

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Mechanismy přenosu imitací a druhově specifických  
hlasových projevů u drozda zpěvného (*Turdus philomelos*)**

Diplomová práce

**Bc. Veronika Majerová**

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

České Budějovice 2023

Majerová, V. (2023). Mechanismy přenosu imitací a druhově specifických hlasových projevů u drozda zpěvného (*Turdus philomelos*). [Transfer mechanisms of vocal mimicry and species-specific vocalizations in the Song thrush (*Turdus philomelos*), Mgr. Thesis, in Czech.] - 44 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

I studied the species-specific vocalization of the Song thrush and its vocal mimicry. Smaller sequences were cut from the entire recordings of individuals and were subsequently analysed. I created a cumulative curve for the mimicked species, I tested the effect of habitat type on the percentage of vocal mimicry of some species in the song thrush's repertoire. I also analysed in more detail the species-specific vocalization of the song thrush and I divided them into four extreme types.

**Čestné prohlášení:**

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

V Českých Budějovicích, dne 07.12.2023

---

Bc. Veronika Majerová

## **Poděkování**

V první řadě bych chtěla poděkovat svému školiteli, Honzovi Riegertovi, za veškerou odbornou pomoc, cenné rady během psaní této práce a hlavně trpělivost, kterou se mnou po celou dobu mého studia měl. Dále bych ráda poděkovala svým nejbližším kamarádům a rodině za neustálou podporu a vlídná slova. Speciální poděkování bych chtěla věnovat svému tatínkovi, který mi dělal společnost a psychickou oporu při sběru dat v terénu, a vstával se mnou před svítáním, i když nemusel.

# Obsah

1. Teoretická část.....	1
1.1. Úvod do ptačího zpěvu .....	1
1.2. Stavba syrinxu.....	1
1.3. Funkce ptačího zpěvu .....	2
1.3.1. Konkurence mezi samci.....	2
1.3.2. Samičí výběr.....	3
1.4. Variabilita zpěvu.....	4
1.5. Mechanismus učení.....	5
1.6. Od koho se ptáci učí.....	7
1.7. Imitace v repertoáru .....	8
1.8. Od koho se mohou učit imitátoři .....	9
2. Cíle práce.....	11
3. Metodika.....	12
3.1. Studovaný druh .....	12
3.2. Práce v terénu.....	12
3.3. Analýza nahrávek .....	13
3.4. Statistická analýza dat.....	14
4. Výsledky.....	16
5. Diskuse.....	26
6. Závěry.....	30
7. Seznam použité literatury .....	31
8. Přílohy .....	39

# 1. Teoretická část

## 1.1. Úvod do ptačího zpěvu

Zpěv je charakteristickým projevem všech ptáků řádu Passeriformes, který tvoří více než polovinu všech ptačích druhů (Selvatti et al., 2015). V tomto řádu se nachází dva podřády – křikaví (Tyranni) a zpěvní (Passeri) ptáci. Obě tyto skupiny mají jeden výrazný společný znak, a tím je vyvinutější zpěvný orgán (syrinx). Jeho stavba se u výše uvedených skupin liší – křikaví ptáci se vyznačují obecně jednodušším ústrojím a nemají tedy tak bohaté spektrum hlasových projevů jako zpěvní ptáci (Raposo & Höfling, 2003).

Ptačí zpěv si většina lidí spojuje s příchodem jara, a tedy začátkem hnízdní sezóny (Nowicki & Searcy, 2004). Zpívá převážně samec, ale u některých druhů (v mírném i tropickém pásu) se evolučně vyvinul také samičí zpěv. Výskyt samičího zpěvu je v literatuře podhodnocen a ve skutečnosti to může být běžnější úkaz, než se předpokládalo (Odom et al., 2014; Odom & Benedict, 2018). Společně se samčím i samičím zpěvem se vyvinuly také duety – například u trupiála žlutookého (*Icterus icterus*; Odom & Omland, 2017) a střízlíka bělohřdlého (*Thryothorus fasciatoventris*; Logue, 2006).

## 1.2. Stavba syrinxu

Díky syrinxu mohou ptáci produkovat zvuky, slouží tedy ke stejnému účelu jako hlasivky savců. Nachází se na místě, kde se průdušnice (*trachea*) rozděluje na dvě průdušky (*bronchi*). Podle pozice chrupavek se syrinx dělí na tři typy: tracheální (na průdušnici), bronchální (na průduškách, například u sov Strigiformes, kukaček Cuculiformes a některých lelků Caprimulgiformes; Warner, 1972) a tracheobronchální (na spojení průdušnice a průdušek, kromě pěvců například u krahujce obecného *Accipiter nisus*; Ozudogru et al., 2015 a holuba skalního *Columba livia*; Yildiz et al., 2005). Nejběžnější je tracheobronchální syrinx (Warner, 1972). Toto dělení může být do jisté míry subjektivní, například u papouškovitých (Psittacidae). Někdy bývá jejich syrinx popisován jako tracheobronchální a někdy jako tracheální (Gaban-Lima & Höfling, 2017).

Na syrinx se váže několik svalů, které se skládají ze dvou svalových struktur: tracheolaterální a sternotracheální (Yildiz et al., 2005; Ozudogru et al., 2015). Přes skupinu propojených membrán svíraných svalovinou (Habib, 2019) proudí vzduch ze vzdušných vaků, a vzniklé vibrace tvoří zvuk.

U pěvců se vyskytuje nejvyvinutější syrinx. Někteří pěvci dokáží produkovat jiné zvuky z levé a pravé části syrinxu, zvládnou je ovládat zvlášť a nezávisle na sobě (Warner, 1972; Suthers, 1990). Někdy dvě části dokonce operují na jiných frekvencích zvuku (Habib, 2019). V rámci pěvců je variabilita ve stavbě syrinxu obecně nižší než u jiných řádů ptáků, ale jejich svalovina napojená na syrinx je komplexnější než u nepěvců (Warner, 1972).

Stavba syrinxu figuruje do jisté míry jako omezující faktor pro imitátory. Během imitací skutečně zapojují stejné svaly jako modelový druh, aby dosáhli podobné frekvence zvuku a hlasitosti (Zollinger & Suthers, 2004). Frekvenční rozsah syrinxu je však limitovaný, z fyziologických důvodů tedy nemohou imitátoři produkovat jakýkoli zvuk. Imitovaný hlas tedy musí být v rámci jejich fyziologických možností, aby jej dokázali věrně zopakovat (Zollinger & Suthers, 2004).

### **1.3. Funkce ptačího zpěvu**

Zpívající samci zpravidla vysílají signály oběma pohlavím, ale každému za jiným účelem. Před jinými samci si vyznačují a následně chrání své teritorium. Na narušitele reagují různými způsoby a zpěv tak upravují. U samic si bohatým zpěvem zvyšují atraktivitu a pravděpodobnost zahníždění. Selektce vedla samce k tomu, aby zpěv přizpůsobili samicím a zařadili tak do něj prvky, které je přitahovali nejvíce (Collins, 2004).

#### **1.3.1. Konkurence mezi samci**

Ke konkurenci mezi samci dochází z několika důvodů – kvůli samicím, vhodnému hnízdišti nebo potravě. Jedinci se ale chtějí společnému boji primárně vyhnout, protože prohra by je mohla stát například výše zmíněné zdroje nebo by mohli utrpět nějaká zranění. Zpěv slouží k tomu, aby majitel zdroje protivníkovi před konfliktem dokázal, že je na boj lépe připravený. Pokud je majitel zdroje mohutnější a silnější než konkurent, od útoku jej odradí.

Jedním ze způsobů, jak dát najevo svou dobrou fyzickou kondici, je zapojení výhrůžných ostrých hlasových projevů s nízkou frekvencí. U ptáků a jiných zvířat je schopnost produkce zvuků s nízkou frekvencí pozitivně korelována s jejich velikostí (Bradbury & Vehrencamp, 2011). Ve studii na střízlíkoví kaňonovém (*Catherpes mexicanus*) jedinci skutečně snižovali frekvenci zpěvu, pokud byli konfrontováni s konkurentem (Benedict et al., 2012).

Někdy sousedící jedinci zpívají v takové blízkosti, že se jejich zpěvy překrývají („overlapping songs“). Děje se to záměrně a nikoli náhodně. Samice má příležitost si oba samce vzájemně porovnat a vybrat toho kvalitnějšího. Překrývání zpěvů bylo intenzivně

studováno na slavíkovi obecném (*Luscinia megarhynchos*; Naguib, 1999; Naguib et al., 2004; Naguib & Kipper, 2006). Jedinci, kteří se častěji záměrně vměšují do cizího zpěvu, mají vyšší reprodukční úspěšnost (Naguib & Kipper, 2006). Samci mohou také využívat výše zmíněné schopnosti snižování frekvence hlasového projevu. Tím dávají samici najevo, že jsou v dobré fyzické kondici. Snižování frekvence hlasového projevu bylo popsáno u vlhoveců aztéckých (*Psarocolius montezuma*; Price et al., 2006).

U druhů majících ve svém repertoáru mají několik typů zpěvů se vyvinula další strategie, jak samci dávají najevo svou agresivitu. Čím častěji střídá různé typy zpěvů, tím je jeho chování považované za agresivnější (Searcy et al., 2006). Takto se chová například strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*; Searcy et al., 2000), vlhovec východní (*Sturnella magna*; Searcy & Beecher, 2009), pištec zlatý (*Pachycephala pectoralis*; van Dongen, 2006) a strízlík páskovaný (Molles, 2006). Také v tomto případě platí, že chování je mezidruhově variabilní. Existuje například obrácená strategie, méně časté střídání typů zpěvu předpovídá agresivitu. Tím je známý například vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*; Searcy & Yasukawa, 1990). U strízlíka páskovaného (*Thryophilus pleurostictus*) se v literatuře objevují obě strategie (Molles & Vehrencamp, 1999; Molles, 2006). U některých druhů, jejichž repertoár obsahuje více typů zpěvů, se ani jedna strategie nevyskytuje. Bylo to popsáno například u bobolinka amerického (*Dolichonyx oryzivorus*; Capp & Searcy, 1991).

### 1.3.2. Samičí výběr

Zpěv hraje důležitou roli během námluv. Samec zpívá častěji během klíčových reprodukčních fází, například během lákání samice do teritoria samce nebo když jsou samice plodné (Nowicki & Searcy, 2004). V experimentech na špačcích obecných (*Sturnus vulgaris*) samice měnila své chování v závislosti na frekvenci partnerova zpěvu. Pokud samec zpíval častěji, samice snášela vajíčka časně (Wright & Cuthill, 1992). Navíc je podstatné, jaký typ zpěvu samec produkuje. Zaslouchání preferovaného zpěvu u samic vyvolá stereotypní předkopulační chování (Nowicki & Searcy, 2004).

Samice obecně preferují samce, kteří zpívají déle. Prokázalo se to například u špačků obecných (Eens et al., 1991) a sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*; Kempenaers et al., 1997), u kterých došlo k nárůstu mimopárového otcovství. Samice dále mohou preferovat samce, kteří skládají slabiky rychle za sebou – například u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*; Alatalo et al., 1990). Obě uvedené charakteristiky zpěvu vypovídají o kvalitě samce. Energetické náklady do rychlejšího nebo delšího zpěvu jsou poměrně nízké, ale investice času

do zpěvu vypovídá o kvalitě samce. Dobrá kondice samce může korelovat s přímými výhodami pro samici spojené s kvalitou teritoria a rodičovskou péčí. Mezi nepřímé výhody patří kvalitní genetická výbava, kterou samec může předat svým potomkům (Nowicki & Searcy, 2004).

Dále mohou samice preferovat komplexní zpěv. Komplexita se může měřit buď jako počet konkrétních typů hlasového projevu, nebo jako počet typů slabik v repertoáru samce u druhů s delším zpěvem (Nowicki & Searcy, 2004). Preference komplexního zpěvu byla zjištěna u rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*; Buchanan & Catchpole, 1997) a rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*; Hasselquist et al., 1996). V tomto případě je však obtížné určit, zdali se jedná o skutečný důkaz kvality samce (Nowicki & Searcy, 2004).

Samci umí produkovat „sexy slabiky“, které se samicím líbí (Collins, 2004). Tyto slabiky bývají náročné na produkci a bývají tak signálem kvality samce. Zároveň vypovídají o jeho zkušenostech a zdravotním stavu. Jedná se o slabiky, které figurují na hranici fyziologických limitů a jen dobře vybaveni samci je dokáží produkovat (Goller, 2022).

Druhy mohou mít v rámci areálu různé dialekty, které se od sebe v různých charakteristických aspektech liší, například u kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*; Lemon, 1975). Když se samici pustila nahrávka jiného dialektu, než kterým samci zpívali v jejím okolí, vykazovala minimální předkopulační chování (Nowicki & Searcy, 2004).

#### **1.4. Variabilita zpěvu**

Každý druh má svůj hlasový projev, který je pro něj unikátní. Obecná mezidruhovú různorodost zpěvu je velmi výrazná, a to hned v několika aspektech. Některé druhy se zpěv učí od svého otce, jiné od svých sousedů. V extrémních případech se mohou jedinci učit hlasové projevy jiných druhů. U některých druhů se vyvinuly bohaté lokálně specifické dialekty (Kroodsma, 2004). Druhy se také liší v délce zpěvu, hlasitosti a v pozici, kterou během přednesu zaujímají. Mohou zpívat například na špičce stromu nebo v keři.

Složitost a obsáhlost repertoáru se mezi druhy velmi různí a může být popsána různými způsoby. Některé definice se zaměřují na obecnou komplexitu zpěvu (Soma & Garamszegi, 2011), jiné na komplexitu slabik (Cardoso & Hu, 2011) a dalších charakteristik zpěvu (vrcholová frekvence, četnost trylků; Najjar & Benedict, 2019). Strnadec rezavokřídlý (*Centronyx henslowii*) je obecně považován za druh s jednodušším zpěvem, který do hlasového projevu nevykládá velké úsilí (Kroodsma, 2004). Další druhy s jednoduchým zpěvem patří do čeledi sýkorovitých (Paridae). Jejich repertoár zpěvu je sice malý,



ale diverzita jejich volání („calls“) je podstatně vyšší (Rose et al., 2022). U mnoha druhů platí, že samci s velkým repertoárem mají větší reprodukční úspěšnost (Kroodsma, 2004; Soma & Garamszegi, 2011).

Existuje pozitivní korelace mezi komplexitou zpěvu a migračním chováním. Například migrující druhy rákosníků rodu *Acrocephalus* mají bohatší repertoár než stálé druhy (Najar & Benedict, 2019). Důvodem je zkrátka málo času na párování a hnízdění migrantů, proto se zvyšuje selekční tlak na komplexitu repertoáru. Dále autoři (Najar & Benedict, 2019) uvádějí, že se nejedná jen pro případ rákosníků, ale že je tento fenomén u pěvců široce rozšířený.

Dále je komplexita zpěvu ovlivněna gradientem zeměpisné šířky. Byl zjištěn pozitivní vliv zeměpisné šířky na diverzitu slabik ve zpěvu a také menší vliv na délku zpěvu (Singh et al., 2015). V severních oblastech je obecně značná sezonalita, díky které se může zvyšovat selekční tlak na zajímavější repertoár (délka zpěvu, diverzita slabik) během krátkého hnízdního období (Weir & Wheatcroft, 2011).

Dialekty jsou na lokální úrovni charakteristické pro všechny jedince, sousedící populace mají zpěv odlišný (Planqué et al., 2014). Dialekty se udržují díky tomu, že mladí ptáci většinou zahnízdí poblíž rodného okrsku, kde se sami učili zpívat (Kroodsma, 2004). Dialekty byly popsány u strnadce bělopásého (*Zonotrichia leucophrys*), papoušků (Psittaciformes; Kroodsma, 2004) a kolibříků (Trochilidae; Planqué et al., 2014). Vyvinuly se převážně u druhů, které nemigrují (Najar & Benedict, 2019). Na druhé straně, strnavec bělohrdlý migruje a také se u něj dialekty rozvinuly (Kroodsma, 2004; Toews, 2017; Otter et al., 2020). V dialektech se objevují hlasové projevy, které samci používají při setkání s jiným samcem. Do dialektů se tedy většinou neřadí stereotypní zpěv, kterým samec láká samici (Kroodsma, 2004).

## 1.5. Mechanismus učení

Proces učení zpěvu má několik fází (Williams, 2004). K první fázi („sensitive phase“) dochází u mláďat. Jedná o omezený časový úsek na začátku života, ve kterém jsou citlivá vůči hlasovým projevům rodičů nebo sousedů stejného druhu. Sama ale zatím žádné zvuky neprodukuje. Každý druh má ve svém zpěvu klíčové charakteristické elementy, které spouští proces učení u mláďat (Wilbrecht & Nottebohm, 2003). Předchází se tomu, aby se mláďata v senzitivní fázi naučila nesprávný druhově specifický hlas. Pokusy na izolovaných mláďatech strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*), kterým se pustily nahrávky hlasového projevu několika druhů, ukázaly, že se jedinci i bez předchozí zkušenosti správně učili svůj vlastní

druhově specifický hlas díky vrozenému vzoru a povědomí, jaké druhově specifické elementy by druhově specifický zpěv měl obsahovat (Hultsch & Todt, 2004).

V další fázi („subsong stage“) dochází k produkci zvuků mladými samci a ke kritickému zhodnocení v jejich mozku. V této fázi se nejedná o dokonalý druhově specifický zpěv, ale jedinci se učí pokusem a omylem. Mládě v začátku této fáze často produkuje žebravý hlasový projev v kombinaci s náznakem naučených elementů druhově specifického zpěvu (Hultsch & Todt, 2004). Většina hlasových projevů je velmi nedokonalá. Druhově specifický hlasový projev je přednášen v jiné frekvenci, než by měl správně být, slabiky nejdou chronologicky po sobě a často jsou nějaké vynechány (Wilbrecht & Nottebohm, 2003). Zpěv nebývá hlasitý a sebevědomý (Hultsch & Todt, 2004). K této fázi většinou dochází na začátku léta krátce poté, co mladí samci opustí hnízdo (Williams, 2004).

Ve třetí fázi („plastic song“) již mladí ptáci napodobují druhově specifický hlas, který si zapamatovali jako mláďata od svého otce nebo blízkého souseda. Hlasový projev je organizovanější než v předchozí fázi. Druhově specifický hlasový projev je již většinou správně strukturovaný a mladý samec je při zpívání více sebevědomý. Díky tomu slabiky také nabývají na hlasitosti (Brumm & Hultsch, 2001, Wilbrecht & Nottebohm, 2003). Stále zde však existuje variabilita a nepřesnost, například ve správném posloupnosti jednotlivých slabik (Hultsch & Todt, 2004). „Subsong“ a „plastic song“ fáze do sebe postupně přecházejí a je těžké mezi nimi vyznačit přesnou hranici (Hultsch & Todt, 2004).

Během poslední fáze dojde k vykrytalizování zpěvu („crystallized song“), kdy jedinec dokáže produkovat druhově specifický zpěv bez chyb. Slabiky poskládá do správného pořadí a celý proces produkce zpěvu se stává stereotypním. K tomuto úplnému zdokonalení zpěvu dochází následující jaro, během první hnízdní sezóny mladého samce u sezónně hnízdicích druhů. Pokud druh sezónně nehnízdí, může k vykrytalizování zpěvu dojít mnohem dříve. Například u zebříček (*Taeniopygia*) došlo k vykrytalizování zpěvu po 90 dnech od vylíhnutí (Price, 1979). Druhy s méně bohatým repertoárem přichází o určitou míru variability z předchozích fází, ve kterých se ještě objevovaly chyby. Tato změna se na druhou stranu u druhů s bohatým repertoárem neprojevuje tak výrazně (Hultsch & Todt, 2004).

Druhy se dělí do dvou skupin podle toho, zdali je jejich naučený zpěv fixní a během života neměnný („closed-ended learners“), nebo zdali se jedinci učí novým slabikám a projevům během následujících hnízdních sezón („open-ended learners“). Druhy s fixním repertoárem (například výše zmíněné zebříčky) jsou limitovány svým věkem, kdy se u nich neobjevuje další senzitivní perioda, během které by se mohly učit nové hlasové projevy (Hultsch & Todt, 2004). Jedná se například o strnadce zpěvného, strnadce mokřadního, strnadce bělopásého

a zebřičky (Hultsch & Todt, 2004). U stále učících se druhů dochází k sezónním cyklům, ve kterých se střídá senzitivní perioda, plastický a vykrytalizovaný zpěv. Každý rok se mohou učit novým hlasovým projevům. K těm se řadí například výše zmíněný kanár divoký (*Serinus canaria*), špaček obecný a slavík obecný (Brainard & Doupe, 2002; Hultsch & Todt, 2004; Williams, 2004).

## 1.6. Od koho se ptáci učí

Každý druh má druhově specifické elementy, které spouští mechanismy učení u mlád'at (viz výše). Mladí ptáci se mohou učit od různých učitelů. Například papežáci indigoví (*Passerina cyanea*) a zebřičky preferují učení od otce, člena hejna nebo blízkého souseda (Hultsch & Todt, 2004). Existují různé sociální faktory, které tuto preferenci ovlivňují, například rodičovská péče nebo jen vizuální a akustický kontakt s jiným jedincem než otcem.

Důležitým aspektem je také fyzická přítomnost učitele (Kroodsma, 2004). Izolovaným mlád'atům byly experimentálně pouštěny nahrávky z přehrávače, aniž by měla vizuální kontakt se zpívajícím jedincem. Ukázalo se, že některým druhům nepřítomnost učitele nevádí, například strnadcům zpěvným a strnadcům mokřadním, a dokáží se svůj druhově specifický zpěv naučit pouze z nahrávky bez vizuálního kontextu (Hultsch & Todt, 2004). U mladších kanárů divokých a špačků obecných byl tento styl učení velmi neefektivní, avšak s věkem se jejich schopnost učení pouze z nahrávky zlepšovala (Hultsch & Todt, 2004).

Důležitý je také sociální kontext, ve kterém se mladý jedinec nachází. Po vylétnutí z hnízda přestane být pod úplným vlivem rodičů. U zebřiček a střízlíka pokřovního (*Thryomanes bewickii*) bylo zjištěno, že dokud jsou mlád'ata na hnízdě s rodiči, preferují zpěv naučený od otce. Jakmile ale hnízdo opustí a dispergují do okolních teritorií, přizpůsobí svůj hlasový projev ostatním samcům (Kroodsma, 2004).

Druhy jsou v přírodě vystaveny podmínkám, které ovlivňují jejich učení. Ty se ale mohou v laboratorních podmínkách změnit a díky tomu se může změnit i hlasový projev jinak stereotypních druhů. Hýl obecný (*Pyrrhula pyrrhula*) je známý svým stereotypním hlasem. Jsou však známy případy, ve kterých se i tento poměrně monotónní druh dokázal naučit různé elementy (například různé melodie od člověka), které byly velmi variabilní (Nicolai et al., 2014).

## 1.7. Imitace v repertoáru

Některé druhy ptáků svůj repertoár obohacují také o napodobování hlasových projevů jiných druhů, tzv. vokální mimikry (Kelley & Healy, 2011). V české avifauně se nachází několik ptačích imitátorů: špaček obecný, rákosník zpěvný (*Acrocephalus palustris*), sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*) a drozd zpěvný. Imitátory můžeme najít u cca 15-20 % druhů zpěvných ptáků (Garamszegi et al., 2007; Kelley & Healy, 2011). Někteří z nich do svého repertoáru zahrnují také antropogenní zvuky. Například lyrochvost nádherný (*Menura novaehollandiae*) dokáže dokonale napodobit zvuk motorové pily (Kelley & Healy, 2011).

Schopnost imitovat se rozvinula na sobě nezávisle 237x napříč ptačím systémem a několikrát také zanikla (Goller & Shizuka, 2018). Stejní autoři zjistili, že poslední společný předek zpěvných ptáků pravděpodobně neimitoval. Výjimkou jsou tři čeledi: drongovití (Dicruridae), lyrochvostovití (Menuridae) a drozdcovití (Mimidae). Jejich předek pravděpodobně byl schopen aktivních vokálních mimiker. Goller & Shizuka (2018) navrhují dvě hypotézy, jak došlo k tomu, že se ptáci začali učit napodobovat jiné druhy. S první hypotézou je spojen tlak na samičí selekci bohatého repertoáru. Druhá hypotéza předpokládá, že se u některých linií objevila schopnost učit se novým zvukům, ačkoliv u nich v minulosti převládalo upřednostňování druhově specifických hlasů. Obecně je spíše přijímána první hypotéza, kdy vokální imitace podléhá pohlavnímu výběru a imitátoři s bohatým repertoárem mají zřejmou výhodu u samic (Kroodsma, 2004; Coleman et al., 2007; Zann & Dunstan, 2008).

Funkcemi imitací se zabývají následující hypotézy. „Alarm call“ hypotéza předpokládá, že imitátor napodobuje nejčastěji varovné hlasy dalších druhů. Jejich využívání ve správném kontextu může ochránit imitátora nebo jeho hnízdo před predátorem, kterého svou imitací uvede v pochybnost (Dalziell et al., 2015). Stejní autoři ve své studii uvádějí i případy, kdy imitátor napodobením varovného hlasu povzbudí ostatní menší druhy k mobbingu na predátora. Hypotéza se potvrdila například u sedmihlásky hajního (Riegert & Jůzlová, 2018), ale u drozda zpěvného je tomu naopak. V mé bakalářské práci (Majerová, 2021) se ukázalo, že drozd častěji imituje zpěv jiných druhů, a ne jejich varování. Obohacuje si tak repertoár o komplexní projevy a zvyšuje si svou reprodukční úspěšnost.

„Passive sampling“ hypotéza předpokládá, že nejčastěji jsou napodobované druhy, které imitátor nejčastěji slyší ve svém teritoriu. Tato hypotéza má v literatuře protichůdné výsledky. Byla prokázána u rákosníka východního (*Acrocephalus bistrigiceps*; Hamao & Eda-Fujiwara, 2004) a sedmihlásky hajního (Riegert & Jůzlová, 2018). Opačných výsledků dosáhli Zann

& Dunstan (2008) na lyrochvostu nádherném a Gammon (2013) na drozdci mnohohlasém (*Mimus polyglottos*). Ukazuje se tedy, že imitátoři jsou v tomto ohledu velmi variabilní a nelze jejich chování zobecnit.

„Acoustic similarity“ hypotéza předpokládá že imitátor napodobuje hlasové projevy, které jsou nejpodobnější jeho druhově specifickému hlasu. Figurují zde důležitá fyziologická omezení dána stavbou hlasového ústrojí – syrinxu (Zollinger & Suthers, 2004). Tato hypotéza byla potvrzena u mnoha autorů (Hamao & Eda-Fujiwara, 2004; Gammon, 2013; Riegert & Jůzlová, 2018).

## 1.8. Od koho se mohou učit imitátoři

Proces učení imitací může probíhat jinak, než je obecná kaskáda učení popsána v předchozí kapitole 1.5. Vědci si kladou otázku, zda se imitátoři učí imitace od jedinců stejného druhu (například od blízkého souseda) nebo od modelového druhu, který se nachází v teritoriu. U lemčíka skrvnitého (*Chlamydera maculata*) samci, kteří měli loubí blízko sebe, skutečně měli podobné složení imitovaných druhů, což odpovídá všeobecnému dogmatu, že jedinci se učí buď od jedince svého druhu nebo od modelového druhu v teritoriu (Kelley & Healy 2010). Na závěr studie autoři uvádí, že je pravděpodobnější učení od modelového druhu. Často se totiž jednalo o imitace druhů s velkým teritoriem, které se pokrývalo teritoria více nahaných lemčíků. Výzkum toho, zda se lemčíci učí od modelového nebo svého druhu, je metodicky poměrně náročný (Kelley & Healy 2010).

Jedinci Albertova lyrochvosta (*Menura alberti*) imitovali lemčíky hedvábné (*Ptilonorhynchus violaceus*). Lyrochvosti se učili oběma způsoby, od jedinců svého druhu a také od modelového druhu. Obecně platilo, že imitace odpovídaly lokálním dialektům („dialect matching“), které se lyrochvosti naučily přímo od modelových druhů. V imitacích se ale objevovaly specifické elementy, které poukazyvaly na učení od jiného jedince svého druhu (Putland et al. 2006). Tento kulturní přenos je dobře zdokumentován u lyrochvosta nádherného, který byl introdukován v Tasmánii. V tomto případě jedinci imitovali po desítky let druhy, které se nacházely v jejich původním areálu, ale v Tasmánii chyběly (Robinson & Curtis, 1996).

Studium imitací je velmi rozšířené u hnízdních parazitů. Payne et al. (2000) se zabývali parazitující vdovkou (*Vidua fischeri*) a jejím hostitelem motýlkem modrobřichým (*Granatina ianthinogaster*). Vdovky imitovaly hlasové projevy svého hostitele, imitace se neučily od hostitelských rodičů, ale od sousedních jedinců svého druhu. Opět měli tendenci přizpůsobit

svůj repertoár repertoáru sousedů. Samci parazitické vdovky malé (*Vidua chalybeata*) napodobují imitace sousedního jedince a každou hnízdní sezónu svůj repertoár obměňují podle zpěvu sousedů (Payne et al., 2000). Jejich nejběžnějším hostitelem je amarant malý (*Lagonosticta senegala*), u kterého má každý jedinec individuální a rozdílný zpěv. Nahrávané vdovky mají v repertoáru projevy 3-4 amarantů a mezi sousedy jsou hlasové projevy prakticky totožné. Dochází zde ke kulturnímu přenosu podobně jako lyrochvostů (Robinson & Curtis, 1996; Putland et al., 2006).

Tendence k podobnému složení repertoáru mezi sousedy může mít odůvodnění v „dear enemy“ efektu. Podle této hypotézy samci poznají, že se v okolí nachází známý soused, kterého lze poznat například podle určitého hlasového projevu (Werba et al., 2022). Samci nejsou z tohoto důvodu zbytečně agresivní, šetří svou energii a sousedovi nehrozí riziko zranění a vyhnání z teritoria. Podobné repertoáry (a tím i složení imitací) jako sousedi preferují například špačci obecní (Hindmarsh, 1986), výše zmíněný hnízdní parazit (Payne et al., 2000) a lyrochvosti (Putland et al., 2006).

V literatuře chybí zmínky o tom, jak se imitátoři učí jejich druhově specifický zpěv – zdali od rodičů nebo od sousedních jedinců. Někteří imitátoři mají druhově specifický zpěv velmi variabilní (bez ohledu na variabilitu v imitacích) a mohou se u nich vyskytovat elementy naučené od sousedních jedinců. Pravděpodobně zde hraje důležitou roli obecná podobnost dialektů („dialect matching“), která byla potvrzena u výše zmíněných studií.

## 2. Cíle práce

Cíle diplomové práce jsou shrnuty v následujících bodech:

- Stanovit kumulativní křivku imitovaných druhů pro nahrané samce.
- Porovnat spektrum imitovaných druhů v závislosti na jejich výskytu v teritoriu zpívajícího samce.
- Stanovit složení imitovaných druhů s ohledem na typ habitatu, ve kterém byl samec nahráván.
- Ověřit podobnost hlasových projevů s ohledem na geografickou vzdálenost mezi všemi samci.
- Popsat variabilitu druhově specifického zpěvu na individuální úrovni.

## 3. Metodika

### 3.1. Studovaný druh

Drozd zpěvný se řadí do čeledi drozdovitých (Turdidae) a na Červeném seznamu IUCN je zařazen jako LC (Least Concern = málo dotčený druh). Obývá převážně Evropu, ve které se nachází 65 % populace, ale byl introdukován také na Nový Zéland a do Austrálie (BirdLife International, 2018). Jeho počty jsou dlouhodobě stabilní a u druhu je inklinace k nárůstu početnosti. Jedná se o převážně migrující druh, ale jižní a západní populace jsou většinou sedentární, nebo částečně migrující.

Obývá všechny typy mírného lesa, od nížin až po horní hranici lesa. Vyžaduje ale přítomnost vlhké půdy, ve které může nalézt potravu – zejména bezobratlé, například žížaly a plže. Během roku se krmí mimo jiné na sezónně dostupném ovoci (Snow & Perrins, 1998). Dokáže zahnízdit také v blízkosti lidských sídel, například v městských parcích a zahradách. Snůšky obsahují 3-5 kropenatých modrých vajec.

Tento druh je známý svým bohatým a hlasitým zpěvem, který se skládá z typického opakování elementů (nejčastěji 2 - 4x). Do svého repertoáru dokáže zařadit imitace mnoha druhů, které se nacházejí v jeho teritoriu. Jeho druhově specifický zpěv je rovněž velmi variabilní.

### 3.2. Práce v terénu

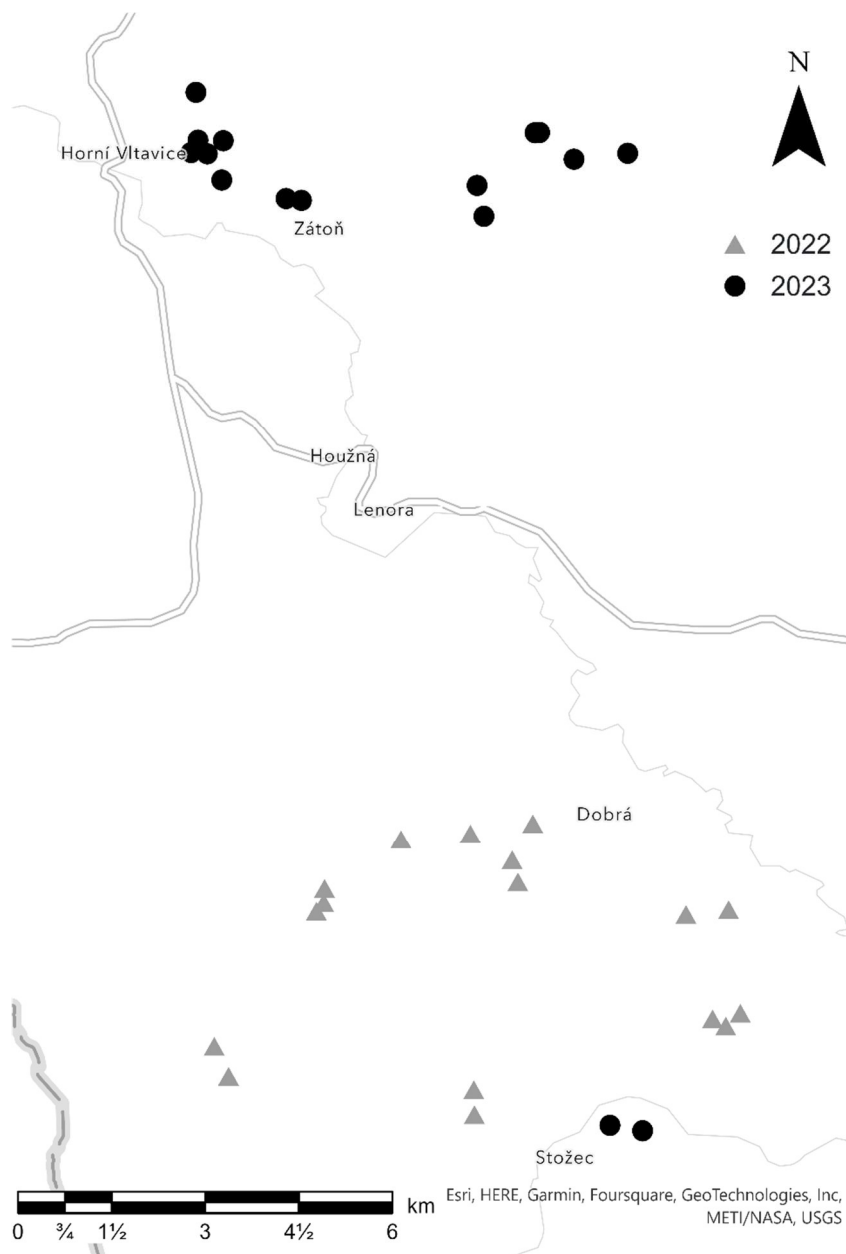
Terénní část diplomové práce probíhala v hnízdních sezónách v letech 2022 a 2023 v okolí šumavských obcí České Žleby, Stožec, Dobrá a Zátoň. Nahrávky byly pořizovány od dubna do června. Každý zpívající samec byl nahrán pouze jednou.

Celkem bylo nahráno 33 (2022: 17, 2023: 16) zpívajících samců drozda zpěvného (Obr. 1). Nahrávky v rozmezí 5-10 minut byly pořízeny pomocí kapesního rekordéru Tascam DR-05X. Během doby nahrávání a cca 20 minut poté byly zaznamenávány jiné vokalizující druhy ptáků, ale také druhy, které byly v té době pouze viděny (bez vokalizace). Pokud se jednalo o večerní nahrávku, seznam dalších ptačích druhů z lokality byl pořízen následující ráno.

Na místě byl zaznamenán datum a čas, kdy byla nahrávka pořízena, a GPS souřadnice pomocí mobilní aplikace Mapy.cz. V terénu byla zhodnocena struktura vegetace – pokryvnost keřového i stromového patra a jejich výšky. Vždy byl změřen nejvyšší strom/keř v okolí pomocí laserového dálkoměru s výškoměrem Nikon Forestry Pro II. Byl zaznamenán typ lesa (jehličnatý, listnatý a smíšený les) v okruhu 200 m od zpívajícího samce a byly vypsány hlavní



dominanty dřevin. Hlučnost okolí byla měřena digitálním hlukoměrem Voltcraft SL-100 a bylo zapsáno celkem pět hodnot, průměr se z nich vypočítal později.



**Obr. 1** – Mapa nahraných drozdů zpěvných za jednotlivé roky (n = 33 samců).

### 3.3. Analýza nahrávek

Pořízené nahrávky byly analyzovány v programu Avisoft-SASLab Pro (Specht, 2002). Z 33 záznamů (nahraných jedinců) byly vybrány jednotlivé sekvence a ke každé byl vytvořen spektrogram. Sekvencí bylo celkem vytvořeno 4 828 (r. 2022: 2 712, r. 2023: 2 116)

a byly následně identifikovány podle zvukových stop a vytvořených spektrogramů jako druhově specifický zpěv drozda zpěvného nebo jako imitace jiných ptačích druhů. Ke správnému určení imitovaného druhu byla použita webová stránka *Xeno-canto* (*Xeno-Canto*, 2005), kde se sekvence srovnávaly se spektrogramy a hlasovými projevy modelových druhů. Z programu Avisoft-SASLab Pro byly vyexportovány různé parametry zpěvu – maximální, minimální a vrcholová frekvence, rozsahy frekvencí a doba trvání jednotlivých elementů. Ze sekvencí nebylo identifikováno 1,5 % záznamů. Tyto nahrávky nebyly kvalitní, nacházel se v nich hlasitý šum (například projíždějící auto nebo vítr), který překryl samotný zpěv.

### 3.4. Statistická analýza dat

Kumulativní křivky imitovaných druhů byly provedeny pro 33 jedinců. Nahrávky byly rozděleny po minutách a během analýzy se každou minutu kumulativně přičítel počet nově imitovaných druhů. Byla vytvořena také průměrná kumulativní křivka pro zobrazení obecného trendu. Všechny křivky byly poté vyobrazeny jako liniový graf v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016). Ve stejném programu byla zjištěna asymptota pomocí non-linear estimation, která zobrazovala maximální počet imitovaných druhů. Byla k tomu použita následující rovnice (Starck & Ricklefs, 1998):

$$y = b_0 / (1 + (\text{Euler}^{b_1 * (x - b_2)}))$$

Vysvětlivky:  $y$  = počet imitovaných druhů;  $b_0$  = asymptota (maximální počet imitovaných druhů);  $b_1$  = rychlost produkce nových imitací (strmost křivky);  $b_2$  = inflexní bod (zde je dosaženo největšího přírůstku imitací);  $x$  = délka nahrávky (min)

Vztah mezi ptačími druhy nacházejícími se v teritoriu a skutečně imitovanými byl analyzován v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016) pomocí lineární regrese. Analyzováno bylo opět 33 jedinců. K analýze nebyly použity všechny imitované druhy, ale pouze druhy, které byly v teritoriu zaznamenány během terénní práce. Do modelu vstupovaly dva podíly – podíl teritorií s přítomností druhu a podíl samců, kteří daný druh imitovali. Díky kompozitní analýze (package *adehabitatHS*; Calenge, 2006) mezi přítomností druhu v teritoriu a výskytem hlasového projevu daného druhu ve zpěvu drozda jsem zjistila pořadí na škále preferované/nepreferované druhy za použití funkce *compana* v programu R 4.3.2 (R Core Team, 2020).

Pro grafické zobrazení procentního podílu deseti nejčastěji imitovaných druhů byl použit program ArcGIS Pro (ESRI, 2023). Koláčový graf byl vytvořen pro každého jedince zvlášť ( $n = 79$ ). Byla také použita data z mé předchozí bakalářské práce (Majerová, 2021).

Přehled habitatů nacházejících se v areálech nahraných drozdů ( $n = 79$ ) byl získán pomocí databáze Corine (CORINE Land Cover 2018 databáze České republiky (CLC18\_CZ), 2018) a programu ArcGIS Pro. Pro každého jedince ( $n = 79$ ) byl vytvořen buffer o poloměru 200 m, ve kterém se typy habitatu zhodnocovaly. Opět byla také použita data z mé předchozí bakalářské práce (Majerová, 2021).

Vliv typu habitatu na složení imitací u 79 nahraných samců byl následně zhodnocen pomocí PCNM (Principal Coordinates for Neighbour Matrices) analýzy v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012), která zohledňuje geografickou pozici nahrávaných jedinců za použití PCO (Principal Coordinates) os v rámci datového souboru (Legendre & Legendre 2012; Marrot et al., 2015). Do modelu vstupovaly imitované druhy ( $n = 100$ ) jako response variables, a typy habitatů ( $n = 11$ ) jako environmental variables. Výsledné vztahy byly poté zobrazeny pomocí lineární regrese v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016). Byla také použita data z bakalářské práce (Majerová, 2021).

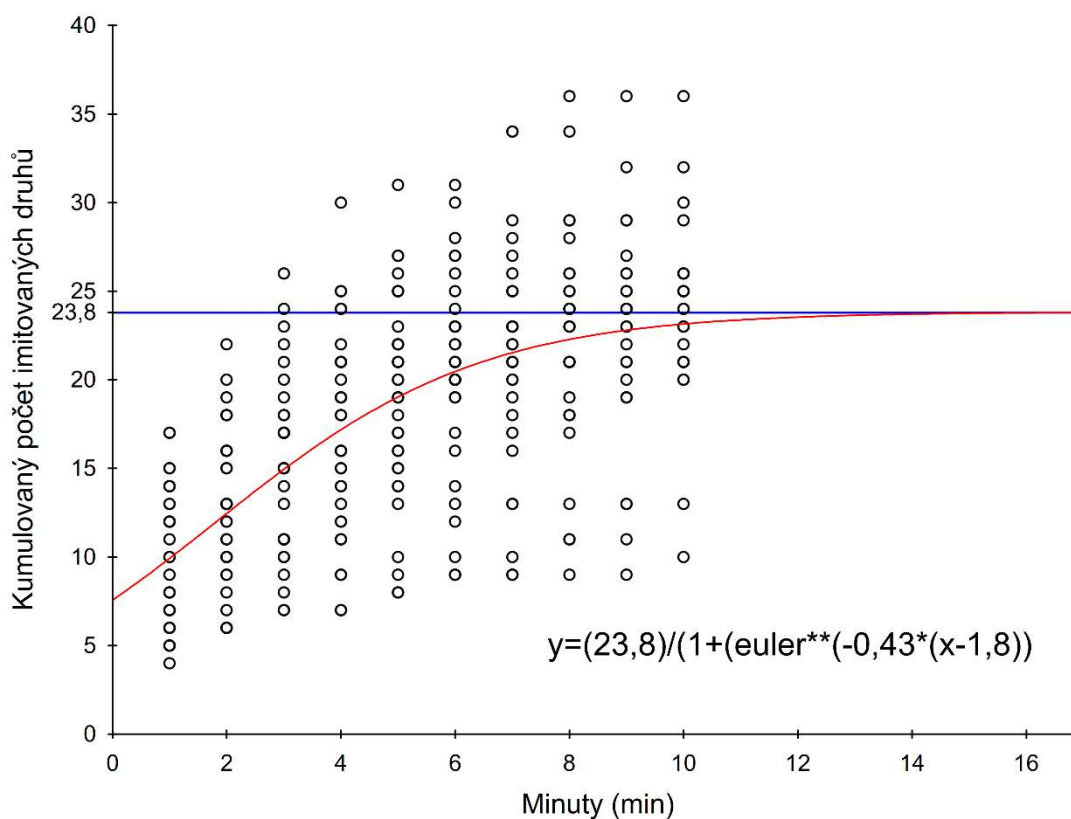
Podobnost repertoáru drozdů zpěvných ( $n = 79$ ) v závislosti na jejich vzájemné vzdálenosti byla testována pomocí Mantelova testu (Diniz-Filho et al., 2013). Porovnávala jsem dvě datové matice – matice vzdáleností mezi všemi nahranými samci a matice Jaccardova indexu podobnosti hlasového zpěvu. Do Jaccardova indexu vstupovaly počty imitovaných druhů jednotlivých samců a byla vytvořena matice jejich podobností. Mantelův test byl proveden v programu PASSaGE 2 (Rosenberg & Anderson, 2011). Vztah mezi dvěma maticemi byl následně zobrazen pomocí lineární regrese v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016). Byla také použita data z bakalářské práce (Majerová, 2021).

Variabilita druhově specifických hlasových projevů drozda zpěvného byla zhodnocena pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) v softwaru Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012). Do modelu vstupovaly charakteristiky zpěvu (maximální, minimální, vrcholová frekvence a doba trvání elementu) jako response variables. Bylo zobrazeno 11 jedinců (z celkového počtu 79), kteří ze 50-70 % nejlépe fitovali obě ordinační osy. Díky tomu bylo možné zobrazit pouze jedince s extrémními hodnotami doby trvání a frekvence zpěvu. Rozmístění ostatních (nejen extrémních) hodnot doby trvání elementu a vrcholové frekvence zpěvu napříč 79 nahranými jedinci bylo zobrazeno pomocí histogramů s dvaceti kategoriemi v programu Statistica 13 (Dell Inc., 2016). Byla také použita data z bakalářské práce (Majerová, 2021).

## 4. Výsledky

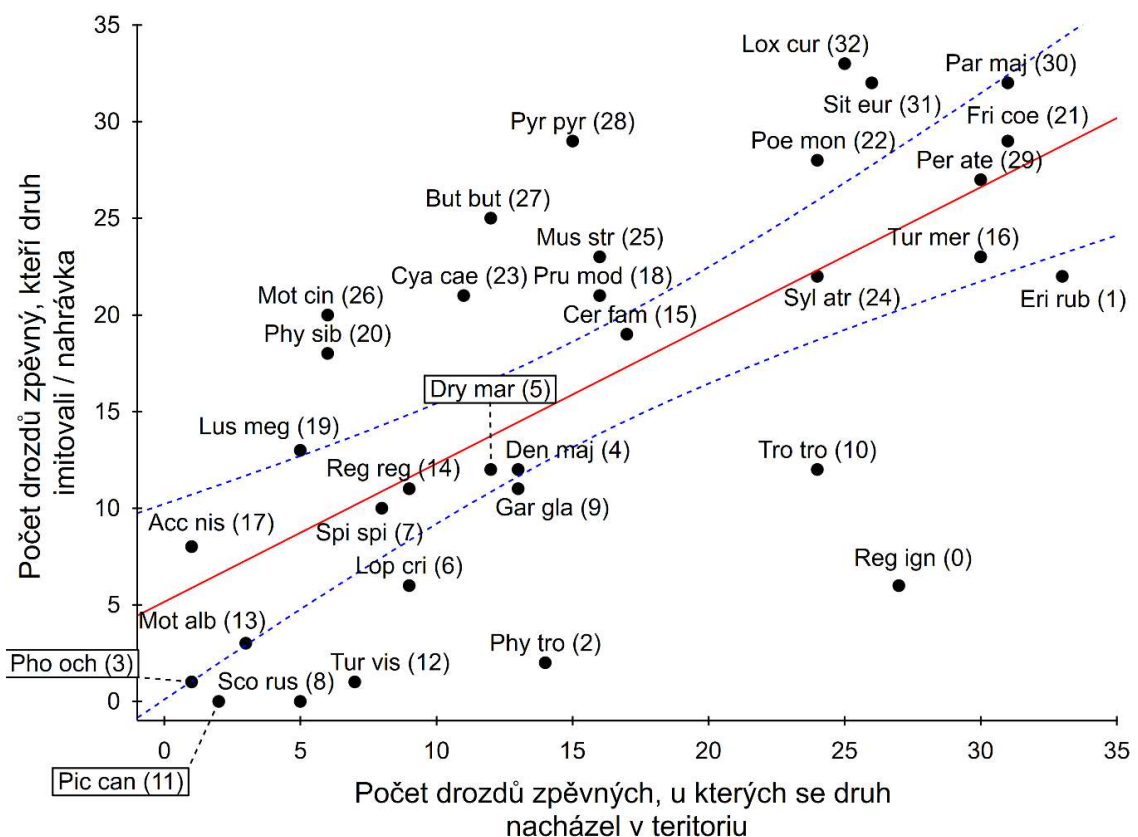
Bylo analyzováno 298 min (průměr ± SD, 9 min ± 1 min na jedince) nahrávek, z nichž bylo nastříháno 4 828 sekvencí (průměr ± SD, 146 ± 44 na jedince). Celkem bylo nahráno 33 zpívajících samců a v nahrávkách byly rozeznány imitace 36 ptačích druhů (průměr ± SD, 23 ± 6 na jedince). Drozdi zpěvní strávili 32 % celkového času produkováním svého druhově specifického zpěvu, 68 % času imitovali. K nejčastěji imitovaným druhům patřila křivka obecná (*Loxia curvirostra*), sýkora koňadra (*Parus major*), brhlík lesní (*Sitta europaea*), strnad luční (*Emberiza calandra*) a sýkora lužní (*Poecile montanus*, Příloha 1).

Kumulativní křivky 33 jedinců obecně nevykazují tendenci k ustálení počtu imitovaných druhů v repertoáru (Příloha 2). Křivky některých jedinců kolem sedmé minuty začínají stagnovat, ale po minutě dochází k dalšímu nárůstu. (Obr. 2). Asymptoty kumulovaného počtu imitovaných druhů ( $n = 23,8$  druhů) by jedinci měli dosáhnout přibližně v 16. minutě nahrávky. Někteří jedinci se i během deseti minutové nahrávky dostali přes tuto hodnotu a je evidentní, že mezi jedinci je velká variabilita. Rychlost produkce nových imitací je 0,43/min.



**Obr. 2** – Závislost kumulovaného počtu imitovaných druhů na délce nahrávky u nahraných jedinců ( $n = 33$ ). Non-linear estimation, graf je proložen křivkou zobrazující asymptotu.

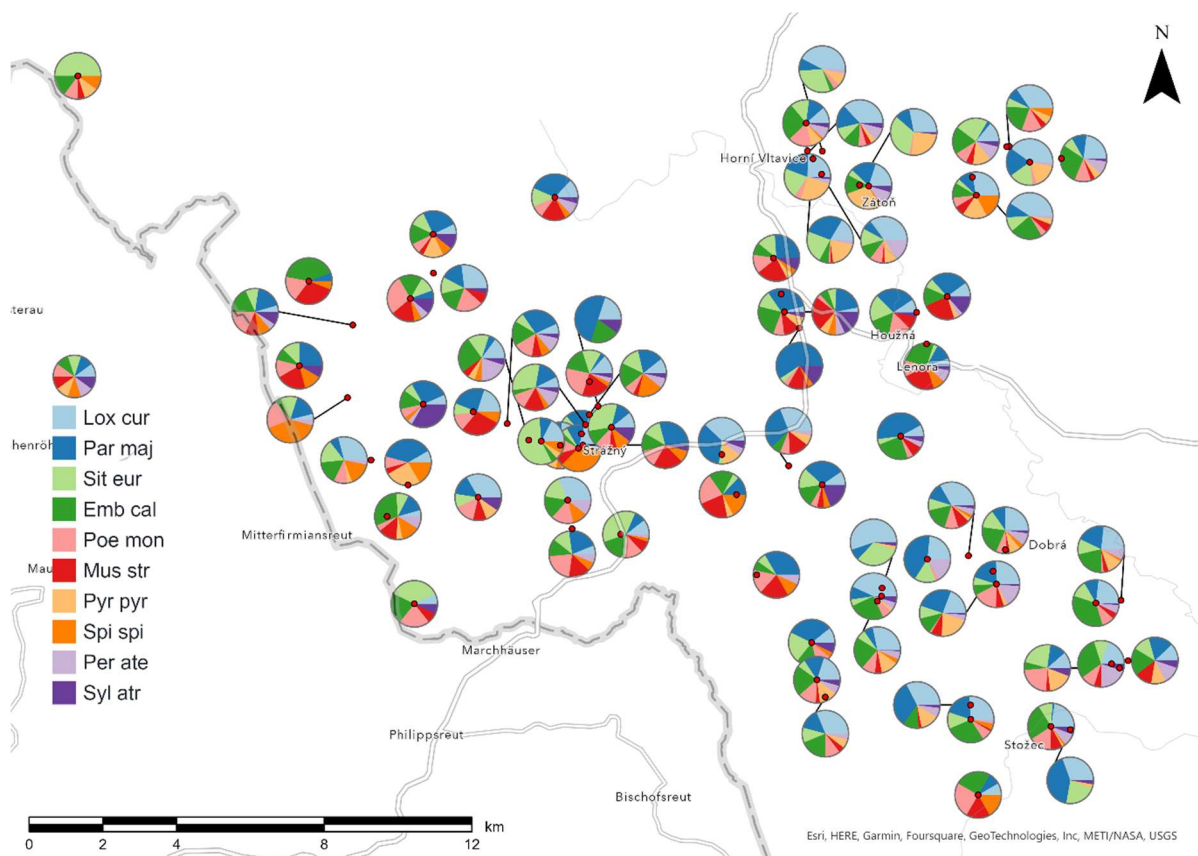
Byla zjištěna pozitivní korelace mezi počty teritorií, ve kterých se imitovaný druh nacházel, a mezi počtem samců, kteří daný druh imitovali. Téměř všichni nahraní samci imitovali křivku obecnou, brhlíka lesního, sýkoru koňadru a hýla obecného (*Pyrrhula pyrrhula*). V teritoriích se také nacházely druhy, které žádný z nahraných samců neimitoval – žluna šedá (*Picus canus*) a sluka lesní (*Scolopax rusticola*). Pomocí kompozitní analýzy ( $\lambda = 6,55 \times 10^{-5}$ ;  $P < 0,05$ ) byly druhy seřazeny od nejpreferovanějších (první tři sestupně – křivka obecná, brhlík lesní, sýkora koňadra) po nejméně preferované (poslední tři vzestupně – králíček ohnivý *Regulus ignicapilla*, červenka obecná *Erithacus rubecula* a budníček větší *Phylloscopus trochilus*) (Obr. 3).



**Obr. 3** – Vztah mezi ptačími druhy nacházejícími se v teritoriu a skutečně imitovanými. V závorkách se nacházejí výsledky kompozitní analýzy, které vyjadřují spektrum nejvíce preferovaných (největší číslo) a nejméně preferovaných (nejmenší číslo) druhů. U druhů byly použity šestipísmenné zkratky jejich latinských názvů ( $n = 33$  samců). Jednoduchá regrese,  $R^2 = 0,47$ ;  $F = 27,54$ ;  $\beta = 5,16$ ;  $P < 0,005$ . Konfidenční interval byl 95 %.

Drozdi zpěvní tvoří několik skupin, které shlukují jedince s podobným složením nejimitovanějších druhů. Jedinci kolem obce Horní Vltavice se vyznačují velkým podílem imitací křivky obecné a brhlíka lesního ve svém repertoáru, tvoří tedy jednu z největších

skupin. Další skupinu imitující často lejska šedého (*Muscicapa striata*) lze nalézt zejména v okolí Strážného a Houžné. Jeden odloučený jedinec (vlevo nahoře) v okolí obce Bučina má poměrně významně rozdílné složení deseti nejimitovanějších druhů než zbylí nahraní samci. V jeho repertoáru zcela chybí nejčastěji imitovaná křivka obecná a sýkora koňadra a převažují imitace brhlíka lesního (Obr. 4).

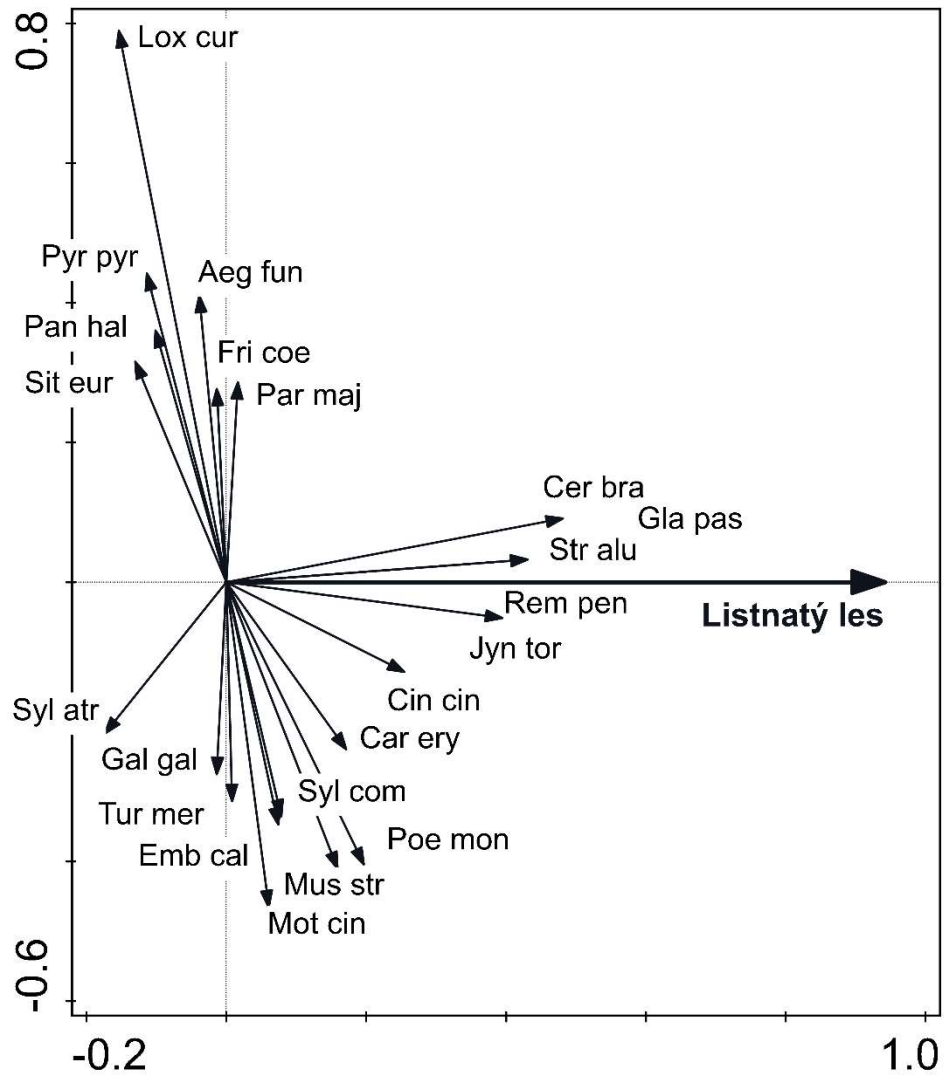


**Obr. 4** – Mapa nahraných zpěvů samců (n = 79) a procentuální zastoupení deseti nejčastěji imitovaných druhů. Byly použity šestipísmenné zkratky z latinských názvů druhů.

Drozdi zpěvní nejčastěji obývají jehličnaté lesy (celková rozloha v rámci bufferů okolo nahrávaného jedince 2,17 km<sup>2</sup>; 50,66 %), pastviny (celková rozloha 0,67 km<sup>2</sup>; 15,71 %) a smíšené lesy (celková rozloha 0,43 km<sup>2</sup>; 10,03 %). Naopak nejméně zastoupený biotop je v jejich areálu nesouvislá zástavba (celková rozloha 0,008 km<sup>2</sup>; 0,19 %, Příloha 3).

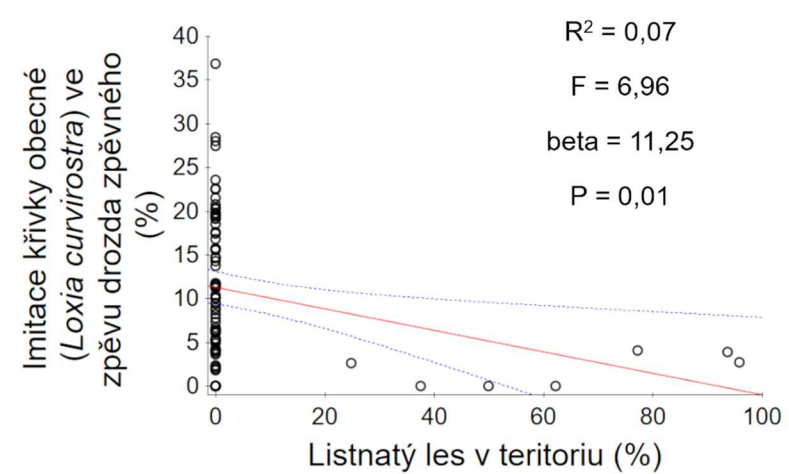
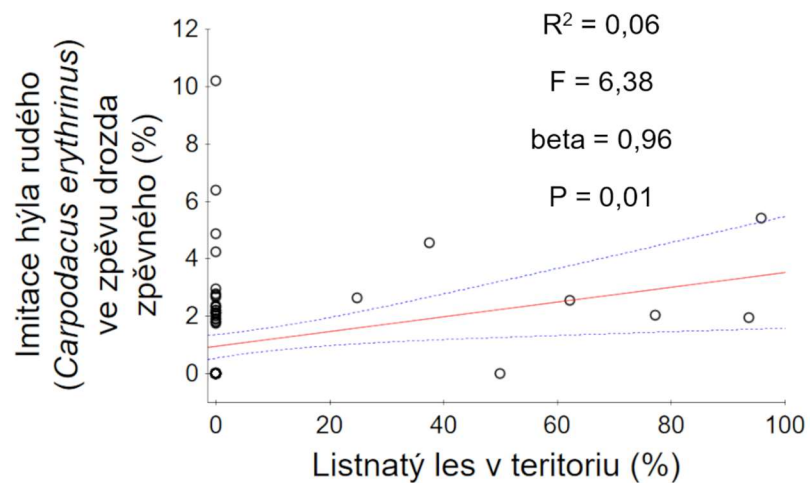
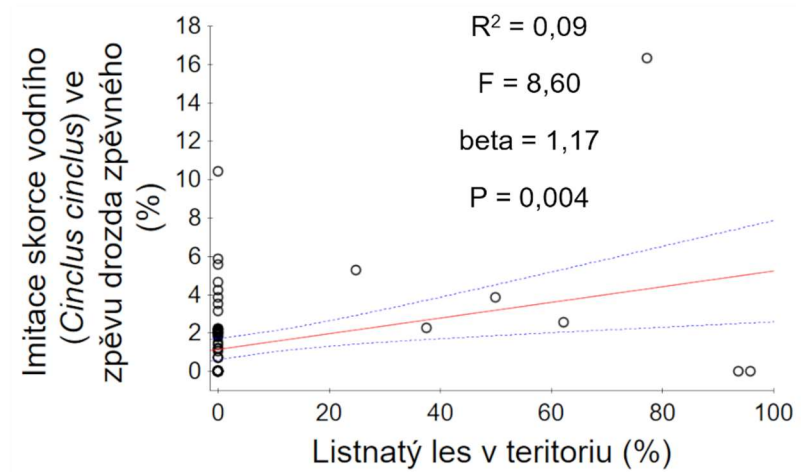
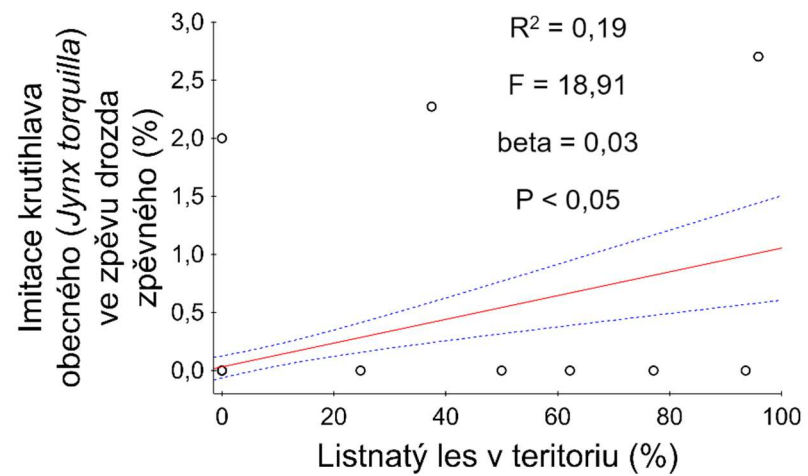
Na základě PCNM analýzy bylo zjištěno, že primární prediktory vysvětlily 0,1 % variability, prostorové prediktory vysvětlily 6,2 % variability a jejich průnik vysvětlil 1,9 % variability. S první ordinační osou pozitivně korelovala procenta imitací šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*; korelační koeficient 0,44), kulíška nejmenšího (*Glaucidium passerinum*; 0,44), puštíka obecného (*Strix aluco*; 0,44), moudivláčka lužního

(*Remiz pendulinus*; 0,44) a krutihlava obecného (*Jynx torquilla*; 0,37). S druhou ordinační osou pozitivně korelovala procenta imitací zejména křivky obecné (0,42), hýla obecného (0,35), sýce rousného (*Aegolius funereus*; 0,33), orlovce říčního (*Pandion haliaetus*; 0,40), brhlíka lesního (0,42), pěnkavy obecné (0,20) a sýkory koňadry (0,77). Negativně s touto osou korelovala procenta imitací hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*; -0,10), pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*; -0,12), sýkory lužní (0,27), lejska šedého (-0,21), konipasa horského (*Motacilla cinerea*; -0,50), strnada lučního (-0,59), kosa černého (-0,08) a bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*; -0,15). Analýza prokázala pozitivní vliv listnatého lesa na procento imitací některých druhů v repertoáru drozda zpěvného (Obr. 5). Pro některé druhy (krutihlav obecný, skorec vodní a hýl rudý, Obr. 6) je tato korelace pozitivní, ale pro jiné negativní (křivka obecná, Obr. 6).



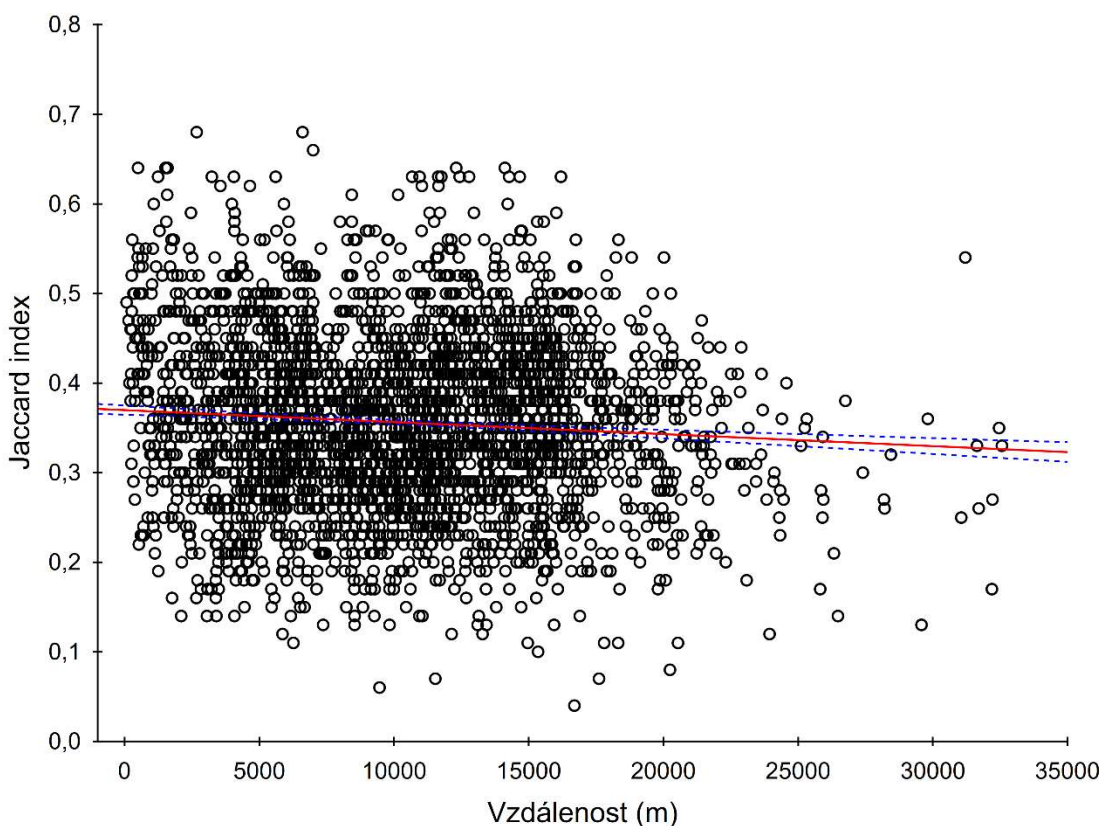
**Obr. 5** – Vliv procentuálního zastoupení listnatého lesa v teritoriu na procento imitací vybraných druhů ( $n = 23$ ), které nejlépe fitovali I. a II. ordinační osu, v repertoáru 79 samců. PCNM analýza, I. a II. ordinační osa vysvětlují 3,2 % variability. Listnatý les: pseudo-F = 2,5;  $P = 0,004$ .





**Obr. 6** – Procento imitací krutihlava obecného, skorce vodního, hýla rudého a křivky obecné v závislosti na procentu listnatého lesa v teritoriu (n = 79 samců). Konfidenční interval byl 95 %.

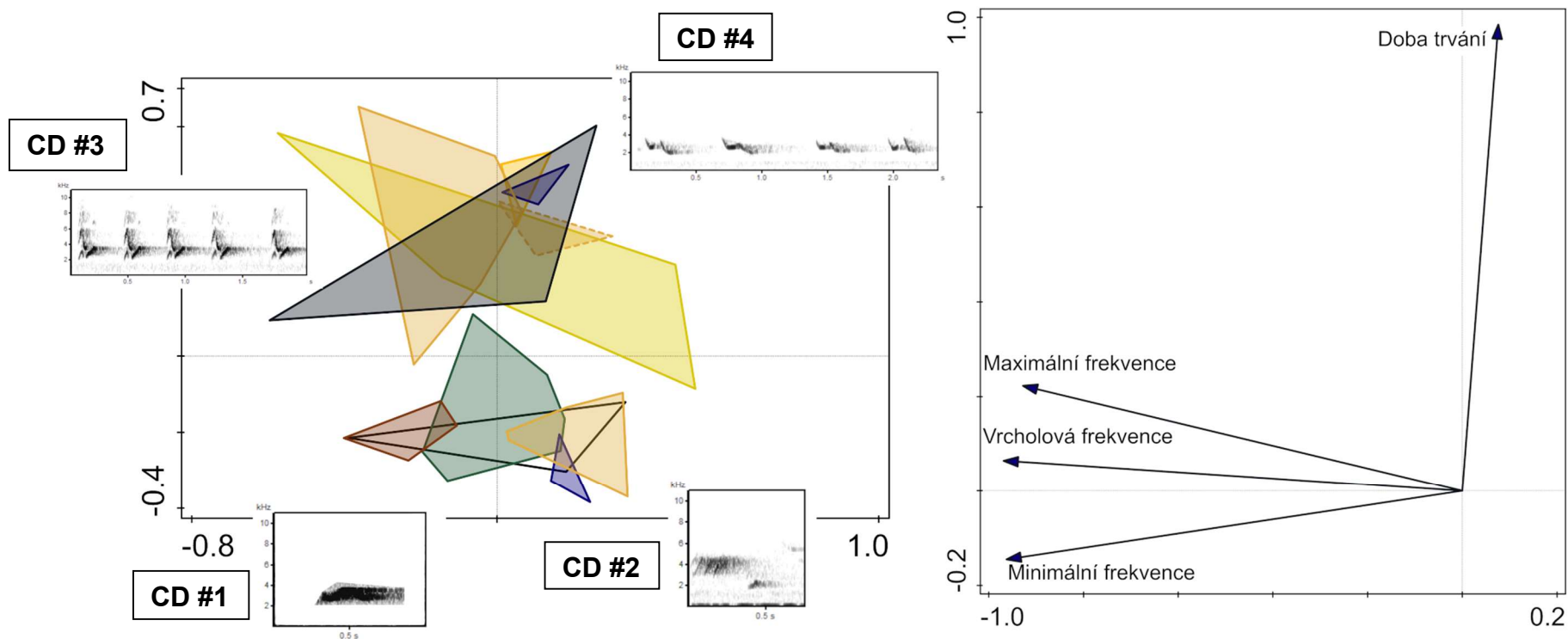
Výsledkem Mantelova testu mezi maticemi podobnosti zpěvu a vzdáleností mezi nahrávanými jedinci byla pozvolná indikativní negativní korelace ( $t = -1,648$ ;  $P = 0,099$ ). Geograficky vzdálení jedinci mají méně podobný repertoár (Obr. 7). Výsledek poukazuje na fakt, že jedinci jsou schopní se naučit imitace od blízkého souseda.



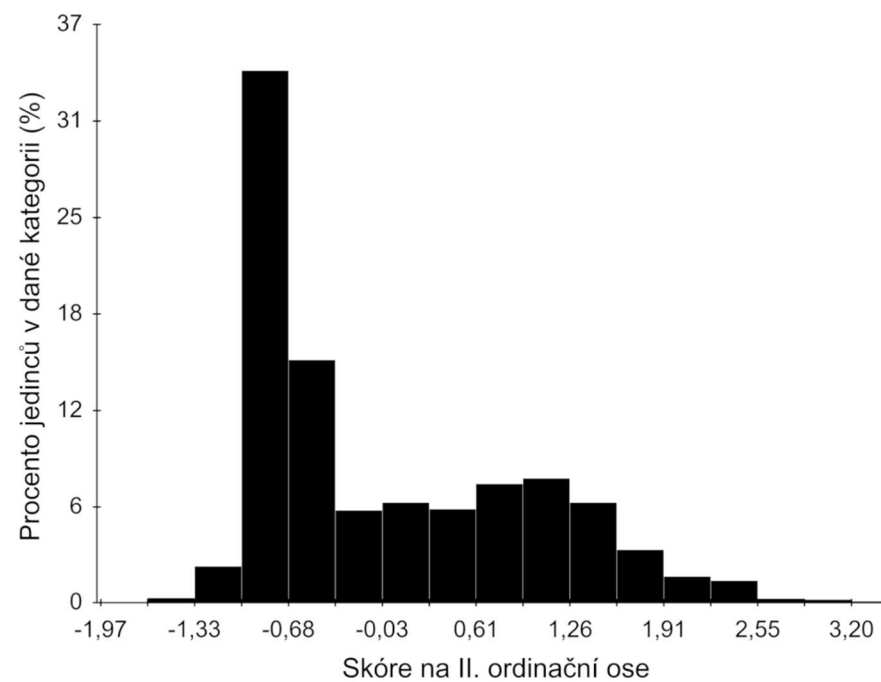
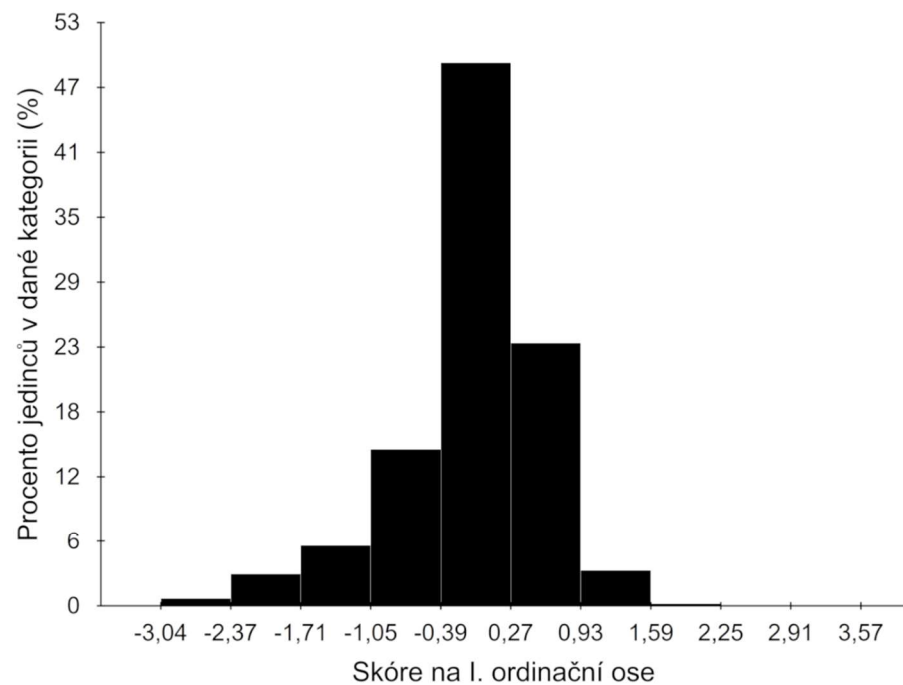
**Obr. 7** – Podobnost repertoárů samců drozdů zpěvných ( $n = 79$ ) na základě druhového složení imitovaných druhů v závislosti na vzájemné vzdálenosti samců ( $n = 6241$  kombinací). Jednoduchá regrese,  $R^2 = 0,006$ ;  $F = 36,0$ ;  $\beta = -0,08$ ;  $P < 0,001$ . Konfidenční interval byl 95 %.

Druhově specifický hlas drozda zpěvného lze rozdělit do čtyř extrémních typů projevů podle doby trvání jednotlivého elementu (délka jednoho opakování) a zároveň podle rozsahu frekvencí (Obr. 8). V rámci jedinců je viditelná velká variabilita v rozsahu frekvencí hlasových projevů. Někteří jedinci mají velký rozsah (až 1 500 Hz), kdežto rozsah jiných je mnohem menší (568 Hz). V levém dolním kvadrantu se nachází jedinci s hlasitými krátkými hlasovými projevy (Přílohy, CD #1), v pravém dolním kvadrantu se nachází jedinci s méně hlasitými krátkými hlasovými projevy (Přílohy, CD #2). V levém horním kvadrantu se nachází jedinci s hlasitými dlouhými hlasovými projevy (Přílohy, CD #3), v pravém horním kvadrantu se nachází jedinci s méně hlasitými dlouhými hlasovými projevy (Přílohy, CD #4).

Distribuci jedinců na gradientu doby trvání elementu a vrcholové frekvence zpěvu zobrazují histogramy (Obr. 9). Při zhodnocení a porovnání obou obrázků lze vyčíst, že druhově specifické hlasové projevy jedinců se nejčastěji nachází v oblasti zeleného mnohoúhelníku se střední frekvencí a krátkými hlasovými projevy (Obr. 8).



**Obr. 8** – Variabilita druhově specifického hlasu drozda zpěvného v závislosti na různých parametrech zpěvu (n = 11 jedinců, kteří z 50-70 % nejlépe fitovali obě ordinační osy). PCA analýza, I. a II. ordinační osa vysvětlují 94,3% variability (CD #1-4).



**Obr. 9** – Histogramy zobrazující procentuální zastoupení jedinců ( $n = 79$ ) v každé kategorii zobrazující procento jedinců v závislosti na skóre s I. a II. ordinační osou.

## 5. Diskuse

Kumulativní křivky vykazují poměrně velkou variabilitu napříč nahranými jedinci. Velikost těla, zdravotní stav a stáří jedince jsou faktory, které obecně ovlivňují bohatost repertoáru. Ta je pozitivně korelována s velikostí těla (Dabelsteen et al., 2012). Větší jedinci jsou v dobré kondici se zanedbatelným vlivem stresových faktorů (například nedostatek potravy) díky zvýšené odolnosti vůči stresovým faktorům. Zároveň mají tito samci větší reprodukční úspěšnost (Nowicki et al., 2002). Starší samci obvykle vykazují větší spektrum hlasových projevů, neboť jsou v učení zkušenější než mladší jedinci (Hesler et al., 2012). Existuje však poměrně velká mezidruhová variabilita. U některých druhů (například u kosa černého *Turdus merula*; Dabelsteen et al., 2012; Hesler et al., 2012) dojde během stárnutí k výraznému zvýšení bohatosti repertoáru, zatímco u jiných druhů není nárůst tak výrazný nebo je nárůst dokonce zanedbatelný (například u budníčka většího; Gil et al., 2001). Samci jsou samičím pohlavním výběrem vedeni k bohatšímu repertoáru. Čím je jejich hlasový projev zajímavější, tím se zvyšuje reprodukční úspěšnost samce (Zann & Dunstan, 2008). Kumulativní křivky u dalších ptačích imitátorů vykazují odlišné výsledky v porovnání s drozdem zpěvným. U sedmihláska hajního (*Hippolais icterina*; Jůzlová & Riegert, 2012) stačilo 8,2 minut nahrávky, aby se v repertoáru imitátora vyskytlo 95 % imitovaných druhů. Ve studii na lyrochvostu nádherném (*Menura novaehollandiae*) ke stejnému výsledku stačilo pouhých 5 minut nahrávky (Zann & Dunstan 2008). Z mé práce na drozdu zpěvném podle průměrné kumulativní křivky vyplývá, že délka nahrávky 10 minut není dostatečná k tomu, aby došlo k zastavení produkce nových imitací. Maximální kumulované hodnoty imitovaných druhů ( $n = 23,8$ ) by měl každý jedinec dosáhnout v 16. minutě nahrávky. Někteří jedinci se i během deseti minut dostali nad tuto hodnotu. Je tedy zřejmé, že tato maximální hodnota je pro každého jedince individuální a mezi jedinci je značná variabilita.

Podíl imitací modelových druhů pozitivně koreloval s jejich přítomností v teritoriu drozda zpěvného. V mé předchozí bakalářské práci došlo jen k částečnému potvrzení této hypotézy (Majerová, 2021). K podobným výsledkům dospěli také Riegert & Jůzlová (2018) u sedmihláska hajního a Kaplan (1999) u flétnáka australského (*Gymnorhina tibicen*). K odlišným výsledkům dospěli u dalších druhů imitátorů. U drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*, Gammon, 2013) a lyrochvosta Albertova (*Menura alberti*, Backhouse et al., 2023) došli autoři k výsledku, že imitátoři nemají tendenci imitovat nejběžnější druh v jejich teritoriu. Z další analýzy v mé předchozí bakalářské práci (Majerová, 2021) vychází, že drozdi zpěvní preferují imitace jednoduchých hlasových projevů. Ve výsledcích této diplomové práce

se to opět potvrdilo. V konfidenčním limitu regresní křivky a blízko něj se skutečně nacházely druhy, které mají jednoduchý a zároveň pronikavý zpěv a jsou tak drozdy preferovány (křivka obecná, brhlík lesní, sýkora koňadra, sýkora uhelníček *Periparus ater* a hýl obecný). Jedná se zároveň o běžné druhy rozšířené, které byly přítomny téměř ve všech teritoriích drozda zpěvného. Na opačné straně spektra se nacházely druhy s komplikovanějším zpěvem (červenka obecná a králíček ohnivý), který drozdi nedokážou kvalitně napodobit. Dále zde byly přítomné druhy, které se v jejich teritoriu běžně nevyskytují (sluka lesní a žluna šedá).

Vliv typu habitatu na složení imitací v repertoáru u drozda zpěvného dosud nebyl detailně studován. Deoniziak & Osiejuk (2019) studovali u tohoto druhu vliv urbánního a lesního prostředí na celkové charakteristiky zpěvu (hlasitost a frekvence zpěvu). Samci obývající městské parky mají vyšší minimální i vrcholovou frekvenci zpěvu. Reagují tak přirozeně na hlučnost svého okolí a svůj zpěv tomu přizpůsobují, aby je samice v hlučném městě slyšely. Jejich výsledky se v případě mé práce nemohou nijak projevit, jelikož mnou nahaní samci neobývali urbánní prostředí v pravém slova smyslu. Nahrávky byly pořizovány v blízkosti malých vesnic, které s lesním a lučním prostředím snadno splývají. Samci lyrochvosta Albertového, kteří měli k dispozici menší oblast vhodného habitatu, imitovali sice menší počet modelových druhů (a tím byli znevýhodněni vůči konkurujícím sousedům). Na druhou stranu u nich docházelo ke kompenzaci díky imitacím většího spektra hlasových projevů (Backhouse et al., 2023). Vliv typu habitatu na složení imitací jsem potvrdila i v této práci u drozda zpěvného. V oblastech s vyšším zastoupením listnatého lesa docházelo k častějším imitacím druhů, které skutečně preferují pobyt v listnatých nebo smíšených lesích a v jehličnatých lesích se příliš nevyskytují. Jednalo se o šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*), krutihlava obecného, skorce vodního a hýla rudého (Hudec et al., 2021). U skorce vodního může být tato korelace artefaktem. Frekvence imitací tohoto druhu by měla být hlavně korelována s výskytem vodních toků v teritoriu nahaného drozda zpěvného. Tato korelace se však neprokázala, v okolí drozdů zpěvných imitujících skorce vodního se nenacházel v těsné blízkosti žádný potok. Negativní korelace byla zjištěna u imitací křivky obecné, která je během hnízdění striktně vázána na jehličnaté lesy (Hudec et al., 2021).

Blízcí sousedi využívaly podobné druhové složení imitovaných druhů. Díky tomu existuje možnost, že se samci mohou učit imitacím od sousedního jedince, a ne od modelového druhu ve svém teritoriu. Tento typ učení je známý například u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), u kterého je důležité se sousedy sdílet některé hlasové projevy, aby později bylo ulehčeno komunikování a rozpoznávání blízkých jedinců v hejnu během hromadném tahu na zimoviště (West & King, 1990). Tato strategie by mohla fungovat i u drozda zpěvného. Populace tohoto

druhu migrují na zimoviště také v hejnech, ale hejna nejsou tak pevně semknutá jako u špačka obecného. Přesto u nich probíhá časté volání a dochází tak k časté komunikaci mezi jedinci (Csörgő et al., 2017). Další imitátor, který se ale imitace učí od modelových druhů, je lemčík skvrnitý (Kelley & Healy 2010). Zjištěný pokles podobnosti druhového složení imitovaných druhů s rostoucí vzdáleností mezi jedinci u drozda zpěvného byl na základě Mantelova testu indikativní a velice pozvolný. Jedná se tedy pravděpodobně o směs strategií samců učit se imitace od modelových druhů a od sousedních samců. Toto kombinované učení je známé například u lyrochvosta Albertova (Putland et al. 2006).

Druhově specifický hlas drozda zpěvného je velmi variabilní, což se ukázalo již v mé bakalářské práci (Majerová, 2021). Na základě většího datasetu, který jsem měla nyní k dispozici, bylo možné snadno rozlišit čtyři extrémní typy druhově specifického hlasového projevu drozda zpěvného. Jednotlivé extrémní typy lze oddělit podle počtu opakování (doby trvání elementu) a zároveň podle rozsahu frekvencí. První skupina projevů je charakterizována větším rozsahem frekvencí a větším počtem opakování, druhá je charakterizována menším rozsahem frekvencí a větším počtem opakování, třetí je charakterizována větším rozsahem frekvencí a jediným opakováním, a čtvrtá je charakterizována menším rozsahem frekvencí a jediným opakováním. Variabilita v druhově specifickém hlasovém projevu se může objevit na úrovni jedinců v lokálních, blízkých nebo ve vzdálených (geograficky oddělených) populacích (Borror, 1961). Drozd zpěvný není jediným druhem s extrémními hlasovými projevy, Tyto hlasové projevy jsou mezi populacemi poměrně vzácné a ne každý jedinec je ovládá. Hlasový projev strnadce mokřadního se nejčastěji skládá ze třech až čtyř slabik, ale lokálně se vzácně vyskytují zpěvy například ze šesti slabik (Balaban, 1988). Populace tohoto druhu v New Yorku a severní Minnesotě lze charakterizovat na základě preferencí nezvyklého počtu slabik. V těchto lokalitách dochází ke kulturnímu přenosu učení vzácné kombinace slabik v druhově specifickém projevu. Formují se tak dialekty známé také u dalších druhů, například u kardinála červeného (Lemon, 1975), papoušků (Kroodsma, 2004) a strnadce bělopásého (Nelson et al., 1995). Několik studií popsalo snahu přiblížit se svým druhově specifickým hlasem okolním zpívajícím samcům (Hindmarsh, 1986; Payne et al., 2000; Geberzahn & Hultsch, 2004; Putland et al., 2006). Jedná se o poměrně běžnou a cílenou strategii.

U druhů s jednoduchým a poměrně fixním zpěvem (například strnavec rezavokřídlý; Kroodsma, 2004) nebyla tato variabilita v druhově specifickém projevu potvrzena. Borror (1961) ve své studii zmiňuje druhy, které mají nejvíce vzorců druhově specifického zpěvu, například drozda rezavohlavého (18 vzorců, *Hylocichla mustelina*), střízlíka karolinského (22,



*Thryothorus ludovicianus*), strnádku borovicovou (37, *Peucaea aestivalis*) a strnádku travní (58, *Chondestes grammacus*). Jedinci zmíněných druhů mohou mít značnou variabilitu v počtu frází, v absenci/přítomnosti některých slabik nebo v počátečních slabikách zpěvu. Naopak nejnižší variabilitu vzorců uvedenou v této studii měl tyranovec východní (*Contopus virens*) a tyranovec domácí (*Sayornis phoebe*). Hlasový projev těchto druhů se skládá pouze ze dvou jednoduchých vzorců.

## 6. Závěry

Analyzovala jsem celkem 33 nahraných samců drozda zpěvného a zabývala se převážně variabilitou jeho druhově specifického hlasového projevu a imitací. Ke splnění některých cílů jsem využila také nahrávky z mé předchozí bakalářské práce ( $n = 46$ ). Otestovala jsem, zdali existuje vliv typu habitatu na výskyt imitací některých modelových druhů. V odborné literatuře jsem vyhledala, jak se ptačí imitátoři učí imitace od modelových druhů a podle toho jsem zhodnotila, k jakému učení dochází u drozda zpěvného. Konkrétní závěry jsou vypsány v následujících bodech:

- Drozd zpěvný má tendenci zahrnovat do repertoáru nové imitace i po deseti minutách nahrávky. K dosažení svého maxima je tedy potřeba mít k dispozici mnohem delší dobu zpěvu v porovnání s jinými ptačími imitátory. Pro dataset byla stanovena asymptota na 23,8 imitovaných druhů. Někteří jedinci však tuto hodnotu překonali.
- Ve svém hlasovém projevu drozd zpěvný upřednostňuje imitace druhů, které slyší ve svém teritoriu nejčastěji. Zároveň preferuje jednoduché hlasové projevy modelových druhů.
- Potvrdil se vliv typu habitatu na složení imitací. V oblastech s vyšším zastoupením listnatého lesa docházelo k častějším imitacím druhů, které preferují pobyt v listnatých nebo smíšených lesích a v jehličnatých lesích se příliš nevyskytují. Jednalo se zejména o imitace šoupálka krátkoprstého, krutihlava obecného a částečně hýla rudého. U skorce vodního nelze tuto domněnku prokázat, díky jeho preferenci vodních toků. V teritoriích samců imitujících skorce vodního se žádné vodní toky nevyskytovaly
- Repertoár blízkých jedinců je podobnější (pozvolná regresní křivka), což odpovídá hypotéze „dialect matching“. Existuje tak možnost, že se drozdi zpěvní učí hlasovému projevu od modelových druhů v teritoriu, ale také od svých sousedů.
- Druhově specifický hlas drozda zpěvného je velmi variabilní. Jeho repertoár lze rozdělit do čtyř extrémních projevů, v závislosti na době trvání elementu (počtu opakování) a vrcholové frekvenci zpěvu. V rámci celého souboru dat využíval značný počet jedinců střední frekvence a krátké hlasové projevy.

## 7. Seznam použité literatury

- Alatalo, R. V., Glynn, C., & Lundberg, A. (1990). Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Animal Behaviour*, 39(3), 601-603.
- Backhouse, F., Welbergen, J. A., Magrath, R. D., & Dalziell, A. H. (2023). Depleted cultural richness of an avian vocal mimic in fragmented habitat. *Diversity and Distributions*, 29(1), 109-122.
- Balaban, E. (1988). Bird song syntax: learned intraspecific variation is meaningful. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 85(10), 3657-3660.
- Benedict, L., Rose, A., & Warning, N. (2012). Canyon wrens alter their songs in response to territorial challenges. *Animal Behaviour*, 84(6), 1463-1467.
- BirdLife International. (2018). *Turdus philomelos*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*: e.T22708822A132076619. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018.2.RLTS.T22708822A132076619.en>. Accessed on 05 November 2023.
- Borrow, D. J. (1961). Intraspecific variation in passerine bird songs. *The Wilson Bulletin*, 57-78.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of Animal Communication*. Sunderland Massachusetts: Sinauer.
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, 417(6886), 351-358.
- Brumm, H., & Hultsch, H. (2001). Pattern amplitude is related to pattern imitation during the song development of nightingales. *Animal Behaviour*, 61(4), 747-754.
- Buchanan, K. L., & Catchpole, C. K. (1997). Female choice in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1381), 521-526.
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516-519.
- Capp, M. S., & Searcy, W. A. (1991). Acoustical communication of aggressive intentions by territorial male bobolinks. *Behavioral Ecology*, 2(4), 319-326.
- Cardoso, G. C., & Hu, Y. (2011). Birdsong Performance and the Evolution of Simple (Rather than Elaborate) Sexual Signals. *The American Naturalist*, 178(5), 679-686.

- Coleman, S. W., Patricelli, G. L., Coyle, B., Siani, J., & Borgia, G. (2007). Female preferences drive the evolution of mimetic accuracy in male sexual displays. *Biology Letters*, 3(5), 463-466.
- Collins, S. (2004). Vocal fighting and flirting: the function of birdsong. In P. Marler & H. Slabbekoorn, *Nature's Music: The Science of Birdsong* (pp. 52-55). Elsevier Academic Press.
- CORINE Land Cover 2018 databáze České republiky (CLC18\_CZ). (2018). Metadatový katalog. Retrieved November 5, 2023, from [https://gis.cenia.cz/id/dataset/clc18\\_cz](https://gis.cenia.cz/id/dataset/clc18_cz)
- Csörgő, T., Fehérvári, P., Karcza, Z., & Harnos, A. (2017). Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Song Thrush (*Turdus philomelos*). *Ornis Hungarica*, 25(1), 120-146.
- Dabelsteen, T., Coppack, T., Hesler, N., Sacher, T., Bairlein, F., & Mundry, R. (2012). Song repertoire size correlates with measures of body size in Eurasian blackbirds. *Behaviour*, 149(6), 645-665.
- Dalziell, A. H., Welbergen, J. A., Iqic, B., & Magrath, R. D. (2015). Avian vocal mimicry: a unified conceptual framework. *Biological Reviews*, 90(2), 643-668.
- Dell Inc. (2016). Dell Statistica (data analysis software system), version 13. Dostupné z: <http://www.statsoft.com/Products/STATISTICA-Features>
- Deoniziak, K., & Osiejuk, T. S. (2019). Habitat-related differences in song structure and complexity in a songbird with a large repertoire. *BMC Ecology*, 19(1).
- Diniz-Filho, J. A. F., Soares, T. N., Lima, J. S., Dobrovolski, R., & Landeiro, V. L. (2013). Mantel test in population genetics. *Genetics and Molecular Biology*, 36(4), 475-485.
- Eens, M., Pinxten, R., & Verheyen, R. F. (1991). Male Song as a Cue for Mate Choice in the European Starling. *Behaviour*, 116(3-4), 210-238.
- ESRI 2023. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Gaban-Lima, R., & Höfling, E. (2017). Comparative anatomy of the syrinx in the tribe Arini (Aves: Psittacidae). *Journal of Morphological Sciences*, 23(3).
- Gammon, D. E. (2013). How is model selection determined in a vocal mimic?: Tests of five hypotheses. *Behaviour*, 150(12), 1375-1397.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., Pavlova, D. Z., Avilés, J. M., & Møller, A. P. (2007). A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. *Behavioral Ecology*, 18(6), 1001-1009.

- Geberzahn, N., & Hultsch, H. (2004). Rules of song development and their use in vocal interactions by birds with large repertoires. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76, 209-218.
- Gil, D., Cobb, J. L. S., & Slater, P. J. B. (2001). Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, 62(4), 689-694.
- Goller, F. (2022). Vocal athletics – from birdsong production mechanisms to sexy songs. *Animal Behaviour*, 184, 173-184.
- Goller, M., & Shizuka, D. (2018). Evolutionary origins of vocal mimicry in songbirds. *Evolution Letters*, 2(4), 417-426.
- Habib, M. B. (2019). New perspectives on the origins of the unique vocal tract of birds. *PLOS Biology*, 17(3).
- Hamao, S., & Eda-Fujiwara, H. (2004). Vocal mimicry by the Black-browed Reed Warbler *Acrocephalus bistrigiceps* : objective identification of mimetic sounds. *Ibis*, 146, 61–68.
- Hasselquist, D., Bensch, S., & von Schantz, T. (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381(6579), 229-232.
- Hesler, N., Mundry, R., & Dabelsteen, T. (2012). Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? *Acta ethologica*, 15(2), 203-210.
- Hindmarsh, A. M. (1986). The Functional Significance of Vocal Mimicry in Song. *Behaviour*, 99(1-2), 87-100.
- Hudec, K., Šťastný, K., & Dungel, J. (2021). In *Atlas ptáků České a Slovenské republiky* (3., aktualizované vydání, p. 156, 172, 208, 228, 230). Academia.
- Hultsch, H., & Todt, D. (2004). Learning to sing. In P. Marler & H. Slabbekoorn, *Nature's Music: The Science of Birdsong* (pp. 80-107). Elsevier Academic Press.
- Júzlová, Z., & Riegert, J. (2012). Vocal mimicry in the song of the Icterine warbler, *Hippolais icterina* (Sylviidae, Passeriformes). *Folia Zoologica*, 61(1), 17–24.
- Kaplan, G. (1999). Song Structure and Function of Mimicry in the Australian Magpie (*Gymnorhina tibicen*): Compared to Lyrebird (*Menura* ssp.). *International Journal of Comparative Psychology*, 12(4).
- Kelley, L. A., & Healy, S. D. (2010). Vocal mimicry in male bowerbirds: who learns from whom? *Biology Letters*, 6(5), 626-629.
- Kelley, L. A., & Healy, S. D. (2011). Vocal mimicry. *Current Biology*, 21(1), 9-10.

- Kempnaers, B., Verheyen, G.R., Dhondt, A.A. (1997). Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav. Ecol.* 8, 481–492.
- Kroodsma, D. (2004). The diversity and plasticity of birdsong. In P. Marler & H. Slabbekoorn, *Nature's Music: The Science of Birdsong* (pp. 128-131). Elsevier Academic Press.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lemon, R. E. (1975). How Birds Develop Song Dialects. *The Condor*, 77(4), 385-406.
- Logue, D. M. (2006). The Duet Code of the Female Black-Bellied Wren. *The Condor*, 108(2), 326-335.
- Majerová, V. (2021). *Variabilita hlasu drozda zpěvného (Turdus philomelos)* [Bakalářská práce]. Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Marrot, P., Garant, D., & Charmantier, A. (2015). Spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(12), 1474-1483.
- Molles, L. E. (2006). Singing complexity of the banded wren (*Thryophilus pleurostictus*): Do switching rate and song-type diversity send different messages? *The Auk*, 123(4), 991–1003.
- Molles, L. E., & Vehrencamp, S. L. (1999). Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*). *The Auk*, 116(3), 677-689.
- Naguib, M. (1999). Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour*, 58(5), 1061-1067.
- Naguib, M., & Kipper, S. (2006). Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(3), 419-426.
- Naguib, M., Amrhein, V., & Kunc, H. P. (2004). Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbors: communication networks in nightingales. *Behavioral Ecology*, 15(6), 1011-1015.
- Najar, N., & Benedict, L. (2019). The relationship between latitude, migration and the evolution of bird song complexity. *Ibis*, 161(1), 1-12.
- Nelson, D. A., Marler, P., & Palleroni, A. (1995). A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal behaviour*, 50(1), 83-97.

- Nicolai, J., Gundacker, C., Teeselink, K., & Güttinger, H. R. (2014). Human melody singing by bullfinches (*Pyrrhula pyrrula*) gives hints about a cognitive note sequence processing. *Animal Cognition*, 17(1), 143-155.
- Nowicki, S., & Searcy, W. A. (2004). Song Function and the Evolution of Female Preferences: Why Birds Sing, Why Brains Matter. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 704-723.
- Nowicki, S., Searcy, W., & Peters, S. (2002). Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis." *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188(11-12), 1003-1014.
- Odom, K. J., & Benedict, L. (2018). A call to document female bird songs: Applications for diverse fields. *The Auk*, 135(2), 314-325.
- Odom, K. J., & Omland, K. E. (2017). Females and males respond more strongly to duets than to female solos: comparing the function of duet and solo singing in a tropical songbird (*Icterus icterus*). *Behaviour*, 154(13-15), 1377-1395.
- Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., & Langmore, N. E. (2014). Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5(1), 1-7.
- Otter, K. A., Mckenna, A., LaZerte, S. E., & Ramsay, S. M. (2020). Continent-wide Shifts in Song Dialects of White-Throated Sparrows. *Current Biology*, 30(16), 3231-3235.
- Ozudogru, Z., Balkaya, H., Kara, A., & Özdemir, D. (2015). A study of the morphological structure of the syrinx of the sparrowhawk (*Accipiter nisus*). *Israel Journal of Veterinary Medicine*, 70.
- Payne, R. B., Woods, J. L., Siddall, M. E. & Parr, C. S. (2000) Randomization analyses: mimicry, geographic variation and cultural evolution of song in brood-parasitic straw-tailed whydahs, *Vidua fischeri*. *Ethology* 106, 261-282.
- Planqué, R., Britton, N. F., & Slabbekoorn, H. (2014). On the maintenance of bird song dialects. *Journal of Mathematical Biology*, 68(1-2), 505-531.
- Price, J. J., Earnshaw, S. M., & Webster, M. S. (2006). Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests. *Animal Behaviour*, 71(4), 799-807.
- Price, P. H. (1979). Developmental determinants of structure in zebra finch song. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 93(2), 260-277.

- Putland, D. A., Nicholls, J. A., Noad, M. J., & Goldizen, A. W. (2006). Imitating the neighbours: vocal dialect matching in a mimic–model system. *Biology Letters*, 2(3), 367-370.
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Raposo, M. A., & Höfling, E. (2003). Overestimation of vocal characters in suboscine taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. *Lundiana: International Journal of Biodiversity*, 4(1), 35-42.
- Riegert, J., & Jůzlová, Z. (2018). Vocal mimicry in the song of Icterine warblers (*Hippolais icterina*): possible functions and sources of variability. *Ethology Ecology & Evolution*, 30(5), 430-446.
- Robinson, F. N., & Curtis, H. S. (1996). The Vocal Displays of the Lyrebirds (Menuridae). *Emu - Austral Ornithology*, 96(4), 258-275.
- Rose, E. M., Prior, N. H., & Ball, G. F. (2022). The singing question: re-conceptualizing birdsong. *Biological Reviews*, 97(1), 326-342.
- Rosenberg, M.S., & C.D. Anderson. (2011). PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2(3):229-232.
- Searcy, W. A., & Beecher, M. D. (2009). Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, 78(6), 1281-1292.
- Searcy, W. A., & Yasukawa, K. (1990). Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 123-128.
- Searcy, W. A., Anderson, R. C., & Nowicki, S. (2006). Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), 234-241.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., & Hogan, C. (2000). Song type variants and aggressive context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 358-363.
- Selvatti, A. P., Gonzaga, L. P., & Russo, C. A. de M. (2015). A Paleogene origin for crown passerines and the diversification of the Oscines in the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 88, 1-15.
- Singh, P., Price, T. D., & Hartley, I. (2015). Causes of the latitudinal gradient in birdsong complexity assessed from geographical variation within two Himalayan warbler species. *Ibis*, 157(3), 511-527.
- Snow, D.W. & Perrins, C.M. (1998). *The Birds of the Western Palearctic, Volume 2: Passerines*. Oxford University Press, Oxford.



- Soma, M., & Garamszegi, L. Z. (2011). Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology*, 22(2), 363-371.
- Specht, R. (2002). Avisoft-saslab pro: sound analysis and synthesis laboratory. *Avisoft Bioacoustics, Berlin, 2002*, 1-723.
- Starck, J. M., Ricklefs, R. E. (1998). Avian Growth and Development. Evolution within the altricial precocial spectrum. Oxford University Press, New York.
- Suthers, R. A. (1990). Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature*, 347(6292), 473-477.
- Ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Ithaca (USA): Microcomputer Power, 496.
- Toews, D. P. L. (2017). From song dialects to speciation in white-crowned sparrows. *Molecular Ecology*, 26(11), 2842-2844.
- van Dongen, W. F. (2006). Variation in singing behaviour reveals possible functions of song in male golden whistlers. *Behaviour*, 57-82.
- Warner, R. W. (1972). The anatomy of the syrinx in passerine birds. *Journal of Zoology*, 168(3), 381-393.
- Weir, J. T., & Wheatcroft, D. (2011). A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1712), 1713-1720.
- Werba, J. A., Stuckert, A. M. M., Edwards, M., & McCoy, M. W. (2022). Stranger danger: A meta-analysis of the dear enemy hypothesis. *Behavioural Processes*, 194, 1-9.
- West, M. J., & King, A. P. (1990). Mozart's Starling. *American Scientist*, 78(2), 106-114.
- Wilbrecht, L., & Nottebohm, F. (2003). Vocal learning in birds and humans. *Research Reviews*, 9(3), 135-148.
- Williams, H. (2004). Birdsong and Singing Behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 1-30.
- Wright, J., & Cuthill, I. (1992). Monogamy in the European Starling. *Behaviour*, 120(3-4), 262-285.
- Xeno-Canto [online], 2005. [cit. 2021-11-04]. Dostupné z: <https://www.xeno-canto.org/>
- Yildiz, H., Yilmaz, B., & Arican, I. (2005). Morphological structure of the syrinx in the Bursa Roller Pigeon (*Columba livia*). *Bulletin of The Veterinary Institute in Pulawy*, 49.

- Zann, R., & Dunstan, E. (2008). Mimetic song in superb lyrebirds: species mimicked and mimetic accuracy in different populations and age classes. *Animal Behaviour*, 76(3), 1043-1054.
- Zollinger, S. A., & Suthers, R. A. (2004). Motor mechanisms of a vocal mimic: implications for birdsong production. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1538), 483-491.

## 8. Přílohy

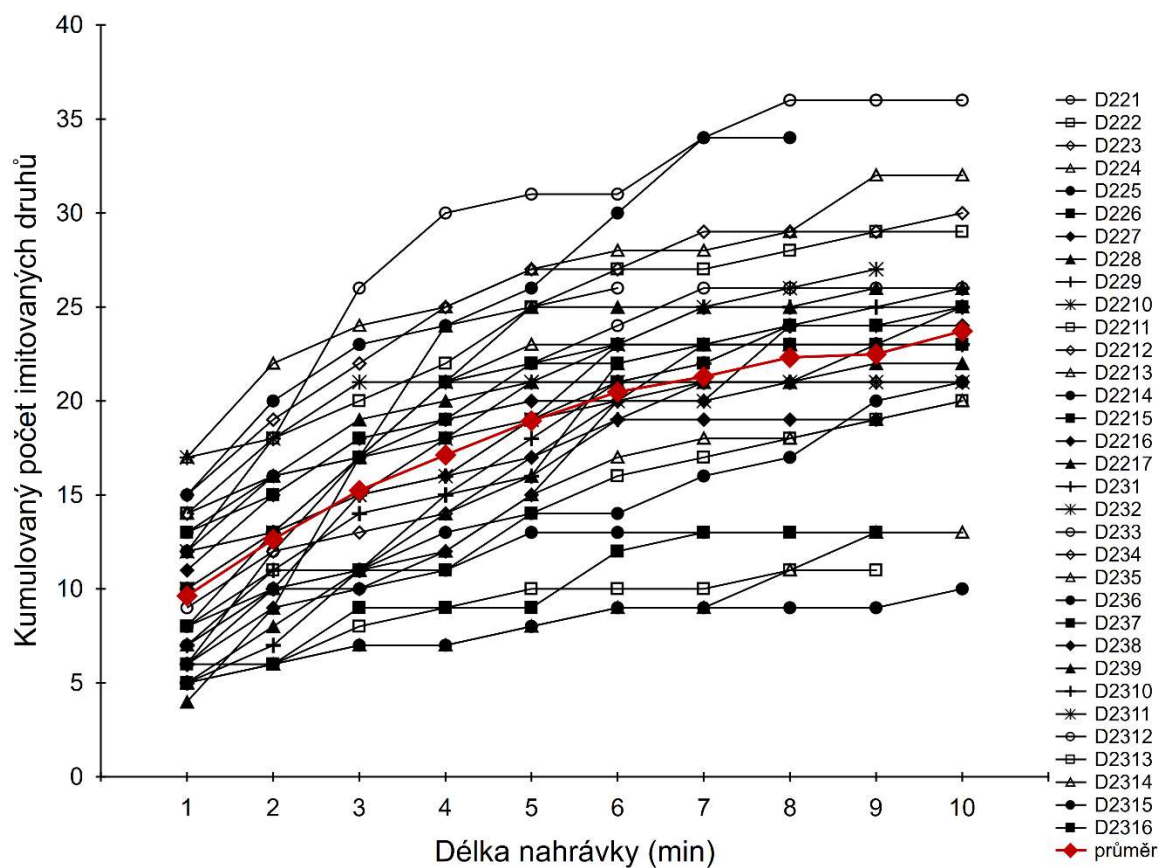
**Příloha 1** – Seznam imitovaných druhů, které se vyskytovali ve zpěvu nahraných samečů (n = 33) a doba, kterou na imitacích strávili. Imitované druhy jsou řazeny sestupně podle podílů jejich imitací v celkovém zpěvu drozda zpěvného.

Druh	Celková doba zpěvu [s]	% z celkového času
<i>Turdus philomelos</i>	179,367	32,054
Neidentifikované imitace	11,735	2,097
<i>Loxia curvirostra</i>	40,220	7,187
<i>Sitta europaea</i>	37,093	6,629
<i>Parus major</i>	33,663	6,016
<i>Emberiza calandra</i>	32,872	5,874
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	30,458	5,443
<i>Buteo buteo</i>	19,423	3,471
<i>Poecile montanus</i>	16,168	2,889
<i>Fringilla coelebs</i>	15,913	2,844
<i>Periparus ater</i>	13,595	2,430
<i>Turdus merula</i>	9,450	1,689
<i>Certhia familiaris</i>	9,068	1,621
<i>Muscicapa striata</i>	8,497	1,519
<i>Erithacus rubecula</i>	8,493	1,518
<i>Prunella modularis</i>	7,608	1,360
<i>Garrulus glandarius</i>	6,442	1,151
<i>Oriolus oriolus</i>	6,320	1,129
<i>Motacilla cinerea</i>	6,221	1,112
<i>Cyanistes caeruleus</i>	5,365	0,959
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	4,032	0,721
<i>Sylvia atricapilla</i>	3,976	0,710
<i>Dryocopus martius</i>	3,615	0,646
<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,529	0,631
<i>Dendrocopos major</i>	3,346	0,598
<i>Troglodytes troglodytes</i>	3,340	0,597
<i>Chloris chloris</i>	3,138	0,561
<i>Lullula arborea</i>	2,886	0,516
<i>Carpodacus erythrinus</i>	2,819	0,504
<i>Spinus spinus</i>	2,787	0,498
<i>Regulus regulus</i>	2,770	0,495
<i>Hippolais icterina</i>	2,400	0,429
<i>Aegolius funereus</i>	2,317	0,414
<i>Accipiter nisus</i>	2,255	0,403
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	2,224	0,398
<i>Turdus torquatus</i>	2,187	0,391
<i>Sylvia communis</i>	1,905	0,341
<i>Accipiter gentilis</i>	1,275	0,228
<i>Coturnix coturnix</i>	0,723	0,129
<i>Regulus ignicapilla</i>	0,699	0,125
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0,681	0,122

<i>Motacilla alba</i>	0,637	0,114
<i>Cinclus cinclus</i>	0,603	0,108
<i>Lophophanes cristatus</i>	0,566	0,101
<i>Serinus serinus</i>	0,495	0,088
<i>Poecile palustris</i>	0,468	0,084
<i>Sylvia borin</i>	0,404	0,072
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0,329	0,059
<i>Aegithalos caudatus</i>	0,309	0,055
<i>Motacilla flava</i>	0,203	0,036
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0,190	0,034
<i>Pandion haliaetus</i>	0,164	0,029
<i>Turdus viscivorus</i>	0,157	0,028
<i>Lanius collurio</i>	0,121	0,022
<i>Hirundo rustica</i>	0,115	0,021
<i>Picus viridis</i>	0,107	0,019
<i>Phoenicurus ochruros</i>	0,056	0,010
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,054	0,010
<i>Acrocephalus palustris</i>	0,026	0,005

---

**Příloha 2** – Kumulativní křivky pro počty imitací u nahraných samců v jednotlivých minutách (n = 33).



**Příloha 3** – Pokryvnost jednotlivých habitatů (%) v teritoriu nahraných jedinců (n = 79) za použití vzdáleného přístupu.

Jedinec	Nesouvislá městská struktura (m <sup>2</sup> )	Pastviny (m <sup>2</sup> )	Půda obsazená převážně zemědělstvím s významnými plochami přirozené vegetace (m <sup>2</sup> )	Listnatý les (m <sup>2</sup> )	Jehličnatý les (m <sup>2</sup> )	Smišený les (m <sup>2</sup> )	Louka (m <sup>2</sup> )	Přechod les-keř (m <sup>2</sup> )	Vnitrozemské bažiny (m <sup>2</sup> )
D1	0 (0)	35661 (66)	0 (0)	0 (0)	18516 (34)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D2	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8748 (16)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	45420 (84)
D3	0 (0)	48230 (90)	0 (0)	0 (0)	5951 (10)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D4	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	20922 (38)	33253 (62)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D5	0 (0)	11485 (21)	0 (0)	0 (0)	42696 (79)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D6	0 (0)	46036 (85)	0 (0)	0 (0)	8177 (15)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D7	0 (0)	54183 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D8	0 (0)	3358 (6)	0 (0)	0 (0)	50828 (94)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D9	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	38275 (70)	0 (0)	0 (0)	15914 (30)	0 (0)
D10	0 (0)	18714 (35)	0 (0)	0 (0)	35432 (65)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D11	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54196 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D12	0 (0)	11991 (23)	0 (0)	0 (0)	42187 (77)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D13	0 (0)	36619 (68)	0 (0)	0 (0)	17522 (32)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D14	8223 (15)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	36297 (67)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	9615 (18)
D15	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54130 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D16	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	28243 (53)	25928 (47)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D17	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54169 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D18	0 (0)	5301 (10)	0 (0)	0 (0)	34166 (63)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	14703 (27)
D19	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	40741 (75)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	13419 (25)
D20	0 (0)	20162 (37)	0 (0)	0 (0)	27115 (50)	6858 (13)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D21	0 (0)	21833 (40)	0 (0)	0 (0)	32296 (60)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D22	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54117 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D23	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	28239 (53)	0 (0)	25973 (47)	0 (0)	0 (0)
D24	0 (0)	16057 (30)	0 (0)	0 (0)	38143 (70)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D25	0 (0)	53082 (98)	0 (0)	0 (0)	1100 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
D26	0 (0)	18637 (34)	0 (0)	0 (0)	35538 (66)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

<b>D27</b>	0 (0)	4525 (10)	0 (0)	0 (0)	383 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	49268 (90)
<b>D28</b>	0 (0)	26350 (49)	0 (0)	0 (0)	27831 (51)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D29</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	34671 (64)	0 (0)	0 (0)	19529 (36)	0 (0)
<b>D30</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	28476 (53)	16 (0)	25710 (47)	0 (0)	0 (0)
<b>D31</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	41813 (78)	0 (0)	0 (0)	12376 (22)	0 (0)
<b>D32</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	50665 (94)	0 (0)	3532 (6)	0 (0)	0 (0)
<b>D33</b>	0 (0)	11604 (21)	0 (0)	0 (0)	42492 (79)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D34</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	39499 (73)	0 (0)	0 (0)	14668 (27)	0 (0)
<b>D35</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	8748 (17)	0 (0)	0 (0)	45408 (83)	0 (0)
<b>D36</b>	0 (0)	15049 (28)	17961 (33)	0 (0)	0 (0)	21241 (39)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D37</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54142 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D38</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	28131 (52)	25992 (48)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D39</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	41736 (78)	753 (1)	11620 (21)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D40</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54126 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D41</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54132 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D42</b>	0 (0)	0 (0)	23476 (44)	0 (0)	30752 (56)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D43</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	18047 (34)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	36161 (66)
<b>D44</b>	0 (0)	0 (0)	24689 (46)	0 (0)	29365 (54)	0 (0)	0 (0)	2 (0)	0 (0)
<b>D45</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54304 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D46</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	16762 (30)	0 (0)	0 (0)	37476 (70)	0 (0)
<b>D47</b>	0 (0)	27033 (50)	0 (0)	0 (0)	25741 (48)	0 (0)	0 (0)	1444 (2)	0 (0)
<b>D48</b>	0 (0)	0 (0)	49803 (92)	0 (0)	4432 (8)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D49</b>	0 (0)	54270 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D50</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	50787 (94)	0 (0)	0 (0)	3486 (6)	0 (0)	0 (0)
<b>D51</b>	0 (0)	0 (0)	31006 (58)	0 (0)	23225 (42)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D52</b>	0 (0)	0 (0)	36614 (68)	0 (0)	17608 (32)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D53</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	20327 (38)	1362 (2)	0 (0)	32577 (60)	0 (0)	0 (0)
<b>D54</b>	0 (0)	7448 (14)	0 (0)	0 (0)	46787 (86)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D55</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	703 (1)	0 (0)	0 (0)	53517 (99)	0 (0)
<b>D56</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	49597 (92)	4639 (8)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

<b>D57</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1922 (5)	34038 (62)	0 (0)	18262 (33)	0 (0)
<b>D58</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	33733 (63)	20524 (37)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D59</b>	0 (0)	0 (0)	31624 (59)	0 (0)	0 (0)	22640 (41)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D60</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	27110 (50)	27149 (50)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D61</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54225 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D62</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54229 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D63</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	52003 (96)	2255 (4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D64</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	13389 (25)	40628 (75)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D65</b>	0 (0)	42432 (78)	11229 (22)	0 (0)	434 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D66</b>	0 (0)	4083 (8)	0 (0)	0 (0)	49994 (92)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D67</b>	0 (0)	4695 (9)	0 (0)	0 (0)	49381 (91)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D68</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54082 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D69</b>	0 (0)	19897 (37)	0 (0)	0 (0)	34186 (63)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D70</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	25611 (48)	28364 (52)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D71</b>	0 (0)	0 (0)	11515 (22)	0 (0)	37135 (68)	5441 (10)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D72</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54088 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D73</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	7294 (14)	46786 (86)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D74</b>	0 (0)	1340 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	52742 (97)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D75</b>	0 (0)	29172 (54)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	24909 (46)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D76</b>	0 (0)	23177 (43)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	30903 (57)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D77</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54281 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D78</b>	0 (0)	0 (0)	45888 (85)	0 (0)	8391 (15)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>D79</b>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	54070 (100)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<b>SUMA (m<sup>2</sup>)</b>	8 223	672 495	283 920	239 085	2 168 082	429 458	91 278	218 596	168 586
<b>% celkem</b>	0,20	15,71	6,63	5,59	50,66	10,03	2,13	5,11	3,94