

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

Variabilita hlasu drozda zpěvného (*Turdus philomelos*)

Bakalářská práce

Veronika Majerová

Školitel: doc. Mgr. Jan Riegert, Ph.D.

České Budějovice 2021

Majerová, V., 2021: Variabilita hlasu drozda zpěvného (*Turdus philomelos*). [Song variability of the Song Thrush (*Turdus philomelos*), Bc. Thesis, in Czech.] - 32 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

I studied the variability of the species-specific song of the Song Thrush (*Turdus philomelos*) and its vocal mimicry. Individuals were recorded, and the sequences were subsequently analysed. I tested several hypotheses that deal with avian vocal mimicry. In this work, the influence of vegetation structure and abiotic factors on the use of imitated species in Song Thrush voice was also presented.

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 8. prosince 2021

Veronika Majerová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Janu Riegertovi, Ph.D. za to, že mi nabídl toto zajímavé téma bakalářské práce, za odborné vedení, veškerou pomoc, trpělivost a přátelský přístup. Dále děkuji své rodině, přátelům, kteří mě podporovali po celou dobu mého studia, a nakonec příteli za psychickou podporu.

Obsah

1. Teoretická část.....	1
1.1. Úvod.....	1
1.2. Rozdíly mezi imitátory.....	1
1.3. Evoluční pohled na imitace.....	2
1.4. Mechanismus vzniku imitací.....	3
1.5. Funkce imitací.....	4
1.5.1. „Alarm call“ hypotéza.....	4
1.5.2. „Passive sampling“ hypotéza.....	6
1.5.3. „Acoustic similarity“ hypotéza.....	7
1.5.4. Sexuální výběr.....	7
1.5.5. Imitace a konkurence.....	8
1.5.6. Parazitismus.....	8
2. Cíle práce.....	9
3. Metodika.....	10
3.1. Studovaný druh.....	10
3.2. Práce v terénu.....	10
3.3. Analýza nahrávek.....	12
3.4. Statistická analýza dat.....	13
4. Výsledky.....	14
5. Diskuse.....	23
6. Závěr.....	26
7. Seznam použité literatury.....	27
8. Přílohy.....	30

1. Teoretická část

1.1. Úvod

Ptáci se zpravidla naučí svůj druhově specifický zpěv, který využívají po celý svůj život. U některých druhů se však vyvinula schopnost imitovat jiné druhy nebo úplně cizí, zpěvu nepodobné zvuky mechanického původu, tzv. vokální mimikry (Kelley & Healy, 2011). Mezi známé imitátory v české avifauně patří například špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*), sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*) nebo právě drozd zpěvný (*Turdus philomelos*). Vokální mimikry se objevují také u kolibříků (Trochilidae), kukaček (*Cuculiformes*) a papoušků (*Psittaciformes*), kteří ale pravděpodobně imitují pouze v zajetí (Dalziell et al., 2015).

Přibližně 15-20 % druhů zpěvných ptáků (Passeri) zahrnuje do svých zpěvů projevy jiných druhů (Garamszegi et al., 2007; Kelley & Healy, 2011; Dalziell et al., 2015), další ze studií ukazuje, že u evropských pěvců infrařádu Passerida to může být až 40 % (Dalziell et al., 2015). Jedna nedávná studie však ukázala, že schopnost imitovat se nemusí objevovat jen u zpěvných ptáků. Takovým příkladem je kachnice laločnatá (*Biziura lobata*), která dokáže imitovat hlasové projevy jiných kachnovitých (Anatidae), ale také mechanické zvuky a lidský hlas (ten Cate & Fullagar, 2021).

1.2. Rozdíly mezi imitátory

Imitátoři se od sebe liší tím, jestli imitují vyloženě druhově specifické zpěvy jiných ptáků, nebo jiné typy projevů – volání, varování atd. V závislosti na prostředí, ve kterém žijí se mohou naučit i mechanické, antropogenní zvuky, například pokud žijí v parku ve městě (Kelley et al., 2008). Tento typ učení je běžný u papoušků chovaných v zajetí, kdy napodobují lidský hlas a zvuky domácnosti. Obecně vzato se u druhů v přírodě většinou jedná o imitace jiných druhů než imitace mechanických zvuků (Kelley & Healy, 2011).

Dále se liší v tom, jakou část vokalizace zabírají právě imitace, například u rákosníka východního (*Acrocephalus bistrigiceps*) je to 57 % (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004), u sedmihlásky hajní 76 % (Jůzlová & Riegert, 2012), u drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*) to je 50 % (Gammon, 2013). Ačkoliv jsou zpěvy imitátorů často komplexní, většinou imitují krátké ostré varování (Kelley & Healy, 2011).

Přesnost imitací je dalším kvalitativním měřítkem. Tento faktor se velmi různí napříč druhy. Lemčící hedvábní (*Ptilonorhynchus violaceus*) jsou známí svou přesnou a bohatou imitací jiných druhů, k čemuž jsou pobízeni sexuální výběrem samic (Coleman et al., 2007; Kelley & Healy, 2011). Lyrochvosti (*Menura* sp.) jsou známí australští imitátoři, kteří se také vyznačují vysokou mírou přesnosti imitovaných zvuků (Putland et al., 2006). Lyrochvost nádherný (*Menura novaehollandiae*) zvládne například výborně imitovat mechanické zvuky, například motorovou pilu nebo motor auta (Kelley & Healy, 2011).

1.3. Evoluční pohled na imitace

Druhy ptáků se schopností imitovat vynaloží značné úsilí, aby se naučili mimo jiné cizí zpěv a během života jej procvičují a vylepšují. Toto učení se vyvinulo několikrát na sobě nezávisle (Goller & Shizuka, 2018). Mladí ptáci se učí zpěv od svých rodičů, vytvoří si „akustickou šablonu“, se kterou postupem času srovnávají své cvičné, nedokonalé zpěvy. Ty postupně upravují k dokonalosti, až si vytvoří svůj charakteristický zpěv. Jedná se o komplexní proces a do jisté míry si může jedinec vybírat, jaké zvuky do svého zpěvu zařadí (Goller & Shizuka, 2018).

Mláďata imitátorů během procesu učení přebírají nejen druhově specifický zpěv od svých rodičů, ale také hlasové projevy jiných druhů. Vokální imitace je úzce spojena se schopností učení se různým zvukům. Existují dvě hypotézy, jak došlo k učení imitací (Goller & Shizuka, 2018). V prvním případě schopnost učení vznikla pod tlakem selekce na široký repertoár a v tomto případě se mimikry mohly rozvinout jako mechanismus, jak repertoár obohatit o další elementy. Ve druhém případě byly původně v učení upřednostňovány zvuky druhově specifické, ale postupem času v některých liniích došlo k učení jiným zvukům.

Nejbližší předek většiny zpěvných ptáků pravděpodobně nebyl schopný imitovat (Goller & Shizuka, 2018). Výjimkou jsou tři čeledi – drongovití (Dicruridae), lyrochvostovití (Menuridae) a drozdcovití (Mimidae), u kterých předek pravděpodobně aktivně ovládal vokální mimikry. Jsou to skupiny, u kterých jsou imitátoři často a intenzivně studováni. Drongem africkým (*Dicrurus adsimilis*) se zabýval Flower (2011), drongem vlajkovým (*Dicrurus paradiseus*) Goodale et al. (2014), lyrochvosty studovali Kelley et al. (2008) a Zann & Dunstan (2008) a drozdec mnohohlasý byl předmětem studie Gammon (2013) a Gammon & Corsiglia (2019). Schopnost imitovat se vyvinula nezávisle 237x napříč systémem

a několikrát také zanikla (Goller & Shizuka, 2018). Mechanismem, který umožnil tolerování heterospecifických zvuků v repertoáru, byla pravděpodobně sexuální selekce, kdy samice začaly upřednostňovat samce s bohatším a komplexním repertoárem (Goller & Shizuka, 2018).

1.4. Mechanismus vzniku imitací

Hlasové projevy jsou ptákům umožněny díky navzájem nezávislým, ale koordinovaným pohybům svalů ovládající levou a pravou část zpěvného ústrojí – syrinxu (Zollinger & Suthers, 2004). Unikátní aktivita svalů u různých druhů dává vzniknout druhově specifickému hlasu. Nejedná se však o jediný faktor, který utváří výsledný zpěv. Mezi další patří například velikost a tvar zobáku nebo schopnost správného dýchání mezi „slokami“. Mladí ptáci tuto schopnost ještě nemají dokonale naučenou, a tak je jejich repertoár imitovaných druhů omezen (Zollinger & Suthers, 2004). Výše zmíněná omezení mohou imitátorům bránit v imitování určitých druhů, jejichž stavba syrinxu nebo zobáku je výrazně jiná.

Ukazuje se, že imitátoři při imitacích skutečně zapojují stejné svalové mechanismy syrinxu jako je tomu u modelového, imitovaného druhu. Výsledná imitace tedy zní stejně, nebo velmi podobně. Imitace se skutečnému zpěvu podobá i v parametrech hlasového projevu – frekvence, jejich rozsahy, doba trvání atd. Lze tedy určit, které části zpěvu jsou pro imitátora nejproblematičtější (Zollinger & Suthers, 2004).

Naučení se cizích zpěvů je náročné a vyžaduje značné úsilí. Jedinec musí mít značné kognitivní schopnosti k tomu, aby se v daném prostředí a v nabídce zpěvů zorientoval. Obecně je pro něj snazší imitovat jednodušší zpěvy a zvuky a reprodukovat je tak, jak je slyšel u daného druhu. Ptáci se ale mohou naučit znát význam daného hlasového projevu a mohou jej použít ve správném kontextu (Garamszegi et al., 2007).

Schopnost imitovat a míra učení se novým projevům souvisí s velikostí mozku (Garamszegi et al., 2007). Druhy s větší mozkovou kapacitou byly schopné napodobit složitější hlasové projevy a následně se u nich vyvinula schopnost imitovat řadu projevů ostatních druhů. Selektce ovlivňuje velikost a rozvoj určité části mozku, ve které se odehrávají složitější kognitivní procesy a kde se mohou heterospecifické zvuky ukládat (Garamszegi et al., 2007).

1.5. Funkce imitací

Důvodů, proč ptáci zahrnují do svých zpěvů i zpěvy jiných druhů, je hned několik a zabývají se jimi mnohé hypotézy. Obecně je uznáván fakt, že imitace jsou speciální typy hlasových projevů, které jsou užívány ve specifickém kontextu. Zapojení heterospecifických zvuků je pravděpodobnější u druhů s plynulejším druhově specifickým zpěvem, které se často setkávají právě s jinými druhy, od kterých se mohou jejich zpěv učit (Garamszegi et al., 2007).

U samce může ke zvětšení repertoáru vést sexuální výběr, kdy má samec se širokou škálou různých zpěvů větší úspěch u samic. Podle Garamszegi et al. (2007) byla u špačků obecných pozorována větší snůška vajec, pokud byl samcův repertoár široký. Ptáky k imitacím pohání ale i jiné faktory a motivace. Díky imitacím se například dokážou vyhnout kompetici nebo dokonce predaci.

Imitacemi se zabývali ve svých review například Kelley et al. (2008) nebo Dalziel et al. (2015). Obecně je ale složité určit, z jakého důvodu daný druh imituje, pravděpodobně to bude kombinace interspecifických (sexuální výběr samice) a intraspecifických faktorů (vypořádání se s konkurenty a predátory, Kelley & Healy, 2011).

1.5.1. „Alarm call“ hypotéza

Tato hypotéza vypovídá o tom, že imitátor napodobuje varovné hlasy jiných druhů častěji než jiné hlasové projevy. Důvodů k takovému chování může mít několik. Varovné hlasy jsou imitovány obzvláště v případě ohrožení imitátora, jeho hnízda nebo během narušení teritoria. Jsou výsledkem mechanismů učení ve stresových situacích, kdy se imitátoři ocitnou pod tlakem predátora. „Alarm call“ hypotéza může být zařazena do Batesovských akustických mimiker, protože imitátor ze sebe dělá někoho jiného. Napodobuje hlasové projevy predátora, tím ze svého teritoria vyžene možného konkurenta a zdroje tím pádem zůstanou netknuté. Výstražné projevy imitujícího jedince mohou ovlivnit i případného predátora, který na pěvce nezaútočí, neboť se domnívá, že už se v jeho teritoriu nachází jiný predátor.

Používání varovných hlasů jiných druhů, ale i svého druhově specifického varování může být výhodné při obraně hnízda a čerstvě vyvedených mláďat (Goodale et al., 2014). Čím častěji mladí ptáci projevy slyší, tím efektivněji rozpoznají situaci ohrožení a zareagují na ni. V raném období života (i.e. během senzitivní fáze učení) nerozpoznávají pouze druhově

specifický zpěv, ale také varování jiných druhů, což může být výhodné při obraně vlastního života. Mohou je sami začít používat a predátora tak od útoku odradit (Ratnayake et al., 2010; Goodale et al., 2014; Dalziell et al., 2015). Rodiče proto nemusí mláďata na hnízdě tak intenzivně hlídat, tím by mohli prozradit polohu mláďat a přilákat predátory. Míra varovných mimikry dospělců u hnízda je vyšší po vylíhnutí mláďat než ve fázi inkubace, protože v tu dobu se projevuje zmíněná senzitivní fáze učení se zpěvů (Goodale et al., 2014).

Mnoho pěvců je snadnou kořistí predátorů, proto u nich došlo k vývoji strategií k odlákání nebo odrazení predátora. Mohou imitovat zvuky jiných druhů a tím svého nepřítele zmást, neboť si bude myslet, že se jedná o jemu nebezpečný druh (Garamszegi et al., 2007; Kelley et al., 2008; Igic & Magrath, 2014). Imitátor varování může navíc zapříčinit hromadný útek a má tak vyšší šanci na přežití během útoku predátora. Ve větším hejnu splyne s ostatními a pro dravce se tak útok stává složitějším (Igic & Magrath, 2014). Schopnost imitovat může být výhodná i když je imitátor přímo napadený. Neočekávanou imitací, například varovného hlasu samotného predátora, může svého nepřítele vylekat, zmást a odradit (Dalziell et al., 2015).

Imitátoři mohou napodobováním varovných hlasů povzbudit jiné druhy, aby se společně pokusili zastrašit nebezpečného predátora. Jedná se tedy o výzvu k mobbingu (Dalziell et al., 2015). Tento druh varování je používán, pokud se nejedná o nejnebezpečnějšího predátora (Igic & Magrath, 2014). Tato strategie se ukazuje být efektivnější, pokud jsou napodobovány různorodé „mobbing“ volání různých druhů než jen jednoho. Více jedinců je ochotno se do mobbingu zapojit a čím více ptáků se na útoku podílí, tím je menší pravděpodobnost, že se dravec zaměří na „svolavatele“ a zraní ho (Igic & Magrath, 2014; Dalziell et al., 2015). Toto chování se většinou odehrává na mezidruhové úrovni, kdy se několik malých druhů spojí proti většímu predátorovi. Nicméně, mobbing je velice riskantní a může vést k úmrtí jeho iniciátora (Cunha et al., 2017).

V některých habitatech je výhodné naučit se imitovat nepřítele svého predátora. Sýček králičí (*Athene cunicularia*), který hnízdí v norách, napodobuje varovné chřestění chřestýše a tím odrazuje případného narušitele hnízda sysla (*Spermophilus beecheyi*) (Kelley et al., 2008; Igic & Magrath, 2014). Imitování hlasových projevů jiného živočišného druhu není tak vzácné. Drongo africký napodobuje varování surikat (*Suricata suricatta*) (Flower, 2011) a sýkorovití (Paridae) mohou vydávat zvuk podobný hadímu syčení (Gammon & Corsiglia, 2019; Møller et al., 2021). Gammon & Corsiglia (2019) zjistili, že drozdci mnohohlasí dokážou imitovat hlasové projevy žab (Anura).

Podle některých studií může být imitování varovných hlasů dílem chybného učení, protože jejich struktura je často velmi jednoduchá (Kelley et al. 2008; Igic & Magrath 2014). Stresové chvíle, ve kterých jsou varování používána mohou jedince pobídnout, aby se dané varování naučili a použili jej v podobných situacích (Kelley & Healy, 2011; Gammon, 2013). Ptáci však nemusí varování použít ve správném kontextu. Naopak mohou být jen součástí zpěvu a sloužit na zvětšení repertoáru, neplní tedy výše zmíněnou funkci.

Varování heterospecifického původu může druhům prozradit, o jaký druh nebezpečí se jedná a jak je závažné – střízlíkovec rudooký (*Acanthiza pusilla*) dokáže produkovat různé druhy varování a závislosti na typu nebezpečí (Igic & Magrath, 2014). Ve studii Goodale et al. (2014) uvedli, že se může jednat i o adaptivní mechanismus, jak ovlivnit heterospecifické druhy pro trochu jiný prospěch imitátora. U dronga afrického bylo potvrzeno, že varovné hlasy používá například k vyděšení jiného druhu, aby upustil potravu (Flower, 2011).

1.5.2. „Passive sampling“ hypotéza

Imitátor nejčastěji imituje druhy, které se často vyskytují v jeho teritoriu a slyší je frekventovaně. Tato hypotéza má v literatuře různorodé výsledky. Ptáci rodu *Cossypha* ve studii Kelley et al. (2008) nikdy neimitovali některé druhy, které se ale v jejich teritoriu vyskytovali velmi často. Podobného výsledku dosáhli Zann & Dunstan (2008) na lyrochvostu nádherném a Gammon (2013) na drozdci mnohohlasém. Jiní imitátoři naopak imitovali druhy, které se frekventovaně nacházely v teritoriu imitátora – rákosník východní (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004) a sedmihlásek hajní (Riegert & Jůzlová, 2018). U některých imitátorů se mohou vyskytnout imitace druhů, které se nenachází v jejich teritoriu, vlivem učení se od jiných jedinců svého druhu (Zann & Dunstan, 2008).

Imitovaný druh se tedy nemusí vyskytovat v teritoriu imitátora. Ten si vybírá, které druhy do svého repertoáru zařadí a které ne. Například u rákosníka zpěvného je poměrně vysoké procento imitovaných afrických druhů, které se naučil během migrační cesty a nevyskytují se trvale v jeho hnízdním teritoriu. Různé zdroje uvádí rozdílné procentuální zastoupení – Garamszegi et al. (2007) zmiňují 20 %, Kelley & Healy (2011) až 60 % afrických druhů.

1.5.3. „Acoustic similarity“ hypotéza

Imitátor napodobuje častěji hlasové projevy, které jsou podobné jeho vlastnímu druhově specifickému zpěvu. Může to souviset s fyziologickými omezeními stavby hlasového ústrojí (Zollinger & Suthers, 2004), kdy ptáci nedokážou imitovat příliš hluboké nebo vysoké tóny (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004). Tato hypotéza byla potvrzena v mnoha studiích (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004; Gammon, 2013; Riegert & Jůzlová, 2018) a zdá se být nejpřesvědčivější ze všech výše zmíněných hypotéz.

1.5.4. Sexuální výběr

Míra zakomponování cizích hlasových projevů do svého vlastního zpěvu může být významným indikátorem kvality samce (Kelley et al., 2008). Naučit se cizí zpěv je energeticky náročné a tato schopnost tedy přímo odráží kvalitu samce. Je prokázáno, že kvalita provedení má větší roli než velikost repertoáru. Samec má vyšší reprodukční úspěšnost, když se naučí výborně imitovat několik málo druhů, než když jich umí desítky imitovat nepřesně (Coleman et al., 2007; Kelley et al., 2008). Je možné, že si ptáci vybírají druhy, jejichž zpěv je pro ně složitě napodobit, a to zcela záměrně – aby se stali pro samice atraktivnější. U lemčičků bývají v imitování zkušenější starší samci, proto mají vyšší reprodukční úspěšnost než mladí jedinci (Kelley et al., 2008). Sexuální výběr se zdá být hybatelem evoluce vedoucí k vytvoření vokálních mimiker, ale skutečné potvrzení této hypotézy je až překvapivě složité (Kelley et al., 2008).

U lemčičků je potvrzený vliv velikosti repertoáru na sexuální výběr samic. Konkrétně lemčíkem hedvábným se ve své studii zabývali Coleman et al. (2007). Zjistili, že přesnější imitace a počet imitovaných druhů nezávisle na sobě ovlivňují reprodukční úspěšnost samce. Lemčíci v rámci namlouvání staví altánky a ukázalo se, že nejschopnější samčí imitátoři je staví nejlépe. Obecně lze tvrdit, že to vypovídá o celkové kvalitě samce. Velikost repertoáru a přesnost imitací mají také vliv na reprodukční úspěšnost samců lyrochvostů (Zann & Dunstan, 2008).

Vliv velikosti repertoáru na sexuální výběr se nepotvrdil u rákosníka východního (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004). Garamszegi et al. (2007) se zabývali korelací mezi mírou imitací a výskytem polygynie. Předpokládali, že lepší imitátoři budou mít větší míru polygynie a extrapárových kopulací. Jejich hypotéza se ale nepotvrdila.

1.5.5. Imitace a konkurence

Ptáci si celou hnízdní sezónu konkurují o potravu, místa k hnízdění, úkryty a v rámci druhu také o sexuální partnery. Na začátku hnízdění probíhá soutěžení o nejlepší teritorium a místo k vybudování hnízda. U dutinových ptáků, kteří si navíc dutinu sami nevytvářejí, ale využívají již existující, je tento souboj ještě náročnější. Dutin je jen omezené množství a jsou obsazeny jedinci, kteří své teritorium obhájí brzy na jaře. Ikonické a známé je soupeření mezi sýkorou koňadrou (*Parus major*) a sýkorou modřinkou (*Cyanistes caeruleus*). Ukazuje se, že sýkory koňadry do jisté míry imitují sýkory modřinky a tím se je snaží zastrašit za účelem zabránit hnízdní dutiny (Kelley & Healy, 2011; Gammon, 2013). Sýkory modřinky na svůj teritoriální hlas v podání sýkor koňader reagují negativně.

1.5.6. Parazitismus

Vokální mimikry hrají svou roli i během hnízdního parazitismu. Selektce je vůči hnízdním parazitům tvrdá a tlačí je například k tomu, aby se jejich vajíčka co nejvíce podobala těm hostitelským, aby nebyla odmítnuta a vyhozena z hnízda. Tento druh imitace je speciální tím, že se imitátor učí výhradně jeden druh (Gammon, 2013), zatímco u běžných imitátorů to bývá zpravidla více druhů.

Vylíhlá mláďata hnízdních parazitů mají velmi podobný styl žebrání jako mláďata hostitelského druhu (Kelley et al., 2008), a to ze stejného důvodu jako výše zmíněná barva a skvrnitost vajec. Některým mláďatům se podaří slyšet žebrání mláďat hostitelů, takže se naučí kopírovat dané zvuky (např. kukačka obecná *Cuculus canorus*, Kelley et al., 2008; Dalziell et al., 2015). Jedna z australských kukaček (*Chrysococcyx basalis*) se však cizích mláďat zbaví hned po jejím vylíhnutí – vyhodí je z hnízda. Žebrání se tedy učí mechanismem pokusů a omylů a sleduje, které zvuky vyvolají u hostitelů největší reakci (Dalziell et al., 2015). Nejčastějším modelem je, že se parazit učí od svého hostitele. Existují ale také případy, kdy jednotlivé populace žijí tak blízko u sebe, že se parazitický druh učí imitace od svého vlastního druhu (Putland et al., 2006).

Imitováním varovných hlasů se může docílit také kleptoparazitismu – zcizení potravy. Obecně lze tvrdit, že je tato strategie efektivnější, pokud je použit imitovaný varovný hlas než druhově specifické varování (Dalziell et al., 2015). Ať už je využito jednoho či druhého, dojde k přímému nebo nepřímému konfliktu mezi imitátorem a jedincem, kterému bude potrava

zcizena. Drongo africký záměrně chybně varuje před nebezpečím, ať už svým druhově specifickým varováním nebo imitovaným, vystraší ostatní druhy a přivlastní si opuštěný potravní zdroj (Flower, 2011).

2. Cíle práce

Cíle práce jsou shrnuty v následujících bodech:

1. Popsat spektrum imitovaných druhů.
2. Ověřit hypotézy v rámci imitací:
 - a. „Alarm call“ hypotéza – stanovit frekvence imitovaných typů hlasů.
 - b. „Passive sampling“ hypotéza – porovnat spektra imitovaných druhů v závislosti na jejich výskytu a početnosti v okolí zpívajícího jedince.
 - c. „Acoustic similarity“ hypotéza – porovnat vybrané parametry imitací s druhově specifickým zpěvem.
3. Popsat variabilitu hlasových projevů drozdů zpěvných.
4. Stanovit vliv abiotických faktorů a struktury vegetace na variabilitu hlasového projevu.

3. Metodika

3.1. Studovaný druh

Drozd zpěvný patří mezi běžné pěvce čeledi drozdovitých (Turdidae). Je menšího vzrůstu než kos černý (*Turdus merula*) a často bývá zaměňován s drozdem brávníkem (*Turdus viscivorus*), od kterého se ale liší menším vzrůstem, nižším počtem skvrn a zbarvením spodní strany křídel. Živí se hlavně žížalami a plži, někdy také brouky a larvami hmyzu a za suchého léta se v jídelníčku objevují pavouci (Gruar et al., 2003). Tvrdé schránky plžů drozdi rozbíjejí o kameny, aby se dostali k měkkému tělu (Henty, 1986). Cílený odchyt tohoto druhu je velmi obtížný, neboť drozdi nereagují na svůj hlas jako jiné druhy ptáků.

Hnízdí ve všech typech lesa od března do července a teritorium si obhájí hlasitým zpěvem hned po přiletu ze zimoviště. Každý z elementů zpěvu několikrát zopakuje, minimálně dvakrát. Populace ze severní Evropy jsou výlučně tažné, v západní Evropě ptáci nemigrují a zbytek populací je částečně tažný. Zimují v jižní Evropě a severní Africe a jedinci mají tendenci vracet se do stejných zimovišť. Ptáci hnízdící na území České republiky patří mezi tažné. Načasování jarní i zimní migrace dlouhodobě závisí na teplotách na hnízdišti, ale také na teplotách během předchozí migrační cesty (Redlisiak et al., 2018). Podobně jako mnoho dalších druhů ptáků i drozd zpěvný kolonizuje městské parky a zahrady (Černý, 2005).

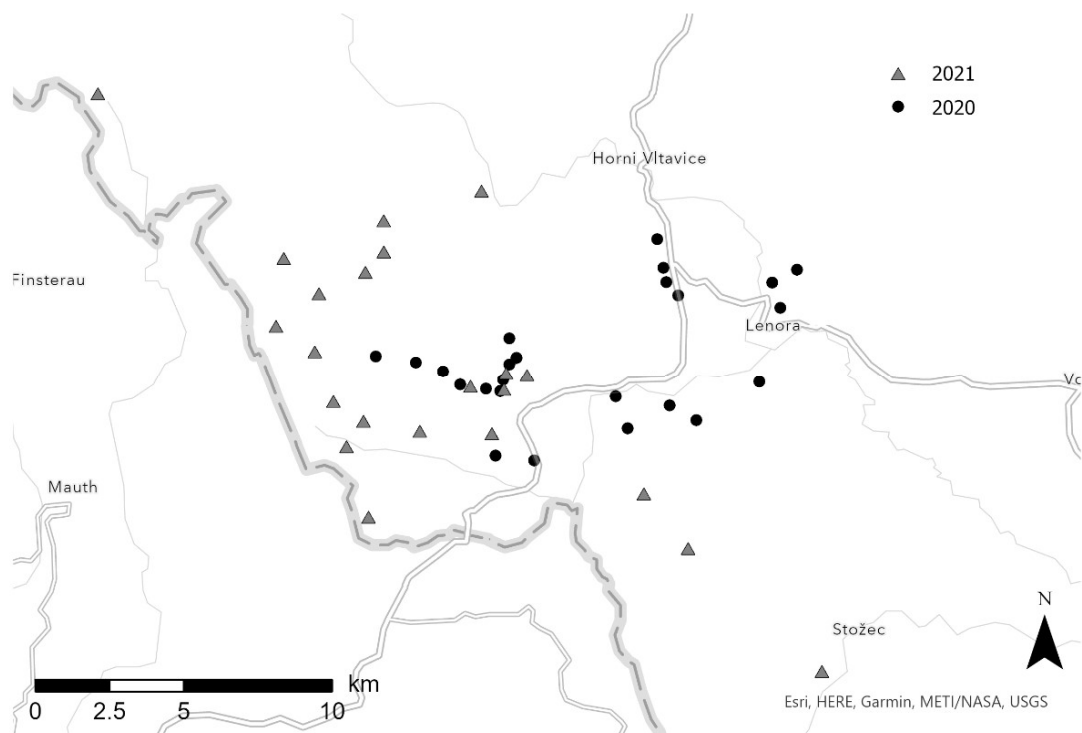
3.2. Práce v terénu

Praktická část bakalářské práce byla realizována během hnízdního období v letech 2020 a 2021 v obci Strážný a přilehlém okolí. Nahrávky byly pořizovány od března do července. Ve druhé sezóně byly pořizovány z jiných oblastí – zaniklá obec Světlé Hory, obce České Žleby, Bučina a Stožec – než v sezóně první – obce Strážný, Lenora a Houžná. Tímto způsobem bylo zamezeno, aby se jedinci z prvního roku opakovali v druhém roce. Každý ze samců byl tedy nahráván pouze jednou a mezi teritorii byl dodržen rozstup minimálně 500 m. Průměrná vzdálenost mezi jedinci v obou letech byla 2 056 m (\pm SD 1 704 m).

Celkem bylo nahráno 46 (2020: 24, 2021: 22) vokalizujících samců drozda zpěvného (Obr. 1). Záznamy byly pořizeny pomocí nahrávacího zařízení Marantz Professional – PMD661MKII a mikrofonu Sennheiser ME 67 a horní hranice jejich délky byla stanovena na 10 minut, dolní na 5 minut. Pokaždé se podařilo nahrát jedince bez jakýchkoli přerušení.

Během této doby a ještě cca 20 minut po ukončení nahrávání byly zaznamenávány jiné vokalizující druhy ptáků, ale i druhy, které byly pouze viděny. U jednotlivých druhů byla uvedena i jejich početnost v teritoriu. Pokud byly nahrávky pořizovány večer, byl výskyt ostatních druhů zaznamenán následující den ráno.

Z terénní práce byly vyhotoveny protokoly pro každého jedince. Do něj byly zaznamenávány různé faktory prostředí. Jednalo se o informace o datu a času pořízení nahrávky, GPS souřadnicích a nadmořské výšce v místě, kde se vokalizující jedinec nacházel. Poslední dvě zmíněné položky byly zaznamenány pomocí mobilních aplikací Mapy.cz a Výškoměr. Dále byly popsány aktuální povětrnostní podmínky – oblačnost, teplota, vítr, vlhkost. Ty byly získány z mobilní meteorologické aplikace Klara přímo na místě podle GPS souřadnic. Byla zhodnocena struktura vegetace – pokryvnost keřového i stromového patra a jejich výšky. Vždy byl změřen nejvyšší strom/keř v okolí pomocí laserového dálkoměru s výškoměrem Nikon Forestry Pro II. Byl zaznamenán typ lesa a byly vypsány hlavní dominanty dřevin. Hlučnost okolí byla měřena digitálním hlukoměrem Voltcraft SL-100 a bylo zapsáno celkem pět hodnot, průměr se z nich vypočítal později pro účely statistických analýz.



Obr. 1 – Mapa nahraných drozdů zpěvných za jednotlivé roky v okolí obce Strážný (n = 46 samců).

3.3. Analýza nahrávek

Pořízené nahrávky byly analyzovány v programu Avisoft-SASLab Pro. Ze 46 záznamů (nahraných jedinců) byly vystříhány jednotlivé úseky a ke každému z nich byl vytvořen spektrogram. Z nich bylo celkem 3 284 (z prvního roku 1 771 a ze druhého roku 1 513) sekvencí následně identifikováno podle zvukových stop a vytvořených spektrogramů jako specifický zpěv drozda zpěvného, nebo jako imitace konkrétních druhů. Ke správnému určení imitovaného druhu byla použita stránka *Xeno-canto* (*Xeno-Canto*, 2005), kde se sekvence srovnávaly se spektrogramy a hlasovými projevy modelových druhů. Z programu byly vytaženy různé parametry zpěvu – frekvence, rozsahy frekvencí a doba trvání. Jednotlivým nahrávkám byl přidělen unikátní kód skládající se z roku, ve kterém byla nahrávka pořízena, a z pořadového čísla jedince. Ze sekvencí nebylo identifikováno 0,97 % a některé byly označeny jako mechanické zvuky (1,22 %), zvuky jiných zvířat (0,09 % – hmyz) nebo exotických, pravděpodobně afrických druhů (0,33 %).

3.4. Statistická analýza dat

„Alarm call“ hypotéza byla testována pomocí Wilcoxonova párového testu v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016). Porovnávaly se frekvence varování a ostatních hlasových projevů. Jako jedna datová jednotka byl použit jeden nahraný jedinec.

„Passive sampling“ hypotéza byla vyhodnocena na základě (ne)přítomnosti imitovaných druhů v teritoriu drozda zpěvného. K analýze nebyly použity všechny druhy nacházející se v imitacích, ale pouze ty, které byly zaznamenány během terénních prací. Byly vytvořeny dva podíly – procento teritorií s přítomností druhu a procento samců, kteří daný druh imitovali. Následně byla provedena kompozitní analýza mezi přítomností druhu v teritoriu a výskytem hlasového projevu daného druhu ve zpěvu drozda. K tomu byla použita funkce `compna` v programu R (R Core Team, 2020).

Podobnost hlasových projevů drozdů zpěvných s druhy v jejich teritoriu byla vyhodnocena podle pěti parametrů zpěvu – maximální a minimální frekvence, vrcholová frekvence, rozsah frekvencí a délka trvání („acoustic similarity“ hypotéza). Porovnála jsem pět nejtypičtějších projevů drozdů s vybranými modelovými druhy v závislosti na typu projevu – zpěv ($n = 31$ druhů), varování ($n = 24$ druhů), volání ($n = 14$ druhů). Od každého druhu v teritoriu byly vzaty již existující nahrávky tří jedinců ze střední Evropy (*Xeno-Canto*, 2005) a jejich parametry zpěvu se zprůměrovaly. Data byla vizualizována analýzou hlavních komponent (PCA) pomocí programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012).

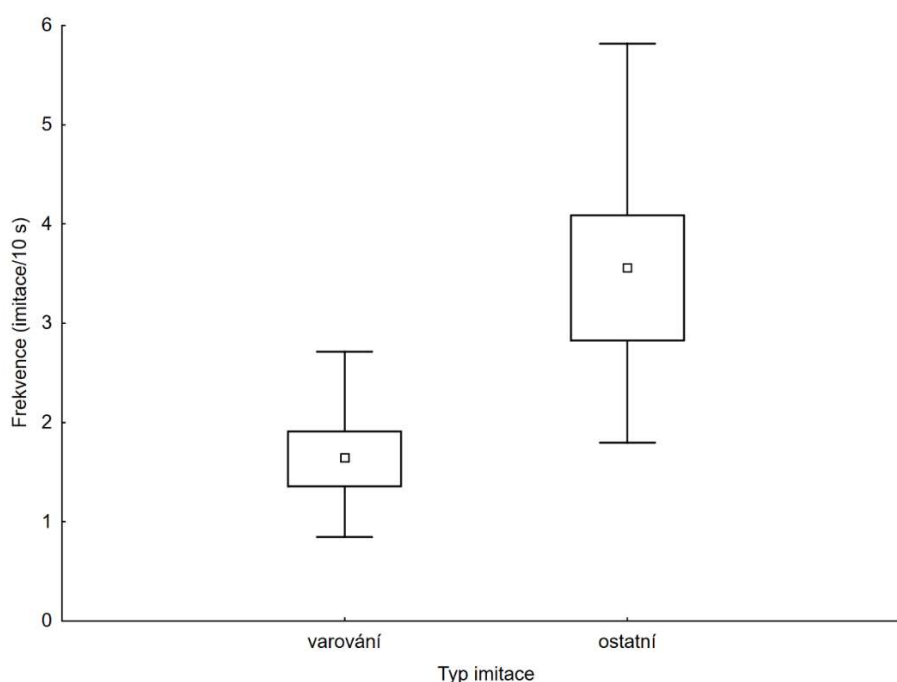
Pro zjištění variability hlasu drozda zpěvného byla použita analýza hlavních komponent (PCA) v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012). Bylo vyobrazeno deset jedinců, pět náhodně vybraných z každé hnízdní sezóny. U každého jedince do modelu vstupovaly výše uvedené hlavní charakteristiky zpěvu (maximální a minimální frekvence, vrcholová frekvence, rozsah frekvencí a délka trvání).

Vliv některých abiotických faktorů (rychlost větru a Juliánský den) na podíl imitací byl vyhodnocen PCNM analýzou v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012). Podíl hlasového projevu imitovaných druhů ve zpěvu drozda byl analyzován pomocí vícenásobné lineární regrese v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016).

4. Výsledky

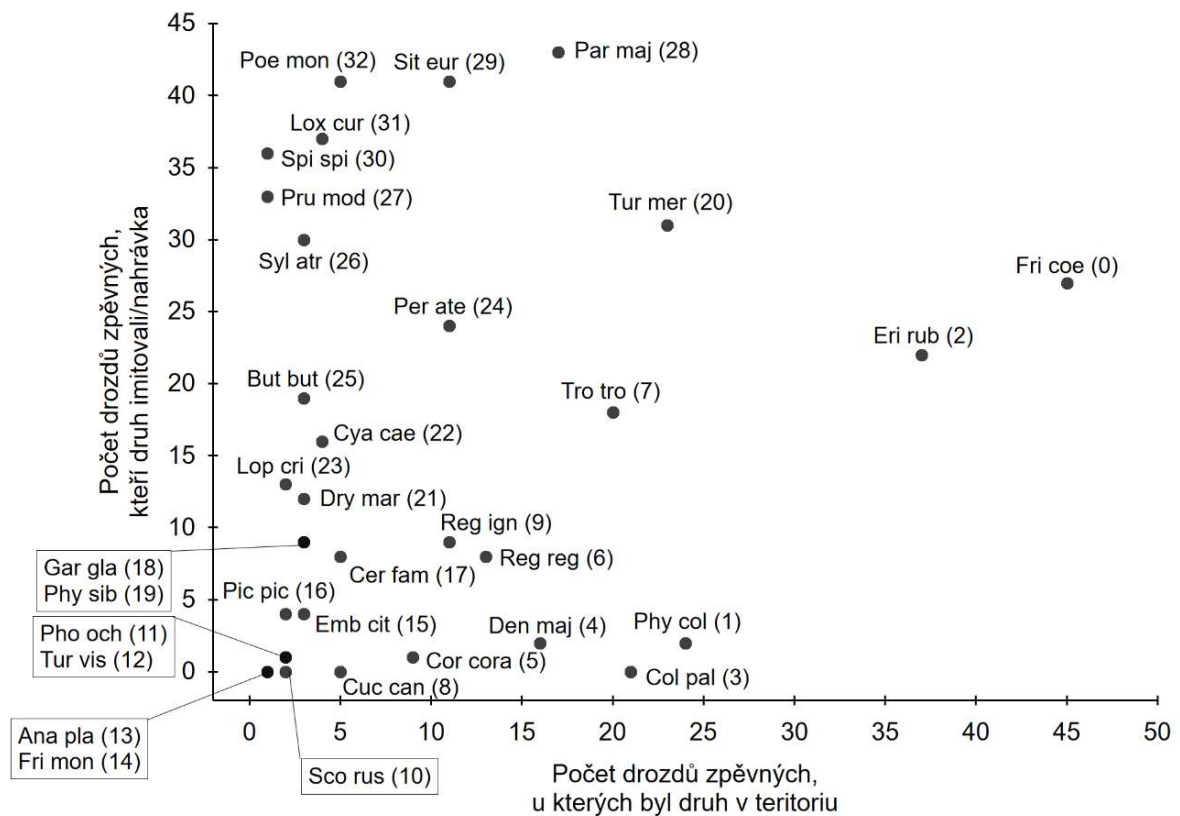
Celkem bylo vyhodnoceno 4 428 s (cca 74 min) nahrávek, v nich bylo popsáno 3 284 sekvencí (průměr \pm SD, 71 ± 15 na jedince). Druhově specifický hlas drozda zpěvného představoval 33,8 % času, u heterospecifických imitací to bylo 65,1 % času. Hlas drozda zpěvného vykazoval velkou míru variability (Obr. 6). Celkem bylo nahráno 46 zpívajících samců a v jejich zpěvu byly rozeznány imitace 80 druhů ptáků (průměr \pm SD, 22 ± 4 [12 35], Příloha 1). Někteří jedinci imitovali exotické (pravděpodobně africké) druhy, ale tyto imitace byly zanechány blíže neidentifikované. Mezi nejčastěji imitované druhy patří sýkora koňadra (*Parus major*), strnad luční (*Emberiza calandra*), lejsek šedý (*Muscicapa striata*), čížek lesní (*Spinus spinus*) a brhlík lesní (*Sitta europaea*, Příloha 1).

V imitacích drozda zpěvného převládly ostatní hlasové projevy (zpěvy, volání atd.) nad varováním (Wilcoxonův párový test, $n = 46$ $Z = 5,91$; $P < 0,001$; Obr. 2). Výsledky se neshodovaly s hypotézou, že frekvence varování bude vyšší.



Obr. 2 – Frekvence varovných a ostatních imitací drozda zpěvného (Wilcoxonův párový test, $n = 46$; $Z = 5,91$; $P < 0,001$). Square = median; box = 25 % - 75 % dat; whiskers = non-outlier range.

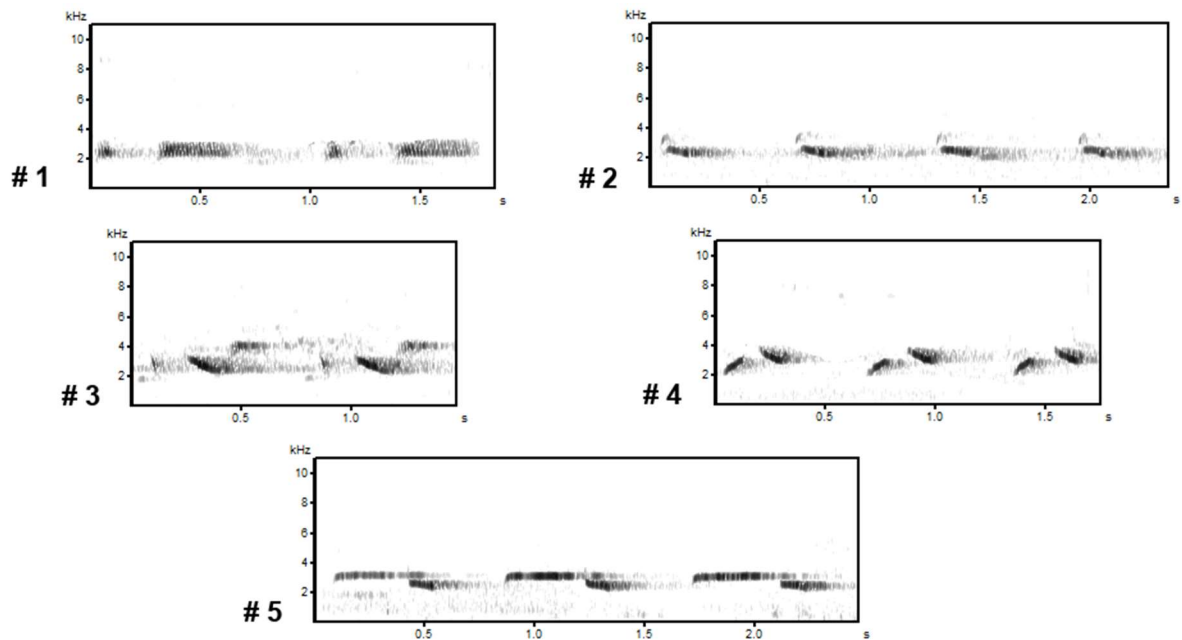
V teritoriích se nacházely některé druhy, které nebyly drozdy zpěvnými imitovány („passive sampling“ hypotéza) – pěnkava jikavec (*Fringilla montifringilla*), sluka lesní (*Scolopax rusticola*), kukačka obecná (*Cuculus canorus*) a holub hřivnáč (*Columba palumbus*). Téměř všichni nahraní samci imitovali sýkoru koňadru, brhlíka lesního, křivku obecnou (*Loxia curvirostra*) a sýkoru lužní (*Poecile montanus*). Naopak nejčastěji vyskytující se druhy nebyly překvapivě nejčastěji imitovány – červenka obecná (*Erithacus rubecula*) a pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*). Použitím kompozitní analýzy ($\lambda = 0,013$; $P = 0,002$) byly druhy seřazeny od nejpreferovanější [první tři sestupně – sýkora lužní, křivka obecná a čížek lesní] po ty nejméně preferované [poslední tři vzestupně – pěnkava obecná, budníček menší (*Phylloscopus collybita*) a červenka obecná] (Obr. 3).



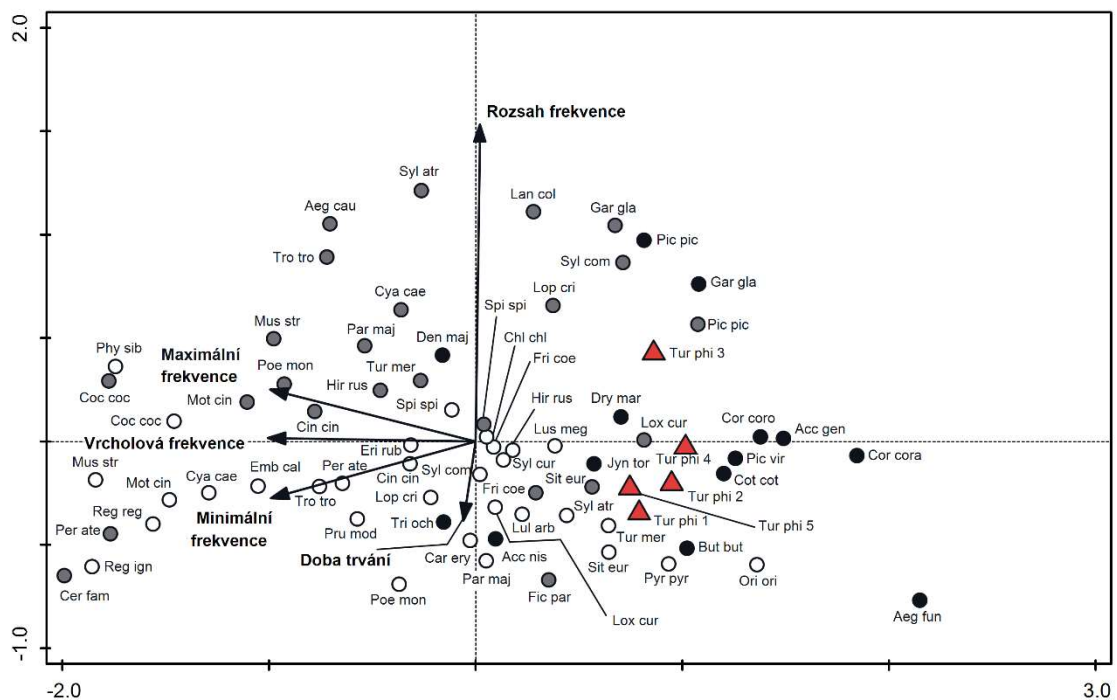
Obr. 3 – Vztah mezi druhy nacházejícími se v teritoriu a skutečně imitovanými. Výsledky kompozitní analýzy v závorkách ukazují spektrum nejvíce preferovaných (horní levý roh) a nejméně preferovaných (pravá část grafu) druhů. Byly použity šestipísmenné zkratky z latinských názvů druhů.

Dále bylo vybráno pět nejčastějších druhově specifických hlasů drozda zpěvného (Obr. 4), charakterizovaných pěti různými parametry zpěvu (rozsahem frekvence, minimální, maximální, vrcholovou frekvencí a dobou trvání zpěvu). Ty byly porovnány se stejnými parametry vybraných modelových druhů („acoustic similarity“ hypotéza, Obr. 5). Spektrogramy a zvukové záznamy těchto druhů byly staženy z webové stránky Xeno-Canto (Xeno-Canto, 2005). Drozdům zpěvným jsou obecně nejpodobnější jednoduché varovné hlasy a volání. Do této skupiny patří druhy, které drozdi běžně imitují – například volání káně lesní (*Buteo buteo*) a žluny zelené (*Picus viridis*) nebo jednoduché varování brhlíka lesního a křivky obecné. V blízké podobnosti drozdů se také nacházejí zpěvy druhů, které jsou také velmi často imitovány – kos černý (*Turdus merula*), hýl obecný (*Pyrrhula pyrrhula*) nebo pěnice černošedá (*Sylvia atricapilla*). Imituje také druhy – například budníčka lesního (*Phylloscopus sibilatrix*) nebo vlaštovku obecnou (*Hirundo rustica*) – které nejsou tolik podobné jeho druhově specifickému hlasu, a přesto je zvládá přesně imitovat. Drozdí druhově specifický hlas i nejpodobnější hlasy modelových druhů byly charakterizovány hodnotami minimální, maximální a vrcholové frekvence (Obr. 5).

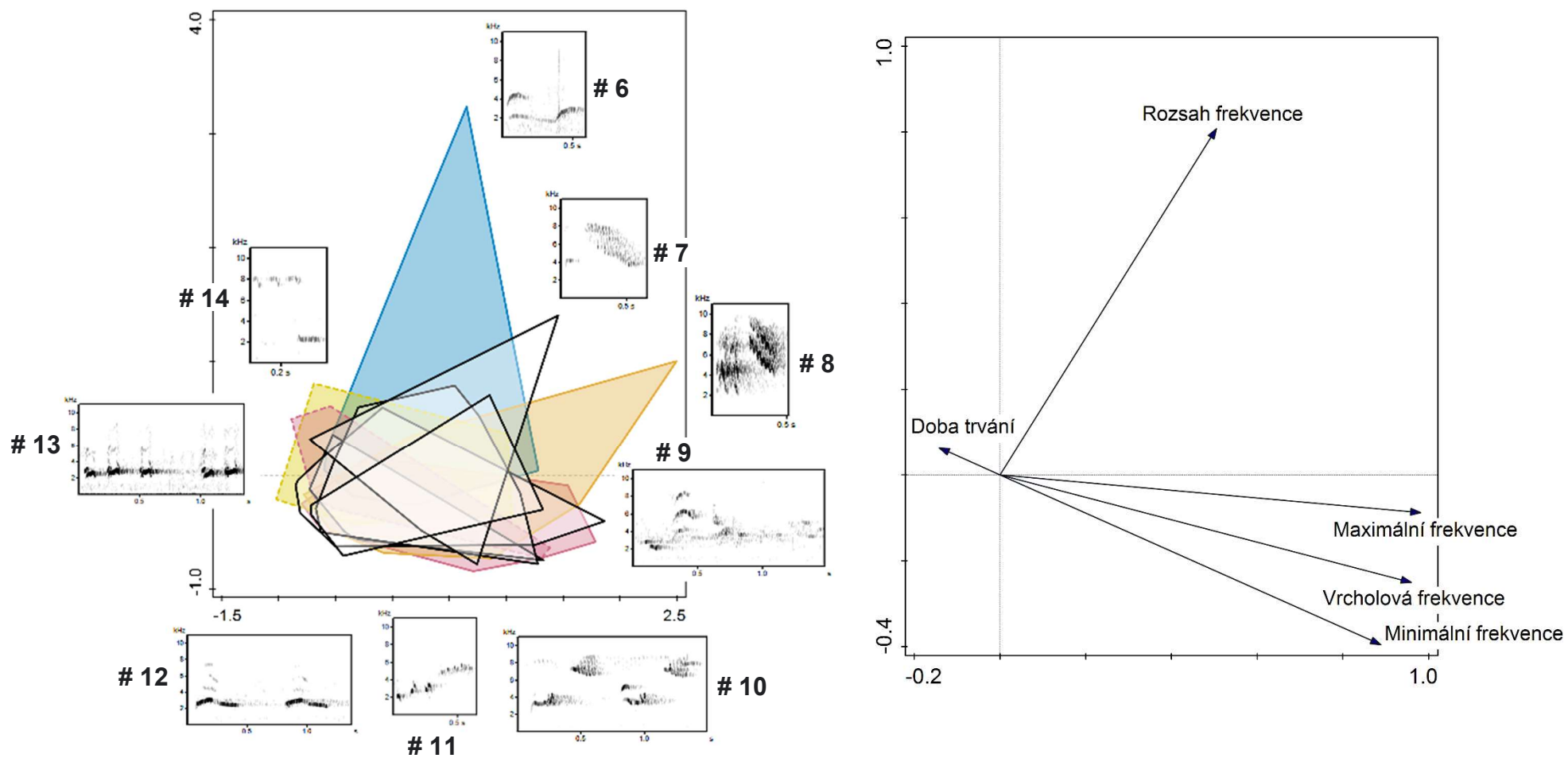
Druhově specifický hlas drozda zpěvného vykazoval velkou míru variability – od vysokých vypísknutí až po poměrně hluboké tóny (Obr. 6). Každý z jedinců má částečně zcela originální projev – tzn. „extrémní“ hodnoty, které u jiných jedinců chybí. Všichni jedinci vykazovali společný typ projevu, především krátké sekvence s nízkým rozsahem frekvencí.



Obr. 4 – Ukázky pěti nejčastějších projevů drozda zpěvného (CD # 1 - # 5).

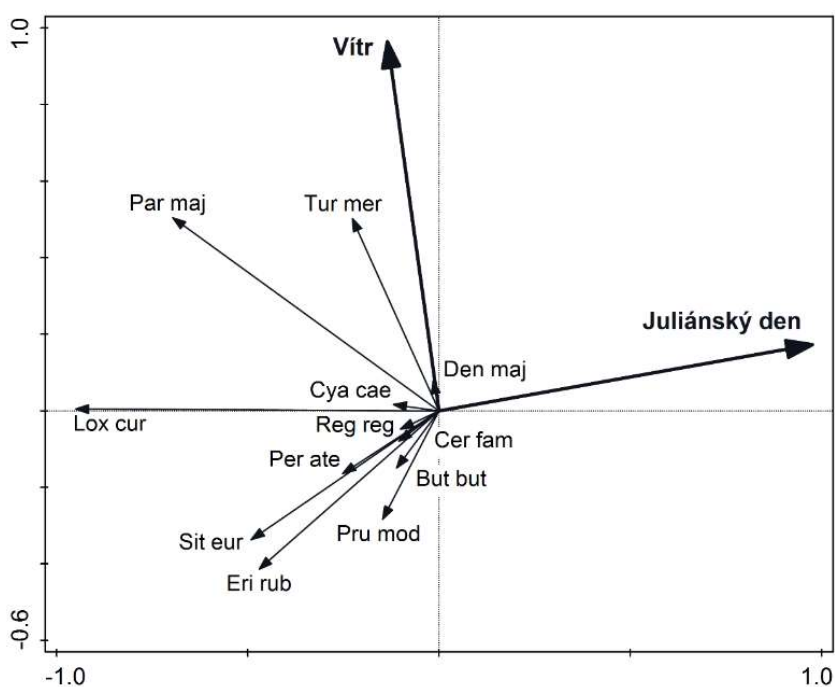


Obr. 5 – Zobrazení vybraných druhů na základě parametrů hlasového projevu a podobnost s parametry drozdů zpěvných. Volání (černé kruhy), varování (šedé kruhy), zpěv (bílé kruhy), červené trojúhelníky (drozdi zpěvní). PCA analýza, I. a II. ordinační osa vysvětlují 88,6% variability. Byly použity šestipísmenné zkratky z latinských názvů druhů.

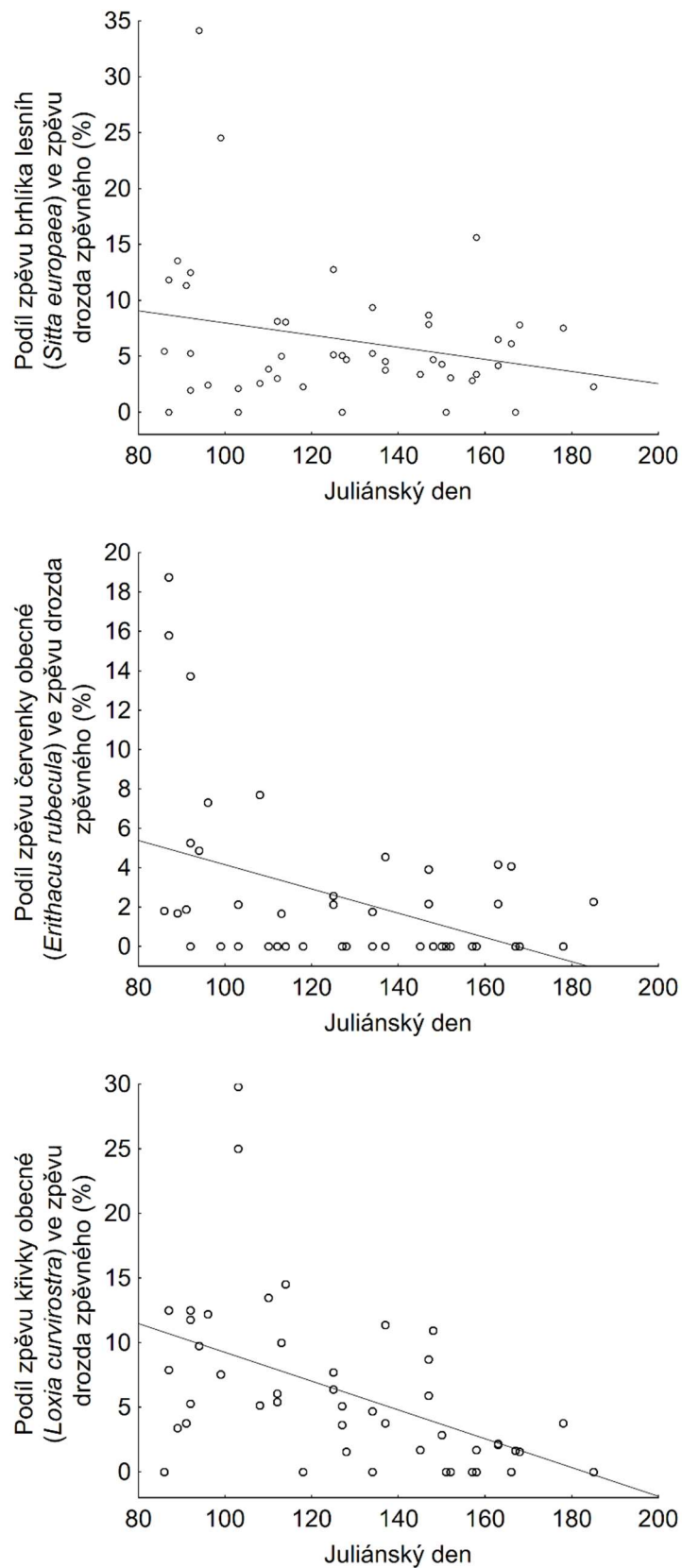


Obr. 6 – Zobrazení variability hlasu drozda zpěvného v závislosti na různých parametrech zpěvu (n = vybraných 10 jedinců). PCA analýza, I. a II. ordinační osa vysvětlují 91,3% variability (CD # 6 - # 14).

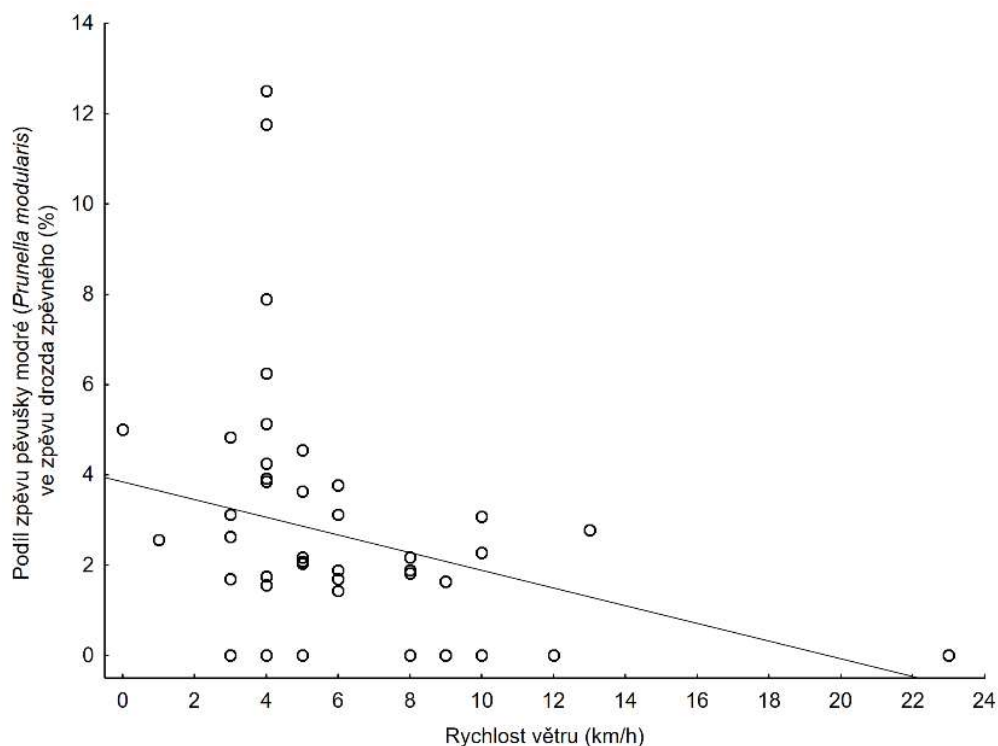
Vliv struktury vegetace na složení imitací se neprokázal (PCNM analýza). Většina abiotických faktorů neovlivňuje drozdy jako celek, ale některé z faktorů mají vliv na míru imitování konkrétních druhů – k takovým patří například Juliánský den nebo rychlost větru (Obr. 7). Postupem sezóny se z imitací vytrácí brhlík lesní, křivka obecná a červenka obecná (Obr. 8). Rychlost větru může mít také vliv, a to konkrétně například na imitování pěvušky modré (*Prunella modularis*, Obr. 9).



Obr. 7 – Vliv abiotických faktorů (vítr a Juliánský den) na procento imitací vybraných druhů (n = 12 druhů), které z 8 % fitovaly I. a II. ordinační osu. PCNM analýza, I. a II. ordinační osa vysvětlují 14,9% variability. Juliánský den: pseudo-F = 4,0; P = 0,002. Vítr: pseudo-F = 3,3; P = 0,012.

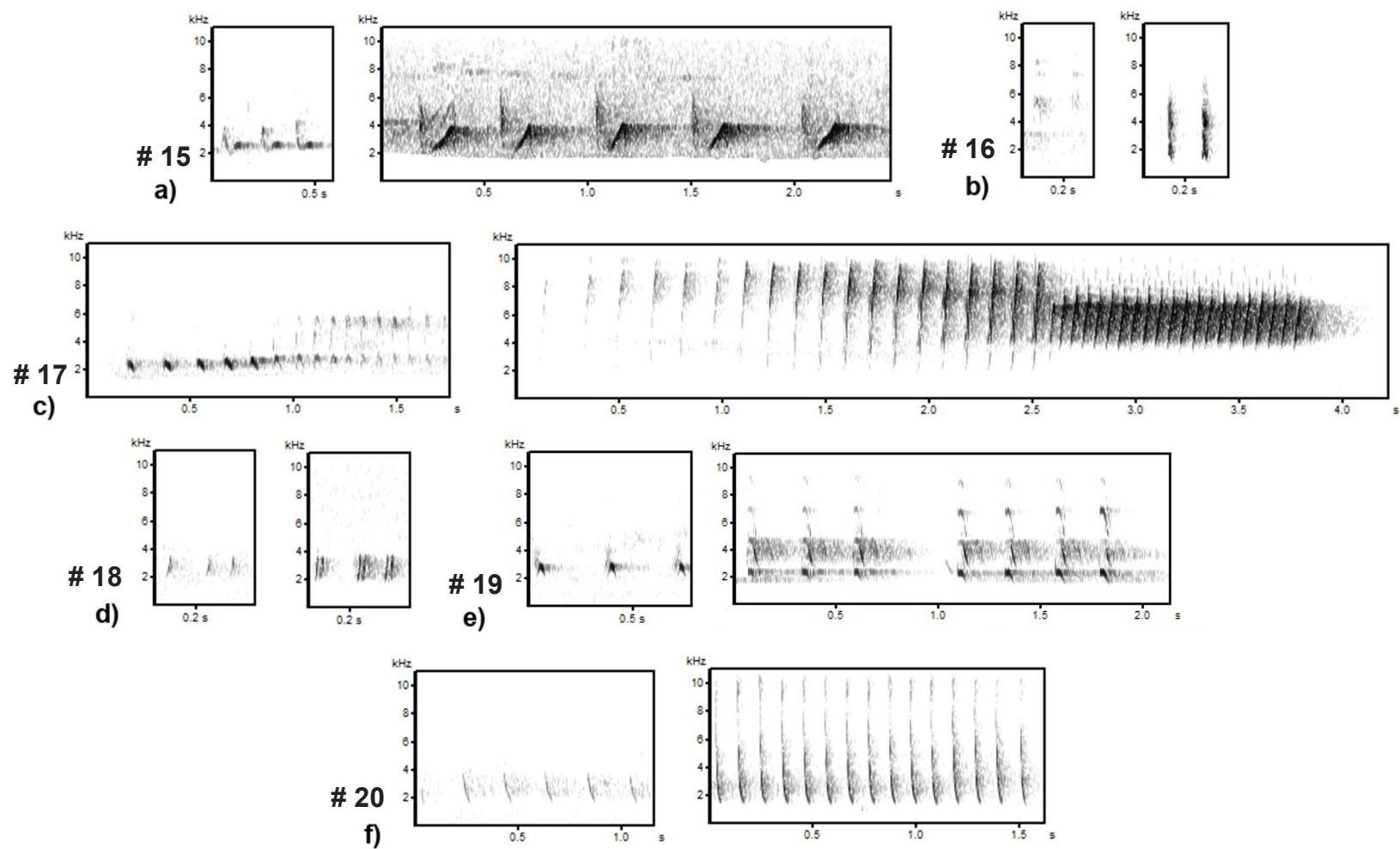


Obr. 8 – Procento imitací brhlíka lesního, červenky obecné a křivky obecné ve zpěvu drozda v závislosti na Juliánském dnu. Brhlík lesní: $R^2 = 0,60$; beta = $-0,25$; $P = 0,101$. Červenka obecná: $R^2 = 0,17$; beta = $-0,42$; $P = 0,004$. Křivka obecná: $R^2 = 0,25$; beta = $-0,50$; $P < 0,001$.



Obr. 9 – Procento imitací pěvušky modré ve zpěvu drozda v závislosti na rychlosti větru. $R^2 = 0,10$; $\beta = -0,32$; $P = 0,030$.

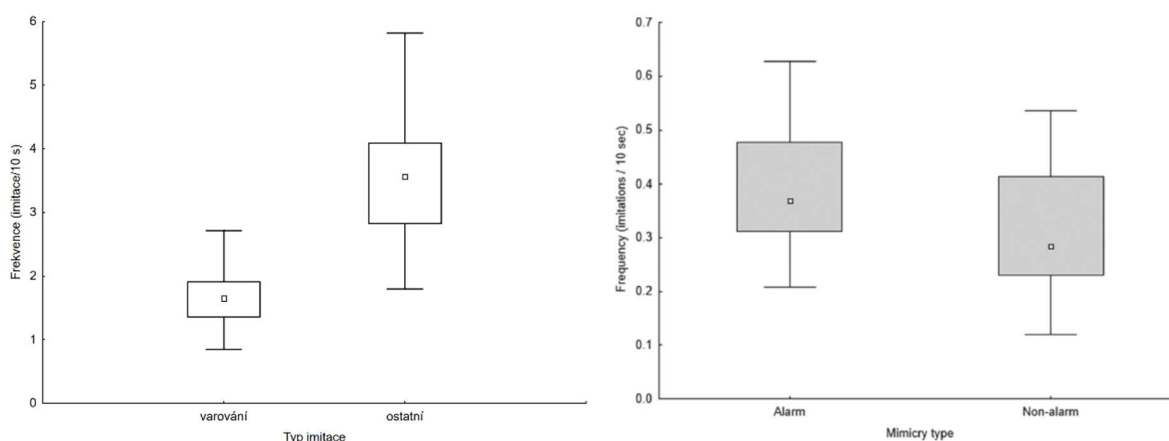
Drozd zpěvný imituje některé druhy s velkou přesností, kterou lze zhodnotit i vizuálně bez akustického doprovodu (Obr. 10). Některé druhy si ale přizpůsobuje a upravuje, například křivku obecnou a slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) imituje pomaleji, než je produkce modelového druhu. Imitace křepelky polní (*Coturnix coturnix*) je prakticky k nerozeznání od modelového druhu.



Obr. 10 – Porovnání spektrogramů drozdovy imitace (vlevo) a modelových druhů (vpravo). Druhy – a) brhlík lesní, b) kos černý, c) budníček lesní, d) křepelka polní, e) křivka obecná, f) slavík obecný (CD # 15 - # 20).

5. Diskuse

Drozd zpěvný imitoval ostatní hlasové projevy častěji než varování („alarm call“ hypotéza), na rozdíl od sedmihláska hajního (Riegert & Jůzlová, 2018). Při porovnání těchto druhů lze vidět, že drozd má frekvence imitací o řád vyšší (Obr. 11). Podobného výsledku dosáhli také Goodale & Kotagama (2006), kteří se zabývali frekvencí varovných imitací u dronga vlajkového. Tento druh dokonce dokáže různé typy varování – před predátorem nebo jako výzva k mobbingu – využívat ve správném kontextu a imituje své hnízdní predátory. Procentuální zastoupení varovných hlasů je různé – u lemčíka skvrnitého (*Chlamydera maculata*) 80 % (Kelley & Healy, 2011) a u střízlíkovce rudookého 92 % (Igic & Magrath, 2013). Drozd zpěvný se tak vymyká obecné hypotéze, že častějším imitováním varovných hlasů imitátor odstrašuje predátora (Kelley et al., 2008, Dalziell et al., 2015). Tento druh pravděpodobně není vystaven tak velké predaci jako sedmihlásek hajní a jiné druhy a zařazením varovných imitací do svého repertoáru jen zvětšuje jeho variabilitu.



Obr. 11 – Porovnání frekvencí varovných a ostatních hlasových projevů drozda zpěvného a sedmihláska hajního (Riegert & Jůzlová, 2018).

V této práci byla „passive sampling“ hypotéza podpořena jen částečně. Nejčastěji slyšené druhy v teritoriu, pěnkavu obecnou a červenku obecnou, drozd imitoval velmi málo. Zpěv červenky obecné nedokázal napodobit dobře a pokaždé si z něj vybral jen krátké úseky. Varování pěnkavy obecné imitoval častěji než její zpěv. Kukačku obecnou a holuba hřivnáče neimitoval ani jeden nahráný jedinec, a to pravděpodobně proto, že jejich zpěvy jsou i na

drozdův velký rozsah příliš hluboké. Tato hypotéza se potvrdila u sedmihláska hajního (Riegert & Jůzlová, 2018), ale opačného výsledku dosáhl Gammon (2013) u drozdece mnohohlasého. Dokonce se ukázalo, že drozdec imituje častěji druhy, které slyšel vzácně. Pravděpodobně tedy není nutné, aby se imitátor s modelovým druhem setkával často, aby se jeho hlas dokázal naučit.

Druhově specifický zpěv drozda je velmi variabilní. Nejčastějším projevům, které jsou všem jedincům společné, jsou nejpodobnější jednoduché varovné hlasy, volání a zpěvy. Potvrdila se tak hypotéza, že imitátoři imitují podobné hlasové projevy svému vlastnímu zpěvu, a imitace tak pro ně není příliš náročná na replikování („acoustic similarity“ hypotéza). Může jít o fyziologická omezení, stavba syrinxu dokáže být limitující při imitování výrazně odlišných zvuků (Zollinger & Suthers, 2004). Drozd zpěvný je známý svým několikanásobným opakováním jednotlivých elementů. Krátké a jednoduché elementy upřednostňuje právě proto, aby je mohl snadno zopakovat. Ze složitějších hlasových projevů si vybírá jen jednoduché elementy, například druhově specifický hlas pěnkavy obecné se v drozdově zpěvu téměř nevyskytl, zato poměrně časté byly imitace varování tohoto druhu. Složitější a delší zpěv, například pěnice černohlavé, reprodukoval pouze jednou, bez opakování. Rozsah nahraného drozdího hlasu (od 770 Hz do 9 533 Hz) je obdivuhodný a napříč ptačím světem jedinečný. Například drozdci mnohohlasí zvládají zpěv v rozsahu 750 – 7 000 Hz (Zollinger & Suthers, 2004).

Vliv struktury vegetace na složení imitací se v této práci neprokázal. Deoniziak & Osiejuk (2019) zjišťovali, jak se liší městské a lesní populace drozda zpěvného v komplexnosti zpěvu. V urbánních oblastech jsou ptáci vystaveni specifickému hluku, který se v lesním porostu nevyskytuje. Svůj hlasový projev tomu tedy přizpůsobují. Konkrétní přizpůsobení se různí, může se týkat hlasitosti, ale také délky zpěvu. Ačkoliv se studie nezabývala imitacemi, je zajímavé, že městské populace měly větší repertoár svého vlastního druhově specifického zpěvu a jednotlivé sekvence byly opakovány vícekrát než u lesních populací. Zároveň jedinci zpívali hlasitěji a s vyšší frekvencí, aby se vyrovnali s hlukem města. Vliv struktury vegetace na složení imitací nebyl dosud u žádného imitátora zkoumán. Může mít vliv na obecné charakteristiky zpěvu (Deoniziak & Osiejuk, 2019), ale pravděpodobně neovlivňuje míru začlenění imitací konkrétních druhů. Drozd zpěvný zpívá v jakémkoli typu porostu, pokryvnost keřového i stromového patra u něj tedy prakticky nehrají roli, několik jedinců v této práci bylo například nahráváno na soliterních smrcích na louce. Důležitější je pro něj

stromové patro než keřové, protože drozd při zpěvu sedí na špičce stromu. Vzhledem k tomu, že je jeho zpěv přednášen z vyvýšeného místa, není pravděpodobné, že by struktura vegetace nižších pater mohla ovlivnit jeho projev.

Vliv abiotických faktorů na strukturu a použití imitací také dosud nebyl studován. Z mé práce vyplývá, že některé faktory mohou mít vliv na podíl imitací některých druhů ve zpěvu drozda zpěvného. Nižší frekvence imitací brhlíka lesního, křivky obecné a červenky obecné na konci hnízdní sezóny může znamenat, že drozd se učí nové imitace během sezóny (např. migrující druhy). Patří totiž ke druhům s neukončeným učením zpěvu, podobně jako například kanár divoký (*Serinus canaria*, Wilbrecht & Nottebohm, 2003). Učení tedy není limitováno pouze senzitivní fází mladého jedince, jako je tomu u druhů s ukončeným učením. Rychlost větru může mít vliv na imitování pěvušky modré. Častěji je imitována za bezvětří, pravděpodobně proto, že zpívá potichu.

V přesnosti imitací se ptačí imitátoři velmi liší. Je to dáno fyziologickými omezeními, kdy napodobení určitého zvuku je pro jedince fyzicky nemožné, nebo minimálně velmi náročné (Zollinger & Suthers, 2004). Vůbec nejvíce v ní vynikají lyrochvosti (Putland et al., 2006; Zann & Dunstan, 2008), kteří zvládají k nerozeznání imitovat složité mechanické zvuky (Kelley et al., 2008). Poměrně velkou přesnost volání poštolky obecné a straky obecné vykazoval sedmihlásek hajní (Riegert & Jůzlová, 2018). Mezi přesné imitátory se řadí také drongo vlajkový (Agnihotri et al., 2014). Drozd zpěvný dobře imitoval jednoduché varování, volání a zpěvy, které jsou nejpodobnější jeho druhově specifickému zpěvu. Právě to je pro drozda zásadní, protože sekvence ve svém zpěvu minimálně dvakrát opakuje. Přesnost imitací je zohledňována v sexuálním výběru (Coleman et al., 2007; Iqic & Magrath, 2013). Přesnější samci mohou být některými samicemi upřednostňováni více než jedinci s širokým repertoárem (Coleman et al., 2007). Právě vliv sexuálního výběru pravděpodobně ovlivňuje přesnost hlasového projevu drozda zpěvného a velikost jeho repertoáru. Na přesnost imitování má vliv i věk, kdy starší jedinci dokážou imitovat přesněji, mají proto i vyšší reprodukční úspěšnost (Zann & Dunstan, 2008). U drozda zpěvného je však obtížné tuto hypotézu otestovat, kvůli nesnadnému cílenému odchytu, a tedy nemožnosti individuálního značení jedinců.

6. Závěr

Analyzovala jsem nahrávky 46 zpívajících samců drozda zpěvného a zjišťovala variabilitu jeho hlasového projevu, spektrum imitovaných druhů a podobnost druhově specifického hlasu drozda s hlasy modelových imitovaných druhů. Ověřila jsem, jestli má struktura vegetace a různé abiotické faktory vliv na složení imitací v drozdově zpěvu.

- 1) Ze 74 min nahrávek imitace představovaly 65,1 %.
- 2) Ve zpěvu nahraných jedinců byly rozeznány imitace 80 druhů ptáků (průměr \pm SD, 22 ± 4).
- 3) Nebyl potvrzen předpoklad pro „alarm call“ hypotézu. Drozdi častěji imitují ostatní hlasové projevy (zpěv, volání atd.) pravděpodobně proto, že nejsou vystaveni velké predaci a začleněním varovných projevů do zpěvu jen zvětšují svůj repertoár.
- 4) Částečně byla podpořena „passive sampling“ hypotéza.
- 5) Druhově specifický hlas drozda je podle parametrů zpěvu podobný často imitovaným druhům. Potvrdila jsem tedy předpoklady „acoustic similarity“ hypotézy.
- 6) Struktura vegetace nemá vliv na složení imitovaných druhů ve zpěvu drozda, ale výběr druhů se mění v průběhu hnízdní sezóny a s rychlostí větru. V průběhu hnízdní sezóny drozdi využívají nově naučené druhy, které se na lokalitě vyskytují později. Rychlost větru negativně koreluje s podílem imitací druhů s tichým hlasovým projevem.
- 7) Druhově specifický zpěv drozda vykazuje velkou variabilitu. Jeho základ však tvoří několik trylků, které sdílí všichni jedinci.
- 8) Imitace u drozda plní primárně jinou funkci než u ostatních druhů (např. sedmihlásek hajní). Velká variabilita zpěvu může souviset například s vyšším fitness samců s variabilním zpěvem.

7. Seznam použité literatury

- Agnihotri, S., Sundeeep, P. V. D. S., Seelamantula, C. S., Balakrishnan, R., & Coleman, M. J. (2014). Quantifying Vocal Mimicry in the Greater Racket-Tailed Drongo: A Comparison of Automated Methods and Human Assessment. *PLoS ONE*, *9*(3).
- Černý, W. (2005). Drozd zpěvný (*Turdus philomelos*). In W. Černý & K. Drchal, *Ptáci* (9 ed., p. 204). Aventinum nakladatelství. ISBN 80-7151-258-3.
- Coleman, S. W., Patricelli, G. L., Coyle, B., Siani, J., & Borgia, G. (2007). Female preferences drive the evolution of mimetic accuracy in male sexual displays. *Biology Letters*, *3*(5), 463-466.
- Cunha, F. C. R. da, Fontenelle, J. C. R., Griesser, M., & Griffin, A. (2017). Predation risk drives the expression of mobbing across bird species. *Behavioral Ecology*, *28*(6), 1517-1523.
- Dalziell, A. H., Welbergen, J. A., Igic, B., & Magrath, R. D. (2015). Avian vocal mimicry: a unified conceptual framework. *Biological Reviews*, *90*(2), 643-668.
- Dell Inc. (2016). Dell Statistica (data analysis software system), version 13. Dostupné z: <http://www.statsoft.com/Products/STATISTICA-Features>
- Deoniziak, K., & Osiejuk, T. S. (2019). Habitat-related differences in song structure and complexity in a songbird with a large repertoire. *BMC Ecology*, *19*(1).
- Flower, T. (2011). Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm calls to steal food. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1711), 1548-1555.
- Gammon, D. E. (2013). How is model selection determined in a vocal mimic?: Tests of five hypotheses. *Behaviour*, *150*(12), 1375-1397.
- Gammon, D. E., & Corsiglia, A. M. (2019). Mockingbirds imitate frogs and toads across North America. *Behavioural Processes*, *169*.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., Pavlova, D. Z., Avilés, J. M., & Møller, A. P. (2007). A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. *Behavioral Ecology*, *18*(6), 1001-1009.

- Goller, M., & Shizuka, D. (2018). Evolutionary origins of vocal mimicry in songbirds. *Evolution Letters*, 2(4), 417-426.
- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2006). Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1588), 875-880.
- Goodale, E., Ratnayake, C. P., & Kotagama, S. W. (2014). The frequency of vocal mimicry associated with danger varies due to proximity to nest and nesting stage in a passerine bird. *Behaviour*, 151(1), 73-88.
- Gruar, D., Peach, W., & Taylor, R. (2003). Summer diet and body condition of Song Thrushes (*Turdus philomelos*) in stable and declining farmland populations. *Ibis*, 145, 637-649.
- Hamao, S., & Eda-Fujiwara, H. (2004). Vocal mimicry by the Black-browed Reed Warbler *Acrocephalus bistrigiceps* : objective identification of mimetic sounds. *Ibis*, 146, 61-68.
- Henty, C. J. (1986). Development of snail-smashing by Song Thrushes. *British Birds*, 79, 277-281.
- Igic, B., & Magrath, R. D. (2013). Fidelity of vocal mimicry: identification and accuracy of mimicry of heterospecific alarm calls by the brown thornbill. *Animal Behaviour*, 85(3), 593-603.
- Igic, B., & Magrath, R. D. (2014). A songbird mimics different heterospecific alarm calls in response to different types of threat. *Behavioral Ecology*, 25(3), 538-548.
- Jůzlová, Z., & Riegert, J. (2012). Vocal mimicry in the song of the Icterine warbler, *Hippolais icterina* (Sylviidae, Passeriformes). *Folia Zoologica*, 61(1), 17-24.
- Kelley, L. A., Coe, R. L., Madden, J. R., & Healy, S. D. (2008). Vocal mimicry in songbirds. *Animal Behaviour*, 76(3), 521-528.
- Kelley, L. A., & Healy, S. D. (2010). Vocal mimicry in male bowerbirds: who learns from whom? *Biology Letters*, 6(5), 626-629.
- Kelley, L. A., & Healy, S. D. (2011). Vocal mimicry. *Current Biology*, 21(1), 9-10.
- Møller, A. P., Gil, D., Liang, W., & Hare, J. (2021). Snake-like calls in breeding tits. *Current Zoology*, 67(5), 473-479.

- Putland, D. A., Nicholls, J. A., Noad, M. J., & Goldizen, A. W. (2006). Imitating the neighbours: vocal dialect matching in a mimic–model system. *Biology Letters*, 2(3), 367-370.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ratnayake, C. P., Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2010). Two sympatric species of passerine birds imitate the same raptor calls in alarm contexts. *Naturwissenschaften*, 97(1), 103-108.
- Redlisiak, M., Remisiewicz, M., & Nowakowski, J. K. (2018). Long-term changes in migration timing of Song Thrush (*Turdus philomelos*) at the southern Baltic coast in response to temperatures on route and at breeding grounds. *International Journal of Biometeorology*, 62(9), 1595-1605.
- Riegert, J., & Jůzlová, Z. (2018). Vocal mimicry in the song of Icterine warblers (*Hippolais icterina*): possible functions and sources of variability. *Ethology Ecology & Evolution*, 30(5), 430-446.
- ten Cate, C., & Fullagar, P. J. (2021). Vocal imitations and production learning by Australian musk ducks (*Biziura lobata*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 376(1836).
- Ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Ithaca (USA): Microcomputer Power, 496.
- Wilbrecht, L., & Nottebohm, F. (2003). Vocal learning in birds and humans. *Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews*, 9(3), 135-148.
- Xeno-Canto* [online], 2005. [cit. 2021-11-15]. Dostupné z: <https://www.xeno-canto.org/>
- Zann, R., & Dunstan, E. (2008). Mimetic song in superb lyrebirds: species mimicked and mimetic accuracy in different populations and age classes. *Animal Behaviour*, 76(3), 1043-1054.
- Zollinger, S. A., & Suthers, R. A. (2004). Motor mechanisms of a vocal mimic: implications for birdsong production. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1538), 483-491.

8. Přílohy

Příloha 1 – Frekvence (imitace za 10 sekund) druhově specifického hlasu drozda zpěvného a imitovaných druhů identifikovaných u 46 jedinců. Imitované druhy jsou řazeny sestupně podle frekvencí.

Druh	Celková frekvence (imitace/10 s)
<i>Turdus philomelos</i>	2,430
Neidentifikovaná imitace	0,072
<i>Parus major</i>	0,553
<i>Sitta europaea</i>	0,348
<i>Emberiza calandra</i>	0,330
<i>Loxia curvirostra</i>	0,300
<i>Poecile montanus</i>	0,289
<i>Muscicapa striata</i>	0,285
<i>Spinus spinus</i>	0,203
<i>Turdus merula</i>	0,158
<i>Sylvia atricapilla</i>	0,151
<i>Fringilla coelebs</i>	0,142
<i>Prunella modularis</i>	0,133
<i>Motacilla cinerea</i>	0,124
<i>Erithacus rubecula</i>	0,115
<i>Cinclus cinclus</i>	0,108
<i>Periparus ater</i>	0,099
<i>Carpodacus erythrinus</i>	0,095
<i>Lullula arborea</i>	0,093
Mechanický zvuk	0,086
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,084
<i>Sylvia communis</i>	0,068
<i>Troglodytes troglodytes</i>	0,065
<i>Buteo buteo</i>	0,063
<i>Parus sp.</i>	0,059
<i>Lanius collurio</i>	0,056
<i>Tringa ochropus</i>	0,047
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,045
<i>Cyanistes caeruleus</i>	0,045
<i>Luscinia megarhynchos</i>	0,043
<i>Dryocopus martius</i>	0,041
<i>Chloris chloris</i>	0,038
<i>Regulus sp.</i>	0,036
<i>Lophophanes cristatus</i>	0,036
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0,036
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	0,032
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0,029
<i>Hirundo rustica</i>	0,027
<i>Garrulus glandarius</i>	0,025

<i>Regulus regulus</i>	0,025
Exotický druh	0,025
<i>Certhia familiaris</i>	0,023
<i>Picus viridis</i>	0,023
<i>Oriolus oriolus</i>	0,020
<i>Regulus ignicapilla</i>	0,020
<i>Sylvia curruca</i>	0,020
<i>Ficedula parva</i>	0,016
Corvidae	0,016
<i>Turdus torquatus</i>	0,014
<i>Coturnix coturnix</i>	0,014
<i>Accipiter gentilis</i>	0,011
<i>Corvus corone</i>	0,011
<i>Pica pica</i>	0,009
<i>Poecile palustris</i>	0,009
<i>Anthus trivialis</i>	0,009
<i>Hippolais icterina</i>	0,009
<i>Linaria cannabina</i>	0,009
<i>Sylvia borin</i>	0,009
<i>Emberiza citrinella</i>	0,009
<i>Gallinago gallinago</i>	0,009
<i>Accipiter nisus</i>	0,007
<i>Aegolius funereus</i>	0,007
<i>Jynx torquilla</i>	0,007
<i>Acanthis flammea</i>	0,007
<i>Phylloscopus collybita</i>	0,007
<i>Serinus serinus</i>	0,007
<i>Delichon urbicum</i>	0,005
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	0,005
<i>Corvus corax</i>	0,005
<i>Dendrocopos major</i>	0,005
<i>Ficedula albicollis</i>	0,005
Nepěvec	0,005
<i>Coloeus monedula</i>	0,002
<i>Falco tinnunculus</i>	0,002
<i>Gallus gallus domesticus</i>	0,002
<i>Turdus viscivorus</i>	0,002
<i>Actitis hypoleucos</i>	0,002
<i>Crex crex</i>	0,002
<i>Dryobates minor</i>	0,002
<i>Glaucidium passerinum</i>	0,002
<i>Pavo cristatus</i>	0,002
<i>Strix aluco</i>	0,002
<i>Certhia brachydactyla</i>	0,002
<i>Locustella fluviatilis</i>	0,002
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0,002
<i>Riparia riparia</i>	0,002

Fringillidae	0,002
Hmyz	0,002
Savec	0,002
Potok	0,002
<i>Remiz pendulinus</i>	0,002
Vítr	0,002
