

Rozdiely v jarnom a jesennom speve žltochvosta domového (*Phoenicurus ochruros*)

Differences between spring and autumn song in the Black Redstart (Phoenicurus ochruros)

Lucia Turčoková Rubáčová¹ & Stanislav Križan²

Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta, Univerzita Komenského v Bratislave, Ilkovičova 6, Mlynská dolina, SK-842 15 Bratislava; e-mail: ¹lucia.rubacova@uniba.sk, ²standa.san@gmail.com

Turčoková Rubáčová L. & Križan S. 2018: Rozdiely v jarnom a jesennom speve žltochvosta domového (*Phoenicurus ochruros*). *Sylvia* 54: 45–56.

Väčšina vtákov mierneho pásma sústreďuje svoju spevovú aktivitu do hniezdnej sezóny, čo poukazuje na jej funkciu pri získavaní partnerky a obhajobe teritória. Avšak samce niektorých druhov spievajú aj mimo hniezdnu dobu. Takýmto príkladom je žltochvost domový (*Phoenicurus ochruros*), ktorý napriek tomu, že nezostáva na hniezdnej lokalite počas celého roka, sa na jeseň správa teritoriálne a spieva. Cieľom práce bolo zistiť, či sa jarné spevy žltochvosta domového líšia od spevov jesenných a či jesenné spevy vyvolávajú podobnú teritoriálnu reakciu, ako spevy jarné. Zber dát prebiehal v troch dedinách v okrese Trnava (Slovensko) v priebehu rokov 2016 a 2017, počas ktorých boli nahrávané spontánne jarné a jesenné spevy samcov. Energia (amplitúda) v jesennom speve kulminovala skôr ako v jarnom, čo mohlo súvisieť s tendenciou jesenných spevov ku skracovaniu. Na jar 2017 bola sledovaná akustická a behaviorálna reakcia samcov na prehrávku spontánneho jarného i jesenného spevu. Spevy vyprovokované prehrávkou jarného spevu boli kratšie a energia v nich kulminovala skôr, kým spevy vyprovokované prehrávkou jesenného spevu sa nelíšili od spontánnych jarných spevov. Samce reagovali na nahrávky oboch typov spevov rovnako agresívne, čo poukazuje na teritoriálnu funkciu jarných i jesenných spevov. Rozdiely v akustickej reakcii na jarný a jesenný spev poukazujú prinajmenšom na schopnosť samcov rozpoznať medzi týmito spevmi.

Most birds of the temperate zone concentrate their singing activity into the breeding season, which implies its territorial and sexual function. However, males of some species sing also outside the breeding season. For example, the Black Redstart (Phoenicurus ochruros), even though it does not stay at the nesting site throughout the year, exhibits territorial behaviour and sings also in the autumn. The aim of this study was to find out whether the spring songs of the Black Redstart differ from the autumn songs and whether the autumn songs elicit a similar territorial response as the spring songs. The fieldwork was carried out in three villages in the Trnava district (Slovakia) during the years 2016 and 2017. Spontaneous spring and autumn songs were recorded and compared. Energy (amplitude) in autumn songs culminated earlier than in spring songs, which was probably related to the tendency of autumn songs to be shorter. In the spring 2017, we investigated the acoustic and behavioural response of males to the playbacks of spring and autumn songs. The songs provoked by the playback of spring song were shorter and reached the peak of energy earlier than the spontaneous spring songs, while the songs provoked by the playback of autumn song did not differ from the spontaneous spring songs. The males responded aggressively to both types of playback, which suggest the territorial function of the spring and autumn songs. Differences in acoustic response to playbacks of spring and autumn songs suggest at least the ability of males to recognize between these songs.

Keywords: acoustics, behaviour, nonbreeding period, playback experiment

ÚVOD

Väčšina vtáčích druhov mierneho pásma sústreďuje svoju spevovú aktivitu do predhniezdneho a začiatku hniezdneho obdobia. Táto kulminácia jarných spevov je dôkazom dvoch základných funkcií vtáčieho spevu, teritoriálnej a sexuálnej (Catchpole & Slater 2008). Vtáky v teritoriálnych interakciách využívajú primárne spev, pomocou ktorého signalizujú motiváciu k súboju – tá môže byť prejavovaná napr. skrátčením a zrýchlením spevu (napr. strnádka lúčna, *Emberiza caelandra*; Osiejuk et al. 2007), predĺžením repetície a tým aj celého spevu (napr. pinka obyčajná, *Fringilla coelebs*; Riebel & Slater 2000), prekrytím spevu súpera (napr. sýkorka čiernočiapočkatá, *Poecile atricapillus*; Mennill & Ratcliffe 2004), alebo opakovaním motívov súpera (napr. strnádlik spevavý, *Melospiza melodia*; Vehrencamp 2001). Komunikácia s okolitými samcami a prespievavanie (tzv. *countersinging*) prebieha zväčša ráno, preto ranná spevová aktivita neutícha počas hniezdnej sezóny, napriek tomu, že spevová aktivita cez deň môže postupne klesať (napr. strnádlik vrabčí, *Spizella passerina*; Liu & Kroodsma 2007; muchárik malý, *Ficedula parva*; Turčoková & Belfín in prep.).

Samce niektorých druhov mierneho pásma obhajujú svoje teritória aj mimo hniezdnej sezóny, v čase keď sú ich pohlavné orgány už značne redukované a hladina testosterónu pomerne nízka (napr. Canoine & Gwinner 2002, Wingfield & Soma 2002). U týchto druhov je zaujímavé, že ich jesenné spevy sú kratšie (Vogrin 2002) a štruktúrne variabilnejšie než jarné spevy (Smith et al. 1997) a tiež je v nich menej opakovaní istých motívov, ktoré sú produkované v pomalšom tempe (Logan & Fulk 1984, Voigt & Leitner 2008). Navyiac samce na jeseň spievajú v kratších periódach,

než na jar, v zmysle kratšieho plynulého reťazenia spevov bez prestávky za sebou (Van Hout et al. 2009). Väčšina druhov s jesennou teritoriálnou aktivitou sú hlavne druhy rezidentné, ktoré si udržiavajú teritória počas celého roka – sú to napr. vrabec domáci (*Passer domesticus*; Hegner & Wingfield 1986), spevák mnohohlasý (*Mimus polyglottos*; Logan & Hyatt 1991), alebo strnádka hnedá (*Emberiza cioides*; Yamagishi 1991).

Iným prípadom je žltouchvost domový (*Phoenicurus ochruros*), ktorý je migrantom na krátke vzdialenosti, keďže jeho pravidelným zimoviskom je celé Stredomorie od Portugalska po Blízky východ (Cepák et al. 2008). Napriek tomu, že nezostáva na hniezdnej lokalite počas celého roka, má okrem jarnej kulminácie spevu aj druhý vrchol spevovej aktivity na jeseň, v čase medzi dokončovaním výmeny peria koncom augusta a opúšťaním teritórií v októbri (Cramp 1988). Okrem spevu boli zdokumentované teritoriálne interakcie starých samcov na jeseň, a s nimi boli predložené dve hypotézy vysvetľujúce toto správanie: 1) obhájenie si teritória a vytvorenie nového hniezdneho páru do nastávajúcej sezóny (Wegglar 2000) a 2) monopolizácia na potravu kvalitného teritória, ktoré umožní získať dostatok energie na odlet, čo zvýši pravdepodobnosť prežitia a rozmnožovania v nasledujúcom období (Andersson 2001, 2008). Tieto predpoklady vznikli na základe pozorovaného správania, avšak nikto sa nezameral na akustický aspekt jesennej teritoriality.

Z tohto dôvodu bolo cieľom našej práce 1) zistiť, či sa jarné spevy od jesenných líšia v akustických parametroch, a 2) pomocou playbackového experimentu zistiť, či jesenný spev slúži na komunikáciu medzi samcami a vyvoláva teritoriálnu reakciu tak, ako spev jarný.

METODIKA

Práca v teréne

Terénny výskum prebiehal počas sezón 2016–2017 v dedinách Zavar (48°21'05.6"N, 17°40'21.9"E), Dolné Lovčice (48°22'00.1"N, 17°40'35.3"E) a Brestovany (48°23'10.7"N, 17°41'15.9"E), ležiacich neďaleko mesta Trnava na Slovensku. Nahrávanie spontánneho spevu počas jari prebiehalo v obidvoch rokoch od 1. do 5. 4. ešte za tmy od 4:30 h do úsvitu (ktorý nastával okolo 5:30 h letného času), kedy bola intenzita spevu najvyššia a podmienky na nahrávanie boli najvhodnejšie. Od každého na jar nahratého samca sme získali v priemere 15,7 spevov (minimum = 2, maximum = 41 spevov, n = 22 samcov). V jesennom období počas obidvoch sezón prebiehalo nahrávanie na tých istých lokalitách ako na jar, a to od 5. do 18. 9. počas celého dňa od 8:00 do 17:00 h, pretože jesenná spevová aktivita bola menej intenzívna a nekulminovala v ranných hodinách. Keďže sme jedince nemali individuálne značené, pripúšťame možnosť nahrávania aj iných samcov než na jar, pretože jesenné nahrávanie prebiehalo v období keď sa samce už potulujú medzi lokalitami. Samce boli na jeseň plaché. Na danom mieste nezotrúvali pri speve dlho a samotné priblíženie sa na dostatočnú vzdialenosť pre nahrávanie samce v mnohých prípadoch odplašilo. Z týchto dôvodov sú nahrávky jesenných spevov kratšie. Od každého na jeseň nahratého samca sme získali v priemere 3,1 spevov (minimum = 2, maximum = 9 spevov, n = 11 samcov).

Na nahrávanie bol použitý digitálny rekordér Marantz PMD 661 a externý smerový mikrofón Sennheiser MKH 70, pri nastavení vzorkovacej frekvencie 44 100 Hz a rozlíšení 16 bitov. Dĺžka nahrávky sa pohybovala od troch do piatich minút. Najkvalitnejšie nahrávky jarných a jesen-

ných spevov získané v prvej sezóne boli upravené (zostrihané) v programe Audacity 2.1.3, a využité v experimente počas nasledujúcej sezóny.

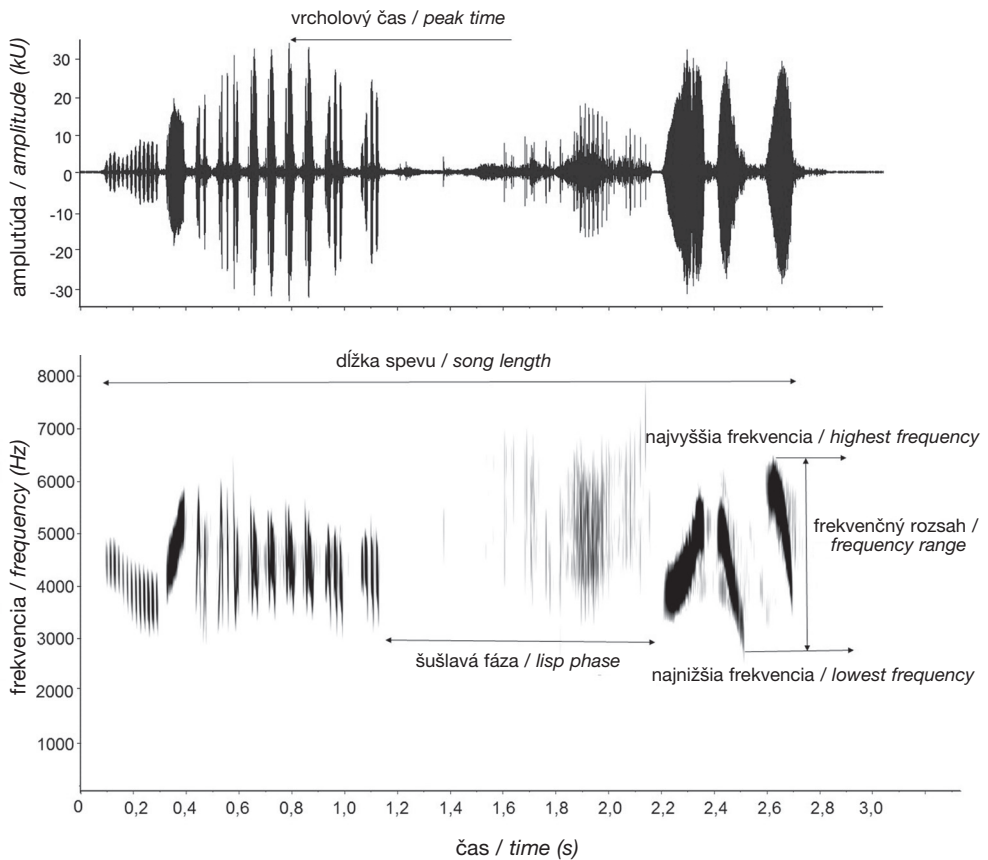
Na jar 2017 bolo 10 teritoriálnych samcov podrobených playbackovému experimentu na jarný spev (deväť samcov potom i na jesenný spev). Jednotlivé teritória boli od seba vzdialené cca 100 m. Keďže na jeseň boli samce veľmi plaché, a nedalo sa s nimi pracovať, bol experiment robený len v jarnom období a to od 12. do 17. 4. Experiment pozostával z dvoch pokusov: V prvom pokuse boli samce testované na nahrávku jarného spevu. Aby pokus neovplyvnil reakciu na druhú testovaciu nahrávku, druhý deň po pokuse s prehrávaním jarného spevu mal samec prestávku a pokus s prehrávaním jesenného spevu bol vykonávaný na tretí deň. Toto usporiadanie experimentu bolo prebrané zo skorších prác (Osiejuk et al. 2004, 2007). V jednom dni boli otestované samce v jednej dedine, aby sa znížila pravdepodobnosť testovania jedného samca viac krát. Pokusy prebiehali v skorých ranných hodinách pred svitaním. Okrem nahrávok spevov vlastného druhu bola samcom na začiatku pokusu prehrávaná nahrávka spevu cudzieho druhu, konkrétne stehlíka citrónového (*Carduelis citrinella*). Týmto kontrolným pokusom sme chceli zistiť, či samec naozaj rozpoznáva svoj druhovo špecifický spev a nereaguje na všetko čo počuje. Na tento typ hlasu nereagoval žiadny z testovaných samcov – žiadny z nich neprerušil svoj spev, nezačal javiť záujem o nahrávku, nepriletel sa pozrieť ani nereagoval agresívne. Po prehrávke kontrolného hlasu bol nahratý spontánny spev samca (3 min neprestajného spievania). Potom mu bola na okraji teritória pustená nahrávka jarného spevu (3 min) a následne bola nahrávaná jeho akustická reakcia (3 min) a pozorované jeho správanie. Pozorovateľ (S. K.) sa snažil postaviť

tak, aby samca nerušil, mal nenápadný odev a nehýbal sa. Keďže bolo ešte pološero, stál vo vzdialenosti 5–10 m od prehrávacieho zariadenia, odkiaľ spúšťal a vypínal prehrávanie pomocou diaľkového ovládania a sledoval reakciu samca. Jednotlivé typy správania sme kategorizovali podľa intenzity reakcie: 1 – chvíľkové ticho a následne pokračovanie v speve, 2 – prelet, návrat a pokračovanie v speve, 3 – prelety, 4 – premiestnenie sa k blízkos-

ti zdroja a spev alebo volanie, 5 – agresívne krúženie okolo zdroja a jeho hľadanie. Ku každému testovanému samcovi sme priradili najvyššiu pozorovanú kategóriu správania.

Akustické analýzy

Získané nahrávky spontánnych jarných a jesenných spevov, ako aj experimentálne vyprovokovaných spevov boli analyzované programom Raven Pro verzia



Obr. 1. Merané vlastnosti spevu žltochvosta domového (*Phoenicurus ochruros*; v tomto prípade spontánny jarný spev). Hore: oscilogram ukazujúci čas dosiahnutia najvyššej energie (amplitúdy). Dole: sonogram ukazujúci spektrálne a temporálne vlastnosti spevu. Grafy boli vytvorené v programe Raven Pro, verzia 1.4.

Fig. 1. Measured traits of the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*) song (in this case a spontaneous spring song). Top: an oscillogram showing the time of peak energy (maximum amplitude). Bottom: a sonogram showing the measured spectral and temporal traits of the song. Both graphs were prepared in Raven Pro software, version 1.4.

1.4 (nastavenie: typ-Hamming, DFT-256, overlap-50). Merané parametre boli dĺžka spevu, najnižšia frekvencia, najvyššia frekvencia, frekvenčný rozsah, vrcholová frekvencia (frekvencia pri najvyššej amplitúde, čiže energii spevu) a vrcholový čas (čas dosiahnutia najvyššej amplitúdy od začiatku spevu; obr. 1). Každý samec prispel do analýzy jednou hodnotou, ktorá bola priemerom vlastnosti vypočítaným zo všetkých nahratých spevov daného jedinca.

Štatistické spracovanie

Na štatistické spracovanie bol použitý program SPSS, verzia 23. V prvom kroku bola testovaná normálna distribúcia získaných dát. Následne bol na porovnanie akustických parametrov jarých a jesenných spevov použitý t-test nezávislých výberov. Keďže sme nemali jednotlivé samce individuálne označené, bola pravdepodobnosť opakovaného nahrávania tých istých samcov počas dvoch rokov vysoká. Aby to neovplyvnilo výsledky, v prvom kroku sme analyzovali iba nahrávky samcov získané v prvej sezóne 2016 (jaré spevy: $n = 12$ samcov; jesenné spevy: $n = 6$ samcov). Prvotná analýza časti dát priniesla obdobný výsledok ako analýza celého dátového súboru z dvoch rokov (jaré spevy: $n = 22$ samcov; jesenné spevy: $n = 12$ samcov), preto sme použili výsledky druhej analýzy, ktorá obsahovala väčšiu vzorku.

Aby sme preverili možnosť ovplyvnenia výsledku poradím pokusu spôsobom, že by si testovaný samec zapamätal pozorovateľa a reagoval na neho a nie len na nahrávku, porovnali sme akustické vlastnosti spontánnych spevov z prvého aj z druhého pokusu pomocou t-testu a nezistili sme žiadne rozdiely v meraných akustických parametroch spontánnych spevov medzi dvomi pokusmi (všetky $p > 0,1$), čo naznačuje, že reakcia samca na prítomnosť pozorova-

teľa bola v oboch pokusoch rovnaká, aj keď stále nevieme s istotou povedať, či samce reagovali na druhý playback nezávisle.

Na zistenie akustickej reakcie na playback boli porovnávané parametre spontánneho jarého spevu nahratého tesne pred pokusom, a vyprovokovaného spevu, ktorý nasledoval ako súčasť reakcie na simulované narušenie teritória. Keďže spontánny aj vyprovokovaný spev patrili jednému samcovi, na analýzu sme použili párový t-test. Behaviorálne dáta nemali normálne rozdelenie a preto sme na porovnanie behaviorálnej reakcie na jarý a jesenný spev použili Mann-Whitney U test.

VÝSLEDKY

Spontánne jaré a jesenné spevy žltouchvosta domového sa medzi sebou líšili len v niekoľkých akustických parametroch. Jaré spevy mali dlhší vrcholový čas než spevy jesenné, čo znamená, že energia (amplitúda) v nich kulminovala neskôr (tab. 1). Tento fakt zrejme súvisí s tým, že jesenné spevy mali tendenciu byť kratšie. Kratšia dĺžka jesenného spevu súvisela s častým spievaním len jednotlivých fráz spevu prekladaných prestávkami (obr. 2). Frekvenčné parametre jarých a jesenných spevov sa nelíšili, aj keď jesenné spevy vykazovali tendenciu k nižšej minimálnej frekvencii oproti jarým spevom (tab. 1).

Porovnaním parametrov spontánneho a vyprovokovaného spevu na playback jarého spevu sme zistili, že samce skrátili spev ako aj vrcholový čas v reakcii na nahrávku jarého spevu (tab. 2). Porovnaním parametrov spontánneho a vyprovokovaného spevu na playback jesenného spevu sme nezistili žiadny rozdiel v spevoch (tab. 3).

Porovnanie behaviorálnych reakcií medzi dvomi pokusmi neukázalo roz-

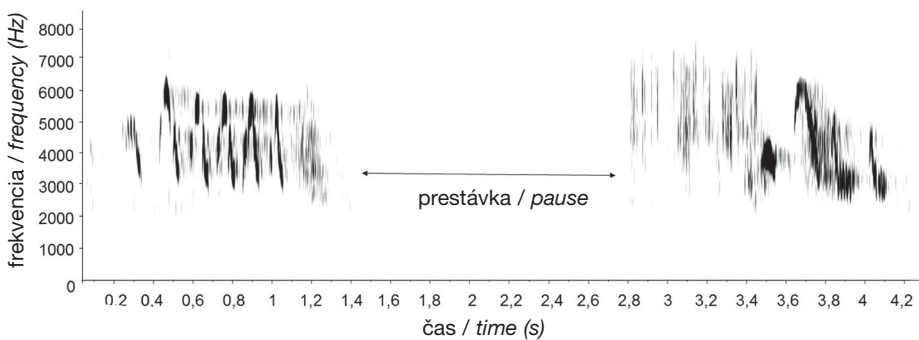
diel v intenzite reakcie na nahrávku jarného a jesenného spevu (Mann-Whitney U test: median = 4 v oboch skupinách, $U = 39$, $n_{\text{jarný spev}} = 10$, $n_{\text{jesenný spev}} = 9$,

$p = 0,571$). Najčastejšou kategóriou reakcie v oboch pokusoch bolo premiestnenie sa k blízkosti nahrávky a následný spev, alebo volanie (obr. 3).

Tab. 1. Porovnanie akustických parametrov spontánneho jarného a jesenného spevu žltouchvosta domového nepárovým t-testom. V tabuľke sú uvedené priemerné hodnoty akustických vlastností \pm štandardná chyba priemeru. Každý samec prispel do analýzy jednou hodnotou, ktorá bola priemerom vlastnosti vypočítaným zo všetkých nahratých spevov daného jedinca. Pre vysvetlenie premenných vid' obr. 1.

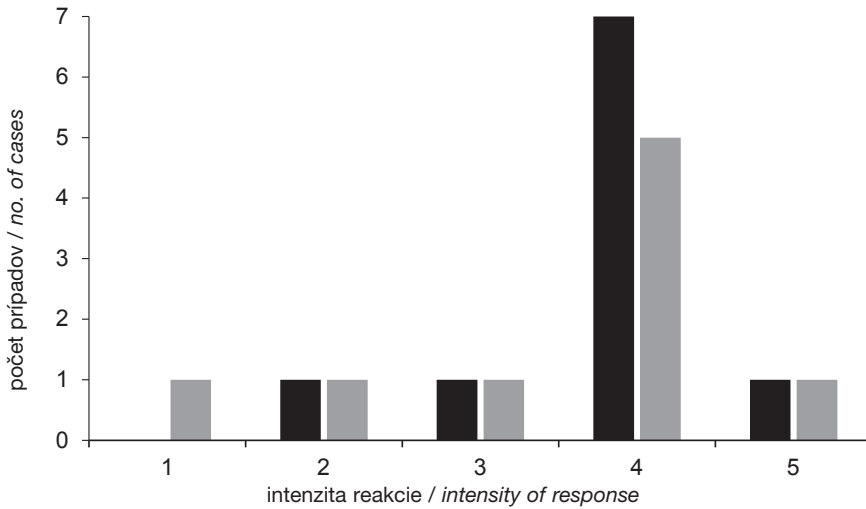
Table 1. Comparison of acoustic parameters between spontaneous spring and autumn songs of the Black Redstart using independent t-test. Mean \pm SE of acoustic traits are given. Each male contributed to the analysis with one value, which was the mean of the values calculated from each recorded song of that individual. For variable explanations see Fig. 1.

parameter spevu / song trait	jar / spring (n = 22)	jeseň / autumn (n = 12)	t	p
najnižšia frekvencia / lowest frequency (Hz)	2 652,78 \pm 25,55	2 559,18 \pm 54,37	1,77	0,09
najvyššia frekvencia / highest frequency (Hz)	6 418,41 \pm 80,11	6 558,91 \pm 103,25	-1,06	0,30
frekvenčné rozmedzie / frequency range (Hz)	3 765,64 \pm 88,94	3 901,38 \pm 144,61	-0,84	0,40
vrcholová frekvencia / peak frequency (Hz)	4 542,88 \pm 59,57	4 458,96 \pm 182,08	0,54	0,59
vrcholový čas / peak time (s)	2,34 \pm 0,13	1,71 \pm 0,31	2,20	0,04
dĺžka spevu / song length (s)	3,58 \pm 0,10	3,03 \pm 0,39	1,73	0,09



Obr. 2. Sonogram jesenného spevu žltouchvosta domového (príklad), ktorý často pozostával len z jednotlivých fráz a zvyčajne netvoril jeden celok. Prestávka medzi frázami bývala oveľa dlhšia než 1 s, takže jednotlivé frázy boli podľa zavedeného bioakustického zvyku považované za samostatné (aj keď neúplné) spevy.

Fig. 2. Sonogram showing the autumn song of the Black Redstart (an example), which consisted of single phrases and usually did not form a compact song. The pause between phrases lasted much longer than 1 s, so individual phrases (according to the established bioacoustics practice) were considered a separate (though incomplete) songs.



Obr. 3. Maximálna dosiahnutá intenzita behaviorálnej reakcie na nahrávku jarného (čierna) a jesenného spevu (sivá). Kategórie správania: 1 – chvíľkové ticho a následne pokračovanie v speve, 2 – prelet, návrat a pokračovanie v speve, 3 – prelety, 4 – premiestnenie sa k blízkosti nahrávky a spev alebo volanie, 5 – agresívne krúženie okolo zdroja a hľadanie rivala.

Fig. 3. Maximum intensity of behavioural response to the playback of spring (black) and autumn songs (grey). Categories of behavioural response: 1 – momentary silence followed by singing, 2 – flying, returning to the singing post and further singing, 3 – song flights, 4 – moving closer to the recorder and singing or calling, 5 – aggressive flying around the recorder and searching for a rival.

Tab. 2. Akustická reakcia na prehrávku jarného spevu: porovnanie spontánneho a vyprovokovaného spevu párovým t-testom. V tabuľke sú udávané priemerné hodnoty akustických parametrov \pm štandardná chyba priemeru.

Table 2. Acoustic response to the recording of the spring song: comparison of spontaneous and provoked songs using paired t-test. Mean \pm SE of the acoustic traits are given.

parameter spevu / song trait	spontánny spev / spontaneous song	vyprovokovaný spev / provoked song	t	p	n
najnižšia frekvencia / lowest frequency	2 471,54 \pm 42,24	2 465,38 \pm 51,46	0,17	0,87	10
najvyššia frekvencia / highest frequency	6 542,72 \pm 112,14	6 564,94 \pm 119,97	-0,26	0,80	10
frekvenčné rozmedzie / frequency range	4 071,19 \pm 122,15	4 099,56 \pm 128,25	-0,27	0,80	10
vrcholová frekvencia / peak frequency	4 358,83 \pm 301,35	4 577,23 \pm 450,51	-2,24	0,07	10
vrcholový čas / peak time	3,34 \pm 0,57	2,89 \pm 1,04	3,05	0,01	10
dĺžka spevu / song length	4,09 \pm 0,19	3,75 \pm 0,17	2,92	0,02	10

Tab. 3. Akustická reakcia na nahrávku jesenného spevu: porovnanie spontánneho a vyprovokovaného spevu párovým t-testom. V tabuľke sú udávané priemerné hodnoty akustických parametrov \pm štandardná chyba priemeru.

Table 3. Acoustic response to the playback of the autumn song: comparison of spontaneous and provoked songs using paired t-test. Mean \pm SE of the acoustic traits are given.

parameter spevu / song trait	spontánny spev / spontaneous song	reakcia / response	t	p	n
najnižšia frekvencia / lowest frequency	2 529,13 \pm 70,19	2 504,84 \pm 82,21	0,85	0,42	9
najvyššia frekvencia / highest frequency	6 755,81 \pm 114,86	6 667,46 \pm 85,59	1,30	0,23	9
frekvenčné rozmedzie / frequency range	4 226,68 \pm 98,22	4 162,62 \pm 99,43	0,75	0,48	9
vrcholová frekvencia / peak frequency	4 483,48 \pm 56,80	4 582,48 \pm 142,99	-0,80	0,45	9
vrcholový čas / peak time	2,67 \pm 0,24	2,69 \pm 0,21	-0,11	0,92	9
dĺžka spevu / song length	3,85 \pm 0,19	3,62 \pm 0,20	1,08	0,31	9

DISKUSIA

Spontánne jarné spevy žltouchvosta domového mali tendenciu byť dlhšie ako jesenné a mali dlhší čas dosiahnutia najvyššej energie. Naše výsledky sú tak konzistentné s výsledkami zistenými u iných druhov, u ktorých boli jesenné spevy kratšie (Vogrin 2002) a s menej opakovaniami istých motívov (Logan & Fulk 1984, Smith et al. 1997, Voigt & Leitner 2008). Kratšia dĺžka spevu žltouchvosta na jeseň súvisí so spievaním len jednotlivých fráz spevu, takže spev znie menej kompaktné. To by mohlo súvisieť s poklesom hladiny pohlavných hormónov, hlavne testosterónu a estrogénov, ktorých hladina je na jeseň u žltouchvostov nižšia ako na jar (Harding 2004), no experimentálne nebol dokázaný vplyv pohlavných hormónov na jesenné spievanie u žltouchvosta (Apfelbeck et al. 2012).

Zistené rozdiely medzi jarným a jesenným (spontánnym) spevom by teoreticky mohli byť ovplyvnené faktom, že

na jar sme nahrávali v skorých ranných hodinách, kým na jeseň počas celého dňa a ranné spevy by sa mohli od denných líšiť. Avšak práce zaoberajúce sa rozdielmi medzi ranným a denným spievaním poukazujú hlavne na rozdiely v intenzite (množstvo spevov spievaných súvisle za sebou), v rýchlosti spievania (počet spevov za časovú jednotku) a v počte vokálne aktívnych jedincov počas dňa, pričom denné spevy často po spárení absentujú (napr. Liu 2004, Lein 2007, Liu & Kroodsma 2007, Amrhein et al. 2008). Z tohto dôvodu sme sa na vyššie uvedené charakteristiky spevu nezamerali. Okrem toho sa u tohto druhu doposiaľ nikto nezameral na akustické rozdiely medzi ranným a denným spievaním.

Teritoriálna funkcia spevov žltouchvosta bola testovaná pomocou playbackových pokusov. Testované samce reagovali na nahrávku jarného spevu skracovaním spevov. Skracovanie spevov spolu so zvýšením rýchlosti produkcie spevov je u niektorých druhov považované za prejav agresívnej interakcie

(Osiejuk et al. 2007), alebo aj snahy o prekrytie spevu rivala, čím samec dáva najavo svoju nasrdenosť a motiváciu k súboju (Dabelsteen et al. 1996, Naguib 1999, Langemann et al. 2000, Mennill & Ratcliffe 2004). Naviac skracovanie spevov žltochvostov v reakcii na nahrávku jarňého spevu bolo sprevádzané aj agresívnou behaviorálnou reakciou, ktorá napovedá o silnom teritoriálnom prejave testovaného samca (Skierczyński et al. 2007) a tým je v súlade s hypotézou teritoriálnej funkcie jarňých spevov. Predpokladáme, že dizajn experimentu s dvojdňovou prestávkou medzi jednotlivými pokusmi (viď Osiejuk et al. 2004, 2007) minimalizoval ovplyvnenie výsledkov stále rovnakým poradím nahrávok.

Na nahrávku jesenného spevu samce reagovali agresívne, dokonca intenzita behaviorálnej reakcie bola rovnaká ako na nahrávku jarňého spevu, čo naznačuje teritoriálnu funkciu jesenného spevu. Akustická reakcia vo forme zmeny akustických parametrov ale zistená nebola. To, že testované samce neskracovali spevy v reakcii na playback jesenného spevu môže naznačovať nasledujúce: 1) samce rozoznávajú jarňý a jesenný spev, 2) na základe jesenného spevu testovaný samec odhadol súpera ako slabšieho a tak nepotreboval merať sily v spevovom súboji, ale okamžite reagoval behaviorálne, 3) spev na jeseň neslúži na spevové súboje, iba informuje o prítomnosti samca na lokalite. Je pravdepodobné, že jesenné spevy mimo hniezdnu sezónu nehrajú takú dôležitú úlohu pri vzájomných interakciách ako spevy na jar. Bolo by potrebné overiť naše predpoklady pomocou experimentov v jesennom období, čo je ale vzhľadom na plachosť samcov v tomto období v prírodných podmienkach veľmi ťažké.

Na začiatku nášho výskumu sme predpokladali, že na jeseň budú spievať i mladé samce, ktoré sa snažia v procese

učenia kryštalizovať svoj spev, lenže spev mladých samcov žltochvosta za dva roky výskumu zdokumentovaný nebol, čo nenasvedčuje o snahe mladých samcov učiť sa spievať už na jeseň. Viacmenej u mnohých spevavcov trvá tzv. tichá fáza učenia, v ktorej sa snažia zapamätať si čo najviac spevov, ktoré okolo seba počujú, ale sami nespievajú pomerne dlho a ku kryštalizácii spevu tréningom dochádza až v druhom roku ich života (Catchpole & Slater 2008). Fakt, že na jeseň spievajú hlavne staré samce naznačuje snahu o predčasné vytvorenie teritória, alebo hniezdneho páru do nasledujúcej sezóny (Wegglar 2000). Úplný význam jesenného spevu žltochvosta domového odhalí až ďalšie štúdium.

POĎAKOVANIE

Za prínosné pripomienky k rukopisu patrí vďaka Martinovi Paclíkovi a taktiež recenzentom práce.

SUMMARY

*Most bird species of the temperate zone concentrate their singing activity into the breeding season. This timing of high singing activity suggests two basic functions of bird song, territorial and sexual. Males of several temperate species defend their territories and also sing outside the breeding season, but autumn songs are often shorter, less stereotypical and slower than spring songs. Most birds with autumnal singing activity are mainly resident and non-migratory. The Black Redstart, *Phoenicurus ochruros*, is an exception. This species is a short-distance migrant and despite the fact that it does not stay at the breeding site throughout the year, it also sings in the autumn. In our work, we tried to find out whether the spring songs differ from the autumn songs, and whether the autumn songs*

elicit a similar territorial reaction as the spring songs.

*The fieldwork took place in the Trnava district in Slovakia, during the two seasons of 2016 and 2017. In the first week of April, we recorded spontaneous spring songs in the early morning hours (before sunrise). We recorded on average 15.7 songs per male ($n = 22$ males). In the first two weeks of September we recorded autumn songs. Since the autumn singing activity was less intense and did not cumulate in the morning, recordings were done throughout the day. The males were very shy in autumn, so we obtained fewer and shorter recordings, on average 3.1 songs per male ($n = 13$ males). A part of the recordings was subsequently used in experiments in which we used the playback of spring and autumn songs to track the acoustic and behavioural response of tested males. In the spring season from 12 to 17 April 2017, 10 territorial males were subjected to a playback experiment. As a control, we played the song of the Citril Finch (*Carduelis citrinella*) to see if a male really recognizes conspecific song and does not react to everything it hears. None of the tested males responded to this type of voice. Then, spontaneous singing of the male Redstart (at least 3 min of uninterrupted singing) was recorded. Then we played a recording of the spring song (3 min) and recorded the acoustic and behavioural response (3 min) of tested male. We inserted a one-day pause between the first and the second trial to avoid the effect of the trial order or habituation to the observer. On the third day, we repeated the experiment in the same manner but with a recording of the autumn song. The obtained recordings were analysed using Raven Pro version 1.4, with the following measured parameters: song length, lowest frequency, highest frequency, frequency range,*

peak frequency (the frequency at the highest amplitude), and peak time (the time of the highest amplitude from the beginning of a song; Fig. 1).

Spontaneous autumn songs had a shorter peak time, which was probably related to the tendency of autumn songs to be shorter than spring songs (Table 1). Autumn songs were also less compact (Fig. 2). This may result from the decrease of sex hormones, particularly testosterone, whose blood level closely correlates with the intensity of singing in many bird species.

Songs provoked by the playback of spring song were shorter with a shorter peak time than the spontaneous spring songs (Table 2). Shortening of songs along with the increase of song rate is considered to be an aggressive signal in individual interactions of some species. In addition, the vocal response was accompanied by an intensive behavioural reaction that suggests a strong territorial expression of the tested male and thus supports the hypothesis of the territorial function of the spring song.

In response to the recording of autumn song, the males showed the same intensity of behavioural reaction (Fig. 3), indicating the similar territorial function of spring and autumn songs, but did not change any parameters of songs "provoked" by the playback of autumn songs (Table 3). This may indicate the following: 1) males recognize between spring and autumn songs, 2) the parameters of autumn song were so weak that the male did not need to measure the intruder's strength in a vocal fight but immediately reacted behaviourally, and/or 3) singing in the autumn is not used in vocal fights and it only informs about the male presence at the site. It is likely that the autumn singing outside the breeding season does not play such an important role in social interactions as

the spring singing does. It would be necessary to verify our assumptions by experiments in the autumn period, which is almost impossible due to the shyness of males during this period under natural conditions.

LITERATÚRA

- Amrhein V., Johannessen L. E., Kristiansen L. & Slagsvold T. 2008: Reproductive strategy and singing activity: Blue Tit and Great Tit compared. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1633–1641.
- Andersson R. 2001: Autumn biology and song activity in a population of Black Redstart *Phoenicurus ochruros* in southwestern Sweden. *Ornis Svecica* 11: 135–146.
- Andersson R. 2008: Differences in territory establishment during the autumn between adult and yearling males of Black Redstart *Phoenicurus ochruros* on Cyprus and Crete. *Ornis Svecica* 18: 87–95.
- Apfelbeck B., Kiefer S., Mortega K. G., Goymann W. & Kipper S. 2012: Testosterone affects song modulation during simulated territorial intrusions in male Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *PLoS One* 7: e52009.
- Canoine V. & Gwinner E. 2002: Seasonal differences in the hormonal control of territorial aggression in free-living European Stonechats. *Hormones and Behaviour* 41: 1–8.
- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. (eds) 2008: *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cepák J., Klvaňa P., Formánek J., Horák D., Jelínek M., Schröpfer L., Škopek J. & Zárbynický J. 2008: *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Aventinum, Praha.
- Cramp S. 1988: *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. Vol. V: Tyrant Flycatchers to Thrushes*. Oxford University Press, Oxford.
- Dabelsteen T., McGregor P. K., Shepherd M., Whittaker X. & Pedersen S. B. 1996: Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in Great Tits? *Journal of Avian Biology* 27: 189–194.
- Harding C. F. 2004: Hormonal modulation of singing: hormonal modulation of the songbird brain and singing behaviour. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016: 524–539.
- Hegner R. E. & Wingfield J. C. 1986: Gonadal development during autumn and winter in House Sparrows. *Condor* 88: 269–278.
- Langemann U., Tavares J. P., Peake T. M. & McGregor P. K. 2000: Response of Great Tits to escalating patterns of playback. *Behaviour* 137: 451–471.
- Lein M. R. 2007: Patterns of dawn singing by Buff-breasted Flycatchers. *Journal of Field Ornithology* 78: 343–351.
- Liu W. C. 2004: The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male Chipping Sparrows. *Animal Behaviour* 68: 39–44.
- Liu W. C. & Kroodsma D. E. 2007: Dawn and daytime singing behaviour of Chipping Sparrows (*Spizella passerina*). *Auk* 124: 44–52.
- Logan C. A. & Fulk K. R. 1984: Differential responding to spring and fall song in Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Journal of Comparative Psychology* 98: 3–9.
- Logan C. A. & Hyatt L. E. 1991: Mate attraction by autumnal song in the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 108: 429–432.
- Mennill D. J. & Ratcliffe L. 2004: Overlapping and matching in the song contests of Black-capped Chickadees. *Animal Behaviour* 67: 441–450.
- Naguib M. 1999: Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing Nightingales. *Animal Behaviour* 58: 1061–1067.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K. & Cygan J. P. 2004: Signal value of alternating and overlapping singing in Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Journal of Ethology* 22: 55–61.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K. & Cygan J. P. 2007: Corn Bunting (*Miliaria calandra*) males respond differently to alternating and overlapping playback of song. *Journal of Ethology* 25: 159–168.
- Riebel K. & Slater P. J. B. 2000: Testing the

- flexibility of song type bout duration in the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Animal Behaviour* 59: 1135–1142.
- Skierczyński M., Czarnecka K. M. & Osiejuk T. S. 2007: Neighbour–stranger song discrimination in territorial Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* males. *Journal of Avian Biology* 38: 415–420.
- Smith G. T., Brenowitz E. A., Beecher M. D. & Wingfield J. C. 1997: Seasonal changes in testosterone, neural attributes of song control nuclei, and song structure in wild songbirds. *Journal of Neuroscience* 17: 6001–6010.
- Van Hout A. J. M., Eens M., Balthazart J. & Pinxten R. 2009: Complex modulation of singing behaviour by testosterone in an open-ended learner, the European Starling. *Hormones and Behaviour* 56: 564–573.
- Vehrencamp S. L. 2001: Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences* 268: 1637–1642.
- Vogrin M. 2002: Autumnal singing and territoriality in Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ornis Svecica* 12: 95–96.
- Voigt C. & Leitner S. 2008: Seasonality in song behaviour revisited: Seasonal and annual variants and invariants in the song of the domesticated Canary (*Serinus canaria*). *Hormones and Behaviour* 54: 373–378.
- Weggler M. 2000: Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *Auk* 65–73.
- Wingfield J. C. & Soma K. K. 2002: Spring and autumn territoriality in Song Sparrows: same behaviour, different mechanisms? *Integrative and Comparative Biology* 42: 11–20.
- Yamagishi S. 1991: The function of autumn song in the Siberian Meadow Bunting *Emberiza cioides*. In: Bell B. D. (ed.): *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, Christchurch, New Zealand, 2–9 December 1990. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington: 1220–1228.

Došlo 20. srpna 2018, přijato 24. října 2018.

Received 20 August 2018, accepted 24 October 2018.