

Reakcia samcov európskeho poddruhu dudka chochlatého (*Upupa epops epops*) na nahrávku spevu vlastného a cudzieho poddruhu (*U. e. marginata*)

The response of males belonging to the European subspecies of Hoopoe to the playback of song of their own and foreign subspecies (U. e. marginata)

Lucia TURČOKOVÁ¹, Ľudovít KOCIAN², Alexander KÜRTHY³ & Csaba BALÁZS⁴

¹Ornitologická stanice muzea Komenského, Bezručova 10, Přerov 750 02; turcokova@prerovmuzeum.cz

²Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta univerzity Komenského, Mlynská dolina, 842 15 Bratislava 4

³Bilikova 20, 841 01 Bratislava

⁴Správa CHKO Cerová vrchovina, Železničná ul. 31, 979 01 Rimavská Sobota

Abstract. Populations of the same species occupying different habitats can modify the acoustic parameters of their song to increase the effectiveness of signal transmission. The changed song features may cause situations in which individuals of one population are not able to recognize individuals belonging to the other population. Weaker recognition ability of individuals can play the key role in the establishment of the reproduction barrier between populations of the same species and leads to the separation of the new species. For the study of song divergence and recognition ability we choose the Hoopoe (*Upupa epops*) subspecies complex, which consists of 10 subspecies occupying a large area from Eurasia to Africa. All subspecies have a very similar acoustic performance except one subspecies from Madagascar (*U. e. marginata*). We carried out a playback experiment in which we focused on the recognition ability of the European subspecies (*U. e. epops*) of the Hoopoe. We tested males to two types of playbacks – one was the song of their own subspecies and the other was the song of the Madagascar subspecies. Of 24 experimental male subjects, 20 males responded to the playback of their own subspecies by a song. None of the experimental males responded to the other subspecies song. Our results suggest about the speciation process between the two Hoopoe subspecies.

Key words: acoustic divergence, Hoopoe, recognition, subspecies, speciation

Úvod

Vtáčí spev je druhovo špecifický (Catchpole & Slater 2008). Na základe akustického prejavu sa jedinci fenotypicky podobných druhov dokážu navzájom rozpoznať a zabrániť tak medzidruhovému kríženiu (Päckert et al. 2009). Akustické vlastnosti sú ale do značnej miery plastické a môžu sa meniť v čase alebo v priestore (Caizergues et al. 2003), čo vedie ku geografickej variabilite spevu. Vtáky ich dokážu meniť podľa potrieb, aby zjednodušili prenos zvuku v danom prostredí

(Wiley & Richards 1982). Frekvenčné charakteristiky spevu môžu byť modifikované vplyvom rôznej vegetačnej štruktúry prostredia (Morton 1975, Baker 2006, Boncaraglio & Saino 2007), jeho fragmentáciou (Osiejuk et al. 2003, Briefer et al. 2010), alebo vplyvom okolitého hluku (Badyaev & Leaf 1997, Brumm 2004). Zmena temporálnych parametrov (napr.: dĺžka strofy, rýchlosť spevu) býva upravovaná pri komunikácii na dlhú vzdialenosť (Sorjonen 1986), alebo pri agresívnych interakciách samcov (Galeotti et al. 1997, Olinkiewicz & Osiejuk 2003). Vzájomné

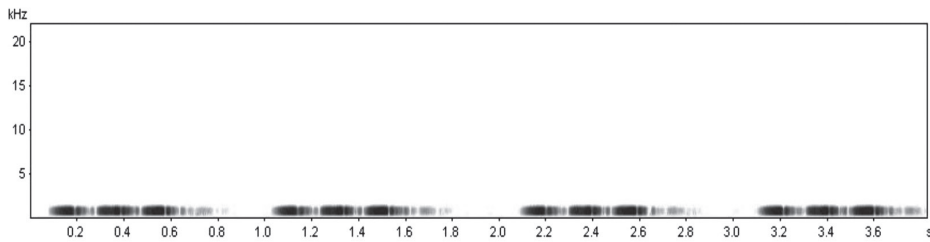
interakcie samcov (zdieľanie strof medzi susedmi, ktoré slúži na ich individuálne rozpoznávanie) môžu ovplyvňovať štruktúru spevu (Grießmann & Naguib 2002, Nicholson et al. 2007), no tá je vystavená hlavne sexuálnej selekcii (Lampe & Saetre 1995, Suter et al. 2009). Šírka repertoáru u niektorých druhov narastá pri preferencii samíc o túto vlastnosť (Hasselquist et al. 1996).

Ak je selekčný tlak na akustické vlastnosti spevu dostatočne silný, dochádza k divergencii spevu na úrovni populácií (Osiejuk & Ratinska 2003, Petrusková et al. 2010), alebo na úrovni poddruhov (Ruegg et al. 2006, Dingle et al. 2008, Turčoková et al. 2010). Playbackové experimenty testujúce rozpoznávaciu schopnosť u rôznych druhov vtákov poukázali na to, že samce intenzívnejšie reagovali na nahrávku spevu vlastnej populácie než na nahrávku spevu cudzej populácie (Searcy et al. 1997, Vehrencamp et al. 2003). K podobným výsledkom sa vedci dopracovali aj pri testovaní rozpoznávania rozdielnych poddruhov (Martens & Steil 1997, Liu et al. 2008, Turčoková et al. 2011). Toto naznačuje, že samce dokážu rozpoznať príslušníka vlastnej populácie/poddruhu, ktorého považujú za väčšieho rivala, než príslušníka cudzej populácie/poddruhu. Príčinou tohto javu je dokázaná preferencia samíc, ktoré často uprednostňujú samce, ktoré spievajú tzv. „familiárne motívy“, ktoré samice počuli spievať svojho otca, či príslušníkov vlastnej populácie (Vanechoutte 1997, West et al. 2006). Domáce samce totižto majú výhodu oproti cudziemu samcovi. Jednou výhodou je akustické prispôbenie sa lokálnym podmienkam, ktoré prenesú na svoje potomstvo (Rothstein & Fleischer 1987). Ďalšou výhodou domáceho samca môže byť jeho vyššia odolnosť voči miestnym hniezdnym parazitom (MacDougall-Shackleton et al. 2002). Ak testované samce nereagujú na spev samca z inej populácie/poddruhu, mohlo by to znamenať, že ho nepovažujú za možného rivala, pretože jeho spev už nemá črty populačne/poddruhovo špecifické. Takto môžu vznikáť pred-reprodukčné bariéry, ktoré vedú k reprodukčnej izolácii jednotlivých populácií, alebo poddruhov (Slabbekoorn & Smith 2002). V prípade, že je spev divergovaný do takej

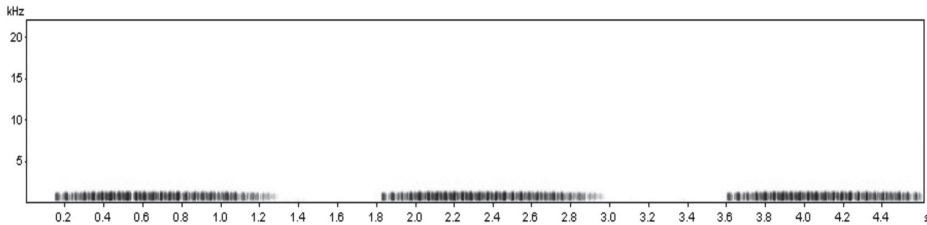
miery, že sa jedince jedného druhu navzájom nerozpoznávajú a tak nedochádza ku križeniu, môžeme začať uvažovať o vzniku nového druhu (Brambilla et al. 2008).

Vhodným študijným druhom na danú problematiku je dudok chochlatý. Je to druh, ktorý vytvára niekoľko poddruhov vyskytujúcich sa v Európe, Ázii a Afrike (Krištín 2001). Niektoré poddruhy sa navzájom líšia v morfológii a vo sfarbení (*U. e. africana*, *saturata*, *ceylonensis*, *longirostris*, *senegalensis*, *orientalis*, *minor*), iné sú veľmi podobné nominálnemu poddruhu (*U. e. major*, *marginata*) (Cramp 1985). Hlasový prejav je veľmi jednoduchý. Každá strofa pozostáva z 1 až 5 elementov. Zvuk jednej strofy je transkribovaný ako „up-up-up“ (obr. 1). Podľa počtu elementov (dĺžky strofy) sa strofy delia na 5 typov. Strofy od seba oddeľujú približne 1 s pauzy. Spevy dudkov pozostávajú z jednotlivých piesní trvajúcich niekoľko minút (Martin-Vivaldi et al. 1998). Jednotlivé samce produkujú buď monotónne spevy, pri ktorých používajú len jeden typ strofy, alebo používajú kombináciu dvoch (najčastejší variant) až troch typov strof (Turčoková et al. 2005). Opísaný druh spevu sa vzťahuje na nominálny poddruh a všetky africké poddruhy dudka okrem poddruhu madagaskarského. Jeho spev sa skladá z jednej opakujúcej sa strofy, ktorá znie ako mäkké, rezonujúce „raoo“ (obr. 2), úplne rozdielne od klasického spevu euroázijských poddruhov používajúcich klasické: „up-up-up“. Táto strofa trvá približne 1s a opakuje sa v niekoľkých intervaloch (Krištín 2001). Na základe odlišnosti v akustických prejavoch sa vyskytli snahy o vyčlenenie madagaskarského poddruhu a o jeho popísanie ako samostatného druhu (Dowsett & Dowsett-Lemaire 1993).

Pomocou playbackového experimentu sme sa pokúsili zistiť, ako reaguje náš poddruh dudka chochlatého na nahrávku vlastného a madagaskarského poddruhu. Ak by platilo, že u madagaskarského poddruhu dochádza k postupnej speciácii a divergencia spevu je dostatočná na to, aby vytvorila reprodukčnú bariéru, v takomto prípade sme predpokladali, že by samce mali odpovedať na nahrávku vlastného poddruhu, ktorý poznajú a budú na neho reagovať s vyššou intenzitou ako na nahrávku cudzieho poddruhu.



Obr. 1. Sonogram spevu európskeho poddruhu dudka chochlatého (*U. e. epops*).
Fig. 1. Sonogram of the song belonging to the European subspecies of the Hoopoe (*U. e. epops*).



Obr. 2. Sonogram spevu madagaskarského poddruhu (*U. e. marginata*).
Fig. 2. Sonogram of the song belonging to the Madagascar subspecies (*U. e. marginata*).

Metodika

Opis územia

Výskum prebiehal na území CHKO Záhorie a CHKO Cerová vrchovina. Cerová vrchovina je naše najmladšie pohorie, ktoré podľa fyto geografického členenia patrí do oblasti panónskej flóry (*Pannonicum*). PPF (poľnohospodársky pôdny fond) tvorí 34 % CHKO Cerová vrchovina, z čoho 72 % sú pasienky a lúky v rôznom štádiu sukcesie. Dudkami preferované lokality sú okraje teplomilných dubín a dubohrabín, ktoré často hraničia s pasienkami so svojrâznou xerofytnou vegetáciou, alebo kosenými lúkami. Najrozšírenejšou drevinou je dub cerový (*Quercus cerris*). S ním sa tu vyskytujú aj ďalšie druhy dubov ako dub plstnatý (*Q. pubescens*), dub zimný (*Q. petraea*), dub letný (*Q. robur*) a dub jadranský (*Q. virgiliana*). Pasienky, ktoré tvoria sú spásané ovcami, alebo hovädzím dobytkom.

Záhorská nížina je súčasťou tzv. centrálného územia viatych pieskov. Je súčasťou Viedenskej panvy na našom území. Vojenské dopadové plo-

chy, na ktorých prebiehal výskum, boli piesčité plochy pokryté riedkou bylinnou vegetáciou, ohraničené borovicovými monokultúrami. V niektorých úsekoch sa nachádzali riedke dubové remízky. Lesy boli zložené z borovice lesnej (*Pinus silvestris*) a duba letného (*Quercus robur*) a len na menších plochách, prípadne na miestach s vyššie ležiacou hranicou spodnej vody s brezou bradavičnatou (*Betula verucosa*) a brezou plstnatou (*Betula pubescens*). Kosenie a spásanie bolo nahradené pravidelnou redukciou vegetačnej pokrývky vplyvom cvičných vojenských akcií.

Playbackové experimenty

Experimenty prebiehali v rokoch 2003 a 2004 od 25.4. do 15.5 počas predhniezdného obdobia, kedy boli akustické prejavy samcov najintenzívnejšie a to v ranných hodinách, od 6:00 hod do 12:00 hod. Po prilete samcov zo zimoviska na lokalitu sme začali hľadať teritória jednotlivých samcov. Vždy po zistení samca v jeho teritóriu sme urobili experiment. Počet testovaných samcov na nahrávku vlastného poddruhu bol

24. Na nahrávku madagaskarského poddruhu sa podarilo otestovať 22 samcov. Na pokusy boli použité nahrávky dudkov zo Španielska a nahrávky madagaskarských dudkov, ktoré mi poskytol E. Martin-Vivaldi (Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias Universidad de Granada, Španielsko). Nahrávka z magnetofónu bola vždy prehrávaná po 5 minútach ticha, keď sme predpokladali, že spontánny akustický prejav skončil. Prvá použitá nahrávka bol spev európskeho poddruhu. Po reakcii na prvú nahrávku sme znova po 5 minútach ticha prehrali nahrávku madagaskarského poddruhu. Zaznamenávali sme akustickú reakciu (typ strofy, dĺžka spevu) testovaných samcov. Keďže na nahrávku cudzieho poddruhu samce nereagovali, nebolo čo zaznamenávať, do následných analýz sme použili frekvenčné dáta. Ak samec reagoval, reakciu sme priradili číslo jeden. Ak samec nereagoval, reakcia bola označená číslom dva.

Jednotlivé samce sme nemali farebne krúžkované, preto nemôžeme spoľahlivo tvrdiť, že sme experimentovali vlastníka daného teritória. Na každej lokalite sme experiment robili len jedenkrát. Vzdialenosti medzi jednotlivými hniezdnymi teritóriami samcov boli dosť veľké (všetko boli osobitné páry, len v troch prípadoch sa stalo, že boli dva samce pri sebe cca 100 m),

preto predpokladáme, že sme netestovali jedného samca viac krát.

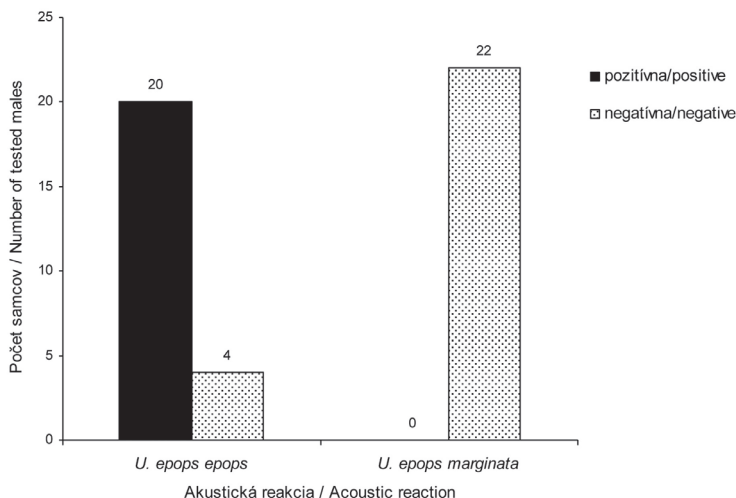
Štatistické spracovanie dát

Na porovnanie reakcie testovaných samcov bol použitý Chi kvadrát (χ^2) pre frekvenčné dáta. Dáta boli spracované v štatistickom programe SPSS.

Výsledky a diskusia

Naše výsledky ukazujú, že samce európskeho poddruhu dudka chochlatého na nahrávku vlastného poddruhu reagujú, kým nahrávku poddruhu madagaskarského nerozpoznávajú ako vlastný, druhovo špecifický spev a nereagujú na ňu ($\chi^2 = 5,882$, $df = 1$, $p = 0,015$). Na nahrávku vlastného poddruhu reagovalo 83,3 % testovaných samcov (obr. 3).

Behaviorálne experimenty, ktoré testovali rozpoznávaciu schopnosť samcov európskeho poddruhu dudka chochlatého na základe spevu ukázali na to, že spev madagaskarského poddruhu dudka je na toľko rozdielny od spevu európskeho poddruhu, že už nie je európskymi samcami naďalej rozpoznávaný ako vlastný. Niekoľko testovaných samcov však nereagovalo ani na nahrávku vlastného poddruhu. Tu treba podotknúť, že na samotný experiment



Obr. 3. Reakcia samcov *U. e. epops* na nahrávku vlastného a madagaskarského poddruhu.
Fig. 3. Reaction of the *U. e. epops* to the playback of their own and Madagascar subspecies.

mohlo vplyvať niekoľko nezanedbateľných faktorov. Samce, ktoré vôbec na nahrávky vlastného spevu nereagovali mohli byť už v inej perióde hniezdneho cyklu. Je známe, že samce po ukončení fertílnej fázy samice, keď tá začína inkubovať, už prestávajú spievať a ich agresivita voči prípadným rivalom tiež klesá (Catchpole & Slater 2008). Po prilete na hniezdisko a pri prvom hniezdení je fertílne fáza väčšiny samíc zosynchronizovaná a z veľkej časti sa ich časové rozmedzie prekrýva (vlastné pozorovanie). Možnosť ukončenia fertílnej fázy o pár dní skôr je v každom prípade reálna a nedá sa vylúčiť. Ďalšia možnosť pripadajúca do úvahy je zmena stratégie samca. Jedna z efektívnych stratégií samcov ako znížiť mieru extra-párovej kopulácie (EPC), je strážiť si samicu (Birkhead & Moller 1992). Mnohé experimenty, pri ktorých odstránili samca z teritória, naozaj potvrdili zvýšenú mieru EPC (Currie et al. 1999, Chuang-Dobbs et al. 2001, Brylawski & Whittingham 2004). V dvoch prípadoch počas experimentu mal skutočne samec v blízkosti samice. Pri spustení prvej nahrávky spevu vlastného poddruhu reagovali oba jedince zdvihnutím hlavy a potom sme už nezaznamenali žiadnu akustickú ani behaviorálnu reakciu. Pokus s nahrávkou madagaskarského spevu sme neuskutočnili, lebo po pokuse s prvou nahrávkou odleteli. Z uvedených pozorovaní prichádza do úvahy možnosť, že sa v danej chvíli snažili strážiť si samicu a preto nereagovali na nahrávku.

Z modelu experimentu tiež vyplýva niekoľko možných efektov na výslednú reakciu samca. Prvý faktor, ktorý by mohol ovplyvniť reakciu je umiestnenie prehrávacieho zariadenia v teritriu samca. Nemali sme dôkladne zmapované jednotlivé teritria, preto nie sme si istí, či sme reakciu vyvolávali zo stredu teritria, alebo z jeho okraja, čo by mohlo mať taktiež vplyv na vyvolanie akustickej reakcie. Samce môžu rozdielne reagovať na votrelca v strede svojho teritria, než na votrelca z jeho okraja (Godard 1993). Okrem výberu vhodného miesta na experiment mohol hrať dôležitú úlohu aj výber pokusných nahrávok. Často kvalita spevu závisí od kondície spievajúceho samca (Martin-Vivaldi et al. 1998, Douterland et al. 2000, Janicke et al. 2008). Nahrávky prehráva-

né z magnetofónu mohli u samcov na základe svojich akustických vlastností vyvolať dojem, že sú produkované silnejším samcom, ktorý je momentálne v dobrej kondícii a tak sa pokúsili konfrontáciou s rivalom radšej vyhnúť.

Je zaujímavé, že nahrávkou madagaskarského poddruhu sme nedokázali vyvolať žiadnu reakciu. Mohol by to byť výsledok vplyvu poradia prehrávaných spevov pri experimente. Dalo by sa predpokladať, že samce pri prvom pokuse prileteli tak blízko, že zbadali samotný reproduktor, nenašli ozývajúceho sa jedinca, a preto po tejto skúsenosti už na druhú nahrávku nereagovali. Zo všetkých experimentov sa stalo dvakrát, že testovaný samec priletel až k prehrávaciemu zariadeniu. Zvyšné samce sa na tak krátku vzdialenosť nepriblížili. Preto sa zdá diskutované vysvetlenie dosť nepravdepodobné. Pri testovaní lab'ušiek lúčnych (*Anthus pratensis*) bol jasne dokázaný vplyv poradia nahrávok na reakciu testovaného samca. Výsledky týchto pokusov však priniesli presne opačný výsledok. Samce často po vyprovokovaní nahrávkou vlastného spevu boli tak nabudené, že na následnú nahrávku cudzieho spevu reagovali tiež, hoci reakcia bola signifikantne slabšia. Ak bol cudzí spev prehrávaný ako prvý, vôbec naň nereagovali (Petrušková et al. 2008). Predpokladáme, že poradie prehrávaných nahrávok mohlo do istej miery ovplyvniť experimentálne samce, ale zároveň nemohlo významne ovplyvniť výsledky.

Naše výsledky poskytujú jeden z argumentov podporujúcich snahu o opísanie madagaskarského poddruhu ako samostatného druhu. Izolácia madagaskarskej populácie od kontinentu spôsobila markantné rozdiely v akustickom prejave, ktoré by mohli viesť k zmene nielen na poddruhovej úrovni, ale vytvorením celkom nového spevu k zmene až na úrovni druhu. Táto izolácia populácie nám neumožňuje sledovať, ako by sa správali jedince daných populácií, v prípade keby boli populácie sympatrické. Bolo by zaujímavé sledovať, či by pri prekrytí areálu došlo ku kríženiu týchto dvoch poddruhov. Druhým riešením by bolo skúsiť poddruhové kríženie vo voliérach. Takáto situácia by pomohla definitívne vyriešiť taxonomické nejasnosti medzi poddruhmi *U. e. epops* a *U. e. marginata*.

Pod'akovanie

Na tomto mieste chcem pod'akovať Rudovi Jurečkovi a Matúšovi Haviarovi za pomoc v teréne a recenzentom za pripomienky, ktoré posunuli rukopis výrazne dopredu.

Literatúra

- BADYAEV A. V. & LEAF S. 1997: Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. — *The Auk* 114: 40–46
- BAKER M. C. 2006: Differentiation of mating vocalizations in birds: Acoustic features in mainland and island populations and evidence of habitat-dependent selection on songs. — *Ethology* 112: 757–771.
- BIRKHEAD T. R. & MÖLLER A. P. 1992: Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. — Academic Press, London.
- BONCARAGLIO G. & SAINO N. 2007: Habitat structure and the evolution of bird song: A meta-analysis of evidence for the Acoustic Adaptation Hypothesis. — *Funct. Ecol.* 21: 134–142.
- BRAMBILLA M., JANNI O. & SORACE A. 2008: Song perception among incipient species as a mechanism for reproductive isolation. — *J. Evol. Biol.* 21: 651–657.
- BRIEFER E., OSIEJUK T. S., RYBAK F. & AUBIN T. 2010: Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. — *J. Theor. Biol.* 262: 151–164.
- BRUMM H. 2004: The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. — *J. Anim. Ecol.* 73: 434–440.
- BRYLAWSKI A. M. Z. & WHITTINGHAM L. A. 2004: An experimental study of mate guarding and paternity in House Wrens. — *Anim. Behav.* 68: 1417–1424.
- CAIZERGUES A., RÄTTI O., HELLE P., ROTELLI L., ELLISON L. & RASPLUS J. Y. 2003: Population genetic structure of male Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes. — *Mol. Ecol.* 12: 2297–2305.
- CATCHPOLE C. & SLATER P. J. B. 2008: Bird song: Biological themes and variations. — Cambridge University Press, Cambridge.
- CURRIE D., KRUPA A. P., BURKE T. & THOMPSON D. B. A. 1999: The effect of experimental male removals on extra-pair paternity in the Wheatear, *Oenanthe oenanthe*. — *Anim. Behav.* 57: 145–152.
- CRAMP S. 1985: Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa, vol.5. Tyrant Flycatchers to Thrushes. — Oxford University Press, Oxford.
- CHUANG-DOBBS H. C., WEBSTER M. S. & HOLMES R. T. 2001: The effectiveness of mate guarding by male Black-throated Blue Warblers. — *Behav. Ecol.* 12: 541–546.
- DINGLE C., HALFWERK W. & SLABBEKOORN H. 2008: Habitat-dependent song divergence at subspecies level in the Grey-breasted Woodwren. — *J. Evol. Biol.* 21: 1079–1089.
- DOUTRELANT C., BLONDEL J., PERRET P. & LAMBRECHTS M. 2000: Blue Tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. — *J. Avian Biol.* 31: 360–366.
- DOWSETT R. & DOWSETT-LEMAIRE F. 1993: A contribution to distribution and taxonomy of Afrotropical and Malagasy birds. Tuaraco Research Report 5. — Tuaraco Press, Liege, Belgium.
- GALEOTTI P., SAINO N., SACCHI R. & MÖLLER A. P. 1997: Song correlates with social context, testosterone and body condition in male Barns Swallows. — *Anim. Behav.* 53: 687–700.
- GODARD R. 1993: Tit for tat among neighbouring Hooded Warblers (*Wilsonia citrina*). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 45–50.
- GRIEBMANN B. & NAGUIB M. 2002: Song sharing in neighboring and non-neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. — *Ethology* 108: 377–387.
- HASSELQUIST D., BENSCH S. & VON SCHANZ T. 1996: Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. — *Nature* 381: 229–232.
- JANICKE T., HAHN S. M., RITZ M. S. & PETER H. U. 2008: Vocal performance reflects individual quality in a nonpasserine. — *Anim. Behav.* 75: 91–98.
- LAMPE H. M. & SAETRE G. P. 1995: Female Pied Flycatchers prefer males with larger song repertoires. — *Proc. R. Soc. Lond. B.* 262: 163–167.
- LIU I. A., LOHR B., OLSEN B. & GREENBERG R. 2008: Macrogeographic vocal variation in subspecies of Swamp Sparrow. — *The Condor* 110: 102–109.
- KRIŠTÍN A. 2001. Family Upupidae. — Pp.: 396–411. In: del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. (eds.): Handbook of the birds of the world. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. — Lynx Edition, Barcelona.
- MACDOUGALL-SHACKLETON E. A., DERRYBERRY E. P. & HAHN T. P. 2002: Nonlocal male mountain White-crowned Sparrows have lower paternity and higher parasite loads than males singing local dialect. — *Behav. Ecol.* 13: 682–689.

- MARTENS J. & STEIL B. 1997: Reviergesänge und Speziesdifferenzierung in der Klappergrasmücken-Gruppe *Sylvia [curruca]*. — J. Ornithol. 138: 1–23.
- MARTIN-VIVALDI M., PALOMINO J. J. & SOLER M. 1998: Song structure in the Hoopoe, *Upupa epops*. Strophe length reflects male condition. — J. Ornithol. 139: 287–296.
- MORTON E. S. 1975: Ecological sources of selection on avian sounds. — Am. Nat. 109: 17–34.
- NICHOLSON J. S., BUCHANAN K. L., MARSHALL R. C. & CATCHPOLE C. K. 2007: Song sharing and repertoire size in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. — Anim. Behav. 74: 1585–592.
- OLINKIEWICZ A. & OSIEJUK T. S. 2003: Effect of time of season and neighbours on singing activity in the Corn Bunting, *Miliaria calandra*. — Acta Ornithologica 38: 117–122.
- OSIEJUK T. S. & RATYŃSKA K. 2003: Song repertoire and micro-geographic variation in song types distribution in the Corn Bunting, *Miliaria calandra* from Poland. — Folia Zool. 52: 275–286.
- OSIEJUK T. S., RATYŃSKA K., CYGAN J. P. & DALE S. 2003: Song structure and repertoire variation in Ortolan Bunting (*Emberiza hortulana*) from isolated Norwegian population. — Ann. Zool. Fenn. 40: 3–16.
- PÄCKERT M., BLUME C., SUN Y. H., WEI L. & MARTENS J. 2009: Acoustic differentiation reflects mitochondrial lineages in Blyth's Leaf Warbler and White-tailed Leaf Warbler complexes (*Aves: Phylloscopus reguloides, Phylloscopus davisoni*). — Biol. J. Linn. Soc. 96: 584–600.
- PETRUSKOVÁ T., PETRUSEK A., PAVEL V. & FUCHS R. 2008: When an alien sings at a rival's post: a passerine excited by conspecific stimulus may show aggressive behaviour towards heterospecific individuals. — Folia Zool. 57: 201–211.
- PETRUSKOVÁ T., OSIEJUK T. S. & PETRUSEK A. 2010: Geographic variation in songs of the Tree Pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. — The Auk 127: 274–282.
- ROTHSTEIN S. I. & FLEISCHER R. C. 1987: Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. — The Condor 89: 1–23.
- RUEGG K., SLABBEKOORN H., CLEGG S. & SMITH T. B. 2006: Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). — Mol. Ecol. 15: 3147–3156.
- SEARCY W. A., NOWICKY S. & HUGHES M. 1997: The response of male and female Song Sparrows to geographic variation in song. — The Condor 99: 651–657.
- SLABBEKOORN H. & SMITH T. B. 2002: Birdsong, ecology and speciation. — Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 357: 493–503.
- SORJONEN J. 1986: Song structure and singing strategies in the genus *Luscinia* in different habitats and geographical areas. — Behaviour 98: 274–285.
- SUTER S. M., ERMACORA D., RIEILLE N. & MEYER D. R. 2009: A distinct Reed Bunting dawn song and its relation to extrapair paternity. — Anim. Behav. 77: 473–480.
- TURČOKOVÁ L., KOCIAN L., KÜRTHY A. & BALÁZS Cs. 2005: Vnútrodruhová variabilita hlasových prejavov dudka chochlatého (*Upupa epops*) v rôznych fázach hniezdneho obdobia. — Tichodroma 17: 9–16.
- TURČOKOVÁ L., OSIEJUK T. S., PAVEL V., GLAPAN J. & PETRUSKOVÁ T. 2010: Song divergence of two Blue-throat subspecies (*Luscinia s. svecica* and *L. s. cyane-cula*). — Ornis Fennica 87: 168–179.
- TURČOKOVÁ L., PAVEL V., CHUTNÝ B., PETRUSEK A. & PETRUSKOVÁ T. 2011: Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinia svecica svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. — Journal of Ornithology 152: 975–982.
- VANEECHOUTTE M. 1997: Bird song as a possible cultural mechanism for speciation. — Journal of Memetics 1: 130–139.
- VEHRENCAMP S. L., RITTER A. F., KEEVER M. & BRADBURY J. W. 2003: Responses to playback of local vs. distant contact calls in the Orange-fronted Conure, *Aratinga canicularis*. — Ethology 109: 37–54.
- WEST M. J., KING A. P., WHITE D. J., GROS-LOUIS J. & FREED-BROWN G. 2006: The development of local song preferences in female Cowbirds (*Molothrus ater*): flock living stimulates learning. — Ethology 112: 1095–1107.
- WILEY R. & RICHARDS D. G. 1982: Sound transmission and signal detection. — Pp.: 131–181. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H. (eds.): Acoustic Communication in Birds. Academic Press, New York.

Došlo: 11. 9. 2012
 Prijaté: 28. 10. 2012