

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Anežka Škvařilová

Charakteristiky ptačího zpěvu vypovídající o agresivní motivaci jedince
Signals of escalating aggressive motivation in birdsong

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2022

Poděkování

V první řadě bych ráda poděkovala mé školitelce RNDr. Tereze Petruskové, Ph.D. za obrovskou trpělivost, shovívavost a především za skvělou a pohotovou komunikaci. Dále bych chtěla poděkovat i své rodině a blízkým, kteří mi byli velkou oporou.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3.8.2022

.....

Anežka Škvařilová

Abstrakt

Zpěv hraje u pěvců zásadní roli při komunikaci a zároveň v sobě ukrývá celou řadu informací o vysílateli. Zpěv může například prozradit věk vysílatele, jeho fyzickou zdatnost či individualitu. Zároveň může vypovídat o tom, jak je pěvec ochotný zaútočit. K tomuto účelu používají samci signály eskalace agrese, které uplatňují především při obraně teritoria, kdy se pomocí nich navzájem informují o své motivaci k boji. Existuje několik charakteristik zpěvu pěvců, které jsou některými autory považovány za signály eskalace agrese. Patří mezi ně střídání typů zpěvů, opakování zpěvů oponenta, přezpívávání oponenta, délka trvání zpěvu, rychlost zpěvu a tiché zpěvy. Ukazuje se, že charakter signalizace konfliktu je druhově velmi variabilní. Tato bakalářská práce tyto charakteristiky zpěvu podrobně rozebírá a podle ustanovených kritérií hodnotí, zda se dají považovat za signály eskalace konfliktu u různých druhů pěvců.

Klíčová slova: signály eskalace konfliktu, agresivní chování, teritoriální interakce, playback, charakteristiky zpěvu, útok

Abstract

Singing plays a vital role not only in the communication of songbirds, but it also holds a variety of information about the singer. For example, singing can reveal a singer's age, physical ability, or individuality. At the same time, it can tell how willing the singer is to attack. For this purpose, males use signals of escalating aggression, which they apply primarily during territory defence, using them to inform each other of their motivation to fight. There are several characteristics in birdsong that are considered to be signals of escalating aggression. These include song type switching, song type matching, overlapping, song length, song rate and soft song. It appears that the nature of conflict signalling is highly variable across species. This bachelor thesis analyses these singing characteristics in depth and evaluates, according to established criteria, whether they can be considered as signals of conflict escalation in different songbird species.

Keywords: signals of conflict escalation, aggressive behaviour, territorial interaction, playback, singing characteristics, attack

Obsah

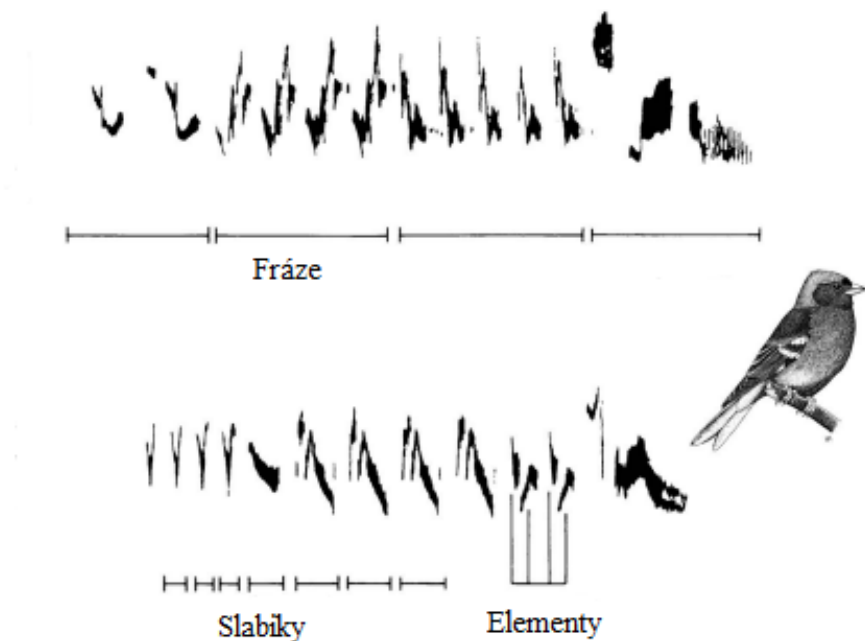
Úvod	1
Charakteristiky ptačího zpěvu vypovídající o agresivní motivaci jedince při teritoriálních střetech	3
Střídání typů zpěvů	4
Opakování zpěvů oponenta	6
Přezpívávání oponenta	8
Délka trvání zpěvu	10
Rychlost zpěvu	12
Tiché zpěvy	14
Diskuze a závěr	17
Seznam literatury.....	22

Úvod

Jedním z nejnápadnějších znaků pěvců (*Passeriformes*) je zpěv, který je zároveň pro tuto skupinu ptáků nezastupitelným komunikačním prostředkem. Přestože u pěvců, stejně jako u jiných živočichů, hraje důležitou roli komunikace pomocí vizuálních signálů, použití vokálních projevů je v mnohých případech výhodnější, a to zejména při výměně informací na dlouhou vzdálenost nebo při zhoršené viditelnosti. Ptačí zpěv je již dlouhou dobu předmětem zkoumání mnoha vědců, ale teprve od druhé poloviny dvacátého století jej bylo možné analyzovat na základě objektivních měření, a to především díky vynálezu spektrografu. V dnešní době máme možnost nahrávat ptačí zpěv s velkou přesností a následně analyzovat jeho detailní strukturu, za což vděčíme významnému pokroku v technice (Catchpole a Slater 2008).

Hlasové projevy pěvců obecně dělíme na volání a zpěvy (Catchpole a Slater 2008). Volání má mnohem jednodušší strukturu a je kratší. Objevuje se v celé ptačí říši (Marler a Slabbekoorn 2004), je běžné u obou pohlaví a podle kontextu jsou rozeznávány různé typy volání (Catchpole a Slater 2008). Může fungovat například jako alarm, díky kterému se ptáci navzájem informují o blížícím se nebezpečí, kterým může být například predátor (Suzuki 2014). Volání může sloužit i jako prostředek pro svolávání členů hejna za potravním zdrojem (Elgar 1986) nebo může být použito při krmení mláďat (Leonard 1997).

Zpěvy mají oproti volání složitější strukturu a jsou podstatně delší. Obvykle jsou složeny z několika částí, které se dělí na menší podjednotky. Pro účely této práce budu používat tuto terminologii (viz též Obrázek 1): Nejmenší strukturální jednotkou zpěvu jsou elementy. Několik elementů dohromady skládá složitější slabiky, ale existují i jednoduché slabiky, které jsou tvořeny jediným elementem. Slabiky shodného typu tvoří frázi a několik frází za sebou dává dohromady zpěv. Repertoár jedince je pak obvykle určen buď počtem typů zpěvů anebo slabik, v závislosti na druhu (Catchpole a Slater 2008).



Obrázek 1 - sonogram dvou různých typů zpěvu samce pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) (Catchpole a Slater 2008), upraveno

Zpěv je, alespoň v mírném pásu, přisuzován především samcům. V přírodě se u nás začíná ozývat začátkem jara, kdy samci aktivně hájí svá teritoria a lákají partnerky (Catchpole a Slater 2008).

Zpěv může prozradit hned několik informací o vysílateli. Samci mohou například pomocí zpěvu informovat ostatní posluchače o své kvalitě tím, že produkují zpěvy, které jsou fyzicky náročné na produkci (např. DuBois et al. 2009). Ve zpěvu se může zároveň odrážet i věk samců (Vaytina a Shitikov 2019) či jejich individualita (Petrušková et al. 2016). Během teritoriálních interakcí si mohou samci sdělovat pomocí zpěvu i to, jak moc jsou ochotni v budoucnu zaútočit. K tomuto účelu používají agresivní signály (Searcy a Beecher 2009).

Existuje několik charakteristik zpěvu pěvců, které jsou často definovány jako agresivní signál (shrnutí v Searcy a Beecher 2009). Způsobů, kterými autoři měří agresivitu signálu, je několik a neexistuje jednotná definice. Někteří například posuzují, zda je signál agresivní, či nikoliv, na základě toho, že zaznamenali jeho výskyt během teritoriálních interakcí (Brindley 1991; Searcy et al. 2000). Tato měřítka jsou však poněkud nedostačující, jelikož samci při teritoriální obraně mohou prezentovat nejen svoji motivaci k boji, ale naopak mohou informovat ostatní samce i o svých záměrech k deeskalaci konfliktu, tedy projevovat ústupové

chování. Pokud má být signál hodnocen jako signál agrese, měl by vést k útoku (Searcy a Beecher 2009). Některé signály nemusí vést přímo k přímému fyzickému střetu, ale mohou být vystřídány jinými, nástupnými signály, které konflikt eskalují. Z toho vyplývá, že mezi signály eskalace konfliktu existuje určitá hierarchie (Searcy a Beecher 2009; Akçay et al. 2013). Například samci sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) při prvotních fázích eskalace konfliktu zvýšili rychlost zpěvu a toto chování spolehlivě predikovalo útok. Těsně před útokem však začali produkovat specifický typ volání a to bylo rovněž prediktorem útoku (Baker et al. 2012).

Ve své práci budu používat dvě kritéria, která pro mě budou ukazatelem toho, zda daný signál nese informaci o následné eskalaci agrese.

1. Kritérium kontextu: Signál musí nastat při teritoriálních interakcích, nebo se zvyšovat v průběhu tohoto konfliktu.
2. Kritérium následného útoku/eskalace konfliktu: Signál musí být prediktorem útoku, nebo musí být jeho produkce alespoň provázána s agresivním chováním.

Cílem mé bakalářské práce je zohlednit a posoudit dosavadní poznatky o charakteristikách ptačího zpěvu, užívaných při teritoriálních střetech. Za použití zmíněných kritérií se pokusím určit, které z těchto charakteristik ve zpěvu mohou být pěvci používány při teritoriálních střetech jako upozornění budoucí eskalace konfliktu.

Charakteristiky ptačího zpěvu vypovídající o agresivní motivaci jedince při teritoriálních střetech

Ve své práci se zabývám především studiemi, které při svých experimentech použily k vyprovokování samců playback, což je metoda, pomocí níž jsou živočichům přehrávány zpěvy s různými charakteristikami a následně je zaznamenáváno jejich chování v reakci na tyto stimuly (McGregor 2000). V několika případech zmiňuji i studie, kde byl tento typ playbacku doplněn vycpanou atrapou, což napomohlo k lepší simulaci vpádu oponenta (např. Searcy et al. 2006). Dále čerpám ze studií, které ve svých experimentech použily tzv. interaktivní playback, což je obdoba klasického playbacku. Pozorovatel, který pokus provádí, mění danou charakteristiku zpěvu, či její načasování v závislosti na chování testovaných jedinců (McGregor

2000). V mé práci nechybí ani studie, které zaznamenávaly přirozené interakce mezi samci (např. Lemon a Kramer 1983).

Střídání typů zpěvů

První z charakteristik ptačího zpěvu, kterou ve své práci uvádím, je rychlost střídání typů zpěvů. U řady druhů pěvců bylo pozorováno, že v určité situaci mění rychlost obměňování typů zpěvů, což se projeví snížením či zvýšením počtu jejich opakování před přechodem na další typ (Simpson 1985; Horn a Falls 1991; Searcy et al. 2000).

Příčinou tohoto chování u pěvců se zabývala řada studií. Jedním z druhů, u kterého byla zaznamenána zvýšená frekvence ve střídání typů zpěvů během teritoriálních interakcí, je strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*). Samci tohoto druhu byli vystaveni playbackovým nahrávkám simulujícím zpěv cizího samce. Hned po spuštění nahrávky u nich bylo zaznamenáno výrazné zvýšení četnosti zpěvů a po skončení nahrávky reagovali samci bezprostředním snížením četnosti obměn mezi typy zpěvů zpět na původní úroveň (Searcy et al. 2000) nebo alespoň jejím částečným snížením (Kramer et al. 1985). Obě uvedené studie dosáhly podobných výsledků, a to i přes to, že k měření přistupovaly rozdílným způsobem. Zatímco Searcy et al. (2000) měřili frekvenci jako počet obměněných typů zpěvů ku příležitosti k obměně (podle Searcy a Yasukawa 1990), Kramer et al. (1985) spočítali celkový počet obměn ve vymezeném čase, čímž zanedbali zvýšenou rychlost, což mohlo vést k nepřesným výsledkům. Jak sami autoři však uvádí, tato změna rychlosti neměla na rychlost ve střídání mezi typy zpěvů vliv.

Častější střídání typů zpěvů v reakci na spuštění playbacku či v přítomnosti cizího samce bylo zdokumentováno u několika dalších druhů. Jsou jimi například vlvovci západní a východní (*Sturnella magna* a *Sturnella neglecta*; Falls a d'Agincourt 1982; Horn a Falls 1991), strnádky borovicové (*Peucaea aestivalis*; Ali a Anderson 2018) a střízlíci karolínští (*Thryothorus ludovicianus*; Simpson 1985). Simpson (1985) ve své studii upozoroval, že četnost střídání je ovlivněna i vzdáleností mezi pěvci. Pár nacházející se uprostřed svého teritoria reagoval s mnohem větší intenzitou v obměňování typů zpěvů na playback umístěný ve vzdálenosti 25 metrů, který představoval vetřelce, než playback ve vzdálenosti 165 metrů, který pozorovaní pěvci vnímali jako svého souseda (Simpson 1985).

Několik studií se přímo zaměřovalo na to, zda u některých druhů funguje vyšší rychlost střídání typů zpěvů jako ukazatel budoucího útoku. U strnadců zpěvných bylo zaznamenáno,

že počet po sobě jdoucích stejných typů zpěvů se snižuje společně se zvyšujícím se nebezpečím útoku. Tedy pokud samec neinteragoval s jiným samcem, byl počet zopakovaných typů zpěvů větší, než pokud se samec chystal zaútočit, nebo právě zaútočil (Lemon a Kramer 1983). V tomto pokusu však pozorovatelé zachycovali přirozené interakce samců bez toho, aniž by stimulovali jejich chování pomocí playbacku a pouze u šesti z nich bylo zaznamenáno toto zvýšení střídání typů zpěvů před útokem. O několik let později byl na stejném druhu proveden další pokus, ve kterém se útočící a neútočící samci signifikantně nelišili v počtu obměn mezi typy zpěvů, což platilo pro všech 95 samců pozorovaných v tomto experimentu (Searcy et al. 2006). Jako prediktor útoku nefunguje vyšší rychlost střídání typů zpěvů ani u lesňáčků modrohřbetých (*Dendroica caerulescens*; Hof a Hazlett 2010) ani strnádky borovicové (Ali a Anderson 2018). Pouze pro vlhovce západní existují přesvědčivé doklady o tom, že by častější obměny mezi typy zpěvů mohly sloužit jako upozornění na následnou eskalaci konfliktu. U tohoto druhu bylo zaznamenáno, že samci během teritoriálních interakcí, ke kterým patřilo i pronásledování oponenta, zvýšili frekvenci v obměňování mezi typy zpěvů (Horn a Falls 1991).

Výše uvedené studie se zaměřují spíše na zvýšení četnosti obměn mezi typy zpěvů. U strnádky páskované (*Thryothorus pleurostictus*; Molles a Vehrencamp 1999) a vlhovců červenokřídlých (*Agelaius phoeniceus*; Searcy a Yasukawa 1990) bylo však pozorováno opačné chování, kdy samci při agresivních interakcích rychlost obměňování typů zpěvů snižovali, což bylo zároveň u obou druhů provázáno s projevy agresivity. U vlhovců červenokřídlých, kteří zaútočili na umělou vycpaninu, byla naměřena výrazně nižší průměrná rychlost střídání typů zpěvů než u samců, kteří na vycpaninu neútočili (Searcy a Yasukawa 1990). Samci strnádky páskované měli nižší frekvenci v počtu obměn mezi typy zpěvů poté, co vstoupili do blízkého střetu, nebo potom, co útočili (Molles a Vehrencamp 1999).

U různých druhů byla měřena i reakce samců na tuto charakteristiku zpěvu, a to jak na snížení, tak i na zvýšení rychlosti ve střídání zpěvů. U samců pěnkavy obecné byla zpozorována silnější odpověď na playback s nízkou frekvencí změn mezi typy zpěvů (Deoniziak a Osiejuk 2020), zatímco strnádci zpěvní reagovali agresivněji na playback, který typy zpěvů měnil častěji (Nielsen a Vehrencamp 1995). V prvním případě samci snížili rychlost zpěvu, strávili více času u reproduktoru a produkovali více volání. V druhém případě byla agresivní odpověď definována vyšší rychlostí zpěvu, přelétáváním a delším časem stráveným u reproduktoru.

Někteří autoři při měření rychlosti střídání typů zpěvů zároveň zohledňují i množství vyprodukovaných typů zpěvů, tedy rozmanitost repertoáru (Kramer et al. 1985; Vehrencamp et al. 2007). Přestože jsou to dva odlišné parametry, velmi úzce spolu souvisí, jelikož snížená frekvence ve střídání mezi typy zpěvů často vede k použití menšího počtu typů za určitý čas a

naopak (Vehrencamp et al. 2007). Kromě toho, že velikost repertoáru je zřejmě důležitým faktorem při komunikaci s partnerkou (Searcy a Yasukawa 1990), může hrát roli i v teritoriálních interakcích. Samci, kteří vyprodukovali více typů zpěvů vytrvali déle v blízkosti reproduktoru, který simuloval zpěv cizího samce (Vehrencamp et al. 2007).

Střídání nemusí nastávat pouze mezi typy zpěvů, ale zároveň i mezi jejich variantami. Varianty typů zpěvů jsou různé verze jednotlivých typů zpěvů, lišící se například počtem elementů či slabik. Searcy et al. (2000) při svých experimentech na strnadcích zpěvných zjistili, že tito samci měli tendenci častěji střídát mezi variantami typů zpěvů, na základě čehož autoři navrhují, že by toto chování mohlo u tohoto druhu sloužit jako signál eskalace. V pozdější studii na stejném druhu bylo však zjištěno, že tato charakteristika zpěvu nevypovídá nic o následném útoku (Searcy et al. 2006).

Opakování zpěvů oponenta

Jak název napovídá, tato zpěvní charakteristika vyjadřuje chování, kdy samci kopírují typy zpěvů, které právě slyšeli od svého soupeře, popřípadě zpěvy, které právě zazněly z playbackové nahrávky (Krebs et al. 1981; Falls 1985; Stoddard et al. 1992; Vehrencamp et al. 2007). Samci mají tendenci opakovat pouze ty zpěvy, které se zároveň nachází v jejich vlastním repertoáru, nebo které jsou alespoň dostatečně podobné (Stoddard et al. 1992). U druhů, které spolu sdílejí některé ze svých zpěvů, je pravděpodobné, že do určité míry bude docházet k náhodnému výskytu opakování. Proto, aby bylo opakování dostatečně průkazné, mělo by nastávat častěji, než by odpovídalo této náhodné shodě (Krebs et al. 1981; Falls 1985; Ballentine et al. 2008).

Pro několik druhů existují doklady o tom, že samci opakovali zpěvy signifikantně více po playbacku, který přehrával zpěvy simulující cizího samce, který pro ně představoval větší riziko než po playbacku, jehož zpěvy simulovaly samce ze sousedního teritoria. K těmto druhům se řadí například strnadcí zpěvní (Stoddard et al. 1992) a vlhovci západní (Falls 1985). Výskyt tohoto chování byl zaznamenán i u párů střízlíka karolínského, u kterého rostla míra opakování zpěvů po sousedním páru nepřímo úměrně s jejich vzájemnou vzdáleností (Simpson 1985). Samci sýkory koňadry (*Parus major*), kteří byli konfrontováni playbackem, opakovali zpěvy v reakci na tento playback častěji, než by odpovídalo náhodě a četnost opakování dokonce v průběhu pokusu korelovala spolu s ostatními parametry, kterými autoři definují silnou reakci. K těmto parametrům náleží například větší počet vyprodukovaných zpěvů nebo

častější přibližování k reproduktoru. Opakováním podle autorů samci sýkory koňadry upozornují na budoucí útok (Krebs et al. 1981).

Studií, které stejně jako Krebs et al. (1981) popisují vztah mezi výskytem této charakteristiky ve zpěvu a jinými projevy chování, je velmi málo. Jednou z nich je například studie zabývající se střízlíkem páskovaným (Vehrencamp et al. 2007). Tito samci byli, stejně jako sýkory koňadry v předchozím experimentu, vydrážděni playbackem, ke kterému se po jeho spuštění začali přibližovat. Rychlost a míra přiblížení se zvyšovala společně s počtem zopakovaných zpěvů po simulovaném oponentovi a ani u jednoho ze samců, kteří zopakovali zpěv těsně po jeho zaznění, nebylo pozorováno toto chování v souvislosti s ústupem, na základě čehož autoři prohlašují, že opakování slouží u tohoto druhu jako agresivní signál. To ovšem neplatí pro druh strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana*), kde naopak autoři tento názor vyvrací, jelikož samci v jejich pokusu, kteří zaútočili na umělou vycpaninu, se nelišili v počtu opakovaných zpěvů od samců, kteří nezaútočili (Ballentine et al. 2008).

Pravděpodobně posledním druhem, u kterého byl zkoumán vztah mezi přítomností této zpěvné charakteristiky a následným chováním jsou strnadcí zpěvní. Studií zabývajících se tímto fenoménem u strnadců zpěvných je mnoho a neexistuje jednotný názor, zda opakování u tohoto druhu koreluje s agresivním chováním či nikoliv. Stěžejní poznatky přinesly především dvě poměrně recentní studie, které se zabývaly jak východní (Searcy et al. 2013), tak i západní (Akçay et al. 2013) populací strnadců zpěvných. Obě studie vychází z toho, že opakování je počáteční signál agrese, který je vystřídán některým z následných signálů (Searcy a Beecher 2009). Na tomto tvrzení je založeno i navržení experimentu, ve kterém byli samci nejprve vystaveni nižšímu stupni ohrožení a později došlo ke zvýšení eskalace konfliktu tím, že byla měněna poloha playbacku. Zatímco u strnadců náležících do východní populace opakování nepredikovalo následný útok a dokonce nebylo spojené ani s jinými projevy agresivního chování (Searcy et al. 2013), u západní populace nastávaly útoky na vycpaninu mnohem častěji u samců, kteří vytrvali v opakování zpěvů po dobu přehrávání nahrávek (Akçay et al. 2013). Autoři také vypožorovali, že opakování u této populace předchází tichým zpěvům, což považují za následný signál agrese a podporují tak hypotézu, že opakování je počáteční signál, po kterém následuje některý z vyšších signálů (Akçay et al. 2013).

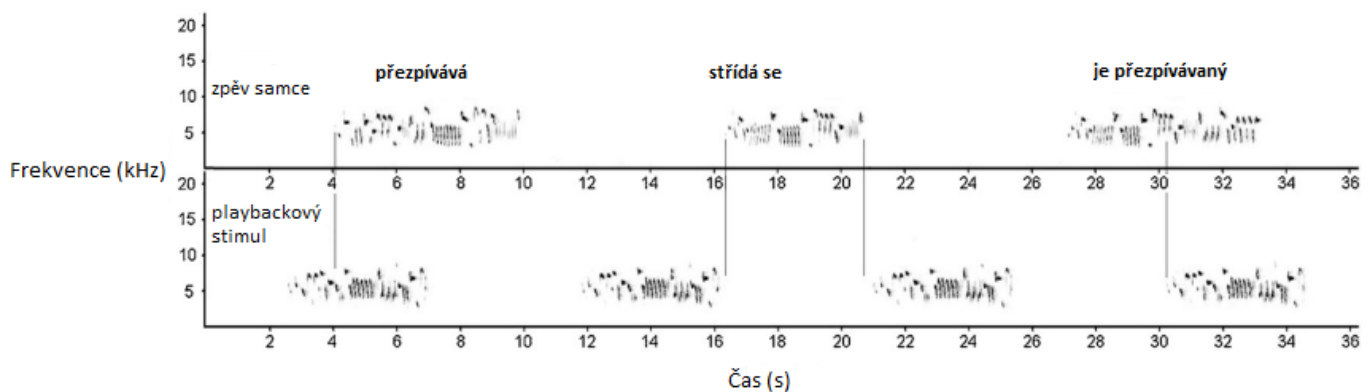
Několik autorů pozorovalo reakci samců na interaktivní playback, který záměrně opakoval zpěvy po samcích. Samci střízlíků páskovaných (Molles a Vehrencamp 2001) a strnadců zpěvných (Burt et al. 2001) reagovali agresivněji na playback, který přehrával jejich naposledy použité zpěvy, ke kterému se více přibližovali, než na ten, který přehrával jakékoliv zpěvy, vyskytující se v jejich repertoáru. Chování, kdy samci záměrně používají typy zpěvů,

kteří se nachází v repertoáru sousedského samce (tzv. opakování repertoáru; Beecher et al. 1996), je tak považováno za méně významný signál eskalace konfliktu, než opakování naposledy použitého typu zpěvu (Burt et al. 2001).

Kromě vlastního opakování zpěvů oponenta mohou samci napodobovat i frekvenci jeho zpěvů, čímž v zásadě opakuji frekvenci po oponentovi. Tato zpěvná charakteristika je detailně rozebírána v review od Searcy a Beecher (2009). Novější poznatky o užití této charakteristiky při obraně teritoria nejsou, pokud vím, známé, proto ji v této bakalářské práci zmiňuji pouze okrajově.

Přezpívávání oponenta

Přezpíváním se rozumí chování, kdy samec začíná zpívat v momentě, kdy zpěv jeho protivníka ještě neskončil (Vehrencamp et al. 2007; Yang et al. 2014; obr. 2).



Obrázek 2 – Příklad toho, jak může vypadat přezpívávání u samců střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*). V dolní části jsou vyobrazeny čtyři zpěvy přehrávané z reproduktoru. V horní části jsou ukázky různých odpovědí samců na tyto playbackové stimuly – samci mohou zpěvy přezpívávat, střídát se s nimi, nebo být přezpíváni (upraveno podle Yang et al. 2014).

Do určité míry může k přezpívávání docházet i vlivem náhody. Proto, pokud má toto chování nést status signálu, mělo by mezi samci nastávat častěji, než při běžných situacích (Searcy a Beecher 2009).

Tato zpěvná charakteristika se stala předmětem zkoumání celé řady studií. Přestože je mnohými označována jako signál agrese (Brindley 1991; Dabelsteen et al. 1996; Peake et al. 2000; Naguib a Kipper 2006; Naguib a Mennill 2010), jinými je tento názor vyvrácen

(Vehrencamp et al. 2007; Searcy a Beecher 2009; 2011; Yang et al. 2014; Wilson et al. 2016; Akçay et al. 2020).

Většina studií, zabývajících se touto charakteristikou ve zpěvu, použila ve svých experimentech interaktivní playback a někteří z těchto autorů považují přezpívávání za agresivní signál pouze na základě toho, že samci změnili své chování v reakci na tento interaktivní playback, který začal překrývat jejich vlastní zpěvy (např. Dabelsteen et al. 1996; Mennill a Ratcliffe 2004; Naguib a Kipper 2006). Souvislost mezi agresivním chováním a vlastní produkcí zpěvu s touto charakteristikou byla testována pouze na několika málo druzích, jako je například sýkora koňadra (Akçay et al. 2020). V tomto experimentu byla následně prokázána jako negativní, jelikož samci, u kterých byla zaznamenána zvýšená míra přezpívávání oponenta (playbacku), vykazovali méně agresivní chování a naopak. Na základě toho autoři těchto studií vyvrací to, že by přezpívávání mohlo u sýkor koňader sloužit jako agresivní signál (Akçay et al. 2020).

Negativní souvislost mezi přezpíváním a agresivním chováním byla pozorována i u sýkory černohlavé (Wilson et al. 2016) a střízlíka páskovaného (Vehrencamp et al. 2007). Samci obou těchto druhů byli v průběhu experimentů vystaveni playbacku, který přehrával jejich druhové zpěvy. Samci, kteří svými zpěvy častěji přezpívali playbackové nahrávky, se nacházeli ve větší vzdálenosti od tohoto simulovaného oponenta (Wilson et al. 2016), nebo se od něj mnohem dříve vzdálili (Vehrencamp et al. 2007). U sýkor černohlavých navíc po celou dobu pokusu přezpívávání nepřesáhlo svým výskytem hranici náhody. Autoři na základě svých zjištění předpokládají, že by přezpívávání mohlo signalizovat ústupovou reakci namísto zvýšené eskalace boje (Vehrencamp et al. 2007), nebo se domnívají, že toto chování nenese funkci signálu vůbec a jeho výskyt je mezi samci spíše nechtěný (Wilson et al. 2016).

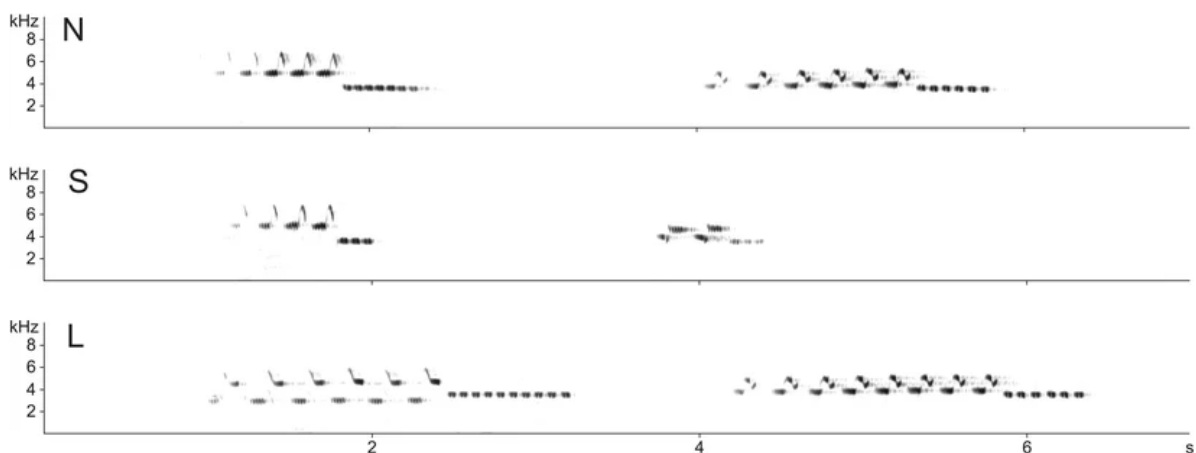
Dalším druhem, u kterého byla zkoumána tato zpěvní charakteristika ve spojitosti s agresivním chováním, je střízlík obecný (Yang et al. 2014). Samce v tomto pokusu vystavili několika typům playbackových stimulů, které je zjevně vyprovokovaly, jelikož samci při přehrávání těchto nahrávek vykazovali agresivní chování tím, že se více přibližovali k reproduktoru. To ale nesouviselo s intenzitou přezpívávání, které vědci zaznamenali u těchto samců a jehož míra byla zároveň celkově výrazně nižší než při běžných neagresivních situacích. Samci totiž záměrně začínali produkovat své zpěvy těsně po skončení playbackového zpěvu a zamezovali tak většímu výskytu přezpívávání z jejich strany (Yang et al. 2014).

Výskyt přezpívávání byl pozorován i u samců červenky obecné (*Erithacus rubecula*; Brindley 1991) a pištce zlatého (*Pachycephala pectoralis*; van Dongen 2006). V obou pokusech byl použit playback za účelem provokace samců. Samci červenky obecné

přezpívali mnohem více playbackové nahrávky simulující zpěvy cizích samců než ty, které přehrávaly zpěvy některého ze samců ze sousedního teritoria. Zároveň, čím blíže se simulovaný oponent nacházel u pozorovaných samců, tím se zvyšovala intenzita, se kterou samci tohoto oponenta přezpívali. Stejně tak i u pištců zlatých se míra přezpívání zvyšovala společně se snižující se vzdáleností mezi pozorovanými samci a simulovaným oponentem. Jak však uvádí Searcy a Beecher (2009) ve svém review, výsledky obou těchto studií mohou být poněkud zkreslené, jelikož přezpívání zde mohlo do určité míry nastat jen jako vedlejší efekt zvýšené rychlosti zpěvu a v případě studie od van Dongena (2006) bylo dokonce přezpívání nižší než by odpovídalo náhodě.

Délka trvání zpěvu

Někteří pěvci často při agresivních interakcích vykazují zvýšenou variabilitu v délce zpěvu. Pěvci mohou trvání jednotlivých zpěvů sami ovlivňovat a to například přidáním či odebráním elementů (Capp a Searcy 1991) nebo slabik (Nelson a Poesel 2011; 2012; Osiejuk a Jakubowska 2017; obr. 3).



Obrázek 3 – Spektrogram znázorňující upravené (zkrácené a prodloužené) zpěvy samců strnada zahradního (*Emberiza hortulana*) a zároveň příklad toho, jak se může projevovat u pěvců variabilita v délce zpěvu. Znázorněny jsou pokaždé dva typy zpěvů lišící se délkou (N=normální, S=krátké, L=dlouhé) (převzato z Osiejuk a Jakubowska 2017).

Jedním z důvodů, proč pěvci, zejména samci, mění délku zpěvu může být ten, že schopnost zpívat déle odráží kvalitu samce a může se tak stát důležitým rozhodujícím faktorem ovlivňujícím preference samice při výběru partnera a zároveň může být ukazatelem vyšší

konkurenceschopnosti při teritoriálních interakcích (Bischoff et al. 2009). V tomto kontextu však má variabilita v délce zpěvu i jinou důležitou funkci. Je totiž některými považována za jeden z agresivních signálů. Například Nelson a Poesel (2011) prováděli svá pozorování na samcích strnadce bělopásého (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*) a pečlivě zaznamenávali jejich chování v různých situacích. Zjistili, že v přítomnosti cizího samce zpívali mnohem kratší zpěvy, přičemž jejich délka se snížila ještě výrazněji, pakliže se samci nacházeli v menší vzájemné vzdálenosti (méně než 10 m), kde také nejčastěji docházelo k útokům. Útok se dal zároveň velmi dobře předvídat, jelikož délka zpěvu se zřetelně snížila těsně před napadením druhého samce, zatímco se neměnila, když se samec od soupeře vzdálil. U rákosníků velkých (*Acrocephalus arundinaceus*) sice eskalace nevygradovala v přímý fyzický střet, ale samci tohoto druhu téměř dvojnásobně snížili délku svých zpěvů poté, co byli konfrontováni simulovaným vetřelcem, ke kterému se zároveň okamžitě začali přibližovat, čímž vykazovali agresivní chování (Catchpole 1983).

Změna délky zpěvu při teritoriálních interakcích byla zaznamenána například i u samců budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*; Jarvi et al. 1980) a papežika modrého (*Passerina caerulea*; Lattin a Ritchison 2009). Zatímco však budníčci v tomto kontextu délku zpěvu zkracovali, zpěvy papežiků byly u vydrážděných samců delší a dokonce se ještě více prodlužovali, pokud se samci nacházeli v menší vzdálenosti, kde často docházelo k pronásledování daného oponenta a k útokům. Podobně byl zkoumán vliv narušitele na zpěvné charakteristiky samců i u druhu strízlika obecného, u kterého se však trvání zpěvů nijak významně nezměnilo v průběhu experimentu (Yang et al. 2014).

Celá řada vědců se zaměřovala na reakci samců na prodloužené i zkrácené zpěvy. Jejich pohledy se však rozcházejí. Například Nelson a Poesel (2012) navázali na svoji předchozí studii z roku 2011 a na stejném druhu, tedy na strnadcích zpěvných, prováděli další výzkum, ve kterém samce vystavili playbackovým nahrávkám, lišícím se v délce zpěvu, čehož docílili tak, že uměle odstranili nebo naopak přidali slabiky do trylkové fráze. Zjistili, že samci prodlužovali délku svých zpěvů v reakci na playback, který přehrával nahrávku s postupně zkracujícími se zpěvy. K playbacku s tímto typem nahrávky měli samci zároveň menší tendenci se přibližovat. Velmi podobné chování v reakci nahrávky lišící se délkou zpěvů vykazovali i samci rákosníků velkých (Catchpole 1983). Autoři obou těchto studií se, i na základě předchozích zjištění (viz výše), shodují na tom, že zpěvy s kratším trváním představují pro samce větší hrozbu než dlouhé zpěvy. V obou případech vysvětlují toto chování tak, že samci zvolili v rámci agonistického chování raději ústup před playbackem, který pro ně představoval větší nebezpečí.

Přestože v principu velice podobně reagovali na různé délky zpěvů i samci strnada zahradního (Osiejuk a Jakubowska 2017), je toto chování v tomto případě autory zdůvodněno jinak. Samci se během experimentu také více zdráhali přiblížit se k reproduktoru přehrávajícím krátké zpěvy a naopak při přehrávání dlouhých zpěvů se nacházeli blíže k playbacku. V tomto případě autoři vysvětlují toto chování tak, že samci vnímají jako větší hrozbu dlouhé zpěvy a svým přiblížením k reproduktoru vykazují větší motivaci k boji (Osiejuk a Jakubowska 2017).

Na delší zpěvy reagovali intenzivněji například i papežící modří (Lattin a Ritchison 2009) a budníčci menší (*Phylloscopus collybita*; Linhart et al. 2012).

Rychlost zpěvu

Dalším chováním, které bylo pozorováno u řady druhů pěvců při teritoriálních interakcích, je změna rychlosti zpěvu. Rychlost zpěvu odráží počet jednotlivých zpěvů zazpívaných v určitém čase (Szymkowiak a Kuczyński 2017). Jednou z možností, jak zvýšit rychlost zpěvu je například zkrácení mezer mezi jednotlivými zpěvy (Yang et al. 2014) nebo mezi slabikami (Linhart et al. 2013).

Studii zabývajících se touto charakteristikou ve zpěvu je mnoho a velká část z nich se shoduje na tom, že u určitých druhů pěvců funguje toto chování jako agresivní signál, nebo že alespoň hraje důležitou úlohu při signalizaci během teritoriálních střetů. Příkladem takové studie je výzkum na budníčku lesním (*Phylloscopus sibilatrix*), v němž autoři zjistili, že samci reagují mnohem agresivněji na upravené playbackové nahrávky, které mají větší rychlost zpěvu než na ty s nízkou či střední rychlostí. Zároveň tito samci reagovali na playback změnou jak svých vokálních projevů, tak i behaviorálně, neboť v průběhu přehrávání nahrávek zpívali mnohem více oproti období před nebo po jeho skončení a rychlost zpěvu korelovala s agresivním chováním, které zahrnovalo například rychlejší přibližování se k reproduktoru, delší setrvání v jeho blízkosti, častější přelety nad ním a dokonce i útoky. Ty byly ovšem podle autorů následkem příliš dlouhé nahrávky, proto není přímá souvislost mezi rychlostí zpěvu a následným útokem v tomto výzkumu prokazatelná (Szymkowiak a Kuczyński 2017). Korelace mezi agresivním chováním a změnou rychlosti zpěvu byla pozorována i u druhů, jako jsou střízlíci páskovaní (Vehrencamp et al. 2013), zvonohlíci zahradní (*Serinus serinus*; Funghi et al. 2015) a sýkory černohlavé (Baker et al. 2012). Samcům všech zmíněných druhů byly pouštěny nahrávky zpěvu cizího samce a v případě sýkor černohlavých byla v pokusech použita i umělá vycpanina, která simulovala vetřelce. Samci střízlíka páskovaného (Vehrencamp et al.

2013) po spuštění playbacku zvýšili rychlost zpěvu a zároveň přímo úměrně k tomuto zvýšení setrvali v blízkosti reproduktoru, což je u tohoto druhu považováno za projev agresivního chování. Podobně tomu bylo i u zvonohlíků zahradních (Funghi et al. 2015), kteří agresivní chování vyjadřovali přibližováním se k reproduktoru. U sýkor černohlavých (Baker et al. 2012) vygradovala eskalace agresivního chování dokonce v útok. Kromě toho, že byl tento fyzický střet tedy dobře predikovaný vyšší rychlostí zpěvu, bylo vypořádané i další chování (produkce specifického typu volání), které nastalo po zvýšené produkci zpěvů a zároveň často těsně předcházelo útoku. Autoři této studie se proto shodují na tom, že zvýšená rychlost zpěvu je u tohoto druhu prvotním signálem agrese, který je vystřídán některým z následujících signálů, po kterém již následuje útok. Zvýšená rychlost zpěvu jako signál prvního stupně eskalace konfliktu je diskutována i u budníčka lesního (Szymkowiak a Kuczyński 2017) a budníčka menšího (Linhart et al. 2013). V obou těchto studiích byli pozorováni samci vydráždění pomocí playbacku. Někteří ze samců po spuštění nahrávek přestali zpívat. Tito samci projevovali mnohem agresivnější chování, které zahrnovalo například přibližování se blíže k reproduktoru, více útoků nebo více přeletů. Pro tuto skupinu samců bylo rovněž typické, že měli vyšší rychlost spontánního zpěvu, která podle autorů slouží jako prvotní signál eskalace konfliktu, po kterém následuje umlknutí, čímž samci vstupují do vyšších úrovní eskalace střetu (Linhart et al. 2013; Szymkowiak a Kuczyński 2017). Budníčci menší, stejně jako budníčci lesní, zpívali po dobu playbacku mnohem více než před ním a po něm, ovšem s tím rozdílem, že takto reagovali jen na normální a zrychlené nahrávky, nikoliv zpomalené (Linhart et al. 2013).

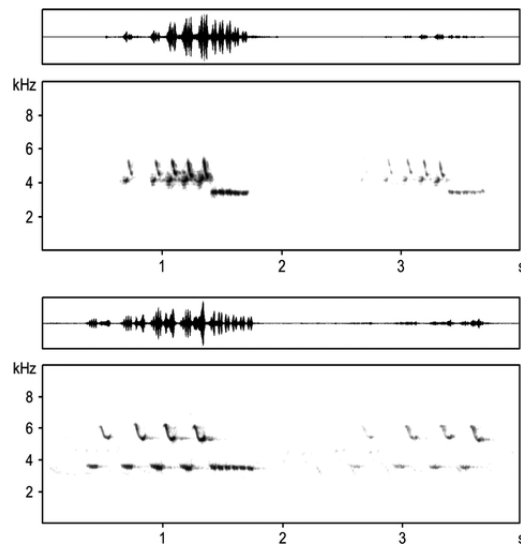
U několika druhů sice nebylo pozorované agresivní chování, ale byl u nich vypořádaný nárůst rychlosti zpěvu v reakci na simulovaného oponenta. Jsou jimi například střízlíci obecní (Yang et al. 2014), strnadci mokřadní (DuBois et al. 2009), nebo strnadci zpěvní (Searcy et al. 2000). Oproti tomu samci slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) rychlost zpěvu během konfrontace cizím samcem (playbackem) snižovali, neboť podle autorů více poslouchali zpěvy oponenta, což zapříčinilo zpomalení zpěvní aktivity (Kunc et al. 2006). Později byl však u stejného druhu po konfrontaci samců pomocí playbacku zaznamenán nárůst rychlosti zpěvu. Ta se zvyšovala přímo úměrně se vzdáleností od reproduktoru, který zpěvy vysílal (Sprau et al. 2010). Ve všech případech byl reproduktor umístěn na vnější straně teritoria.

Souvislost mezi agresivním chováním a změnou rychlosti zpěvu nebyla prokázána u strnadce zpěvného, jelikož tito samci měli stejnou rychlost zpěvu, bez ohledu na to, zda po vydráždění playbackem zaútočili na vycpaninu či nikoliv (Searcy et al. 2006). U sýkory

koňadry byla dokonce tato souvislost negativní, neboť k nejagresivnějším samců v této studii se řadili ti, kteří vyprodukovali nejméně zpěvů či nezpívali vůbec (Akçay et al. 2020).

Tiché zpěvy

Tiché zpěvy jsou oproti klasickým zpěvům hůře registrovatelné lidským uchem na delší vzdálenost a to z toho důvodu, že mají nižší amplitudu (obr. 4), což zapříčiňuje jejich nižší hlasitost (Hof a Hazlett 2010) a jsou tedy využívány především při komunikaci na krátkou vzdálenost (Akçay et al. 2011). Kromě rozdílné amplitudy se tiché zpěvy mohou od normálních zpěvů lišit i strukturou a větším rozsahem frekvenčního pásma (Templeton et al. 2012).



Obrázek 4 – Příklad toho, jak mohou vypadat tiché zpěvy (vpravo) v porovnání s normálními zpěvy (vlevo) u samců strnada zahradního (převzato z Jakubowska a Osiejuk 2018).

Amplituda (hlasitost) je na obrázku znázorněna intenzitou barvy.

Pěvci na sebe při produkci tichých zpěvů často upozorňují vizuálním chováním, které se může projevit například třepotáním křídel, mírně otevřeným zobákem nebo svěšenou hlavou (Xia et al. 2013).

Searcy a Beecher (2009) ve svém review uvádí, že ze všech jimi uvedených signálů mají právě tiché zpěvy nejbližší k tomu, aby se daly považovat za signál agrese a to konkrétně u druhů strnadce zpěvného (Searcy et al. 2006) a strnadce mokřadního (Ballentine et al. 2008). Tyto dva druhy byly totiž v té době téměř jedinými, u kterých byl po produkci signálů spolehlivě zaznamenán následný přímý útok na oponenta. V obou těchto případech ztvárňovala

oponenta umělá vycpanina, která byla odhalena několik minut po začátku playbacku přehrávajících jejich druhové zpěvy. Výsledky uvedené ve studii od Searcy et al. (2006) podporuje i další, o několik let starší studie, která také použila jako zkoumaný druh strnadce zpěvného. Samci, kteří v tomto pokusu zaútočili na vycpaninu, zpívali po odhalení vycpaniny mnohem více tichých zpěvů než ti, kteří neútočili (Akçay et al. 2011). Strnadci zpěvní zároveň figurovali i v několika dalších pokusech, ve kterých byli vystaveni dvěma typům playbackových nahrávek lišících se amplitudou. To umožnilo vědcům posoudit, zda samci rozlišují mezi těmito dvěma parametry. Přestože Anderson et al. (2007) nezaznamenali rozdíl v reakci samců na nahrávku s tichými zpěvy v porovnání s nahrávkou s normálními zpěvy, o pět let později zopakovali svůj pokus na stejném druhu a výsledky byly velmi odlišné. Výzkumníci v dřívější studii totiž porovnávali reakci samců na klasické zpěvy s reakcí na pouze jeden ze dvou typů tichých zpěvů, které se u strnadců zpěvných běžně vyskytují, což vedlo k nepřesným výsledkům. V novější studii tentokrát zahrnuli do porovnávání i druhý typ tichých zpěvů. Samci se v průběhu tohoto experimentu mnohem více přibližovali ve chvíli, kdy playback přehrával tiché zpěvy (Anderson et al. 2012). Tyto výsledky podporuje i studie od Templeton et al. (2012), ve které samci také reagovali agresivněji na nahrávky přehrávající tiché zpěvy.

Strnadci zpěvní a mokřadní však nejsou jedinými druhy, u kterých jsou tiché zpěvy provázány s agresivním chováním. Tato charakteristika zpěvu byla popsána i u lesňáčka modrohřbetého (Hof a Hazlett 2010), a o několik let později i u cetie hnědoboké (*Cettia fortipes*; Xia et al. 2013). U obou těchto druhů rovněž spolehlivě předcházely přímému střetu. Stejně tak jako ve výše zmiňovaném výzkumu od Ballentine et al. (2008) se i autoři těchto publikací inspirovali výzkumnými metodami uvedenými ve studii od Searcy et al. (2006), a proto i při jejich pokusech bylo samcům obou druhů po několika minutách od začátku přehrávání nahrávky jejich zpěvů umožněno zaútočit na odhalenou vycpaninu. Samci cetie hnědoboké byli navíc v další části pokusu vystaveni playbacku, který přehrával nejen klasické, ale i tiché zpěvy. Jejich odpověď se v rámci těchto dvou stimulů velmi lišila, neboť samci v reakci na tišší nahrávky strávili více času v blízkosti reproduktoru a zároveň měli nižší rychlost zpěvu než při poslechu klasických zpěvů (Xia et al. 2013).

Tiché zpěvy ale zřejmě nesignalizují nebezpečí fyzického útoku u všech druhů. Například výzkum prováděný Jakubowska a Osiejuk (2018) na strnadech zahradních byl navržen tak, aby ověřoval, zda tiché zpěvy splňují všechna tři kritéria agresivního signálu podle Searcy a Beecher (2009), přičemž ani u jednoho z kritérií nebyly výsledky signifikantní. Přestože samci byli uvedeni do agresivní situace za pomoci playbacku, žádný ze samců během

celého pokusu nezaútočil, a dokonce i tiché zpěvy byly zaznamenány jen velmi zřídka. Nejenže nevypovídaly nic o následném chování samců, ale po odhalení vycpaniny je samci zpívali ještě méně. Samci zároveň poněkud neočekávaně reagovali agresivněji na playback přehrávající normální zpěvy než na ten, který přehrával tiché zpěvy. Autoři na základě toho popírají názor, že by u strnadů zahradních měly tiché zpěvy funkci agresivního signálu a místo toho navrhují, že by je mohli využívat k dohledání konkrétního jedince (Jakubowska a Osiejuk 2018).

Diskuze a závěr

Charakteristiky zpěvu pěvců, které vypovídají o agresivní motivaci, jsou zjevně druhově specifické a pravděpodobně neexistuje žádný univerzální signál, neboť ze všech, které jsem ve své práci uvedla, ani jeden z nich se neprojevil jako agresivní napříč všemi druhy pěvců, u kterých byl zkoumán. Při posuzování, zda daná charakteristika ve zpěvu svědčí o budoucích záměrech zaútočit, jsem se často potýkala s nedostatkem studií, které by zkoumaly vztah mezi výskytem dané charakteristiky ve zpěvu a projevy agresivního chování. Naprostá většina studií, kterými jsem se zabývala, zkoumá výhradně výskyt dané charakteristiky zpěvu během teritoriálních střetů anebo reakci samců na vysílání zpěvů s danou charakteristikou. Samotné tyto faktory však nemusí vypovídat o budoucích úmyslech samců zaútočit a tyto studie jsou pro posouzení agresivity signálu pouze vodítkem, nikoli relevantním podkladem.

Například přezpívávání bylo některými považováno za agresivní signál a to jen na základě toho, že samci různě měnili své chování poté, co byli vystaveni interaktivnímu playbacku, který záměrně překrýval jejich zpěvy, což byla zároveň donedávna nejčastěji používaná metoda při zkoumání této zpěvné charakteristiky (např. Dabelsteen et al. 1996; Mennill a Ratcliffe 2004; Naguib a Kipper 2006). Výrazně menší část dosavadních studií však zkoumala vztah mezi agresivním chováním a vlastní produkcí zpěvů s touto charakteristikou, který ani v jednom z případů nebyl pozitivní (Vehrencamp et al. 2007; Yang et al. 2014; Wilson et al. 2016; Akçay et al. 2020). Ze všech studií, které jsem posuzovala, ani jedna nesvědčí o tom, že by přezpívávání mohlo splňovat má kritéria signálu eskalace konfliktu. Searcy a Beecher (2009) ve svém review dokonce podotýkají, že u žádného druhu, u kterého byla měřená míra přezpívávání při teritoriálních interakcích, nebylo zpozorované přezpívávání častěji, než by odpovídalo náhodě a naznačují tím pochybnosti o přezpívávání coby agonistickým signálu jako takovém. Novější studie dokonce poskytují záznamy o tom, že někteří pěvci při teritoriálních interakcích přezpívávají oponenta ještě méně, než by odpovídalo náhodě. Autoři proto předpokládají, že přezpívávání nejen že není signálem eskalace konfliktu, ale samci se přezpívávání záměrně vyhýbají, aby nebyl rušen jejich vlastní zpěv (Yang et al. 2014; Wilson et al. 2016).

Sledování změn v chování v reakci na přehrávání zpěvů s danou charakteristikou bylo velmi často užívaným postupem i při zkoumání variability v délce zpěvu, nicméně z těchto studií pramení nejednotnost v názoru, jelikož někteří autoři na základě reakce samců považují za signál eskalace konfliktu krátké zpěvy (Catchpole 1983; Nelson a Poesel 2012) a někteří dlouhé zpěvy (Osiejuk a Jakubowska 2017). Stejně tak bylo u různých druhů vyzpozorované jak

zkrácení (Jarvi et al. 1980), tak i prodloužení (Lattin a Ritchison 2009) zpěvů po vydráždění playbackem. Naskýtá se tedy možné vysvětlení, že obě varianty této charakteristiky zpěvu mohou sloužit u různých druhů jako signály eskalace konfliktu. Zásadní poznatky přináší studie, které vyzorovaly vztah mezi změnou délky zpěvu a agresivním chováním. Přišly na to, že samci rákosníků velkých, kteří vykazují agresivnější chování, mají zároveň kratší zpěvy (Catchpole 1983) a u strnadců bělopásých dokonce krátké zpěvy predikovaly útok (Nelson a Poesel 2011). Na druhou stranu papežici modří délku svých zpěvů při agresivních interakcích prodlužovali a prodlužování bylo nápadnější, pokud se samci nacházeli ve větší vzájemné blízkosti, kde často docházelo k útokům a k pronásledování oponenta (Lattin a Ritchison 2009). Jako signál eskalace tedy lze u různých druhů, na základě ustanovených kritérií, považovat jak zkrácené zpěvy, tak i prodloužené zpěvy.

S malým množstvím dostatečně průkazných studií se potýká i další charakteristika zpěvu, kterou je střídání typů zpěvů. Existuje několik dokladů o tom, že se u samců vyskytla tato charakteristika zpěvu, pokud byli konfrontováni oponentem (Falls a d'Agincourt 1982; Kramer et al. 1985; Simpson 1985; Horn a Falls 1991; Molles a Vehrencamp 1999; Searcy et al. 2000; Ali a Anderson 2018). V těchto studiích však figurovaly obě formy této charakteristiky zpěvu, tedy snížení i zvýšení rychlosti střídání typů zpěvů, což mohlo být následkem různých projevů agonistického chování, které zahrnuje ústupové i agresivní reakce (Searcy a Beecher 2009). Zároveň studie, které se zabývaly reakcí samců na různé formy této charakteristiky zpěvu, potvrdily zvýšenou reakci jak na nahrávky s častějším střídáním zpěvů (Nielsen a Vehrencamp 1995), tak i na nahrávky s méně častým střídáním zpěvů (Deoniziak a Osiejuk 2020). Je tedy možné, že u různých druhů pěvců fungují jako signály eskalace konfliktu různé formy této charakteristiky zpěvu, tedy zvýšení i snížení počtu obměn mezi typy zpěvů. Jedinými druhy, u kterých byla zaznamenána souvislost mezi vlastním zpěvem s touto charakteristikou a agresivním chováním jsou vlhovci červenokřídlí (Searcy a Yasukawa 1990), vlhovci západní (Horn a Falls 1991) a střízlíci páskovaní (Molles a Vehrencamp 1999). Vlhovci červenokřídlí a střízlíci páskovaní v souvislosti s agresivním chováním frekvenci ve střídání typů zpěvů snižovali. Naopak vlhovci západní, při pronásledování oponenta, frekvenci obměn mezi typy zpěvů zvýšili. Obě formy tohoto signálu tak mohou být zřejmě u různých druhů signálem eskalace konfliktu.

Jako nejčastější prediktor útoku se ukázaly tiché zpěvy. U čtyřech druhů bylo zaznamenáno, že tento signál spolehlivě predikuje útok, z toho u tří druhů byli tiché zpěvy produkovány v posledních fázích eskalace agrese (Searcy et al. 2006; Ballentine et al. 2008; Hof a Hazlett 2010; Akçay et al. 2011; Xia et al. 2013). Ze všech signálů, které ve své práci

uvádím, se tedy tiché zpěvy osvědčily jako upozornění na příchod fyzického střetu u nejvíce druhů, nicméně pouze u strnadců zpěvných (Akçay et al. 2011) a cetie hnědoboké (Xia et al. 2013) bylo splněno i kritérium kontextu, které ověřovalo, zda bylo v průběhu experimentu zaznamenáno zvýšení produkce tohoto signálu v reakci na podráždění samců simulovaným vetřelcem. Proto pouze tyto dva druhy splňují obě stanovená kritéria eskalace konfliktu. Důležitost tichých zpěvů vyzdvihují i další autoři (Anderson et al. 2012; Templeton et al. 2012; Xia et al. 2013). Jedním z mnoha vysvětlení, proč pěvci při blízkých teritoriálních střetech produkují právě tiché zpěvy, může být jejich typický postoj, který zaujímají při produkci tichých zpěvů (jen mírně otevřený zobák a oči směřující dopředu) a který zároveň pěvce připravuje na možný budoucí fyzický střet a snižuje riziko úrazu (Searcy a Beecher 2011).

Z mnou shromážděných studií je zjevné, že charakteristiky zpěvu, o kterých se zmiňuji, vypovídají o různé míře agresivity. Například zvýšená rychlost zpěvu zřejmě může u některých druhů fungovat jako počáteční signál eskalace střetu. U sýkor černohlavých (Baker et al. 2012) byla sice vyšší rychlost zpěvu prediktor útoku, ale tento signál byl vystřídán nástupným signálem, který předcházela tomuto střetu. U jiných druhů byla zvýšená rychlost zpěvu provázána s jinými projevy agresivního chování, jako například přibližování se k reproduktoru (Funghi et al. 2015; Szymkowiak a Kuczyński 2017) či setrvání v jeho blízkosti (Vehrencamp et al. 2013). U těchto druhů, stejně tak, jako u sýkory černohlavé (Baker et al. 2012), slouží zvýšená rychlost zpěvu jako signál eskalace konfliktu, soudě podle ustanovených kritérií. U samců budníčka menšího a budníčka lesního docházelo častěji k útokům, pokud měli samci vyšší rychlost spontánního zpěvu, avšak pro tyto samce bylo zároveň typické, že těsně po začátku spuštění playbacku přestali zpívat úplně (Linhart et al. 2013; Szymkowiak a Kuczyński 2017). Z toho vyplývá, že stejně tak, jako zvýšení rychlosti zpěvu, tak i snížení rychlosti či úplné umlknutí, slouží u různých druhů jako signál eskalace agrese, což je v souladu s výsledky další studie, ve které bylo zaznamenáno agresivnější chování u samců, kteří nezpívali vůbec, nebo jen velmi málo (Akçay et al. 2020).

Další charakteristika zpěvu, která byla některými pokládána za počáteční signál agrese, je opakování zpěvů po oponentovi. Tato hypotéza byla testována u strnadců zpěvných, kteří jsou zároveň nejčastěji studovaným druhem ve spojitosti s touto charakteristikou ptačího zpěvu (Searcy et al. 2013; Akçay et al. 2013). Překvapivě byla tato hypotéza potvrzena pouze u západní populace tohoto druhu, kde bylo vytrvání v opakování po oponentovi vystřídáno nástupným chováním, kterým bylo produkování tichých zpěvů, a oba tyto signály predikovaly útok. Pouze u dvou dalších druhů byly zaznamenány projevy agresivního chování v korelaci s opakováním zpěvů po oponentovi, těmito druhy jsou sýkory koňadry (Krebs et al. 1981) a

střízlíci páskování (Vehrencamp et al. 2007). U obou těchto druhů, stejně jako u západní populace strnadců zpěvných častější opakování zpěvů funguje jako signál eskalace konfliktu, jelikož u nich opakování zpěvů oponenta splňuje stanovená kritéria signálu eskalace konfliktu. Vzhledem k tomu, že ani u jednoho druhu nenastalo zvýšení v opakování zpěvů těsně před útokem, je pravděpodobné, že se jedná o počáteční signál eskalace konfliktu.

Ve své práci zmiňuji i několik méně často užívaných charakteristik v ptačím zpěvu, které sice byly produkovány při teritoriálních střetech, nicméně studií, které by se zabývaly těmito charakteristikami je velmi málo, a proto je zmiňuji jen okrajově. Patří mezi ně střídání variant typů zpěvů (Searcy et al. 2000; 2006), prezentování velikosti repertoáru (Vehrencamp et al. 2007), nebo opakování repertoáru (Burt et al. 2001).

Celá řada chování, která jsou považována za agresivní signály, mohou nacházet další možné uplatnění. Například produkce dlouhých zpěvů se ukázala u některých samců jako ukazatel kvality. Samci sýkory koňadry, kteří byli v raném věku vystaveni parazitům, zpívali po vydráždění playbackem kratší zpěvy než samci, kteří v průběhu dospívání parazity neměli (Bischoff et al. 2009). Autoři této studie dále naznačují, že délka zpěvu samců má vliv i na preference samic, jelikož partnerky samců, kteří měli delší zpěvy, snášely větší počet vajec než partnerky samců s kratšími zpěvy (Bischoff et al. 2009). Prodlužování zpěvů za účelem nalákání partnerky bylo zpozorováno i u rákosníků velkých (Catchpole 1983). Naopak zkracování zpěvů v přítomnosti samice bylo zaznamenáno u strnadců bělopásých a to v době před vylíhnutím mláďat (Nelson a Poesel 2011). Zkrácení délky zpěvů mělo, podle autorů, vést ke snížení jejich nápadnosti, čemuž nasvědčuje i to, že samci v těchto situacích zpívali často s menší hlasitostí (Nelson a Poesel 2011).

Vystavení samců sýkory koňadry parazitům v raném věku způsobilo i to, že tito samci přezpívali oponenta méně, než ti, kteří vyrůstali v prostředí bez parazitů (Bischoff et al. 2009). Přezpívání, stejně jako délka zpěvu, tedy může odrážet kvalitu samců, čemuž nasvědčují i výsledky další studie, ve které samci slavíků obecných celkově úspěšněji lákali samice, pokud více přezpívali oponenta (Kunc et al. 2006). Přezpívání, ač se v mé práci nejeví jako signál eskalace agrese, může nacházet jiné funkční uplatnění. Podle některých autorů samci přezpívávají oponenta, aby tím dali najevo svůj záměr ustoupit (Vehrencamp et al. 2007). Dále existují spekulace o tom, že samci toto chování používají k zakrývání zpěvů cizích samců, aby tak jejich zpěvy znehodnocovali (Hultsch a Todt 1982).

Kromě délky zpěvu a přezpívání oponenta mohou nést informaci o kvalitě samce i jiné zpěvné charakteristiky, které ve své práci uvádím. Například samci s vysokou rychlostí zpěvu byli častěji upřednostňováni samicemi (Drăgănoiu et al. 2002) a zároveň rychlost zpěvu

u některých druhů může korelovat s velikostí jedince (Szymkowiak a Kuczyński 2017). V mnoha studiích byla rychlost zpěvu měřena ve spojitosti s frekvenčním rozsahem. Kombinace obou těchto parametrů může sloužit jako další ukazatel kvality pěvců (Drăgănoiu et al. 2002; DuBois et al. 2009). Bartsch et al. (2014) ve své studii zjistili, že na chování samic má vliv i opakování zpěvů, jelikož samice měly tendenci nacházet se ve větší blízkosti samce, jehož zpěvy byly překrývány jiným samcem. Přezpívávání může být kromě agresivní signalizace využíváno i k tomu, aby samci lépe odhadli jejich vzájemnou vzdálenost (Krebs et al. 1981).

Samci mohou upoutávat pozornost samic i tím, že častěji mění typy zpěvů, čímž odhalují velikost svého repertoáru (Baker et al. 1986). Tato studie na sýkorách koňadrách dokazuje, že rozmanitost repertoáru je důležitým faktorem určujícím preference samic při výběru partnera, což je podpořeno i další studií, ve které samci vlhčivců červenokřídlých v přítomnosti samice používali mnohem větší počet typů zpěvů (Searcy a Yasukawa 1990). Častějším střídáním typů zpěvů mohou samci i napomoci tomu, aby si udrželi pozornost ostatních posluchačů (Falls a d'Agincourt 1982).

I tiché zpěvy, které mají velmi významnou roli při blízkých střetech, se mohou uplatňovat i v jiných kontextech a to například při komunikaci se samicí v období námluv, jako je tomu u druhu pěnice hnědokřídlé (Balsby a Dabelsteen 2003). Drozdi japonští (*Turdus cardis*) svými tichými zpěvy ohlašují přilet a odlet z hnízda, ve kterém se nacházejí jeho potomci čekající na potravu (Ishizuka 2009). Jak už bylo řečeno, tiché zpěvy mohou být využívány i k dohledání cizího samce (Jakubowska a Osiejuk 2018).

Jak bylo zmíněno výše, signalizace eskalace agrese ve zpěvu pěvců je velice druhově variabilní a neexistuje charakteristika zpěvu, která by splňovala obě má kritéria agresivní signalizace u všech druhů pěvců, na kterých byla zkoumána. Zároveň všechny tyto signály mohou být využívány i jiným způsobem než jen k signalizaci gradace konfliktu, což poukazuje na to, že zpěvné interakce mezi pěvci jsou velice komplexní záležitostí. Z mé práce vyplývá, že jako signál eskalace agrese mohou u různých druhů sloužit tiché zpěvy, snížená i zvýšená délka zpěvu, snížení i zvýšení frekvence obměn mezi typy zpěvů, snížená i zvýšená rychlost zpěvu a opakování zpěvů po oponentovi. Naopak, přezpívávání oponenta se jako signál eskalace konfliktu v mé práci neprokázalo.

Seznam literatury

- AKÇAY, Çağlar, Mari E. TOM, S. Elizabeth CAMPBELL a Michael D. BEECHER, 2013. Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **280**(1756), 20122517. ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2012.2517
- AKÇAY, Çağlar, Y Kağan PORSUK, Alican AVŞAR, Dilan ÇABUK a C Can BILGIN, 2020. Song overlapping, noise, and territorial aggression in great tits. *Behavioral Ecology* [online]. **31**(3), 807–814. ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/araa030
- AKÇAY, Çağlar, Mari E. TOM, Dylan HOLMES, S. Elizabeth CAMPBELL a Michael D. BEECHER, 2011. Sing softly and carry a big stick: signals of aggressive intent in the song sparrow. *Animal Behaviour* [online]. **82**(2), 377–382. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2011.05.016
- ALI, Sabah a Rindy ANDERSON, 2018. Song and aggressive signaling in Bachman's Sparrow. *The Auk* [online]. **135**(3), 521–533. ISSN 0004-8038, 1938-4254. Dostupné z: doi:10.1642/AUK-17-216.1
- ANDERSON, Rindy C., Stephen NOWICKI a William A. SEARCY, 2007. Soft song in song sparrows: response of males and females to an enigmatic signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **61**(8), 1267–1274. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-007-0357-7
- ANDERSON, Rindy C., William A. SEARCY, Melissa HUGHES a Stephen NOWICKI, 2012. The receiver-dependent cost of soft song: a signal of aggressive intent in songbirds. *Animal Behaviour* [online]. **83**(6), 1443–1448. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2012.03.016
- BAKER, Myron Charles, Tore K. BJERKE, Helene LAMPE a Yngve ESPMARK, 1986. Sexual Response of Female Great Tits to Variation in Size of Males' Song Repertoires. *The American Naturalist* [online]. **128**(4), 491–498. ISSN 0003-0147, 1537-5323. Dostupné z: doi:10.1086/284582
- BAKER, Tyne M., David R. WILSON a Daniel J. MENNILL, 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in black-capped chickadees. *Animal Behaviour* [online]. **84**(4), 965–974. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2012.07.022
- BALLENTINE, Barbara, William A. SEARCY a Stephen NOWICKI, 2008. Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour* [online]. **75**(2), 693–703. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2007.07.025
- BALSBY, Thorsten J.S. a Torben DABELSTEEN, 2003. Male singing behaviour and female presence in the territory in whitethroats *Sylvia communis*. *Acta ethologica* [online]. **5**(2), 81–88. ISSN 0873-9749, 1437-9546. Dostupné z: doi:10.1007/s10211-002-0068-z
- BARTSCH, Conny, Ronja WENCHEL, Annemarie KAISER a Silke KIPPER, 2014. Singing onstage: female and male common nightingales eavesdrop on song type matching. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **68**(7), 1163–1171. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-014-1727-6
- BEECHER, Michael D., Philip K. STODDARD, Elizabeth S. CAMPBELL a Cynthia L. HORNING, 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* [online]. **51**(4), 917–923. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0095

- BISCHOFF, Linda L., Barbara TSCHIRREN a Heinz RICHTNER, 2009. Long-term effects of early parasite exposure on song duration and singing strategy in great tits. *Behavioral Ecology* [online]. **20**(2), 265–270. ISSN 1465-7279, 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arp012
- BRINDLEY, Emma L., 1991. Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour* [online]. **41**(3), 503–512. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(05)80853-X
- BURT, John M., S.Elizabeth CAMPBELL a Michael D. BEECHER, 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour* [online]. **62**(6), 1163–1170. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2001.1847
- CAPP, Michael S. a William A. SEARCY, 1991. Acoustical communication of aggressive intentions by territorial male bobolinks. *Behavioral Ecology* [online]. **2**(4), 319–326. ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/2.4.319
- CATCHPOLE, Clive K., 1983. Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour* [online]. **31**(4), 1217–1225. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(83)80028-1
- CATCHPOLE, Clive a P. J. B. SLATER, 2008. *Bird song: biological themes and variations*. 2nd ed. Cambridge [England] ; New York: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-87242-3.
- DABELSTEEN, Torben, Peter K. MCGREGOR, Michael SHEPHERD, Xanthe WHITTAKER a Simon Boel PEDERSEN, 1996. Is the Signal Value of Overlapping Different from That of Alternating during Matched Singing in Great Tits? *Journal of Avian Biology* [online]. **27**(3), 189. ISSN 09088857. Dostupné z: doi:10.2307/3677221
- DEONIZIAK, Krzysztof a Tomasz S. OSIEJUK, 2020. Song-type switching rate in the chaffinch carries a message during simulated intrusion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **74**(4), 47. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-020-2825-2
- DRĂGĂNOIU, Tudor I., Laurent NAGLE a Michel KREUTZER, 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus araria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **269**(1509), 2525–2531. ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2002.2192
- DUBOIS, Adrienne L, Stephen NOWICKI a William A SEARCY, 2009. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology Letters* [online]. **5**(2), 163–165. ISSN 1744-9561, 1744-957X. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2008.0626
- ELGAR, Mark A., 1986. House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour* [online]. **34**, 169–174. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/0003-3472(86)90020-5
- FALLS, J. Bruce, 1985. Song matching in western meadowlarks. *Canadian Journal of Zoology* [online]. **63**(11), 2520–2524. ISSN 0008-4301, 1480-3283. Dostupné z: doi:10.1139/z85-373
- FALLS, J. Bruce a Lorraine G. D'AGINCOURT, 1982. Why do meadowlarks switch song types? *Canadian Journal of Zoology* [online]. **60**(12), 3400–3408. ISSN 0008-4301, 1480-3283. Dostupné z: doi:10.1139/z82-430

- FUNGHI, Caterina, Gonçalo C. CARDOSO a Paulo G. MOTA, 2015. Increased syllable rate during aggressive singing in a bird with complex and fast song. *Journal of Avian Biology* [online]. **46**(3), 283–288. ISSN 09088857. Dostupné z: doi:10.1111/jav.00480
- HOF, David a Nicole HAZLETT, 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North American wood warbler. *Animal Behaviour* [online]. **80**(5), 821–828. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2010.07.017
- HORN, Andrew G. a J. Bruce FALLS, 1991. Song Switching in Mate Attraction and Territory Defense by Western Meadowlarks (*Sturnella neglecta*). *Ethology* [online]. **87**(3–4), 262–268. ISSN 01791613, 14390310. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1991.tb00251.x
- HULTSCH, Henrike a Dietmar TODT, 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **11**(4), 253–260. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00299302
- ISHIZUKA, Toru, 2009. Whisper Song in the Grey Thrush *Turdus cardis* Immediately Before and After Feeding Their Young. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* [online]. **41**(1), 34–41. ISSN 1348-5032, 1882-0999. Dostupné z: doi:10.3312/jyio.41.34
- JAKUBOWSKA, Aleksandra a Tomasz S. OSIEJUK, 2018. Soft songs in male ortolan buntings are used in an aggressive context but are not an aggressive signal. *Ethology* [online]. **124**(8), 549–558. ISSN 01791613. Dostupné z: doi:10.1111/eth.12758
- JARVI, Torbjorn, Tommy RADESATER a Sven JAKOBSSON, 1980. The Song of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* with Special Reference to Singing Behaviour in Agonistic Situations. *Ornis Scandinavica* [online]. **11**(3), 236. ISSN 00305693. Dostupné z: doi:10.2307/3676129
- KRAMER, Howard G., Robert E. LEMON a Michael J. MORRIS, 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. *Animal Behaviour* [online]. **33**(1), 135–149. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(85)80127-5
- KREBS, John R., Ruth ASHCROFT a Karl Van ORSDOL, 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour* [online]. **29**(3), 918–923. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(81)80029-2
- KUNC, Hansjoerg P., Valentin AMRHEIN a Marc NAGUIB, 2006. Vocal interactions in nightingales, *Luscinia megarhynchos*: more aggressive males have higher pairing success. *Animal Behaviour* [online]. **72**(1), 25–30. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2005.08.014
- LATTIN, Christine a Gary RITCHISON, 2009. Intra- and Intersexual Functions of Singing by Male Blue Grosbeaks: the Role of Within-Song Variation. *The Wilson Journal of Ornithology* [online]. **121**(4), 714–721. ISSN 1559-4491, 1938-5447. Dostupné z: doi:10.1676/09-026.1
- LEMON, Robert E. a Howard G. KRAMER, 1983. Dynamics of Territorial Singing Between Neighboring Song Sparrows (*Melospiza Melodia*). *Behaviour* [online]. **85**(3–4), 198–223. ISSN 0005-7959, 1568-539X. Dostupné z: doi:10.1163/156853983X00228
- LEONARD, Marty L., 1997. Parental Calls and Nestling Behavior in Tree Swallows. *The Auk* [online]. **114**(4), 668–672. ISSN 00048038, 19384254. Dostupné z: doi:10.2307/4089286
- LINHART, Pavel, Pavel JAŠKA, Tereza PETRUSKOVÁ, Adam PETRUSEK a Roman FUCHS, 2013. Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song.

Behavioural Processes [online]. **100**, 139–145. ISSN 03766357. Dostupné z: doi:10.1016/j.beproc.2013.06.012

LINHART, Pavel, Hans SLABBEKOORN a Roman FUCHS, 2012. The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. *Behavioral Ecology* [online]. **23**(6), 1338–1347. ISSN 1465-7279, 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/ars127

MARLER, Peter a Hans Willem SLABBEKOORN, ed., 2004. *Nature's music: the science of birdsong*. Amsterdam ; Boston: Elsevier Academic. ISBN 978-0-12-473070-0.

MCGREGOR, P. K., 2000. Playback experiments: design and analysis. *Acta ethologica* [online]. **3**(1), 3–8. ISSN 0873-9749, 1437-9546. Dostupné z: doi:10.1007/s102110000023

MENNILL, Daniel J a Laurene M RATCLIFFE, 2004. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Animal Behaviour* [online]. **67**(3), 441–450. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.010

MOLLES, Laura E. a Sandra L. VEHRENCAMP, 1999. Repertoire Size, Repertoire Overlap, and Singing Modes in the Banded Wren (*Thryothorus pleurostictus*). *The Auk* [online]. **116**(3), 677–689. ISSN 00048038, 19384254. Dostupné z: doi:10.2307/4089329

MOLLES, Laura E. a Sandra L. VEHRENCAMP, 2001. Songbird cheaters pay a retaliation cost: evidence for auditory conventional signals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **268**(1480), 2013–2019. ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2001.1757

NAGUIB, Marc a Silke KIPPER, 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **59**(3), 419–426. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-005-0066-z

NAGUIB, Marc a Daniel J. MENNILL, 2010. The signal value of birdsong: empirical evidence suggests song overlapping is a signal. *Animal Behaviour* [online]. **80**(3), e11–e15. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2010.06.001

NELSON, Douglas A. a Angelika POESEL, 2011. Song length variation serves multiple functions in the white-crowned sparrow. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **65**(5), 1103–1111. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-010-1120-z

NELSON, Douglas A. a Angelika POESEL, 2012. Responses to Variation in Song Length by Male White-Crowned Sparrows: Song Length Variation in Sparrows. *Ethology* [online]. **118**(1), 24–32. ISSN 01791613. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.2011.01979.x

NIELSEN, Bonnie M. B. a Sandra L. VEHRENCAMP, 1995. Responses of song sparrows to song-type matching via interactive playback. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **37**(2), 109–117. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00164156

OSIEJUK, Tomasz S. a Aleksandra JAKUBOWSKA, 2017. Song duration mediates responses of territory owner in a songbird species with a small song repertoire. *acta ethologica* [online]. **20**(2), 137–145. ISSN 0873-9749, 1437-9546. Dostupné z: doi:10.1007/s10211-017-0257-4

PEAKE, MCGREGOR, LANGEMANN, a TAVARES, 2000. RESPONSE OF GREAT TITS TO ESCALATING PATTERNS OF PLAYBACK. *Behaviour* [online]. **137**(4), 451–471. ISSN 0005-7959, 1568-539X. Dostupné z: doi:10.1163/156853900502178

- PETRUSKOVÁ, Tereza, Iveta PIŠVEJCOVÁ, Anna KINŠTOVÁ, Tomáš BRINKE a Adam PETRUSEK, 2016. Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates. *Methods in Ecology and Evolution* [online]. **7**(3), 274–284. ISSN 2041-210X, 2041-210X. Dostupné z: doi:10.1111/2041-210X.12496
- SEARCY, W. A., S. NOWICKI a C. HOGAN, 2000. Song type variants and aggressive context. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **48**(5), 358–363. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s002650000254
- SEARCY, William A., Rindy C. ANDERSON a Stephen NOWICKI, 2006. Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **60**(2), 234–241. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-006-0161-9
- SEARCY, William A. a Michael D. BEECHER, 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* [online]. **78**(6), 1281–1292. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2009.08.011
- SEARCY, William A. a Michael D. BEECHER, 2011. Continued scepticism that song overlapping is a signal. *Animal Behaviour* [online]. **81**(1), e1–e4. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2010.10.013
- SEARCY, William A., Adrienne L. DUBOIS, Karla RIVERA-CÁCERES a Stephen NOWICKI, 2013. A test of a hierarchical signalling model in song sparrows. *Animal Behaviour* [online]. **86**(2), 309–315. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2013.05.019
- SEARCY, William A. a Ken YASUKAWA, 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **27**(2), 123–128. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/BF00168455
- SIMPSON, Barbara S., 1985. Effects of location in territory and distance from neighbours on the use of song repertoires by Carolina wrens. *Animal Behaviour* [online]. **33**(3), 793–804. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(85)80012-9
- SPRAU, P., T. ROTH, R. SCHMIDT, V. AMRHEIN a M. NAGUIB, 2010. Communication across territory boundaries: distance-dependent responses in nightingales. *Behavioral Ecology* [online]. **21**(5), 1011–1017. ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arq097
- STODDARD, Philip K., Michael D. BEECHER, S. Elizabeth CAMPBELL a Cynthia L. HORNING, 1992. Song-type matching in the song sparrow. *Canadian Journal of Zoology* [online]. **70**(7), 1440–1444. ISSN 0008-4301, 1480-3283. Dostupné z: doi:10.1139/z92-200
- SUZUKI, Toshitaka N., 2014. Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Animal Behaviour* [online]. **87**, 59–65. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.009
- SZYMKOWIAK, Jakub a Lechośław KUCZYŃSKI, 2017. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler. *Journal of Avian Biology* [online]. **48**(2), 275–283. ISSN 09088857. Dostupné z: doi:10.1111/jav.00969
- TEMPLETON, Christopher N., Çağlar AKÇAY, S. Elizabeth CAMPBELL a Michael D. BEECHER, 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*

[online]. **66**(11), 1503–1509. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-012-1405-5

VAN DONGEN, Wouter F.D., 2006. Variation in singing behaviour reveals possible functions of song in male golden whistlers. *Behaviour* [online]. **143**(1), 57–82. ISSN 0005-7959, 1568-539X. Dostupné z: doi:10.1163/156853906775133588

VAYTINA, T. M. a D. A. SHITIKOV, 2019. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra*. *Bioacoustics* [online]. **28**(2), 140–154. ISSN 0952-4622, 2165-0586. Dostupné z: doi:10.1080/09524622.2017.1408495

VEHRENCAMP, S. L., J. YANTACHKA, M. L. HALL a S. R. DE KORT, 2013. Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **67**(3), 409–419. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-012-1461-x

VEHRENCAMP, Sandra L., Michelle L. HALL, Erin R. BOHMAN, Catherine D. DEPEINE a Anastasia H. DALZIELL, 2007. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology* [online]. **18**(5), 849–859. ISSN 1465-7279, 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arm054

WILSON, David R., Laurene M. RATCLIFFE a Daniel J. MENNILL, 2016. Black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, avoid song overlapping: evidence for the acoustic interference hypothesis. *Animal Behaviour* [online]. **114**, 219–229. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2016.02.002

XIA, Canwei, Jiayu LIU, Per ALSTRÖM, Qiao WU a Yanyun ZHANG, 2013. Is the Soft Song of the Brownish-Flanked Bush Warbler an Aggressive Signal? *Ethology* [online]. **119**(8), 653–661. ISSN 01791613. Dostupné z: doi:10.1111/eth.12104

YANG, Xiao-Jing, Xiang-Ru MA a Hans SLABBEEKOORN, 2014. Timing vocal behaviour: Experimental evidence for song overlap avoidance in Eurasian wrens. *Behavioural Processes* [online]. **103**, 84–90. ISSN 03766357. Dostupné z: doi:10.1016/j.beproc.2013.11.011