsou proměnlivé a vysokofrekvenční, samice se těchto zpěvů účastní vzácně. Celý rod žije v malých koloniích a je považován za velmi tichý (Jouventin & Dobson 2017).

#### 4.3.2 Hlasový repertoár mlád'at

Mlád'ata vokalizují již i uvnitř vajíčka (Wagner 2018). Vylíhnutá mlád'ata vokalizují žadonicími hlasy, které rozlišujeme na dva typy: žadonicí pípání a žadonicí nářky (Favaro *et al.* 2014). Žadonicí pípání používají mlád'ata do věku tří měsíců, žadonicí nářky poté používají mlád'ata od tří měsíců do jednoho roku věku (Favaro *et al.* 2014).

Vokalizací se mlád'ata snaží získat pozornost svých rodičů a vyjádřit své pocity spokojenosti či nespokojenosti. Ovšem v případě blížícího se nepřítele či cizího jedince mlád'ata začnou syčet, aby ho zastrašila (Veselovský 1984). Nejčastěji však vokalizují z důvodu hladu s žádostí o potravu, pípání může trvat i několik minut, dokud nedojde k nakrmení mlád'at. Ze všech typů hlasů se pípání nejvíce liší. U tučňáka afrického hodnota  $f_0$  dosahuje nad 17 kHz. Mlád'ata při této vokalizaci třesou hlavami (Favaro *et al.* 2014). Vzhledem k tomu, že ve většině případů pár vychovává pouze jedno mládě, není kompetice mezi sourozenci u tučňáků častá. V případě, že se pár nachází v příznivé sezoně a sežene dostatek potravy k odchování dvou mlád'at, neprojevují vůči sobě agresivní chování (Wagner & Boersma 2019). Rodiče se z vlastní iniciativy snaží možné agresí předejít, a proto během krmení stojí mezi oběma mlád'aty a křídly je

oddělují (Wagner & Boersma 2019). V případě selhání této techniky se mláďata mohou ojedinele strkat či přetlačovat (Boersma & Davis 1995).

Žadonící nářky poprvé popsal italský zoolog Livio Favaro ve své studii v roce 2014 u tučňáka afrického, hlavní funkcí této vokalizace je žádost o potravu. Mládě se postaví do těsné blízkosti rodiče, přikládá k němu kolmo zobák a vokalizuje, dokud není nakrmeno. Tento hlas tvoří pomyslný milník, jelikož ho používají odrostlejší mláďata. Je tedy odlišný od pípání a má více podobných rysů s hlasy dospělých jedinců (Favaro & Pessani 2014). Nářky jsou více strukturované hlasy, které se začínají podobat hlasovému repertoáru dospělých jedinců, konkrétně kontaktním hlasům. V zajetí mohou kontaktní hlasy vydávat mladí jedinci, kteří plavou o samotě (Favaro *et al.* 2014). U tučňáka afrického se jedná o krátký zvuk trvající v průměru 0,27 s. Nejdelší zaznamenaný nesl délku 0,38 s, hodnota  $f_0$  byla 229 Hz. S tímto typem vokalizace souvisí i typický fyzický projev, jedná se o rychlé pohyby hlavou směrem do stran (Favaro & Pessani 2014).

## **4.4 Individuální variabilita v hlasových projevech a vzájemné rozpoznávání**

### **4.4.1 Uvnitř skupiny**

Individuální rozpoznání na základě vokalizace bylo potvrzeno u všech dosud studovaných druhů tučňáků (Speirs & David 1991). Tučňáci svou individualitu vyjadřují pomocí unikátních hlasů, které se mezi jedinci liší ve svých časových, frekvenčních i amplitudových parametrech. Ač individuální variabilitu nalezneme ve všech typech hlasů, nejvíce patrná je u zpěvů, proto jsou také nejvíce studované (Aubin & Jouventin 2002). Jelikož jsou hnízdící rody tučňáků teritoriální, v souvislosti s komunikací uvnitř skupiny se u nich vyskytuje tzv. „dear enemy effect“ (Favaro *et al.* 2016). Jedná se o jev, který byl potvrzen také u jiných skupin obratlovců, například skokana volského (*Lithobates catesbeianus*) (Bee *et al.* 2002) a leguánovců obojkových (*Crotaphytus collaris*) (Husak & Fox 2003). Tento jev spočívá v tom, že jedinci se navzájem rozeznávají a neprojevují se agresivně vůči svým sousedům a jedincům, které

znají. To jim umožňuje ušetřit energii na jiné činnosti a případnou obranu teritoria vůči opravdovým hrozbám (Tumulty 2018). U tučňáků se fenomén „dear enemy effect” vyskytuje v období námluv a hnízdění. V počáteční fázi musí jedinci vyhledat své partnery či vytvořit nový pár s jiným partnerem. Během tohoto období vyhledávání, přichází do kontaktu s mnoha cizími jedinci obou pohlaví, kteří pro ně mohou zprvu představovat konkurenty. V této fázi samci hojně využívají extatické zpěvy. Poté, co dojde k vytvoření párů, a jsou vymezeny teritoriální hranice, dochází mezi partnery k upevňování vzájemných vazeb pomocí vzájemných zpěvů a zároveň se zvyšuje důvěra mezi sousedy. Hlavním cílem je eliminovat množství vynaložené energie na konflikty a místo toho ji investovat do období páření a hnízdní sezóny (Favaro *et al.* 2017).

#### **4.4.2 Období námluv a hnízdění**

V období námluv a hnízdění jsou nejvíce používány zpěvy, v první fázi se jedná o extatické zpěvy, kterými vokalizují samci, aby získali pozornost samice. Již vytvořené páry poté vokalizují zpěvy vzájemnými. Extatické zpěvy v období hnízdění jsou ovlivněny vahou daného jedince, těžší ptáci vydávají delší a níže položené hlasy (Favaro *et al.* 2016). Ačkoliv má však na výběr partnera největší vliv fyzická kondice a míra vyvinutí ornamentů či výraznost zbarvení (Jouventin & Dobson 2017), hlasový výběr vůbec neovlivňuje (Baciadonna *et al.* 2022).

Extatické zpěvy se jeví jako hlasité troubení, páry stojí naproti sobě, samec má natažený krk a doširoka otevřený zobák. V případě, že se jedná o již vytvořený pár, vokalizují obě pohlaví najednou, což nazýváme zpěvy vzájemné. Poté následuje samotné páření (Veselovský 1984). V období hnízdění se jedinci v rámci páru střídají, když se partner vrací z moře do hnízda, dává o sobě vědět pomocí vzájemných zpěvů na které reaguje pouze jeho partner. Partneři se vždy zdraví vzájemnou poklonou a následným potřásáním hlavami. Párům stačí i sekundové volání k vzájemnému rozpoznání, z tohoto důvodu dlouholeté páry své zpěvy zkracují (Jouventin & Dobson 2017).



### 4.4.3 Mládě-rodíč

Ke komunikaci s mládřaty rodiče používají vzájemné písňe, při kterých mládřata reagují pouze na své rodiče, jelikož jsou schopna je na základě těchto hlasů rozpoznat. Při pokusech s nahrávkami hlasů dospělých jedinců mládě vždy reagovalo pouze na hlasy svých rodičů (Siegfried *et al.* 1975). V případě jiných hlasů mládřata nereagovala (Jouventin & Aubin 2002). Mládřata stará v rozmezí 3-10 dnů již mají odlišnosti v jejich hlasech a rodiče jsou tak schopni identifikovat svého potomka, tato individualita se s postupným dospíváním zesiluje (Jouventin & Dobson 2017).

Rodič je po návratu zpět do hnízda ihned připraven nakrmit svá mládřata. Nejsou-li mládřata přítomna, rodič je začne svolávat, mládřata ihned přiběhnou a odpovídají žadonicími hlasy (Clark *et al.* 2006). Mládřata žadoní v závislosti na míře hladu a na množství přijaté potravy, více hladové mládě žadoní silněji a více (Wagner & Boersma 2019). U tučňáka magellanského bylo zjištěno, že samci krmí mládřata v 57 % případech oproti samicím a délka krmení se pohybuje v průměru okolo 20 minut. V případě, že mládě prošvihne krmení, musí vyčkat několik dní, než se rodič vrátí zpět z lovu (Wagner & Boersma 2019). I po čase, kdy jsou mládřata odrostlejší, se vzdalují jen na několik metrů od hnízda. Rodiče, kteří se vracejí z lovu, je poté svolávají zpět (Aubin *et al.* 2000).

Dříve jsme se domnívali, že rodiče upřednostňují větší a starší mládě, které dostává většinu potravy a v některých případech i tu, jež byla původně určena pro slabší mládě. Při nepříznivých podmínkách se tak pár chce ujistit, že odchová alespoň jedno mládě (Parker *et al.* 2002). Ovšem toto tvrzení bylo v roce 2019 vyvráceno a studie prováděná na tučňácích magellanských odhalila, že rodiče neupřednostňují žádné mládě a nedělají mezi nimi rozdíly. Ba naopak, obě mládřata krmí stejně (Wagner & Boersma 2019).

## 4.5 Význam akustické komunikace pro tučňáky, výzkum a ochranu

### 4.5.1 Bioakustika jako nástroj ochrany

Význam bioakustiky ve výzkumu a ochraně druhů v posledních letech stoupá, jelikož se jedná o dostupnou a relativně spolehlivou metodu, jak získat důležité informace o životě ohrožených druhů zvířat. Hlasové projevy zvířat mohou nést celou řadu důležitých informací, například o jejich druhové příslušnosti, pohlaví, věku, sociálním postavení, reprodukčním stavu nebo emocionálním rozpoložení (Teixeira *et al.* 2019).

Rozdíly v hlasových repertoárech a homologických hlasech blízké příbuzných druhů byly popsány u celé řady druhů napříč nejrůznějšími skupinami živočichů, včetně ryb (Raick *et al.* 2020) a mnoha druhů ptáků (Johnson & Jones 2001). Bioakustika je zároveň považována za neinvazivní metodu při rozpoznávání pohlaví, což bylo potvrzeno například u drůbeže (Sadeghi & Banakar 2017). Akustická projevy mohou prozradit i informace vypovídající o věkovém složení skupiny nebo sociálním postavení jedinců. V případě tuleně leopardího (*Hydrurga leptonyx*), mají mláďata méně stereotypní a užší hlasový repertoár než dospělí jedinci (Rogers 2007). Samci strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) s dominantnějším hlasovým repertoárem mají vyšší šanci zaujmout samici a zabírají rozsáhlejší teritoria, z čehož plyne i následná reprodukční úspěšnost (Hiebert *et al.* 1989). U savců samice často upřednostňují samce s hlubšími hlasy, neboť ty jsou vydávány většími a těžšími samci, jak bylo potvrzeno například u bizona amerického (*Bison bison*) (Wyman *et al.* 2012).

Jsou-li jedinci vystaveni nepříjemné situaci, vokalizují charakteristickými typy hlasů, poloopice komby například používají krátké, hlasité, opakující se zvuky, připomínající štěkání (Schneiderová & Lhota 2020). Poplašné vokalizace spojené s obranou jsou často specifické a snadno detekovatelné, což by mohlo být přínosné pro ochranu a monitoring výskytu predátorů. Papoušek vlašťovčí (*Lathamus discolor*) je kriticky ohrožený druh, obývající oblasti jižní Tasmánie, jehož hlavním predátorem je vakoveverka létavá (*Petaurus breviceps*), což se do nedávné doby nevědělo, jelikož byly do Tasmánie introdukovány. Studie, zabývající se ochranou papouška vlašťovčího, si kladly za cíl potvrdit rozšíření vakoveverek v hnízdních oblastech papouška vlašťovčího, za pomoci akustických nahrávek. Vakoveverky byly detekovatelné pomocí poplašných vokalizací, kterými reagovali na puštěné nahrávky hlasů sovky bubuk

(*Ninox novaeseelandiae*), ta pro vakoveverky představuje nebezpečí. V tomto případě bioakustika poskytla zásadní informace, díky nimž je možná ochrana (Allen *et al.* 2018; Stojanovic *et al.* 2014).

Obecně lze říci, že bioakustika je obzvláště užitečná při výzkumu kryptických, ohrožených či těžce pozorovatelných druhů (Williams *et al.* 2018). Například v případě kytovců a jejich chování je bioakustika jednou z mála možných metod výzkumu (McDonald *et al.* 2017). Osvědčila se také při studiu nočních druhů (Bearder *et al.* 2003; Schneiderová *et al.* 2020) nebo druhů žijících v hustých deštných pralesích (Génin *et al.* 2016; Masters *et al.* 2017). Obrovskou výhodou bioakustiky je také možnost monitorovat populace na dálku s minimálním zásahem do jejich životů (Teixeira *et al.* 2019).

Jelikož druhově specifické hlasové projevy druhů poskytují spolehlivý důkaz o jejich přítomnosti, můžeme například zjistit, kde hnízdí nebo kam se vydávají na lov, a podle toho navrhnout chráněná území. Podobný plán byl využit u netopýrů ve středním Španělsku, kde byl nejprve zmapován jejich největší výskyt. Ten byl poté porovnán s již existujícími chráněnými oblastmi, a nakonec doplněn o nová místa (Tena & Tellería 2021). Zároveň můžeme také zjistit, ve kterou dobu jsou sledované druhy nejvíce aktivní, zejména u těch nočních, u nichž jsou jiné metody monitoringu obtížné (Kotera & Phillott 2022). Bioakustika se tak jeví jako ideální metoda pro monitoring tučňáka nejmenšího, jelikož je aktivní převážně v noci.

Díky tomu, že některé hlasové projevy nesou informaci o identitě jedinců, můžeme také monitorovat osudy konkrétních jedinců v populacích. Dokazují to například výzkumy u sov, které sledovaly nejvyšší denní aktivitu či jaké složení lesů jednotlivé druhy sov preferují (Grossman *et al.* 2008; Odom & Mennill 2010; Shonfield & Bayne 2018). Sovy mají bohatý hlasový repertoár a dají se na základě hlasů spolehlivě lokalizovat, proto je bioakustika momentálně u této skupiny oblíbenou výzkumnou metodou (Shonfield & Bayne 2018).

Pomocí bioakustiky lze u některých druhů dokonce diagnostikovat onemocnění, jak bylo prokázáno ve studii provedené na telatech buvola domácího (*Bubalus bubalis*). Na základě akustické struktury hlasů vydávaných telaty bylo možné včas rozpoznat pneumonii, což umožnilo zabránit rozšíření onemocnění na další jedince (Devi *et al.* 2021).

Tučňáci jsou nejvíce ohroženou skupinou mořských ptáků (Croxall *et al.* 2012). Momentálně čelí velkému množství hrozeb, které jsou nepřírozené a primárně pochází z lidské činnosti. Konkrétně se jedná o nadměrný rybolov, znečištění plasty, degradaci habitatu, ekoturismus či samotné zabíjení jedinců za účelem získání kůže a peří, které bylo velmi populární v minulých dobách (Coudert 2019). Za prioritní druhy v rámci ochrany jsou vyhlášeny tučňák africký, tučňák galapážský a tučňák žlutooký (Boersma *et al.* 2019). Omezení komerčního rybolovu v oblastech výskytu kolonií tučňáků, udržitelná těžba guana, regulace invazních druhů v místech hnízdění, či výstavba umělých hnízd, o těchto činnostech by mělo být mezinárodně pojednáváno a usilováno v rámci ochrany těchto druhů tučňáků v jejich přirozeném prostředí (Garcia Borboroglu & Boersma 2013; Coudert 2019). Velkým pilířem ochrany však zůstává i poučení místních lidí a turistů formou vzdělávacích programů a kampaní o důležitosti tučňáků, proč a jak je chránit (Garcia Borboroglu & Boersma 2013).

Studii, které by aplikovaly bioakustiku za účelem ochrany tučňáků není mnoho. Jednou z mála představuje studie Favaro *et al.* (2021) Zoologové zaznamenávaly hlasy jedné kolonie tučňáků afrických, během hnízdní sezóny v roce 2019, kteří obývají oblast Betty's Bay, nacházející se v Jižní Africe. Tato oblast je považována za jednu z pěti hlavních oblastí v Jižní Africe. V současné době zde hnízdí více než 1700 párů tučňáků afrických, proto je také považována za mezinárodně významnou pro ochranu tohoto druhu (Sherley *et al.* 2020). Studie si kladla za hlavní cíl zmapovat cirkadiánní rytmy hlasové aktivity a zjistit, zda korelují s počty hnízdicích jedinců. Bylo zjištěno, že hlasová aktivita tučňáků afrických, během hnízdní sezóny, se soustředí zejména do dvou časových úseků. Konkrétně se jedná o 4:00- 8:00 hodin a 17:30- 21:30 hodin. Zároveň bylo zjištěno, že extatické zpěvy převažují v ranních hodinách, kdežto vzájemné zpěvy v hodinách večerních. Pro budoucí výzkum, je toto klíčová informace, jelikož nás nabádá, abychom se soustředili právě na tyto konkrétní hodiny, a tak optimalizovali spotřebu energie i množství ukládání dat. Monitoring tučňáků afrických se dosud provádí tradičním sčítáním, na kterém se podílí několik osob, které opatrně prochází kolonií a každého jednotlivce i hnízdo počítají. Ovšem pasivní akustický monitoring minimalizuje vyrušování jedinců a zároveň umožňuje odhadnout přítomnost i velikost populace, stejně jako nás informuje o době páření a denní aktivitě, což tato studie potvrdila. Zároveň by také bylo možné zjistit, na jak dlouhou výpravu vyráží

za potravou a jakou mají úspěšnost v oblastech, které jsou těžko přístupné. Tyto důležité informace by nám poté byly nápomocné při plánování ochrany tohoto druhu. Samotný závěr studie podněcuje k dalšímu výzkumu v tomto směru (Favaro *et al.* 2021). Valná většina ochrany tučňáků probíhá na souši, kde je snadné je najít, protože žijí ve velkých koloniích. A i když budeme schopni je chránit na souši, velké nedostatky zůstávají v jejich ochraně na moři. Na kterou bychom se měli primárně zaměřit, zjistit jaká loviště vyhledávají, jak velké trasy musí urazit za potravou a kolik jedinců se vrátí zpět do kolonie. Protože bez těchto klíčových informací nebudeme schopni stanovit efektivní a dlouhodobý plán ochrany. V čemž by nám bioakustický monitoring velmi pomohl, jelikož tučňáci komunikují také pod vodou (Thiebault *et al.* 2019), na základě získání těchto informací poté tato místa vyhlásit za chráněná, příp. zde zvýšit ochranu, aby nedocházelo k vyčerpání zdrojů potravy či k zabití tučňáků rybářskými sítěmi, což se velmi často stává. Podobné výzkumy jsou prováděny u mořských savců, ti jsou známí svou sezónní migrací a bioakustický monitoring se u nich osvědčil jako spolehlivá metoda, jak zmapovat jejich výskyt a druhové složení na obrovské vzdálenosti i v nehostinných podmínkách (Mattmüller *et al.* 2022) S tím souvisí i vliv antropogenního hluku na mořské živočichy. Což je aktuální téma, jelikož dochází k nárůstu lodní dopravy, těžbě surovin a dalších aktivit pocházejících převážně z lidské činnosti. Hluk se v podvodním prostředí šíří výrazně rychleji a intenzivněji než na souši (Hildebrand 2009). Antropogenní hluk maskuje komunikační signály živočichů, echolokaci, zvuky kořistí i predátorů, čímž dochází ke změnám chování. Maskování bylo potvrzeno u běluhy severní (*Delphinapterus leucas*) a delfinů skákavých (*Tursiops truncatus*), podvodní hluk zároveň živočichy vystavuje velkému stresu (Branstetter & Finneran 2008; Slabbekoorn *et al.* 2018). Z dlouhodobého hlediska se u jedinců mohou vyskytnout neurologické poruchy (Tougaard *et al.* 2015), zvýšená náchylnost k onemocnění až smrt (Tyack *et al.* 2006). Proto by bylo také vhodné zjistit, jak tučňáci reagují na antropogenní hluk a jaký na ně má dopad i z dlouhodobého hlediska. Dosud není vůbec známo, jaký vliv má na tučňáky antropogenní zvuk.

Díky individuálním rozdílům v hlasech bychom mohli zjistit, kolik jedinců se vrátí zpět do kolonie v porovnání s minulou sezonou, tím bychom měli lepší přehled

o počtech jedinců. Zároveň bychom tak mohli zjistit, které páry se jeví jako stabilní čili se k sobě pravidelně vracejí a kolik vyvádí mláďat.

Díky zvýšené četnosti takových hlasů by bylo možné zjistit, které kolonie čelí vyšší míře predace, např. dle agonistických hlasů bychom mohli vypožorovat nebezpečné situace a využít je jako alarmující hlasy, na které bychom reagovali. Jelikož bychom mohli odhalit predátora v kolonii tučňáků. Toto by mohlo být obzvlášť efektivní u mláďat, která by byla samotná v hnízdě a syčení by pro nás fungovalo jako indikátor nebezpečí.

## 5 Závěr

Bakalářská práce se zabývala biologií, chováním, a především akustickou komunikací tučňáků rodu *Eudyptes*, *Eudyptula*, *Megadyptes* a *Spheniscus*, které svým areálem výskytu zasahují do subtropických a tropických oblastí. Tučňáci žijí v početných koloniích, které mohou v mnoha případech čítat i tisíce jedinců. Takové prostředí je velmi hlučné. Všichni subtropičtí tučňáci patří mezi hnízdící druhy, které svá hnízda používají jako setkávací místo, do kterého se pravidelně vracejí. Jedinci se pravidelně vydávají na lov na moře, kde stráví i několik měsíců v závislosti na množství ulovené potravy. Jsou tedy na dlouhou dobu nuceni opustit své partnery i mláďata. Všechny tyto výše uvedené skutečnosti ovlivňují potřebu akustické komunikace a podobu hlasového repertoáru těchto tučňáků.

Hlasový repertoár dospělých jedinců sestává ze třech typů hlasů, které dle kontextu rozdělujeme na kontaktní, agonistické hlasy a zpěvy. Kontaktní hlasy a jsou používány jedinci při komunikaci s ostatními členy kolonie, agonistické hlasy slouží pro vyjádření agrese a zpěvy jsou hlasy používané mezi partnery a jejich mláďaty k upevnění vzájemných vazeb. Ty dále rozdělujeme na extatické a vzájemné písně. Mláďata mají ve svém repertoáru dva typy žadonicích hlasů. Do věku tří měsíců je využíváno žadonicí pípání, starší mláďata mají více strukturovaný hlas, který je nazýván žadonicí nářky. U tučňáků se vyvinul sofistikovaný způsob rozpoznávání, jelikož tučňáci utváří dlouhodobě stabilní páry, své hlasy si vzájemně pamatují a rozpoznají se tak i na velké vzdálenosti. Velký selekční tlak na individuální

rozpoznávání působil především na extatické a vzájemné zpěvy sloužící k vzájemnému rozpoznávání a upevňování vzájemných vazeb.

Bakalářská práce dále ukázala, že nejvíce prozkoumaným rodem je z hlediska akustické komunikace rod *Spheniscus*, který zahrnuje i zástupce nejčastěji chované v zoologických zahradách.

Bakalářská práce také pojednávala o důležitosti a možném využití bioakustiky v rámci výzkumu a ochrany volně žijících populací tučňáků. Jelikož k největšímu rozvoji bioakustiky dochází v posledních dvaceti letech, je tato metoda poměrně nová. Ovšem u mnoha skupin živočichů již byla úspěšně využita, např. k potvrzení přítomnosti a zjištění početnosti druhů, ke zjištění jejich aktivity, k určení pohlaví, reprodukčního statutu či k rané detekci onemocnění nebo zjištění výskytu predátorů. U tučňáků byl akustický monitoring využit (Favaro *et al.* 2021). Ač bioakustika u tučňáků není v současné době zatím moc využívána, představuje potenciální výzkumnou metodu do budoucích let, která by mohla znamenat pokrok v rámci jejich ochran

## 6 Reference

Allen M, Webb MH, Alves F, Heinsohn R, Stojanovic D. 2018. Occupancy patterns of the introduced, predatory sugar glider in Tasmanian forests. *Austral Ecology* **43**: 470–475. <https://doi.org/10.1111/aec.12583>.

Aubin T, Jouventin P, Hildebrand Ch. 2000. Penguins use two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the The Royal Society B: Biological Sciences* **267**: 1081-1087. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1112>.

Aubin T, Jouventin P. 2002. How to vocally identify kin in a crowd: The penguin model. *Advances in the Study of Behavior* **31**: 243–277. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(02\)80010-9](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(02)80010-9).

Aubin, T, Jouventin R. 1998. Cocktail-party effect in king penguin colonies.

Aubin, T. 2004. Penguins and their noisy world. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* **76**: 279–283. <https://doi.org/10.1590/s0001-37652004000200015>.

Baciadonna L, Solvi C, del Vecchio F, Pilenga C, Baracchi D, Bandoli F, Favaro L. 2022. Vocal accommodation in penguins (*Spheniscus demersus*) as a result of social environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **289**. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0626>.

Banakar A, Sadeghi M, 2017. Gender determination of fowls by using bio acoustical data mining methods and support vector machine. *Journal of Agricultural Science and Technology* **19**: 1041- 1055.

Banks JC, Mitchell AD, Waas JR, Paterson AM. 2002. An unexpected pattern of molecular divergence within the blue penguin (*Eudyptula minor*) complex. *Notornis* **49**: 29-38.

Bearder SK *et al.* 2003. Species-typical patterns of infant contact, sleeping site use and social cohesion among nocturnal primates in Africa. *Folia Primatologica* **74**: 337-354.



Beaune D, Le Bohec C, Lucas F, Gauthier-Clerc M, Le Maho Y. 2009. Stomach stones in king penguin chicks. *Polar Biology*. **32**: 593–597. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0558-1>.

Bee MA, Reichert MS, Tumulty J. 2016. Assessment and recognition of competitive rivals in anuran amphibians. *Advances in the Study of Behaviour* **48**: 161–249.

Boersma D *et al.* 2019. Applying science to pressing conservation needs for penguins. *Conservation Biology* **34**: 103–112. <https://doi.org/10.1111/cobi.13378>.

Boersma D. 1977. An ecological and behavioral study of the Galapagos Penguin. Cornell Laboratory of Ornithology, Washington, D.C.

Boersma D. 2008. Penguins as Marine Sentinels. *BioScience* **58**: 597–607. <https://doi.org/10.1641/b580707>.

Borboroglu PG, Boersma D. 2013. Penguins: Natural history and conservation. University of Washington Press, Seattle.

Branstetter, BK, Finneran JJ. 2008. Comodulation masking release in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **124**: 625–633.

Candiotti A, Zuberbühler K, Lemasson A. 2012. Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters* **8**: 382–385. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1182>.

Clark JA, Boersma PD, Olmsted DM. 2006. Name that tune: call discrimination and individual recognition in Magellanic penguins. *Animal Behaviour* **72**: 1141–1148. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.04.002>.

Cole TL, Ksepka DT, Mitchell KJ, Tennyson AJD, Thomas DB, Pan H, Waters JM. 2019. Mitogenomes Uncover Extinct Penguin Taxa and Reveal Island Formation as a Key Driver of Speciation. *Molecular Biology and Evolution* **36**: 784–797. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz017>.

Coudert YR *et al.* 2019. Happy Feet in a Hostile World? The Future of Penguins Depends on Proactive Management of Current and Expected Threats. *Frontiers in Marine Science* **6**. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00248>.

Coudert YR, Kato A, Chiaradia A. 2009. Impact of small- scale environmental perturbations on local marine food resources: a case study of a predator, the little penguin. *Proc Biol Sci.* **276**: 4105-4109. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1399>

Croxall JP, Butchart SH, Lascelles B, Stattersfield AJ, Sullivan B, Symes A, Taylor P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International* **22**: 1–34.

Davenport J, Jones TT, Work TM, Balazs GH. 2014. Unique characteristics of the trachea of the juvenile leatherback turtle facilitate feeding, diving and endothermy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **450**: 40–46. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.013>.

Davis LS, Speirs EAH. 1990. Mate Choice in Penguins. In *Penguin Biology*. Pages 337-397. Edited by Lloyd S. Davis and John T Darby. Academic Press, San Diego.

Davis, LS, Renner M. 2003. *Penguins*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Devi I, Dudi K, Singh Y, Lathwal SS. 2021. Bioacoustics features as a tool for early diagnosis of pneumonia in riverine buffalo (*Bubalus bubalis*) calves. *Buffalo Bulletin* **40**: 399-407.

Dobson FS, Jouventin P. 2017. *Why Penguins Communicate*. Academic Press, Massachusetts USA.

Eggleton P, Siegfried WR. 1977. Displays of the Jackass Penguin. *Ostrich* **50**: 139–167.

Ellenberg U, Mattern T. 2012. Yellow-eyed penguin- review of population information. Affiliation: Department of Conservation, Wellington, New Zealand.

Fant, G. 1960. *Acoustic Theory of speech production* Mouton and Co, Netherlands.

Favaro L, Cresta E, Friard O, Ludynia K, Mathevon N, Pichegru L, Gamba M. 2021. Passive acoustic monitoring of the endangered African Penguin (*Spheniscus demersus* )

using autonomous recording units and ecoacoustic indices. *Ibis* **163**: 1472–1480. <https://doi.org/10.1111/ibi.12970>.

Favaro L, Gamba M, Alfieri C, Pessani D, McElligott AG. 2015. Vocal individuality cues in the African penguin (*Spheniscus demersus*): a source-filter theory approach. *Sci Rep* **5** <https://doi.org/10.1038/srep17255>.

Favaro L, Gamba M, Cresta E, Fumagalli E, Bandoli F, Pilenga C, Isaja V, Mathevon N, Reby D. 2020. Do penguins' vocal sequences conform to linguistic laws? *Biol Lett.* **16** <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0589>.

Favaro L, Gamba M, Gili C, Pessani D. 2017. Acoustic correlates of body size and individual identity in banded penguins. *PLoS ONE* **12** (e0170001) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170001>.

Favaro L, Gili C, Da Rugna C, Gnone G, Fissore C, Sanchez D, McElligott AG, Gamba M, Pessani D. 2016. Vocal individuality and species divergence in the contact calls of banded penguins. *Behav Processes* **128**: 83-88. doi: 10.1016/j.beproc.2016.04.010. Epub 2016 Apr 19. PMID: 27102762.

Favaro L, Ozella L, Pessani D. 2014. The Vocal Repertoire of the African Penguin (*Spheniscus demersus*): Structure and Function of Calls *PLoS ONE* **9** (e103460) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103460>.

Favaro L, Pichegru L. 2018. Penguins: Behavioural ecology and vocal communication. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_844-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_844-1).

Frahnert S, Lindner M, Bendel EM, Frahnert K H, Westphal N, Dähne M. 2019. 3D-Visualization of the Ear Morphology of Penguins (*Spheniscidae*): Implications for Hearing Abilities in Air and Underwater. 178th Meeting of the Acoustical Society of America **37** (e010018) <https://doi.org/10.1121/2.0001291>.

Frost PGH, Shaughnessy PD, Semmelink A, Sketch M, Siegfried WR. 1975. Response of jackass penguins to killer whale vocalizations. *S. Afr. J. Sci.* **71**: 157–158.

Génin, F *et al.* 2016. A new galago species for South Africa (Primates: *Strepsirhini: Galagidae*). *African Zoology* **51**: 135-143. <https://doi.org/10.1080/15627020.2016.1232602>.

Gilbert C, Robertson G, Le Maho Y, Naito Y, Ancel A. 2006. Huddling behavior in emperor penguins: Dynamics of huddling. *Physiol Behav.* Jul **30**: 479-88. doi: 10.1016/j.physbeh.2006.04.024.

Gilbert G, McGregor PK, Tyler G. 1994. Vocal individuality as a census tool, practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of Field Ornithology* **65**: 335-348.

Grossman S, Hannon SJ, Sánchez-Azofeifa A. 2008. Responses of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*), Barred Owls (*Strix varia*), and Northern Saw-whet Owls (*Aegolius acadicus*) to forest cover and configuration in an agricultural landscape in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **86**: 1165-1172.

Herling C, Culik BM, Hennicke J. 2005. Diet of the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*) in northern and southern Chile. *Marine Biology* **147**: 13-25. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1547-8>.

Hibbets EM, Schumacher KI, Scheeppler H B, Boersma D, Bouzat JL. 2020. Genetic evidence of hybridization between Magellanic (*Spheniscus magellanicus*) and Humboldt (*Spheniscus humboldti*) penguins in the wild. *Genetica* **148**: 215–228. <https://doi.org/10.1007/s10709-020-00106-2>.

Hiebert SM, Stoddard PK, Arcese P. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* **37**: 266–273. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90115-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90115-2).

Hildebrand J. 2009. Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Marine Ecology Progress Series* **395**: 5–20. <https://doi.org/10.3354/meps08353>.

Hocken AG. 2002. Post-mortem examination of penguins. Wellington, N.Z. Department of Conservation, Wellington.

- Hoese WJ, Podos J, Boetticher NC, Nowicki S. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *J Exp Biol* **203**: 1845–55. <http://doi.org/10.1242/jeb.203.12.1845>.
- Holt DE, Johnston CE. 2014. Evidence of the Lombard effect in fishes. *Behavioral Ecology* **25**: 819–826. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru028>.
- Husak JF, Fox SF. 2003. Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour* **65**: 391–396.
- Jarman SN, McInnes JC, Faux C, Polanowski AM, Marthick J, Deagle BE, Emmerson L. 2013. Adélie Penguin Population Diet Monitoring by Analysis of Food DNA in Scats. *PLoS ONE* **8** (e82227) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082227>.
- Johannesen E, Houston D, Russell J. 2003. Increased survival and breeding performance of double breeders in little penguins *Eudyptula minor*, New Zealand: evidence for individual bird quality? *J. Avian Biol* **34**: 198 – 210.
- Johnson NK, Jones RE. 2001. A New Species of Tody-Tyrant (*Tyrannidae*: *Poecilatriccus*). *The Auk*, Northern Peru **118**: 334–341. <https://doi.org/10.1093/auk/118.2.334>.
- Jouventin P, Aubin T. 2001. Experimental study of the kin-recognition in two penguins (*Pygoscelis adeliae* and *papua*). Acoustic systems in relation with nesting ecologies. *J. Avian Biol.*
- Kando C, Ota N, Ono K, Tsunokawa M, Niino M, Tsuda TT, Suzuki S. 2021. Subspecies Identification of Captive Gentoo Penguins in Japan, Using Mitochondrial DNA Phylogeny for Their Pedigree Management. *Ornithological Science* **20**: 93-100. <https://doi.org/10.2326/osj.20.93>.
- Ketten DR. 2008. Underwater ears and the physiology of impacts: comparative liability for hearing loss in sea turtles, birds, and mammals. *Bioacoustics* **17**: 312–315. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753860>.

Kingsley EP, Eliason CM, Riede T, Li Z, Hiscock TW, Farnsworth M, Clarke JA. 2018. Identity and novelty in the avian syrinx. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**: 10209–10217. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804586115>.

Klouček O. 2020. *CITES – základní informace*. Ministerstvo životního prostředí, Praha. Available from [https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/cites\\_obchod\\_ohrozenymi\\_druhy/\\$FILE/ODOIMZ-CITES\\_ZAKLADNI\\_%20INFO-200327.pdf](https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/cites_obchod_ohrozenymi_druhy/$FILE/ODOIMZ-CITES_ZAKLADNI_%20INFO-200327.pdf) (accessed March 2023).

Kotera MM, Phillott AD. 2022. Calls for conservation: A review of bioacoustics monitoring with case studies from India. *Asian Journal of Environment & Ecology* **19**: 142–150. <https://doi.org/10.9734/ajee/2022/v19i4425>.

Kriesell HJ, Le Bohec C, Cerwenka AF, Hertel M, Robin JP, Ruthensteiner B, Düring, DN. 2020. Vocal tract anatomy of king penguins: morphological traits of two-voiced sound production. *Frontiers in Zoology* **17**: 5. <https://doi.org/10.1186/s12983-020-0351-8>.

Ksepka DT, Bertelli S, Giannini NP. 2006. The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). *Cladistics* **22**: 412–441. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00116.x>.

Kunte, L, Zelený V. 2009. *Okrasné rostliny tropů a subtropů*. Grada, Praha.

Lengagne T, Aubin T, Jouventin P, Lauga J. 1999. Acoustic communication in a king penguin colony: importance of bird location within the colony and of the body position of the listener. *Polar Biol* **21**: 262–268.

Lera MD, Barrionuevo M, Morgenthaler A, Millones A, Frere E. 2022. Phenology and reproductive biology of the southern rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) at Isla Pingüino (Santa Cruz province, Argentina). Phenology and Reproductive Biology of the Southern Rockhopper Penguin (*Eudyptes Chrysocome Chrysocome*) at Isla Pingüino (Santa Cruz Province, Argentina). <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2156289/v1>.

Massaro M, Davidson RS, Freire R, Davis LS. 2019, Revisiting the influence of aggressive interactions on the survival of the first-laid egg in crested penguins (genus *Eudyptes*). *J Avian Biol* **50** (e02133) <https://doi.org/10.1111/jav.02133>.

Massaro M, Davis LS, Darby JT. 2003. Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins ( *Megadyptes antipodes* ). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**: 169–175. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0683-3>.

Masters JC *et al.* 2017. A new genus for the eastern dwarf galagos (Primates: *Galagidae*). *Zoological Journal of the Linnean Society* **181**: 229-24.

Mattmüller RM, Thomisch K, Van Opzeeland I, Laidre KL, Simon M. 2022. Passive acoustic monitoring reveals year-round marine mammal community composition off Tasiilaq, Southeast Greenland. *The Journal of the Acoustical Society of America* **151**: 1380–1392. <https://doi.org/10.1121/10.0009429>.

McDonald EM, Morano JL, DeAngelis AI, Rice AN. 2017. Building time-budgets from bioacoustic signals to measure population-level changes in behavior: A case study with spermwhales in the Gulf of Mexico. *Ecological Indicators* **72**: 360–364.

Metro Richmond zoo. 2023. World's oldest african penguins turns 43. Available from <https://metrorichmondzoo.com/worlds-oldest-african-penguin-turns-43/> (accessed March 2023).

Miller EH, Williams J, Jamieson SE, Gilchrist HG, Mallory ML. 2007. Allometry, bilateral asymmetry and sexual differences in the vocal tract of common eiders *Somateria mollissima* and king eiders *S. spectabilis*. *J Avian Biol* **38**: 224–233.

Miller RE, Fowler ME. 2014. *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine*. Volume 8. Elsevier Health Sciences, St. Louis, Missouri.

Miyazaki M, Nakagawa S. 2015. Geographical variation in male calls and the effect on female response in little penguins. *Acta Ethologica* **18**: 227–234. <https://doi.org/10.1007/s10211-014-0193-5>.

Miyazaki M, Waas JR. 2003. Acoustic properties of male advertisement and their impact on female responsiveness in little penguins *Eudyptula minor*. *J. Avian Biol* **34**: 229–232.

Nowicki S. 1989. Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: the acoustic basis and rate of call convergence. *Animal Behaviour* **37**: 64 – 73.

Odom KJ, Mennill DJ. 2010. A quantitative description of the vocalizations and vocal activity of the Barred Owl. *The Condor* **112**: 549–560. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090163>.

Paredes R, Zavalaga CB. 2001. Nesting sites and nest types as important factors for the conservation of Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*). *Biological Conservation* **100**: 199–205. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(01\)00023-4](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(01)00023-4).

Parker GA, Royle NJ, Hartley IR. 2002. Intrafamilial conflict and parental investment: A synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **357**: 295–307. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0950>.

Penney RL. 1967. Molt in the Adelie Penguin. *The Auk* **84**: 61–71. <https://doi.org/10.2307/4083255>.

*Proc. R. Soc. London B* **265**: 1665–1673.

Raick X, Huby A, Kurchevski G, Godinho AL, Parmentier E. 2020. Use of bioacoustics in species identification: Piranhas from genus *Pygocentrus* (*Teleostei: Serrasalminidae*) as a case study. *PLoS ONE* **15**: (e0241316) <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241316>.

Rebolo-Ifrán N, Zamora-Nasca L, Lambertucci SA. 2021. Cat and dog predation on birds: The importance of indirect predation after bird-window collisions. *Perspectives in Ecology and Conservation* **19**: 293–299. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.05.003>.

Rogers TL. 2007. Age-related differences in the acoustic characteristics of male leopard seals, *Hydrurga leptonyx*. *The Journal of the Acoustical Society of America* **122**: 596–605. <https://doi.org/10.1121/1.2736976>.



Ropert-Coudert Y *et al.* 2019. Happy Feet in a Hostile World? The Future of Penguins Depends on Proactive Management of Current and Expected Threats. *Front. Mar. Sci.* **6**: 1-23. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019>.

Ropert-Coudert Y, Kato A, Chiaradia A. 2009. Impact of Small-Scale Environmental Perturbations on Local Marine Food Resources: A Case Study of a Predator, the Little Penguin. *Proceedings: Biological Sciences* **276**: 4105–4109. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1399>.

Ruch H, Zürcher Y, Burkart JM. 2018. The function and mechanism of vocal accommodation in humans and other primates. *Biol Rev* **93**: 996-1013. <https://doi.org/10.1111/brv.12382>.

Saving Seabirds Since 1968 - SANCCOB. 2021 Available from <https://sanccob.co.za/about-us/#section-services-summaries-403> (accessed March 2023).

Seyfarth RM, Cheney, DL. 2010. Primate vocal communication. In M. L. Platt & A. A. Ghazanfar. *Primate neuroethology*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195326598.003.0005>

Sherley RB *et al.* 2020. The conservation status and population decline of the African Penguin deconstructed in space and time. *Ecol. Evol* **10**: 8506–8516. <https://doi.org/10.1002/ece3.6554>.

Shonfield J, Bayne EM. 2018. Using bioacoustics to study vocal behaviour and habitat use of Barred Owls, Boreal Owls and Great Horned Owls. Bioacoustic unit. Available from [http://bioacoustic.abmi.ca/wp-content/uploads/2018/02/Owl\\_Bioacoustics-JS.pdf](http://bioacoustic.abmi.ca/wp-content/uploads/2018/02/Owl_Bioacoustics-JS.pdf) (accessed March 2023).

Schneider T *et al.* 2014. AZA Penguin Taxon Advisory Group: Penguin (Spheniscidae) Care Manual. Silver Spring, MD: Association of Zoos and Aquariums.

Schneiderová I *et al.* 2020. Northern lesser galagos (*Galago senegalensis*) increase the production of loud calls before and at dawn. *Primates* **61**: 331-338. <http://doi.org/10.1007/s10329-019-00784-3>.

- Schneiderová I, Lhota S. 2020. Volání dětí buše: proč naslouchat kombám? *Živa* **4**: 195-198.
- Siegfried WR, Frost PG, Kinahan J, Cooper JE. 1975. Social Behaviour of Jackass Penguins at Sea. *African Zoology*, **10**: 86-100. <https://doi.org/10.1080/00445096.1975.11447495>.
- Slabbekoorn H, Dooling RJ, Popper AN, Fay RR. 2018. Effects of Anthropogenic Noise on Animals. *Springer Handbook of Auditory Research*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6>.
- Sørensen K, Neumann C, Dähne M, Hansen KA, Wahlberg M. 2020. Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) react to underwater sounds. *R Soc Open Sci.* **7** doi: 10.1098/rsos.191988. PMID: 32257350; PMCID: PMC7062047.
- Steinfurth A. 2007. Marine ecology and conservation of the Galápagos penguin, *Spheniscus mendiculus* [PhD. Thesis]. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Kiel.
- Stojanovic D, Webb MH, Alderman R, Porfirio LL, Heinsohn R. 2014. Discovery of a novel predator reveals extreme but highly variable mortality for an endangered migratory bird. *Diversity and Distributions* **20**: 1200–1207. <https://doi.org/10.1111/ddi.12214>.
- Teixeira D, Maron M, Rensburg BJ. 2019. Bioacoustic monitoring of animal vocal behavior for conservation. *Conservation Science and Practice* **1**: 1-15. <https://doi.org/10.1111/csp2.72>.
- Tena E, Tellería JL. 2021. Modelling the distribution of bat activity areas for conservation in a Mediterranean mountain range. *Animal Conservation* **25**: 65–76. <https://doi.org/10.1111/acv.12719>.
- Thiebault A, Charrier I, Aubin T, Green DB, Pistorius PA. 2019. First evidence of underwater vocalisations in hunting penguins. *PeerJ* **7** (e8240) <https://doi.org/10.7717/peerj.8240>.
- Thiebot JB, Cherel Y, Crawford RJM, Makhado AB, Trathan PN, Pinaud NT, Bost CHA. 2013. A Space Oddity: Geographic and Specific Modulation of Migration in Eudyptes Penguins. *PLoS ONE* **8** (e71429) doi:10.1371/journal.pone.0071429.

Thumser NN, Ficken MS. 1998. A comparison of the vocal repertoires of captive spheniscus penguins. *Marine Ornithology* **26**: 41–48.

Tougaard J, Wright AJ, Madsen PT. 2015. Cetacean noise criteria revisited in the light of proposed exposure limits for harbour porpoises. *Marine Pollution Bulletin* **90**: 196–208.

Tumulty JP. 2018. Dear Enemy Effect. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* **1**. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_693-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_693-1).

Tyack PL, Johnson M, Soto NA, Sturlese A, Madsen PT. 2006. Extreme diving of beaked whales. *Journal of Experimental Biology* **209**: 4238–4253. <https://doi.org/10.1242/jeb.02505>.

Vargas FH. 2009. Penguins on the equator, hanging on by a thread. 154-160 in Roy T, Darwin S, editors. *Galapagos: Preserving Darwin's Legacy*. Firefly Books, Canada.

Veselovský Z. 1984. *Zvířata celého světa: Tučňáci*. SZN, Praha.

Wagner EL, Boersma D. 2019. Food allocation and feeding behaviours of Magellanic penguin, *Spheniscus magellanicus*, adults and chicks. *Animal Behaviour* **148**: 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.12.008>.

Wagner EL. 2018. *Penguins in the desert*. Oregon State University Press, Corvallis.

Wertzner HF, Schreiber S, Amaro L. 2005. Analysis of fundamental frequency, jitter, shimmer and vocal intensity in children with phonological disorders. *Brazilian Journal of Otorhinolaryngology* **71**: 582–588. [https://doi.org/10.1016/s1808-8694\(15\)31261-1](https://doi.org/10.1016/s1808-8694(15)31261-1).

Williams EM, O'Donnell CFJ, Armstrong DP. 2018. Cost-benefit analysis of acoustic recorders as a solution to sampling challenges experienced monitoring cryptic species. *Ecol Evol* **14**: 6839-6848. <https://doi.org/10.1002/ece3.4199>.

Williams TD. 1989. Aggression, Incubation Behaviour and Egg-Loss in Macaroni Penguins, *Eudyptes Chrysolophus*, at South Georgia. *Oikos* **55**: 19–22. <https://doi.org/10.2307/3565867>.

Williams TD. 1995. *The Penguins*. Oxford University Press, USA.

Wyman MT, Mooring MS, McCowan B, Penedo MCT, Reby D, Hart LA. 2012. Acoustic cues to size and quality in the vocalizations of male North American bison, (*Bison bison*). *Animal Behaviour* **84**: 1381–1391. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.037>.

Yorio P, Borboroglu GP, Potti J, Moreno J. 2002. Breeding biology of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Marine Ornithology* **29**: 75–79.

Zeek PM. 1951. Double trachea in penguins and sea lions. *The Anatomical Record* **III**: 327–343. <https://doi.org/10.1002/ar.1091110305>.

Zepeda Rivas D, Rodríguez-Alvarez J. 2020. Resilient Design in The Tropics: An Overheating Assessment Method for Naturally. Resilient Comfort, Windsor, United Kingdom.

Zeyl JN, Snelling EP, Connan M, Basille M, Clay TA, Joo R, Clusella-Trullas S. 2022. Aquatic birds have middle ears adapted to amphibious lifestyles. *Scientific Reports* **12**. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09090-3>.