

Škola doktorských studií v biologických vědách
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Individuální rozpoznávání na základě akustických signálů u pěvců

Disertační práce

RNDr. Pavel Jaška

Školitel: doc. RNDr. Roman Fuchs, CSc.
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Školitel specialista: RNDr. Pavel Linhart, Ph.D.
Výzkumný ústav živočišné výroby, v. v. i.

České Budějovice 2018

■ Doporučená forma citace této práce

Jaška P (2018) Individuální rozpoznávání na základě akustických signálů u pěvců (Recognition of conspecific individuals in songbirds based on acoustic signals, Ph.D. Thesis in Czech). Ph.D. Thesis Series, No. 2, University of South Bohemia, Faculty of Science, School of Doctoral Studies in Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic, 124 pp.

■ Annotation

This study investigates the song-based recognition of individual songbirds with the main focus on the chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) as a model species. The introductory part deals with vocalization-based recognition in birds in general. The following parts summarize our knowledge of individual recognition in songbirds based on song, namely the limitation of recognition ability caused by repertoire size or song sharing and how songbirds encode their identity in song. In the field study, we also proved the ability of the chiffchaff and willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) to recognise particular neighbours based on one particular song from their repertoire. Our findings are interesting because chiffchaff and willow warbler differ in repertoire size and song organisation. We also analysed the repertoire size of chiffchaff males and the potential for identity encoding by basic voice characteristics (timing and frequency). We have found that chiffchaff song is unstable from year to year and that basic voice characteristics are useful for identification only when the same song type is used in the short time period. The last part of the thesis answers the question of whether there are some general voice characteristics independent of song content that might represent the structure of the sound organ and thus carry the identity of a bird independently of song content. We used ASRNI (Automatic system for the recognition of bird individuals) to identify particular birds based on unprocessed (raw) recordings of song without song preparation or manual measurements. This method also allows work with the data as an open set, so that the number of birds analysed does not have to be known in advance. Based on the parameters automatically extracted, we were able to recognise individuals with satisfactory accuracy. Based on such findings, we proved the existence of individually specific voice qualities that are independent of voice content and which may be used by birds for recognition.

By using ASRNI we also introduced an approach that has great potential to be used in the effective acoustic monitoring of bird populations.

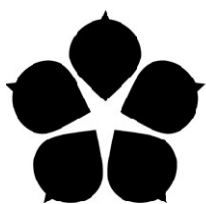
■ Prohlášení

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Mariánské Lázně, 16. 3. 2018

Pavel Jaška

■ Afiliace



Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science

Tato práce vznikla na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

■ Finanční podpora

Výzkum byl během let podpořen z následujících zdrojů:

Grantová agentura Jihočeské univerzity (GAJU 04-142/2010, GAJU 079/2012/P, GAJU 159/2013/P, GAJU 151/2016/P).

Grantová agentura České republiky (GA14-27955, GA14-27925S).

Ministerstvo zemědělství České republiky (MZE0002701404, MZERO0714, MZERO0716).

National Science Centre, Poland (2015/19/P/NZ8/02507).

European Regional Development Fund (ERDF).

New Technologies for the Information Society (NTIS).

European Centre of Excellence (CZ.1.05/1.1.00/02.0090).

■ Poděkování

V první řadě patří velké díky mé rodině, bez jejíž neustálé podpory bych se daleko nedostal. Rád bych poděkoval Pavlu Linhartovi za to, že se ujal oponentury mé bakalářské práce a od té doby se stal mým konzultantem a kolegou po zbytek mých studií. Ve spolupráci s ním vznikla většina mých odborných výstupů, rovněž význačně pomohl i v časech lidsky obtížných. Děkuji Romanu Fuchsovi za možnost absolvovat doktorandská studia pod jeho školitelským vedením. Jeho odolnost vůči mé drzosti byla obdivuhodná. Děkuji všem svým přátelům a kolegům, díky kterým se mé roky doktorandských studií staly roky neopakovatelnými.

■ Seznam publikací a autorský podíl

- I. **Jaška, P.**, Linhart, P. & Fuchs, R. (2016). Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců. *Sylvia* **52**, 2–16.
(IF = 0)
P. Jaška se hlavní měrou podílel na zpracování literatury. Ve spolupráci se spoluautory sepsal rukopis.
- II. **Jaška P.**, Linhart P. & Fuchs R. (2015). Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study. *Journal of Avian Biology* **45**, 151–158.
(IF₂₀₁₅ = 2, 192)
P. Jaška navrhl experimentální práci, provedl ji v terénu a zpracoval nashromážděná data. Ve spolupráci se spoluautory sepsal rukopis.
- III. Průchová, A., **Jaška, P.** & Linhart, P. (2017). Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *Journal of Ornithology* **158**, 911–924.
(IF₂₀₁₆ = 1, 468)
P. Jaška spolupracoval na sběru dat a jejich analýze. Rovněž přispěl k přípravě rukopisu.
- IV. Ptáček, L., Machlica, L., Linhart, P., **Jaška P.** & Müller, L. (2016). Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings. *Bioacoustics* **25**, 55–73.
(IF₂₀₁₆ = 1,297)
P. Jaška spolupracoval při sběru dat a rovněž přispěl k přípravě rukopisu.

■ ■ **Obsah**

Kapitola 1	1
Úvod do problematiky individuálního rozpoznávání podle hlasu u ptáků, souhrn výzkumného úsilí, výsledky a závěry	
Kapitola 2	61
Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců	
Kapitola 3	77
Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study	
Kapitola 4	87
Cues to individuality in song of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaff <i>Phylloscopus collybita</i>	
Kapitola 5	103
Automatic recognition of bird individuals on open set using as-is recordings	
Curriculum vitae	123

Individuální rozpoznávání na základě akustických signálů u pěvců

Kapitola 1

**Úvod do problematiky individuálního
rozpoznávání podle hlasu u ptáků,
souhrn výzkumného úsilí,
výsledky a závěry**

Pavel Jaška, disertační práce

Úvod

Ptačí vokalizace a individuální rozpoznávání

Akustická komunikace hraje klíčovou roli v dorozumívání ptáků. Akustické signály lze rozdělit na různé typy volání s jednoduchou strukturou a zpravidla složitější zpěv, který je typický pro pěvce (Passeriformes). Určitým repertoárem volání disponují všichni ptáci (Marler 2004). Volání jsou rozličná a plní celou řadu komunikačních funkcí, např. udržování kontaktu, koordinace při pohybu hejna, signalizace potravních možností, agresivity nebo varování před predátory (Hamilton 1962, Gyger & Marler 1988, Evans et al. 1993, Ficken & Popp 1996, Kondo & Watanabe 2009). Zpěv je na druhou stranu formalizovanější chování užívané především v kontextu teritoriality a získávání partnera. Pro tyto účely je vysoce specializovaný (Moller 1991, McGregor 1993, Searcy & Yasukawa 1996). Vokalizace ptáků je velmi komplexní, nad rámec vlastního dorozumívání nese řadu informací o vokalizujícím jedinci (Searcy & Yasukawa 1996, Wanker & Fischer 2001, review Gil & Gahr 2002). Ptačí zpěv může např. poskytovat informaci o identitě druhu nebo jedince, kvalitě jedince, motivaci nebo o kvalitě jeho teritoria (Elfström 1990, Duffy & Ball 2002, Linhart et al. 2013, Lampe & Espmark 2003). Individuální identita je tedy jen jednou z mnoha informací, jež může vokalizace poskytovat.

Schopnost individuálního rozpoznávání podle hlasu přináší řadu výhod, pokud se jedinci opakovaně setkávají a pokud je výhodné chovat se různě vůči různým jedincům (Sherman et al. 1997, Tibbetts & Dale 2007). Rozpoznávání je tedy základním předpokladem pro vytvoření a udržení komplexního sociálního systému s různými vztahy mezi jedinci (Falls 1982). K nutnosti rozpoznávat jedince dochází zejména při výchově mláďat, při párování, udržování soudržnosti rodin, hejn a partnerství, ale také při teritoriálních interakcích sousedících samců. Cíl této práce spočívá především v rozšíření současných poznatků o mechanismech fungování individuálního rozpoznávání podle zpěvu právě v teritoriálních interakcích samců pěvců. Pro ucelený pohled je na úvod

tato problematika zasazena do širšího okruhu individuálního rozpoznávání obecně na základě vokalizace u ptáků.

Metodické principy ve výzkumu rozpoznávání podle hlasu u ptáků

Výzkum rozpoznávání podle hlasu ptáků se ubíral v zásadě dvěma směry. První si pokládá základní otázku, zda jsou ptáci vůbec schopni se podle hlasu rozpoznávat. Tento přístup vyžaduje vystavení testovaného subjektu různým hlasovým stimulům v playbackových experimentech, zpravidla známých nebo neznámých jedinců. Na základě srovnání reakcí na různé stimuly lze následně potvrdit, resp. nepotvrdit přítomnost rozpoznávání (Falls & d'Agincourt 1981, Galeotti & Pavan 1993, Lind et al. 1996, Lefevre et al. 1998, Zandberg et al. 2014). Takový experimentální design nám však neposkytuje informaci o tom, které hlasové charakteristiky za rozpoznáváním stojí. Druhý přístup se zabývá právě otázkou, které hlasové vlastnosti jsou pro jedince charakteristické. Při výzkumu individuální variability hlasu dochází k podrobným kvantitativním analýzám zpěvu ve spektrálních vlastnostech (frekvenční položení, frekvenční rozsah, distribuce energie ve frekvenčním spektru, atp.) a v temporálních vlastnostech (délka volání, elementů, modulace frekvence a amplitudy v čase). Zvláštní kategorií jsou pak další kvantitativní údaje o počtu elementů, frekvenčních vrcholů v hlase atp. Volba zkoumaných charakteristik závisí zpravidla na volbě badatelů (Delport et al. 2002, Lovell & Lein 2005, Linhart & Šálek 2017). Naměřené hodnoty jsou pak srovnávány, přičemž jsou hledány takové vlastnosti zpěvu, jež mají vysokou variabilitu mezi jedinci a současně nízkou variabilitu v rámci vokalizace jedince (Espmark 1975, Moseley 1979, Beecher et al. 1981). Tento metodický postup ukazuje, které hlasové charakteristiky mají potenciál identitu kódovat a které nikoliv. Na druhou stranu takové studie neříkají, zda se ptáci podle měřených charakteristik skutečně při rozpoznávání řídí. Kvalitativní alternativa ručního nebo automatického měření parametrů hlasu ze spektrogramu spočívá v pouhém okometrickém porovnání spektrogramů a přiřazování podobných k sobě (Evans 1970a, Gilbert et al. 1994, Petrusková et al. 2008, Průchová 2017 – viz kapitola č. 4). Nejlepší způsob, jak

individuální rozpoznávání v hlase zkoumat, leží v kombinaci dvou hlavních výše zmíněných principů. Na začátku může dojít k vytipování individuálně specifických charakteristik, jejich následnému analyzování a v konečném důsledku testování v playbackovém experimentu, kdy jsou testované znaky manipulovány (vznikají tzv. syntetické hlasy). Badatele pak zajímá, zda testovaný subjekt vnímá rozdíl mezi stimulem přirozeným a pozměněným, resp. odlišným v konkrétní hlasové charakteristice. Pokud jsou rozdíly v chování zachyceny, lze předpokládat určitou roli testovaného znaku v rozpoznávání. Bohužel jen minimum studií testovalo modifikované varianty hlasů v konkrétních parametrech v kontextu rozpoznávání (Brooks & Falls 1975, Aubin et al. 2000, Briefer et al. 2008a, Mager et al. 2010, Budka & Osiejuk 2014, Curé et al. 2016).

U řady druhů tedy existuje množství informací o určitých charakteristikách, které by mohly identitu kódovat, nicméně zda zrovna tyto ptáci využívají k identifikaci, se neví. U ještě většího množství druhů současně víme, že jsou schopny rozlišovat mezi skupinami nebo jedinci, ale nemáme představu, jak to vlastně dělají. Nejednotný postup studií je nepochybně logickým důsledkem mezidruhové variability ptačí vokalizace, jež sama o sobě do jisté míry určuje, které znaky testovat u konkrétních druhů. Současně také naznačuje, že mechanismy kódování identity se mohou mezi druhy lišit. Zejména ze studií mořských ptáků dnes víme, že způsob kódování identity může být skutečně odlišný u různých druhů na základě ekologických a fylogenetických podmínek (Aubin & Jouventin 2002, Curé et al. 2009, Dentressangle et al. 2012). V následujících odstavcích se tedy pokouším o shrnutí problematiky nikoliv z pohledu metodického, ale z pohledu behaviorálního kontextu nutnosti rozpoznávat.

Rozpoznávání rodičů, potomků a sourozenců

Rozpoznávání podle hlasu hraje klíčovou roli již na samém počátku života ptáků. Při rozpoznávání rodič - potomek se rodičům jednoduše vyplatí rozpoznat vlastní mláďata podle hlasu, aby jim mohli efektivně přinášet potravu na hnízdo nebo je krmit při jejich osamostatňování (Falls 1982, Beecher 1990, Zandberg et al. 2014).

Mláďatům se na druhou stranu vyplatí rozpoznávat hlasy svých rodičů a žádonit o potravu jen v jejich přítomnosti. Mohou tím významně šetřit energii (Kilner 2001, Rodríguez - Gironés et al. 2001) nebo snižovat riziko predace (McDonald et al. 2009, Haff & Magrath 2011). Současně se mláďatům vyplatí rozpoznávat sourozence od cizích mláďat. Tato schopnost může napomoci mláďatům najít své vlastní hnízdo v počátcích osamostatňování, čímž se mohou vyhnout agresí ze strany nepřibuzných sousedů nebo předcházet promarnění příležitosti krmení od rodičů v prostředí, kde se nachází více sousedících hnízd (Noseworthy & Lien 1976, Beecher & Beecher 1983). Nutnost rozpoznávání typu rodič - potomek, resp. sourozenců od cizích mláďat je obzvláště zásadní u druhů hnízdících v koloniích, druhů s mobilními mláďaty, resp. mláďaty sdružujícími se do školek (Beecher 1990, Aubin & Jouventin 2002). V kontextu rozpoznávání rodinných příslušníků při hnízdění se setkáváme především s rozpoznáváním volání, a to i u pěvců.

Rozpoznávání rodičů mláďaty podle jejich volání a naopak bylo demonstrováno u řady koloniálních druhů nepěvců, zejm. racků (Laridae; Evans 1970b, Charrier et al. 2001a, Mulard et al. 2008), rybáků (Sternidae; Buckley & Buckley 1972), alek (Alcidae; Ingold 1973, Tschanz & Hirsbrunner - Scharf 1975, Jones et al. 1987, Lefevre et al. 1998) a tučňáků (Aubin & Jouventin 2002, Aubin 2004). Tyto studie dobře ilustrují nutnost poznat vlastní mláďata, resp. rodiče v kontextu specifické hnízdní biologie (kolonialita, rychlý vývoj mláďat, umístění hnízda). U racků a druhů alek, které mají mláďata velmi brzy mobilní, resp. hnízdí v hustých koloniích s otevřenými hnízdy (např. alkoun úzkozobí; *Uria lomvia*), je přítomna dobrá schopnost rozpoznat a přichází v prvních dnech po vylíhnutí (Evans 1970a, Jones et al. 1987, Lefevre et al. 1998). U druhů, které mají spíše nidikolní mláďata (racek chechtavý *Larus ridibundus*; Mathevon et al. 2003), nehnízdí v příliš hustých koloniích (alka malá *Alca torda*; Tschanz & Hirsbrunner- Scharf 1975, Ingold 1973), resp. nedisponují otevřenými hnízdy (papuchalk severní *Fratercula arctica*; Hudson 1979, Harris 1983), je schopnost rozpoznávat opožděná nebo slabší.

Co přesně kóduje identitu v kontextu rozpoznávání rodič - potomek ve volání studovaných dlouhokřídlých (Charadriiformes), zpravidla nevíme, výjimky však existují. Např. u racků černožobých (*Larus bulleri*) jsou významné rozdíly v celkovém vzhledu tzv. „mew call“ (Evans 1970a) u dospělců, individuálně specifických by zde mohlo být více znaků. Charrier et al. (2001a) testovali na mláďatech racků chechtavých modifikované hlasy rodičů (tzv. „long call“). Modulace amplitudy zřejmě nehraje u druhu zásadní úlohu v rozpoznávání rodičů, na druhou stranu modulace frekvence se zdá být klíčová. Přítomnost všech harmonických frekvencí důležitá není, důležité jsou první dvě. Detailní analýza hlasu racka chechtavého a racka úzkozobého (*Larus genei*) ukázala větší kapacitu hlasu pro kódování identity u r. úzkozobého, jehož mláďata jsou dříve mobilní. U obou druhů jsou však nejvíce individuální parametry fundamentální frekvence. Počet slabik, délka volání a frekvenční rozsah zřejmě v rozpoznávání roli nehrají (Mathevon et al. 2003). Dospělci rybáka severního (*Sterna sandvicensis*) se při návratu z loviště na hnízdo ozývají tzv. „fish call“, které se skládá ze tří segmentů. Ty jsou individuálně charakteristické v délce, struktuře a frekvenčním pásmu. Rozdílnost v těchto charakteristikách a jejich uspořádání může hrát zásadní roli v rozpoznávání (Hutchinson et al. 1968).

U tučňáků (Sphenisciformes) byl intenzivně studován tzv. „display call“ užívaný mláďaty i dospělci. U většiny testovaných druhů stačí k rozpoznání pouze jediná slabika. U dvou zástupců rodu *Aptenodytes* nacházíme extrémy v nutné délce volání pro rozpoznávání. Tučňákům patagonským (*Aptenodytes patagonicus*) stačí jen první polovina jediné slabiky k rozpoznávání (klíčový je zde frekvenční pokles), tučňáci císařští (*Aptenodytes forsteri*) potřebují jako jediný studovaný druh tučňáka několik po sobě jdoucích slabik. Zástupci rodu *Aptenodytes* jako jediní tučňáci využívají dvojhlasý systém vokalizace – tedy dva zvuky produkované najednou - prostřednictvím dvou samostatných částí syringu. Experimenty ukázaly, že tento typ vokalizace je odolný vůči degradaci zvuku v hlučném prostředí kolonie tučňáků, přitom si zachovává individuální charakteristiky umožňující

rozpoznávání. Při rozpoznávání užívají druhy rodu *Aptenodytes* temporální charakteristiky, t. patagonský konkrétně frekvenční modulaci a t. císařský modulaci amplitudy. Spektrální charakteristiky se nezdají být zásadní, dvojhlasý systém kódování identity doplňuje. Dva druhy r. *Aptenodytes* jsou jediné druhy, které nemají hnízdo, inkubují na svých nohou. Druhy s hnízdy, jako jsou např. zástupci rodů *Pygoscelis*, užívají spektrální vlastnosti a frekvenční položení (barvu) volání. Systém kódování u tučňáků s hnízdy je jednodušší a neumožňuje takovou variabilitu a tak přesný přenos signálu identity v hustých hlučných koloniích, které jsou typické rodu *Aptenodytes*. Přítomnost hnízd u většiny druhů tučňáků však na druhou stranu může méně efektivní kódování identity kompenzovat přítomností hnízda, jež slouží jako místo setkávání partnerů, resp. rodičů s potomky (shrnuť Aubin & Jouventin 2002, Aubin 2004). Takovéto dělení kódování identity u tučňáků však není rozhodně vyčerpávající, jedná se o nastínění základních mechanismů.

Kromě tučňáků a dlouhokřídlých byla u nepěvců popsána identifikace vlastních mláďat od cizích podle hlasu u vlhy pestré (*Merops apiestr*) hnízdící v norách. Rodiče rozpoznávají mláďata od cizích pár dní před vylétnutím (Lessells et al. 1991). Hlas rodičů je přitom charakteristický podle frekvenčních a časových charakteristik (Lessells et al. 1995), umožňuje tedy také rozpoznávat rodiče od cizích ptáků. Mláďata kakadu růžového (*Elophus roseicapillus*) začínají rozpoznávat hlasy svých rodičů v průběhu pátého týdne. Ve věku 40 dní se již aktivně ozývají voláním z dutiny, v této fázi je rozpoznávání již precizní. Vzájemné rozpoznávání rodičů a mláďat pak hraje klíčovou roli při krmení vlastních potomků ve „školce“ (Rowley 1980).

U pěvců byly intenzivně zkoumány koloniální a nekoloniální, resp. semikoloniální druhy vlaštovkovitých ptáků (Hirundinidae). Schopnost rozpoznávat vlastní potomky od cizích podle hlasu je poměrně dobře rozvinutá u koloniálních druhů břehule říční (*Riparia riparia*; Beecher et. al 1981) a vlaštovky pestré (*Petrochelidon pyrrhonota*; Stoddard & Beecher 1983). Rodiče u břehulí zřejmě rozpoznávají svá mláďata od cizích až od 16. dne stáří, kdy se žadonící volání („beging

call“) mění na tzv. „signature call“, které je individuální. Rodiče poznávají vlastní mláďata od cizích podle tohoto volání. Individuálně specifických je u volání přinejmenším pět znaků (měřeny frekvenční a temporální vlastnosti; Beecher et al. 1981). Velmi obdobná je situace v rozpoznávání mláďat u vlaštovky pestré (Stoddard & Beecher 1983). U nekoloniálních, resp. semikoloniálních druhů vlaštovky šedohnědé (*Stelgidopteryx andecola*) a vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) je rozpoznávání rodičů slabší, volání mláďat mají menší potenciál kódovat identitu, než je tomu u koloniálních druhů (Beecher 1982, Medvin & Beecher 1986). U nekoloniálních vlaštovek stromových (*Tachycine tabicolor*) se rozpoznávání potomků nepodařilo prokázat ani přes zjevnou individuální variabilitu ve volání mláďat (Leonard et al. 1997). Playbackové studie rovněž demonstrují schopnost mláďat uvedených druhů vlaštovkovitých rozpoznávat volání svých rodičů. Nejvýraznější rozdíl v reakci na rodičovské vs. cizí volání vykazovaly opět koloniální druhy, u nekoloniálních druhů je však zřejmě také přítomno (Sieber 1985, Beecher et al. 1985, Beecher 1990, Leonard et al. 1997). Individuální rozpoznávání je zřejmě založeno na frekvenčních i temporálních charakteristikách rodičovského volání (Beecher et al. 1985, Sieber 1985).

Vzájemné rozpoznávání rodičů a mláďat bylo nad rámec nepěvců a vlaštovkovitých zkoumáno zřídka. Zajímavé poznatky přinesla recentní studie rozpoznávání koloniálních kavek obecných (*Corvus monedula*; Zandberg et al. 2014). Potravní volání rodičů („food call“) je individuálně specifické. Mláďata ve věku 10 dní však reagují jak na volání rodičů, tak sousedních párů, dokonce i na volání sympatrických havranů polních (*Corvus frugilegus*). Přestože reakce na havrany vyhasínala s přibývajícím stářím, starší mláďata stále reagovala na volání cizích rodičů. Obdobná reakce na sousední hlasy a hlasy rodičů však zřejmě neznamena absenci rozlišování volání, neboť starší mláďata reagují na známé hlasy s větší intenzitou, rovněž jsou patrné náznaky rozpoznávání mezi rodiči a sousedy (Zandberg et al. 2014). Nabízí se otázka, zda vokalizace nedospělých kavek s okolím nesouvisí spíše s komplexní komunikací v rámci kolonie než s neschopností rozlišit hlasy rodiče od sousedů. McArthur (1982) studoval rozpoznávání rodič - potomek u

koloniální sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus*), jejíž mláďata opouštějí hnízdo ve stáří 21 dnů a tvoří „školky“. Individuální volání mláďat se objevuje kolem 14. dne života. Do této doby rozpoznávání není přítomno (McArthur 1979). Vzájemné rozpoznávání rodičů a potomků se ptáci učí právě až mezi 14. a 20. dnem stáří mláďat. Velmi zajímavý je dynamický vývoj volání mláďat, které je nesmírně komplexním individuálním signálem s velkou vnitřní proměnlivostí. Rodiče tak musí v průběhu vývoje mláďat vnímat volání potomků jako celek s proměnlivostí mnoha parametrů, což vyžaduje kontinuální sledování vývoje volání. Mimořádnost výzkumu spočívá také v tom, že díky velkému množství měřených hlasových charakteristik a vzorku mláďat, kdy bylo využito i více mláďat z jednoho hnízda, lze posoudit potenciál pro rozpoznávání na úrovni vlastní vs. cizí mláďata a současně na úrovni jednotlivých mláďat mezi sebou. Identitu snůšky charakterizovaly tři měřené charakteristiky. Také tyto, ale i dalších 13 charakteristik kóduje identitu jedince. Rozpoznávání lze tedy nejen vlastní vs. cizí, ale také vlastní mláďata od sebe (McArthur 1982). Postupný nástup kódování identity u mláďat krkavcovitých dobře demonstruje dynamiku tohoto procesu v průběhu dospívání.

Do problematiky rozpoznávání mláďat zasahuje fenomén „brood division“, který popisuje chování rodičů zpravidla krátce po vylétnutí mláďat z hnízda, kdy každý z nich krmí jen konkrétní jedince (Edwards 1985, Leedman & Magrath 2003, Tarwater & Brawn 2008). Teorií vysvětlujících toto chování je celá řada, nicméně faktem zůstává, že rodiče musejí nějak rozpoznávat svá mláďata rozmístěná v prostoru. Dostáváme se tedy na úroveň rozpoznávání jednotlivých mláďat (nikoliv vlastní vs. cizí), což je mnohem komplexnější schopnost (viz výše McArthur 1982). O rozpoznávání jednotlivých mláďat toho však víme velmi málo (Lambrechts & Dhondt 1995). Přinejmenším u některých druhů rozpoznávání identity nepochybně existuje, což ukazuje výzkum rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*), prokazující schopnost rodičů rozpoznávat jednotlivé potomky podle jejich hlasu právě v rámci fenoménu „brood division“ (Draganoiu et al. 2006). Potenciál pro individuální rozpoznávání ve volání mláďat u pěvců demonstruje kromě

již výše uvedených studií např. studie koloniálně hnízdících zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata*). Žadonící volání jejich mláďat jsou individuálně specifická řadou vlastností. Rozpoznávání bude u zebříčky založeno zřejmě obdobně jako u sojky modré na komplexním zhodnocení celého volání, neboť jednotlivé vlastnosti vokalizace nemusí pro určení jedince stačit (Levréro et al. 2009). U koloniálně hnízdících medosavek zvonkohlasých (*Manorina melanophrys*) bylo testováno volání dospělců při přinášení potravy na hnízdiště. Individuální variabilita byla podchycena opět u množství parametrů volání. Parametry umožňují rozeznávat jedince v rámci obou pohlaví. Pět parametrů postačuje k určení identity samic a šest u samců. Tři parametry pak silně indikují identitu u obou pohlaví (Donald et al. 2007).

Pro úplnost je třeba také nastínit rozpoznávání mláďat mezi sebou. Z koloniálních hnízdičů bylo rozpoznávání sourozenců zvlášť testováno u rybáka obecného (*Sterna hirundo*). Mláďata do stáří 9 dní sourozence od cizích mláďat podle hlasu nerozpoznávala. Od 12. dne však již začala reagovat na sourozence jinak než na cizí mláďata (Burger et al. 1988). Nástup rozpoznávacích schopností v určitou dobu byl popsán dále např. u racka delawarského (*Larus delawarensis*; Evans 1970b) nebo bernešky kanadské (*Branta canadensis*; Radesäter 1976), tentokrát však nikoliv na základě akustických signálů. Beecher & Beecher (1983) experimentálně demonstrovali rozpoznávání volání sourozenců od cizích mláďat u břehule říční. Stejná rozlišovací schopnost byla zjištěna u mláďat havrana polního (Roskaft & Espmark 1984). Opět se jedná o koloniální hnízdiče. Fenomén rozpoznávání sourozenců zůstává však nadále velmi málo prozkoumán.

Rozpoznávání partnerů

Komunikace partnerů je zásadní při vzájemných setkáních a utužování svazku (Aubin & Jouventin 2002, Elie et al. 2010). Rozpoznávání partnerů, resp. opačného pohlaví podle vokalizace, představuje další úroveň kódování identity, může přinášet některé výhody zejména při koordinaci hnízdního úsilí, udržování soudržnosti páru nebo

snižování rizika predace inkubující samice (Dentressangle et al. 2012, Falls 1982, Johnson & Kermott 1991).

Podrobnější poznatky máme u tučňáků, rozpoznávací mechanismy jsou však obdobné jako u rozpoznávání rodič – potomek. Zajímavý pohled na rozpoznávání partnerů přinesly výzkumy řádu trubkonosých (Procellariiformes). U terejů (Sulidae) se „zdravící volání“ obecně liší mezi pohlavími (Nelson 1978). Dentressangle et al. (2012) zkoumali toto volání tereje modronohého (*Sula nebulosus*), které oba partneři používají při námluvách a vzájemných interakcích (např. střídání na hnízdě). Samice disponují harmonickým voláním s výraznou modulací amplitudy a pomalou frekvenční modulací, zatímco samčí volání neobsahuje harmonické frekvence a rytmickou modulaci amplitudy. Zní jako hlučné hvízdání se silnou modulací frekvence. Oproti samičímu volání je také výše položeno. Identita je dle analýzy kódována u obou pohlaví více charakteristikami. Ve volání samic jsou to především spektrální vlastnosti a rozložení energie v rámci spektra, u samců pak především časové, ale i spektrální charakteristiky. Přestože je identita u každého pohlaví kódována poněkud jiným způsobem, obě varianty jsou srovnatelně efektivní pro rozlišení jedinců (Dentressangle et al. 2012). Kódování identity samic se tak zdá být podobné kódování u tučňáků s hnízdy, kteří analyzují frekvenční pásmo nebo barvu hlasu, zatímco samčí způsob kódování upomíná spíše strategii kódování tučňáků bez hnízd, kdy klíč k identitě leží především v analýze modulace frekvence, resp. amplitudy v čase (Aubin & Jouventin 2002). Vzhledem k tomu, že v případě terejů modronohých jsou vokální rozdíly přítomny mezi partnery stejného druhu, nelze rozdíly v kódování identity vnímat z pohledu vlivu prostředí. Na druhou stranu se u terejů setkáváme s významným pohlavním dimorfismem, neboť samice jsou přibližně o 30 % těžší. Odlišná vokalizace pohlaví, a tedy i kódování identity, může být snad vedlejším produktem dimorfismu tělesných rozměrů (Dentressangle et al. 2012). S další velmi zajímavou studií přicházejí Curé et al. (2009). Zkoumali rozpoznávání u buňáka šedého (*Calonectris diomedea*) a buňáka středomořského (*Puffinus yelkouan*). Oba druhy se vracejí do kolonie v noci, kdy se partneři setkávají. U obou druhů se podařilo potvrdit

existence vlastností volání, které vypovídají o pohlaví. O pohlaví nejvíce vypovídalo položení fundamentální frekvence, jež byla u samců obou druhů mnohem výše (obdobně jako u tereje modronohého). Pohlaví kódovaly také temporální vlastnosti (délky slabik a intervalů), nicméně u každého ze studovaných druhů jinak. Rozdílnost frekvenčního položení a temporálních vlastností volání mezi pohlavími je u buňáků běžným jevem (shrnuto Curé et al. 2009). I distribuce energie v rámci frekvenčního spektra byla pohlavně specifická, samice měly více energie v nižších formantech. Opravdu zajímavá je skutečnost, že samci obou studovaných druhů jsou o něco větší než samice, přitom mají výše položené volání. To je v rozporu s obvyklým jevem, kdy zvířata s větší hmotností disponují hlubším hlasem (Wallschläger 1980, Fletcher 2004, Yorzinski 2014). Autoři studie si vysvětlují tuto neobvyklost možnými morfologickými rozdíly mezi pohlavími studovaných buňáků (Curé et al. 2009). O identitě jedince nejvíce vypovídají temporální charakteristiky, konkrétně délka volání, resp. jednotlivých elementů, frekvence a amplituda však hrají také roli, i když méně významnou. U b. šedého se toto podařilo experimentálně potvrdit (Curé et al. 2016). Velmi zajímavé je zjištění, že volání buňáka šedého má větší potenciál pro kódování identity. Nižší rozlišovací potenciál ve volání b. středomořského může být např. vysvětlitelný celkově nižší vokální aktivitou způsobenou např. větším ohrožením predací těchto menších buňáků na hnízdech savčími predátory. Z tohoto důvodu by b. středomořští mohli využívat i jiných rozpoznávacích strategií, např. pachu (Curé et al. 2009).

Značný význam spektrálních vlastností volání pro kódování identity byl kromě samic terejů modronohých a tučňáků s hnízdy popsán i u dalších druhů. Velmi ilustrativní příklad přinesl výzkum chaluhy antarktické (*Catharacta maccormicki*), silně teritoriálního druhu, který disponuje třemi typy volání (dvořící, kontaktní, výstražné). Jedinci jsou rozlišitelní podle dvořícího a kontaktního volání, které je používáno při interakcích partnerů, resp. rodičů s mláďaty. Klíč k identitě zde leží v distribuci energie v rámci frekvenčního spektra, nikoliv v modulaci amplitudy nebo frekvence (Charrier et al. 2001b). Významná úloha frekvenčního spektra pro identifikaci jedinců byla zjištěna i u volání

bernešky bělolící (*Branta leucopsis*), tentokrát má zřejmě také vliv i frekvenční modulace (Hausberger et al. 1994). Volání je často užíváno partnery v případě separace.

Nad rámec buňňáků, samců terejů modronohých a tučňáků bez hnízd byl velký potenciál pro individuální rozpoznávání partnerů v temporálních charakteristikách zjištěn i u rybařika pruhoprseho (*Megaceryle alcion*). Individuálně specifické byly intervaly mezi prvním a druhým, resp. druhým a třetím pulzem volání. Mimořádně metodicky zajímavá byla experimentální část studie - kdy výzkumníci umístili monitor srdečního rytmu pod snůšku inkubující samice na hnízdě v noře, aby zaznamenali reakci srdečního rytmu na přehrávaný hlas partnera nebo cizince. Inkubující samice rybaříků velmi dobře rozeznávaly své partnery od cizinců (Davis 1986). Tato metodika by se dala zřejmě úspěšně užívat v obtížném ověřování rozpoznávacích schopností samic např. i u pěvců. Dalším zajímavým příkladem může být rozpoznávání kakaduů krátkozobých (*Calyptorhynchus latirostris*). Z přímých pozorování i z playbackového testování párů je patrné, že ptáci své partnery poznávají podle hlasu. Samice např. v reakci na volání svého partnera (tzv. „wy-lah“) vyletují z dutiny a letí mu naproti. Klíčové se zdají být opět spíše temporální charakteristiky než analýza frekvence (Saunders 1983).

Z předchozích studií je patrné, že u většiny druhů se na kódování identity jedince podílí celá řada znaků. Dělení na druhy, užívající spíše spektrální vlastnosti, resp. temporální, je tedy silným zjednodušením. Není tedy překvapením, že existují i druhy, které není rozumné ani při dobré vůli do uvedených kategorií zařazovat. Příkladem může být volání „ka-ha“ plameňáka růžového (*Phoenicopterus ruber*). Toto volání slouží při komunikaci v páru, partneři si odpovídají, i když se nevidí (Studer - Thiersch 1974). Mathevon (1997) uvádí, že žádná vlastnost volání nenese dostatečně specifický individuální signál, aby postačovala k rozpoznávání. To spočívá zřejmě na komplexní analýze řady charakteristik najednou, každá přispívá ke kódování identity. Partneři rybáka malého (*Sterna albifrons*) se rozpoznávají od cizinců podle nejčastěji užívaného typu volání tzv. „purrit-tit-tit“, přičemž individuální akustické znaky jsou rozloženy jak ve spektrálních, tak temporálních

charakteristikách. Autor studie však připouští variantu, že jedinci mohou rozlišovat podle velmi omezeného počtu charakteristik (Moseley 1979), v důsledku tedy situace zcela opačná než u plameňáků. Obdobný stav platí např. také pro papoušíčka vrabčího (*Forpus passerinus*). Samice rozpoznávají svého partnera podle jeho kontaktního volání, přičemž to bývá individuálně specifické v délce, frekvenci a frekvenční modulaci (Berg et al. 2011).

Obdobně jako nepěvci využívají i pěvci různé typy volání v různých behaviorálních kontextech. Již Mundinger (1970) demonstroval schopnost samic rozpoznávat volání svých partnerů u čížků žlutých (*Carduelis tristis*). Samice se podbízely („solicitation display“) více v odpovědi na „flight call“ svého partnera. Kruhoočka australopacifická (*Zosterops lateralis*) tvoří celoživotní páry, v páru i v rámci hejna komunikují při shánění potravy a při letu za pomoci tří kontaktních volání (Bruce & Kikkawa 1988). Robertson (1996) použil 10 charakteristik volání a u všech tří typů zjistil silnou individuální variabilitu ve všech měřených parametrech. Partneři se rozpoznávají podle všech tří typů. Frekvenční charakteristiky jsou zřejmě zásadní. Z pěvců je snad nejlépe prostudováno volání zebřičky pestré, obě pohlaví disponují až 11 různými typy (Zann 1996). Partneři se rozpoznávají podle kontaktního volání tzv. „distant call“. U obou pohlaví se tento typ volání skládá z fundamentální frekvence a harmonických struktur, je komplexním zvukem s modulací frekvence a amplitudy. Ze 17 testovaných hlasových charakteristik byla naprostá většina individuálních u samic i samců, analýza frekvenčního spektra hraje opět zřejmě zásadní úlohu (Vignal et al. 2004, Vignal et al. 2008). V recentní studii pokročil výzkum rozpoznávání zebřiček ještě dál. D'Amelio et al. (2017) testovali rozpoznávání u šesti typů vokalizace zebřiček, a to samčího zpěvu, dvou typů sociálního volání, „hnízdního volání“ užívaného na hnízdě, jednoho volání s neznámou funkcí a dále pak u kontaktního volání uvedeného výše. Přestože výsledky nebyly zcela přesvědčivé, v celkovém pohledu se zdá, že všechny uvedené typy vokalizace mohou být v rozpoznávání používány. Schopnost samic zebřiček rozpoznávat partnery podle zpěvu demonstroval již Miller (1979).

Vzhledem k tomu, že zpěv slouží u pěvců především k teritoriální obraně a získávání partnera (Slater 2003, Nowicki & Searcy 2004, Catchpole & Slater 1995), bylo problematice rozpoznávání partnerů podle zpěvu věnováno prozatím poměrně málo badatelské pozornosti. Výzkum chování a vokalizace u sýkory koňadry (*Parus major*) však demonstruje, jak zásadní může identifikace partnera podle zpěvu být. Během inkubace tráví samice koňader většinu času v hnízdních dutinách. Samec po přiletu tiše zpívá v blízkosti dutiny, čímž samici z dutiny vyvolá. Po společných aktivitách se samice vrací k inkubaci (shrnutí Blumenrath et al. 2007). Experimenty prokázaly schopnost samic rozlišovat zpěv svého partnera od cizinců, neboť samice z dutiny vylézají jen v odpovědi na zpěv svého partnera (Lind et al. 1996). Samice sýkor dokonce rozlišují zpěv partnera od cizinců, pokud je přehrávána varianta zpěvu, kterou samci navzájem sdílejí. Sdílené varianty jsou mezi samci podobné frekvenčními a temporálními parametry. Samice tedy vnímají jemné rozdíly ve struktuře zpěvu, což může být adaptivní právě u dutinových hnízdičů, kde k rozpoznání není možné využít vizuální podněty (Blumenrath et al. 2007). Rozpoznávání partnera bylo demonstrováno také u strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*). Samice se podbízely více v reakci na zpěv partnera než na zpěv jiného samce (O’Loghlen & Beecher 1997). Podle zpěvu rozpoznávají dokonce známé samce od samců neznámých (O’Loghlen & Beecher 1999). Pěvušky modré (*Prunella modularis*) reagují na playback zpěvu dvou rezidentních samců sdílejících teritorium (svých partnerů), zatímco na playback sousedů nereagují. Rozlišují tedy zřejmě opět svého partnera / své partnery od ostatních samců podle zpěvu (Wiley et al. 1991). Zajímavé poznatky přináší výzkum vokalizace dvou druhů mravenčíků (*Hypocnemis subflava*, *H. paruviana*), jejichž zpěv je strukturně tak podobný, že se ani nepředpokládalo vzájemné rozlišování druhů mezi sebou. Výzkumy však demonstrovaly variabilitu mezi jedinci a možné kódování identity v několika akustických parametrech u obou druhů. Experimenty prokázaly schopnost samice obou druhů podle zpěvu rozpoznávat partnera od cizích samců (Tobias & Seddon 2009, Seddon & Tobias 2010).

Výše zmíněné studie ukazují, jak je lidské vnímání variability ve zpěvu ptáků omezeno. Zpěvy na první pohled vypadající velmi podobně, mohou skýtat individuální variabilitu mezi jedinci. Stejně tak mohou být zkoumané parametry minimálně specifické, zatímco jiné nezkoumané mohou identitu kódovat. Existuje řada způsobů, jak individualitu kódovat, bohužel snaha vysvětlit rozdíly v kódování identity je nízká. Výzkumy rozpoznávání mezi partnery ukazují na možné selekční tlaky formující kódování identity v rozpoznávání partnerů. Velmi zajímavá je potenciální role predace - druhy čelící vyššímu predáčnímu tlaku snad omezují akustickou komunikaci při hnízdění, čímž může být ovlivněna její role v rozpoznávání, tedy i potenciál akusticky kódovat identitu (Curé et al. 2009, Berg et al. 2011). Na druhou stranu některé druhy dutinových hnízdičů mohou být k akustické identifikaci partnera velmi dobře přizpůsobeny (Blumenrath et al. 2007).

Rozpoznávání v sociálních skupinách

Jednou ze základních podmínek existence složitějších sociálních interakcí je schopnost rozpoznávat mezi známými jedinci (Falls 1982, Tibbetts & Dale 2007). V průběhu života utváří řada druhů ptáků různorodá sociální uskupení (dočasná a trvalá hejna, skupiny kooperativně hnízdících jedinců atp.), v nichž lze očekávat časté interakce, a tedy i přítomnost rozpoznávání známých jednotlivců podle hlasu. Na druhou stranu se často setkáváme s jevem, kdy ptáci v rámci skupiny vokalizaci sdílí, což bývá důsledkem homogenizace vokalizace při utváření hejn, případně adaptací hlasu nově přichozího na vokalizaci hejna (Mammen & Nowicki 1981, Farabaugh et al. 1994, Price 1998). Taková podobnost v rámci skupin by teoreticky mohla snižovat možnosti kódování identity. Různé typy sociálních skupin mohou mít také teoreticky různý vliv na schopnost ptáků rozpoznávat jedince, protože ve stabilních hejnech nedochází k tak častým výměnám jedinců jako ve volnějších societách (např. „fission - fusion“).

Kontaktní volání patří mezi jeden z hlavních typů vokalizace, je druhově specifické a zpravidla slouží jako signál napomáhající udržení kontaktu mezi jedinci nebo soudržnosti skupiny v různých sociálních

kontextech (Kondo & Watanabe 2009, Marler 2004). Farabaugh & Dooling (1996) navrhli na základě svých výzkumů na papoušcích vlnkovaných (*Melopsittacus undulatus*), že individuální rozpoznávání prostřednictvím kontaktního volání je jedním ze základních znaků u sociálně žijících a v hejnech se pohybujících papoušků. Papoušek vlnkovaný je druh nesmírně hlasově plastický, schopný učit se vokalizaci v průběhu života. Velmi dobře rozlišuje volání, klíčové jsou zejména spektrální charakteristiky. Disponuje také kapacitou učit se a poznávat různá kontaktní volání (shrnutí Farabaugh & Dooling 1996, Dent et al. 2000). Při utváření hejny se kontaktní volání mezi jedinci andulek sjednocuje u samců i u samic (Farabaugh et al. 1994, Hile & Striedter 2000), to však zřejmě nemá zásadní vliv na identifikaci jedinců, kteří sdílejí vokalizaci, neboť andulky vnímají rozdíly mezi jedinci i v rámci sdílených částí repertoáru (Brown et al. 1988). Papoušičci brýlatí (*Forpus conspicillatus*) žijí po celý život v komplexním systému sociálních vztahů. Mimo hnízdní období tráví většinu času ve skupinách se silným hierarchickým uspořádáním (Wanker et al. 1996, Garnetzke-Stollmann & Franck 1991). Jsou schopni rozpoznávat podle kontaktního volání různé jedince, popsána byla schopnost nedospělých i dospělých jedinců rozlišovat kontaktní volání partnera, sourozence a ostatních jedinců (různé sociální kategorie; Wanker et al. 1998). Ke kódování identity jedinců užívají zřejmě nejméně šest hlasových charakteristik kontaktního volání, které může kódovat identitu jedinců, věkových tříd, páru atp. (Wanker & Fischer 2001). Sojka mexická (*Aphelocoma ultramarina*) patří také mezi druhy se stabilními hejny. Ta se skládají z příbuzných i nepříbuzných jedinců a mohou fungovat řadu let. I zde je přítomna hierarchie, ptáci vytrvale brání své teritorium proti cizím jedincům a současně je rozpoznávají podle hlasu (tzv. „primary call“) od příslušníků vlastního hejna (Hopp et al. 2001). Způsob kódování identity jedinců zatím zkoumán nebyl.

Řada ptáků temperátní oblasti tvoří v zimním období hejna ať už z důvodu snazšího nalezení potravních zdrojů, nebo lepší obrany proti predátorům (Ward & Zahavi 1973, Carco 1979, Barnard 1980, Schneider 1984). Jakmile se hejno zformuje, potenciál pro interakce mezi jedinci se

zvýší (Fretwell 1969, Ramenofsky et al. 1992). Velmi zajímavé poznatky přinesly výzkumy křepela virginského (*Colinus virginatus*), který v zimním období vytváří hejna. Tento kur patří mezi nejvokálnější hrabavé ptáky (Galliformes), disponuje až 20 voláními, nadto s různými variantami (Stokes 1967). Pestrý repertoár je užíván v sociálních interakcích, k nejlépe rozeznatelnému volání patří tzv. „hoy - poo“ (separační volání) užívané při znovusjednocování hejna po jeho rozdělení. Délka a fundamentální frekvence se liší mezi jednotlivými ptáky (Bailey 1978). Separační volání přitom může kódovat i identitu hejna, a to délkou intervalu mezi „hoy“ a „poo“. I v případě křepela jsou zřejmě znaky pro identitu skupiny získávány až při utváření hejna, tedy učení (Bailey & Baker 1982). Sýkora černohlavá (*Poecile atricapillus*) rovněž tvoří zimní hejna, ta jsou stabilní a brání si teritorium. Detailní analýza tzv. „chick-a-dee call“ odhalila, že vokalizace se mezi hejny liší v řadě parametrů (Mammen & Nowicki 1981). Některé znaky jsou flexibilní a utvářejí se v rámci hejn, přičemž k význačné hlasové konvergenci dochází již týden po vzniku hejna (Nowicki 1989). Přestože je volání v rámci hejna podobné, mnoho spektrálních a temporálních vlastností je individuálních pro jednotlivé ptáky, a tak mohou kódovat identitu (Mammen & Nowicki 1981). Podobná situace bude zřejmě u čížků lesních (*Carduelis spinus*). Mundinger (1970) demonstroval schopnost samců imitovat volání ostatních samců v zimním hejnu. Zajímavé je, že na rozdíl od samců v hierarchii níže postavených nejsou dominantní samci ochotni imitovat ostatní. Zda jsou rozlišitelní jednotliví samci, však testováno nebylo. Japonská vrána vrubozobá (*Corvus macrorhynchos*) utváří hejna s častou výměnou jedinců (tzv. „fission-fusion“), sociální struktura se mění v závislosti na věku, sezóně a části dne. U druhu dochází k vytváření velkých hejn se stovkami jedinců. Dominantní kontaktní volání tzv. „ka call“ je často užíváno ke komunikaci mezi jedinci. Analýza akustické struktury volání (24 charakteristik) odhalila odlišnost ve volání nehnízdících jedinců, experimentální část výzkumu potvrdila schopnost vran vnímat akustické rozdíly ve volání známých jedinců (Kondo et al. 2010).

Kooperativní hnízdění ptáků představuje komplexní problematiku, která se těší již od Darwinových dob velké pozornosti výzkumníků. Velmi zjednodušeně lze systém kooperativního hnízdění definovat jako hnízdění s pomocníky, rodičovskému páru tedy pomáhají další jedinci, často starší mláďata. V kooperativní kolonii může hnízdit i více párů (Hatchwell 2009). Základem pro kooperativní spolupráci při hnízdění je např. v případě rodinných societ schopnost rozlišovat své příbuzné od nepříbuzných, což může zefektivňovat kooperaci jednotlivých ptáků (West et al. 2007). Velmi podrobně byl v tomto směru zkoumán mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*), druh s kooperativním hnízděním, kde tzv. „helpers“ (pomocníci) upřednostňují při kooperativním chování své příbuzné. Hlasový repertoár se skládá z pěti typů volání a zpěvu, toho ovšem užívaného zřídka. Hatchwell et al. (2001) prokázali, že volání slouží k identifikaci příbuzného, přičemž tato identifikace je naučená, nikoliv vrozená. Dvě ze tří testovaných kontaktních volání jsou individuálně specifická podle řady frekvenčních parametrů, přičemž maximální a minimální frekvence identity nejlépe kódují (Sharp & Hatchwell 2005) a v případě nejvíce testovaného typu volání tzv. „churr call“ mají zřejmě pro rozpoznávání důležitou úlohu (Sharp et al. 2005). Střízlíkovec venezuelský (*Campylorhynchus nuchalis*) patří rovněž mezi kooperativní hnízděče. Skupiny se skládají z hlavního páru, který jako jediný hnízdí, a až dvanácti nehnízdících pomocníků, což jsou zpravidla mláďata z hnízdění v předešlých letech. Samice v dospělosti dispergují a hledají volné hnízdni pozice v sousedních skupinách. Samci zpravidla zůstávají v rodných skupinách, mohou však také dispergovat. Typická skupina se tedy skládá z rodičovského páru, samčích potomků a přichozích samic (shrnuto Price 1998). Nejdříve byla testována podobnost volání střízlíkovce venezuelského na základě vizuální inspekce spektrogramů. Příbuzní samci měli repertoár prakticky totožný, zatímco nepříbuzní nikoliv. U samic platilo stejné pravidlo. Příbuzenská podobnost hlasů mezi sourozenci opačného pohlaví zjištěna nebyla. Repertoáry volání samců a samic jsou tedy přenášeny odděleně po otcovské, resp. mateřské linii a vypovídají nejen o pohlaví, ale také o příbuznosti (Price 1998). Střízlíkovec nadto rozpoznává volání samců

z různých skupin (známý vs. neznámý). Na volání příbuzných samců z vlastního hejna a příbuzných samců z ostatních hejn však různá reakce zjištěna nebyla, což autor vysvětluje jako absenci schopnosti rozlišovat příliš podobné vokalizace mezi příbuznými samci, i když rozptýlených v různých hejnech (Price 1999). Z pohledu individuálního rozpoznávání je práce velmi zajímavou demonstrací mechanismu, který může mít vliv na rozpoznávání. Zde jde o podobnost hlasu v rámci paternální, resp. maternální linie v důsledku selektivního učení, to vše na pozadí specifického utváření kooperativně hnízdících hejn. Podle mně dostupných informací však doposud nebyla u střízlíkovce venezuelského studována individuální variabilita ve volání jednotlivců. Takový výzkum by mohl v budoucnu odhalit mnoho zajímavého.

Poněkud z jiného úhlu zkoumali Yorzinski et al. (2006) rozpoznávání volání u vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*), která utváří rodinné kooperativně hnízdící skupiny. Výzkum se zaměřil na tzv. „inflected alarm call“, výstražné volání užívané jedinci v přítomnosti predátorů. Jednotliví ptáci se dají podle volání rozpoznat, stejně tak jsou ve volání přítomny vlastnosti vypovídající o pohlaví. Kódování identity ve výstražných, resp. antipredačních voláních bylo studováno i u jiných druhů ptáků, nikoliv však v kontextu kooperativního hnízdění (Farquhar 1993, Yorzinski 2014). Za pozornost zde stojí rozpoznávání jedinců podle antipredačního volání u páva korunkatého (*Pavo cristatus*), jenž tvoří velké sociální skupiny. Jejich organizace a stabilita však není známa. Pokud se objeví predátor, pávi vydávají tzv. „bu-girk“ volání, současně může docházet k napadání predátora. Toto volání má potenciál kódovat identitu, přičemž pávi rozlišují volání různých jedinců (Yorzinski 2014, Nichols & Yorzinski 2016). Rozpoznávání výstražného volání jednotlivých členů kooperativní skupiny může přinášet řadu výhod. Různí jedinci mohou být např. různě věrohodní při signalizaci nebezpečí, rozpoznávání jejich hlasu pak může přinést klíčovou informaci o skutečné naléhavosti situace (Robinson 1981, Cheney & Seyfarth 1988, Hare & Atkins 2001; platí i mezidruhově např. Magrath 2009). Protože jsou členové society často různě rozmístěni v prostoru, rozpoznání konkrétních

jedinců může také napomoci včasné lokalizaci nebezpečí atp. (Hare 1998).

Studie jednoznačně ukazují, že i ptáci v sociálních skupinách různého typu disponují vlastnostmi volání, jež poskytují dostatečný prostor pro kódování identity na různých úrovních, ať se jedná o příslušnost ke skupině, hierarchické třídě v rámci skupiny nebo přímo o kódování identity jedince. U mnoha druhů také víme, že jedinci individuální variabilitu vnímají. Schopnost kódovat identitu se nezdá být zásadně ovlivněna homogenizací vokalizace mezi jedinci v rámci skupiny, i když za určitých podmínek toto nelze zcela vyloučit (viz Price 1999). Pro posouzení různorodosti v kódování individuality ve volání napříč různými typy sociálního uspořádání druhů zatím nemáme dostatek informací. Role zpěvu pěvců přímo v rozpoznávání mezi jedinci v rámci sociální skupiny nebyla prozatím dostatečně zkoumána (Brown & Farabaugh 1991, Payne et al. 1991, Baker 2009). Důvodem může být především duální funkce zpěvu (teritoriální obrana, získávání a stimulace partnera). U skupinových hnízdičů, kteří obhajují společné teritorium zpěvem, lze spíše předpokládat signalizaci společné identity skupiny než přímo identity jednotlivých ptáků. Jiná situace nastává v okamžiku, kdy zpěvem obhajuje teritorium jediný samec nebo pár. Tehdy může být identita jedince klíčovou informací pro okolní posluchače.

Rozpoznávání v teritoriálních interakcích

Na počátku hnízdní sezóny začínají samci teritoriálních druhů navzájem soupeřit a vymezovat si svá území pro budoucí hnízdění. Ti, kteří si svá teritoria již vybojovali, mohou ušetřit značné úsilí a energii, pokud se vyhnou opakovaným interakcím se samci, s nimiž již došlo k vymezení vzájemných teritoriálních hranic, tzv. sousedství. Naopak samci svá teritoria teprve hledající jsou pro stabilní sousedství nebezpeční a rezidentní samci musí vynaložit úsilí, aby před narušiteli svá vydobytá teritoria ochránili („dear enemy“; Fisher 1954, Temeles 1994). Pro signalizaci vlastnictví teritoria se nejlépe hodí hlasitá vokalizace. Jejím typickým příkladem je zpěv pěvců. Nepěvci zpěvem nedisponují, nicméně i oni využívají různá hlasitá volání v kontextu teritoriality. Ani u

pěvců však nelze vyloučit možnou roli volání v teritoriální signalizaci a rozpoznávání, neboť pěvci pohybující se při hranicích svých teritorií často volají. Pozadí tohoto chování je však velmi málo prozkoumáno (Naguib et al. 2001). Rozpoznávání jedinců podle hlasu umožňuje monitorovat změny v sousedství a akustické interakce, které v nich probíhají, což může přinášet strategické informace užitečné v obraně, případně při rozšiřování vlastního území (Smith 1979, McGregor 1993, McGregor & Dabelsteen 1996).

Právě na fenoménu „dear enemy“ je založeno testování schopnosti ptáků rozpoznávat jedince podle hlasu. Základní princip spočívá v předpokladu, že posluchač reaguje méně na hlas známého souseda než na hlas cizince. V průběhu experimentu je subjekt vystaven hlasu známého souseda, většinou ze společně sdílené hranice teritorií. Ze stejného místa je následně přehráván hlas cizího samce, kterého subjekt nezná. Porovnání reakce subjektu na tyto dva stimuly prozradí, zda subjekt rozlišuje mezi známými a neznámými samci (neighbour – stranger discrimination = NSD; Weeden & Falls 1959, Brooks & Falls 1975). Dokonalejší způsob rozpoznávání, kdy posluchač rozpoznává přímo jednotlivé jedince, nikoliv pouze dvě skupiny (známý vs. neznámý), umožňuje komplexnější sociální chování (neighbour – neighbour discrimination = NND). Nejjednodušší experimentální uspořádání spočívá v případě NND v přehrávání hlasu jednoho souseda ze dvou pozic. První pozice reprezentuje obvyklou pozici souseda v sousedství, druhá pozici pro konkrétního souseda neobvyklou. Soused zpívající z jiné než obvyklé pozice, např. mimo své teritorium, je považován za nedůvěryhodného, tedy nebezpečného jedince vymykajícího se zavedenému teritoriálnímu uspořádání. Vůči takovému jedinci se posluchač vymezuje obdobně jako vůči cizímu samci, reaguje tedy silněji, než kdyby soused zpíval ze svého teritoria. Porovnání reakce testovaného subjektu na dva různé stimuly pak přináší informaci, zda je subjekt schopen od sebe rozlišovat své sousedy (Brooks & Falls 1975, Wiley & Wiley 1977, Naguib & Todt 1998). Badatelé však přistupovali k testování rozpoznávání podle svých představ, a tak vznikla celá řada experimentálních postupů (Falls & Brooks 1975, Westcot 1997,

Langmore 1998, Gentner & Hulse 1998, Willson & Mennill 2010). Schopnost rozpoznávat vokalizace známého souseda od neznámého jedince (NSD) byla prokázána u celé řady druhů, především však u pěvců podle zpěvu (nepěvci: Falls & McNicholl 1979, Galeotti & Pavan 1993, Hardouin et al. 2006, Mager et al. 2010, Budka & Osiejuk 2013, Moskát et al. 2017; pro pěvce shrnuto Lambrechts & Dhondt 1995, Stoddard 1996, Moser – Purdy & Mennill 2016). Dokonalejší způsob rozpoznávání, tedy odlišování jednotlivých sousedů, známe prozatím v teritoriálním kontextu snad pouze u pěvců (např. Godard & Wiley 1995, Naguib & Todt 1998, Jaška et al. 2015 - viz kapitola č. 3).

Stejně jako v předchozích kapitolách může být identita jedince kódována pouze tehdy, pokud se v hlase vyskytují charakteristiky, které jsou stabilní v rámci vokalizace jedince a současně variabilní mezi jednotlivci. U ptáků známe řadu příkladů popisujících tuto variabilitu v teritoriálním kontextu. Různé druhy byly opět hodnoceny nejen kvantitativním měřením řady charakteristik hlasu, ale také kvalitativně pouhým okometrickým porovnáváním spektrogramů. V současné době víme, že teritoriální volání jedinců je individuální přinejmenším u některých druhů potáplic (Gaviiformes; Gillbert et al. 1994, Walcott et al. 1999), brodivých (Ciconiiformes; Gilbert et al. 1994), dravců (Falconiformes; Farquhar 1993), krátkokřídlých (Ralliformes; Peake et al. 1998), dlouhokřídlých (Charadriiformes; Beightol & Samuel 1973, Miller 1986, Sung & Miller 2007, Hoodless et al. 2008), zoborožců (Bucerotiformes; Policht et al. 2009), sov (Strigiformes; Galeotti & Pavan 1991, Galeotti et al. 1993, Freeman 2000, Galeotti & Sachi 2001, Grava et al. 2008, Rognan et al. 2009, Nagy & Rockwell 2012, Odom et al. 2013, Linhart & Šálek 2017), lelků (Jones & Smith 1997, Rebbeck et al. 2001), kukaček (Zsebök et al. 2017) nebo pěvců (Allenbacher et al. 1995, Naguib et al. 2001). Rozpoznávání v teritoriálních interakcích pěvců podle zpěvu je věnován samostatný oddíl této práce.

I v teritoriálním kontextu může být k identifikaci jedince využita kombinace různých hlasových charakteristik. Jejich potenciál nést informaci o identitě bývá různý mezi druhy. Většinou však identitu nejlépe kóduje několik málo dominantních charakteristik. Ty bývají dále

doprovázeny dalšími s nižší individuální specificitou, záleží však na výběru a množství testovaných znaků u jednotlivých druhů. Jednoduché srovnání mezi druhy umožňuje velmi podobné houkání kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*) a výřečka malého (*Otus scops*). Shodně byly měřeny 3 charakteristiky, a to délka houkání, frekvenční položení a interval mezi houkáním. U obou druhů byly všechny tři charakteristiky individuálně odlišné, u výřečka je však nejvýznamnější délka houkání (Galeotti & Sachi 2001), zatímco u kulíška jeho frekvenční položení (Galeotti et al. 1993). Velmi jednoduché kódování identity bylo popsáno např. i u lelka lesního (*Caprimulgus caprimulgus*). V tomto případě k rozlišení jedinců v rámci populace o velikosti cca 15 jedinců může stačit jediný parametr - rychlost pulzů volání (Rebbeck et al. 2001). O tom, jak komplexním znakem může kódování identity na druhou stranu být, ukazují výzkumy volání výra virginského (*Bubo virginatus*) a velkého (*B. bubo*). Z mnoha testovaných znaků kódují identitu téměř všechny, některé samozřejmě více než jiné (Odom et al. 2013, Grava et al. 2008). Mimo sovy bylo poměrně složité kódování identity zjištěno např. u bukače velkého (*Botaurus stellaris*; Gilbert et al. 1994, Puglisi 2004), kulíka hvízdavého (*Charadrius melodus*; Sung & Miller 2007), lelkouna mramorovaného (Jones & Smith 1997), vrány šedé (*Corvus cornix*; Allenbacher et al. 1995) nebo budníčka kanárského (*Phylloscopus canariensis*; Naguib et al. 2001). Pro úplnost je třeba poznamenat, že ne vždy musí teritoriální volání identitu kódovat. V tomto směru lze považovat za poměrně ojedinělý výzkum chaluhy antarktické - kódování identity bylo podchyceno spíše v kontaktním a partnerském volání, zatímco v teritoriálním nikoliv (Charrier et al. 2001b). Situace u tohoto druhu je však poněkud specifická, neboť chaluhy antarktické hnízdí v řídkých koloniích a v nich si obhajují vlastní hnízdní teritoria. Jedinec je tedy úzce svázan s poměrně malým územím a může být v neustálém vizuálním kontaktu se sousedy. Kódování identity pomocí hlasu mezi sousedy zde nemusí hrát velkou roli.

Zajímavé poznatky přináší výzkum volání zoborožce žlutobradého (*Aceros waldeni*) a rýhozobého (*Penelopides panini*). U obou druhů byla podchycena individuální variabilita. První tři znaky,

keré ji nejlépe kódují, se však mezi druhy liší. Menší z. rýhozobý má zobák s nízkou a úzkou přílbou, jeho volání je výše položeno. Větší z. žlutobradý s výraznější přílbou má volání výrazně níže položené (Policht et al. 2009). Nabízí se tedy otázka, zda nemůže být u zoborožců způsob kódování identity důsledkem frekvenčního položení hlasu, které souvisí s morfologií zobáku, resp. velikostí a tvarem přílby, případně samotnou velikostí druhu. Příklad zoborožců ukazuje, jak by mohl způsob kódování identity souviset s morfologickými odlišnostmi, jež určují vlastnosti vokalizace druhu. Odlišný způsob kódování identity např. v podobném houkání kulíška a výrečka může mít však i jiné pozadí (Galeotti et al. 1993, Galeotti & Sachi 2001). Struktura prostředí má vliv na vlastní degradaci hlasu, a tedy i prostorový dosah signalizované vlastnosti (McGregor 1993, Naguib & Wiley 2001). Charakter prostředí tak může ovlivňovat, jakým způsobem je identita kódována (např. boreální vs. řídké listnaté lesy v případě kulíška a výrečka). Na přenos signálu, a tedy na způsob kódování identity, mohou mít vliv i další faktory prostředí, např. hlučnost. Pokud ptáci, např. sovy nebo chřástali, signalizují v noci za obecného ticha, kódování identity může být méně komplikované než u druhů vokalizujících ve dne (dlouhokřídli, dravci atp.). Vzdálenost, do níž je třeba identitu signalizovat, se také liší mezi druhy. Může být ovlivněna např. hnízdními hustotami jednotlivých druhů - druhy s nízkými populačními hustotami signalizují na delší vzdálenosti než druhy žijící v hustých populacích. Rozdílné požadavky na kódování identity ve vztahu k vzdálenosti výborně demonstruje studie vokalizace zebříček, kde je identita kódována řadou parametrů. Znaky umožňující identifikaci na velkou vzdálenost jsou přitom jiné než znaky nejlépe vypovídající o identitě při bližším kontaktu (Mouterde et al. 2014). Tento cenný výzkum také ukazuje možné opodstatnění multiparametrického kódování identity. Pro komplexní zhodnocení faktorů stojících na pozadí variability v kódování identity však zatím neexistuje dostatek údajů.

Poměrně zajímavé jsou také studie hodnotící kódování identity nejen u samců, ale i samic. I samice se mohou podílet na teritoriální vokalizaci. Již zmíněná studie lelkouna mramorovaného ukázala, že tři hlavní znaky kódující identitu jsou shodné pro samce i samice, drobné

rozdíly v kódování identity přesto existují (Jones & Smith 1997). Odom et al. (2013) měřili v houkání výra virginského sedm temporálních charakteristik u samců, devět u samic a devět frekvenčních charakteristik u obou pohlaví. Téměř všechny měřené charakteristiky byly individuální, přičemž interval mezi posledním krátkým a prvním dlouhým elementem volání byl nejvýznamnějším ukazatelem individuality u obou pohlaví. Význam některých dalších znaků se však lišil (Odom et al. 2013). U výra velkého bylo opět studováno velké množství znaků u obou pohlaví, téměř všechny byly individuální. Jejich potenciál identitu kódovat se však mezi pohlavími lišil (Grava et al. 2008). Rozdílnost v kódování identity mezi pohlavími může být snad důsledkem míry podobnosti vokalizace mezi pohlavími – viz rozpoznávání partnerů (Curé et al. 2009, Dentressangle et al. 2012).

Rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců

Vokalizace pěvců je nesmírně komplexní. Pěvci disponují tak jako nepěvci řadou různých typů volání, která mají často specifické užití. O potenciálu kódovat identitu některých z nich pojednávaly předchozí kapitoly. Zpěv je exkluzivní výsadou pěvců, plní zásadní úlohu v lákání a stimulaci druhého pohlaví a teritoriální obraně. Ve srovnání s voláním bývá mnohem komplexnější. Díky své často složité struktuře disponuje velkým potenciálem pro kódování řady informací, včetně identity jedince. Dostupné studie ukazují, že schopnost rozpoznávat podle zpěvu známé jedince od neznámých (NSD), respektive známé jedince od sebe (NND), je mezi pěvci široce rozšířena (Lambrechts & Dhondt 1995, Stoddard 1996). Současně byla ve zpěvu různých druhů podchycena řada hlasových charakteristik, které kódují identitu a mohly by pěvcům sloužit k rozpoznávání. Celou problematiku komplexně řeší studie Jaška et al. 2016, jež je součástí této práce (viz kapitola 2). Díky značnému množství studií, které byly do současné doby publikovány, lze vyvodit řadu poznatků a odpovědět na klíčové otázky, jež výzkum rozpoznávání podle zpěvu od počátku provázejí. Jedná se především o vliv velikosti repertoáru a míry sdílení zpěvu mezi jedinci na schopnost rozpoznávat.

Současně lze zhodnotit metodické přístupy testování rozpoznávacích schopností a z nich vyvodit případné další směřování výzkumného úsilí.

Pěvci vykazují značnou různorodost v komplexnosti hlasové produkce, zejména ve velikosti repertoárů zpěvu (Krebs & Kroodsma 1980). Právě velikost repertoáru se stala ústředním faktorem, který by mohl rozpoznávání ovlivňovat. U zrodu této myšlenky stál D. E. Kroodsma - v roce 1973 testoval schopnost rozpoznávat u strnadle zpěvného, ovšem s poněkud nepřesvědčivým výsledkem (Kroodsma 1976). V návaznosti na dosažená zjištění Krebs a Kroodsma (1980) a následně Falls (1982) navrhli mechanismy, podle nichž by velikost repertoáru mohla ovlivňovat rozpoznávání: 1. Druhy s velkými repertoáry by mohly mít problém zapamatovat si zpěvy svých sousedů. 2. Struktury zpěvu klíčové pro rozpoznávání by měly být zpívány méně často. 3. Rozpoznávání by se mělo stát obtížnější díky menším rozdílům ve zpěvu mezi samci. S těmito předpoklady byly konzistentní výsledky dvou experimentálních studií, v nichž byly testovány vždy dva druhy s rozdílnou velikostí repertoáru (Falls & D'Agincourt 1981, Searcy et al. 1981). Následovala první větší srovnávací studie. Potvrzovala ovlivnění rozpoznávacích schopností velikostí repertoáru (Falls 1982). Druhy s jedním typem zpěvu, případně s malým repertoárem, disponují silnou schopností rozpoznávat. Druhy se středním repertoárem (přibližně 10 zpěvů) disponují střední schopností rozpoznávat. Druhy s velkými repertoáry pak schopnost rozpoznávání ztrácejí (vždy NSD). O dvě dekády později však Weary s kolegy provedli nové srovnání dvacítky druhů (Weary et al. 1992). Nejistili však žádný vztah mezi velikostí repertoáru a schopností rozpoznávat známý zpěv od neznámého. Nedávná srovnávací studie zahrnující 34 druhů pěvců opět nepotvrdila vliv repertoáru na rozpoznávací schopnosti (Moser – Purdy & Mennill 2016). Nad rámec těchto prací se v posledních dekádách objevily studie demonstrující rozpoznávání jedinců podle zpěvu u druhů se značnými repertoáry, jako je např. červenka obecná (*Erithacus rubecula*; Brindley 1991), slavík tmavý (*Luscinia luscinia*; Naguib & Todt 1998), špaček obecný (*Sturnus vulgaris*; Gentner & Hulse 1998) nebo skřivan polní (*Alauda arvensis*; Briefer et al. 2009).

Velmi hodnotné jsou při potvrzování schopnosti rozpoznávat studie, které testují dva druhy s různým repertoárem shodnou metodikou. Výše zmíněná srovnávací studie Weary et al. (1992) zahrnovala právě také experimentální testování NSD u dvou druhů lesňáčků, a to lesňáčka žlutého (*Dendroica petechia*) s repertoárem o 20 zpěvech a lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*) s dvěma až osmi zpěvy (Weary et al. 1992). Jako jiné druhy lesňáčků i tyto užívají dva různé druhy zpěvu. Jeden, tzv. „serial mode“, se skládá ze směsice různých zpěvů. V druhém se opakuje jeden zpěv (tzv. „repeat mode“). Oba druhy byly schopny NSD při prezentaci obou druhů zpěvu. Godard & Wiley (1995) následně demonstrovali NND, tedy vyšší stupeň diskriminačních schopností, u dalších dvou druhů lesňáčků s různým repertoárem. V další studii bylo rozpoznávání sousedů prokázáno i u budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*) s 9 – 24 slabikami (Průchová et al. 2016 - viz kapitola č. 4) v repertoáru a budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*) s 9 - 67 elementy ve zpěvu (Gil & Slater, 2000; Jaška et al. 2015 - viz kapitola č. 3). Doposud uskutečněné výzkumy tedy naznačují, že druhy s různě velkými repertoáry disponují schopností rozpoznávat nejen známé od neznámých, ale dokonce známé samce od sebe (Jaška et al. 2016 - viz kapitola 2).

Sdílení zpěvu mezi sousedícími samci je široce rozšířeným fenoménem, přičemž různé druhy vykazují různou míru sdílení zpěvu. Dokonce i různé populace jednoho druhu se mohou lišit v množství zpěvu, které samci sdílí (shrnuto Catchpole & Slater 2008). Výhodou sdílení zpěvu v rámci sousedství samců by mohla být snadná identifikace cizince, jenž sídlené struktury zpěvu nemá. Nasvědčuje tomu studie testující NSD u skřivana polního (Briefer et al. 2008a) nebo strnadce zpěvného (Beecher et al. 1994), kdy byl zpěv cizinců zaměňován za zpěv sousedů, pokud byl obohacen o struktury sdílené v rámci sousedství. Pokud však sousedící samci sdílejí velkou část repertoáru, mohlo by to negativně ovlivňovat individuální rozpoznávání (NND). Rozdíly ve zpěvu mezi jednotlivými sousedy by totiž mohly být tak malé, že by identifikaci jedince znemožňovaly (Falls et al. 1988). Zásadní prací, která rozdmýchala tuto problematiku, byla studie rozpoznávacích schopností

sýkory rezavoboké, druhu s častým sdílením zpěvu (*Parus bicolor*; Schroeder & Wiley 1983). Přestože rozdíly ve zpěvu mezi jedinci byly patrné, reakce na přehrávaný zpěv souseda ze sdílené a nesdílené hranice teritorií se nelišily. Takový výsledek bývá obvykle interpretován jako absence rozpoznávacích schopností. Negativnímu vlivu sdílení zpěvu na rozpoznávání nasvědčuje i výzkum sýkory koňadry. Přestože koňadry rozpoznávají jednotlivé sousedy, problémy jim činí rozpoznávání sousedů s podobným zpěvem (McGregor & Avery 1986). Recentní studie však naznačují, že i sdílené části zpěvu mohou být natolik rozdílné mezi jedinci, aby rozpoznání jedinců umožnily. Naznačují to např. výzkumy strnada zahradního (*Emberiza hortulana*; Osiejuk et al. 2005, Osiejuk et al. 2014) nebo rehka domácího (Draganoiu et al. 2014). Sdílení zpěvu tedy zřejmě zásadně neznemožňuje rozpoznávání. Studium mechanismů, jakými způsoby se jednotlivé druhy s podobností zpěvu a nutností rozpoznávat vypořádávají, bude nepochybně předmětem dalšího výzkumného úsilí.

Úskalí výzkumů individuálního rozpoznávání

Základní problém experimentů založených na fenoménu „dear enemy“ spočívá v tom, že slabý nebo neprůkazný rozdíl v reakci na různě nebezpečné jedince (NSD i NND design) neznamena slabou nebo nepřítomnou schopnost rozpoznávat. Vlastním designem totiž lze pouze dokázat, že subjekt vnímá rozdíl mezi dvěma stimuly a v důsledku reaguje různě. V případě, že výsledky nenaznačují různou reakci subjektu, lze usuzovat na mnoho příčin, přičemž absence rozpoznávání je z těch méně pravděpodobných. Ptáci např. jednoduše mohou rozdíly vnímat, ale reagují na oba stimuly obdobně, nebo mohou reagovat různě, ale pozorovatel to nezaznamená, neboť jím sledované behaviorální projevy rozdílné chování nepodchytí (Stoddard 1996). Metodické selhání výzkumu v druhém případě až tak zajímavé není, ale obdobná reakce na dva potenciálně různě nebezpečné jedince je zajímavá velmi. Obdobná reakce na dva různé stimuly může být jednoduše dána tím, že oba přehrávaní jedinci jsou subjektem považováni za obdobně nebezpečné, ať už se jedná o souseda, nebo cizince. Důvodů, proč tomu tak je, může být

více. Na vině může být např. načasování experimentů do nevhodné části hnízdění, kdy v době fertility samic může každý samec představovat potenciální ohrožení paternity subjektu. Dynamiku fenoménu „dear enemy“ v průběhu hnízdní sezóny dobře demonstruje výzkum na skřivanovi polním. Sousední samci nejsou tolerováni na začátku hnízdní sezóny (boj o teritoria, párování) a na jejím konci (zvýšení hustoty populace vyvedením mláďat), zatímco v průběhu hnízdění sousedé tolerováni jsou (Briefer et al. 2008b). Obdobná situace může platit např. pro recentní potvrzení NSD u zelenáčka čevenookého (*Vireo olivaceus*), druhu s velkým repertoárem (Moser – Purdy & Mennill 2016). U něj tato schopnost nebyla dříve podchycena (Godard 1993). Ve vztahu k velikosti repertoáru druhu naznačuje zajímavé vysvětlení Stoddard (1996). Pokud stojí vnitrodruhová kompetice za evolucí repertoárů, pak lze předpokládat, že u druhů s velkými repertoáry dochází k intenzivnější kompetici o teritoria nebo o samice. Pokud tomu tak je, pak mohou být sousedé vnímáni stejně jako cizinci. Reakce na ně bude tedy obdobná, což by mohlo vést k rozdílným výsledkům u druhů s malým a velkým repertoárem (NSD i NND design), přestože obě skupiny jsou rozpoznávání schopny (Stoddard 1996).

Velmi problematické mohou být také interpretace studií hledajících způsob, jakým ptáci identitu kódují. Pokud je nějaká charakteristika zjištěna jako individuálně specifická, nemusí to nutně znamenat, že ji ptáci v rozpoznávání užívají. Velmi ilustrativní jsou studie puštíka obecného (*Strix aluco*) a chřástala polního (*Crex crex*). Teritoriální volání puštíka je individuálně specifické, jedince lze identifikovat podle většiny testovaných parametrů volání. Největší potenciál pro kódování identity má délka silně modulovaného počátku posledního elementu houkání (Galeotti & Pavan 1991). U puštíka byla následně podchycena schopnost rozpoznat cizí samce od známých sousedů (Galeotti & Pavan 1993). Logickým závěrem se zdá být konstatování, že puštík tedy asi umí rozpoznávat sousedy od cizinců zřejmě podle charakteristického posledního elementu. Jak může být takováto interpretace ošemetná, ukazují výzkumy chřástala polního. Teritoriální samci chřástala vydávají zejména v noci velmi hlasité

dvojslabičné monotónní volání. Funkce volání spočívá stejně jako u zpěvu pěvců v teritoriální obraně nebo lákání partnera. Každá slabika se skládá z mnoha pulzů (délka pulzu 3 - 5 ms) oddělených intervaly (délka intervalu 4 - 8 ms). Interval mezi pulzy (pulse-to-pulse duration; PPT) je individuálně specifický (cca. 7 - 13 ms), stabilní v průběhu života, a tedy velmi vhodný pro rozpoznávání jedinců (Peake et al. 1998). Výlučně tato hlasová charakteristika však, přestože je pro jedince poměrně individuálně charakteristická, k vzájemnému rozpoznávání známých a neznámých samců zřejmě neslouží (Budka & Osiejuk 2015). Chřástali polní přitom touto schopností rozpoznávat disponují (Budka & Osiejuk 2013). Co je tedy akustickým podpisem ve světě chřástalů polních, nevíme, a vlastně to netušíme ani u výše zmíněného puštíka obecného. Základní otázkou tedy zůstává, kam náš výzkum směřuje. Chceme ve finále využívat vlastnosti zpěvu k identifikaci jedinců, nebo nás zajímá, jak funguje rozpoznávání u ptáků?

Akustický monitoring ptáků

Výzkum individuální vokalizace přináší kromě hlubšího porozumění ptačímu chování jedinečnou příležitost využít nasbírané poznatky ve prospěch samotných ptáků. Právě kódování identity v ptačích hlasech v sobě nese potenciál pro vývoj badatelských metod, které umožní neinvazivním a velmi efektivním způsobem monitorovat volně žijící populace. Vývoj takových metod se rozhodně jeví jako opodstatněný. Fyzické značení jedinců v terénu za účelem sledování je v případě satelitních vysílaček nebo geolokátorů často finančně velmi náročné, v důsledku čehož lze označit jen několik málo ptáků. Navíc vliv vysílačů na zdraví označených jedinců může být zásadní (Peton et al. 1991, Peniche et al. 2011, Lameris & Kleyheeg 2017). Tradiční značení barevnými kroužky, resp. jinými odečitatelnými značkami, sice mnoho nestojí, nicméně vlastní následné odečítání může být u některých druhů velmi nesnadné – např. u drobných pěvců pohybujících se v husté vegetaci. Užití těchto metod vždy závisí minimálně na jednom odchytu každého jedince, což zpravidla znamená pro ptáka stresující událost, o jejímž důsledku na značeného jedince mnoho nevíme (Wingfield et al.

1982, Linhart et al. 2012). Využití přirozené vlastnosti každého jedince signalizovat identitu vokalizací tedy poskytuje velmi mocný nástroj, jenž potenciálně umožňuje dobré zkoumání i skrytě žijících druhů, a to s minimálním zásahem do života jedinců. Jediné, co výzkumník potřebuje k identifikaci, je záznam hlasu. Ten lze získat z relativně velké vzdálenosti.

Aby bylo možno využít vokalizaci k rozlišování jedinců, tedy jejich diskriminaci, musí hlas obsahovat znaky stabilní v rámci vokalizace jedince a současně dostatečně variabilní mezi jedinci (Falls 1982, Stoddard 1996). S tímto předpokladem počítá naprostá většina doposud publikovaných studií individuálního kódování. U většiny zkoumaných druhů se opravdu daří nalézat individuálně charakteristické vlastnosti vokalizace, tzv. akustický podpis jedinců, a to v různých typech vokalizace (viz předchozí kapitoly). Akustický podpis jedince se zpravidla skládá z řady individuálních parametrů (např. Mathevon 1997, Dentressangle et al. 2012), ty mohou být důsledkem individuální morfologie, zkušeností atp. (Westneat et al. 1993, Suthers 1994, Hausberger et al. 1991, Williams et al. 1989). Právě mnohorozměrnost akustického podpisu a různorodé pozadí individuality jednotlivých znaků poskytuje teoreticky značný prostor pro kódování identity množství jedinců. Nesmírná mezidruhová i vnitrodruhová variabilita ptáčích vokalizací však zásadně komplikuje odhalení konkrétních parametrů a jejich případné užití pro následné výzkumy a ochranářská snažení.

Přes značnou variabilitu akustického podpisu je třeba si uvědomit, že kapacita signálu kódovat identitu je nezbytně omezená. Čím více jedinců se analyzuje, tím spíše se najdou jedinci vzájemně podobní (Trawicki et al. 2005, Linhart & Šálek 2017). Právě v tomto ohledu spočívá limitace řady studií a aplikovatelnost jejich výstupů pro další generalizaci, případně navazující výzkumy. Zkoumáno bylo jednoduše velmi málo jedinců (např. Galleotti et al. 1993, Farquhar 1993, Walcott et al. 1999, Sung & Miller 2007, Klenova et al. 2008). Na druhou stranu existují studie demonstující kódování identity na vzorcích přesahujících několik desítek ptáků (např. Beightol & Samuel 1973, Rebbeck et al. 2001, Hoodles et al. 2008, Zsebök et al. 2017). Přestože se s narůstajícím

vzorkem jistota identifikace jedince snižuje, i u mnohem vyšších početností lze jedince v některých případech celkem dobře identifikovat (Xia et al. 2012, Budka & Osiejuk 2015, Linhart & Šálek 2017). Možnost identifikovat velké množství jedinců umožňuje právě multiparametrické kódování identity (např. Mathevon 1997, Dentressangle et al. 2012, Linhart & Šálek 2017). Samozřejmě vždy záleží na tom, co badatele ve studii zajímá. Pokud etologická stránka, pak je dobré na rozlišování nahlížet z pohledu jedinců, kteří čelí v průběhu života, resp. v hnízdní sezóně, reálně několika málo jedincům, a v rámci nich jim stačí rozpoznávat. Z pohledu výzkumníka je však samozřejmě vhodné rozlišit mnoho jedinců např. pro potřeby sčítání celých populací, to však klade na kódování identity z etologického hlediska nepřirozené nároky. Z tohoto důvodu je zásadní porozumět tomu, jak velikost populace limituje vhodnost konkrétních znaků kódovat identitu (Linhart & Šálek 2017).

Jak jsem již naznačil, diskriminace je ve své podstatě rozlišování jednotlivých jedinců podle zkoumaných znaků. Vždy se však jedná o rozlišení jedinců v jednom čase a prostoru. V kontrastu s tím identifikace vyžaduje nejen variabilitu znaku mezi jedinci, ale také stabilitu akustického podpisu v delším časovém období, což umožňuje opětovné určení dříve rozpoznávaných jedinců. Identifikaci je těžší prokázat, představuje však techniku s širším využitím (Terry et al. 2005). Je pravděpodobné, že u mnoha druhů ptáků, jakmile dojde k ustálení hlasu v dospělosti, zůstane hlas konzistentní v dalších částech života, jak to známe např. i u lidí (Knapton 1982, Saunders & Wooller 1988). Dlouhodobou stabilitu v hlase lze předpokládat u druhů dlouhověkých s věrností k hnízdišti, u nichž může přinášet stabilní kódování identity výhody v teritoriálních interakcích sousedů v průběhu několika let. Meziroční stabilita vokalizace byla zjištěna např. u výra velkého (Lengagne 2001), puštíka afrického (*Strix woodfordi*) nebo výřečka amerického (*Megascops asio*; Nagy & Rockwell 2012). Kromě sov popisuje např. Walcott et al. (1999) stabilitu v hlase 4 potáplic ledních (*Gavia immer*) po dobu šesti let. Mezi hnízdními sezónami si zachovávají identitu v hlase i ledňáček posvátný (*Todiramphus sanctus*; Saunders & Wooller 1988), rackové tříprstí (*Rissa tridactyla*; Wooller 1978), jeřábí

japonští (*Grus japonensis*; Klenova et al. 2008), ale i další druhy. U druhů krátkověkých, které mají vysokou mortalitu, dosahují větších početností a migrují, v důsledku těchto faktorů dochází k velkým obměnám jedinců a nestabilitě teritoriálního uspořádání. Zde by bylo možné teoreticky předpokládat také nestabilitu akustického podpisu v dlouhodobějším časovém horizontu přesahujícím jednu hnízdní sezónu. Nejžhavějšími kandidáty jsou v tomto směru v ptačí říši pěvci. Jsou poměrně krátkověcí, jejich zpěv je velmi flexibilním znakem podléhajícím nezdědka dynamickému vývoji v průběhu jedincova života (např. Payne 1985, Wegrzyn et al. 2009, Průchová 2017). Nicméně i u pěvců byla podchycena stabilita některých individuálních vlastností mezi hnízdními sezónami (Osiejuk et al. 2005, Draganoiu et al. 2014, Petrusková 2015). Navíc si alespoň některé druhy pamatují hlasy svých sousedů z předešlých hnízdních období (Godard 1991, Forstmeier & Balsby 2002). Přítomnost této vlastnosti také, i když nepřímo, naznačuje stabilitu akustického podpisu i u pěvců v průběhu více let. Zdá se tedy, že i zpěv pěvců může být alespoň v některých vlastnostech stabilní v delším časovém období a umožňovat nejen diskriminaci, ale také reidentifikaci.

V současné době existuje řada statistických nástrojů, jak individualitu v hlase analyzovat (Terry et al. 2005). Na počátku stojí jednorozměrné analýzy, jež srovnávají jednotlivé hlasové charakteristiky v rámci vokalizace jedince a mezi jedinci a hodnotí jejich potenciál identitu kódovat. Ve snaze co nejlépe diskriminovat jedince nevyhnutelně přibývá množství charakteristik vstupujících do analýz, čímž vzrůstá nutnost užití mnohorozměrných postupů pro extrakci klíčových vlastností (např. Hoodles et al. 2008, Klenova et al. 2008, Linhart & Šálek 2017). Mezi tradičními metodami studujícími kódování identity ptáků se v posledních letech pomalu prosazují také analytické nástroje využívané v rozpoznávání řeči u lidí (Kogan & Margoliash 1997, Fox 2008). Tyto metody jsou zaměřeny spíše na celkové vlastnosti hlasu. Je zde snaha oprostit se od původního měření hlasových charakteristik, které mohou být krátkodobě, ale i dlouhodobě proměnlivé v důsledku řady faktorů (např. Nottebohm et al. 1986, Byers 1996, Linhart et al. 2013). Metody nezávislé na typu vokalizace nesrovnávají tedy specifické akustické

znaky, které jsou zpravidla k identifikaci jedinců používány, ale parametry související se strukturou zdroje zvuku (u ptáků syrinx) nebo vokálního traktu, jímž zvuk putuje ze syringu. Takové parametry by měly být obecně přítomny v každé vokalizaci jedince nezávisle na jejím typu.

Souhrn výzkumného úsilí, výsledky a závěry

Hlavní význam této práce spočívá ve shrnutí a rozšíření dosavadních poznatků o individuálním rozpoznávání ptáků s výzkumným zaměřením na teritoriální interakce pěvců a s přesahem do problematiky výzkumu akustického monitoringu ptáků, který využívá individuálně specifické parametry zpěvu. Původní linie práce zaměřená na akustické rozpoznávání budníčka menšího a většího příjemně navazovala na naše předchozí badatelské úsilí na obou druzích. V průběhu studií se však naskytlá osvěžující příležitost přispět vlastní prací k poznání kódování identity ve vokalizaci sýček obecných (*Athene noctua*) a k porozumění roli rozpoznávání podle hlasu v komunikačních sítích chřástalů polních. Čas však letí a mnoho lidských i nelidských faktorů ovlivňuje život adepta doktorandských studií. Mé přispění k poznání vokalizace sýček nakonec zůstalo jen na úrovni několikátýdenní analytické práce nad spektrogramy v laboratoři. V případě chřástalů polních jsem prožil velmi zajímavé období plné probdělých nocí při výzkumu chřástalího volání v mokřadních loukách východního Polska. Tuto disertační práci však ve výsledku neobohatil ani jeden z těchto pozoruhodných druhů formou publikačního výstupu. Mé úsilí se tedy stočilo opět k osvědčeným běžným druhům, a tak zde mohu prezentovat právě naše poznatky o rozpoznávání u budníčků.

První článek disertace shrnuje dosavadní poznatky o individuálním rozpoznávání v teritoriálních interakcích pěvců. V článku se snažíme uzavřít věčnou diskusi o roli velikosti repertoáru pěvců na jejich rozpoznávací schopnosti, současně diskutujeme o možném vlivu sdílení zpěvu mezi samci na rozpoznávání. Obě tato témata nakonec opouštíme s konstatováním, že rozpoznávání není významně ovlivněno ani velikostí repertoáru, ani sdílením zpěvu mezi samci. Faktické

odůvodnění takových závěrů spočívá v existenci studií, jež jasně prezentují schopnost ptáků rozpoznávat nezávisle na velikosti repertoáru nebo sdílení zpěvu. Dále shrnujeme poznatky o způsobu kódování identity ve zpěvu pěvců. Celkově lze říci, že způsob kódování identity není zřejmě mezi pěvci jednotný. Některé druhy mohou identitu kódovat vlastním repertoárem, jeho uspořádáním nebo konkrétními hlasovými charakteristikami, např. frekvenčním položením zpěvu, časovými parametry atp. (akustický podpis). Informace o identitě bývá nezřídka soustředěna do úvodních částí zpěvu, což může usnadňovat rychlé rozpoznávání jedince. Na samém konci studie klademe značný důraz na fakt, že kódování identity může také spočívat v základních charakteristikách hlasu (kvalita hlasu), jež reflektují individuální morfologii zdroje zvuku (syrinx) a vokálního traktu (filtr) - tím zvuk při zpěvu prochází. Takový klíč k identitě by mohl být přítomen v jakékoliv vokalizaci nezávisle na obsahu, tedy typu slabik nebo zpěvu, jímž pták právě zpívá. Dále upozorňujeme na metodické limitace běžně používaných experimentálních přístupů a navrhuje vhodné varianty, které by mohly lépe podchytit jednak nepřítomnost schopnosti rozpoznávat (experimenty zaměřené na habituaci), jednak stanovit, zda ptáci rozpoznávají podle akustického podpisu nebo kvality hlasu (experimenty využívající syntetické zpěvy).

Ve druhé studii testujeme schopnosti budníčků menších a budníčků větších rozpoznávat známé sousedící samce od sebe. Metodicky přinesl výzkum řadu úskalí řešených doslova za pochodu. Původní plán počítal s testováním rozpoznávání u budníčka menšího v jednom roce a testování budníčka většího v roce dalším. V prvním roce studia bylo tedy zahájeno testování budníčka menšího, a to v lokalitě osvědčené z předchozích výzkumů - na bývalém cvičišti Tankodrom u Českých Budějovic. Experimentální design spočíval v testování každého samce jak hlasem souseda, tak cizince, a to ve čtyřech pokusech (tradiční přístup). Oba stimuly měly být přehrávány z hranice subjektu sdílené s playbackovým sousedem a hranice opačné (nesdílené). Bohužel lokalita Tankodromu se pro takovýto úkol ukázala jako zcela nevhodnou. Budníčci menší zde dosahovali příliš vysokých početností. Hustota

populace v kombinaci s nutností provést čtyři pokusy na dostatečně velkém vzorku vedla k naprosto zoufalé terénní práci a zmařené sezóně. V následující sezóně bylo nutné vložit vše na jednu kartu, otestovat oba druhy, a to úspěšně. Z tohoto důvodu jsme zjednodušili metodiku na variantu dvou playbacků. Přehráván byl jen soused, a to z hranice se sousem sdílené a nesdílené. Nutně se také musel zásadně snížit počet sousedů, kteří by mohli experiment narušit. Zvoleny byly liniové stromové a keřové pásy podél okrajů rybníků, polních cest a cyklostezky z Č. Budějovic do Hluboké nad Vltavou. Zde byla teritoria uspořádána liniově, tedy jeden budníček za druhým. Opět se monitorovala teritoria. Před každým experimentem byl sousední samec, z jehož teritoriální hranice se testovalo, odchycen. V pytlíku vyčkal konce experimentu a následně byl vypuštěn na svobodu. Úspěšnost provedení experimentů dosahovala v případě dobrého odhadu teritorií téměř sta procent. Díky tomu bylo možné otestovat ve stejné sezóně i budníčka většího, tentokrát však opět na Tankodromu, kde druh dosahoval nižších početností než budníček menší. Podařilo se. Výsledky studie přinesly cenný poznatek o přítomnosti rozpoznávání jednotlivých sousedů u dvou blízce příbuzných druhů se značně odlišnou velikostí repertoáru a s odlišnou organizací zpěvu. Tento poznatek je zejména cenný, neboť se jedná o dva druhy studované stejnou metodikou, experimenty byly provedené v terénu stejným člověkem. Zcela klíčové bylo použití jediného náhodně zvoleného zazpívání, jež bylo při playbacku opakováno ve smyčce. Výsledky tedy ukázaly, že budníčci jsou zřejmě schopni rozpoznat své sousedy podle jakéhokoliv zpěvu z repertoáru, kódování identity tedy musí být přítomno v každém zazpívání. Vzhledem k tomu, že jsou zpěvy u obou druhů variabilní v rámci jedince, lze předpokládat rozpoznávání podle akustických charakteristik přítomných nezávisle na typu slabik nebo organizaci zpěvu, případně specifické kódování identity v každém typu zpěvu jedince.

Ve třetím článku jsme zkoumali zpěv budníčka menšího. Zajímal nás možný vztah repertoáru slabik a organizace zpěvu k individuálnímu rozpoznávání. Současně jsme studovali základní hlasové charakteristiky relativně nezávislé na typu zpěvu, který pták zpívá, a jejich potenciál

kódovat identitu, respektive jejich využitelnost pro diskriminaci a reidentifikaci jedinců v rámci dne, mezi dny a mezi hnízdními sezónami. Testovali jsme délku zpěvu, interval mezi slabikami a základní frekvenční parametry zpěvu. Repertoár slabik jsme analyzovali u 13 budníčků (dohromady 5 532 zpěvů). Samci budníčků disponovali devíti až 24 různými slabikami v repertoáru. Konkrétní typy zpěvu formují z určitých slabik, jež nejsou mezi typy zpěvu obecně sdíleny. Samci užívali dva až devět typů zpěvu. Přestože jsme u některých samců analyzovali několik set zpěvů, nepodařilo se nám dosáhnout zjevné asymptoty kumulační křivky velikosti repertoáru. Toto zjištění bylo velmi překvapivé, neboť budníček menší je považován za druh s doslova skromným repertoárem. U některých samců se podařilo analyzovat repertoár ve dvou hnízdních sezónách. Zatímco některé slabiky u nich přetrvaly (nula až sedm), repertoár typů zpěvu se mezi roky zásadně měnil. Druhá část výzkumu ukázala potenciál základních hlasových charakteristik identitu kódovat a rozlišit samce v časovém rozsahu desítek minut. Na druhou stranu úspěšnost reidentifikace mezi dny, resp. roky, byla velmi malá. V případě užití stejných typů zpěvu v tréninkových i testovacích datech se však úspěšnost reidentifikace mezi dny jevila jako relativně úspěšná. Výzkum tedy přinesl v zásadě neočekávané, nicméně o to zajímavější výsledky. Budníčci, zdá se, nemají mezi hnízdními sezónami příliš stabilní repertoár. Základní charakteristiky zpěvu nejsou sdíleny mezi jednotlivými typy vokalizace jedince. Jedince lze však podle těchto charakteristik identifikovat mezi jednotlivými dny v rámci konkrétních typů zpěvu. Podle předchozího výzkumu se však budníčci rozpoznávají podle jakéhokoliv typu zpěvu. Mechanismy rozpoznávání u budníčka menšího by tedy mohly být založeny na aktuální odlišnosti jedinců v některých vlastnostech zpěvu (frekvenční, časové, typy slabik atp.), které jsou specifické každému typu zpěvu jedince, jsou relativně stabilní mezi dny a snad i v průběhu hnízdění. Stabilní však nejsou mezi sezónami, což by však nemuselo být zásadní vzhledem k malé pravděpodobnosti obnovení susedství stejných jedinců v sezónách jdoucích po sobě. Budníček je totiž druh relativně krátkověký se značnou hustotou populace. V případě větší proměnlivosti identitu

kódujících charakteristik v průběhu jedné hnízdní sezóny by tedy musel každý jedinec v sousedství neustále sledovat dynamický vývoj v hlase svých sousedů, aby je mohl stále efektivně rozpoznávat. Alternativou by mohlo být rozpoznávání podle obecných charakteristik v hlase, jež jsou dány strukturou hlasového aparátu. Jejich přítomnost tradiční metody „jednoduchého měření spektrogramů“ nezachytí.

Dalším logickým krokem v našem výzkumu individuálního rozpoznávání u budníčků bylo oproštění se od základních charakteristik repertoáru, jako jsou temporální, frekvenční vlastnosti nebo repertoár slabik, a podívat se, zda nemohou budníčci kódovat identitu podle kvality hlasu - ta by nezávisela na obsahu, tedy typu vokalizace, jíž budníček zpívá. Naopak by měla reflektovat strukturu syringu (zdroj zvuku) a vokálního traktu, kterým zpěv prochází (filtru). Kódování identity tímto způsobem by nám nad náš hlavní záměr porozumět rozpoznávání budníčků mohlo v budoucnu usnadnit výzkumné úsilí. To by se pak mohlo obejít bez odchyťování a barevného značení jednotlivců. Shodou řady nepředvídatelných okolností se nakonec náš záměr vyplnil, a to nad rámec očekávání. Čtvrtý a poslední článek disertace pojednává o společném úsilí kybernetiků, matematiků, akustiků a terénních přírodovědců. Oni všichni se vrhli na drobného ptáka, osmigramového budníčka menšího. Díky velmi širokospektrému týmu bylo možno využít řadu znalostí a technik - od přesného mapování teritorií až po složité matematické algoritmy. Do analýzy vstupovaly originální terénní záznamy různé kvality se všemi ruchy, šumy a vokalizacemi jiných druhů. I délka záznamů se lišila. Zpěv byl od pozadí rozpoznáván pomocí adaptivního detektoru hlasové aktivity – „voice activity detector“ (VAD). Klasifikace se prováděla pomocí Gaussova smíšeného modelu „Gaussian mixture model“ (GMM) v kombinaci s univerzálním modelem pozadí „universal background model“ (UBM). Metoda GMM - UBM je často používána při rozpoznávání lidských řečníků. Právě kombinované užití GMM a UBM dává možnost rozlišit neznámého jedince od jedinců již známých, tedy umožňuje analyzovat neurčitý počet jedinců. Kombinací VAD, GMM a UBM vznikl tedy identifikační systém – „Automatic system for recognition of bird individuals“ (ASRNI) a ten poskytl u

budníčka vcelku uspokojivé výsledky. Celková úspěšnost identifikace ASRNI dosáhla hodnoty 78,5%. 90% všech experimentů pak přesnosti nejméně 70%. Zde je však třeba přiznat, že zpěvy zahrnuté do analýzy byly pořízeny u každého samce v průběhu dvou po sobě následujících dnů, tedy v jediné hnízdní sezóně. Jak je to s využitelností této metody v delším časovém období, proto zatím nevíme. Analýza jednotlivců metodickým přístupem, který umožňuje pracovat s neurčitou velikostí vzorku jedinců, samozřejmě nezbytně vykazuje nižší úspěšnost identifikace než uzavřené systémy (se známým počtem jedinců), neboť počítá s určitou nejistotou přítomnosti neznámého jedince. Metoda je však daleko bližší potřebám akustického monitoringu v terénu, při němž nejsme schopni s jistotou předvídat, kolik jedinců do analýz vstoupí. Použitý systém nadto pracuje s hrubými nahrávkami - ty nevyžadují zpracovávání před vlastní analýzou identity, což je obrovský krok kupředu. Nesporný přínos spočívá také ve využití různých typů zpěvu samců. Jedinci byli tedy identifikováni na základě různorodé vokalizace. Jako nevýhoda rozpoznávacího systému se jevila potřeba značného množství vstupních zpěvů od každého samce, což zatím snižuje jeho praktickou využitelnost. Protože se však podařilo dosáhnout uspokojivého rozlišování jedinců na základě cepstrálních znaků, nesouvisejících s obsahem analyzovaného zpěvu (x frekvence, slabiky atp.), lze předpokládat, že v hlasech budníčků menších existují znaky kódující identitu, jež korespondují se strukturou hlasového orgánu jednotlivých samců. Ty mohou být budníčky menšími využívány k individuálnímu rozpoznávání.

V souhrnu celá předkládaná práce sumarizuje současné poznatky v rozpoznávání podle hlasu u ptáků a navrhuje další možnosti výzkumného směřování. Experimentální část demonstruje schopnost dvou druhů s různě velkým repertoárem rozpoznávat své sousedy podle jediného zazpívání (bylo náhodně vybráno z repertoáru). Budníčci jsou tedy schopni rozpoznat souseda na základě jakéhokoliv zpěvu. Současně práce přináší poznatky o velikosti repertoáru budníčka menšího a jeho stabilitě v čase a potenciálu základních hlasových charakteristik kódovat identitu v krátkém i dlouhém časovém období. Dále demonstruje novou

metodu použitelnou pro akustický monitoring ptáků. Využívá vlastnosti extrahované z hlasu, jež reflektují strukturu hlasového orgánu, a jsou tedy nezávislé na konkrétním obsahu analyzované vokalizace. Přítomnost těchto znaků podporuje předpoklad, že ptáci mohou rozpoznávat podle kvality hlasu, nikoliv dle tradičně zkoumaných frekvenčních, resp. temporálních, charakteristik. Práce tedy komplexně řeší vokalizaci a individuální rozpoznávání na modelovém druhu, na budníčku menším, s částečným výzkumným přesahem na budníčka většího.

Seznam literatury

- Allenbacher, R., Böhner, J. & Hammerschmidt, K. (1995). Individuelle Merkmale im „krah“-Ruf der Nebelkrähe *Corvus corone cornix*. *J. Ornithol.* **136**, 441–446.
- Aubin, T. (2004). Penguins and their noisy world. *An. Acad. Bras. Cienc.* **76**, 279–283.
- Aubin, T. & Jouventin, P. (2002). How to vocally identify kin in a crowd: The penguin model. In *Adv. Stud. Behav.* **31**, 243–277.
- Aubin, T., Jouventin, P. & Hildebrand, C. (2000). Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proc. Biol. Sci.* **267**, 1081–1087.
- Bailey, E.D. & Baker, J.A. (1982). Recognition characteristics in covey dialects of bobwhite Quail. *Condor* **84**, 317–320.
- Bailey, K. (1978). The structure and variation of the separation call of the bobwhite quail (*Colinus virginianus*, Odontophorinae). *Anim. Behav.* **26**, 296–303.
- Baker Myron C. (2009). Information content in chorus songs of the group - living australian magpie (*Cracticus tibicen dorsalis*) in Western Australia. *Ethology* **115**, 227–238.
- Barnard, C.J. (1980). Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Anim. Behav.* **28**, 295–309.
- Beecher M. I. & Beecher. D. (1983). Sibling recognition in bank swallows (*Riparia riparia*). *Z. Tpsychol.* **62**, 145–150.

- Beecher, M.D. (1982). Signature systems and kin recognition. *Integr. Comp. Biol.* **22**, 477–490.
- Beecher, M.D. (1990). The evolution of parent-offspring recognition in swallows. In *Contemporary issues in comparative psychology*: 360–380. Dewsbury, D.A. (Ed). Sunderland: Sinauer Associates.
- Beecher, M.D., Beecher, I.M. & Hahn, S. (1981). Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis. *Anim. Behav.* **29**, 95–101.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E. & Burt, J.M. (1994). Song perception in the song sparrow: birds classify by song type but not by singer. *Anim. Behav.* **47**, 1343–1351.
- Beecher, M.D., Stoddard, P.K. & Loesche, P. (1985). Recognition of parents' voices by young cliff swallows **102**, 600–605.
- Bightol, D.R. & Samuel, D.E. (1973). Sonographic analysis of the american woodcock's "peent" call. *J. Wildlife Manage.t* **37**, 470–475.
- Berg, K.S., Delgado, S., Okawa, R., Beissinger, S.R. & Bradbury, J.W. (2011). Contact calls are used for individual mate recognition in free-ranging green-rumped parrotlets, *Forpus passerinus*. *Anim. Behav.* **81**, 241–248.
- Blumenrath, S.H., Dabelsteen, T. & Pedersen, S.B. (2007). Vocal neighbour-mate discrimination in female great tits despite high song similarity. *Anim. Behav.* **73**, 789–796.
- Briefer, E., Rybak, F. & Aubin, T. (2008b). When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Anim. Behav.* **76**, 1319–1325.
- Briefer, E., Aubin, T. & Rybak, F. (2009). Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* **96**, 1067–1077.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. (2008a). How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *J. Exp. Biol.* **211**, 317–326.
- Brindley, E.L. (1991). Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Anim. Behav.* **41**, 503–512.

- Brooks, R.J. & Falls, J.B. (1975). Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers. *Can. J. Zool.* **53**, 879–888.
- Brown, E.D. & Farabaugh, S.M. (1991). Song sharing in a group-living songbird, the Australian magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part III. sex specificity and individual specificity of vocal parts in communal chorus and duet songs. *Behaviour* **118**, 244–274.
- Brown, S.D., Dooling, R.J. & O’Grady, K. (1988b). Perceptual organization of acoustic stimuli by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): III. contact calls. *J. Comp. Psychol.* **102**, 236–247.
- Bruce, P.J. & Kikkawa, J. (1988). A sexual difference in the contact calls of silvereyes. *Emu* **88**, 188–190.
- Budka, M. & Osiejuk, T.S. (2013). Neighbour–stranger call discrimination in a nocturnal rail species, the corncrake *Crex crex*. *J. Ornithol.* **154**, 685–694.
- Budka, M. & Osiejuk, T.S. (2014). Individually specific call feature is not used to neighbour-stranger discrimination: the corncrake case. *PLOS ONE* **9**, e104031.
- Budka, M., Wojas, L. & Osiejuk, T.S. (2015). Is it possible to acoustically identify individuals within a population? *J. Ornithol.* **156**, 481–488.
- Burger, J., Gochfeld, M. & Boarman, W.I. (1988). Experimental evidence for sibling recognition in common terns (*Sterna hirundo*). *Auk* **105**, 142–148.
- Byers, B.E. (1996). Messages encoded in the songs of chestnut-sided warblers. *Anim. Behav.* **52**, 691–705.
- Caraco, T. (1979). Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology* **60**, 618–627.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (2008). *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2 edition. New York: Cambridge University Press.
- Charrier, I., Jouventin, P., Mathevon, N. & Aubin, T. (2001b). Individual identity coding depends on call type in the south polar skua *Catharacta maccormicki*. *Polar Biol* **24**, 378–382.
- Charrier I., Mathevon N., Jouventin P. & Aubin T. (2001a). Acoustic communication in a black - headed gull colony: how do chicks identify their parents? *Ethology* **107**, 961–974.

- Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1988). Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. *Anim. Behav.* **36**, 477–486.
- Curé C., Aubin T. & Mathevon N. (2009). Acoustic convergence and divergence in two sympatric burrowing nocturnal seabirds. *Biol. J. Linn. Soc.* **96**, 115–134.
- Curé, C., Mathevon, N. & Aubin, T. (2016). Mate vocal recognition in the Scopoli's shearwater *Calonectris diomedea*: do females and males share the same acoustic code? *Behav. Process.* **128**, 96–102.
- D'Amelio, P.B., Klumb, M., Adreani, M.N., Gahr, M.L. & Maat, A. (2017). Individual recognition of opposite sex vocalizations in the zebra finch. *Sci. Rep.* **7**, 5579.
- Davis, W.J. (1986). Acoustic recognition in the belted kingfisher: cardiac response to playback vocalizations. *Condor* **88**, 505–512.
- Delpont W., Kemp A. C., Ferguson J. & Willem H. (2002). Vocal identification of individual African wood owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long - term adult turnover and residency. *Ibis* **144**, 30–39.
- Dent, M.L., Dooling, R.J. & Pierce, A.S. (2000). Frequency discrimination in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): effects of tone duration and tonal context. *J. Acoust. Soc. Am.* **107**, 2657–2664.
- Dentressangle, F., Aubin, T. & Mathevon, N. (2012). Males use time whereas females prefer harmony: individual call recognition in the dimorphic blue-footed booby. *Anim. Behav.* **84**, 413–420.
- Draganoiu, T.I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M. (2006). In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Anim. Behav.* **71**, 1039–1046.
- Draganoiu, T.I., Moreau, A., Ravaux, L., Bonckaert, W. & Mathevon, N. (2014). Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the black redstart. *Behaviour* **151**, 435–453.
- Duffy, D.L. & Ball, G.F. (2002). Song predicts immunocompetence in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Proc. Biol. Sci.* **269**, 847–852.
- Edwards, P.J. (1985). Brood division and transition to independence in blackbirds *Turdus merula*. *Ibis* **127**, 42–59.

- Elfström, S.T. (1990). Individual and species-specific song patterns of rock and meadow pipits: physical characteristics and experiments. *Bioacoustics* **2**, 277–301.
- Elie, J.E., Mariette, M.M., Soula, H.A., Griffith, S.C., Mathevon, N. & Vignal, C. (2010). Vocal communication at the nest between mates in wild zebra finches: a private vocal duet? *Anim. Behav.* **80**, 597–605.
- Espmark, Y. (1975). Individual characteristics in the calls of reindeer calves. *Behaviour* **54**, 50–59.
- Evans, C.S., Evans, L. & Marler, P. (1993). On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Anim. Behav.* **46**, 23–38.
- Evans, R.M. (1970a). Parental recognition and the “mew call” in black-billed gulls (*Larus bulleri*). *Auk* **87**, 503–513.
- Evans, R.M. (1970b). Imprinting and mobility in young ring-billed gulls, *Larus delawarensis*. *Anim. Behav. Monog.* **3**, 193–248.
- Falls, J. B. (1982). Individual recognition by sounds in birds. In *Acoustic communication in birds, vol. 2. Song learning and its consequences*: 273–278. Kroodsma, D.E., Miller, D.B. & Quillet, H. (Eds). New York: Academic Press.
- Falls, J.B. & Brooks, R.J. (1975). Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Can. J. Zool.* **53**, 1412–1420.
- Falls, J.B. & d’Agincourt, L.G. (1981). A comparison of neighbour–stranger discrimination in eastern and western meadowlarks. *Can. J. Zool.* **59**, 2380–2385.
- Falls, J.B., Horn, A.G. & Dickinson, T.E. (1988). How western meadowlarks classify their songs: evidence from song matching. *Anim. Behav.* **36**, 579–585.
- Farabaugh, S.M. & Dooling, R.J. (1996). Acoustic communication in parrots: Laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*: 97–118. Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (Eds). Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Farabaugh, S.M., Linzenbold, A. & Dooling, R.J. (1994). Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): evidence for social factors in the learning of contact calls. *J. Comp. Psychol.* **108**, 81–92.

- Farquhar, C.C. (1993). Individual and intersexual variation in alarm calls of the white-tailed hawk. *Condor* **95**, 234–239.
- Ficken, M.S. & Popp, J. (1996). A comparative analysis of passerine mobbing calls. *Auk* **113**, 370–380.
- Fischer, J. (1954). Evolution and bird sociality. In *Evolution as a process*: 71–83. Huxley, J., Hardy, A. & Ford, E. (Eds). London: Allen and Unwin.
- Fletcher, N.H. (2004). A simple frequency-scaling rule for animal communication. *J. Acoust. Soc. Am.* **115**, 2334–2338.
- Forstmeier, W. & Balsby, T.J.S. (2002). Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour* **139**, 89–111.
- Fox, E.J.S. (2008). A new perspective on acoustic individual recognition in animals with limited call sharing or changing repertoires. *Anim. Behav.* **75**, 1187–1194.
- Freeman, P.L. (2000). Identification of individual barred owls using spectrogram analysis and auditory cues. *J. Raptor Res.* **34**, 85–92.
- Fretwell, S. (1969). Dominance behavior and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*). *Bird Banding* **40**, 1.
- Galeotti, P., Paladin, M. & Pavan, G. (1993). Individually distinct hooting in male pygmy owls *Glaucidium passerinum*: a multivariate approach. *Ornis Scand.* **24**, 15–20.
- Galeotti, P. & Pavan, G. (1991). Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethol. Ecol. & Evol.* **3**, 113–126.
- Galeotti, P. & Pavan, G. (1993). Differential responses of territorial tawny owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *Ibis* **135**, 300–304.
- Galeotti, P. & Sacchi, R. (2001). Turnover of territorial Scops Owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *J. Avian Biol.* **32**, 256–262.
- Galeotti, P., Paladin, M. & Pavan, G. (1993). Individually distinct hooting in male pygmy owls *Glaucidium passerinum*: a multivariate approach. *Ornis Scand.* **24**, 15–20.

- Garnetzke-Stollmann, K. & Franck, D. (1991). Socialisation tactics of the spectacled parrotlet (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour* **119**, 1–29.
- Gentner, T.G. & Hulse, S. H. (1998). Perceptual mechanisms for individual vocal recognition in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav.* **56**, 579–594.
- Gil, D. & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. & Evol.* **17**, 133–141.
- Gil, D. & Slater, P.J.B. (2000). Song organisation and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour* **137**, 759–782.
- Godard, R. (1991). Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* **350**, 228–229.
- Godard, R. (1993). Red-eyed vireos have difficulty recognizing individual neighbors' songs. *Auk* **110**, 857–862.
- Godard, R. & Wiley, R.H. (1995). Individual recognition of song repertoires in two wood warblers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**, 119–123.
- Grava, T., Mathevon, N., Place E. & Balluet P. (2008). Individual acoustic monitoring of the European eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis* **150**, 279–287.
- Gyger, M. & Marler, P. (1988). Food calling in the domestic fowl, *Gallus gallus*: the role of external referents and deception. *Anim. Behav.* **36**, 358–365.
- Haff, T.M. & Magrath, R.D. (2011). Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biol. Letters* **7**, 493–495.
- Hamilton, W.J. (1962). Evidence concerning the function of nocturnal call notes of migratory birds. *Condor* **64**, 390–401.
- Hardouin, L.A., Tabel, P. & Bretagnolle, V. (2006). Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Anim. Behav.* **72**, 105–112.
- Hare, J.F. (1998). Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Anim. Behav.* **55**, 451–460.
- Hare, J.F. & Atkins, B.A. (2001). The squirrel that cried wolf: reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels *Spermophilus richardsonii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**, 108–112.

- Harris M. P. (1983). Parent - young communication in the puffin *Fratercula arctica*. *Ibis* **125**, 109–114.
- Hatchwell, B.J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **364**, 3217–3227.
- Hatchwell, B.J., Ross, D.J., Fowlie, M.K. & McGowan, A. (2001). Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proc. Biol. Sci.* **268**, 885–890.
- Hausberger, M., Black, J.M. & Richard, J.P. (1991). Bill opening and sound spectrum in barnacle goose loud calls: individuals with 'wide mouths' have higher pitched voices. *Anim. Behav.* **42**, 319–322.
- Hausberger, M., Richard, J.P., Black, J.M. & Quris, R. (1994). A quantitative analysis of individuality in barnacle goose loud calls. *Bioacoustics* **5**, 247–260.
- Hile, A.G. & Striedter, G. F. (2000). Call convergence within groups of female budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Ethology* **106**, 1105–1114.
- Hoodless, A.N., Inglis J.G., Doucet J.P. & Aebischer N.J. (2008). Vocal individuality in the roding calls of woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis* **150**, 80–89.
- Hopp, S.L., Jablonski, P. & Brown, J.L. (2001). Recognition of group membership by voice in Mexican jays, *Aphelocoma ultramarina*. *Anim. Behav.* **62**, 297–303.
- Hudson, P.J. (1979). The parent-chick feeding relationship of the puffin, *Fratercula arctica*. *J. of Anim. Ecol.* **48**, 889–898.
- Hutchison, R.E., Stevenson, J.G. & Thorpe, W.H. (1968). The basis for individual recognition by voice in the sandwich tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* **32**, 150–157.
- Ingold, P. (1973). Zur Lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Kueken bei Tordalken (*Alca Torda*). *Behaviour* **45**, 154–189.
- Jaška, P., Linhart, P. & Fuchs R. (2015). Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study. *J. Avian Biol.* **46**, 151–158.

- Jaška, P., Linhart, P. & Fuchs, R. (2016). Individual song-mediated recognition in territorial interactions of songbirds. *Sylvia* **52**, 2–16.
- Johnson, L.S. & Kermott, L.H. (1991). The functions of song in male house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* **116**, 190–209.
- Jones, D.N. & Smith, G.C. (1997). Vocalisations of the marbled frogmouth II: an assessment of vocal individuality as a potential census technique. *Emu* **97**, 296–304.
- Jones, I.L., Falls, J.B. & Gaston, A.J. (1987). Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae). *Anim. Behav.* **35**, 1405–1415.
- Kilner, R.M. (2001). A growth cost of begging in captive canary chicks. *PNAS* **98**, 11394–11398.
- Klenova, A.V., Volodin, I.A. & Volodina, E.V. (2008). Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane *Grus japonensis*. *J. Ethol.* **26**, 317–325.
- Knapton, R. W. (1982). Geographic similarity and year-to-year retention of song in the clay-coloured sparrow (*Spizella pallida*). *Behaviour* **79**, 189–200.
- Kogan, J.A. & Margoliash, D. (1998). Automated recognition of bird song elements from continuous recordings using dynamic time warping and hidden Markov models: a comparative study. *J. Acoust. Soc Am.* **103**, 2185–2196.
- Kondo, N. & Watanabe S. (2009). Contact calls: Information and social function. *JPN. Psychol. Res.* **51**, 197–208.
- Kondo, N., Izawa, E.-I. & Watanabe, S. (2010). Perceptual mechanism for vocal individual recognition in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*) : contact call signature and discrimination. *Behaviour* **147**, 1051–1072.
- Krebs, J.R. & Kroodsma, D.E. (1980). Repertoires and geographical variation in bird song. In *Advances in the Study of Behavior* **11**: 143–177. Rosenblatt, J.S., Hinde, R.A., Beer, C. & Busnel, M.-C. (Eds). Academic Press.
- Kroodsma, D.E. (1976). The effect of large song repertoires on neighbor “recognition” in male song sparrows. *Condor* **78**, 97–99.

- Lambrechts, M.M. & Dhondt, A.A. (1995). Individual voice discrimination in birds. In *Current Ornithology* 12: 115–139. Power, D.M. (Eds). Boston: Springer.
- Lameris, T.K. & Kleyheeg, E. (2017). Reduction in aversive effects of tracking device on waterfowl requires better measuring and reporting. *Anim. Biotelemetry* **5**, 24.
- Lampe, H.M., Espmark, O.Y. (2003). Mate choice in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis* **145**, E24–E33.
- Langmore, N.E. (1998). Dunnocks discriminate between the songs of familiar individuals without directional cues. *Behaviour* **135**, 287–296.
- Leedman, A.W. & Magrath, R.D. (2003). Long-term brood division and exclusive parental care in a cooperatively breeding passerine. *Anim. Behav.* **65**, 1093–1108.
- Lefevre, K., Montgomerie, R. & Gaston, A.J. (1998). Parent-offspring recognition in thick-billed murrelets (Aves: Alcidae). *Anim. Behav.* **55**, 925–938.
- Lengagne, T. (2001). Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). *Behaviour* **138**, 1407–1419.
- Leonard, M.L., Horn, A.G., Brown, C.R. & Fernandez, N.J. (1997). Parent-offspring recognition in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Anim. Behav.* **54**, 1107–1116.
- Levréro, F., Durand, L., Vignal, C., Blanc, A. & Mathevon, N. (2009). Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *C. R. Biol.* **332**, 579–589.
- Lind, H., Dabelsteen, T. & McGregor, P.K. (1996). Female great tits can identify mates by song. *Anim. Behav.* **52**, 667–671.
- Linhart, P. & Šálek, M. (2017). The assessment of biases in the acoustic discrimination of individuals. *PLOS ONE* **12**, e0177206.
- Linhart, P., Fuchs, R., Poláková, S. & Slabbekoorn, H. (2012). Once bitten twice shy: long-term behavioural changes caused by trapping experience in willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *J. Avian Biol.* **43**, 186–192.

- Linhart, P., Jaška, P., Petrusková, T., Petrusek, A. & Fuchs, R. (2013). Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behav. Process.* **100**, 139–145.
- Lovell, S.F. & Lein, M.R. (2005). Individual recognition of neighbors by song in a subsoscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **57**, 623–630.
- Mager, I.J.N., Walcott Charles & Piper Walter H. (2010). Common loons can differentiate yodels of neighboring and non - neighboring conspecifics. *J. Field Ornithol.* **81**, 392–401.
- Magrath, R.D., Pitcher, B.J. & Gardner, J.L. (2009). An avian eavesdropping network: alarm signal reliability and heterospecific response. *Behav. Ecol.* **20**, 745–752.
- Mammen, D.L. & Nowicki, S. (1981). Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. *Behav Ecol Sociobiol* **9**, 179–186.
- Marler, P. (2004). Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **1016**, 31–44.
- Mathevon, N. (1997). Individuality of contact calls in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber* and the problem of background noise in a colony. *Ibis* **139**, 513–517.
- Mathevon, N., Charrier, I. & Jouventin, P. (2003). Potential for individual recognition in acoustic signals: a comparative study of two gulls with different nesting patterns. *C. R. Biol.* **326**, 329–337.
- McArthur, P.D. (1982). Mechanisms and development of parent-young vocal recognition in the piñon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Anim. Behav.* **30**, 62–74.
- McDonald, P.G., Wilson, D.R. & Evans, C.S. (2009). Nestling begging increases predation risk, regardless of spectral characteristics or avian mobbing. *Behav Ecol* **20**, 821–829.
- McDonald, P.G., Heathcote, C.F., Clarke, M.F., Wright, J. & Kazem A.J.N. (2007). Provisioning calls of the cooperatively breeding bell miner *Manorina melanophrys* encode sufficient information for individual discrimination. *J. Avian Biol.* **38**, 113–121.

- McGregor, P.K. (1993). Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **340**, 237–244.
- McGregor, P.K. & Avery, M.I. (1986). The unsung songs of great tits *Parus major*: learning neighbours' songs for discrimination. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**, 311–316.
- McGregor, P.K. & Dabelsteen, T. (1996). Communication network. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*: 409–425. Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (Eds). Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Medvin, M.B. & Beecher, M.D. (1986). Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Anim. Behav.* **34**, 1627–1639.
- Miller, E.H. (1986). Components of variation in nuptial calls of the least sandpiper (*Calidris minutilla*; Aves, Scolopacidae). *Syst. Biol.* **35**, 400–413.
- Moller, A.P. (1991). Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *Am. Nat.* **138**, 994–1014.
- Moseley, L.J. (1979). Individual auditory recognition in the least tern (*Sterna albifrons*). *Auk* **96**, 31–39.
- Moser-Purdy, C. & Mennill, D.J. (2016). Large vocal repertoires do not constrain the dear enemy effect: a playback experiment and comparative study of songbirds. *Anim. Behav.* **118**, 55–64.
- Moskát, C., Elek, Z., Bán, M., Geltsch, N. & Hauber, M.E. (2017). Can common cuckoos discriminate between neighbours and strangers by their calls? *Anim. Behav.* **126**, 253–260.
- Mouterde, S.C., Theunissen, F.E., Elie, J.E., Vignal, C. & Mathevon, N. (2014). Acoustic communication and sound degradation: how do the individual signatures of male and female zebra finch calls transmit over distance? *PLOS ONE* **9**, e102842.
- Mulard, H., Aubin, T., White, J.F., Hatch, S.A. & Danchin, É. (2008). Experimental evidence of vocal recognition in young and adult black-legged kittiwakes. *Anim. Behav.* **76**, 1855–1861.
- Munding, P.C. (1970). Vocal imitation and individual recognition of finch calls. *Science* **168**, 480–482.

- Naguib, M. & Todt, D. (1998). Recognition of neighbors' song in a species with large and complex song repertoires: the thrush nightingale. *J. Avian Biol.* **29**, 155–160.
- Naguib, M. & Wiley, H. (2001). Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Anim. Behav.* **62**, 825–837.
- Naguib M., Hammerschmidt K. & Wirth J. (2001). Microgeographic variation, habitat effects and individual signature cues in calls of chiffchaffs *Phylloscopus collybita canarensis*. *Ethology* **107**, 341–355.
- Nagy, C.M. & Rockwell, R.F. (2012). Identification of individual eastern screech-owls *Megascops asio* via vocalization analysis. *Bioacoustics* **21**, 127–140.
- Nelson, J.B. (1978). *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford: Oxford University press.
- Nichols, M.R. & Yorzinski, J.L. (2016). Peahens can differentiate between the antipredator calls of individual conspecifics. *Anim. Behav.* **112**, 23–27.
- Noseworthy, C.M. & Lien, J. (1976). Ontogeny of nesting habitat recognition and preference in neonatal herring gull chicks, *Larus argentatus* pontoppidan. *Anim. Behav.* **24**, 637–651.
- Nottebohm, F., Nottebohm, M.E. & Crane, L. (1986). Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Anim. Behav.* **46**, 445–471.
- Nowicki, S. (1989). Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: the acoustic basis and rate of call convergence. *Anim. Behav.* **37**, 64–73.
- Nowicki, S. & Searcy, W.A. (2004). Song function and the evolution of female preferences: why birds sing, why brains matter. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **1016**, 704–723.
- Odom, K.J., Slaght, J.C. & Gutiérrez, R. j. (2013). Distinctiveness in the territorial calls of great horned owls within and among years. *J. Raptor Res.* **47**, 21–30.
- O'Loughlen, A.L. & Beecher, M.D. (1997). Sexual preferences for mate song types in female song sparrows. *Anim. Behav.* **53**, 835–841.
- O'Loughlen, A.L. & Beecher, M.D. (1999). Mate, neighbour and stranger songs: a female song sparrow perspective. *Anim. Behav.* **58**, 13–20.

- Osiejuk T. S. & Manser M. (2014). Differences in frequency of shared song types enables neighbour – stranger discrimination in a songbird species with small song repertoire. *Ethology* **120**, 893–903.
- Osiejuk, T.S., Ratyńska, K., Cygan, J.P. & Dale, S. (2005). Frequency shift in homologue syllables of the ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Behav. Process.* **68**, 69–83.
- Payne, R. B. (1985). Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeate*. *Z. Tierpsychol.* **70**, 1–44.
- Payne, R.B., Payne, L.L., Rowley, I. & Russell, E.M. (1991). Social recognition and response to song in cooperative red-winged fairy-wrens. *Auk* **108**, 811–819.
- Peak, T.M., McGregor, P.K., Smith, K.W., Tyler, G., Gilbert, G. & Green, R.E. (1998). Individuality in corncrake *Crex crex* vocalization. *Ibis* **140**, 120–127.
- Peniche, G., Vaughan-Higgins, R., Carter, I., Pocknell, A., Simpson, D. & Sainsbury, A. (2011). Long-term health effects of harness-mounted radio transmitters in red kites (*Milvus milvus*) in England. *Vet. Rec.* **169**, 311.
- Paton, P.C., Zabel, C.J., Neal, D.L., Steger, G.N., Tilgman, N.G. & Noon, B.R. (1991). Effect of radio tags on spotted owls. *J. Wildl. Manage.* **55**, 617–622.
- Petrusková, T., Osiejuk, T.S., Linhart, P. & Petrušek, A. (2008). Structure and complexity of perched and flight songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*). *Ann. Zool. Fenn.* **45**, 135–148.
- Petrusková T., Pišvejcová I., Kinštová A., Brinke T., Petrušek A. & Börger L. (2015). Repertoire - based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates. *Methods Ecol. Evol.* **7**, 274–284.
- Policht, R., Petrů, M., Lastimoza, L. & Suarez, L. (2009). Potential for the use of vocal individuality as a conservation research tool in two threatened Philippine hornbill species, the visayan hornbill and the rufous-headed hornbill. *Bird Conserv. Int.* **19**, 83–97.
- Price, J.J. (1998). Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proc. Biol. Sci.* **265**, 497–502.
- Price, J.J. (1999). Recognition of family-specific calls in stripe-backed wrens. *Anim. Behav.* **57**, 483–492.

- Průchová, A., Jaška, P. & Linhart, P. (2017). Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *J. Ornithol.* **158**, 911–924.
- Puglisi, L., Adamo, C. & Nelson, D.A. (2004). Discrimination of individual voices in male great bitterns (*Botaurus stellaris*) in Italy. *Auk* **121**, 541–547.
- Radesäter, T. (1976). Individual sibling recognition in juvenile Canada geese (*Branta canadensis*). *Can. J. Zool.* **54**, 1069–1072.
- Ramenofsky, M., Gray, J.M. & Johnson, R.B. (1992). Behavioral and physiological adjustments of birds living in winter flocks. *Ornis Scand.* **23**, 371–380.
- Rebeck M., Corrick R., Eaglestone B. & Stainton C. (2001). Recognition of individual European nightjars *Caprimulgus europaeus* from their song. *Ibis* **143**, 468–475.
- Robertson, B.C. (1996). Vocal mate recognition in a monogamous, flock-forming bird, the silvereye, *Zosterops lateralis*. *Anim. Behav.* **51**, 303–311.
- Robinson S.R. (1981). Alarm communication in belding's ground squirrels. *Z. Tierpsychol.* **56**, 150–168.
- Rodríguez-Gironés, M.A., Zúñiga, J.M. & Redondo, T. (2001). Effects of begging on growth rates of nestling chicks. *Behav. Ecol.* **12**, 269–274.
- Rognan, C.B., Szewczak, J.M. & Morrison, M.L. (2009). Vocal individuality of great gray owls in the Sierra Nevada. *J. Wildlife Manage.* **73**, 755–760.
- Røskoft, E. & Espmark, Y. (1984). Sibling recognition in the rook (*Corvus frugilegus*). *Behav. Process.* **9**, 223–230.
- Saunders, D.A. (1983). Vocal repertoire and individual vocal recognition in the short-billed white-tailed black cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris* Carnaby. *Wildl. Res.* **10**, 527–536.
- Saunders, D.A. & Wooller, R.D. (1988). Consistent individuality of voice in birds as a management tool. *Emu* **88**, 25–32.
- Schneider, K.J. (1984). Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology* **65**, 1820–1827.
- Schroeder, D.J. & Haven Wiley, R. (1983). Communication with repertoires of song themes in tufted titmice. *Anim. Behav.* **31**, 1128–1138.

- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. (1996). Song and female choice. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*: 453–473. Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (Eds). Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Searcy, W.A., McArthur, P.D., Peters, S.S. & Marler, P. (1981). Response of male song and swamp sparrows to neighbour, stranger, and self songs. *Behaviour* **77**, 152–163.
- Seddon, N. & Tobias, J.A. (2010). Character displacement from the receiver's perspective: species and mate recognition despite convergent signals in subsocial birds. *Proc. Biol. Sci.* **277**, 2475–2483.
- Sharp, S.P. & Hatchwell, B.J. (2005). Individuality in the contact calls of cooperatively breeding long-tailed tits (*Aegithalos caudatus*). *Behaviour* **142**, 1559–1575.
- Sharp, S.P., McGowan, A., Wood, M.J. & Hatchwell, B.J. (2005). Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature* **434**, 1127–1130.
- Sherman, P.W., Reeve, H. & Pfennig, D. (1997). Recognition systems. In *Behavioural Ecology, 4th Edition*:69–96. Krebs, J. & Davies, N. (Eds). Oxford: Blackwell Science.
- Sieber, O.J. (1985). Individual recognition of parental calls by bank swallow chicks (*Riparia riparia*). *Anim. Behav.* **33**, 107–116.
- Slater, P.J.B. (2003). Fifty years of bird song research: a case study in animal behaviour. *Anim. Behav.* **65**, 633–639.
- Smith, D.G. (1979). Male singing ability and territory integrity in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour* **68**, 193–206.
- Stoddard, P. K. 1996. Vocal recognition of neighbours by territorial passerines. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*: 356–374. Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (Eds). Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Stoddard, P.K. & Beecher, M.D. (1983). Parental recognition of offspring in the cliff swallow. *Auk* **100**, 795–799.
- Stokes, A.W. (1976). Behavior of the bobwhite, *Colinus virginianus*. *Auk* **84**, 1–33.

- Studer - Thiersch, A. (2010). Die Balz der Flamingogattung *Phoenicopterus*, unter besonderer Berücksichtigung von *Ph. ruber roseus*. *Z. Tierpsychol.* **36**, 212–266.
- Sung, H.C. & Miller, E.H. (2007). Variation and individuality in display-flight calls of male piping plovers. *Condor* **109**, 468–475.
- Suthers, R.A. (1994). Variable asymmetry and resonance in the avian vocal tract: a structural basis for individually distinct vocalizations. *J. Comp. Physiol. A* **175**, 457–466.
- Tarwater, C.E. & Brawn, J.D. (2008). Patterns of brood division and an absence of behavioral plasticity in a neotropical passerine. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 1441–1452.
- Temeles, E.J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Anim. Behav.* **47**, 339–350.
- Terry, A.M., Peake, T.M. & McGregor, P.K. (2005). The role of vocal individuality in conservation. *Front. Zool.* **2**, 10.
- Tibbetts, E.A. & Dale, J. (2007). Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol. & Evol.* **22**, 529–537.
- Tobias, J.A. & Seddon, N. (2009). Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection. *Evolution* **63**, 3168–3189.
- Trawicki, M.B., Johnson, M.T. & Osiejuk, T.S. (2005). Automatic song-type classification and speaker identification of Norwegian ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) vocalizations. In *Machine Learning for Signal Processing 2005*: 277–282. 2005 IEEE Workshop on Machine Learning for Signal Processing. Mystic, CT, USA: IEEE.
- Tschanz, B. & Hirsbrunner-Scharf, M. (1975). Adaptation to colony life on cliff ledges: a comparative study of guillemot and razorbill chicks. In *Function and evolution in behaviour*: 358–380. Baerends, G., Beer, C. & Manning, A. (Eds). Oxford: Clarendon Press.
- Vignal, C., Mathevon, N. & Mottin, S. (2004). Audience drives male songbird response to partner’s voice. *Nature* **430**, 448–451.

- Vignal, C., Mathevon, N. & Mottin, S. (2008). Mate recognition by female zebra finch: analysis of individuality in male call and first investigations on female decoding process. *Behav. Process.* **77**, 191–198.
- Walcott, C., Evers, D., Froehler, M. & Krakauer, A. (1999). Individuality in “yodel” calls recorded from a banded population of common loons, *Gavia immer*. *Bioacoustics* **10**, 101–114.
- Wallschläger, D. (1980). Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia* **36**, 412–412.
- Wanker, R. & Fischer, J. (2001). Intra- and interindividual variation in the contact calls of spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour* **138**, 709–726.
- Wanker, R., Cruz Bernate, L & Franck, D. (1996). Socialization of spectacled parrotlets *Forpus conspicillatus*: the role of parents, crèches and sibling groups in nature. *J. Ornithol.* **137**. 447–461.
- Wanker, R., Apcin, J., Jennerjahn, B. & Waibel, B. (1998). Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**, 197–202.
- Ward, P. & Zahavi, A. (2008). The importance of certain assemblages of birds as “information - centres” for food - finding. *Ibis* **115**, 517–534.
- Weary, D.M., Lemon, R.E. & Perreault, S. (1992a). Song repertoires do not hinder neighbor-stranger discrimination. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 441–447.
- Weeden, J.S. & Falls, J.B. (1959). Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* **76**, 343–351.
- Wêgrzyn, E., Leniowski, K. & Osiejuk, T.S. (2009). Introduce yourself at the beginning – possible identification function of the initial part of the song in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* **86**, 10.
- West, S.A., Griffin, A.S. & Gardner, A. (2007). Evolutionary explanations for cooperation. *Curr. Biol.* **17**, R661–R672.
- Westcott, D.A. (1997). Neighbours, strangers and male-male aggression as a determinant of lek size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 235–242.

- Westneat, M.W., Long, J.H.Jr., Hoese, W. & Nowicki, S. (1993). Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. Exp. Biol.* **182**, 147–171.
- Wiley, R.H. & Wiley, M.S. (1977). Recognition of neighbors' duets by stripe-backed wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour* **62**, 10–34.
- Wiley R. H., Hatchwell B. J. & Davies N. B. (2010). Recognition of individual males' songs by female dunnocks: a mechanism increasing the number of copulatory partners and reproductive success. *Ethology* **88**, 145–153.
- Williams, H., Cynx, J. & Nottebohm, F. (1989). Timbre control in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) song syllables. *J. Comp. Psychol.* **103**, 366–380.
- Wilson, D.R. & Mennill, D.J. (2010). Black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, can use individually distinctive songs to discriminate among conspecifics. *Anim. Behav.* **79**, 1267–1275.
- Wingfield, J.C., Smith, J.P. & Farner, D.S. (1982). Endocrine responses of white-crowned sparrows to environmental stress. *Condor* **84**, 399–409.
- Wooler, R.D. (1978). Individual vocal recognition in the kittiwake gull, *Rissa tridactyla* (L). *Z. Tierpsychol.* **48**, 68–86.
- Xia, C., Lin, X., Liu, W., Lloyd, H. & Zhang, Y. (2012). Acoustic identification of individuals within large avian populations: a case study of the brownish-flanked bush warbler, south-central China. *PLOS ONE* **7**, e42528.
- Yorzinski, J.L., Vehrencamp, S.L., Clark, A.B. & McGowan, K.J. (2006). The inflected alarm call of the American crow: differences in acoustic structure among individuals and sexes. *Condor* **108**, 518–529.
- Zandberg, L., Jolles, J.W., Boogert, N.J. & Thornton, A. (2014). Jackdaw nestlings can discriminate between conspecific calls but do not beg specifically to their parents. *Behav. Ecol.* **25**, 565–573.
- Zann, R.A. (1996). *The Zebra Finch: A Synthesis of Field and Laboratory Studies*. 1 edition. Oxford ; New York: Oxford University Press.
- Zsebők, S., Moskát, C. & Bán, M. (2017a). Individually distinctive vocalization in common cuckoos *Cuculus canorus*. *J. Ornithol.* **158**, 213–222.

Kapitola 2

Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců

Autoři: Pavel Jaška, Pavel Linhart, Roman Fuchs

Sylvia 52: 2–16 (2016)

© Česká společnost ornitologická 2002–2018

Pavel Jaška, disertační práce

Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců

Individual song-mediated recognition in territorial interactions of songbirds

Pavel Jaška^{1,2}, Pavel Linhart^{1,3} & Roman Fuchs¹

¹ Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice; e-mail: rallus@centrum.cz

² Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, regionální pracoviště Správa CHKO Slavkovský les, Hlavní 504, CZ-353 01 Mariánské Lázně

³ Výzkumný ústav živočišné výroby, v. v. i., Přátelství 815, CZ-104 00 Praha-Uhřetěves

Jaška P., Linhart P. & Fuchs R. 2016: Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců. *Sylvia* 52: 2-16.

Schopnost rozpoznávat ostatní jedince podle zpěvu je pro život ptáků velmi důležitá. Během teritoriálních interakcí například umožňuje relativně poklidné soužití sousedících samců nebo včasnou identifikaci cizinců usilujících o teritorium. V příspěvku nastiňujeme základní problematiku výzkumu individuálního rozpoznávání, identifikujeme faktory, které rozpoznávání limitují, a shrnujeme dosavadní poznatky o způsobu kódování identity v hlasech pěvců. Schopnost individuálně rozpoznávat je přítomna u většiny dosud studovaných pěvců. Velikost hlasového repertoáru nebo sdílení zpěvů významně neovlivňuje schopnost rozpoznávat, jak se dříve předpokládalo. Základním problémem ovšem nadále zůstává obtížnost prokázání absence nebo omezení schopnosti rozpoznávat u testovaných druhů. Individuální identita může být kódována dvěma základními způsoby, a to buď formou individuálního akustického podpisu (např. přítomnost specifických elementů ve zpěvu), nebo individuální kvalitou hlasu (danou strukturou hlasového orgánu). Existence individuálního akustického podpisu byla navržena u řady druhů, a to na úrovni celých zpěvů nebo jeho podjednotek (frází, slabik), případně i na úrovni celých repertoárů. Výzkum individuální kvality hlasu není tak rozšířený, ačkoliv by tento mechanismus mohl mít řadu výhod například pro druhy s komplexním zpěvem, u kterých lze předpokládat zvýšenou náročnost na zapamatování struktur zpěvu klíčových pro rozpoznávání. V článku uvádíme několik metodických doporučení pro výzkum individuálního rozpoznávání.

The ability to individually recognize conspecifics based on song is very important for birds. During territorial encounters it allows, for example, a relatively peaceful coexistence of neighbouring males. We review the factors suggested to influence the individual recognition ability and summarize the current knowledge about song features used in individual recognition in passerines. The ability of individual recognition is present in most passerines tested to date. The repertoire size or the song sharing has no crucial effect on the recognition ability contrary to what was previously proposed. Nevertheless, the study of factors affecting recognition ability still has an important caveat. It is problematic to prove the absence or weak ability of recognition in the tested species. In this paper we propose a partial solution for this problem. We further review studies investigating the specific song features used for individual recognition and we sort them according to two basic mechanisms of identity signalling. The first mechanism is individual acoustic signature (e.g., the presence of specific elements in the song), the second is individual

voice quality (given by the structure of the voice organ). The existence of the acoustic signature was proposed in many species at the level of the whole song or its subunits (phrases, syllables) or also at the level of the entire repertoire. Individual voice qualities are less commonly studied, although this mechanism could have many advantages for example for species with a complex repertoire. We suggest that more attention should be paid to the individual voice quality and we propose a method for differentiating between the two mechanisms used by birds.

Keywords: acoustic signalling, dear enemy phenomenon, identity cue, neighbour-stranger/neighbour-neighbour discrimination, playback experiments

ÚVOD

Zpěv hraje klíčovou roli v dorozumívání pěvců. Některé vlastnosti zpěvu vypovídají o kvalitách samce (Duffy & Ball 2002, Kipper et al. 2006), jeho teritoriu (Lampe & Espmark 2003) nebo vnitřním vyladění (Linhart et al. 2013). Zpěv tak může poskytovat cenné informace pro okolní posluchače. Informace o vlastnostech zpívajících samců jsou užitečné zejména v době utváření teritorií a při získávání partnerek (Catchpole & Slater 2008). Samci, kteří již obsadili teritorium (rezidentní samci), upozorňují zpěvem na vlastnictví území (Nowicki & Searcy 2004). Fyzickému konfliktu mezi samci často předchází dynamická výměna informací prostřednictvím zpěvu. Vokální duel soupeřících samců se může vystupňovat až ve fyzickou interakci, nebo naopak může přímé konfrontaci zabránit (Smith 1996). Hranice nově ustanovených teritorií na sebe často těsně navazují a tím dochází ke vzniku sousedství. Výsledné uspořádání hranic teritorií je důsledkem dřívějších akustických, ale i fyzických interakcí mezi soupeřícími jedinci. Pro rezidentního samce je velmi důležité rozpoznat zpěv cizinců teprve hledajících teritorium od zpěvu sousedů (*neighbour-stranger discrimination*, NSD). Přítomnost cizince znamená aktuální hrozbu, neboť může narušit stávající pořádek v sousedství, a proto na hlas cizince vlastník teritoria reaguje více než na hlas souseda (fenomén „hýčkaného nepřítele“ – *dear enemy phenomenon*;

Fisher 1954). Při NSD nemusí nutně docházet k rozlišení mezi jedinci, ale stačí rozlišovat mezi známými a neznámými zpěvy nezávisle na tom, kterému samci patří. Rozpoznávání hlasů konkrétních sousedů (*neighbour-neighbour discrimination*, NND) představuje daleko komplexnější úkol než rozlišování známých a neznámých jedinců (Stoddard 1996). Jedinec musí být totiž skutečně schopen rozlišovat, kterému samci známý hlas patří.

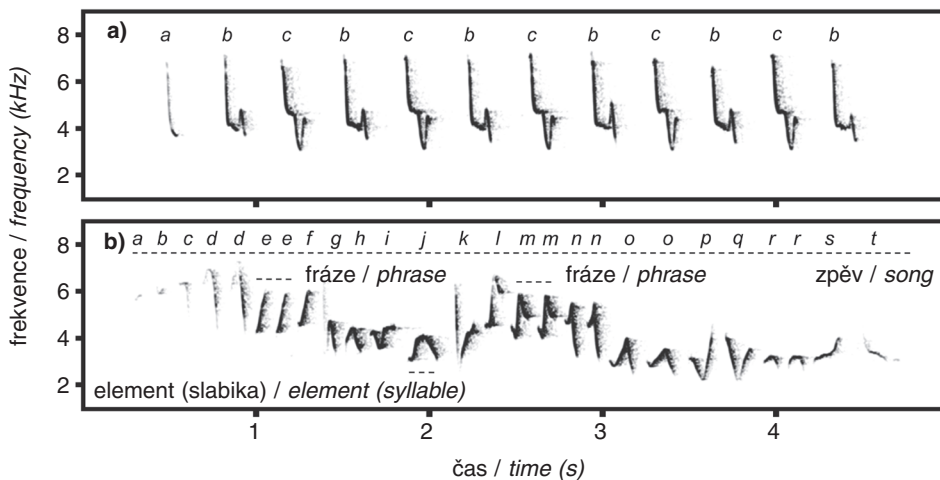
V této literární rešerši se pokoušíme shrnout dosavadní znalosti o tom, jaké faktory ovlivňují schopnost individuálního rozpoznávání jedinců podle zpěvu (ať už NSD nebo NND) a které znaky ve zpěvu jsou při rozpoznávání používány.

FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ ROZPOZNÁVÁNÍ MEZI JEDINCI

Dostupné studie ukazují, že schopnost rozpoznávat jedince (NSD i NND) je mezi pěvci široce rozšířena (Lambrechts & Dhondt 1995, Stoddard 1996). Existují však i druhy, u nichž nebyly získány přesvědčivé důkazy o rozpoznávání, např. vlhovec východní (*Sturnella magna*; Slater 1991) a kruhoočko austrálopacifické (*Zosterops lateralis chlorocephala*; Falls & d'Agincourt 1981). Oba tyto druhy disponují značně velkým repertoárem, proto se začalo uvažovat o tom, že velikost repertoáru rozpoznávání negativně ovlivňuje. Krebs & Kroodsma (1980) a Falls (1982) formulovali vzá-

jemně se nevylučující hypotézy, jež by negativní vztah mezi velikostí repertoáru a schopností rozpoznávat sousedy vysvětlovaly: 1) velký repertoár sousedů by mohl ztěžovat zapamatování jejich zpěvů, 2) elementy potřebné k diskriminaci jedinců jsou proporcionálně méně zpívány, což zhoršuje identifikaci, příp. se 3) rozpoznávání stává obtížnější díky menším rozdílům mezi zpěvy samců. Falls (1982) ve svém review skutečně došel k závěru, že velikost repertoáru negativně ovlivňuje rozpoznávání. Pěvci s jedním typem zpěvu, případně s malým repertoárem, disponují silnou schopností rozpoznávat. Druhy se středním repertoárem (přibližně 10 zpěvů)

disponují střední schopností rozpoznávání. Druhy s velkým repertoárem schopnost rozpoznávat ztrácejí. Weary et al. (1992) srovnali celkem dvacítku dostupných prací na téma individuálního rozpoznávání pěvců a žádný vztah mezi velikostí repertoáru a schopností rozpoznávat nezjistili. Uvedené review bylo ovšem díky desetiletému časovému odstupu od toho předchozího založeno na větším množství studií. Následně bylo publikováno několik dalších prací, jež potvrzují nejen NSD, ale i komplexnější NND rozpoznávání u druhů se značnými repertoáry, jako jsou např. slavík tmavý (*Luscinia luscinia*; Naguib & Todt 1998), červenka obecná (*Erithacus rubecula*;



Obr. 1. Vizualizace zpěvu dvou druhů s odlišnou organizací zpěvu a velikostí repertoáru: a) budníček menší (*Phylloscopus collybita*) s jednoduchým monotónním zpěvem; b) budníček větší (*Phylloscopus trochilus*) s komplexnějším repertoárem a výraznou klesající melodií zpěvu. Oba druhy jsou schopny rozpoznávat své sousedy podle jediného zpěvu z celého repertoáru. Na spektrogramu obou druhů jsou písmeny roztrženy jednotlivé elementy (slabiky). Na spektrogramu zpěvu budníčka většího je označen celý zpěv (jedno zazpívání), fráze (opakování jednoho elementu) a samotný element (základní jednotka repertoáru).

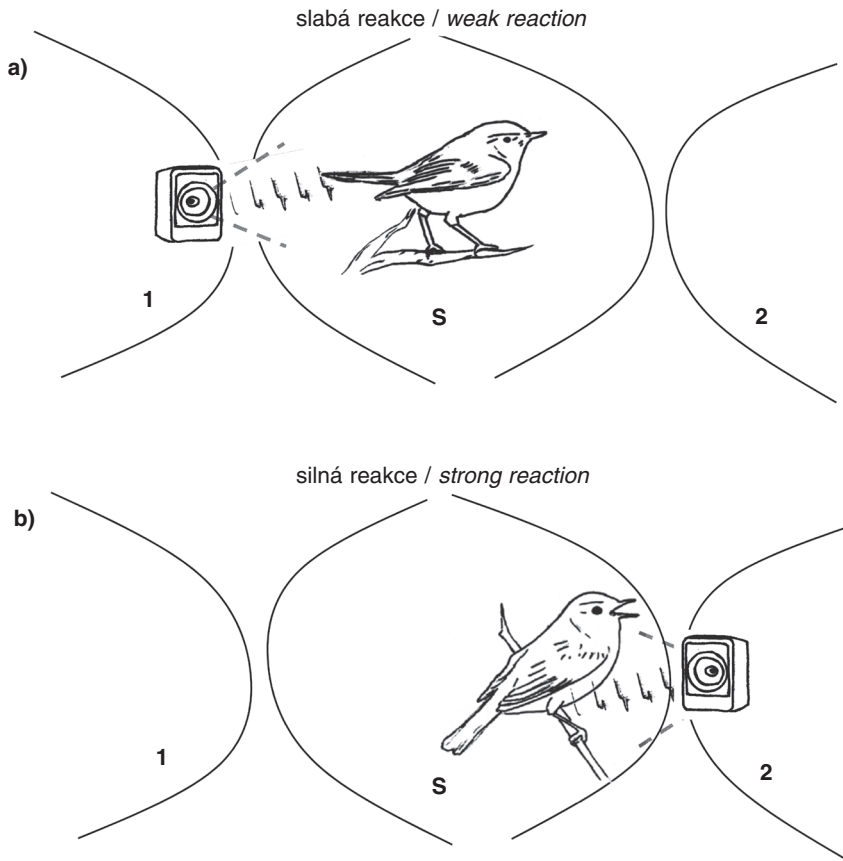
Fig. 1. Spectrograms illustrating a single song of two species of leaf warblers: a) Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) with a simple monotonic song; b) Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) with a more complex repertoire and a significant descending song melody. Both species recognise their neighbours by a single song of the entire song repertoire. In the spectrogram of the Chiffchaff, different elements are described by characters. In the spectrogram of the Willow Warbler, different elements are described by characters and basic song units are marked with lines: song – one song, phrase – repetition of one element, element (syllable) – basic unit of the song repertoire.

Brindley 1991), špaček obecný (*Sturnus vulgaris*; Gentner & Hulse 1998), nebo skřivana polní (*Alauda arvensis*; Briefer et al. 2009). Výsledky srovnávacích studií, při kterých byly experimenty provedeny se dvěma příbuznými druhy s různým repertoárem zcela shodnou metodikou, rovněž nenaznačují, že by druhy s většími repertoáry měly být méně schopny rozpoznávat známé od neznámých jedinců. Kromě srovnávacích studií, které testovaly existenci NSD, bylo navíc provedeno i několik studií testujících NND. Godard & Wiley (1995) provedli experimenty s lesňáčkem kápoým (*Setophaga citrina*; 3–9 typů zpěvu) a lesňáčkem žlutobrvým (*Geothlypis formosa*; jeden typ zpěvu) testující schopnost rozpoznávat jednotlivé sousedy. Významný rozdíl v rozpoznávacích schopnostech obou druhů však nenašli. Podobných výsledků bylo dosaženo při experimentech s budníčkem menším (*Phylloscopus collybita*) se 7–13 elementy v repertoáru a budníčkem větším (*Phylloscopus trochilus*) s 9–67 elementy (Jaška et al. 2015; obr. 1). Všechna tato fakta včetně nejnovější metaanalýzy (Moser-Purdy & Mennill 2016) ukazují, že velký repertoár není pro individuální rozpoznávání překážkou.

Dalším diskutovaným faktorem, který by mohl ovlivňovat schopnost individuálního rozpoznávání u pěvců, je míra sdílení zpěvu mezi známými jedinci. Ke sdílení zpěvu dochází mezi sousedícími samci, případně mezi samci v rámci konkrétních populací (např. Griesmann & Naguib 2002). Jednou z možných výhod sdílení zpěvu v teritoriální obraně by mohla být snadná identifikace cizince, jehož hlas neobsahuje lokálně sdílené hlasové struktury. Pokud je hlas cizince obohacen o struktury sdílené v sousedství, může dojít k jeho záměně se známými samci, jak bylo doloženo u skřivana polního (Briefer et al. 2008a)

a strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*; Beecher et al. 1994). Sdílení zpěvu nebo jeho částí v rámci sousedství tedy může usnadnit rozpoznání cizince (NSD). Otázkou zůstává, zda může sdílení zpěvu omezit možnosti rozpoznat jednotlivce mezi samci, kteří zpěv sdílejí (NND). Sdílením zpěvu mezi samci se totiž rozdíl ve zpěvu mohou teoreticky snížit takovou měrou, že rozpoznávání již nebude možné (Falls et al. 1988). Klíčovou studií, jež otevřela tuto problematiku, byla práce zabývající se rozpoznáváním jednotlivých sousedů u sýkory rezavoboké (*Parus bicolor*; Schroeder & Wiley 1983). Přestože rozdíl mezi zpěvy jedinců jsou patrné, reakce na zpěv souseda přehrávaný ze správné a opačné strany teritoria se nelišila, což je obecně interpretováno jako absence individuálního rozpoznávání (viz obr. 2). U sýkory koňadry (*Parus major*) samci dokázali rozpoznat jednotlivé sousedy, ale měli problémy s rozpoznáním sousedů s podobným zpěvem (McGregor & Avery 1986). To podporuje hypotézu, že podobnost zpěvu, a tedy i sdílení zpěvu, může schopnost individuálního rozpoznávání negativně ovlivňovat. Na druhou stranu bylo individuální rozpoznávání úspěšně prokázáno i u řady druhů se sdílenými zpěvy (Stoddard 1996). Podobně jako u velikosti repertoáru tedy zůstává otázkou, jestli sdílení zpěvu je tím klíčovým faktorem, který rozpoznávání ztěžuje.

Při studiu faktorů ovlivňujících schopnost rozpoznávat je ovšem problém potvrdit, zda daný druh skutečně nerozpoznává. Abychom prokázali schopnost rozpoznávání, stačí zjistit rozdíl v reakci na playback zpěvu známého a neznámého jedince, případně rozdíl v reakci na souseda přehrávaného ze správné a nesprávné strany teritoria (viz výše). Absence tohoto rozdílu ale automaticky neznamena, že daný druh není schopen



Obr. 2. Schematické zobrazení sousedství tří samců budníčka menšího. Hranice teritorií jsou vyznačeny plnými čarami. Při testování schopnosti rozpoznávat své sousedy dle zpěvu je subjektu (S) přehráván zpěv jednoho souseda (samec 1) ze dvou pozic. První pozice leží na hranicích teritorií subjektu a samce 1 (a), druhá pozice leží na hranicích teritorií subjektu a samce 2 (b). Pokud subjekt reaguje slaběji na hranici teritoria sdílené se samcem 1 (a), je výsledek považován za prokázání schopnosti rozpoznávat sousedy podle zpěvu.

Fig. 2. Picture of the neighbourhoods of three Chiffchaff males. Each male possesses its own territory; borders are marked with lines. When testing of the ability of neighbour-neighbour discrimination by song, the subject (S) is exposed to the song of one neighbour (male 1) from two places. The first place is situated on the border between territories of the subject and male 1 (a), the second place is situated on the border between territories of the subject and male 2 (b). When the reaction of the subject is weaker on the territory border shared with male 1 (a), the result is interpreted as the ability of neighbour-neighbour discrimination.

mezi jedinci rozlišit (Stoddard 1996). Může to například znamenat, že v případě konkrétního druhu není soused „hýčkaným nepřítelem“ (Fisher 1954). Jinými slovy, cizinec i soused (nebo některý ze sousedů) jsou potenciálně stejně nebezpeční, a tak je reakce na

zpěv obou vysoká (Stoddard 1996). To může platit například na začátku hnízdění (Briefer et al. 2008b). Absence reakce může rovněž znamenat, že byl zvolen špatný design pokusu, např. rozdíl mezi reakcí na hlas souseda a cizince může být patrný při playbacku z hranice teri-

toria, ale ne z centra teritoria (Stoddard et al. 1991), případně to může znamenat, že byly zvoleny málo citlivé ukazatele reakce (typy chování subjektu při experimentu). Tyto problémy by se mohly částečně vyřešit zařazením experimentů, jež schopnost rozpoznávat zkoumají na obecnější úrovni. Vhodnou alternativou by mohly být experimenty založené na habituaci: samcům se přehrává zpěv jednoho jedince, dokud reakce nepoklesne v důsledku habituace. Následně je zařazen playback jiného samce, který by měl opět způsobit prudký nárůst intenzity reakce (Wilson & Mennill 2010). V těchto testech je možné použít i hlas dvou cizinců, a je tedy lhostejné, jestli je soused skutečně „hýčkaný nepřítel“.

ZNAKY ZPĚVU KÓDUJÍCÍ IDENTITU

Vzhledem k různorodosti ptačích zpěvů lze předpokládat, že mechanismy rozpoznávání a charakteristiky zpěvu, jež jsou k rozpoznávání využívány, se mezi druhy liší. Odhalení konkrétních hlasových charakteristik, které ptáci využívají k určení identity ostatních jedinců, vyžaduje v prvním kroku identifikaci znaků zpěvu, jež jsou individuálně specifické, a následné testování vlivu těchto znaků na rozpoznávání v playbackových experimentech. V těchto experimentech se vytípaná vlastnost nebo prvek ve zpěvu známého jedince modifikuje tak, aby připomínal cizince (nebo jiného souseda), a sleduje se, jestli modifikované zpěvy spustí očekávanou reakci. Zatímco řada studií zaměřila svou pozornost na první krok a podařilo se jim identifikovat ve zpěvu řadu individuálně variabilních znaků, jejich ověření věnují vědci o poznání méně pozornosti. Nicméně jistý obrázek o tom, jaké znaky zpěvu ptáci pro rozpoznávání mezi jedinci využívají, si na základě publikovaných prací udělat můžeme.

Řada druhů je schopna rozlišit známého a neznámého (NSD) samce na základě jediného zpěvu (Lambrechts & Dhondt 1995). Přinejmenším některé druhy jsou schopny podle jediného zpěvu rozlišovat i známé samce mezi sebou (NND). To dokládají práce na strnadci zpěvném (Stoddard et al. 1990) a budníčku menším a větším (Jaška et al. 2015), ve kterých byl pro test rozpoznávání použit jediný náhodně vybraný zpěv z repertoáru samce. Pokud jsou ptáci schopni rozpoznávat známého jedince podle jednoho náhodně vybraného zpěvu, pak je více než pravděpodobné, že jsou schopni rozpoznávat pomocí velké většiny, popřípadě jakéhokoliv zpěvu z repertoáru svých sousedů. Existují dvě základní možnosti, jak by takový mechanismus mohl fungovat: 1) Jedinec je schopen pamatovat si celý repertoár svých sousedů (či repertoár podjednotek zpěvu, které jsou specificky určeny ke kódování identity), a tak dokáže přiřadit jakýkoliv zpěv konkrétnímu samci. 2) V celém repertoáru jedince existují individuálně specifické hlasové charakteristiky (např. podobně jako u lidí barva hlasu), jež obsahuje každý zpěv a díky nimž lze určit, komu konkrétní zpěv patří. Oba tyto základní mechanismy byly u ptáků v principu zdokumentovány. První mechanismus se zřejmě významně podílí na rozpoznávání například u strnadce zpěvného: samci tohoto druhu jsou schopni pamatovat si celé repertoáry svých sousedů, přičemž nejsou schopni poznat známého samce podle zpěvu, který doposud neslyšeli (Stoddard et al. 1992, Beecher et al. 1994). Druhý mechanismus byl potvrzen u sýkory koňadry: samci byli v laboratorních podmínkách naučeni rozpoznávat několik jedinců podle zpěvu. Při tréninku samec od rozpoznávaného jedince slyšel několik různých typů zpěvu, ale ne všechny. Některé typy zpěvu od konkrétního jedince přehrávané při vlastním

testování tedy samci nikdy předtím neslyšeli, a přesto podle nich dokázali identitu poznat (Weary & Krebs 1992).

Zatímco první mechanismus klade velký důraz na schopnost pamatovat si detailní průběh u většího či menšího množství konkrétních zpěvů, u druhého musí jedinec generalizovat a rozpoznat individuální rozdíly v kvalitě hlasového projevu mezi jedinci. Ve zkratce a s využitím zkušenosti, již má mj. každý z nás s rozpoznáváním ostatních lidí, by se dalo shrnout, že první mechanismus spočívá v užití specifických slov nebo vět v hlasovém projevu, jež nepoužívá nikdo jiný a které jsou jakýmsi „akustickým podpisem“ každého jedince. Druhý mechanismus spoléhá na „kvalitu“ (barvu) hlasu mluvčího. Repertoár slov může být u různých jedinců podobný, a přesto je možné jedince odlišit. Dokážeme si představit, že u lidí mohou fungovat oba mechanismy, ale při identifikaci mluvčích převažuje spíše druhý z nich. U ptáků se většina studií zaměřila na první mechanismus a zdá se, že u celé řady druhů stačí relativně malé změny frekvenčních či časových parametrů zpěvu nebo jeho podjednotek, aby došlo k ovlivnění rozpoznávání.

Rozpoznávání založené na akustickém podpisu

Celý zpěv jako individuální akustický podpis

Individuálním podpisem může být jeden každý zpěv odlišující se svými frekvenčními a časovými parametry od zpěvů ostatních samců. Například u tyrannovce olšového (*Empidonax alnorum*) se zpěvy jednotlivých samců průkazně liší právě v těchto charakteristikách. Z 18 měřených charakteristik zpěvu lze pro ilustraci jmenovat např. nejvyšší frekvenci úvodního a koncového elementu, délku jednotlivých frází nebo rychlost zazpívání úvodních čtyř elementů zpěvu

(Lovell & Lein 2005). Z měřených charakteristik identitu jedince nejlépe určovala délka frekvenčního stoupání jedné z frází ve zpěvu.

Část zpěvu jako individuální akustický podpis

Pokud mají samci ve svém repertoáru několik typů zpěvu, musí se je sousedé naučit všechny, aby byli schopni sousedy bezpečně rozpoznat. To přináší zvýšené nároky na paměť, jak bylo uvedeno v části zabývající se faktory ovlivňujícími schopnost rozpoznávat. Je možné, že v takových případech může být postupně k signalizaci identity vyčleněna jen část zpěvu, nebo dokonce specifická slabika, která pak přebírá funkci akustického podpisu. Přesunutím informace o identitě jedince do konkrétní části zpěvu by došlo ke zmenšení objemu zpěvu, který si jedinci musí zapamatovat. Z tohoto pohledu by takovým vhodným úsekem mohla být např. slabika na začátku zpěvu.

Poddruh strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*) disponuje zpěvem skládajícím se z několika málo frází. Nelson & Poesel (2007) změřili 13 hlasových charakteristik prvních tří elementů úvodní fráze, např. počáteční a koncovou frekvenci elementů, jejich délku nebo interval mezi nimi. Výsledky ukázaly, že tyto charakteristiky jsou pro každého jedince specifické. Když autoři nahradili ve zpěvu známého souseda úvodní frází frází cizince, reakce na playback se zvýšila, což znamená, že samci zaměnili zpěv souseda za zpěv cizince. Na význam úvodní části zpěvu ukazují také Brooks & Falls (1975) u strnadce bělohrdlého (*Zonotrichia albicollis*), u kterého manipulace s frekvenčním posazením zpěvu, ale také jen manipulace s frekvencí první slabiky ovlivnila rozpoznávání. Jako individuální akustický podpis

by rovněž mohla fungovat úvodní fráze zpěvu lindušky luční (*Anthus pratensis*) a poddruhu lindušky skalní (*Anthus petrosus littoralis*; Elfström 1990), nebo úvodní slabika zpěvu rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*; Wegrzyn et al. 2009).

Ne u všech druhů musí být identita kódována v úvodních částech zpěvu. Podrobná analýza zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*) odhalila, že úvodní fráze zpěvu je sdílena mezi ptáky ze stejné lokality, ale jako akustický podpis by mohly sloužit tzv. dvojslabiky – dvě různé slabiky zpívané vždy společně (Petrušková et al. 2008). Ve zpěvu lesňáčka paraguayského (*Basileuterus leucoblepharus*) dochází k jednomu až dvěma významným frekvenčním poklesům, jejichž frekvenční a časové umístění v rámci zpěvu je individuálně specifické (Aubin et al. 2004). Osiejuk et al. (2005) objevili, že frekvenční posazení sdílených slabik strnada zahradního (*Emberiza hortulana*) se lišilo mezi jedinci.

Repertoár a jeho organizace jako individuální akustický podpis

Přestože individuální rozpoznávání je u řady druhů možné na základě jediného zpěvu, u některých druhů by jeden zpěv nemusel stačit, neboť informace o identitě jedince může být ukryta na vyšší úrovni, než je jeden zpěv. Příkladem by mohly být lindušky lesní. Petrušková et al. (2016) ukazují, že pokud známe celý repertoár slabik, můžeme na jeho základě spolehlivě identifikovat jednotlivé samce, a to i v několika následujících letech. U lindušek se totiž repertoár jednotlivých samců mezi lety nemění. Není ovšem jasné, nakolik tento znak při individuálním rozpoznávání využívají samotné lindušky.

U řady druhů najdeme stejné stavební jednotky zpěvu (např. slabiky,

fráze) u několika jedinců. V takových případech může hrát zásadní roli v individuálním rozpoznávání jejich uspořádání (syntax). Uspořádání slabik, ale i složitějších struktur, jako jsou například typy zpěvu, může být individuálně specifické (Gentner & Hulse 1998, Lehongre et al. 2008, Briefer et al. 2009). Jako příklad lze uvést zpěv kanára divokého (*Serinus canaria*; Lehongre et al. 2008), jehož samci disponují repertoárem 12–40 slabik, přičemž jen přibližně 16 % slabik je specifických pro konkrétního jedince. Individuálně charakteristické slabiky jsou však ve zpěvu velmi málo zastoupeny, a tak zřejmě nehrají v identifikaci jedince významnou úlohu. Ve zpěvu se však vyskytují sekvence slabik typické pro každého samce. Jsou poměrně často opakovány (i když ne v každém zpěvu), a proto se předpokládá, že právě konkrétní sekvence slabik představuje akustický podpis u kanárů. Sekvence slabik by mohly mít také svůj význam v rozpoznávání u skřivana polního. Jednotliví samci disponují více než 300 slabikami v repertoáru. Většina slabik je uspořádána do frází, jež se opakují během zpěvu, nebo jsou opakovány v různých zpěvech jedince, přičemž opakované fráze tvoří více než 75 % hlasového projevu (Briefer et al. 2008a). Přibližně 30 % frází je individuálně specifických a jedinečné slabiky tvoří jen 17 % repertoáru samců. Skřivan při zpěvu využívá častěji individuální fráze než individuální slabiky. Individuální akustický podpis by tedy mohl být kódován v individuálních sekvencích slabik (Briefer et al. 2009).

Základní komponenty zpěvu zřejmě nehrají klíčovou roli ani v rozpoznávání u slavíků tmavých (Griesmann & Naguib 2002) a špačků obecných (Gentner & Hulse 1998). U obou druhů byla prokázána schopnost rozpoznávat jedince a uvažuje se o tom, že informace o identitě je

ukryta spíše v repertoáru a řazení typů zpěvu, než v jednotlivých elementech (Gentner & Hulse 1998, Naguib & Todt 1998). Konkrétní charakteristika zpěvu zodpovědná za rozpoznávání však zatím experimentálně ověřena nebyla.

Rozpoznávání založené na kvalitě hlasu

Výzkumy na sýkoře koňadře přinesly mimo jiné důkaz o tom, že sýkory dokáží rozpoznat mezi jedinci na základě typů zpěvů (jiný repertoár slabik), jež předtím nikdy neslyšely (Weary & Krebs 1992). Z toho plyne, že sýkory pravděpodobně nevyužívaly k rozpoznání žádnou jednoduchou variantu akustického podpisu ve formě specifické frekvenční modulace zpěvu nebo slabik, ale používaly nějaké obecnější charakteristiky zpěvu. Weary (1990) již dříve navrhl, že frekvenční posazení zpěvu je pro sýkory charakteristické a odráží se ve všech typech zpěvů daného jedince.

Další studie bohužel na tato zjištění nenavázaly, takže nevíme, do jaké míry by mohly tento mechanismus využívat i jiné druhy. Teoreticky by tento mechanismus mohl být velmi užitečný, protože umožňuje určit identitu jedince velmi rychle a nezávisle na typu zpěvu, což by bylo výhodné obzvláště u druhů s komplikovaným zpěvem. Není ani jasné, na jaké parametry hlasu se zaměřit, protože v typickém flétnovitém zpěvu celé řady druhů pěvců nenajdeme nápadné formanty (rozdíly ve frekvenčním spektru hlasu jedinců způsobené rozdílnou rezonancí každého vokálního aparátu), jež známe u lidí i většiny dalších savců. Nicméně existují studie snažící se úspěšně využít principy rozpoznávání řečníků u lidí a aplikovat je v akustickém monitoringu ptáčích jedinců. Tyto metody jsou založeny na extrakci parametrů hlasu pro jedince charakteristických, a to nezávisle na tom, co řečník

říká. Povzbudivé výsledky přinesl australský výzkum zpěvu pávika černobílého (*Rhipidura leucophrys*; Fox 2008) a česká studie zpěvu budníčka menšího (Ptáček et al. 2016), kdy se v obou případech podařilo dosáhnout vysoké úspěšnosti identifikace jedinců podle zpěvu. Zda existují rozdíly v kvalitě hlasu mezi jedinci u pěvců a zda je pěvci používají pro rozpoznání jedinců, však nadále představuje opomíjený aspekt studia individuálního rozpoznávání. Do budoucna by si zaslouhoval podstatně větší pozornost vědců.

Domníváme se, že při pátrání po vlastnostech zpěvu, které jsou při individuálním rozpoznávání důležité, by bylo vhodné rozlišovat mezi základními mechanismy kódování identity, tedy mezi akustickým podpisem a hlasovými kvalitami, a experimentálně zjistit, který z mechanismů je u daného druhu používán. Až následně je pak vhodné hledat konkrétní parametry, jež jsou za rozpoznávání zodpovědné. Mechanismy kódování identity a její vnímání posluchačem osvětlily experimenty provedené v laboratorních podmínkách (Stoddard et al. 1992, Weary & Krebs 1992, Beecher et al. 1994). Navrhujeme, aby bylo v terénních podmínkách provedeno srovnání reakce na nahraný (reálný) a resyntetizovaný zpěv. Resyntetizovaný zpěv je zpěv vytvořený uměle se zachovanou frekvenční modulací a časovým rozložením (elementy jsou naprosto shodné s originálním zpěvem), nicméně kvalita přednesu je jiná. Pokud ptáci vnímají identitu na základě individuálního akustického podpisu, neměli by mezi nahraným a resyntetizovaným zpěvem dělat rozdíly. Pokud je důležitá kvalita hlasu, která není v resyntetizovaném zpěvu zachována, pak by měli testovaní ptáci hodnotit zpěvy různě, a tedy i různě reagovat na hranici teritoria.

ZÁVĚR

Individuální rozpoznávání představuje poměrně komplexní vlastnost kladoucí velké nároky na schopnost individualitu kódovat, vnímat drobné rozdíly ve variabilitě zpěvu, ale také si pamatovat značné množství informací. Rozdílné způsoby kódování identity jdou zcela nepochybně ruku v ruce s nesmírnou různorodostí ptáčího zpěvu. Znalost mechanismů individuálního rozpoznávání může přinést zásadní nástroj pro studium složitějších vztahů jedinců v populaci, např. tzv. komunikačních sítí (McGregor 1993), v nichž jedinci modulují své chování na základě odposlechů akustických interakcí v sousedních teritoriích. Pochopení mechanismů rozpoznávání je rovněž možné prakticky využít např. v akustickém monitoringu jedinců nebo populací.

Úsilí věnované studiu individuálního rozpoznávání ptáků již přineslo mnoho zajímavých zjištění. Víme, že individuální rozpoznávání je široce rozšířenou vlastností pěvců. Velikost repertoáru ani sdílení zpěvu schopnost rozpoznávat nijak zásadně neomezují. I druhy s velkými repertoáry jsou schopny mezi jedinci rozpoznávat. Sdílení zpěvů zřejmě usnadňuje identifikaci cizích samců a navzdory teoretickým předpokladům rovněž nevede k omezení schopnosti rozpoznávání mezi místními jedinci. Nevyřešeným problémem výzkumu individuálního rozpoznávání zatím zůstává metodicky velmi problematické prokázání omezení nebo absence schopnosti rozpoznávat. K překonání tohoto problému může pomoci upuštění od tradičního srovnávání reakcí testovaného jedince vůči sousedovi a cizinci, případně sousedovi ze společně nesdílené strany teritoria, a využití jiných experimentálních přístupů, např. habituace/senzitizace (Wilson & Mennill 2010).

Samotnou identifikaci známých samců umožňuje řada individuálních akus-

tických znaků, které se mohou mezi druhy lišit. Je také pravděpodobné, že identitu jedince nekóduje jen jeden konkrétní znak zpěvu, ale může se jednat o více rozdílných znaků. Identita může být kódována dvěma základními mechanismy: 1) jedinečné znaky zpěvu, např. frekvenční modulace zpěvu nebo jeho částí, fungují jako individuální akustický podpis, 2) jedinečná kvalita hlasu, která se projevuje na každé úrovni a v jakémkoliv elementu zpěvu. Autoři se při hledání způsobů kódování identity většinou zaměřují na první mechanismus. Studie založené na popisu individuální variability zpěvu i na playbackových experimentech ukazují, že individuálním podpisem může být například specifická modulace frekvence zpěvu nebo zvláště k tomu určených slabik (často na začátku zpěvu), což se na spektrogramu projevuje jedinečným tvarem charakteristickým pro každého jedince. Druhý mechanismus je ve výzkumu opomíjený, ale svědčí pro něj laboratorní experimenty a úspěšná aplikace metod nezávislých na slovním obsahu, které se využívají pro rozpoznání řečníka u lidí. Navrhujeme tedy, aby se budoucí studie soustředily v první řadě na rozlišení dvou základních mechanismů kódování identity a až následně testovaly vliv jednotlivých charakteristik zpěvu na rozpoznávání. V terénu by bylo možno tuto otázku zkoumat použitím nahraných a resyntetizovaných zpěvů v experimentech, jež srovnávají reakci na zpěv souseda a cizince nebo v experimentech založených na habituaci/senzitizaci.

PODĚKOVÁNÍ

Tato studie byla podpořena Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích (GAJU 079/2012/P, GAJU 159/2013/P). P. L. byl podpořen Ministerstvem země-

dělství ČR (MZERO0716) a Grantovou agenturou ČR (GA14-27925S). Děkujeme recenzentům a redaktorovi za podnětné připomínky.

SUMMARY

Individual recognition in songbirds is a widely studied phenomenon. In this paper we summarize current knowledge about individual recognition ability as an important prerequisite for many behavioural interactions. We focused on two main questions: First, we address the factors possibly affecting the ability of recognition. Second, we ask which song features play a key role in the recognition process.

A solid body of acoustic literature demonstrates that birds are generally able to discriminate between neighbours and strangers (neighbour–stranger discrimination, NSD) and also between particular familiar males (neighbour–neighbour discrimination, NND), which is a finer level of discrimination (Stoddard 1996). However, some of the past studies indicated that the recognition ability could be constrained by factors like the repertoire size of the particular species or by sharing similar song types between different males.

We conclude that the repertoire size has a minor effect on the ability of recognition, because the latter research brought evidence of individual recognition in species with very large repertoires. Several available comparative studies also indicate that there are no differences in the recognition ability between closely related species with a different repertoire size (Weary et al. 1992; see also Fig. 1). Another factor that could hinder the ability of recognition is song sharing. Song sharing occurs in many species and it has been suggested that it could facilitate recognition of stran-

ger males, because strangers lack locally shared acoustic signatures. However, songs could become so similar between neighbours that the discrimination between each of them could be no longer possible. Today it is obvious that many species, in which song sharing occurs, retain NSD and NND ability. It is likely that unshared song parts or fine differences in performance of shared parts provide sufficient cues for discrimination of neighbours. The important problem of the research concerning comparison of recognition abilities among species is that it is difficult to prove absence or weak ability of recognition in the tested species. In this paper we propose, that the habituation/dishabituation experimental design is better suited to show recognition ability absence than NSD and NND experiments (Fig. 2). In this approach, the subject is exposed to a song of one individual until habituated, then a song of a new male is played-back, which should restore the subject's reaction in the case that the bird is able to recognize difference between individuals (Wilson & Mennill 2010).

*Several studies have documented that just one song can carry sufficient information for recognition (e.g., Jaška et al. 2015). This should be possible only if the bird remembered all song/syllable variants of its neighbours or if the identity was encoded in every song. The Song Sparrows (*Melospiza melodia*) probably use individual specific modulation of song frequency to recognize others and remember whole song types of their neighbours (Stoddard et al. 1992), but they do not recognize familiar males by previously unheard song (Beecher et al. 1994). The Great Tits (*Parus major*), on the other hand, are able to identify familiar males according to the song they never heard before (Weary & Krebs 1992), probably based*

on some general voice characteristics of the singer present in each of the songs. These two examples likely represent two basic mechanisms of identity signalling and would be associated with a different set of song features that could be used in individual recognition.

Most of the studies investigating song features used in individual recognition consider the acoustic identity signature mechanism. They assume that the identity is revealed by a specific but arbitrary frequency modulation of a song. In the species with a complex repertoire, the identity signature could be shifted to some restricted part of the song only. This could simplify and accelerate the process of recognition and reduce the amount of song to remember. For example, the acoustic signature was proposed to be situated in the introductory or beginning parts of the song in the Great-reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*), White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*), Rock Pipit (*Anthus petrosus littoralis*), and Meadow Pipit (*Anthus pratensis*). In species in which the song consists of song units that are shared between conspecifics, a different arrangement of the same song elements – syllables or phrases – could work as an identity signature. Such mechanism was proposed in the domestic Canary (*Serinus canaria*), Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*), European Starling (*Sturnus vulgaris*) or Skylark (*Alauda arvensis*).

Study on the Great Tit shows that there could be some universal voice quality that is present in every song of the particular individual (Weary & Krebs 1992). This type of identity coding is well known in mammals but was little studied in birds. Voice quality is not arbitrary but depends on the morphology of the vocal tract.

We suggest that the testing of which

of the two basic mechanisms is used by a species is the important first step for identification of the song features used in individual recognition, because it can significantly narrow down the list of the potential song feature candidates. To differentiate between the presence of acoustic signature and voice quality in the particular species we propose a field method in which the subject is exposed to a normal neighbour song and a resynthesized neighbour song. If the species uses acoustic signature in recognition, it will react equally on both stimuli. Contrary, if the species uses voice quality, which is not preserved in the resynthesized playback, the male will react to the resynthesized song with high intensity as to the song of a stranger.

Individual recognition is a complex task which has demands on both, signallers and receivers. There are still significant caveats in our understanding of individual recognition. Better understanding of the acoustic identity signalling and individual recognition mechanisms in birds could serve to application of acoustic signals as a tool for monitoring of animals and eventually for many other research interests such as studying of bird communication networks.

LITERATURA

- Aubin T., Mathevon, N., da Silva M. L., Vielliard J. M. E. & Sebe F. 2004: How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76: 335–344.
- Beecher M. D., Campbell S. E. & Burt J. M. 1994: Song perception in the Song Sparrow: birds classify by song type but not by singer. *Animal Behaviour* 47: 1343–1351.
- Briefer E., Aubin T., Lehongre K. & Rybak F. 2008a: How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of

- the Skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* 211: 317–326.
- Briefer E., Aubin T. & Rybak F. 2009: Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* 96: 1067–1077.
- Briefer E., Rybak F. & Aubin T. 2008b. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring Skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour* 76: 1319–1325.
- Brindley E. L. 1991: Response of European Robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour* 41: 503–512.
- Brooks R. J. & Falls J. B. 1975: Individual recognition by song in White-throated Sparrows. III. Song features used in individual recognition. *Canadian Journal of Zoology* 53: 1749–1761.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. 2008: Sexual selection and female choice. In: Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (eds) 2008: *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, New York: 171–201.
- Duffy D. L. & Ball G. F. 2002: Song predicts immunocompetence in male European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 847–852.
- Elfström T. S. 1990: Individual and species-specific song patterns of Rock and Meadow Pipits: physical characteristics and experiments. *Bioacoustics* 2: 277–301.
- Falls J. B. 1982: Individual recognition by sound in birds. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H. (eds) 1982: *Acoustic Communication in Birds. Vol. 2*. Academic Press, New York: 237–278.
- Falls J. B. & d'Agincourt L. G. 1981: A comparison of neighbour–stranger discrimination in Eastern and Western Meadowlarks. *Canadian Journal of Zoology* 59: 2380–2385.
- Falls J. B., Horn A. G. & Dickinson T. E. 1988: How Western Meadowlarks classify their songs: evidence from song matching. *Animal Behaviour* 36: 579–585.
- Fisher J. 1954: Evolution and bird sociality. In: Huxley J., Hardy A. & Ford E. (eds) 1954: *Evolution as a Process*. Allen and Unwin, London: 71–83.
- Fox E. J. S. 2008: A new perspective on acoustic individual recognition in animals with limited call sharing or changing repertoires. *Animal Behaviour* 75: 1187–1194.
- Gentner T. Q. & Hulse S. H. 1998: Perceptual mechanisms for individual vocal recognition in European Starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 56: 579–594.
- Godard R. & Wiley R. H. 1995: Individual recognition of song repertoires in two Wood Warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 119–123.
- Grießmann B. & Naguib M. 2002: Song sharing in neighboring and non-neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108: 377–387.
- Jaška P., Linhart P. & Fuchs R. 2015: Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoires – a playback study. *Journal of Avian Biology* 46: 151–158.
- Kipper S., Mundry R., Sommer Ch., Hultsch H. & Todt D. 2006: Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in Common Nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour* 71: 211–217.
- Krebs J. R. & Kroodsma D. E. 1980: Repertoires and geographical variation in bird song. *Advances in the Study of Behavior* 11: 143–177.
- Lambrechts M. M. & Dhondt A. A. 1995: Individual voice discrimination in birds. In: Power D. M. (ed.) 1995: *Current Ornithology. Vol. 12*. Plenum Press, New York: 115–139.
- Lampe H. M. & Espmark O. Y. 2003: Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories? *Ibis* 145: 24–33.
- Lehongre K., Aubin T., Robin S. & Del Negro C. 2008: Individual signature in Canary songs: contribution of multiple levels of song structure. *Ethology* 114: 425–435.
- Linhart P., Jaška P. & Fuchs R. 2013: Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in songbird with slow song. *Behavioural Processes* 100: 139–145.
- Lovell S. F. & Lein M. R. 2005: Individual recognition of neighbors by song in

- a suboscine bird, the Alder Flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 623–630.
- McGregor P. K. 1993. Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 340: 237–244.
- McGregor P. K. & Avery M. I. 1986. The unsung songs of Great Tits (*Parus major*): Learning neighbours' songs for discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 311–316.
- Moser-Purdy Ch. & Mennill D. J. 2016. Large vocal repertoires do not constrain the dear enemy effect: a playback experiment and comparative study of songbirds. *Animal Behaviour* 118: 55–64.
- Naguib M. & Todt D. 1998. Recognition of neighbors' song in a species with large and complex song repertoires: the Thrush Nightingale. *Journal of Avian Biology* 29: 155–160.
- Nelson D. A. & Poesel A. 2007. Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in White-crowned Sparrow song. *Animal Behaviour* 74: 1073–1084.
- Nowicki S. & Searcy W. A. 2004. Song function and the evolution of female preferences: Why birds sing and why brains matter. *Annals of New York Academy of Science* 1016: 704–723.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K., Cygan J. P. & Dale S. 2005. Frequency shift in homologue syllables of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*. *Behavioural Processes* 68: 69–83.
- Petrusková T., Osiejuk T. S., Linhart P. & Petrušek A. 2008. Structure and complexity of perched and flight songs of the Tree Pipit (*Anthus trivialis*). *Annales Zoologici Fennici* 45: 135–148.
- Petrusková T., Pišvejcová I., Kinštová A., Brinke T. & Petrušek A. 2016. Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual returns rate. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 274–284.
- Ptáček L., Machlica L., Linhart P., Jaška P. & Müller L. 2016. Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings. *Bioacoustics* 25: 55–73.
- Schroeder D. J. & Wiley R. H. 1983: Communication with shared song themes in Tufted Titmice. *Auk* 100: 414–424.
- Slater P. J. 1991: The response of Silvereyes to individual variation in their territorial song. *Emu* 91: 36–40.
- Smith W. J. 1996: Using interactive playback to study how song and singing contribute to communication about behavior. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H. (eds) 1996: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, New York: 375–407.
- Stoddard P. K. 1996: Vocal recognition in territorial Passerines. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H. (eds) 1996: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, New York: 356–374.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Horning C. L. & Campbell S. E. 1991: Recognition of individual neighbors by song in the Song Sparrow, a species with song repertoires. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 211–215.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Horning C. L. & Willis M. S. 1990: Strong neighbour-stranger discrimination in Song Sparrows. *Condor* 92: 1051–1056.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Loesche P. & Campbell S. E. 1992: Memory does not constrain individual recognition in a bird with song repertoires. *Behaviour* 122: 274–287.
- Weary D. M. 1990. Categorization of song notes in Great Tits: which acoustic features are used and why? *Animal Behaviour* 39: 450–457.
- Weary D. M. & Krebs J. R. 1992: Great Tits classify songs by individual voice characteristics. *Animal Behaviour* 43: 283–287.
- Weary D. M., Lemon R. E. & Perreault S. 1992: Song repertoires do not hinder neighbour-stranger discrimination. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 31: 441–447.
- Wegrzyn E., Leniowski K. & Osiejuk T. S. 2009: Introduce yourself at the beginning – possible identification function of the initial part of the song in the Great Reed

Warbler *Acrocephalus arundinaceus*.

Ornis Fennica 86: 61–70.

Wilson D. R. & Mennill D. J. 2010: Black-capped Chickadees, *Poecile atricapillus*, can use individually distinctive songs to discriminate among conspecifics. *Animal Behaviour* 79: 1267–1275.

Došlo 12. srpna 2015, přijato 5. září 2016.

Received 12 August 2015, accepted 5 September 2016.

Kapitola 3

Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study

Autoři: Pavel Jaška, Pavel Linhart, Roman Fuchs

Journal of Avian Biology 46: 151–158 (2015)

DOI: 10.1111/jav.00482

© Journal of Avian Biology

© Nordic Society Oikos

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jav.00482>

Pavel Jaška, disertační práce

Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study

Pavel Jaška¹, Pavel Linhart^{1,2} & Roman Fuchs¹

¹ Department of Zoology, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370

05 České Budějovice, Czech Republic

² Department Ethology, Institute of Animal Science, Přátelství 815, CZ-104 00 Prague, Czech Republic

Corresponding author: P. Jaška (e-mail: rallus@centrum.cz)

Journal of Avian Biology 46: 151–158 (2015), DOI: 10.1111/jav.00482,

© Journal of Avian Biology, © Nordic Society Oikos

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jav.00482>

Abstract

The ability of individuals to recognize others based on vocalizations has been proven in many species of birds. However, we are still far from understanding important aspects of the discrimination process. For example, it is still not fully understood whether, and why, repertoire size hinders discrimination between individuals. Further, the strategies and vocal cues used for discrimination between individuals are largely unexplored. In this study, we tested the ability of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and willow warblers *Phylloscopus trochilus*, two closely related species with different repertoire sizes and song organization, to differentiate between their neighbours on the basis of a single song of a neighbouring male. We did playback experiments within the 'dear enemy' paradigm in which we tested resident males with a single song of a neighbour broadcast from the correct and opposite, incorrect territory border. Both species displayed a strong ability to discriminate between their neighbours representing further evidence that repertoire size per se has no negative impact on individual recognition in songbirds. Using a single song for playback allowed us to speculate about the nature of the possible cues used by males for recognition. Individual recognition in both species is most likely based on the modulation of syllables or on general voice characteristics. We suggest that specific changes in song organization, for example the tendency of individuals to insert a distinct phrase at the beginning of each song, may facilitate individual recognition and compensate for increased repertoire size in willow warblers.

Kapitola 4

Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaff *Phylloscopus collybita*

Autoři: Alexandra Průchová, Pavel Jaška, Pavel Linhart

Journal of Ornithology 158: 911–924 (2017)


DOI: 10.1007/s10336-017-1455-6

© Authors 2017

<https://link.springer.com/article/10.1007/s10336-017-1455-6>

Pavel Jaška, disertační práce

Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita*

Alexandra Průchová¹ · Pavel Jaška^{1,2} · Pavel Linhart^{3,4} 

Received: 12 October 2016 / Revised: 12 October 2016 / Accepted: 11 April 2017 / Published online: 25 April 2017
© The Author(s) 2017. This article is an open access publication

Abstract Individual variation in vocalizations has been widely studied among different animal taxa, and it is commonly reported that vocalizations could be potentially used to monitor individuals in many species. Songbirds represent a challenging group of animals for the study of signalling of individual identity. They are highly vocal, but their songs are complex and can change over time. In this study, we tested whether general song characteristics, which are independent of song type, can be used to discriminate and consistently identify Chiffchaff males within and between days and between years. There was individual variation in songs of recorded Chiffchaffs, and it was possible to easily discriminate between males at any one point in time. However, the level of re-identification of males across days and years was low. For effective identification it was necessary to compare songs of a single

song type. However, Chiffchaffs haphazardly switch among song types, sometimes singing the same song type for a long time, making it difficult to collect equivalent song types or to sample the birds' full repertoires. For example, 5-min recordings of males taken in different years did not contain equivalent song types, leading to low identification success. Although we were not successful in the re-identification of males based on general song characteristics, we discuss methods of acoustic identification which are not dependent on song repertoire content and are potentially valuable tools for the study of species such as the Chiffchaff.

Keywords Individual recognition · Identity signalling · Acoustic communication · Territorial defence · Repertoire size · Dear enemy effect

Communicated by M. Naguib.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10336-017-1455-6) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Pavel Linhart
pavel.linhart83@gmail.com

¹ Department of Zoology, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 1760, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

² Nature Conservation Agency of the Czech Republic, PLA Administration Slavkovský les, Hlavní 504, 353 01 Mariánské Lázně, Czech Republic

³ Faculty of Biology, Department of Behavioural Ecology, Adam Mickiewicz University, Umultowska 89, 61-614 Poznan, Poland

⁴ Department of Ethology, Institute of Animal Science, Přátelství 815, 104 00 Praha Uhřetěves, Czech Republic

Zusammenfassung

Hinweise auf die Identität des Individuums in den Gesängen von Singvögeln: Untersuchung genereller Gesangsmerkmale beim Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*)

Die individuelle Variation in den Lautäußerungen wurde an verschiedenen Tiertaxa bereits ausgiebig untersucht, und es wurde gemeinhin berichtet, dass bei vielen Arten Lautäußerungen potenziell zur Unterscheidung von Individuen genutzt werden können. Singvögel sind eine anspruchsvolle Tiergruppe, wenn es darum geht, Signale individueller Identität zu untersuchen. Sie sind sehr stimmfreudig, jedoch sind ihre Gesänge komplex und können sich mit der Zeit verändern. In dieser Studie überprüften wir, ob generelle Gesangsmerkmale, die nicht vom Strophentyp abhängen, zur Unterscheidung und

zuverlässigen Bestimmung von Zilpzalmännchen innerhalb eines Tages, zwischen Tagen sowie zwischen Jahren genutzt werden können. In Aufnahmen von Zilpzalpgesängen gab es individuelle Variation, und es war leicht möglich, die verschiedenen Männchen zu einem gegebenen Zeitpunkt zu unterscheiden. Allerdings war die Wiederbestimmungsrate bei den Männchen zwischen Tagen und Jahren gering. Zur erfolgreichen Bestimmung war ein Vergleich von Gesängen eines einzelnen Strophentyps notwendig. Zilpzalpe wechseln jedoch willkürlich zwischen den Strophentypen, wobei sie manchmal über lange Zeit denselben Strophentyp singen, was es erschwerte, vergleichbare Gesangstypen zu sammeln beziehungsweise Stichproben aus dem gesamten Repertoire zu gewinnen. So enthielten beispielsweise fünfminütige Aufnahmen von Männchen aus verschiedenen Jahren keine vergleichbaren Strophentypen, was zu geringen Identifikationserfolgen führte. Obwohl wir bei der Wiedererkennung von Männchen anhand von generellen Gesangsmerkmalen nicht erfolgreich waren, argumentieren wir, dass akustische Bestimmungsmethoden, welche nicht vom Inhalt des Gesangsrepertoires abhängen, potenziell wertvolle Werkzeuge zur Untersuchung von Arten wie dem Zilpzalp darstellen.

Introduction

Recognition of individuals is widespread in the animal kingdom. Both receivers and signallers can benefit from individual recognition in situations when they repeatedly communicate and interact with each other (Tibbetts and Dale 2007). Its importance is apparent throughout the whole life of an animal, both for social or solitary species. For example, it is important to recognize individuals within the family. Parent-offspring recognition, for example, can be challenging, especially in colonially breeding species (Jouventin et al. 1999), but is essential for offspring survival. Later in life, it can be important to distinguish among familiar and unfamiliar group members and between friend and foe (Olendorf et al. 2004; Boeckle and Bugnyar 2012). This recognition can even last over several years (Godard 1991; Boeckle and Bugnyar 2012; Draganoiu et al. 2014). The existence of individually distinct signals on the sender's side is a precondition for the process of recognizing an individual.

Vocalizations are suitable for identity signalling because they provide actual and current information even over long distances and in densely structured environments. Scientists have focused their attention on individual variability in bird vocalizations for decades, and many studies show

individual variation in vocalizations in birds (Hutchison et al. 1968; Thompson 1970; White et al. 1970; Peake et al. 1998; Lengagne 2001; Petrusková et al. 2016). Studies on how individual identity is expressed in vocalizations are crucial for understanding the individual recognition process, but they are also important for practical situations, for example, this type of information might be eventually used as an alternative or complementary method for individual monitoring (Terry et al. 2005; Laiolo et al. 2007; Mennill 2011).

Non-songbirds are considered to lack complex vocal learning (Jarvis 2004; see e.g. Tyack 2016) and, therefore, represent good study models for identity signalling. Despite the fact that vocalizations of non-songbirds could be more plastic than previously thought (e.g. Derégnaucourt et al. 2009), their vocalizations are, in general, simpler and more stable than songs of complex learners. Accordingly, calls of many non-songbirds were successfully used for discrimination and, especially, for later re-identification of particular individuals (Peake et al. 1998; Lengagne 2001). “Discrimination” and ‘re-identification’ as defined by Peake et al. (1998) represent two related terms of distinct meaning, used in studies on individual variation of vocalizations. Discrimination requires individual variation in vocalizations and can be useful when one needs to determine how many individuals are calling. Re-identification requires that individually variable features remain stable over time, or, in other words, are repeatable. Features that can be used for re-identification are more likely to play roles in individual recognition.

Discrimination and re-identification of individual songbirds (and a few other avian, complex vocal learners), on the other hand, can be challenging due to their vocal learning abilities. Songbirds might possess more complex identity coding and decoding mechanisms than other non-learners. The plasticity of their songs could possibly hinder recognition of individuals between birds, as well as discrimination and re-identification of individuals in acoustic monitoring programs of individuals. For example, song sharing and large song repertoires, which are both associated with songbird acoustic communication, were proposed to hinder individual recognition (Stoddard 1996). Further, individuals may change their song repertoire over time, which can make re-identification of males difficult (Kroodsma 2004; Kipper and Kiefer 2010).

Studies have focused on different aspects of songs when testing for individual variation and when suggesting possible ways of how identity is expressed. For example, birds may develop individually specific repertoires of songs, song types or syllables (Thompson 1970; Cicero and Benowitz-Fredericks 2000; Petrusková et al. 2016). Further, only subunits within the repertoire were suggested to serve as individual signatures. Such individual signatures

can be located in specific parts of songs only—phrases or syllables—typically at the beginning of the song (Nelson and Poesel 2007; Wegryn et al. 2009; Osiejuk 2014). Also, the order of song elements (Briefer et al. 2009) or proportion of song units (Sandoval et al. 2014) can be individually specific.

Most of the studies have focused on particular patterns in spectrograms when looking for identity cues. In other terms, researchers were interested in particular song types or syllable types. The minority of studies focused on ways of signalling identity by ‘voice quality’. Weary and Krebs (1992) have proven that Great Tits (*Parus major*) can recognize a familiar and unfamiliar individual by general voice characteristics, independent of the syllable content of the song. They proposed that individuals could be tuned to sing in a particular way, and basic song characteristics such as song duration, minimum, maximum and peak frequencies, could be common to all songs of an individual independently of song type (Weary et al. 1990; Weary and Krebs 1992). Such characteristics independent of song type have been little studied. Content-independent identification can, nevertheless, potentially be universally applied, allowing rapid individual recognition in species with simple as well as complex, even changing, repertoires. Such content-independent identification of individuals could also be beneficial in acoustic monitoring programs because it could be easily adapted to different species (Fox 2008).

The Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) is a very common, small-sized song bird (Passeriformes; Sylviidae) and is widespread in the Western Palearctic (Cramp et al. 1992). The colouration of Chiffchaffs is monomorphic, cryptic, and without significant individual variation. Nevertheless, males are very vocal throughout the breeding season (Rodrigues 1996) and their songs function in territorial defence (Linhart et al. 2012, 2013) and likely for individual recognition as well. Indeed, Chiffchaffs are able to distinguish between their neighbours by a single, randomly chosen song (Jaška et al. 2015). While the song sounds simple (‘chiffs’ and ‘chaffs’), there usually are at least three syllable types per song and males may have up to ten different syllable types in their repertoire. Syllable types can be shared between individuals. The sequence of syllables within the song is irregular (Cramp et al. 1992). While contact calls were documented to be individually distinct in *Phylloscopus collybita canariensis* (Naguib et al. 2001), similar analysis has not yet been done on the songs. Moreover, songs were not supposed to carry identity information due to their variability (Cramp et al. 1992). Due to the fact that Chiffchaffs are able to quickly recognize other individuals, despite this variation and syllable sharing, they seem to be a very suitable model with which to explore the function of general song characteristics in individual recognition.

In this study, we first present information about repertoire size and song organization in the Chiffchaff to see how these might relate to individual recognition. The main aim of this study, however, was to test whether it is possible to discriminate between Chiffchaff male individuals based on general song characteristics independent of repertoire (sensu Weary and Krebs 1992), and whether it is possible to use these general song characteristics to re-identify individuals within different timescales. We explored individual variation in songs recorded (1) within a single recording session, (2) within a single day, (3) between 2 successive days, and (4) between years.

Materials and methods

Study area

Males were recorded in a former military training area on the outer boundary of České Budějovice, Southern Bohemia, the Czech Republic (48°59,5′N, 14°26,5′E). The area (ca. 1 km²) is covered by small ponds, marsh, and shrub. Willows (*Salix* sp.), birches (*Betula* sp.), and poplars (*Populus* sp.) dominate the vegetation. We were studying Chiffchaffs at the locality from 2008 to 2012. Chiffchaffs are migratory and arrive at the locality from the second week of March with most of the males arriving towards the end of March. The area of 1 km² hosts approximately 60 males every year, and the breeding density is relatively high. The large majority of males was colour-banded during the years.

Recordings

Males were recorded for the purposes of various studies from 2008 up to and including 2011. Recordings were made from April to June, and the exact dates differed between the two particular datasets (see below). Only spontaneously singing males, which were not involved in territorial interactions at least for 5 min, were recorded. Individuals studied were marked by a combination of standard aluminium rings with up to three different colours, allowing identification of individuals in the locality. Recorded songs represent two different datasets: the first dataset was used for studying individual variation within and between days (DAYS dataset; $n = 13$ males), and the second dataset was used for studying individual variation between years (YEARS dataset; $n = 16$ males). A detailed description will follow. In total, songs from 29 different males were used in this study. None of the males were used in both YEARS and DAYS datasets. Recording and weather conditions were comparable for all recordings. Recordings were done from 0530 to 1100 hours in the

morning. We used a Marantz PMD 660 recorder and a directional microphone (Sennheiser ME67). We tried to record birds from as close as possible, usually within a distance of 5–15 m from the singing bird, and with no obstacles between the microphone and the recorded male, if possible.

The DAYS dataset included recordings from June 2011 only. The DAYS dataset was recorded on 2 successive days for each male. Only the males that sang vigorously, and which were likely to be at the same breeding stage (i.e. the beginning of the second breeding), were included. During the first day, recordings were taken from early morning from ca. 0500 to ca. 0930 hours. We aimed to record extensive sets of songs from each individual. During the second day, each individual was re-recorded only for about 15 min; i.e. about 50 songs for each male were recorded during the early morning (ca. 0500–0600 hours). Specifically, recordings from the first day (day 1) represent, on average, 63 min of continuous singing (minimum 28 min, maximum 115 min); and recordings from the next day (day 2) represent 14 min on average (minimum 5, maximum 61 min). Overall, we recorded over 17 h of singing, reaching a total of 6216 songs on both days from which we subsequently selected songs with excellent quality for automatic analysis (Table 1).

Recordings for the YEARS dataset were taken from years 2008 up to and including 2011. The YEARS dataset comprises males that were recorded and re-recorded in two different years. In both years, recordings were done during the late April and early May when the males' singing activity is high and in most of the pairs female is incubating the eggs. The YEARS dataset contained on average 4 min-long recordings (minimum 2 min, maximum 8 min). Altogether, 837 songs from 16 males were collected; but

Table 1 Number of songs recorded and measured for each male within and between days (DAYS dataset)

Male	Number of songs	
	All	Analysed
PC1101	456	212
PC1102	424	143
PC1103	354	150
PCI 104	255	126
PC1105	237	48
PCL106	969	467
PCL107	793	365
PCL10S	737	397
PC1109	848	314
PCL110	325	118
PCL111	103	77
PC1112	481	169
PC1113	234	184
Total	6216	2770

Table 2 Number of songs recorded and measured for each male between years (YEARS dataset)

Male	Number of songs	
	All	Analysed
F72726	56	45
F91901	62	0
F91903	62	22
F91907	50	40
F91909	47	0
F91913	57	24
F91915	53	42
F91916	66	42
F91930	44	0
F91931	56	0
F91954	45	22
F91959	43	33
F91969	69	35
F91973	40	30
F91983	46	0
J23234	41	0
Total	837	335

again, only excellent songs were selected for automatic analyses (Table 2).

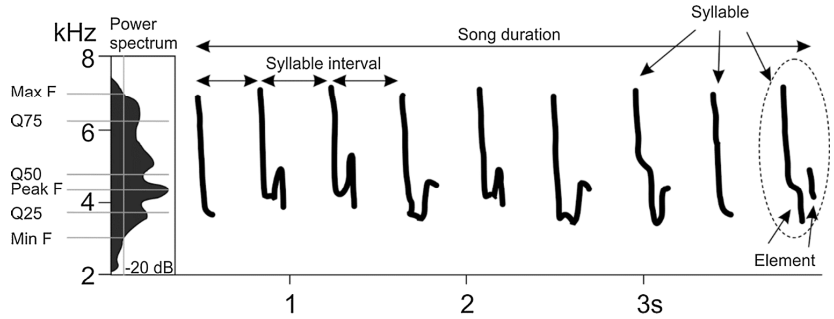
Song analyses

All songs were annotated, processed and analysed in Avisoft SASLab Pro software (Raimund Spetch, Berlin). As a first step, we checked each recording to select the best-quality songs for analysis. In the second step, any songs with apparently low recording quality, those containing excessive background noise, or those overlapping with vocalizations of other birds, etc., were rejected from any further analyses. Subsequently, we applied a high-pass filter (2500 Hz) on all preselected songs and down-sampled the songs to a 22,050 Hz sampling frequency (originally recorded at 44,100 Hz, 16-bit, with no compression). These songs were used for classification of song types. The number of songs was further reduced for automatic measurement analyses (see below).

Song type and syllable repertoire

Although we were mainly interested in the possible role of general voice characteristics in the recognition process, we also explored the repertoire composition of each male in the DAYS dataset to see how song type might affect the results of identification and also to investigate a possible role of the repertoire in individual recognition. We use common terminology to describe song units, as illustrated in Fig. 1 (Catchpole and Slater 2008). An 'element' is a single continuous trace on the spectrogram. A 'syllable' consists of one

Fig. 1 Schematic spectrogram and power spectrum of a Chiffchaff song with illustration of song unit terminology and measurements taken. *Peak F* Peak frequency; *Min. F* minimum frequency; *Max. F* maximum frequency; *Q25* frequency quartile, 25% of the spectrum; *Q50* frequency quartile, 50% of the spectrum; *Q75* frequency quartile, 75% of the spectrum

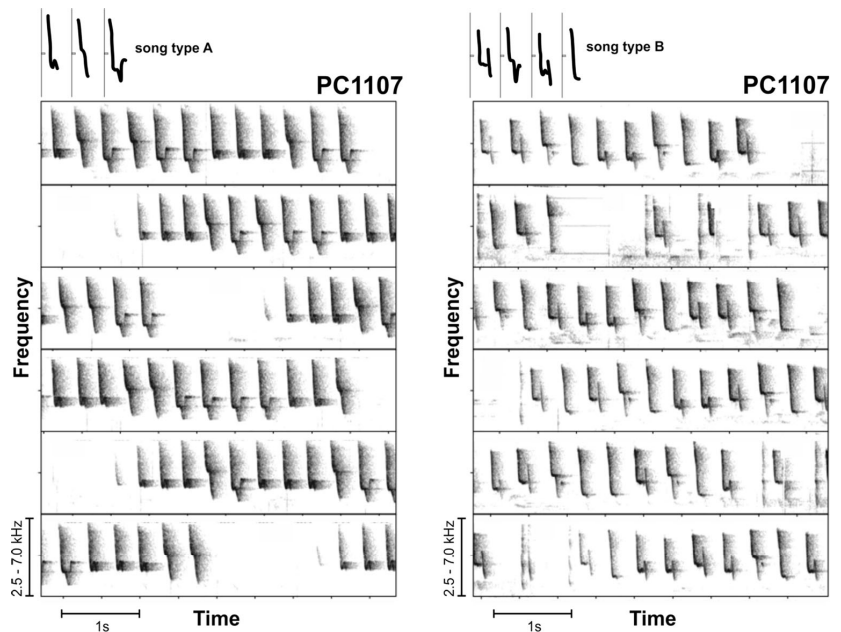


or more elements that are always combined in the same way. Usually, gaps between elements are very short, so they appear as a single sound to the human ear. The largest gap between elements within a syllable was about 0.05 ms in the case of one individual which sang an unusual syllable with two clearly distinguishable elements. Elements, or syllables, thus represent the smallest building blocks of songs. A ‘song’ is a sequence of syllables (more than three syllables—an arbitrary threshold) separated from other songs by a period of silence (>0.7 s) substantially exceeding the usual time interval between syllables (approximately 0.35 s).

Besides these song units, we observed that Chiffchaff singing typically includes certain ‘song types’ which are generally repeated during a bout of singing for many times before they switch to another type. A song type consists of clusters of syllables which are sung almost always together

in the song strophe, though their total number within a song and their order can vary. For example, syllable ‘a’ and syllable ‘b’ could make a song type ‘ab’, and the sequence ‘aaaabb’ or ‘baba’ could still belong to the same song type ‘ab’. Syllable types are generally not shared between song types (Jaška, unpublished data). For the purpose of song type classification, we created a syllable repertoire for each male. Differences between syllables are typically obvious. However, there are groups of syllables that may look very similar according to their time–frequency modulation. For example, they may look like uncomplete versions of another syllable or even another syllable which has shifted in frequency. In cases where we could not identify intermediate forms, we considered them separate syllable types. Song type was defined as the set of syllable types which were consistently repeated together in songs (see Fig.2).

Fig. 2 Illustration of ‘song types’ in Chiffchaff recordings. The two panels show several subsequent songs from different parts of the recording (songs 167–171 and 675–680), of one male, PC1107 (silent intervals between songs removed), as well as a schematic syllable type repertoires defining particular song types (above each panel). For the recordings, see the Electronic supplementary material



Sometimes, the first syllable of the song is different from all the other syllables and consistently occurs only at the first position within a song. We termed these syllables ‘initials’. Initials were not used to calculate repertoire size. Initials of the same type can occur within or across song types.

Due to the large size of the DAYS dataset, it was not possible to have songs classified by several observers. But we tested the reliability of subjective classification of syllables to syllable types on songs from the YEARS dataset. Reliability was characterized by percentage of agreement between two observers, which is a suitable reliability index in our case (Jones et al. 2001). One of the authors (P. L.), selected main syllable types from 200 random songs, 20 songs per male—ten songs from year 1 and ten songs from year 2. P. L. screened song spectrograms of each male briefly and listed all syllable types in a song whenever there was remarkable change in song syllable content. Syllable type templates were labelled alphabetically (‘A’–‘L’; depending on number of syllable types). Altogether, 79 syllable types were detected (six to 12 syllable types per male). The co-author responsible for classifying song and syllable types in the DAYS dataset (P. J.) and one observer with experience in song analysis, but not familiar with the Chiffchaff repertoire (P. S.), were asked to rewrite songs into syllable sequences based on spectrograms and predefined syllable types. Syllables not matching the templates were labelled ‘X’. The beginning and the end of the song were noted on spectrograms to ensure that observers scored exactly the same sequences. The observers knew which songs belonged to a single male but did not communicate with each other regarding the year of recording and the scores of the other. The observers agreed on a number of syllables within a song. The same syllable count was scored for 96% of 200 songs, and mistakes seemed to result not from a difference in recognition of the syllables but from issues regarding recording quality and typos. The songs with different syllable numbers were not included in the calculation of reliability between the observers. The observers were also asked to suggest new syllable types or to merge syllable types when differences between syllable types were not big enough to justify distinct syllable types. Six different combinations were suggested in total, and the observers agreed on three of them. In total, 2113 syllables were scored. Syllables not assigned to the predefined syllable types (i.e. X syllables) represented only 6% (P. J.) and 13% (P. S.) of the syllables, and 16 (P. J.) and 35 (P. S.) new syllable types were suggested by the two observers. The observers’ syllable types coincided for 84% of the syllables. From the remaining 348 disagreements, 207 of the cases (59%) concerned situations when one of the observers scored syllable X. In the case that both observers could have assigned a syllable to a predefined

syllable type, agreement was 94%. We, therefore, consider this classification of syllables and song types (based on syllable content) to be sufficiently reliable for the syllables appearing frequently in the songs. However, identification of rare variants and the total number of syllable types may differ based on the person doing the classification.

Song parameters measured

We used the Automatic parameter measurement tool in Avisoft SASLab Pro to measure song parameters. We measured the following basic song parameters: song duration (seconds), syllable interval (seconds), minimum frequency (Min. *F*; hertz), maximum frequency (Max. *F*; hertz), peak frequency (Peak *F*; hertz), and frequency quartiles (25, 50, 75% of the spectrum, Q25, Q50 and Q75 respectively; all in hertz) (Fig. 1). Frequency measurements were done on a mean power spectra. The minimum and maximum frequencies were taken at –20 dB from the peak amplitude. We visualized measurements on spectrograms and reviewed the outcomes of automatic analysis for each song. Songs containing any mistakes, for example, incorrect identification of onsets and offsets of songs and syllables, and frequency measurements outside the song frequency range, were rejected from measurements.

Many recordings were eliminated from further analyses, but a large sample of songs still remained. Of the original 6216 songs, 2770 songs were selected for the DAYS dataset (see Table 1). The YEARS dataset was much smaller and we analysed 335 songs of the 837 original songs. Furthermore, data of seven birds (six in the YEARS dataset and one in the DAYS dataset) were completely removed from further analyses because of the low number of songs per recording (Table 2). Overall, 12 birds in the DAYS dataset and ten birds in the YEARS dataset remained for further analyses. The DAYS dataset was further reduced to ten males for the analysis of the re-identification of the same song types because, for two males, there were only three or six high-quality songs from a particular day for discrimination, which we considered insufficient.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the statistical program R. We started with univariate analyses. We then calculated the potential of individual coding (PIC) for each acoustic variable (Robisson et al. 1993). We calculated PIC from the first 15 songs on day 1 and from all songs on day 1. Further, we calculated the repeatability of each parameter on different timescales using the Pearson R correlation coefficient (Nakagawa and Schielzeth 2010). For each song characteristic, we calculated the average value for each

male from the first 15 songs on day 1 and correlated them with average values of the last 15 songs on day 1 (within-day repeatability), and the first 15 songs on day 2 (repeatability between days; for three males, only 14, 11, and 7 songs were available). Further, we used songs of the same song type on day 1 and day 2 to calculate the repeatability of characteristics for these same song types. For repeatability of song characteristics between years, we correlated the males' average song characteristics from year 1 and year 2.

Further, we used linear discriminant analysis (LDA) to assign songs to each bird according to a measured song's characteristics and determined classification success achieved by the discriminant analysis. Classification success from LDA was compared to the classification success expected if the classification were made by chance. We assumed an equal probability of chance classification for all males and calculated the success of such classification by dividing 100 by the number of males in the discrimination analysis. The success of the chance classification was compared to the success of the LDA classification using a binomial test. It should be mentioned that assumptions regarding multivariate normality and homogeneity of variance were violated in our data, as is often the case for datasets of field studies (McGarigal et al. 2000). Since LDA is moderately robust to the violation of assumptions, and we make no inference regarding specific values of canonical parameters, we considered using LDA appropriate in our case. The violation of assumptions is associated with an increase of misclassifications, and our classification results should be, therefore, considered conservative (McGarigal et al. 2000; Mundry and Sommer 2007). All acoustic variables were scaled to z-scores prior to LDA.

Several LDAs were conducted. The first LDA was conducted to see whether individuals can be discriminated within the recording session timescale. It was based on the first 15 songs from day 1. We call it a 'recording session' although, in some cases, if the first recording session did not contain enough high-quality songs for measurements, additional songs from the next recording session were used as well. We used leave-one-out cross-validation to discriminate between males. Although we would have preferred to use jack-knife cross-validation, there were usually not enough songs within a single recording session for independent training and test datasets, and we wanted to keep songs as close as possible to each other in time. For LDA data on within-day, between-days, and between-years timescales we used jack-knife cross-validation, which means these data were divided into training and test sub-datasets. For example, the LDA for the within-day timescale included the first and last 15 songs from day 1. The first 15 songs were used as a training dataset to derive discriminant functions which were subsequently used to

identify males from the last 15 songs from day 1, forming the test dataset. Identification based on the between-days timescale used the first 15 songs from day 1 for training and the first 15 songs from day 2 (with the exception of three males where only 14, 11, and 7 good quality songs were available) for testing; the between years timescale used all songs from one year for training and all songs from the second year for testing.

We conducted two additional LDAs on the between-days timescale to assess the effect of the number of songs available in the training dataset, as well as the effect of song type included in the classification success. First, we tried to increase the training dataset and used all available songs from day 1 to derive discrimination functions, and the first 15 songs from the second day (with the exception of three males where only 14, 11, and 7 good quality songs were available) were used as a test dataset. Further, we conducted the LDA on songs of the same song type (i.e. songs composed from the same syllable types, although the songs differed in the total number and sequence of syllables) from day 1 (training dataset) and day 2 (test dataset). We pragmatically selected song types with enough examples for day 1 and day 2 for the analysis. Therefore, the most frequent song type during day 1 was not always used for the analysis.

Results

Song type and syllable type repertoire of Chiffchaff males

Song types were determined for a total of 5532 songs of 13 males from the DAYS dataset (103–757 songs per male, median = 355). Each male had two to eight distinct song types (median = 5) (Fig. 3). In some songs, it was apparent that there was a switch between song types within one song. These were labelled as 'mixed song types', and it seems that they were more common when a male switched between song types. Most of the songs were not mixed (80–100% depending on the particular male; median = 91%) and could be clearly associated with one of the basic song types. Males may sing one song type many times before switching to another; overall, a maximum of 277 consecutive songs belonged to the same song type. Males usually had one dominant song type comprising a significant proportion of the songs (21–89%, median = 55% of songs belonging to the most frequent song type). Apparently, Chiffchaffs do not circle through the repertoire before singing the same song type again. Males had nine to 24 different syllable types (median = 15). The cumulative repertoire size curve (Fig. 4) shows characteristic steps corresponding to the fact that new syllables occur together in new song types. Despite a very extensive

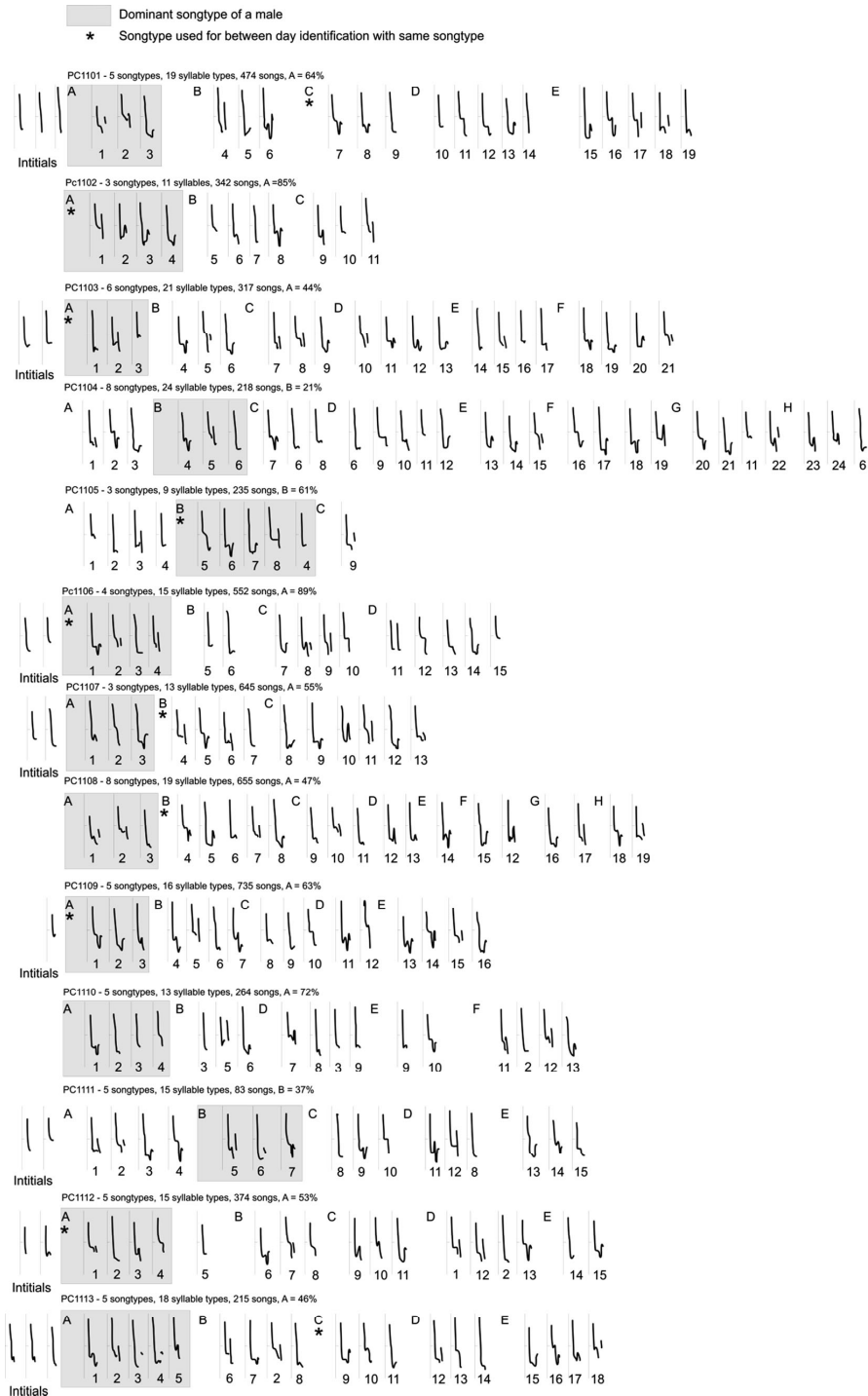


Fig. 3 Syllable type repertoires of males from 2011 (DAYS dataset—recordings from days 1 and 2 combined)

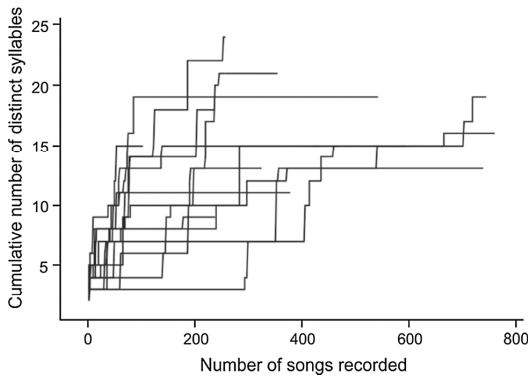


Fig. 4 Cumulative syllable type repertoire size of 13 Chiffchaff males

number of songs for some of the males, there was no apparent asymptote in the cumulative repertoire size curve. Syllable types rarely occurred in more than one different song types of a male.

We compared the song types occurring in two different years visually. We found a match in song types between the first and the second year in just a single case. Syllable type matches were observed more frequently and occurred in all but one male. The number of syllable types detected in 2 years ranged from zero to seven for each male. Syllable types found in both years were typically used in different song types in each year.

Discrimination of individuals

First, we assessed the PIC and repeatability of each of the acoustic song characteristics (Table 3). PIC values were higher than 1 for the first 15 songs from day 1 as well as for all songs from day 1. PICs were always lower when all songs

were included. Song characteristics were repeatable within a day, except for Max. *F*, and repeatability decreased markedly on between-days and between-years timescales when the analysis was done independently of song type. When considering the same song type songs on days 1 and 2, between-days repeatability was high for all parameters.

Since all variables showed PIC >1 and most of them were repeatable within a day (except Max. *F*), we used all variables for LDA. However, we also report overall discrimination results for LDAs where only repeatable variables were included (in parentheses). The number of correct classifications of songs to the correct individuals was 59% for songs recorded within a short time interval, within a single recording session. Hence, it was possible to discriminate between individuals with moderate success. Re-identification was not as successful. Within-day classification accuracy was 34% (discrimination based on all acoustic variables except Max. *F* = 33%), and between-days classification accuracy was 28% (discrimination based on song duration, syllable interval and Q25 = 28%) (Fig. 5a). The between-years classification accuracy was low and similar to the between-days accuracy—only 28% (discrimination based on syllable interval and Q50 only = 29%). Even such a low accuracy is still almost twice as high as the accuracy expected by chance (binomial test, all *p* < 0.001). Classification success for year 1 songs only (training dataset) with leave-one-out cross-validation was high at 77%. Classification accuracy also varied markedly between males within each timescale. For example, the accuracy within recording session for PC1107 was 100% in comparison with only 7% of correct classifications for PC1104.

Although the identification accuracy was better than that expected by chance, it was quite low and not very useful for the re-identification of males. We, therefore, tried two

Table 3 Potential of individual coding (*PIC*) and repeatability of each acoustic song characteristic

	<i>PIC</i>			Repeatability (Pearson <i>R</i>)		
	Day 1 First 15 songs	Day 1 All songs	Within day	Between days	Between days, same song type	Between years
Song duration	1.61	1.21	<i>0.82</i>	<i>0.66</i>	<i>0.98</i>	0.32
Syllable interval	1.90	1.52	<i>0.65</i>	<i>0.72</i>	<i>0.83</i>	<i>0.92</i>
Peak <i>F</i>	1.22	1.09	<i>0.80</i>	0.22	<i>0.67</i>	<i>-0.69</i>
Min. <i>F</i>	1.28	1.02	<i>0.72</i>	0.35	<i>0.90</i>	0.58
Max. <i>F</i>	1.32	1.10	0.20	0.27	<i>0.65</i>	0.24
Q25	1.60	1.35	<i>0.69</i>	<i>0.65</i>	<i>0.92</i>	0.06
Q50	1.30	1.20	<i>0.64</i>	0.35	<i>0.67</i>	<i>0.65</i>
Q75	1.20	1.13	<i>0.74</i>	<i>-0.24</i>	<i>0.65</i>	0.60

Significant *R* values are highlighted in italic (*p* > 0.05, without any adjustment for multiple testing)

Peak F Peak frequency; *Min. F* minimum frequency; *Max. F* maximum frequency; *Q25* frequency quartile, 25% of the spectrum; *Q50* frequency quartile, 50% of the spectrum; *Q75* frequency quartile, 75% of the spectrum

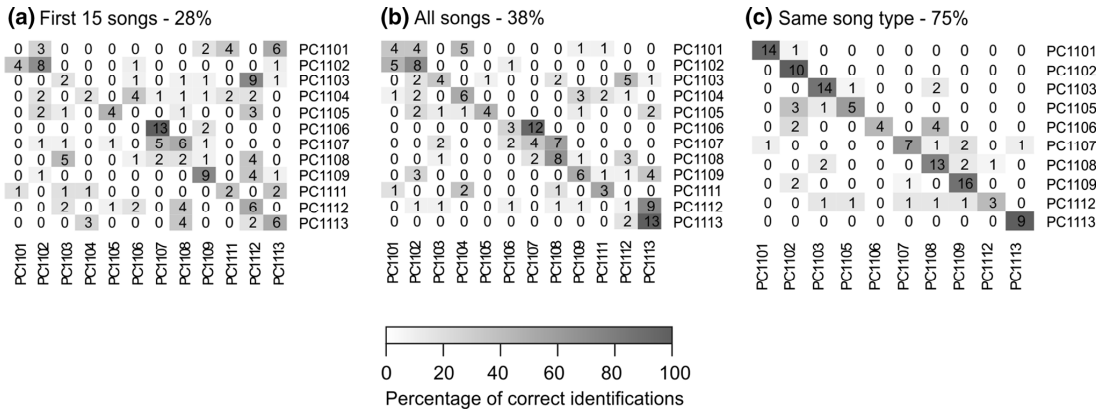


Fig. 5 a–c Re-identification of males by their songs between days depending on song type and number of songs used for the training dataset. **a** The first 15 songs from day 1 were used in the training set regardless of song type. **b** All available songs from day 1 were used in

the training set (i.e. song types from the testing dataset were included in the training dataset). **c** The training and testing dataset involved songs of the same song type only

approaches to improve re-identification. First, we tried to increase the training dataset and used all available songs from day 1 to derive discrimination functions. This led only to a small increase in the classification accuracy to 38% (Fig. 5b). On the other hand, when we used only the song types sung on both day 1 and day 2 for each bird, the identification increased substantially to 75% (Fig. 5c). This level of identification is high and only slightly lower than discrimination for a single song type on day 1 (the same song type songs from day 1—83% with leave-one-out validation).

In the between-days identification without distinguishing song types, the score of correct classification for a particular male correlated with the number of songs of the same song type between day 1 and day 2 (Spearman’s rank correlation, $r = 0.60$, $p = 0.038$). For example, in male PC1109 all songs on day 2 were of the same song type as on day 1, which led to the highest score and correct identification of 60% (9/15 songs classified correctly); on the other hand, correct identification for males PC1101 and PC1106, which respectively sung one and no songs on day 2, gave the same song type as songs on day 1. This led to no song being correctly classified.

Discussion

We demonstrate that the Chiffchaff has an interesting and complex song organization despite the simplistic, repeated melody indicated by its name (‘chiff-chaff’). We document here support for our original impression that the combination of syllables within Chiffchaff songs is not completely random, and that syllables occur in clusters

and form distinct songs, which we refer to as song types. Although this was not a proper repertoire study, our results suggest that the repertoire size reported in the literature for the Chiffchaff might be underestimated due to the low tendency of Chiffchaffs to switch between songs. Hence, long periods of sampling seem to be necessary to record the entire repertoire of a species like the Chiffchaff.

We show that, based on discriminant function analysis, it is possible to discriminate between Chiffchaff males based on general song characteristics within recording session, as shown by relatively high discrimination success on songs recorded in a single recording session. This means there is individual variation in these parameters. However, assigning additional songs from a different recording sessions to a particular male, i.e. re-identification of males, is problematic when ignoring song syllable content. On the other hand, re-identification was nearly as successful as discrimination when using the same song type. This suggests that the song characteristics which we measured are not similar between song types of a particular individual and cannot be used for individual recognition independently of song type.

Repertoire size and song organization in the Chiffchaff

Even though measuring repertoire size and examining song organization were not the main goals of the study, we document that certain combinations of syllable types occurred consistently together in songs. A song can, therefore, be classified as belonging to one of several song types based on syllable type composition. Such song

organization has not been reported previously for the Chiffchaff, and seems to be an interesting feature for study in other species as well. Song types are usually considered as having the same syllable composition as well as order; thus, there is little variance between different renditions of a particular song type (Hultsch and Todt 1981; McGregor and Krebs 1982; Slater 1983; Mennill and Vehrencamp 2005). Yet, Chiffchaffs' song types could fulfil a discreteness condition postulated by MacDougal-Shackleton (Macdougall-Shackleton 1997), that song type is a "...specific version of a discontinuous song. Song types must be consistently reproduced between renditions, and there must be discontinuous variation in frequency or temporal characters allowing them to be divided into discrete groups." The Chiffchaff song organization does not fit species with hierarchical song organization (Gil and Slater 2000) or species in which the syllables in the repertoire are combined in an undetermined fashion (Catchpole 1976).

Further, it seems that published data on the Chiffchaff's repertoire size have been underestimated (Cramp et al. 1992). We documented that males had nine to 24 syllables in their repertoire, double the number previously reported for *P. collybita collybita*. However, repertoire sizes should be considered as rough estimates because they may differ based on the observer's preferences and experience, and different people may have different opinions about what should be considered as a separate syllable type (see reliability analysis in "Materials and methods"). Proper repertoire study would be needed to set clear definitions about what should be considered a syllable type. For example, we are not able to decide whether the syllables clearly resembling parts of other syllables should be considered as separate syllable types. They were used consistently in complete and incomplete forms in different song types, yet sometimes, we also observed some transitional forms. It seems that some particular individuals tend to sing such transitional forms more often than others (Jaška, personal observation). Consistency in syllable production might be associated, for example, with the male's quality (Botero et al. 2009; Ferreira et al. 2016), but this needs to be tested in further studies on the Chiffchaff.

Our analysis shows that the emergence of new song types is simultaneously associated with the emergence of new syllable types, not simply a recombination of syllables which have already been recorded. Emergence of a new song type, and its syllables, was possible even after more than 700 songs had been recorded. This is a significant drawback for the estimation of repertoire size in the Chiffchaff, as well as in species that might have similar song organization. Repertoire size cumulative curves in closely related Willow Warblers (*Phylloscopus*

trochilus) show clear repertoire size asymptotes after 100 songs have been recorded (Gil and Slater 2000). A much more limited number of songs is also sufficient for good repertoire estimates in other species, even when they have much more complex repertoires (Kipper et al. 2006; Hesler et al. 2010; Mamede and Mota 2012; Petrusková et al. 2016). Estimating repertoire size is not a trivial matter, and recently, new approaches have been discussed for this (Garamszegi et al. 2004; Peshek and Blumstein 2011; Kershenbaum et al. 2015). Chiffchaffs could be characterized as singing with an eventual varied, non-cyclic singing style probably with heterogeneous song type selection (dominant and rare song types) similar to Rufous-and-white Wrens (Harris et al. 2016). As a result, capture-recapture (Garamszegi et al. 2004) or coupon collector (Kershenbaum et al. 2015) methods could be appropriate to estimate their repertoire size. According to another study, Chiffchaffs could be characterized as singing standardized clusters of syllables with eventual variety (Botero et al. 2008). Repertoire sizes for such a singing style were among the most challenging to estimate, and estimates for this type of repertoire were associated with significant errors. Our study suggests that it can be extremely challenging to estimate repertoire size, even in a species with seemingly simple songs and small repertoires.

We do not know what the function of song types may be. We observed (but did not quantify) that a change in song type was sometimes associated with changing the song post. This has been observed in Red-winged Blackbirds by Yasukawa (1981), who considered whether changing song post and song type simultaneously in Red-winged Blackbirds is in line with the beau geste hypothesis. However, because the match was not perfect, Yasukawa (1981) concluded that changing song type was more likely a byproduct of longer pauses in between songs caused by moving to a new song post. It may also be possible that Chiffchaffs match the songs of their neighbours (Catchpole and Slater 2008) or associate song types with particular neighbours for some reason. We did not observe apparently common song types between different birds, but our males were mostly not neighbours.

Discrimination versus identification

Our study provides another example that a single recording session is not sufficient to make conclusions about possible identity cues. Random variation can lead to individual differences in a single point in time and lead to relatively high discrimination success. However, for individual recognition it is necessary that identity cues remain stable within a considerable period of time (Terry and McGregor 2002; Tibbetts and Dale 2007) and, in future

studies, researchers should always be able to show not only discrimination but also re-identification or repeatability of a particular trait when inferring about the identity signalling function of a particular song trait.

General song characteristics

We show that, in the Chiffchaff, there is an individual variation in general song characteristics (PICs of all variables >1, discrimination of males is possible within recording session). However, song characteristics are generally not stable in time. This is documented by the lack of repeatability of single song characteristics at larger timescales and the approximately two-fold decrease in classification accuracy within-day, between-days, and between-years as compared to within-recording session LDA classifications (34, 28, 28, and 59%, respectively). Although we found high within-day repeatability for all song characteristics except for Max. F., and generally much lower repeatability between days and years, timescale does not seem to be a crucial factor for re-identification accuracy as suggested by only 6% difference in classification accuracy of within-day and between-years LDA classifications. Syllable interval was the only consistently repeatable song characteristic on all timescales. However, syllable interval is substantially affected by social context (Linhart et al. 2013) and can only be used for individual recognition if this is taken into account.

Effective re-identification was only possible when it was based on the comparison of the same song types. It is possible that differences in environmental conditions such as noise levels (Verzijden et al. 2010), recording distance, humidity, etc. could affect the general characteristics of Chiffchaffs' songs and hinder re-identification success in the case of songs from different recording sessions (within days, between days, between years). Environmental conditions are relatively less important than song type content as indicated by high classification success in cases where the same song types from different recording sessions were used (likely differing in environmental conditions). Our interpretation of the results is that the general song characteristics in Chiffchaffs we measured result from specific syllable composition of the song and change crucially whenever song type is switched. Songs within a single recording session are more likely to involve songs of the same syllable content and result in relatively high discrimination success compared to songs from different recording sessions. Our study, therefore, does not support the hypothesis that Chiffchaffs could use general song characteristics for individual recognition independently of song type, as suggested for Great Tits (Weary et al. 1990; Weary and Krebs 1992).

Other possible cues to identity in Chiffchaff songs

We focused on general song characteristics that are easy to measure and were used previously. However, birds might have some other features associated with 'voice quality'. There are several studies, including our previous study on Chiffchaffs, that proved that methods used for content-independent speaker identification in humans can be adapted to identify bird individuals (Fox 2008; Cheng et al. 2010; Ptáček et al. 2016). However, it is still necessary to prove that re-identification with these methods is possible on a much larger timescale.

Besides general song characteristics, Chiffchaffs could further discriminate other individuals based on shared or unique song types and syllable types. Individual recognition based on a unique repertoire (Thompson 1970; Petrusková et al. 2016) is highly unlikely in Chiffchaffs. Though individuals might have unique repertoires (cf. Fig. 3), it would be too time consuming to sample them. More likely, recognition might be based on dominant song types that seem to be unique and individually distinct. Indeed, our analysis demonstrating between-day re-identification was carried out partly on dominant song types. Nevertheless, it would be necessary to show that males use a dominant song type consistently over time. In our study, the dominant song type was identical on days 1 and 2 for seven out of 13 males, but it is likely that the number of songs recorded on day 2 was too low to identify the dominant song type correctly.

Further, Chiffchaffs could use differences in homologous syllable types for individual recognition. The term 'homologous syllables' implies that the syllables share the same structure (structural homology) or function (functional homology). For example, it is apparent that all males demonstrate in their repertoire some sort of 'L'—A3 and D13 syllables as found in male PC1101 (or 'H' syllable—PC1103, A2; 'inflected I'—PC1101, D11, etc.). However, males typically have more variants in their repertoires; thus, it is unclear how birds could recognize which of these represents an individual signature syllable. Initial syllables could very likely be homologous across males. The initial syllable appears at the beginning of the song. Nevertheless, initials, again, can have more variants in some males, and we did not observe them in all individuals despite extensive sampling. It may be also possible that Chiffchaffs use a combination of different strategies for the perception and signalling of identity.

Despite the fact that we were not able to document re-identification based on general song characteristics in Chiffchaffs, we believe that more attention should be given to studying general song characteristics which allow birds to recognize other individuals regardless of song. Usage of such general song characteristics could help to explain why

species with complex and changing repertoires, or those sharing the same song types, can easily discriminate other birds simply based on single songs, songs they have never heard before, or incomplete songs. Also, recognition of individuals based on general song characteristics would allow a species a flexible means of monitoring individuals. We believe that this is a promising field of future study.

Acknowledgements P. L. was funded by the Czech Science Foundation (GA14-27925S), the Ministry of Agriculture of the Czech Republic (MZERO0716), and the National Science Centre, Poland (2015/19/P/NZ8/02507). A. P. was supported by the Grant Agency of the University of South Bohemia (GAJU 151/2016/P). The experiments comply with the current laws of the Czech Republic and the European Union regarding research on animals. We would like to thank Paweł Szymański for classification of the song syllables used for the inter-observer reliability analysis. We also greatly appreciate the English editing and comments of Robert G. West.

Open Access This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made.

References

- Boeckle M, Bugnyar T (2012) Long-term memory for affiliates in Ravens. *Curr Biol* 22:801–806. doi:[10.1016/j.cub.2012.03.023](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.023)
- Botero CA, Mudge AE, Koltz AM et al (2008) How reliable are the methods for estimating repertoire size? *Ethology* 114:1227–1238. doi:[10.1111/j.1439-0310.2008.01576.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01576.x)
- Botero C, Rossman R, Caro L et al (2009) Syllable type consistency is related to age, social status and reproductive success in the tropical Mockingbird. *Anim Behav* 77:701–706. doi:[10.1016/j.anbehav.2008.11.020](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.020)
- Briefer E, Aubin T, Rybak F (2009) Response to displaced neighbours in a territorial songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* 96:1067–1077. doi:[10.1007/s00114-009-0567-0](https://doi.org/10.1007/s00114-009-0567-0)
- Catchpole CK (1976) Temporal and sequential organisation of song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *Behaviour* 59:226–246
- Catchpole CK, Slater PJB (2008) Bird song: biological themes and variations, 2nd edn. Cambridge University Press, New York
- Cheng J, Sun Y, Ji L (2010) A call-independent and automatic acoustic system for the individual recognition of animals: a novel model using four passerines. *Pattern Recognit* 43:3846–3852. doi:[10.1016/j.patcog.2010.04.026](https://doi.org/10.1016/j.patcog.2010.04.026)
- Cicero C, Benowitz-Fredericks M (2000) Song types and variation in insular populations of Lincoln's Sparrow (*Melospiza lincolni*), and comparisons with other *Melospiza*. *Auk* 117:52–64. doi:[10.1642/0004-8038\(2000\)117\[0052:STAVII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2000)117[0052:STAVII]2.0.CO;2)
- Cramp S, Brooks DJ, Dunn E (1992) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford University Press, Oxford
- Derégnaucourt S, Saar S, Gahr M (2009) Dynamics of crowing development in the domestic Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 276:2153–2162. doi:[10.1098/rspb.2009.0016](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0016)
- Draganoiu TI, Moreau A, Ravaux L et al (2014) Song stability and neighbour recognition in a migratory songbird, the Black Redstart. *Behaviour* 151:435–453. doi:[10.1163/1568539X-00003129](https://doi.org/10.1163/1568539X-00003129)
- Ferreira AC, Atwell JW, Whittaker DJ et al (2016) Communication value of mistakes in Dark-eyed Junco song. *Am Nat* 188:289–305. doi:[10.1086/687520](https://doi.org/10.1086/687520)
- Fox EJS (2008) A new perspective on acoustic individual recognition in animals with limited call sharing or changing repertoires. *Anim Behav* 75:1187–1194. doi:[10.1016/j.anbehav.2007.11.003](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.11.003)
- Garamszegi LZ, Balsby TJS, Bell BD et al (2004) Estimating the complexity of bird song by using capture-recapture approaches from community ecology. *Behav Ecol Sociobiol* 57:305–317. doi:[10.1007/s00265-004-0866-6](https://doi.org/10.1007/s00265-004-0866-6)
- Gil D, Slater PJB (2000) Song organisation and singing patterns of the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour* 137:759–782. doi:[10.1163/156853900502330](https://doi.org/10.1163/156853900502330)
- Godard R (1991) Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* 350:228–229. doi:[10.1038/350228a0](https://doi.org/10.1038/350228a0)
- Harris AJ, Wilson DR, Graham BA, Mennill DJ (2016) Estimating repertoire size in a songbird: a comparison of three techniques. *Bioacoustics* 25:211–224. doi:[10.1080/09524622.2016.1138416](https://doi.org/10.1080/09524622.2016.1138416)
- Hesler N, Mundry R, Dabelsteen T (2010) Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra-sexual context? *J Ornithol* 152:591–601. doi:[10.1007/s10336-010-0618-5](https://doi.org/10.1007/s10336-010-0618-5)
- Hultsch H, Todt D (1981) Repertoire sharing and song-post distance in Nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behav Ecol Sociobiol* 8:183–188. doi:[10.1007/BF00299828](https://doi.org/10.1007/BF00299828)
- Hutchison RE, Stevenson JG, Thorpe WH (1968) The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* 32:150–157
- Jarvis ED (2004) Brains and birdsong. In: Marler PR, Slabbekoorn H (eds) *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, pp 226–295
- Jaška P, Linhart P, Fuchs R (2015) Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire—a playback study. *J Avian Biol* 46:151–158. doi:[10.1111/jav.00482](https://doi.org/10.1111/jav.00482)
- Jones AE, ten Cate C, Bijleveld CCJH (2001) The interobserver reliability of scoring sonagrams by eye: a study on methods, illustrated on Zebra Finch songs. *Anim Behav* 62:791–801. doi:[10.1006/anbe.2001.1810](https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1810)
- Jouventin P, Aubin T, Lengagne T (1999) Finding a parent in a King Penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Anim Behav* 57:1175–1183. doi:[10.1006/anbe.1999.1086](https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1086)
- Kershenbaum A, Freeberg TM, Gammon DE (2015) Estimating vocal repertoire size is like collecting coupons: a theoretical framework with heterogeneity in signal abundance. *J Theor Biol* 373:1–11. doi:[10.1016/j.jtbi.2015.03.009](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.03.009)
- Kipper S, Kiefer S (2010) Chapter 3—age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? In: Roper TJ, Naguib M, Wynne-Edwards KE, Mitani JC, Simmons LW, Brockmann HJ (eds) *Advances in the study of behavior*. Academic Press, New York, pp 77–118
- Kipper S, Mundry R, Sommer C et al (2006) Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in Common Nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Anim Behav* 71:211–217. doi:[10.1016/j.anbehav.2005.04.011](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.011)
- Kroodtsma DE (2004) The diversity and plasticity of bird song. In: Marler PR, Slabbekoorn H (eds) *Nature's music: the science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego, pp 108–131
- Laiolo P, Vogeli M, Serrano D, Tella J (2007) Testing acoustic versus physical marking: two complementary methods for individual-based monitoring of elusive species. *J Avian Biol* 38:672–681. doi:[10.1111/j.2007.0908-8857.04006.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0908-8857.04006.x)

- Lengagne T (2001) Temporal stability in the individual features in the calls of Eagle Owls (*Bubo bubo*). *Behaviour* 138:1407–1419
- Linhart P, Slabbekoorn H, Fuchs R (2012) The communicative significance of song frequency and song length in territorial Chiffchaffs. *Behav Ecol* 23:1338–1347. doi:10.1093/beheco/ars127
- Linhart P, Jaška P, Petrusková T et al (2013) Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behav Process* 100:139–145. doi:10.1016/j.beproc.2013.06.012
- Macdougall-Shackleton SA (1997) Sexual selection and the evolution of song repertoires. In: Jr VN, Ketterson ED, Thompson CF (eds) *Current ornithology*. Springer, US, pp 81–124
- Mamede AT, Mota PG (2012) Limited inter-annual song variation in the Serin (*Serinus serinus*). *Ethology* 118:1157–1164. doi:10.1111/eth.12020
- McGarigal K, Cushman S, Stafford S (2000) *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer, New York
- McGregor PK, Krebs JR (1982) Song types in a population of Great Tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour* 79:126–152
- Mennill DJ (2011) Individual distinctiveness in avian vocalizations and the spatial monitoring of behaviour. *Ibis* 153:235–238. doi:10.1111/j.1474-919X.2011.01119.x
- Mennill DJ, Vehrencamp SL (2005) Sex differences in singing and duetting behavior of Neotropical Rufous-and-white Wrens (*Thryothorus rufalbus*) (Diferencias entre sexos en el canto y comportamiento de dueto en *Thryothorus rufalbus*). *Auk* 122:175–186
- Mundry R, Sommer C (2007) Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Anim Behav* 74:965–976. doi:10.1016/j.anbehav.2006.12.028
- Naguib M, Hammerschmidt K, Wirth J (2001) Microgeographic variation, habitat effects and individual signature cues in calls of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita canariensis*. *Ethology* 107:341–355. doi:10.1046/j.1439-0310.2001.00669.x
- Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev Camb Philos Soc* 85:935–956. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x
- Nelson DA, Poesel A (2007) Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in White-crowned Sparrow song. *Anim Behav* 74:1073–1084. doi:10.1016/j.anbehav.2007.01.018
- Olendorf R, Getty T, Scribner K, Robinson SK (2004) Male Red-winged Blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proc Biol Sci* 271:1033–1038. doi:10.1098/rspb.2004.2687
- Osiejuk TS (2014) Differences in frequency of shared song types enables neighbour-stranger discrimination in a songbird species with small song repertoire. *Ethology* 120:893–903. doi:10.1111/eth.12260
- Peake TM, McGregor PK, Smith KW et al (1998) Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalizations. *Ibis* 140:120–127. doi:10.1111/j.1474-919X.1998.tb04548.x
- Peshek KR, Blumstein DT (2011) Can rarefaction be used to estimate song repertoire size in birds? *Curr Zool* 57:300–306. doi:10.1093/czoolo/57.3.300
- Petrusková T, Pišvejcová I, Kinštová A et al (2016) Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates. *Methods Ecol Evol* 7:274–284. doi:10.1111/2041-210X.12496
- Ptáček L, Machlica L, Linhart P et al (2016) Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings. *Bioacoustics Int J Anim Sound Rec* 25:55–73. doi:10.1080/09524622.2015.1089524
- Robisson P, Aubin T, Bremond J (1993) Individuality in the voice of the Emperor Penguin *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology* 94:279–290
- Rodrigues M (1996) Song activity in the Chiffchaff: territorial defence or mate guarding? *Anim Behav* 51:709–716. doi:10.1006/anbe.1996.0074
- Sandoval L, Méndez C, Mennill DJ (2014) Individual distinctiveness in the fine structural features and repertoire characteristics of the songs of White-eared Ground-sparrows. *Ethology* 120:275–286. doi:10.1111/eth.12206
- Slater PJB (1983) Sequences of song in Chaffinches. *Anim Behav* 31:272–281. doi:10.1016/S0003-3472(83)80197-3
- Stoddard PK (1996) Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. In: Kroodsmas DE, Miller EH (eds) *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, pp 356–373
- Terry AMR, McGregor PK (2002) Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations: the role of neural networks. *Anim Conserv* 5:103–111. doi:10.1017/S1367943002002147
- Terry AM, Peake TM, McGregor PK (2005) The role of vocal individuality in conservation. *Front Zool* 2:10. doi:10.1186/1742-9994-2-10
- Thompson WL (1970) Song variation in a population of Indigo Buntings. *Auk* 87:58–71. doi:10.2307/4083658
- Tibbetts E, Dale J (2007) Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol Evol* 22:529–537. doi:10.1016/j.tree.2007.09.001
- Tyack PL (2016) Vocal learning and auditory-vocal feedback. In: Suthers RA, Fitch WT, Fay RR, Popper AN (eds) *Vertebrate sound production and acoustic communication*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 261–295
- Verzijden MN, Ripmeester EAP, Ohms VR et al (2010) Immediate spectral flexibility in singing Chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *J Exp Biol* 213:2575–2581. doi:10.1242/jeb.038299
- Weary DM, Krebs JR (1992) Great Tits classify songs by individual voice characteristics. *Anim Behav* 43:283–287. doi:10.1016/S0003-3472(05)80223-4
- Weary D, Norris K, Falls J (1990) Song features birds use to identify individuals. *Auk* 107:623–625
- Wegrzyn E, Osiejuk TS, Leniowski K (2009) Introduce yourself at the beginning-possible identification function of the initial part of the song in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ornis Fenn* 86:61–70
- White SJ, White REC, Thorpe WH (1970) Acoustic basis for individual recognition by voice in the Gannet. *Nature* 225:1156–1158. doi:10.1038/2251156a0
- Yasukawa K (1981) Song repertoires in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*): a test of the Beau Geste hypothesis. *Anim Behav* 29:114–125. doi:10.1016/S0003-3472(81)80158-3

Kapitola 5

Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings

**Autoři: Ladislav Ptáček, Lukáš Machlica, Pavel Linhart,
Pavel Jaška, Luděk Müller**

Bioacoustics 25: 55–73 (2016)

DOI: 10.1080/09524622.2015.1089524

© Taylor & Francis

<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09524622.2015.1089524?journalCode=tbio20>

Pavel Jaška, disertační práce

Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings

Ladislav Ptacek¹, Lukas Machlica², Pavel Linhart³, Pavel Jaska⁴ & Ludek Muller⁵

¹ Faculty of Science, Institute of Physics and Biophysics, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic

² Faculty of Applied Sciences, Department of Cybernetics, University of West Bohemia, Univerzitní 8, CZ-301 00 Plzeň, Czech Republic

³ Department of Ethology, Institute of Animal Science, Přátelství 815, CZ-104 00 Prague, Czech Republic

⁴ Faculty of Biology, Department of Behavioural Ecology, Adam Mickiewicz University, Umultowska 89, 61-614 Poznan, Poland

⁵ Faculty of Applied Sciences, European Centre of Excellence, NTIS - New Technologies for the Information Society, University of West Bohemia, Technická 8, CZ-301 00 Plzeň, Czech Republic

Corresponding author: L. Ptáček (e-mail: lpatacek@prf.jcu.cz)

Bioacoustics 25: 55–73 (2016), DOI: 10.1080/09524622.2015.1089524

© Taylor & Francis

<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09524622.2015.1089524?journalCode=tbio20>

Abstract

The most common method used to determine the identity of an individual bird is the capture-mark-recapture technique. The method has several major disadvantages, e.g. some species are difficult to capture/recapture and the capturing process itself may cause significant stress in animals leading even to injuries of more vulnerable species. Some studies introduce systems based on methods used for human identification. An automatic system for recognition of bird individuals (ASRBI) described in this article is based on a Gaussian mixture model (GMM) and a universal background model (GMM-UBM) method extended by an advanced voice activity detection (VAD) algorithm. It is focused on recognizing the bird individuals on an open set, i.e. any number of unknown birds may appear anytime during the identification process as is common in nature. The introduced ASRBI processes the recordings just as if they were recorded by an ornithologist: with durations from seconds to minutes, containing noise and unwanted sounds, as well as masking of the singer, etc. Thanks to the VAD algorithm, the proposed system is fully automatic, no manual pre-processing of recordings is needed, neither by cutting off the songs

nor syllables. The overall achieved identification accuracy is 78.5%, the lowest 60.3% and the highest 95.7%. In total, 90% of all experiments reach at least 70% accuracy. The result suggests the application of the GMM-UBM with VAD is feasible for individual identification on the open set processing real-life recordings. The described method is capable of reducing both the time consumption and human intervention in animal monitoring projects.

Key words

bird individual, automatic identification, verification, Gaussian mixture model, universal background model

Pavel Jaška

životopis, Mariánské Lázně 9. 3. 2018

OSOBNÍ ÚDAJE

Datum a místo narození: 3. 9. 1984,
Mariánské Lázně

Trvalé bydliště: Janáčkova 565, 353 01,
Mariánské Lázně

E-mail: rallus@centrum.cz

Telefon: +420 774 087 729



ODBORNÝ ZÁJEM V BIOLOGII

Behaviorální ekologie ptáků. Ochrana přírody.

PUBLIKACE

Jaška, P. & Řepa, P. (2017). Hnízdění husice nilské (*Alopochen aegyptiaca*) v České republice v období 2006–2016 a detailní rozbor výskytu v Karlovarském a Plzeňském kraji. *Sylvia* **53**, 21–40.

Průchová, A., **Jaška, P.** & Linhart, P. (2017). Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *Journal of Ornithology* **158**, 911–924.

Jaška, P., Linhart, P. & Fuchs, R. (2016). Individuální rozpoznávání podle zpěvu v teritoriálních interakcích pěvců. *Sylvia* **52**, 2–16.

Ptáček, L., Machlica, L., Linhart, P., **Jaška, P.** & Müller, L. (2016): Automatic recognition of bird individuals on an open set using as-is recordings. *Bioacoustics* **25**: 55–73.

Jaška, P., Linhart, P. & Fuchs, R. (2015): Neighbour recognition in two sister songbird species with a simple and complex repertoire – a playback study. *Journal of Avian Biology* **45**, 151–158.

Linhart, P., **Jaška, P.**, Petrusková, T., Petrušek, A. & Fuchs, R. (2013). Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural Processes* **100**, 139–145.

MEZINÁRODNÍ KONFERENCE

Linhart, P., **Jaška, P.**, Fuchs, R., Poláková, S. & Slabbekoorn, H. (2011). Once bitten twice shy: The long-term memory in willow warblers (*Phylloscopus trochilus*). In *Understanding animal intelligence ASAB Summer Conference*: p. 33. Brown, G., Smith, C. & Laland, K. (Eds). St Andrews, Scotland. Book of abstracts. Poster

Linhart, P., **Jaška, P.** & Fuchs, R. (2009). Length and frequency in a male chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) song: not all dare to sing long songs. In *The XXII. meeting of International Bioacoustic Council*: p. 101. Amorim, C., Fonseca, P. & Gama, P. (Eds). Lisboa, Portugal. Book of abstracts. Poster.

Jaška, P., Linhart, P. & Fuchs, R. (2010): Song as a signal of competitive ability and motivation in Chiffchaff. In *37. ethological Congress*: p. 24. Kršková, L. & Olexová, L. (Eds). Smolenice, Slovakia. Book of abstracts. Přednáška v češtině.

PEDAGOGICKÁ ČINNOST

Kurzy: Etologie – cvičení, Zoologie - praktika, Mezioborová exkurze – Norsko, Makedonie – Bulharsko, Rumunsko.

ZAMĚSTNÁNÍ

2013 – dosud: Zoolog

Zaměstnavatel: Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, RP Správa CHKO Slavkovský les.

2010 – 2011: Odborný asistent.

Zaměstnavatel: Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

VZDĚLÁNÍ

2013: Stáž, Polsko – Institut of Zoology, Poznan University of Life Sciences

2010 – 2018: Přírodovědecká fakulta, JČU. (Ph.D.)

2004 – 2010: Přírodovědecká fakulta, JČU. (Bc., Mgr.)

1996 – 2004: Gymnázium Cheb

© for non-published parts Pavel Jaška

rallus@centrum.cz

Individuální rozpoznávání na základě akustických signálů u pěvců
Ph.D. Thesis Series, 2018, No.2

All rights reserved
For non-commercial use only

Printed in the Czech Republic by Typodesign s. r. o.
Edition of 20 copies

University of South Bohemia in České Budějovice
Faculty of Science
Branišovská 1760
CZ-37005 České Budějovice, Czech Republic

Phone: +420 387 772 244
www.prf.jcu.cz, e-mail: sekret@prf.jcu.cz