

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

Vliv mezidruhové hybridizace na hlasové projevy ptáků

Effect on interspecific hybridisation on bird songs

Bakalářská práce



Jana Vokurková

Školitel: RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

září 2008

Poděkování

Děkuji svému školiteli Adamu Petruskovi a jeho ženě Tereze Petruskové za vedení mé bakalářské práce, za poskytnuté rady při jejím sepisování a za jejich trpělivost. Děkuji také mým rodičům, kteří mě během celého bakalářského studia podporovali.

Abstrakt

Cílem této literární rešerše je shrnout dosavadní poznatky o příčinách a výskytu mezidruhovému hybridizace a jejím vlivu na hlasové projevy u ptáků. Snaží se také nastínit možné důsledky těchto změn na život hybridizujících jedinců. Mezidruhovému křížení je relativně rozšířeným jevem vyskytujícím se u mnoha taxonomických skupin živočichů a rostlin. Jejím studiem se lidé zabývají již více než 150 let. V současné době existuje několik hypotéz testujících kdy a za jakých podmínek k hybridizaci dochází. Velmi specifickou roli v tomto procesu hraje u ptáků zpěv, který je důležitým prezygotickým reprodukčním mechanismem. Během druhotného kontaktu blízkce příbuzných druhů může dojít, podle typu interakce, ke konvergentnímu nebo divergentnímu posunu znaků nejen ve zpěvech, ale i v dalších vlastnostech klíčových pro rozpoznávání druhů. Konvergentní posun znaků a nebo velká plasticita zpěvu může mít v některých případech za následek genový tok mezi populacemi. Vlivem hybridizace dochází u hlasových projevů k různě intenzivním strukturálním, a nebo funkčním změnám. Ve většině případů se u hybridů vyskytnou smíšené zpěvy obsahující prvky obou rodičovských druhů. Tento jev nastává jak u druhů s geneticky determinovaným zpěvem, tak i u druhů, které se zpěvu učí. Mezidruhovému křížení a reprodukční úspěšnost hybridů může v důsledku urychlovat, nebo zpomalovat vznik nových druhů, specií.

Klíčová slova: ptáci, mezidruhovému hybridizace, zpěv, vokalizace, sesterské druhy

Abstract

The aim of this thesis is to review the existing knowledge on the role of interspecific hybridisation on vocal communication in birds and vice versa, and their mutual effects on the life-history of hybrids. Interspecific hybridization is a relatively widespread phenomenon in many plant and animal taxa, and it has attracted the attention of scientists for over 150 years. As such, it is one of the most intensively studied processes in ecology and evolution. There are several hypotheses that test when and under what conditions hybridization takes place in birds, many of which relate to bird songs. Bird songs play an important role in mate recognition and thereby act as an important prezygotic reproductive isolation mechanism. Sympatrically occurring species can, depending on the type of interaction, show convergent or divergent character displacement, in song patterns as well as in other key characteristics of species recognition. Convergence of song patterns or wide plasticity of song can in some cases even increase the rate of interspecific gene flow. Hybridization can entice structural or functional changes of various levels/intensities in vocalizations. In most cases hybrids show mixed songs that contain song elements of both parental species. Mixed songs occur both in hybrids of species with genetically determined calls and also in species with learned songs. Finally, interspecific hybridization and reproductive success of hybrids may finally increase or decrease the rate of speciation.

Keywords: birds, interspecific hybridisation, song, acoustic signals, sister species

Obsah

| | |
|---|----|
| Abstrakt..... | 2 |
| Abstract..... | 3 |
| Obsah..... | 4 |
| Úvod..... | 5 |
| 1. Akustická komunikace u ptáků..... | 6 |
| 2. Definice, příčiny a frekvence výskytu mezidruhového křížení..... | 7 |
| 2.1 Definice hybridizace..... | 7 |
| 2.2 Výskyt mezidruhového křížení..... | 7 |
| 2.3 Příčiny mezidruhové hybridizace u ptáků..... | 9 |
| 2.3.1 Hypotéza vzácnosti..... | 9 |
| 2.3.2 Hypotéza „Heterospecifický partner lepší než žádný“..... | 9 |
| 2.3.3 Hypotéza špatné samičí volby..... | 10 |
| 2.3.4 Hypotéza nezkušenosti..... | 10 |
| 2.3.5 Hypotéza supernormálního stimulu..... | 10 |
| 2.3.6 Další možné příčiny hybridizace..... | 11 |
| 3. Úloha zpěvu při hybridizaci..... | 12 |
| 4. Vliv hybridizace na hlasové projevy..... | 14 |
| 4.1 Zpěv obsahující prvky obou rodičovských druhů, přechodné zpěvy..... | 15 |
| 4.2 Zpěv hybridů odpovídající jednomu z rodičovských druhů..... | 15 |
| 4.3 Změna určitých parametrů zpěvu..... | 16 |
| 4.4. Zpěv jako indikátor hybridizace?..... | 16 |
| 4.5 Kulturní evoluce ve zpěvech..... | 16 |
| Závěr..... | 18 |
| Seznam literatury..... | 19 |

Úvod

Hlasové projevy řady živočichů jsou jedním z nejdůležitějších prezygotických reprodukčně izolačních mechanismů. Mayr (1963, podle Derégnaucourt and Guyomarc'h 2003) ve svém konceptu biologického druhu považuje vznik reprodukčně izolačních mechanismů za velmi důležitý krok při speciaci. Tyto reprodukční bariéry jsou obecně děleny na prezygotické a postzygotické. Vedle vokalizace je mezi významné prezygotické bariéry řazena například i sezonalita reprodukčních cyklů, selektivní výběr sexuálního partnera nebo preference pro určité prostředí. Postzygotickou bariérou může být mortalita zygot, sterilita nebo neživotascapnost hybridů (Flegr 2005).

Mezidruhové křížení umožňuje vznik novým genotypům pomocí kombinace genofondů, které byli dříve izolované. Přestože počet jedinců, kteří se kříží s jinými druhy je nízký, výskyt občasných hybridizačních událostí může stačit na to, aby došlo k dlouhodobému ovlivnění celých evolučních linií. Mimo to lze díky mezidruhové hybridizaci studovat v přirozeném prostředí vztahy mezi genetickou a ekologickou diferenciací (Schwenk et al. 2008). Stejně tak jako u jiných skupin organismů, mezidruhová hybridizace může mít u ptáků značný vliv nejen na hlasové, ale i na jiné behaviorální projevy nebo na morfologické znaky.

Zpěv, který často bývá počátkem interakce dvou jedinců, může obecně fungovat jako prvotní reprodukčně izolační mechanismus u mnoha druhů ptáků (Martens 1996). Většina studií zaměřených na problematiku reprodukčních bariér se zabývá takovými znaky, které jsou geneticky předávány, a to včetně vokalizace. Nicméně u třech skupin ptáků – papoušků, kolibříkovitých a pěvců – jsou zpěv a jeho struktura ovlivněny interakcí mezi kulturní a genetickou evolucí a předávány sociálním učením (Catchpole a Slater 1995). Problematika vztahu mezi genetickým pozadím a akustickými projevy u hybridizujících taxonů je proto u těchto skupin obzvláště zajímavá.

1. Akustická komunikace u ptáků

Jedním z nejnápadnějších projevů chování ptáků je akustická komunikace, která má zásadní význam zejména u pěvců (Passeriformes), pro něž jsou hlasové projevy ovlivňovány jak geneticky, tak učením (Gee 2005).

Zpěvy jednotlivých druhů ptáků se mohou lišit a kategorizovat podle mnoha aspektů, jako je komplexita, typ nebo funkce.

Nejdůležitější funkcí hlasových projevů nejen u ptáků je schopnost vzájemně interagovat na velkou vzdálenost (Todt a Naguib 2000). Ta bývá větší než při vizuálních interakcích. Ptáci využívají zpěvy během rozmnožovací sezóny nebo během celého roku k vyznačování a obhajování svého teritoria, k signalizaci kvality samců, která je rozhodující pro samice při výběru partnera, nebo například k rituálním námluvám. Zpěv je důležitý také při individuálním rozpoznávání jedinců, komunikaci ve skupině a jako způsob varování před predátorem (Catchpole a Slater 1995, Nowicki a Searcy 2004).

Podle typu můžeme rozlišovat hlasové projevy u pěvců na komplexnější a individuálně variabilnější „songs“, a „calls“, typicky kratší a jednodušší zpěvy, jejichž název je odvozen od širokého spektra vzorců chování, v nichž je použit. Catchpole a Slater (1995) definují „songs“ jako dlouhé, komplexní vokalizování samců během rozmnožovacího období, což platí zejména pro druhy ptáků v temperátní zóně. „Calls“ jsou pak definovány jako kratší, jednodušší vokalizace obou pohlaví během celého roku. Existují však výjimky, kdy se jednotlivé definice překrývají. Samostatnou skupinou jsou geneticky podmíněné hlasové projevy nepěvců, v anglicky psané literatuře často označované také jako „calls“. Na oba tyto typy hlasových projevů má vliv mnoho fylogenetických i ekologických faktorů (Farnsworth a Lovette 2008).

Zatímco u nepěvců se zpěv vyvíjí hned na začátku života i když je jedinec v naprosté izolaci, pěvci potřebují k učení zpěvu určitý vzor (Kroodsma a Konishi 1991). Jednotlivé druhy se učí různě – samci některých jsou schopni naučit se zpívat i podle nahrávky, jiní nutně potřebují živého „učitele“. Některé druhy, například pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), jsou vnímavé k učení v rané fázi života, jiné během celého života - například špaček obecný (*Sturnus vulgaris*). Stejně tak existuje velká variabilita ve schopnosti imitovat zpěvy jiných ptáků. Druh, který je známý svou schopností často imitovat zpěv jiných ptáků je sedmihlásek hajní (*Hippolais icterina*). Naopak například zpěv lindušky lesní (*Anthus trivialis*) neobsahuje žádné imitace. Velikost repertoárů je také velmi rozdílná. Jako příklad druhů pěvců s extrémně rozvinutým repertoárem (daným v těchto případech počtem typů

zpěvů) lze uvést slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*; Hultsch a Todt 1981) nebo drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*; Derrickson 1987, podle Kroodsma a Miller 1996).

Ne všechny zvukové projevy ptáků používané pro vnitrodruhovou komunikaci jsou hlasovým projevem. Příkladem takové nepravé vokalizace může být charakteristické mečení samců bekasíny (*Gallinago* sp.) při zasnubních letech, kdy je zvuk tvořen prouděním vzduchu mezi rýdovacími pery (Byrkjedal 1990), nebo teritoriální tlučení některých šplhavců zobákem do kmenů stromů.

2. Definice, příčiny a frekvence výskytu mezidruhového křížení

2.1 Definice hybridizace

Mezidruhová hybridizace je velmi významným a pozornost poutajícím fenoménem nejen u ptáků, ale u většiny skupin živočichů i rostlin. Již 150 let, od dob Charlese Darwina, se vědci zabývají křížením a jeho souvislostí se speciací.

Stejně jako u některých jiných termínů ve vědecké literatuře, také u pojmu hybridizace v přirozeném prostředí můžeme nalézt několik alternativních definic, jejichž odlišnost spočívá v pojetí úrovně genetické rozdílnosti hybridizujících jedinců (Harrisson 1993, podle Arnold 1997). V definici podle Harrisona (1990) odpovídá pojem hybridizace úspěšnému křížení jedinců ze dvou populací anebo skupin populací, které se od sebe odlišují na základě jednoho nebo více dědičných znaků.

2.2 Výskyt mezidruhového křížení

V současné době lze nalézt mnoho prací, v nichž jsou popisovány případy mezidruhových hybridizací. Údaje o množství hybridizací v rámci jednotlivých skupin se liší. Podle Mallet (2005) patří mezi skupiny s relativně vysokou frekvencí křížení druhů například evropsí motýli (12 %), octomilky (1 %), evropsí savci (6 %) a také ptáci (10 %). O tom, jak častým jevem je hybridizace u ptáků, se polemizuje hned v několika studiích. Podle Grant a Grant (1992) je hybridizace v přirozeném prostředí dokumentována u 895 druhů, což odpovídá 9,2 % z celkového počtu 9672 popsanych ptačích druhů. Tato hodnota se značně liší od původně předpokládaných 2 % druhů ptáků se zaznamenaným mezidruhovým křížením a dalších 3 % druhů s příležitostným křížením podle Meise (1975, podle Grant a Grant 1992). Pokud bychom uvažovali i skutečnost, že některé skupiny (př. Tinamiformes, tinamy) jsou obecně kryptické a málo prostudované (ohled je třeba brát především na molekulární studie

odhalující mnoho nových druhů), je jasné, že tato hodnota nemusí být konečná. (Sibley a Monroe 1990, podle Grant a Grant 1992). Schwenk et al.(2008) však v nejnovější studii argumentují tím, že pokud počet prací zabývajících se mezidruhovým křížením zhruba odpovídá skutečnému množství případů, jedná se o jev relativně vzácný, s frekvencí cca 1 % (0,1 – 3%), která by měla být stejná pro všechny velké taxonomické skupiny.

Avšak jednotlivé řády v rámci třídy Aves podle Grant a Grant (1992, viz.Tab. 1) se kříží v různém měřítku, některé z nich, přibližně jedna třetina z celkového počtu, nehybridizuje vůbec. Nejedná se jen o skupiny malé, čítající jen několik málo druhů (př. Coliiformes, myšáci), ale i o velké řády, jako jsou například svišťouni (Apodiformes). Mezi nejvíce hybridizující řády patří pěvci (Passeriformes) a vrubozobí (Anseriformes).

Tabulka 1: Výskyt mezidruhové hybridizace u 23 řádů ptáků. Seznam skupin ptáků podle Sibley a Monroe (1990), seznam hybridizujících druhů Panov (1989), doplněné o nové záznamy (podle Grant a Grant 1992).

| Řád | Počet druhů | Hybridizující druhy | |
|------------------|-------------|---------------------|------------|
| | | počet | % |
| Struthioniformes | 10 | 0 | 0,0 |
| Tinamiformes | 47 | 0 | 0,0 |
| Craciformes | 69 | 2 | 2,9 |
| Galliformes | 214 | 46 | 21,5 |
| Anseriformes | 161 | 67 | 41,6 |
| Turniciformes | 17 | 0 | 0,0 |
| Piciformes | 355 | 48 | 13,5 |
| Galbuliformes | 51 | 2 | 3,9 |
| Bucerotiformes | 56 | 0 | 0,0 |
| Upupiformes | 10 | 0 | 0,0 |
| Trogoniformes | 39 | 0 | 0,0 |
| Coraciiformes | 152 | 8 | 5,3 |
| Coliiformes | 6 | 2 | 16,7 |
| Cuculiformes | 143 | 4 | 2,8 |
| Psittaciformes | 358 | 27 | 7,5 |
| Apodiformes | 103 | 0 | 0,0 |
| Trochiliformes | 319 | 61 | 19,1 |
| Musophagiformes | 23 | 0 | 0,0 |
| Strigiformes | 291 | 2 | 0,7 |
| Columbiformes | 313 | 10 | 3,2 |
| Gruiformes | 196 | 17 | 8,7 |
| Ciconiiformes | 1027 | 139 | 13,5 |
| Passeriformes | 5712 | 460 | 8,0 |
| <i>Celkem</i> | <i>9672</i> | <i>895</i> | <i>9,2</i> |

Z doposud publikovaných dat se zdá, že hybridizace je častější u terestrických druhů obývajících mírné podnebné pásmo, přestože většina druhů ptáků obývá tropy. Tento paradox lze však do značné míry vysvětlit tím, že studované taxony nejsou vybírány náhodně, ale podle dostupnosti dat a preferencí jednotlivých vědeckých týmů.

2.3 Příčiny mezidruhové hybridizace u ptáků

Hybridizace u ptáků je relativně častý jev (Grant a Grant 1992). Ve snaze zodpovědět na otázku proč a za jakých podmínek k hybridizaci dochází bylo publikováno několik hypotéz, které se občas svým obsahem překrývají nebo doplňují.

2.3.1 Hypotéza vzácnosti

Podle Wirtz (1999) k hybridizaci dochází nejvíce v oblastech kontaktu dvou blízce příbuzných druhů ptáků, z nichž jeden je výrazně vzácnější než druhý. Ve většině případů, kdy je mezidruhové křížení v přirozeném prostředí úspěšné, náleží samice k vzácnějšímu druhu. To souvisí se skutečností, že u většiny druhů ptáků si partnera vybírá samice díky jejím vyšším nákladům na péči o potomstvo a potřebou zajistit úspěšnou reprodukci. Ve snaze se rozmnožit, spáruje se samice s nesprávným samcem, protože ho potká mnohem častěji než konspecifického partnera. Risch a Andersen (1998) tento jev pozorovali u poddruhů vrány obecné (*Corvus corone corone* a *Corvus c. cornix*). Na druhou stranu tato hypotéza nevysvětluje případy, kdy k mezidruhovému křížení dochází paralelně s konspecifickým párováním. Tato situace nastává například u pěnkavek prostředních (*Geospiza fortis*) a pěnkavek kaktusových (*G. scandens*) (Grant a Grant 1992, 1997a).

2.3.2 Hypotéza „Heterospecifický partner lepší než žádný“

Ptáci mohou hybridizovat díky rozdílnému poměru pohlaví v populaci. Pokud jsou všichni jedinci limitujícího pohlaví spárování, zbylí hybridizují (Grant a Grant 1997a, Randler 2002). Tento jev byl pozorován například u papežika lazurového (*Passerina amoena*) a indigového (*P. cyanea*), kteří v hybridní zóně preferují konspecifické párování, ale párují se raději heterospecificky než vůbec (Baker 1996).

2.3.3 Hypotéza špatné samičí volby

Za příčinu hybridizace se zde považuje chybování při rozpoznávání sexuálních partnerů, které se týká převážně samic. Tento případ může nastat, je-li samice v časové tísní způsobené krátkou dobou vhodnou pro hnízdění, případně pokud dochází ke konkurenčnímu boji mezi samicemi (Gowaty 1997, Alatalo et al. 1986).

Zásadní může být také chyba v akustickém, vizuálním nebo behaviorálním odlišení druhů. Tyto aspekty hrají roli především u sesterských druhů, mezi nimiž jsou pouze velmi malé rozdíly v klíčových znacích používaných pro rozlišování mezi oběma druhy (Helb et al. 1985). Jako příklad lze uvést papežiky, u nichž je zbarvení peří popsáno jako nejdůležitější znak sloužící ke správnému výběru partnera samicemi papežek lazurových a indigových (Baker a Boylan 1999). K hybridizaci u nich může dojít následkem chyby ve vizuálním odlišení těchto znaků.

Podobný efekt může mít i smíšený zpěv heterospecifického samce, tedy případ, kdy se samice rozhodne pro samice jiného druhu, protože jeho zpěv obsahuje elementy sloužící k rozpoznávání partnerů jejího druhu. Úlohou zpěvu při hybridizaci se podrobněji zabývám v následující kapitole.

Při výběru partnera hraje roli i kvalita teritoria. Pokud obsadí kvalitnější teritorium heterospecifický samec, samice může dát přednost jemu (Alatalo et. al 1990, podle Randler 2002). Je otázkou, zda se v takovém případě vždy jedná o rozhodnutí ovlivněné špatnou samičí volbou, nebo jde o projev adaptivního chování samice.

2.3.4 Hypotéza nezkušenosti

Podle této hypotézy, která se svým způsobem částečně překrývá s předchozí, dochází k hybridizaci tehdy, kdy mladí a nezkušení jedinci, kteří nemají ještě zcela vyvinutý rozpoznávací systém, špatně zvolí svého partnera a vyberou si jedince jiného druhu (Grant a Grant 1997a).

2.3.5 Hypotéza supernormálního stimulu

Podle této hypotézy dochází k hybridizaci ve chvíli, kdy si samice vybere vzácnějšího heterospecifického samce, protože na ni působí supernormálním stimulem. Tím může být výraznější vzhled, komplikovanější zpěv nebo sociální dominance oproti konspecifickým samcům. Taková situace může nastat u druhů, kde se partneři rozpoznávají podle znaků, jež

umožňují odlišovat intenzivnější stimulus, například barevnost peří nebo atraktivnost zpěvu. Smíšené zpěvy u heterospecifických druhů jsou známy u čeledi pěnicovitých (Sylviidae) a šoupálků rodu *Certhia* (Helb et al. 1985), tedy u takových druhů, které si jsou v morfologických znacích velmi podobné. Samice druhů preferujících komplexnější zpěv mohou intenzivněji reagovat na smíšený zpěv než na hlasové projevy svého druhu v případě, kdy smíšený zpěv obsahuje přidané elementy jiného druhu. Například zpěv rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) obohacený o elementy rákosníka zpěvného (*A. palustris*) je samicemi rákosníka obecného vnímán jako atraktivnější (Lemaire 1977, podle Randler 2002).

U vizuálně rozlišovaných znaků jsou trendy podobné. V případě, že samice určitého druhu preferují barevnější nebo pestřejší samce, má barevně výrazný heterospecifický samec možnost kompetičně zvítězit. To bylo dokumentováno v případě samic lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*), které si vybraly barevnější samce lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) (Saetre et al. 1994).

2.3.6 Další možné příčiny hybridizace

a) Mimopárové kopulace

Jako další příčinu lze uvést mimopárovou kopulaci mezi jedinci odlišných druhů. Při té se mohou uplatňovat i některé z výše uvedených scénářů.

Příkladem je hybridizace mezi samicí vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), která je v Texasu běžným druhem, a samci vzácně se vyskytující vlaštovky jeskynní (*Petrochelidon fulva*). Hybridní mláďata byla nalezena v hnízdech mezi mláďaty *H. rustica* (Martin 1980, podle Randler 2002).

b) Imprinting a kulturní vliv

Sexuální imprinting je definován jako schopnost mladých ptáků naučit se rozpoznávat druhově specifické znaky, což jim umožní v dospělosti úspěšně nalézt vhodného partnera pro rozmnožování (Bateson 1966, Clayton 1993, podle Irwin a Price 1999). Mláďata se většinou učí rozpoznávat od svých rodičů. Sexuální imprinting je velmi rozšířený a známý u více než poloviny ptačích řádů (ten Cate et al. 1993).

Pokud druhy hybridizují, imprinting a schopnost rozpoznání jedinců jiného druhu v dospělosti může podporovat asortativní páření a tedy speciaci (Irwin a Price 1999). Samice, které si volí partnera podle toho, jestli zpívá podobně jako jejich otec, v některých případech

chybují a vybírají si heterospecifické samce. To se děje tehdy, pokud otec samice zpíval heterospecificky díky špatnému imprintingu, případně se jeho zpěv zpěvu jiného druhu podobal (Grant a Grant 1997a).

V rámci jedné generace si v populaci mohou jedinci navzájem předávat zkušenosti takzvaným horizontálním přenosem, který může být další možnou příčinou hybridizace. Může se stát, jako v případě vlhoveců hnědohlavých (*Molothrus ater*), že se samice z různých populací mohou navzájem kulturně ovlivňovat a přebírat od sebe špatné preference pro výběr partnera. Ty se pak mohou předávat dál z generace na generaci (Freeberg 1999).

3. Úloha zpěvu při hybridizaci

Projevy při námluvách, zejména takové, které jsou sociálně předávány učením, jsou považovány za zásadní pro reprodukční izolaci druhů. Mezi alopatrickými populacemi lze v těchto signálech najít výrazné odlišnosti (Price 1998). Zpěv ptáků patří mezi takové významné prezygotické reprodukčně izolační mechanismy a jeho role při speciaci může být rozhodující (Grant a Grant 1996). O tom vypovídá například studie hodnotící zpěv jako důležitý znak pro speciaci a izolaci konkrétně u podruhů budníčků rodu *Phylloscopus* (Bensch et al. 2002).

Pokud dojde k sekundárnímu kontaktu dvou blízce příbuzných druhů, může nastat posun znaků v druhově specifických zpěvech. Jestli bude následovat divergence nebo konvergence znaků záleží na typu mezidruhové interakce (Grant 1972). Selekcčním tlakem na reprodukční izolaci nebo ekologické oddělení může dojít k lokálnímu rozrůznění znaků, tzv. *character displacement* – a vyústit v reprodukční izolaci (Saetre 1997). Selektce bude v takovém případě působit proti hybridním jedincům s nižší fitness a bude preferovat jedince, kteří mají zpěv konspecificky snadněji rozpoznatelný jejich vlastním druhem. K divergenci znaků může dojít i při přímé adaptaci na akustické prostředí. Vlastnosti akustického prostředí se totiž mění s vlastnostmi habitatu. Signál, který se dobře přenáší v jednom typu prostředí, může být silně degradován v prostředí odlišném. Následkem toho může docházet k divergenci znaků u populací žijících v odlišném prostředí (Boughman 2002). K rozrůznění znaků dochází také vlivem mezidruhové kompetice o běžný zdroj (Schluter 2000). V takovém případě lze tuto divergenci považovat za následek koevoluce signálů společně s jinými rozdělovacími znaky (Podós 2001). Důkaz divergence ve zpěvech u velké skupiny sesterských druhů předložila Seddon (2005) ve své studii zaměřené na neotropickou čeleď mravenčíkovitých (Thamnophilidae).

Konvergentní posun znaků může mít za důsledek mezidruhový genový tok v případě, kdy má křížení slabý nebo žádný negativní efekt na zdatnost hybridů nebo tehdy, když k sekundárnímu kontaktu došlo relativně nedávno a druhy se na sebe nestačily adaptovat. K posunu znaků dochází také vlivem případné mezidruhové teritoriality (Secondi et al. 2003a,b). Schopnost rozpoznat heterospecifického konkurenta může iniciovat prostorové oddělení druhů. To by mohlo vést, díky absenci mezidruhových interakcí, k následné konvergenci zpěvů. Dalším možným scénářem vedoucím ke sblížení znaků ve zpěvech je selekční tlak na znaky důležité pro přenos a přizpůsobení signálu akustickému prostředí (de Kort 2002a).

Hodně plastický zpěv, který je naučený, může buď narušovat nebo posilovat bariéry vedoucí ke genovému toku mezi druhy (Lachlan a Servedio 2004). Pokud je nově vznikající zpěv natolik odlišný, že je mezi populacemi narušena schopnost jej rozeznat, může dojít k divergenci znaků ve zpěvu a reprodukčnímu oddělení jedinců od rodičovské populace (Slabbekoorn a Smith 2002). Naopak pokud naučené zpěvy umožňují snazší rozpoznávání mezi jednotlivými populacemi, reprodukční bariéry mohou být narušeny. Příkladem může být situace v hybridní zóně, kde díky kopírování dochází ke vzniku nových smíšených zpěvů tvořených zpěvem jednoho druhu obohacených o elementy druhému druhu. To má za následek rozmach heterospecifického párování nebo pozměněných preferencí (Haavie et al. 2004).

Tento jev byl dokumentován např. v sympatrické zóně dvou druhů lejsků ve Švédsku, kde dochází ke konvergenci zpěvů mezi lejskem bělokrkým a lejskem černošedým. Až 65 % samců lejska černošedého vkládá do svého repertoáru prvky zpěvu lejska bělokrkého. Samice lejska bělokrkého se párují se samci lejska černošedého právě tehdy, pokud zpívají smíšený zpěv. Proto zde může docházet s vysokou pravděpodobností k hybridizaci, kterou autoři v této populaci na základě svých dat odhadli až na 20 % (Qvarnström et al. 2006).

U sesterských druhů a poddruhů se také může lišit míra, s jakou jsou si schopny selektivně vybírat konspecifické partnery. Tento jev popisují Derégnaucourt a Guyomarc'h (2003), kteří na základě playbackových experimentů u japonských a evropských poddruhů křepelek zjistili, že evropský poddruh křepelek (*Coturnix c. coturnix*) je schopen selektivně odlišovat a reagovat na konspecifický podnět, ale u japonského poddruhu (*Coturnix c. japonica*) se toto nepotvrdilo a dochází u něj tudíž snadno k hybridizaci. Zdá se, že tato situace nastává i ve volné přírodě v oblasti překryvu jejich areálů rozšíření a mohla by v důsledku ohrozit výskyt populací evropského poddruhu křepelek.

V některých případech nehraje zpěv při hybridizaci tak významnou úlohu. Zásadní se pak může stát morfologická podobnost či odlišnost mezi jednotlivými druhy. Například při výběru partnera u sympatricky se vyskytujících druhů papežníků, indigového (*Passerina cyanea*) a lazurového (*Passerina amoena*), je druhově specifický zpěv samců méně důležitým znakem než odlišnost ve zbarvení jejich peří (Baker a Boylan 1999, Patten 2004).

V jiné situaci může mít rozhodující úlohu pouze určitý prvek nebo typ zpěvu. U hrdliček rodu *Streptopelia* nalezneme několik typů vokalizací. Jeden z nich, tzv. „perch-coo“ způsobuje charakterističnost hlasového projevu daného druhu a tedy jeho izolovanost, jiný („bow-coo“) je naopak podobný u obou druhů a umožňuje mezidruhové interakce vedoucí k hybridizaci (de Kort et al. 2002b).

4. Vliv hybridizace na hlasové projevy

Hybridizace ovlivňuje hlasové projevy mnoha skupin živočichů. Případy, kdy následkem křížení došlo i k ovlivnění vokalizace nalezneme napříč mnoha taxonomickými skupinami bezobratlých i obratlovců. Příkladem jsou práce zabývající se vokalizací a jejími změnami u hmyzu (Izzo a Gray 2004), žab (např. Littlejohn 1976, Bull 1978, podle Hartog et al. 2007), ve kterých autoři upozorňují jak na strukturální změny zvukových projevů, tak i možný vliv na efektivnost při komunikaci mezi samci a při námluvách. Za zmínku stojí studie Mousseau a Howard (1998), kteří ve své práci věnovali pozornost změnám v hlasových projevech a odpovídajícím genetickým odlišnostem u cvrčků v hybridní zóně v Severní Americe. „Calls“ těchto hybridů obsahovaly prvky z obou rodičovských hlasů a jejich podíl odpovídal genetickému smíšení alel obou rodičů.

Změnu v hlasových projevech nemusí způsobovat jen specifické chování jedinců. Mezidruhové křížení je jen jedním z mnoha faktorů ovlivňujícím hlasové projevy ptáků. Existují práce, ve kterých autoři zkoumali velmi různé faktory, které by mohly mít vliv na zpěvy ptáků. Ať už se jednalo o význam turbulence větru, vegetace, teploty či vliv velikosti těla, která koreluje s nejefektivnější frekvencí zpěvu daného druhu (Roberts et al. 1981, podle Sorjonen 1986). Většina z nich se zaměřovala na druhy tropické nebo z oblastí jižního mírného pásu. Srovnáním s vybranými druhy severního mírného pásu a faktory ovlivňujícími jejich hlasové projevy, včetně chování, se zabýval Sorjonen (1986). Mezi testované proměnné ovlivňující strukturu zpěvu zařadil například příslušnost druhu k rodu, prostředí, ve kterém jedinec zpívá, velikost těla, projevy chování, příslušnost k denní či noční skupině pěvců nebo některé ekologické nároky druhů.

Vliv hybridizace na hlasové projevy ptáků, tak, jak jej zmiňují nemnohé práce, lze pro přehlednost rozdělit na několik skupin podle typu změny zpěvu (a podle příslušnosti druhů k řádům):

4.1 Zpěv obsahující prvky obou rodičovských druhů, přechodné zpěvy

Z relativně malého počtu prací popisujících změny ve zpěvu v důsledku hybridizace se většina zabývá smíšenými zpěvy kříženců, které obsahují prvky vyskytující se u obou rodičovských druhů (Wells a Baptista 1979, Beier 1997, Bench 2002). Smíšené zpěvy hybridů nalezneme často u ptáků s geneticky podmíněným hlasovým projevem. Například u koroptví v jižních Alpách (Ceugniet et al. 1999) nebo u již zmíněných hrdliček rodu *Streptopelia* z Ugandy (de Kort et al. 2002a). Kříženci s přechodnými zpěvy se vyskytují i u skupin, v nichž se samci zpěvu učí podle určitého vzoru, jehož výběr může být hybridizací také ovlivněn (Dowsett-Lemaire 1999).

Hybridi mající ve svém repertoáru prvky obou rodičovských druhů mohou mít v jistých případech výhodu při vábení partnera. Jestliže má samec svůj repertoár bohatší než ostatní jedinci téhož druhu, může se stát, že bude atraktivnější pro samice a úspěšnější v reprodukci (Helb et al. 1985). Naopak někdy je kříženec schopen se naučit pouze určitou část hlasového projevu (například zpěv podle vzoru otce) ale neumí napodobit jiný typ vokalizace (Takahasi et al. 2006).

4.2 Zpěv hybridů odpovídající jednomu z rodičovských druhů

Někteří ptáci se mohou za určitých podmínek učit zpěvu od sousedů jiného druhu, kteří jsou na dané lokalitě hojní. U lejsků bělokrkého a černošedého, kteří jsou dobrými modelovými druhy pro hodnocení vlivu hybridizace na zpěvy, tento jev popsal Gelter (1987). Častou frekvencí výskytu hybridů samců lejska černošedého, kteří se naučili zpívat podobně jako lejsků bělokrký, považoval za následek učení těchto jedinců od svých sousedů v oblastech s vysokou hustotou výskytu lejska bělokrkého. K podobným závěrům došli ve své práci i Jones et al. (2003).

Podobným případem se zabýval i Payne (1980) u hybridizujících parazitických druhů vdovek *Vidua purpurascens* a *V. paradisaea* v Zambii.

U druhů s geneticky podmíněným zpěvem je možno uvést jako příklad poddruhy afrických zoborožců rudozobých (*Tockus erythrorhynchus rufirostris*) a (*T. e. damarensis*),

u nichž hybridní jedinci v sympatrii vokalizovali pouze jako jeden nebo druhý rodičovský druh, a ne jako smíšené zpěváci (Delport et al. 2004).

4.3 Změna určitých parametrů zpěvu

Někdy dochází vlivem hybridizace pouze ke konkrétnímu posunu v některém z akustických parametrů zpěvu, který může být zásadní pro druhové rozlišení jedinců. Může se jednat o některé časové a/nebo frekvenční parametry (Beckers 2001).

Collins a Goldsmith (1998) popisují hlasové projevy kříženců mezi poddruhy křepelky jako hlasy odpovídající časovými parametry otcovskému zpěvu evropské křepelky, s výjimkou délky třetí slabiky zpěvu. Ta svou délkou odpovídá mateřskému poddruhu křepelky japonské. V přírodě může působit selekce proti přílišné variabilitě ve zpěvech, která by vedla ke špatnému rozpoznávání mezi jedinci. Je pravděpodobné, že tato selekce proti hybridům funguje u křepelky na základě časových parametrů.

4.4. Zpěv jako indikátor hybridizace?

V hybridních zónách některých populací je procento smíšených nebo atypických zpěvů relativně nízké i přesto, že je hybridní původ prokázán díky genetickým analýzám u mnohem většího počtu jedinců. Zpěv v takovém případě nemůže fungovat jako indikátor hybridizace nebo introgrese. Sattler et al. (2007) tento jev studovali na blízkce příbuzných druzích sýkor. Hybridní zóna sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) a sýkory karolínské (*P. carolinensis*) byla studovaná na třech transektech v Alapačském pohoří. Více než 50 % jedinců zde bylo hybridního původu, ale pouze 20 % ptáků zpívalo smíšené nebo atypické zpěvy. Může se jednat o takovou zónu, ve které se díky prudkým ekologickým přechodům mění míra smíšených zpěvů.

4.5 Kulturní evoluce ve zpěvech

Díky kulturní evoluci se samci s neobvyklým fenotypem snaží přizpůsobit a učit se zpívat stejně, jako zpívá většina samců v jejich okolí. To jim umožní snadněji komunikovat s většinou samic v populaci. Neobvyklé genotypy tedy mohou být zamaskovány učením. Tento kulturní přenos může v důsledku zkracovat dobu mezi jednotlivými speciacemi a předpokládá se, že může urychlovat i speciaci (Lachlan a Servedio 2004).

Naopak Gee (2005) považuje kompatibilitu reprodukčních signálů za zdroj zvýšeného mísení genofondů jednotlivých druhů a zpomalení speciace. Pozitivní selekce pro odpovědi na široké spektrum signálů a možný imprinting na zpěvy smíšených jedinců mohou způsobovat kompatibilitu i mezi signály v hybridní zóně a tudíž vést k hybridizaci. Jeho modelovým systémem byla hybridní zóna křepelů kalifornských (*Callipela californica*) a křepelů přílbových (*C. gambelii*), jejichž kříženci mají smíšené vokalizace a jsou schopni se rozpoznávat.

Závěr

Mezidruhov \acute{a} hybridizace v p \acute{r} irozen \acute{e} m p \acute{r} ost \acute{r} ed \acute{i} působ \acute{i} jako v \acute{y} znamn \acute{y} faktor ovliv \acute{n} uj \acute{i} c \acute{i} mnoho morfologick \acute{y} ch znak \acute{u} a behavior \acute{a} ln \acute{i} ch projev \acute{u} jedinc \acute{u} . N \acute{a} sledkem \acute{c} ast \acute{e} mezidruhov \acute{e} hybridizace m \acute{u} že b \acute{y} t prom \acute{i} ch \acute{a} n \acute{i} genofondu a mo \acute{z} n \acute{y} z \acute{a} nik reproduk \acute{c} n \acute{i} ch bari \acute{e} r. Zm \acute{e} ny v hlasov \acute{y} ch projevech zp \acute{u} soben \acute{e} hybridizac \acute{i} mohou b \acute{y} t jen m \acute{i} r \acute{n} \acute{e} a postihnout pouze ur \acute{c} it \acute{e} parametry zp \acute{e} vu nebo naopak z \acute{a} sadn \acute{e} poz \acute{m} enit strukturu projev \acute{u} hybrid \acute{u} a t \acute{i} m ovlivnit i jejich reproduk \acute{c} n \acute{i} \acute{u} spe \acute{s} nost a schopnost komunikace. P \acute{r} esto \acute{z} e je mezidruhov \acute{a} hybridizace nejen u pt \acute{a} k \acute{u} \acute{c} asto popisovan \acute{y} m jevem, zm \acute{i} nky o zm \acute{e} n \acute{a} ch v hlasov \acute{y} ch projevech hybrid \acute{u} v prac \acute{i} ch \acute{c} asto chyb \acute{i} .

N \acute{e} kdy se k \acute{r} íženci d \acute{i} ky zm \acute{e} n \acute{a} m v jejich zp \acute{e} vech mohou st \acute{a} t atraktivn \acute{e} jš \acute{i} mi pro jedince jednoho \acute{c} i druh \acute{e} ho rodičovsk \acute{e} ho druhu a m \acute{u} že tedy doch \acute{a} zet ke zp \acute{e} tn \acute{e} mu k \acute{r} ížení. Hybridn \acute{i} zp \acute{e} vy, zp \acute{u} sobuj \acute{i} c \acute{i} zp \acute{e} tn \acute{e} k \acute{r} ížení nebo zm \acute{e} nu preferenc \acute{i} u samic, se mohou st \acute{a} t p \acute{r} íč \acute{i} nou k dal $\acute{s$ i hybridizaci.

Tato liter \acute{a} rn \acute{i} re \acute{s} er \acute{s} e by m \acute{e} la sloužit jako podklad pro mou diplomovou prac \acute{i} , zam \acute{e} řenou na hlasov \acute{e} projevy slav \acute{i} k \acute{u} v kontaktn \acute{i} z \acute{o} n \acute{e} dvou p \acute{r} íbuzn \acute{y} ch druh \acute{u} , slav \acute{i} ka obecn \acute{e} ho (*Luscinia megarhynchos*) a slav \acute{i} ka tmav \acute{e} ho (*L. luscinia*), u nich \acute{z} je v oblasti spole \acute{c} n \acute{e} ho v \acute{y} skytu dokumentov \acute{a} no mezidruhov \acute{e} k \acute{r} ížení a z \acute{a} roveň i konvergence zp \acute{e} v \acute{u} , zp \acute{u} soben \acute{a} kop \acute{i} rov \acute{a} n \acute{i} m heterospecifick \acute{y} ch zp \acute{e} v \acute{u} . Ur \acute{c} it \acute{y} pod \acute{i} l samc \acute{u} slav \acute{i} ka tmav \acute{e} ho z této oblasti, tzv. „sm \acute{i} šen \acute{i} zp \acute{e} v \acute{a} c \acute{i} “, m \acute{a} ve sv \acute{e} m reperto \acute{a} ru fr \acute{a} ze okop \acute{i} rovan \acute{e} od slav \acute{i} ka obecn \acute{e} ho. T \acute{e} ma m \acute{e} diplomov \acute{e} prac \acute{i} je sou \acute{c} ast \acute{i} š \acute{i} r \acute{s} ího projektu zam \acute{e} řen \acute{e} ho na vliv pohlavn \acute{i} ch chromoz \acute{o} m \acute{u} na vznik reproduk \acute{c} n \acute{i} izolace u pt \acute{a} k \acute{u} a dopady k \acute{r} ížení a introgrese na fenotyp a ekologii druh \acute{u} v kontaktn \acute{i} z \acute{o} n \acute{e} . A m \acute{y} m hlavn \acute{i} m \acute{u} kolem bude zjistit, jak \acute{y} vliv m \acute{a} na strukturu zp \acute{e} vu p \acute{r} i kontaktu obou druh \acute{u} introgrese, p \acute{r} ípadn \acute{e} jestli se „sm \acute{i} šen \acute{i} zp \acute{e} v \acute{a} c \acute{i} “ geneticky liš \acute{i} od ostatn \acute{i} ch slav \acute{i} k \acute{u} tmav \acute{y} ch.

Seznam literatury

- Alatalo R. V., Lundberg A. & Glynn C. (1986) Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristic. *Nature*, 323, 152-153
- Alatalo R.V., Lundberg A. & Rätti O. (1990) Male polyterritoriality and imperfect female choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*, 1, 171-177
- Arnold M. L. (1997) Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Baker M. C. (1996) Female buntings from hybridizing populations prefer conspecific males. *Wilson Bulletin*, 108, 771-775
- Baker M. C. & Boylan T. (1999) Singing behavior, mating association and reproductive success in a population of hybridizing lazuli and indigo buntings. *Condor*, 101, 493-504
- Bateson P. P. G. (1966) The characteristics and context of imprinting. *Biological Review*, 41, 177-220
- Beckers G. J. L. & ten Cate C. (2001) Perceptual relevance of species-specific differences in acoustic signal structure in *Streptopelia* doves. *Animal Behaviour*, 62, 511-518
- Beier J., Leisler B. & Wink M. (1997) A Great Reed x Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus* x *A. scirpaceus*) hybrid and its parentage. *Journal of Ornithology*, 138, 51-60
- Bensch S. , Helbig A. J., Salomon M., Siebold I. (2002) Amplified fragment length polymorphism analysis identifies hybrids between two subspecies of warblers. *Molecular Ecology*, 11, 473-481
- Boughman J. W. (2002) How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 571-577
- Bull C. M. (1978) Position and stability of a hybrid zone between Western Australian frogs *Ranidella insignifera* and *R. pseudinsignifera*. *Australian Journal of Zoology*, 26, 305-322
- Byrkjedal I. (1990) Song flight of the Pintail Snipe (*Gallinago stenura*) on the breeding grounds. *Ornis Scandinavica*, 21, 239-247
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (1995) Bird Song: Biological Themes and Variations. Cambridge University Press, str. 6-72
- Ceugniet M, Aubin T, Bernard-Laurent A & Soyeux D (1999) Vocal signatures of the rally call of red-legged and rock partridges and of their hybrids. *Comptes Rendus De l'Academie des Sciences Serie III-Sciences de la Vie-Life Sciences*, 322, 887-895
- Clayton N. S. (1993) Song, sex and sensitive phases in the behavioural development of birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 82-84
- Collins S. A., Goldsmith A. R. (1998) Individual and species differences in quail calls (*Coturnix c. japonica*, *C. c. coturnix* and a hybrid). *Ethology*, 104, 977-990
- de Kort S. R., den Hartog P. M. & ten Cate C. (2002a) Diverge or merge? The effect of sympatric occurrence on the territorial vocalizations of the vinaceous dove *Streptopelia vinacea* and the ring-necked dove *S. capicola*. *Journal of Avian Biology*, 33, 150-158
- de Kort S. R., den Hartog P. M. & ten Cate C. (2002b.) Vocal signals, isolation and hybridization in the vinaceous dove (*Streptopelia vinacea*) and the ring-necked dove (*S. capicola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 378-385
- Delport W., Kemp A. C. & Ferguson J. W. H. (2004) Structure of an African red-billed hornbill (*Tockus erythrorhynchus rufirostris* and *T. e. damarensis*) hybrid zone as revealed by morphology, behavior, and breeding biology. *Auk*, 121, 565-586

- den Hartog P. M., de Kort S. R. & ten Cate C. (2007) Hybrid vocalizations are effective within, but not outside, an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 18, 608-614
- Derégnaucourt S. & Guyomarc'h J. C. (2003) Mating call discrimination in female European (*Coturnix c. coturnix*) and Japanese Quail (*Coturnix c. japonica*). *Ethology*, 109, 107-119
- Derrickson K. C. (1987). Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Auk*, 104, 198-207
- Dowsett-Lemaire F. (1999) Hybridization in paradise flycatcher (*Terpsiphone rufiventer*, *T. batesi* and *T. viridis*) in Ondzala National Park, Northern Congo. *Ostrich*, 70, 123-126
- Farnsworth A. & Lovette I. J. (2008) Evolution of flight calls. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 155-173
- Flegr J. (2005) Evoluční biologie. Academia, str. 388
- Freeberg, T. M., Duncant, S. D., Kast, T. L. & Enstrom, D. A. (1999) Cultural influence on female mate choice: an experimental test in cowbirds, *Molothrus ater*. *Animal Behaviour*, 57, 421-426
- Gee J. M. (2005) No species barrier by call in an avian hybrid zone between California and Gambel's quail (*Callipela californica* and *C. gambelii*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86, 253-264
- Gelter H. P. (1987) Song differences between the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*), the collared flycatcher (*F. albicollis*), and their hybrids. *Ornis Scandinavica*, 18, 205-215
- Gowaty P. A. (1997) Principles of females' perspectives in avian behavioral ecology. *Journal of Avian Biology*, 28, 95-102
- Grant B. R. & Grant P.R. (1996) Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50(6), 2471-2487
- Grant, P. R. (1986) Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey
- Grant P. R. (1972) Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society*, 4, 39-68
- Grant P. R. & Grant B. R. (1992) Hybridization of bird species. *Science*, 256, 193-197
- Grant P. R. & Grant B. R. (1997a) Hybridization, sexual imprinting and mate choice. *American Naturalist*, 149, 1-28
- Grant P. R. & Grant B. R. (1997b) Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 7768-7775
- Haavie J., Borg T., Bures S, Garamszegi L. Z., Lampe H. M., Moreno J., Qvarnstrom A., Torok J., Saetre G. P. (2004) Flycatcher song in allopatry and sympatry - convergence, divergence and reinforcement. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 227-237
- Harrison R. G. (1990) Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7, 69-128
- Harrison R. G. (1993) Hybrids and hybrid zones: historical perspective. In. Hybrid zones and the evolutionary process. Oxford University Press. Oxford. 3-12
- Helb H. W., Dowsett-Lemaire F., Bergmann H. H. & Conrads K. (1985) Mixed singing in European songbirds: a review. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 69, 27-41
- Hultsch H. & Todt D. (1981) Repertoire sharing and song-post distance in nightingales. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 183-188
- Irwin D. E. & Price T. (1999) Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity*, 82, 347- 352

- Izzo A. S. & Gray D. A. (2004) Cricket song in sympatry: Species specificity of song without reproductive character displacement in *Gryllus rubens*. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 831-837
- Jones A. L., Shriver W. G., Bulgin N. L., Lockwood R., Vickery P. D. (2003) A probable Grasshopper x Savannah Sparrow hybrid singing Song Sparrow song. *Willson Bulletin*, 115, 231-236
- Kroodsma D. E. & Konishi M. (1991) A suboscine bird (Eastern Phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behaviour*, 42, 477-487
- Kroodsma D. E. & Miller E. H. (1996) Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, str.13
- Lachlan R. F. & Servedio M. R. (2004) Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution*, 58, 2049-2063
- Lemaire F. (1977) Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*). *Behaviour*, 79, 215-240
- Littlejohn M. J., Watson G. F. (1976) Mating-call structure in a hybrid population of *Geocrinia laevis* complex (Anura: Leptodactylidae) over a 7-year period. *Evolution*, 30, 848-850
- Mallet J. (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 229-237
- Martens J. (1996) Vocalization and speciation of Palearctic Birds. In: Kroodsma DE, Miller EH (eds) Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca, New York
- Martin R. F. (1980) Analysis of hybridization between the hirundinid genera *Hirundo* and *Petrochelidon* in Texas. *Auk*, 97, 148-159
- Mayr E. (1963) Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge.
- Meise W. (1975) Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 18-19, 187-254
- Mousseau T. A., Howard D.J. (1998) Genetic variation in cricket calling song across a hybrid zone between two sibling species. *Evolution*, 52, 1104-1110
- Nowicki S. & Searcy W. A. (2004) Song function and the evolution of female preferences - Why birds sing, why brains matter. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016, 704-723
- Panov E. N. (1989) Natural hybridization and ethological isolation in birds. Nauka, Moscow
- Patten M. A., Rotenberry J. T. & Zuk M. (2004) Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution*, 58, 2144-2155
- Payne R. B. (1980) Behaviour and songs of hybrid parasitic finches. *Auk*, 97, 188-134
- Podos J. (2001) Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 409, 185-188
- Price T. D. (1998) Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 353, 251-260
- Qvarnström A., Haavie J., Saether S. A., Eriksson, D. & Part T. (2006) Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1202-1209
- Randler C. (2000) Wasservogelhybriden (Anseriformes) im westlichen Mitteleuropa: Verbreitung, Auftreten und Ursachen. *Ökologie Vögel*, 22, 1-106
- Randler C. (2002) Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour*, 63, 103-119
- Risch M. & Andersen L. (1998) Selektive Partnerwahl der Aaskrähe (*Corvus corone*) in der Hybridisierungszone von Rabenkrähe (*C. c. corone*) und Nebelkrähe (*C. c. cornix*) *Journal für Ornithologie*, 139, 173-177

- Roberts J., Hunter M. & Kacelnic K. (1981) Some ecological and anatomical constraints on animal acoustic vocalization. - IEST. Tech. Mem. 77. Polytechnic of South Bank, London.
- Takahasi M., Kagawa H., Ikebuchi M. & Okanoya K. (2006) Case studies of song and call learning by a hybrid Bengalese-Zebra Finch and Bengalese-fostered Zebra Finches: Assessing innate factors in vocal learning. *Ornithological Sciences*, 5, 85-93
- ten Cate C., Vos D. & Mann N. (1993) Sexual imprinting and song learning; two of one kind? *Netherlands Journal of Zoology*, 43, 34-45
- Todt D. & Naguib M. (2000) Vocal interactions in birds: The use of song as a model in Communication, *Advances in the Study of Behaviour*, 29, 247-296, Academic Press
- Sætre G. P., Dale S. & Slagsvold T. (1994) Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour*, 48, 1407-1416
- Saetre G. P., Moum T., Bures S., Kral M., Adamjan M., Moreno J. (1997) A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature*, 387, 589-592
- Sattler G. D., Sawaya P., Braun M. J. (2007) An assessment song admixture as an indicator of hybridization of Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*) and Carolina Chickadees (*P. carolinensis*). *Auk*, 124, 926-944
- Secondi J., Bretagnolle V., Compagnon C., Faivre B. (2003a) Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 507-517
- Secondi J., den Hartog P. M. & ten Cate C. (2003b) To trill or not to trill? Territorial response to a heterospecific vocal trait in male collared doves, *Streptopelia decaocto*. *Behavioral Ecology* 14, 694-701
- Seddon N. (2005) Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in Neotropical suboscine birds. *Evolution*, 59, 200-215
- Schluter D. (2000) Ecological character displacement in adaptive radiation. *American Naturalist*, 156, S4-S16
- Schwek K., Brede N. & Streit B. (2008) Introduction. Extend, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 2805-2811
- Sibley C. G. & Monroe B. L. (1990) Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, Connecticut
- Slabbekoorn H. & Smith T. B. (2002) Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357, 493-503
- Sorjonen J. (1986) Factor affecting the structure of song and the singing behaviour of some northern European passerine birds. *Behaviour*, 98, 286-304
- Wirtz P. (1999) Mother species - father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour*, 58, 1-12
- Wells S. & Baptista L. F. (1979) Displays and morphology of an Anna x Allen hummingbird hybrid. *Wilson Bulletin*, 91, 524-532