

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Porovnání individuality v hlase sýčka obecného (*Athene
noctua*) v závislosti na lokální hnízdění hustotě**

Diplomová práce

Bc. Lucie Hornátová

Školitel: RNDr. Pavel Linhart, Ph.D.

České Budějovice 2022

Hornátová, L. (2022): Porovnání individuality v hlase sýčka obecného (*Athene noctua*) v závislosti na lokální hnízdní hustotě. [Comparison of vocal individuality of Little owl (*Athene noctua*) according to local breeding density. Mgr. Thesis in Czech.] – 37 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This master thesis compares vocal individuality of Little owl (*Athene noctua*) depending on the local breeding density. Hungarian recordings of isolated males and males, which had acoustic contact with their neighbours, were analyzed. The degree of vocal individuality in both groups was compared.

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

V Českých Budějovicích, dne 12. dubna 2022

Lucie Hornátová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Pavlovi Linhartovi za veškerou pomoc při tvorbě této diplomové práce, především za trpělivost a cenné rady. Děkuji za vedení, ochotu a hlavně za zkušenosti, které jsem získala. Velký dík také patří mým rodičům, mému partnerovi a přátelům, kteří mě po celou dobu tvorby této práce podporovali, i když to se mnou neměli vždy lehké.

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Akustická komunikace	1
1.2. Vokální individualita	1
1.2.1 Význam vokální individuality	3
1.2.2 Stálost vokální individuality v čase	4
1.3 Zdroje vokální individuality	5
1.3.1 Vokální individualita v závislosti na lokální hustotě jedinců	6
2 Cíle práce	8
3 Metodika	9
3.1 Studovaný druh	9
3.2 Lokalita	10
3.3 Nahrávky	11
3.4 Analýza nahrávek	12
3.5 Statistická analýza	13
4 Výsledky	15
4.1 Celková individualita v hlasech	15
4.2 Variabilita v rámci jedince a mezi jedinci	17
4.3 Variabilita v rámci jedince (Within-individual variation, WID)	19
4.4 Variabilita mezi jedinci (Between-individual variation, BID)	19
5 Diskuze	21
6 Závěr	26
7 Literatura	27
8 Přílohy	36

1 Úvod

1.1 Akustická komunikace

Akustické signály jsou způsobem komunikace, který je široce využíván ve zvířecí říši. Tento způsob komunikace je výhodný především v prostředí, které neumožňuje využití optických signálů, tj. v nepřehledném habitatu nebo v noci (Owings & Morton 1998).

S akustickou komunikací se setkáme jak u bezobratlých živočichů tak u obratlovců, přičemž u obou těchto skupin se vyvinuly rozličné mechanismy na produkci akustických signálů (Chen & Wiens 2020, Ladich & Winkler 2017, Senter 2008).

Zvukové signály mohou mít mnoho podob v závislosti na tom, jakým způsobem jsou produkovány a jaké fyzické predispozice má jedinec, který akustický signál produkuje. Dále je variabilita akustické komunikace ovlivněna okolnostmi, které vokalizaci doprovázejí, jako jsou například podněty z okolního prostředí nebo vnitřní motivace vokalizujícího jedince (Bradbury & Vehrencamp 1998). Živočichové také mohou volit různé zvukové signály v závislosti na tom, komu je signál určen (Bradbury & Vehrencamp 1998).

1.2. Vokální individualita

Individualita ve vokalizaci byla již od počátku bioakustiky velmi atraktivním tématem (Mundinger 1970, White et al. 1970). S postupným rozvojem nahrávací techniky se toto odvětví stává více studovaným, především díky své využitelnosti při monitoringu populací živočichů. Vokální individualita byla zkoumána především u ptáků (Rebeck et al. 2001, Grava et al. 2008, Hoodless et al. 2008), ale byla prokázána i u ostatních skupin obratlovců – u ryb (Amorim & Vasconcelos 2008, Vieira et al. 2015, Staaterman et al. 2018), obojživelníků (Bee et al. 2001, Chuang et al. 2016), plazů (Garrick et al. 1978) a savců (Insley et al. 2003, Gamba et al. 2012).

Akustická individualita může být zkoumána různými způsoby, přičemž cíl těchto metod je stejný – nalézt ve vokalizaci znaky, které jsou málo variabilní v rámci jednoho jedince a zároveň vykazují vysokou variabilitu mezi jedinci (Beecher et al. 1981). Tato kombinace zajišťuje, že je možné od oka nebo statisticky rozeznat, které hlasy patří danému jedinci.

Metody posuzující vokální individualitu můžeme rozdělit na kvalitativní a kvantitativní. Kvalitativní metody, které byly používány již na začátku výzkumu vokální individuality, vizuálně porovnávaly rozdíly na spektrogramech vokalizací (Hutchison et al. 1968, Beightol

& Samuel 1973, Gilbert & McGregor 1994). Nevýhodou těchto metod je jistá míra subjektivity, jelikož každý pozorovatel může vnímat rozdíly ve vokalizaci jinak, a také nemožnost tyto metody opakovat. Druhá skupina metod tzv. kvantitativní metody využívají měření frekvenčních a časových charakteristik vokalizace pomocí moderních technologií. Naměřené hodnoty se dále zpracovávají pomocí diskriminačních analýz, kdy je zjišťována podobnost naměřených hodnot (Peake et al. 1998). Výběr měřených charakteristik vokalizace je obvykle na rozhodnutí badatelů a může se velmi lišit v závislosti na studovaném druhu (Linhart & Šálek 2017).

Při zkoumání vokální individuality je důležité rozlišovat dva pojmy, které spolu souvisí, avšak nejsou totožné – vokální diskriminace a vokální identifikace (Terry et al. 2005).

Diskriminace je termín, který označuje rozlišení jedinců v konkrétním čase. Je používána především v situacích, kdy zjišťujeme počet jedinců na lokalitě (a bez rozlišení jedinců bychom mohli napočítat některé jedince víckrát) (Terry et al. 2005) nebo při experimentech, kdy může být jeden jedinec využit pouze při jednom pokusu (Budka & Osiejuk 2013). Pro živočichy samotné to často znamená, že jsou schopni rozlišit, zda vokalizující jedinec patří do jejich sociální skupiny či nikoli. Skřivani polní (*Alauda arvensis*) jsou schopni podle vokalizace určit, zda jedinec patří do skupiny tzv. „známých sousedů“ nebo „neznámých cizinců“ (Briefer et al. 2008). Podobně, krkavci velcí (*Corvus corax*) rozlišují jedince patřící do jejich „rodinné skupiny“ od cizích jedinců. U krkavců je tato schopnost o to zajímavější, že jsou schopni rozlišit různé jedince i po delší době, kdy s nimi nejsou v kontaktu (Boeckle & Bugnyar 2012).

Diskriminace by mohla být také užitečná v situacích, kdy je výhodné určit počet jedinců ve skupině. Hyeny jsou například schopné na základě vokalizace určit počet jedinců ve skupině a podle toho se rozhodnout, zda s danou skupinou budou interagovat nebo se raději stáhnou (Benson-Amram et al. 2011). Podobně jako hyeny jsou například i někteří primáti schopni zhodnotit počet jedinců ve skupině na základě vokalizace (Wilson et al. 2001, Kitchen 2004). Podobným příkladem mohou být i mláďata sov pálených, která dokáží dle vokalizace svých sourozenců určit jejich počet a na základě toho přizpůsobovat svou vlastní vokalizaci (Ruppli et al. 2013).

Druhým pojmem je vokální identifikace. Identifikace je rozlišení jedinců v delším časovém měřítku díky unikátním znakům vokalizace, které jsou stabilní v čase (Tibbetts & Dale 2007). Tyto jedinečné znaky umožňují jedinci, který vokalizuje, signalizovat svou

identitu příjemcům signálu. Díky tomu mohou například tučňáci patagonští (*Aptenodytes patagonicus*) rozpoznávat své partnery a mláďata (Aubin & Jouventin 1998) nebo samičky zebříček pestrých (*Taeniopygia guttata castanotis*) identifikovat své partnery (Vignal et al. 2008). Z hlediska využití člověkem umožňuje identifikace sledovat dané jedince po delší dobu (např. i několika let) a monitorovat jejich pohyb (Terry et al. 2005).

1.2.1 Význam vokální individuality

Jak již bylo zmíněno výše, vokální individualita má velký význam pro výzkum živočichů, ale především pro zvířata samotná, a to z rozmanitých důvodů.

Pro mnoho živočichů je výhodné zakódovat do své vokalizace informace o své identitě. Schopnost rozpoznávat a být rozpoznán ostatními jedinci je důležitá pro živočichy, kteří žijí v sociálních skupinách, ale například i pro ty, kteří obývají nepřehledný habitat a akustické signály jsou pro ně jediným spolehlivým způsobem komunikace (Tibbetts & Dale 2007).

Vokální individualita hraje velkou roli u teritoriálních jedinců, především ptáků, kteří mohou na základě vokalizace rozlišovat převážně neškodné sousední jedince, od kterých jim nehrozí žádné nebezpečí, od cizích jedinců, kteří mohou představovat hrozbu (Godard 1991). Tento jev, nazývaný „dear enemy“ efekt, je pro jedince prospěšný z energetického hlediska, jelikož mohou soustředit své síly pouze na obranu před neznámými jedinci (Temeles 1994). Vokální rozpoznávání sousedů a cizinců bylo pozorováno u mnoha ptačích druhů, např. u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) (Wilson & Mennill 2010), sýkory čínské (*Parus venustus*) (Wei et al. 2011) nebo u rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*), kde tato schopnost přetrvává i do následující sezóny (Draganoiu et al. 2014).

Individualita ve vokalizaci byla také zkoumána z hlediska interakcí v rámci páru. Jsou to nejčastěji teritoriální zpěvy, které nesou informace o identitě jedince, ale zároveň jsou také nástrojem, pomocí kterého samice hodnotí kvalitu samce a případně i jeho teritoria. Pokud je samice schopna určit kvalitu samce a zároveň jeho identitu na základě vokalizace, přináší jí to výhodu v rozhodování, se kterým samcem se bude pářit (Marler 2004). Také duetové zpěvy párů mohou vykazovat vokální individualitu. U jeřábů mandžuských (*Grus japonensis*) a jeřábů bílých (*Grus leucogeranus*) byla popsána vokální individualita v duetových zpěvech jednotlivých párů, což umožňuje jednotlivé páry spolehlivě identifikovat (Klenova et al. 2008, Bragina & Beme 2010).

Život v koloniích je také úzce spojen s akustickým individuálním rozpoznáváním, především kvůli identifikaci mlád'at. Kromě tučňáků, u kterých bylo toto rozpoznávání nejvíce studováno (Aubin et al. 2000, Lengagne et al. 2001, Aubin 2004), je vzájemné rozpoznávání mlád'at a rodičů prokázáno také u dalších druhů ptáků (Charrier et al. 2001, Levréro et al. 2009) ale třeba také u ploutvonožců, kteří se recentně stali významným modelem pro studium tohoto jevu (Charrier 2020).

Individualita v hlasech v rámci ptačích hejn byla popsána například u sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*), kde k identifikaci jedinců slouží typ volání označovaný jako „chick-a-dee call“ (Mammen & Nowicki 1981). Dalším příkladem může být medosavka hlučná (*Manorina melanocephala*), která rozpoznává jedince v rámci hejna na základě varovných volání („alarm call“) (Farrow et al. 2020).

Také sociálně žijící druhy výrazně profitují z akustického individuálního rozpoznávání jedinců. Právě v sociálních skupinách se často vyskytuje společná obrana skupiny, která spočívá ve vysílání varovných signálů. Varování jednotlivců však nejsou srovnatelná, jelikož někteří jedinci vokalizují často a při nízkém stupni ohrožení, jiní na druhou stranu varují až při vysokém bezprostředním ohrožení (Blumstein et al. 2004, Pollard 2011, Farrow et al. 2020). Pokud je člen skupiny schopen rozlišit tyto jednotlivce, umožňuje mu to na základě zkušenosti zareagovat adekvátně k situaci. Právě tato schopnost byla prokázána např. u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) (Blumstein & Daniel 2004) nebo třeba u kočkodanů ebenových (*Presbytis thomasi*) (Wich & de Vries 2006).

1.2.2 Stálost vokální individuality v čase

Každým rokem přibývají nové a nové studie o vokální individualitě u různých druhů, ale jen málo studií se zabývá stálostí tohoto fenoménu v čase, ačkoli právě stálost individuálních znaků ve vokalizaci je klíčem k identifikaci jedince ostatními jedinci v komunitě nebo při dlouhodobém akustickém monitoringu populací.

Výsledky prací, které se zabývaly stálostí individuálních znaků ve vokalizaci, potvrzují stálost těchto znaků v čase například u výra velkého (*Bubo bubo*) (Lengagne, 2001), tučňáka brýlového (*Spheniscus demersus*) (Calcari et al. 2021) nebo u gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*) (Feng et al. 2014).

Na druhou stranu, u jiných druhů tato stálost potvrzena nebyla – kakadu palmový (*Probosciger aterrimus*) (Zdenek et al. 2018), bukač velký (*Botaurus stellaris*) (Puglisi et al 2004) nebo timálie stračí (*Turdoides bicolor*) (Humphries et al. 2016).

Nestálost vokální individuality byla také popsána u samců potáplice lední (*Gavia immer*), kteří mají stabilní, individuálně odlišné hlasy během hnízdní sezóny, ale při změně teritoria svůj hlas mění tak, aby byl stále individuální, ale zároveň co nejvíce odlišný od hlasu samce, kterého v teritoriu nahradili (Walcott et al. 2005).

1.3 Zdroje vokální individuality

Akustická individualita mezi jedinci je dána souhrou několika faktorů, a to jak genetických, vývojových, morfologických tak i vlivů prostředí (Terry et al. 2005).

Vokální individualita může být ovlivněna genetickou příbuzností mezi jedinci. Vztah mezi genetickou příbuzností a podobností vokalizace byl studován především u primátů. Například u gibbonů byl prokázán vztah mezi strukturou vokalizace jedinců a jejich příbuzností (Thinh et al. 2011).

Podoba akustického signálu je z velké části dána vokálním ústrojím. Vokální ústrojí (např. syrinx u ptáků nebo larynx u savců) je zodpovědné za základní podobu zvukového signálu, jelikož právě zde dochází k rozechvění membránových struktur, které určují základní frekvenci produkovaného zvuku (Bradbury & Vehrencamp 1998). Tento zvuk je dále modulován při průchodem vokálním traktem, který obsahuje různé rezonanční struktury (Riede & Goller 2010). Struktury podílející se na tvorbě akustického signálu jsou v základu stejné, avšak mezi jednotlivci nejsou zcela totožné, což vede k tvorbě individuálně rozdílných hlasů (Ohms et al. 2010). Nicméně individuálně odlišitelné zvuky nemusí být produkovány pouze hlasovým ústrojím, u strakapoudů velkých (*Dendrocopos major*) byla pozorována individualita mezi jedinci v jejich bubnování (Budka et al. 2018).

Kromě výše zmíněných faktorů mohou živočichové získat individuálně odlišný zvukový signál vlastním úsilím. Delfini skákaví (*Tursiops truncatus*) si vytvářejí své vlastní akustické podpisy tzv. „signature calls“, které určují jejich identitu. Tento hlasový projev navíc není závislý na hlasových charakteristikách vokalizujícího jedince, ale na frekvenční modulaci vokalizace (Janik et al. 2006).

1.3.1 Vokální individualita v závislosti na lokální hustotě jedinců

Jedním z faktorů, které by mohly ovlivňovat vokální individualitu, je počet jedinců ve skupině nebo na lokalitě. Jedinci, kteří se vyskytují ve velké skupině nebo na lokalitě, kde je hustota daného druhu vysoká, by teoreticky měli profitovat z produkce individuálně rozlišitelné vokalizace v porovnání s těmi, kteří v tak vysokých hustotách nežijí (Blumstein et al. 2012). Jak již bylo zmíněno výše, hlasové rozpoznávání přináší mnoho výhod a pro jedince žijící ve vysokých hustotách by to znamenalo lepší možnost rozlišovat sousedy od cizinců (Baker et al 1981, Stoddard et al. 1991).

Existují práce, které podporují předpoklad, že zvýšená populační hustota, například u koloniálních ptáků (Medvin & Beecher 1986, Beecher 1988), nebo velikost skupiny u savců z čeledi veverkovitých (Pollard & Blumstein, 2011), vede ke zvýšené vokální individualitě. U druhů netopýrů žijících ve velkých koloniích byl pozorován vyšší stupeň individuality ve vokalizaci než u druhů, kteří žijí v menších koloniích (Wilkinson 2003). Další práce zkoumala rozdíly ve vokalizaci mláďat vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a vlaštovky pestré (*Petrochelidon pyrrhonota*). „Begging call“ mláďat z velké kolonie vlaštovky pestré vykazoval větší individualitu ve vokalizaci než stejný typ hlasu u mláďat méně sociální vlaštovky obecné (Medvin et al. 1993). Vliv hustoty jedinců na vokální individualitu byl také prokázán u lachtanů hřivnatých (*Otaria flavescens*). Vokalizace mezi matkami a mláďaty těchto lachtanů byla výrazně lépe individuálně rozlišitelná u populace, kde byla hustota jedinců dvojnásobně vyšší (Trimble & Charrier 2011). Ačkoli autoři této práce připouštějí, že vliv na vyšší vokální individualitu této skupiny mohly mít i jiné faktory (vzhled habitatu, přítomnost jiných druhů lachtanů), uvádějí hustotu jedinců jako jednu z možných příčin rozdílné vokální individuality u dvou populací.

Tyto studie zabývající se individualitou se zaměřovaly především na její význam v rodičovské péči, nebo na komunikaci v rámci skupiny, nicméně význam individuality u teritoriálních hlasů v závislosti na prostředí, konkrétně ve spojitosti s hustotou jedinců na daném území, příliš zkoumán nebyl. V posledních letech ale bylo publikováno pár prací, které přímo zkoumají vliv hustoty na vokální individualitu, nebo připouštějí hustotou jedinců jako jeden z možných faktorů, který ovlivňuje vokální individualitu.

Blumstein et al. (2012) ve své práci zkoumali vliv hnízdní hustoty na individualitu v hlasech sedmi druhů pěvců Severní Ameriky, přičemž pro každý druh byly měřeny jiné parametry vokalizace, které vykazovaly nejvíce individuality. Na základě těchto parametrů

byl spočítán Beecher's information statistic (indikující množství individuality v hlasech). Tato hodnota byla následně vztažena k hustotě jedinců, která byla mezi druhy velmi variabilní. Ačkoli výsledky této práce nepodporují hypotézu, že zvýšená hnízdni hustota vede k vyšší individualitě ve vokalizaci jedinců, je nutno zmínit, že tato práce vycházela pouze z hustot jedinců na místě výzkumu a neporovnávala tedy v rámci jednotlivých druhů skupiny s různou hnízdni hustotou. Dále není ve studii zmíněno, zda uvedené hustoty jedinců mohou být pro dané druhy považovány za vysoké či nízké.

Vzájemný vztah vokální individuality a hnízdni hustoty byl zkoumán také u populace výra velkého (*Bubo bubo*), ale ani zde nebyla nalezena korelace mezi vysokou hustotou jedinců na lokalitě a zvýšenou vokální individualitou (Delgado et al. 2013). Nicméně, tento výzkum pracoval s velmi netypickou populací, která se vyznačovala velmi vysokou hustotou jedinců na daném území a vysokou hustotou dostupné kořisti, což se odráželo ve srovnatelné kvalitě a produktivitě hnízdni lokalit. Z této charakteristiky plyne, že tato studovaná populace se velmi odlišovala od těch, u kterých byla vokální individualita výra zkoumána v minulosti (Lengagne 2001, Grava et al. 2008). Práce Delgado et al. (2013) navíc poukazuje na výrazně nižší individualitu v hlasech výrů v porovnání s dřívější prací Lengagne (2001), avšak při porovnání těchto dvou prací, je zřejmé že obě pracovaly s odlišnými vokálními parametry a tudíž není vhodné je mezi sebou srovnávat.

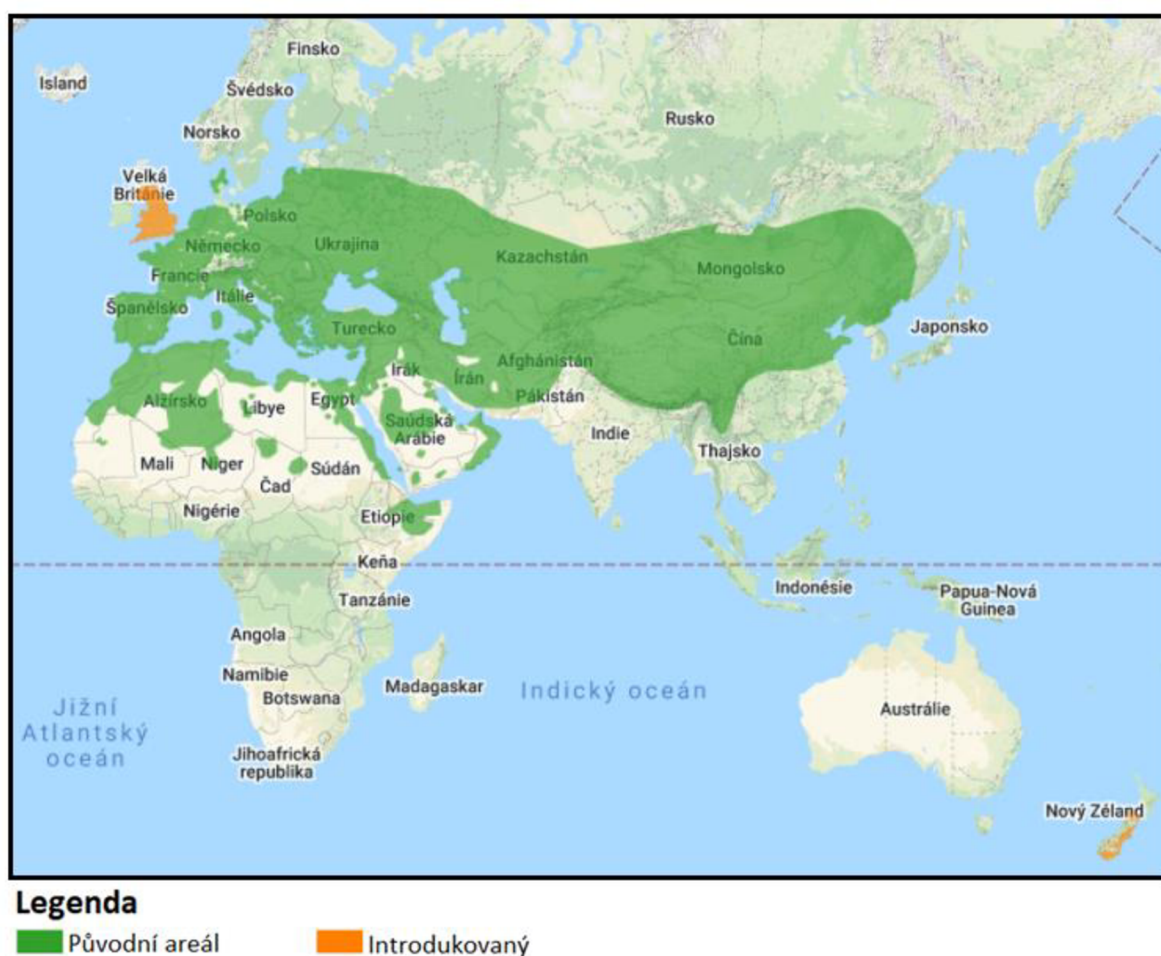
2 Cíle práce

Cílem této práce bylo porovnat individualitu ve vokalizaci sýčka obecného mezi jedinci, kteří žijí v místech s lokální vysokou hnízdní hustotou a tudíž mají akustický kontakt s jedním nebo více sousedy, a mezi jedinci žijícími soliterně (v nízké lokální hnízdní hustotě). Mým předpokladem bylo, že jedinci žijící ve vyšších hustotách budou mít vyšší individualitu v hlasech, aby byli akusticky lépe odlišitelní od sousedních samců, což je podpořeno i anekdotickými pozorováními na lokalitách, kdy pokud vokalizují dva samci ze sousedních teritorií najednou, lze je od sebe lehce poslechem odlišit.

3 Metodika

3.1 Studovaný druh

Sýček obecný (*Athene noctua*) je malá sova z čeledi puštíkovitých (*Strigidae*). Obývá jižní a střední oblast palearktu, severní hranice jeho výskytu je dána snižující se teplotou a hranicí tajgy. Vyskytuje se nepůvodně ve Velké Británii a na Novém Zélandu, kam byl v 19. resp. 20. století introdukován (Cramp, 1989, viz Obr. 1.). Populace sýčka obecného doznala značného poklesu v mnoha evropských zemích za posledních 70 let (Cramp 1989, van Nieuwenhuysse et al 2008). Tento pokles je velmi citelný v zemích střední Evropy, kde se populace sýčka stává více fragmentární (van Nieuwenhuysse et al. 2008, Šálek & Schröpfer 2008).



Obr. 1.: Mapa rozšíření sýčka obecného (*Athene noctua*; BirdLife International 2022)

Jeho habitat tvoří především volná prostranství mozaikovitého charakteru, můžeme se s ním setkat v blízkosti lidských sídel, jelikož rád obývá farmy, v jejichž blízkosti se nacházejí pastviny, louky a pole (Cramp 1989). Hnízdí v dutinách nebo lidských stavbách, umí také

využívat budky. Velkou část jeho potravy tvoří hmyz jako jsou například brouci nebo rovnokřídlí, dále se živí drobnými obratlovci – plazy, ptáky i obojživelníky (Cramp 1989).

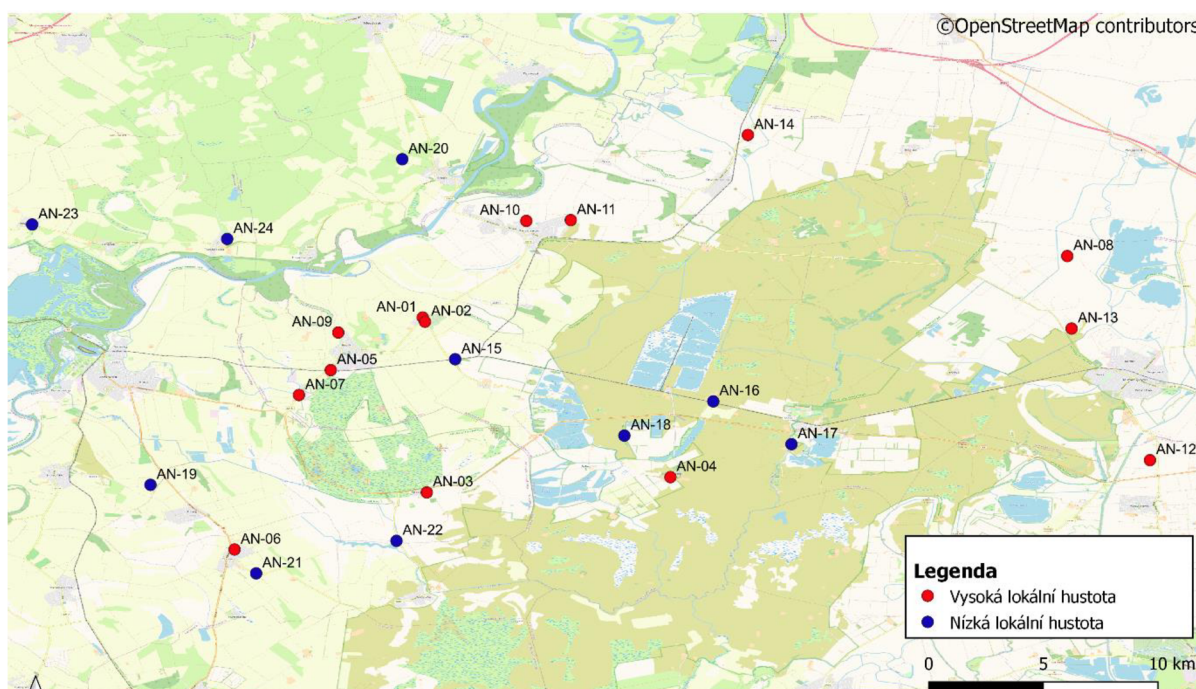
Sýček patří mezi sedentrární druhy, které zpravidla okupují jedno teritorium po celý svůj život, což má za následek, že na místech, kde je vyšší hustota samců, jsou tito jedinci ve vzájemném akustickém kontaktu po dobu několika let (van Nieuwenhuysse et al 2008). Kromě toho na místech s vyšším počtem jedinců dochází k častějším interakcím mezi jednotlivými jedinci, jelikož se jedná o poměrně stálou komunitu. Oproti tomu samci, kteří žijí izolovaně od ostatních samců, mohou přijít do interakce s jiným sýčkem jen výjimečně, například při interakci s potulným jedincem, který hledá teritorium.

Hlasový projev sýčka zahrnuje širokou paletu zvuků, do detailu bylo popsáno 22 různých typů vokalizace (Exo & Scherzinger 1989). Během hnízdní sezóny sýčci nejvíce produkují tzv. „chewing call“ a „territorial call“. (Hardouin et al. 2008, Exo 1984). „Chewing call“ mohou vydávat obě pohlaví, ale teritoriální volání vydávají pouze samci, jelikož se jedná o typ hlasového projevu, kterým vymezují své území (Hardouin et al. 2008, Exo 1984). Právě na základě teritoriálních hlasů mohou sýčci rozpoznávat sousední samce od cizích jedinců (Hardouin et al. 2006).

Dalším výrazným hlasovým projevem je „excitement call“, který může být využit jak při interakci se samicí (např. při kopulaci) tak i při setkání s rivalem (Cramp 1989). „Excitement call“ je pronikavý a variabilní hlasový projev, který může přecházet do „alarm callu“, což je velmi hlasitý typ vokalizace, který sýček produkuje rychlým staccatovým přednesem (Cramp 1989). Kromě výše zmíněných hlasových projevů lze od sýčka slyšet jedtě mnoho dalších, včetně „begging call“ samic a mláďat, „nesting call“ samic a hlasových projevů spojených s pářením (Cramp 1989).

3.2 Lokalita

Nahrávky analyzované v této práci byly pořízeny v severovýchodním Maďarsku na území Národního parku Hortobágy a v přilehlém okolí (GPS: 47°33'N, 20°54'E). Sběr dat jsem neprováděla sama, jednalo se o data Martina Šálka a Alexandry Průchové z let 2013 a 2014, která mi byla pro účely magisterské práce poskytnuta. Nahrávání probíhalo na lokalitách, kde se vyskytoval pouze jeden samec (osamělé farmy) a na lokalitách, kde spolu sousedila teritoria více samců (větší vesnice a města, viz Obr.2).



Obr. 2: Mapa lokalit – červenými body označeni jedinci v jejichž blízkém sousedství se vyskytovali další samci, modrými body označeni izolovaní jedinci.

3.3 Nahrávky

Sýčci byli nahráváni ve 2 sezónách v letech 2013 a 2014 v době nejvyšší vokální aktivity na přelomu března a dubna. Byl zaznamenáván spontánní hlasový projev jedinců bez předchozí provokace playbackem. Každé teritorium bylo nahráváno jen jednou. Identita volajících samců nebyla nezávisle ověřena. Předpokládám, že na každém samostatném teritoriu byl nahrán jiný samec.

Nahrávky byly pořízeny autonomními nahrávači Olympus DM 650. Nahrávače byly připevněny na strom, plot nebo jiný podobný objekt ve voděodolném krytu v blízkosti 5-10 m od hnízda. Nahrávání probíhalo v noci od 19:00 do 7:00, tzn. celkem bylo nahráno 12 hodin záznamu za noc.

Z pořízených záznamů bylo vybráno 24 jedinců s dostatečně kvalitními nahrávkami pro následné analýzy, přičemž 14 jedinců obývalo teritoria, která sousedila s teritorií jiných samců, a tudíž tito samci měli akustický kontakt se svými sousedy. Tito samci byli nahráváni ve větších vesnicích, které mohou poskytnout hnízdní dutinu a dostatek potravy pro více samců. Zbylí jedinci, konkrétně 10, se vyskytovali v teritoriu samostatně na opuštěných farmách, které jsou vhodné pouze pro jednoho samce. Tito jedinci tudíž neměli žádný akustický kontakt s jinými jedinci.

Z celonočního záznamu byly vybrány kvalitně zaznamenané sekvence teritoriálního hlasového projevu sýčka o délce 3-5 min a zároveň byly sekvence vybírány z různých částí noci. Z těchto sekvencí jsem vybrala 25-30 jednotlivých hlasů od každého jedince, nicméně při pozdějších analýzách bylo nutné některé hlasy vyřadit a tak se jejich finální počet pohybuje mezi 23 a 27 hlasy na jedince (viz Tab. 1).

Tab. 1: Přehled dat použitých pro analýzu.

Jedinec	Hustota	Počet vybraných úseků	Počet vybraných hlasů
AN-01	vysoká	4	26
AN-02	vysoká	5	24
AN-03	vysoká	6	26
AN-04	vysoká	5	26
AN-05	vysoká	5	25
AN-06	vysoká	5	25
AN-07	vysoká	5	24
AN-08	vysoká	5	24
AN-09	vysoká	4	25
AN-10	vysoká	5	26
AN-11	vysoká	5	26
AN-12	vysoká	4	26
AN-13	vysoká	5	25
AN-14	vysoká	4	25
AN-15	nízká	3	24
AN-16	nízká	5	25
AN-17	nízká	4	25
AN-18	nízká	5	24
AN-19	nízká	5	23
AN-20	nízká	6	25
AN-21	nízká	3	26
AN-22	nízká	4	27
AN-23	nízká	5	25
AN-24	nízká	3	23

3.4 Analýza nahrávek

Sekvence pro následné zpracování byly vybrány a vystřiženy za pomoci programu Avisoft SASLab Pro (verze 5.2.12), jelikož nahrávky byly již dříve anotovány v tomto programu. Vystřižené sekvence byly následně akusticky analyzovány v programu Cornell Raven Pro (verze 1.6.1.).

Před samotným měřením parametrů byla upravena sampling frequency všech selekcí na 4000 Hz. Dále byl použit band pass filter, pomocí kterého bylo odfiltrováno všechny zvuky s nižší frekvencí než 500 Hz a vyšší než 2000 Hz. Bylo použito následující nastavení spektrogramu: window length = 13 s; window type = Hann; time grid overlap = 97,5 %.

U hlasů byl měřen 1 temporální parametr, a to jeho délka (s). Dále byla měřena modulace peakové frekvence (Hz) v rámci hlasu. Během tohoto měření byla u každého hlasu měřena peaková frekvence na 10 místech v hlasu, které od sebe byly stejně vzdálené. Modulace peakové frekvence byla úspěšně použita pro analýzu individuality u dalších druhů sov (např. Galeotti & Pavan 1991) a u sýčka byla vyhodnocena jako nejlepší metoda popisu individuality (Linhart & Šálek 2017). Výsledky měření byly graficky vyneseny na schematických spektrogramech, kde se vzájemně překrývají měření všech hlasů daného sýčka. Tyto schematické spektrogramy je možné použít pro rychlou kontrolu měření a rychlému přehledu o rozdílech hlasů mezi jednotlivými samci a variabilitě hlasů v rámci jedince (Příloha 1 a 2).

3.5 Statistická analýza

Veškeré statistické analýzy byly provedeny v programu R pro Windows (verze 1.3.1073, RStudio Team).

V prvním kroku jsem spočítala PCA pro všechny jedince dohromady. Tímto krokem jsem z původních proměnných získala nový soubor proměnných (hlavní komponenty), které nejsou vzájemně korelované a které je možné využít pro další analýzy. Následně jsem spočítala indexy individuality zvlášť pro solitérní samce a samce se sousedy. Prvním indexem individuality byl discrimination score (DS), které udává celkové procento hlasů, které byly správně přiřazeny k jedinci v diskriminační analýze. Druhým počítaným indexem byl tzv. Beecher's information statistic (HS). Tento index v zásadě udává poměr variability v rámci jedince k celkové variabilitě mezi jedinci. Čím vyšší je hodnota tohoto indexu, tím více individuálních podpisů je zakódováno ve vokalizaci. Počet individuálních podpisů pro daný dataset se dá vypočítat umocněním 2 na hodnotu Beecher's information statistic (počet jedinečných individuálních podpisů = 2^{HS}).

Dalším krokem bylo vytvoření dvou diskriminačních analýz – zvlášť pro jedince se sousedy a pro solitérní jedince. Data pro diskriminační analýzu byla rozdělena na trénovací a testovací dataset tak, aby testovací dataset obsahoval přesně 10 náhodně vybraných hlasů od každého jedince a trénovací dataset obsahoval zbytek hlasů, tj. 13-17 hlasů na jedince. Pomocí trénovacího datasetu byl vytvořen model LDA (linear discriminant analysis) model. Model

LDA byl následně ověřen na testovacím datasetu. Procentuální úspěšnost klasifikace samců ve vysoké a nízké hnízdní hustotě na základě LDA modelu byla porovnána neparametrickým Mann-Whitneyovým testem implementovaným v R jako nepárový `wilcox.test`.

Následné analýzy zkoumaly, která ze složek individuality v hlasech sýček by se mohla na celkové individualitě podílet. Porovnála jsem variabilitu v rámci jedince a mezi jedinci u obou skupin samců.

Variabilita v rámci jedinců byla zjišťována pomocí výpočtu akustické vzdálenosti hlasů v rámci jednotlivých jedinců (within-individual distance, WID), vždy zvlášť pro skupinu samců se sousedy a pro skupinu izolovaných samců. Pro každého samce jsem určila hodnoty průměrného hlasu (centrum) daného samce a spočítala euklidovskou vzdálenost mezi každým jednotlivým hlasem samce a jeho centrem. Tyto jednotlivé vzdálenosti jsem poté v rámci samce zprůměrovala a použila pro statistický test. Variabilita mezi jedinci byla vyjádřena podobně – vypočítáním akustické vzdálenosti mezi centrem každého jedince a centrem skupiny (between-individual distance, BID). Kromě těchto vzdáleností jsem také počítala párovou vzdálenost jedinců v obou skupinách samců jako euklidovskou vzdálenost mezi centry každou kombinací dvou párů samců. Potenciální rozdíly mezi samci z vysokých a nízkých hustot byly následně ověřeny třemi ANOVA testy, kde vysvětlující proměnnou byla hnízdní hustota a závislou proměnnou byla postupně průměrná variabilita v rámci jedince (WID), variabilita mezi jedinci (BID) a párová vzdálenost mezi jedinci.

4 Výsledky

4.1 Celková individualita v hlasech

Tab. 2: Výsledky indexů individuality pro samce z vysokých a nízkých hustot.

Hustota	Discrimination score (DS)	Beecher's information statistic (HS)
Vysoká	0,864	4,85
Nízká	0,805	3,84

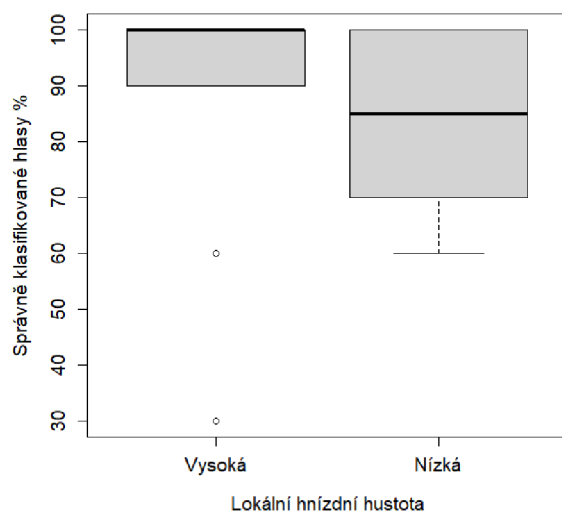
Pro vyjádření celkové individuality v hlasech byly spočítány dva indexy individuality – discrimination score (DS) a Beecher's information statistic (HS) (viz. Tab.2).

Oba indexy, DS i HS, vyšly vyšší pro jedince z vyšších hustot, což značí vyšší individualitu v této skupině. Při přepočtení hodnot HS na počet individuálních podpisů je v datasetu solitérních samců detekováno 14,3 individuálních podpisů a v datasetu samců se sousedy 28,8 individuálních podpisů.

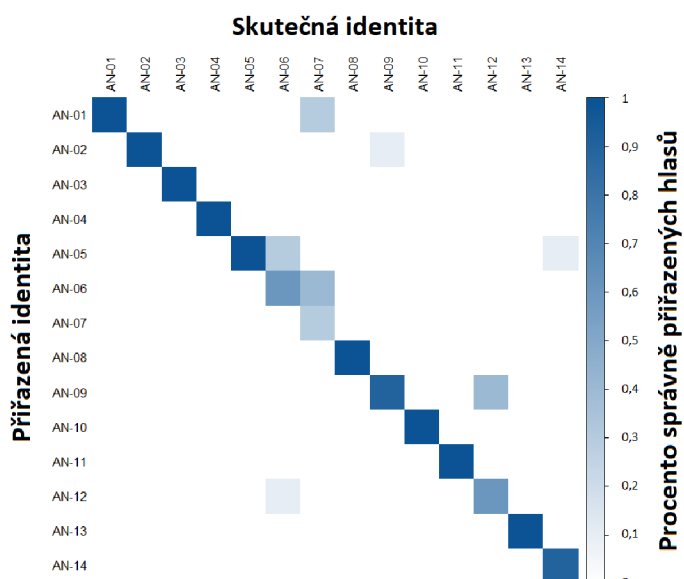
Dále jsem porovnávala úspěšnost klasifikace každého samce zvlášť s pomocí LDA, kdy byla data rozdělena na trénovací a testovací dataset. První dvě osy LDA vysvětlily nejvíce variability v hlasech – LD1 = 45,05 % a LD2 = 32,05 %.

LDA model dokázal s vysokou úspěšností klasifikovat hlasy z testovacího datasetu jak pro jedince z vysoké lokální hustoty – celková úspěšnost klasifikace 87,86 %, tak izolované jedince – celková úspěšnost klasifikace 84 %. Při porovnání úspěšnosti klasifikace pro každého samce zvlášť nebyla úspěšnost klasifikace signifikantně odlišná mezi skupinami (Mann-Whitney U test, $W = 50,5$, $p = 0,2326$, viz Obr.3).

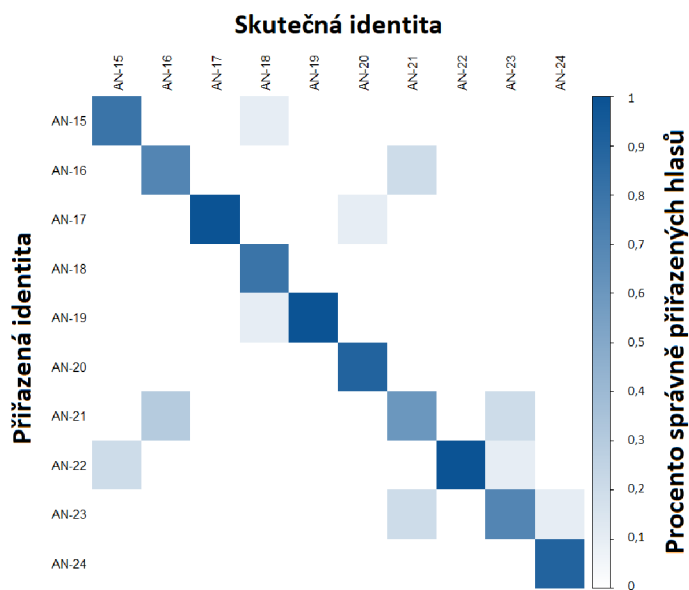
Z confusion matrix obou LDA analýz (viz Obr.4 a Obr.5) lze říci, že klasifikace jednotlivců byla částečně úspěšnější u samců pocházejících z vyšší lokální hustoty. Nízké procento úspěšnosti u této skupiny bylo ovlivněno především jedinci AN-06, AN-07 a AN-12, u kterých docházelo k nejčastějším záměnám s jinými samci. U samců z nízké hnízdní hustoty docházelo ke srovnatelně velkým záměnám téměř mezi všemi jedinci.



Obr. 3: Box-plot zobrazující úspěšnost klasifikace jedinců na základě LDA modelu. Boxplot zobrazuje medián, kvartily, minimum, maximum a odlehlé hodnoty.



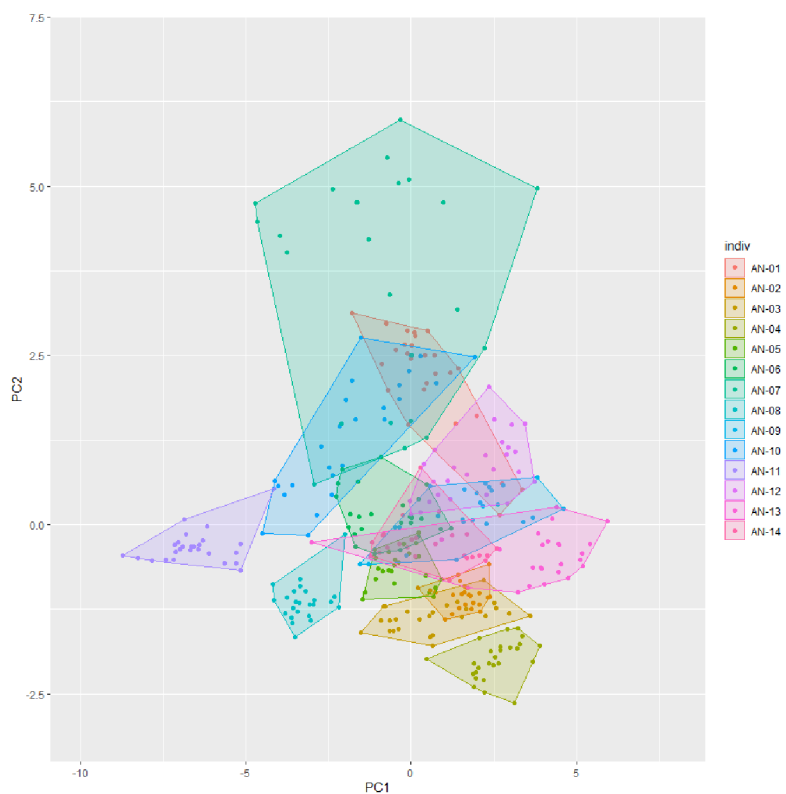
Obr. 4: Confusion matrix zobrazující úspěšnost klasifikace pro jednotlivé samce z vysoké lokální hustoty. Sloupce označují skutečnou identitu jedinců na základě nahrávek, řádky zobrazují identitu přiřazenou na základě LDA modelu.



Obr. 5: Confusion matrix zobrazující úspěšnost klasifikace pro jednotlivé samce z nízké lokální hustoty. Sloupce označují skutečnou identitu jedinců na základě nahrávek, řádky zobrazují identitu přiřazenou na základě LDA modelu.

4.2 Variabilita v rámci jedince a mezi jedinci

Grafické znázornění prvních dvou hlavních komponent (PC1 a PC2) jednotlivých hlasů pro samce z vysoké lokální hustoty ukazuje, že polygony vytvořené těmito hlasy se zdají být poměrně menší a mají menší tendenci se překrývat, než polygony hlasů samců z nízké lokální hustoty (viz Obr.6 a Obr.7). Tato vizualizace naznačuje, že samci z vysokých lokálních hustot mají tendenci mít individuálně odlišnější hlasy než ti z hustot nízkých.



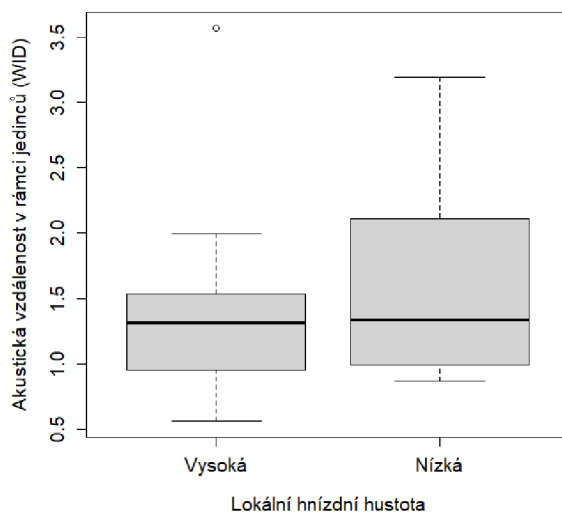
Obr. 6: Grafické znázornění hlasů jednotlivých samců z vysoké lokální hustoty. Každý bod představuje jeden hlas od daného jedince rozmístěný v dvourozměrném prostoru na základě LDA.



Obr. 7: Grafické znázornění hlasů jednotlivých samců z nízké lokální hustoty. Každý bod představuje jeden hlas od daného jedince rozmístěný v dvourozměrném prostoru na základě LDA.

4.3 Variabilita v rámci jedince (Within-individual variation, WID)

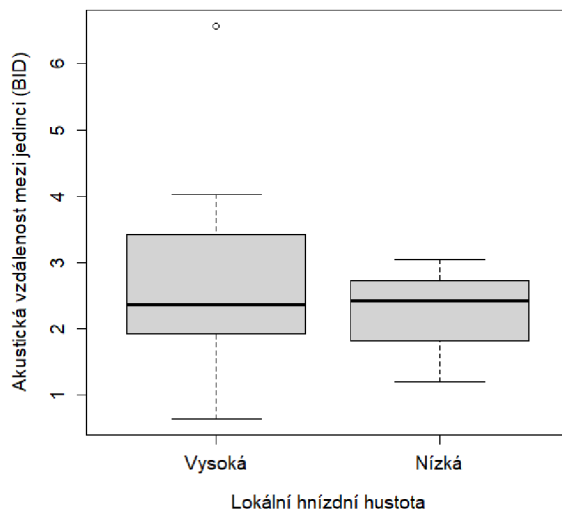
Variabilita v rámci jedince se na základě výpočtu akustické vzdálenosti signifikantně neliší mezi samci z vysoké a nízké lokální hnízdni hustoty (ANOVA, $F_{1,22} = 0.674$, $p = 0,421$) (viz Obr.8).



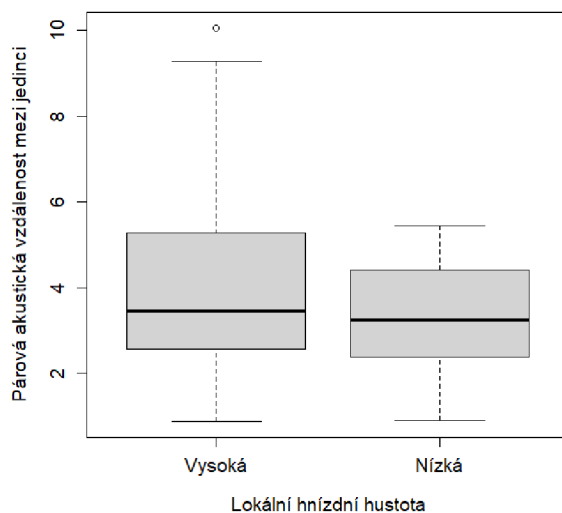
Obr. 8: Box-plot zobrazující akustickou vzdálenost v rámci jedinců (WID) pro samce z vysoké a nízké lokální hustoty. Boxplot zobrazuje medián, kvartily, minimum, maximum a odlehlé hodnoty.

4.4 Variabilita mezi jedinci (Between-individual variation, BID)

Variabilita mezi jedinci se na základě výpočtu akustické vzdálenosti signifikantně neliší mezi samci z vysoké a nízké lokální hnízdni hustoty (ANOVA, $F_{1,22} = 0.568$, $p = 0.459$, Obr.9). Ovšem při srovnání párové akustické vzdálenosti vyšel průkazný rozdíl mezi oběma skupinami (ANOVA, $F_{1,134} = 5.183$, $p = 0,0244$), značící vyšší vokální individualitu u samců z vyšší lokální hnízdni hustoty (viz Obr.10).



Obr. 9: Box-plot zobrazující akustickou vzdálenost mezi jedinci (BID) pro samce z vysoké a nízké lokální hustoty. Boxplot zobrazuje medián, kvartily, minimum, maximum a odlehlé hodnoty.



Obr. 10: Box-plot zobrazující párovou akustickou vzdálenost mezi jedinci pro samce z vysoké a nízké lokální hustoty. Boxplot zobrazuje medián, kvartily, minimum, maximum a odlehlé hodnoty.

5 Diskuze

Naše výsledky naznačují, že vokalizace jedinců, kteří mají sousedy, je více individuálně odlišná, než vokalizace jedinců žijících samostatně. Ačkoli nebyla prokázána menší intra-individuální variabilita vokalizace jednotlivých jedinců z vyšších lokálních hustot, variabilita mezi jednotlivými jedinci byla prokazatelně vyšší.

Předchozí studie zkoumající závislost vokální individuality na lokální hustotě jedinců nabídl rozporuplné výsledky. Práce Blumstein et al. (2012) nepotvrdila hypotézu vlivu lokální hnízdní hustoty na vyšší individualitu ve vokalizaci různých druhů pěvců, avšak problémem této práce bylo, že nesrovnávala dvě populace stejného druhu s různou hnízdní hustotou. Navíc, druhy pěvců studované v této práci mají vzájemně velmi odlišné vokalizace a jejich velmi obecná analýza nemusela zachytit podstatné individuální znaky ve zpěvech, což pravděpodobně není vhodné pro takovýto typ studie.

Další studie, která nepotvrdila souvislost vokální individuality a hustoty jedinců, zkoumala tento jev u populace výra velkého (*Bubo bubo*), nicméně tato populace měla velmi vysokou hnízdní hustotu oproti jiným populacím (Delgado et al. 2013). Dá se tedy předpokládat, že variabilita jedinců na tomto území nebyla příliš vysoká z důvodu vysoké genetické podobnosti mezi jedinci. Studie se rovněž zaměřila jen na jednu populaci a rozdíly mezi populacemi dokumentuje nepřímě s odkazem na jinou studii zcela jiné populace (Lengagne 2001).

Spojitost mezi vokální individualitou a hustotou jedinců na daném území byl studován u lachtanů hřivnatých (*Otaria flavescens*) (Trimble & Charrier 2011). Autoři uvádějí hustotu jedinců jako jednu z mnohých příčin vysoké vokální individuality jedinců, ale zmiňují také další faktory, které by mohly mít na individualitu vliv. Jedním z nich je také značná geografická vzdálenost obou studovaných populací, která by mohla souviset i s jejich genetickou odlišností.

V této práci jsme studovali pouze jeden druh a porovnávali vokalizaci samců ze dvou rozdílných hnízdních hustot v jedné populaci. Pro stanovení individuality v hlasech jsme jinak použili běžné analytické metody – diskriminační analýzu, Beecher's information statistic. Navíc, tato studie hodnotí také variabilitu v rámci jedince a variabilitu mezi jedinci.

Sýček je vhodný modelový druh pro studium hlasové individuality. Je to sedentární druh, který většinu svého života setrvává v jednom teritoriu, setkává se tak po celou tuto dobu

se svými blízkými sousedy. Při takovém dlouhodobém soužití je výhodné znát přesnou identitu svého souseda, jelikož individuální rozpoznávání umožňuje spojit konkrétního jedince s jeho chováním (Tibbetts & Dale 2007). Hlasy sýčka jsou individuálně variabilní a sýčci rozpoznávají sousedy od cizích samců (Hardouin et al. 2006). Teritoriální hlasy sýčků lze jednoduše popsat a analyzovat.

Předchozí studie zaměřené na to, zda jsou teritoriální hlasy jedinců ve vysoké hnízdní hustotě individuálně odlišnější než hlasy jedinců z nižších hnízdních hustot nepřinesly přesvědčivé výsledky. Individualita i variabilita ve vokalizaci může být ovlivněna řadou faktorů, které je nutné zvážit.

Vliv geografie

Akustické vlastnosti hlasů z různých geografických oblastí (lokalit) se mohou lišit, a to jak v makrogeografickém (Isler et al. 2005, Mager et al. 2007) tak v mikrogeografickém měřítku (Peake and McGregor 1999, Fitzsimmons et al. 2008). Variabilita hlasů v makrogeografickém měřítku je také často spojena s genetickou odlišností mezi skupinami (Podos & Warren 2007). V našem případě je variabilitu hlasových projevů těžké přisoudit rozdílům v geografické poloze a rozloze obou skupin. Obě skupiny byli nahrávané ve stejné oblasti a zaujímají i podobnou rozlohu (Obr. 2), takže vyšší individualita u samců ve vysokých lokálních hustotách pravděpodobně není dána například výrazně většími vzdálenostmi mezi samci. Geograficky nejvzdálenější samci ve vysoké hustotě AN-08, AN-12, AN-13 se hlasem nezdaří výrazně odlišnější od ostatních samců (Obr. 2, Obr. 6, Příloha 1).

Vliv genetiky

Rozdíly v hlasech mezi oběma skupinami by mohl být dán rozdílem v jejich genetické variabilitě. Velmi podrobně závislost genetiky a rozdílů ve vokalizaci zkoumala práce zabývající se vztahem mikrodialektů a genetických faktorů u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton 2001). Výsledky publikované v této práci prokázaly vztah genetické vzdálenosti mezi jedinci a různých mikrodialektů ve studované populaci. Odlišná vokalizace zároveň vede ke sníženému toku genů mezi jednotlivými skupinami s různými mikrodialekty, což může ještě umocňovat genetické rozdíly mezi jedinci. Na druhou stranu, i přes genetické rozdíly populací nemusíme pozorovat výrazné rozdíly ve vokalizaci, což ukázala například studie na puštíku proužkovaném (*Strix varia*) (Odom & Mennill 2012). Jelikož jsou samci ve vysokých

i nízkých hustotách součástí jedné populace na překrývajícím se území, nepředpokládáme mezi jedinci, kteří žijí ve vysoké a nízké lokální hnízdní hustotě rozdíly v genetické variabilitě.

Vliv chybného přiřazení hlasů k jedinci

Samci v této práci nebyli individuálně značeni, proto teoreticky mohlo dojít k tomu, že ve vysokých hustotách jsme chybně přisoudili hlasy dvou nebo více samců pouze jednomu samci. V takovém případě by došlo ke zvýšení akustické variability v rámci jedince a tím ke snížení celkové individuality u samců žijících ve vysokých hustotách. Na základě výsledků ale pravděpodobně k této chybě nedošlo, protože variabilita v rámci jedince byla srovnatelná u obou skupin a celková variabilita byl a u jedinců ve vysokých hustotách vyšší. Sloučení samců by mohlo být patrné na grafickém znázornění hlasů, ale ani tam není sloučení samců nijak nápadné zvláště při srovnání s hlasy z nízkých hustot a jejich variabilitou (Příloha 1, Příloha 2).

Vliv podchycené variability jedince

Individualitu může negativně ovlivnit vyšší variabilita v rámci jedince a tu zase může ovlivnit to, kolik nahrávek od daného samce a z jakého časového rozsahu se analyzovalo. Na rozdíl od jiných studií, které často nahrávají hlasy během jediného okamžiku, v této práci jsme vybírali sekvence napříč nahrávkou z jedné noci. Měla jsem tak šanci lépe podchytit variabilitu v rámci jedince, ale počet analyzovaných sekvencí by mohl ovlivnit pozorovanou variabilitu v rámci jedince u obou skupin. Počet sekvencí je ale pro obě skupiny srovnatelný. Pro samce ve vysokých hustotách bylo v průměru analyzováno 4,7 sekvence na samce a pro samce v nízkých hustotách 4,3 sekvence na samce. Pokud by byly pozorované rozdíly v individualitě vedlejším efektem počtu analyzovaných sekvencí, očekávala bych vyšší variabilitu v rámci jedince u samců ve vysoké hustotě, ta byla ale pro obě skupiny srovnatelná. Samci, u kterých jsem využila nejmenší počet hlasů AN-19 a AN-24 se hlasem nezdají výrazně odlišnější od ostatních samců ze stejné lokální hnízdní hustoty (Obr.6, Příloha 2)

S ohledem na výše zmíněné vlivy by mohlo další práci na tomto tématu vylepšit:

- Porovnání hlasů sousedících jedinců a hlasů náhodných dvojic. Pokud sýčci zvyšují individualitu v závislosti na sousedech, bylo by zajímavé otestovat, jestli sousedící jedinci maximalizují vzájemné rozdíly ve vokalizaci ve srovnání s náhodnými, nesousedícími samci. V této studii nebyli přímí sousedé s výjimkou AN-01 a AN-02

analyzováni. Příklad těchto dvou samců ale ukazuje, že rozdíly v hlase sousedících samců mohou být výrazné (Obr. 6, Příloha 1)

- Analýza genetické příbuznosti mezi studovanými jedinci. Tato studie naznačuje, že sociální prostředí (hnízdění ve vysoké a nízké hustotě) může ovlivňovat individualitu v hlase sýčka. I když na základě geografického překryvu obou skupin předpokládám, že genetická variabilita u obou skupin je podobná a nemá zásadní vliv na dosažené výsledky, bez reálných genetických dat to nelze vyloučit.
- Výběr většího počtu hlasů od jednotlivých jedinců a zvětšení časového rozsahu, ze kterého jsou vybírány hlasy pro analýzu, tj. nahrávat jedince po dobu několik nocí za sebou případně nahrávat jedince několikrát v průběhu sezóny. Taková analýza by potvrdila předpoklad, že hlasy sýčka, podobně jako hlasy jiných sov se v čase příliš nemění.

Vokalizace sýčků, stejně jako vokalizace jiných sov, je dána geneticky a sovy se jí neučí od svých rodičů, jako je tomu například u pěvců (König et al. 1999). Je tedy zvláštní, že u dvou skupin, které se liší pouze hustotou jedinců na daném území, pozorujeme odlišnou míru individuality v hlasech jedinců. Konkrétně se zdá, že u sýčků žijících ve vysoké lokální hustotě dochází k rozrůznění hlasů mezi jedinci. Zdá se, že jedinci žijící v izolovaných teritoriích nejsou nuceni svou vokalizaci upravovat v závislosti na podobě hlasů ostatních samců tak, aby se od nich odlišili. Využívají tudíž omezenější rozsah vrozených vokálních možností. Oproti tomu samci, kteří mají ve svém blízkém okolí další sýčky, se snaží svůj hlasový projev jednoznačně vymezit, a tím se jejich hlasy mohou více odklánět od průměrovaného, druhově specifického hlasu.

Situace, kdy jedinci modifikují svůj hlasový projev k odlišnosti od jedinců v okolí se někdy označuje inovativní učením hlasů a na rozdíl od učení hlasů imitací se těžko prokazuje. Inovativní učení hlasů bylo popsáno u delfinů, kteří mají své individuální hlasové podpisy (tzv. „signature whistles“). Delfíni využívají hlasových podpisů ostatních jedinců jako vzor při tvorbě svého vlastního hlasového podpisu, ale dále jej modifikují, čímž si vytvářejí svůj vlastní jedinečný hlasový signál (Sayigh et al. 1990, Janik & Sayigh 2013). Rovněž bylo navrženo v případě rypoušů, kdy se předpokládá, že mladí samci mají velmi variabilní hlasy a postupem času si utvářejí svůj vlastní na základě odposlouchávání dospělých jedinců v jejich okolí (Casey et al. 2018). U ptáků je zajímavým příkladem změna hlasu u samců potáplic ledních (*Gavia immer*), kteří při změně teritoria mění svůj hlas. Vokalizace nových samců v teritoriu je vždy co nejvíce odlišná od vokalizace jeho předchozího majitele a zároveň stále

individuální a v některých případech i výrazně odlišná od vokalizace sousedních samců (Walcott et al. 2005). Existují práce, které naznačují, že sovy nejsou schopné se učit imitací. Například Appleby & Redpath (1997) dokládají, že vokalizace sousedících samců puštíků obecných (*Strix aluco*) není vzájemně podobná, a puštíci pravděpodobně nejsou schopni sociálního učení hlasů od sousedních jedinců. Žádná práce zatím u sov nedokládá, že by sovy byly schopny inovativního učení hlasů.

6 Závěr

Na základě analýz prezentovaných v této práci lze říci, že teritoriální hlas jedinců žijících ve vyšších lokálních hustotách vykazuje vyšší individualitu než hlas jedinců žijících v hustotách nižších. Tuto celkově vyšší individualitu vysvětluje vyšší variabilita vokalizace mezi jedinci nikoliv fakt, že jedinci snížili variabilitu svého volání (variabilita v rámci jedince). Zdá se, že individualita v hlase sýčka může být ovlivněna sociálním prostředím, konkrétně přítomností sousedních samců v doslechové vzdálenosti.

7 Literatura

- Amorim, M.C.P., Vasconcelos, R.O. (2008)** Variability in the mating calls of the Lusitanian toadfish *Halobatrachus didactylus*: cues for potential individual recognition. *Journal of Fish Biology*, 73(6):1267-1283.
- Appleby, B.M., Redpath, S.M. (1997)** Variation in the male territorial hoot of the Tawny Owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis*, 139(1):152-158.
- Aubin, T., Jouventin, P. (1998)** Cocktail-party effect in king penguin colonies. Proceedings of the Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences*, 265(1406):1665-1673.
- Aubin, T., Jouventin, P., Hildebrand, C. (2000)** Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society B*, 267(1448):1081-1087.
- Aubin, T. (2004)** Penguins and their noisy world. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2):279-283.
- Baker, M.C., Thompson, D.B., Sherman, G.L. (1981)** Neighbor/stranger song discrimination in white-crowned sparrows. *The Condor*, 83(3):265-267.
- Bee, M.A., Kozich, C.E., Blackwell, K.J., Gerhardt, H.C. (2001)** Individual variation in advertisement calls of territorial male green frogs, *Rana clamitans*: implications for individual discrimination. *Ethology*, 107(1):65-84.
- Beecher, M.D., Beecher, I.M., Hahn, S. (1981)** Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis. *Animal Behaviour*, 29(1):95-101.
- Beecher, M.D. (1988)** Kin recognition in birds. *Behavior genetics*, 18(4):465-482.
- Beightol, D.R., Samuel, D.E. (1973)** Sonographic analysis of the American Woodcock's "peent" call. *The Journal of Wildlife Management*, 37:470-475.
- Benson-Amram, S., Heinen, V.K., Dryer, S.L., Holekamp, K.E. (2011)** Numerical assessment and individual call discrimination by wild spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, 82(4):743-752.

- Blumstein, D.T., Daniel, J.C. (2004)** Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*, 68(6):1257-1265.
- Blumstein, D.T., Verneyre, L., Daniel, J.C. (2004)** Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1550):1851-1857.
- Blumstein, D.T., McClain, D.R., De Jesus, C., Alarcón-Nieto, G. (2012)** Breeding bird density does not drive vocal individuality. *Current Zoology*, 58(5):765-772.
- Boeckle, M., Bugnyar, T. (2012)** Long-term memory for affiliates in ravens. *Current Biology*, 22(9):801-806.
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. (1998)** *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, ISBN: 0-87893-100-7.
- Bragina, E.V., Beme, I.R. (2010)** Siberian crane duet as an individual signature of a pair: comparison of visual and statistical classification techniques. *Acta ethologica*, 13(1):39-48.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K., Rybak, F. (2008)** How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology*, 211(3):317-326.
- Budka, M., Osiejuk, T.S. (2013)** Neighbour–stranger call discrimination in a nocturnal rail species, the Corncrake *Crex crex*. *Journal of Ornithology*, 154(3):685-694.
- Budka, M., Deoniziak, K., Tumił, T., Woźna, J.T. (2018)** Vocal individuality in drumming in great spotted woodpecker—A biological perspective and implications for conservation. *Plos one*, 13(2):e0191716.
- Calcari, C., Pilenga, C., Baciadonna, L., Gamba, M., Favaro, L. (2021)** Long-term stability of vocal individuality cues in a territorial and monogamous seabird. *Animal cognition*, 24(6):1165-1169.
- Casey, C., Reichmuth, C., Costa, D.P., Le Boeuf, B. (2018)** The rise and fall of dialects in northern elephant seals. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1892):20182176.

- Cramp, S. (1989)** *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic, Volume IV: Terns to Woodpeckers*. Oxford: Oxford University Press, ISBN: 0-19-857505-X:2704.40.
- Delgado, M.D.M., Caferri, E., Mendez, M., Godoy, J.A., Campioni, L., Penteriani, V. (2013)** Population characteristics may reduce the levels of individual call identity. *Plos One*, 8(10), e77557.
- 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(4):435-453.
- Exo, K.M. (1984)** Die akustische Unterscheidung von Steinkauzmännchen und-weibchen (*Athene noctua*). *Journal für Ornithologie*, 125(1):94-97.
- Exo, K.M., Scherzinger, W. (1989)** Voice and inventory of call-notes of the little owl (*Athene noctua*): description, context and habitat adaptation. *Ecology of Birds*, 11:149–187.
- Farrow, L.F., Barati, A., McDonald, P.G. (2020)** Cooperative bird discriminates between individuals based purely on their aerial alarm calls. *Behavioral Ecology*, 31(2):440-447.
- Feng, J.J., Cui, L.W., Ma, C.Y., Fei, H.L., Fan, P.F. (2014)** Individuality and stability in male songs of cao vit gibbons (*Nomascus nasutus*) with potential to monitor population dynamics. *PLoS One*, 9(5), e96317.
- Fitzsimmons, L.P., Barker, N.K., Mennill, D.J. (2008)** Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *The Auk*, 125(4):908-914.
- Galeotti, P., Pavan, G. (1991)** Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethology Ecology & Evolution*, 3(2):113-126.
- Gamba, M., Colombo, C., Giacoma, C. (2012)** Acoustic cues to caller identity in lemurs: a case study. *Journal of Ethology*, 30(1):191-196.
- Garrick, L.D., Lang, J. W., Herzog, H. A. (1978)** Social signals of adult American alligators. *Bulletin of the AMNH*; v. 160, article 3.

- Gilbert, G., McGregor, P.K., Tyler, G. (1994)** Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of Field Ornithology*, 65:335-348.
- Godard, R. (1991)** Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature*, 350(6315):228-229.
- Grava, T., Mathevon, N., Place, E., Balluet, P. (2008)** Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 150(2):279-287.
- Hardouin, L.A., Tabel, P., Bretagnolle, V. (2006)** Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour*, 72(1):105-112.
- Hardouin, L.A., Rebert, D., Bretagnolle, V. (2008)** A dusk chorus effect in a nocturnal bird: support for mate and rival assessment function. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12:1909–1918.
- 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(1):80-89.
- Humphries, D.J., Finch, F.M., Bell, M.B., Ridley, A.R. (2016)** Vocal cues to identity: pied babblers produce individually distinct but not stable loud calls. *Ethology*, 122(7):609-619.
- Hutchison, R.E., Thorpe, W.H., Stevenson, J.G. (1968)** The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour*, 32(1-3):150-157.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P., Aubin, T. (2001)** Acoustic Communication in a Black-Headed Gull Colony: How Do Chicks Identify Their Parents? *Ethology*, 107(11):961-974.
- Charrier, I. (2020)** Mother–offspring vocal recognition and social system in pinnipeds, *Coding strategies in vertebrate acoustic communication* (Edit: Aubin T., Mathevon N.), 231-246). Springer, ISBN-10: 303039199X.
- Chen, Z., Wiens, J.J. (2020)** The origins of acoustic communication in vertebrates. *Nature communications*, 11(1):1-8.

- Chuang, M.F., Kam, Y.C., Bee, M.A. (2017)** Territorial olive frogs display lower aggression towards neighbours than strangers based on individual vocal signatures. *Animal Behaviour*, 123:217-228.
- Insley, S., Phillips, A.V., Charrier, I. (2003)** A review of social recognition in pinnipeds. *Aquatic Mammals*, 29(2):181-201.
- Isler, M.L., Isler, P.R., Brumfield, R.T. (2005)** Clinal variation in vocalizations of an antbird (*Thamnophilidae*) and implications for defining species limits. *The Auk*, 122(2):433-444.
- Janik, V.M., Sayigh, L.S., Wells, R.S. (2006)** Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(21):8293-8297.
- Janik, V.M., Sayigh, L.S. (2013)** Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(6):479-489.
- Klenova, A.V., Volodin, I.A., Volodina, E.V. (2008)** Duet structure provides information about pair identity in the red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Journal of Ethology*, 26(3):317-325.
- Kitchen, D.M. (2004)** Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Animal behaviour*, 67(1):125-139.
- König, C., Weick, F., Becking, J.-H. (1999)** *Owls: A guide to the owls of the world*. New Haven: Yale University Press, ISBN-10: 0300079206.
- Ladich, F., Winkler, H. (2017)** Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 220(13):2306-2317.
- Lengagne, T. (2001)** Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). *Behaviour*, 138(11-12):1407-1419.
- Lengagne, T., Lauga, J., Aubin, T. (2001)** Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. *Journal of Experimental Biology*, 204(4):663-672.

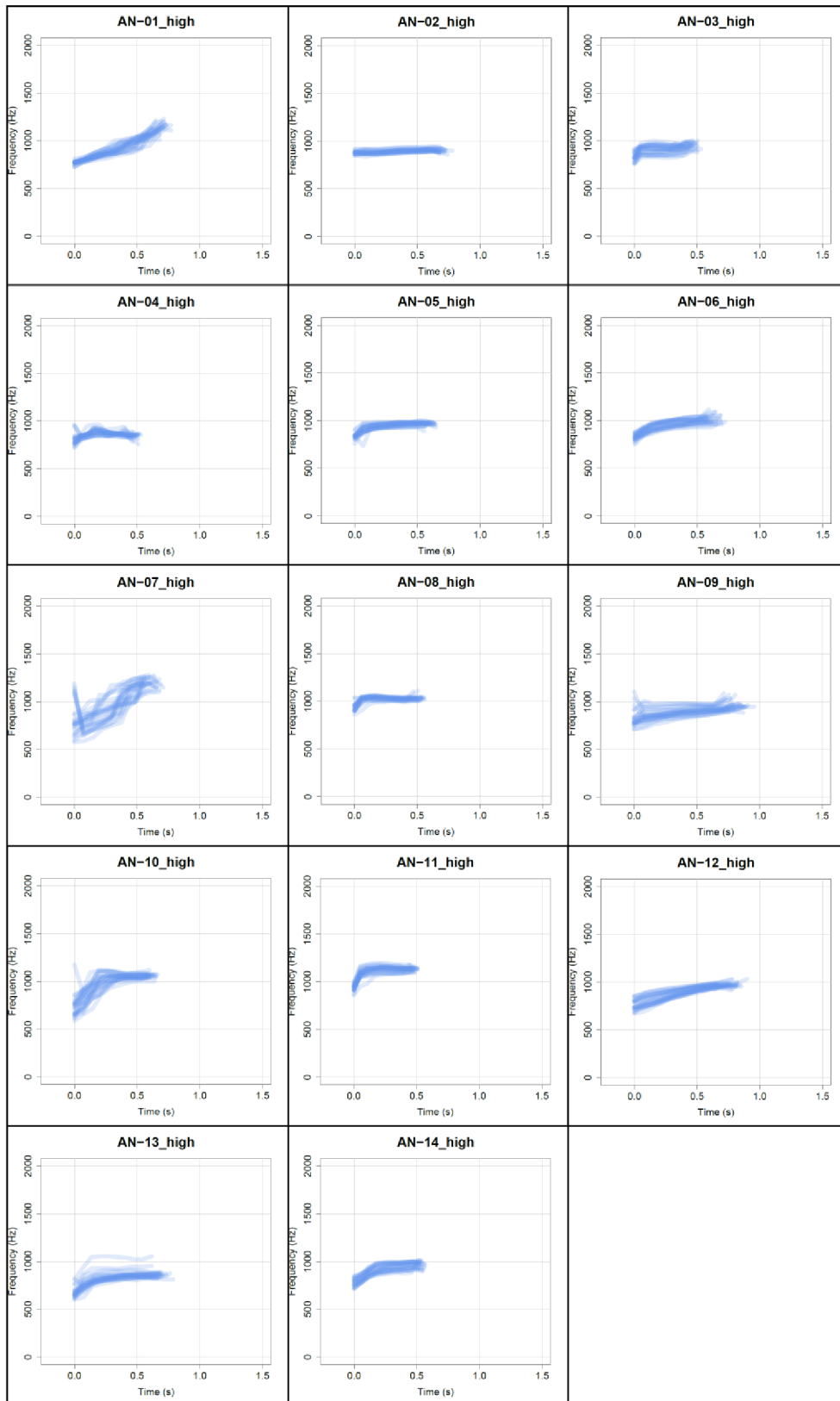
- Levréro, F., Durand, L., Vignal, C., Blanc, A., Mathevon, N. (2009)** Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes Rendus Biologies*, 332(6):579-589.
- Linhart, P., Šálek, M. (2017)** The assessment of biases in the acoustic discrimination of individuals. *PloS one*, 12(5):e0177206.
- MacDougall-Shackleton, E.A., MacDougall-Shackleton, S.A. (2001)** Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: Song dialects are associated with population structure. *Evolution*, 55:2568–2575.
- Mager III, J.N., Walcott, C., Evers, D. (2007)** Macrogeographic variation in the body size and territorial vocalizations of male common loons (*Gavia immer*). *Waterbirds*, 30(1):64-72.
- Mammen, D.L., Nowicki, S. (1981)** Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(3):179-186.
- Marler, P. (2004)** Bird calls: a cornucopia for communication, *Nature's music: The Science of Birdsong*. (Edit: Marler P., Slabbekoorn H.), 132-177. Amsterdam: Elsevier Academic Press, ISBN 0-12-473070-1.
- Medvin, M.B., Beecher, M.D. (1986)** Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, 34(6):1627-1639.
- Medvin, M.B., Stoddard, P.K., Beecher, M.D. (1993)** Signals for parent-offspring recognition: a comparative analysis of the begging calls of cliff swallows and barn swallows. *Animal Behaviour*, 45(5):841-850.
- Mundinger, P.C. (1970)** Vocal imitation and individual recognition of finch calls. *Science*, 168(3930):480-482.
- Odom, K.J., Mennill, D.J. (2012)** Inconsistent geographic variation in the calls and duets of Barred Owls (*Strix varia*) across an area of genetic introgression. *The Auk*, 129(3):387-398.
- Ohms, V.R., Snelderwaard, P.C., ten Cate, C., Beckers, G.J.L. (2010)** Vocal Tract Articulation in Zebra Finches. *PLoS ONE*, 5(7):e11923.
- Owings, D.H., Morton, E.S. (1998)** *Animal vocal communication: a new approach*. Cambridge: Cambridge University Press, ISBN: 0-521-32468-8.

- Peake, T.M., McGregor, P.K., Smith, K.W., Tyler, G., Gilbert, G., Green, R.E. (1998)** Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalizations. *Ibis*, 140(1):120-127.
- Peake, T.M., McGregor, P.K. (1999)** Geographical variation in the vocalisation of the corncrake *Crex crex*. *Ethology Ecology & Evolution*, 11(2):123-137.
- Podos, J., Warren, P.S. (2007)** The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior*, 37:403-458.
- Pollard, K.A. (2011)** Making the most of alarm signals: the adaptive value of individual discrimination in an alarm context. *Behavioral Ecology*, 22(1):93-100.
- Pollard, K.A., Blumstein, D.T. (2011)** Social group size predicts the evolution of individuality. *Current Biology*, 21(5):413-417.
- Puglisi, L., Adamo, C. (2004)** Discrimination of individual voices in male great bitterns (*Botaurus stellaris*) in Italy. *The Auk*, 121(2):541-547.
- Rebbeck, M., Corrick, R., Eaglestone, B., Stainton, C. (2001)** Recognition of individual European Nightjars *Caprimulgus europaeus* from their song. *Ibis*, 143(4):468-475.
- Riede, T., Goller, F. (2010)** Peripheral mechanisms for vocal production in birds – differences and similarities to human speech and singing. *Brain and Language*, 115(1):69–80.
- Ruppli, C.A., Dreiss, A.N., Roulin, A. (2013)** Nestling barn owls assess short-term variation in the amount of vocally competing siblings. *Animal cognition*, 16(6):993-1000.
- Senter, P. (2008)** Voices of the past: a review of Paleozoic and Mesozoic animal sounds. *Historical Biology*, 20(4):255-287.
- Sayigh, L.S., Tyack, P.L., Wells, R.S., Scott, M.D. (1990)** Signature whistles of free-ranging bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*: stability and mother-offspring comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(4):247-260.
- Staaterman, E., Brandl, S.J., Hauer, M., Casey, J.M., Gallagher, A.J., Rice, A.N. (2018)** Individual voices in a cluttered soundscape: acoustic ecology of the Bocon toadfish, *Amphichthys cryptocentrus*. *Environmental Biology of Fishes*, 101(6):979-995.
- 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(3):211-215.

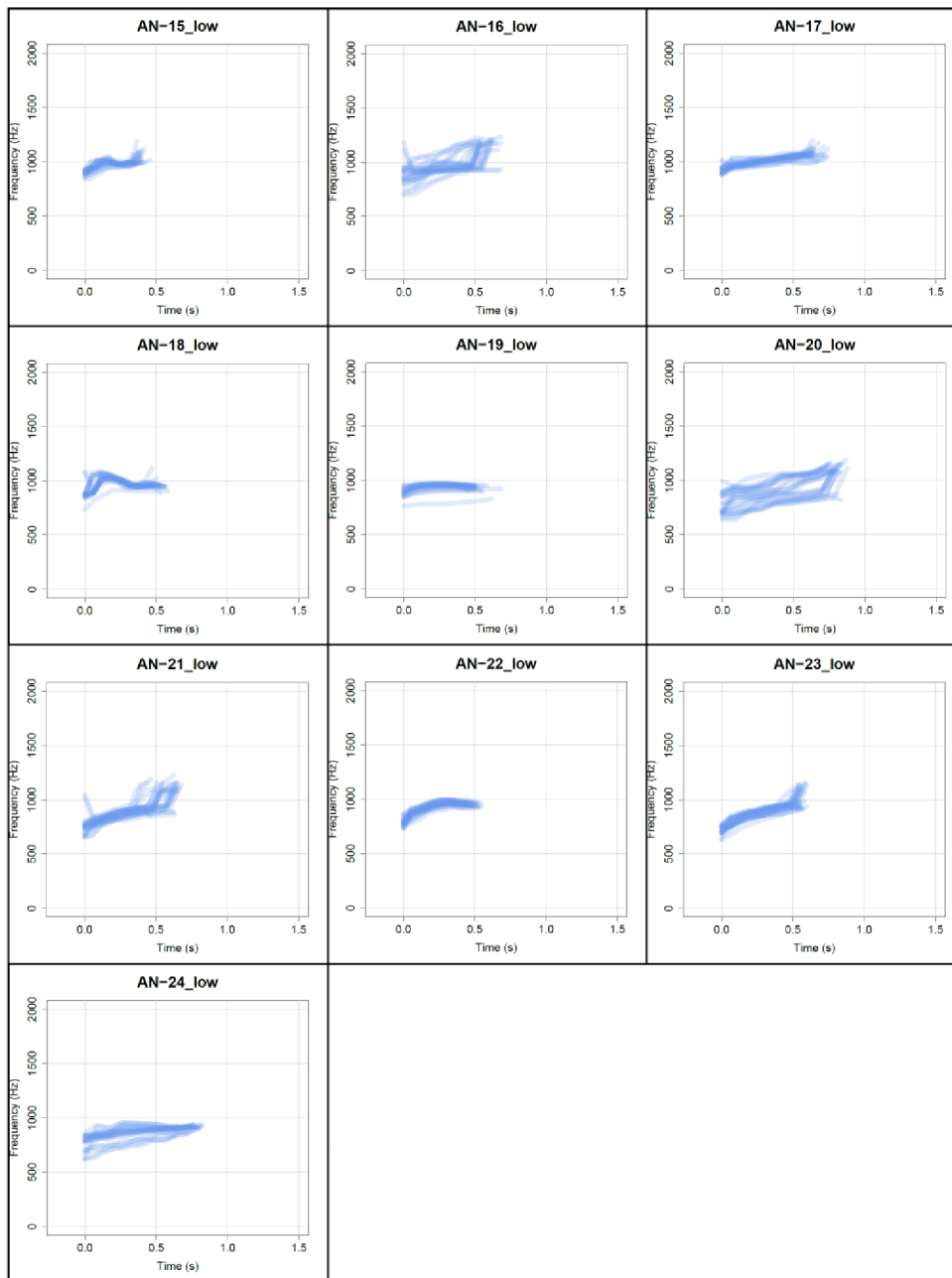
- Šálek, M., Schröpfer, L. (2008)** Population decline of the little owl (*Athene noctua*) in the Czech Republic. *Polish Journal of Ecology*, 56(3):527-534.
- Temeles, E.J. (1994)** The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, 47(2):339-350.
- Terry, A.M., Peake, T.M., McGregor, P.K. (2005)** The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2(1):1-16.
- Thinh, V.N., Hallam, C., Roos, C., Hammerschmidt, K. (2011)** Concordance between vocal and genetic diversity in crested gibbons. *BMC evolutionary biology*, 11(1):1-9.
- Tibbetts, E.A., Dale, J. (2007)** Individual recognition: it is good to be different. *Trends in ecology & evolution*, 22(10):529-537.
- Trimble, M., Charrier, I. (2011)** Individuality in South American sea lion (*Otaria flavescens*) mother–pup vocalizations: Implications of ecological constraints and geographical variations? *Mammalian Biology*, 76(2):208-216.
- van Nieuwenhuysse D., Génot J.C. Johnson D.H. (2008)** *The little owl: conservation, ecology and behaviour of Athene noctua*. Cambridge: Cambridge University Press, ISBN-10: 0521886783.
- Vieira, M., Fonseca, P.J., Amorim, M.C.P., Teixeira, C.J. (2015)** Call recognition and individual identification of fish vocalizations based on automatic speech recognition: An example with the Lusitanian toadfish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(6):3941-3950.
- 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. *Behavioural processes*, 77(2):191-198.
- Walcott, C., Mager, J.N., Piper, W. (2006)** Changing territories, changing tunes: male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Animal Behaviour*, 71(3):673-683.
- Wei, M., Lloyd, H., Zhang, Y. (2011)** Neighbour–stranger discrimination by Yellow-bellied Tit *Parus venustulus*: evidence for the “dear-enemy” effect. *Journal of Ornithology*, 152(2):431-438.

- White, S.J., White, R.E.C., Thorpe, W.H. (1970)** Acoustic basis for individual recognition by voice in the gannet. *Nature*, 225(5238):1156-1158.
- Wich, S.A., de Vries, H. (2006)** Male monkeys remember which group members have given alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1587):735-740.
- Wilkinson, G.S. (2003)** *Social and vocal complexity in bats*. Animal social complexity: Intelligence, culture, and individualized societies, 322-341.
- Wilson, M.L., Hauser, M.D., Wrangham, R.W. (2001)** Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees?. *Animal Behaviour*, 61(6):1203-1216.
- Wilson, D.R., Mennill, D.J. (2010)** Black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, can use individually distinctive songs to discriminate among conspecifics. *Animal Behaviour*, 79(6):1267-1275.
- Zdenek, C.N., Heinsohn, R., Langmore, N.E. (2018)** Vocal individuality, but not stability, in wild Palm Cockatoos (*Probosciger aterrimus*). *Bioacoustics*, 27(1):27-42.

8 Přílohy



Příloha 1: Grafické vyobrazení všech analyzovaných hlasů od jedinců z vysoké lokální hnízdní hustoty.



Příloha 2: Grafické vyobrazení všech analyzovaných hlasů od jedinců z nízké lokální hnízdní hustoty.