

Popis nových dialektov spevu strnádky lúčnej (*Emberiza calandra*) zo Slovenska

*A description of the new dialects in Corn Bunting (*Emberiza calandra*) from Slovakia*

Lucia TURČOKOVÁ RUBÁČOVÁ & Paulína PRUŠANSKÁ

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

Abstract. Bird song is variable on several levels. In addition to invariable species-specific song traits, there may be some spatial variability within a species, usually resulting in the development of dialect. Dialect may convey relation to particular population. Several dialects of Corn Bunting (*Emberiza calandra*) have been described from populations occupying Western Europe and Poland. The aim of this study was to describe dialects used by males from three populations in Southwest Slovakia and to find out whether they belong to any of the already described dialect groups. In breeding period 2015, spontaneous male songs were recorded at the locality Levice ($n = 12$), Kuchyňa ($n = 9$) and Vrádište ($n = 6$). Qualitative analysis of final song phrases showed that males could not be assigned to any dialect group described before. For this reason, a two new dialect patterns (S1 in Levice and Vrádište, S2 in Kuchyňa) were described. These patterns were shared by all the recorded singing males at the locality. According to the initial song phrase, eight different song types were found, two of which were used at the first, two at the second and three at the third locality. One song type was present at all three localities. Most males combined at maximum two different song types, one of which was sung most frequently. The songs from different populations show no differences in any frequency traits. Correlation analysis confirmed that songs within the population are more similar than songs among populations.

Key words: local dialect, bioacoustics, *Emberiza calandra*, Slovak populations, song variability

Úvod

Za geografickú variabilitu vtáčieho spevu sa považuje divergencia jeho akustických vlastností v rôznych populáciách jedného druhu, obývajúcich rôzne biotopy (Marler & Tamura 1964). V prípade, že dochádza k zmenám v štruktúre spevu, hovoríme o vytváraní nárečí, resp. dialektov (Krebs & Kroodsma 1980). Zmeny v štruktúre spevu môžu byť kontinuálne, postupne sa menia z populácie na populáciu, čo komplikuje stanovenie hraníc medzi jednotlivými dialektmi resp. populáciami, alebo skokovité, čo znamená, že rozdiely v dialek-

toch medzi populáciami sú veľké a hranice dialektových skupín ostro ohraničené (Marler & Tamura 1964, McGregor 1980). Distribúcia lokálnych dialektov často odzrkadľuje niekoľko aspektov života konkrétneho druhu. V prvom rade je to mozaikovitá distribúcia populácií, ktoré sú od seba oddelené časom, priestorom, alebo geografickou bariérou (McGregor 1983, Pellerin 1983, McGregor et al. 1997). Dialekt môže u niektorých druhov slúžiť ako poznávací zložka medzi príslušníkmi tej istej populácie (Searcy et al. 2003, Podos et al. 2007). Mladé samce v takýchto uzavretých populáciách sa učia vzor spevu susedných samcov a samice si

zapamätajú tento vzor spevu, ktorý budú neskôr pri výbere partnera preferovať (MacDougall-Shackleton et al. 2002). Aby bolo možné dialekt udržať, musí populácia splňať ďalšie predpoklady. V populácii musí dochádzať k vysokej pravdepodobnosti prežitia, ako aj vysokej návratnosti na hniezdisko (fidelite), aby sa mladé samce mali možnosť od starších dialekt naučiť (MacDougall-Shackleton et al. 2002). Toto je jeden z možných scenárov vytvárania a udržiavania lokálnych dialektov. Lokálne dialekty boli popísané u mnohých druhov spevavcov a tiež u papagájov (napr. Bradley et al. 2012, Wright & Dahlin 2018). Medzi druhy vytvárajúce lokálne dialekty patrí aj strnádka lúčna (*Emberiza calandra*) (McGregor 1980). Strnádka lúčna je druhom s malým až stredne veľkým repertoárom s dvomi až tromi frázami, čo ju činí dobrým modelovým druhom pre štúdium dialektov. V jej speve sú zahrnuté stereotypy, teda opakujúce sa elementy, so zrýchľujúcim sa rytmom (McGregor 1980). Samce okrem celých spevov často používajú aj spevy skrátené, v rôznych častiach odsekuté, a to pri komunikácii so susednými samcami, no môžu sa vyskytnúť aj počas sólového spievania. Niektoré typy spevov sú skracované bez ohľadu na kontext (Osiejuk & Ratyńska 2003). Pri tomto druhu sú známe i mixované spevy (Osiejuk & Ratyńska 2003), ako aj napodobovanie spevu strnádky žltej (*Emberiza citrinella*) (Swart & Zavadil 2015). Dialekty tohto druhu boli popísané u populácií vo Veľkej Británii, Portugalsku, Poľsku, Francúzku a Nemecku (tab. 1).

Cieľom tejto práce bolo zistiť, akým dialektom spievajú strnádky lúčne na Slovensku, či patria do nejakej už popísanej dialektovej skupiny, a ako sú si jednotlivé populácie v speve podobné či rozdielne. Naviac, výskum dialektov môže rozšíriť poznanie distribúcie jednotlivých populácií tohto druhu, ich vzájomné prepojenie

a z toho vyplývajúce možné ochrannárske konsekvencie.

Metodika

Nahrávanie spontánneho spevu strnádky lúčnej v teréne prebiehalo v hniezdnom období (od apríla do júla) v sezóne 2015, na troch náhodne vybraných lokalitách. Prvá lokalita predstavovala vojenské cvičisko zarastené kríkmi ako hloh a šípka, nachádzajúce sa severozápadne od mesta Levice (48°14'05,6" N 18°37'59,2" E, okres Levice). Druhá lokalita sa nachádzala pri vstupe do obce Kuchyňa (48°24'05,5" N 17°09'06,3" E, okres Malacky), kde sa strnádky vyskytovali na lúkach spásaných dobytkom. Tretia lokalita sa nachádzala neďaleko obce Vrádište (48°49'00,0" N 17°11'00,0" E, okres Skalica), kde sa strnádky vyskytovali na lúke v blízkosti obrábaných sadov a záhrad. Na každej lokalite boli nahrávané všetky spievajúce samce v jeden deň tak, aby sa zamedzilo opätovnému nahrávaniu toho istého jedinca. Keďže teritória jednotlivých samcov boli umiestnené lineárne, umožňovalo to spoľahlivú determináciu spievajúcich samcov a nebolo potrebné ich značiť (viď Osiejuk & Ratyńska 2003). Nahrávanie spontánneho spevu prebiehalo v skorých ranných hodinách (6.00 – 9.00 hod.), v čase ich najvyššej spevovej aktivity. Na nahrávanie bol použitý rekordér značky Marantz PMD 661 a smerový mikrofón Sennheiser MKH 70 (vzorkovacia frekvencia 44 kHz, rozlíšenie 16 bitov). Nahrávky boli ukladané vo formáte wav.

Spev bol kvantitatívne popísaný pomocou základných spektrálnych parametrov (najnižšia frekvencia, najvyššia frekvencia, frekvenčné rozmedzie) (tab. 2). Rozdiel vo frekvenčných parametroch medzi lokalitami bol zisťovaný pomocou ANOVA testu. Štruktúra spevu bola determinovaná vizuálnou inšpekciou spektrog-

Tab.1. Prehľad v minulosti popísaných dialektových vzorov.
Table 1. An overview of the dialect patterns described previously.

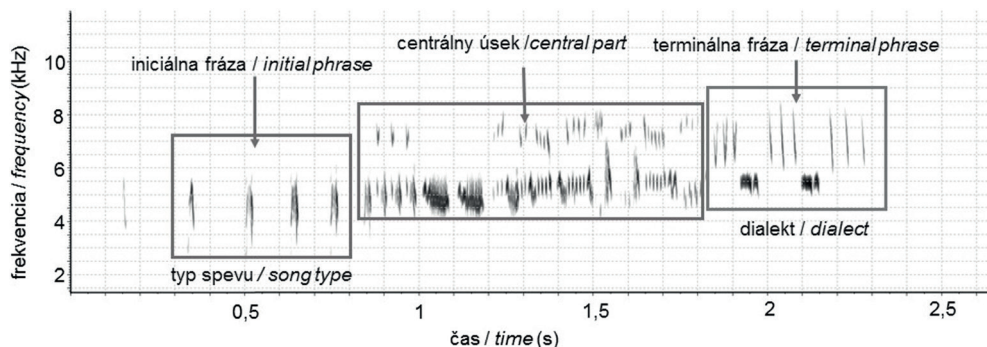
Krajina / Country	Dialekt / Dialect	Literatúra / Literature
Veľká Británia / Great Britain	A1, A2, A3, A11, A12, A21, A31, A32, A33	McGregor 1980, McGregor 1983, McGregor & Thompson 1988, Holland et al. 1996
Poľsko / Poland	P1, P2, P3, P4	Osiejuk & Ratyńska 2003
Portugalsko / Portugal	PO1, PO2, PO3, PO4	Latruffe et al. 2000
Francúzsko / France	F1, F2, F3	Pellerin 1983
Nemecko / Germany	N1, N2	Hegelbach 1986

Tab. 2. Základné hodnoty nameraných akustických parametrov spevu strnádky lúčnej z troch slovenských lokalít.
Table 2. The basic values of the measured acoustic parameters of the Corn Bunting recorded from three Slovak localities.

Vlastnosti spevu / Song traits	Lokalita / Locality	N	Priemer / Mean	± SE	Minimum	Maximum
najnižšia frekvencia / low frequency (Hz)	Levice	12	2846	145,61	1988	3542
	Kuchyňa	9	2956	188,56	1976	3662
	Vrádište	6	3038	154,79	2616	3464
najvyššia frekvencia / high frequency (Hz)	Levice	12	8690	72,81	8247	9296
	Kuchyňa	9	8831	84,9	8416	9216
	Vrádište	6	8843	186,47	8220	9564
frekvenčný rozsah / frequency range (Hz)	Levice	12	5844	146,3	5259	6756
	Kuchyňa	9	5875	209,17	4958	7087
	Vrádište	6	5804	311,27	4756	6880
dĺžka spevu / song length (s)	Levice	12	2	0,03	1,87	2,17
	Kuchyňa	9	2,1	0,08	1,75	2,55
	Vrádište	6	1,88	0,06	1,65	2,05

ramov, v ktorých bolo možné rozpoznať tri zreteľne odlišné frázy spevu (obr. 1). Začiatočnú, tzv. iniciálnu frázu, tvorili hvizdy, na základe ktorých bol spev určovaný do rôznych typov. Začiatočné hvizdy začínali pozvoľna, pričom prichádzalo k ich postupnému zrýchľovaniu prechádzajúcemu do centrálného úseku spevu. Zakončenie spevu tvorila finálna fráza, podľa ktorej boli spevy zaraďované do dialektu (McGregor 1980, Holland et al. 1996). Samce spevy v niektorých prípadoch skracovali, a to tak, že vynechávali finálnu frázu (Levice 27 %, Kuchyňa 23 %, Vrádište 34,2 % prípadov). V takýchto prípadoch bol spev zaraďovaný iba do typu a nie do dialektového vzoru. Na lokalite Vrádište dva zo šiestich samcov spievali len skrátené spevy, a preto nebolo možné u nich určiť dialektový vzor. Prvým krokom kvalitatívnej analýzy bola snaha o zaradenie nahratých spevov do už doteraz známych opísaných dialektových vzorov podľa predchá-

dzajúcich prác (tab. 1). Keďže sa v nahrávkach nenašiel žiadny z popísaných dialektov, bolo potrebné popísať nové vzory. Druhým krokom bolo stanovenie korelačných koeficientov, pomocou ktorých bola zisťovaná podobnosť jednotlivých spevov v rámci lokalít a medzi lokalitami. Na korelačné analýzy boli vybrané tri najkvalitnejšie spevy od každého samca, z ktorých bola vytvorená samostatná nahrávka (pri nastavení: type = Hann, DFT = 257, overlap = 50, filter = 2kHz – 10kHz). Na zistenie vnútro populačnej variability boli spevy samcov porovnávané navzájom v rámci každej lokality (Levice, Kuchyňa, Vrádište). Na zistenie medzi populačnej variability boli spevy porovnávané zo všetkých lokalít medzi sebou (Levice-Kuchyňa, Levice-Vrádište, Kuchyňa-Vrádište). Výber spevov, ich úprava, vytvorenie nových nahrávok, ako aj stanovenie korelačných koeficientov bolo realizované v programe Raven Pro vs 1.4 (www.birds.cornell.edu/raven), cez



Obr. 1. Základná štruktúra spevu strnádky lúčnej. Iničiálna fráza určuje typ spevu, kým terminálna fráza determinuje dialektový vzor.

Fig. 1. The basic song structure of Corn Bunting. The initial phrase determines the song type, while the terminal phrase determines the dialect pattern.

funkciu Batch correlator (options: spectrogram, normalize, linear power). Rozdiely medzi vnútro populačnou a medzi populačnou úrovňou boli analyzované pomocou nepárového t-testu nezávislých premenných. Všetky štatistické analýzy boli robené v programe SPSS vs. 16 (SPSS, Inc, 2007).

Výsledky

Spolu bolo nahratých 27 spievajúcich samcov strnádky lúčnej z troch lokalít na Slovensku. U každého samca bolo analyzovaných priemerne $21 \pm 3,48$ SE spevov (minimum = 3, maximum = 74 spevov). Základné akustické vlastnosti spevov sú uvedené v tabuľke 2. Porovnaním troch lokalít nebol zistený žiadny rozdiel v základných spektrálnych vlastnostiach spevu (ANOVA; najnižšia frekvencia: $F = 0,317$, $P = 0,73$; najvyššia frekvencia: $F = 0,752$,

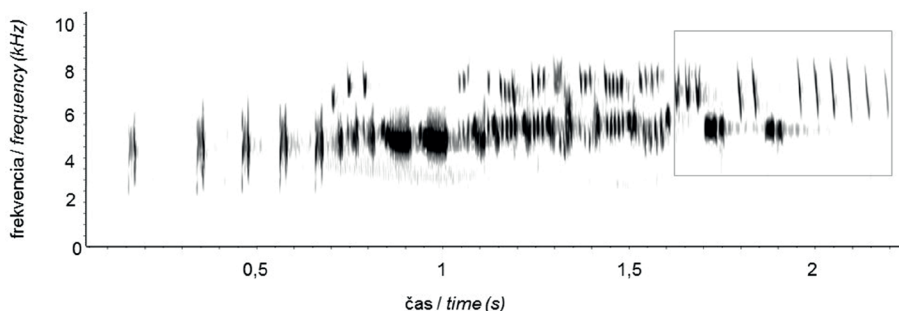
$P = 0,48$; frekvenčné rozmedzie: $F = 0,02$, $P = 0,98$) medzi populáciami.

Žiadny spev zo získaných nahrávok troch slovenských populácií strnádky lúčnej nebolo možné priradiť k už popísaným dialektovým vzorom. Z tohto dôvodu bol na lokalite Levice popísaný nový dialektový vzor nami označený ako dialekt zo Slovenska, čiže S1 (obr. 2), zdieľaný všetkými nahratými samcami.

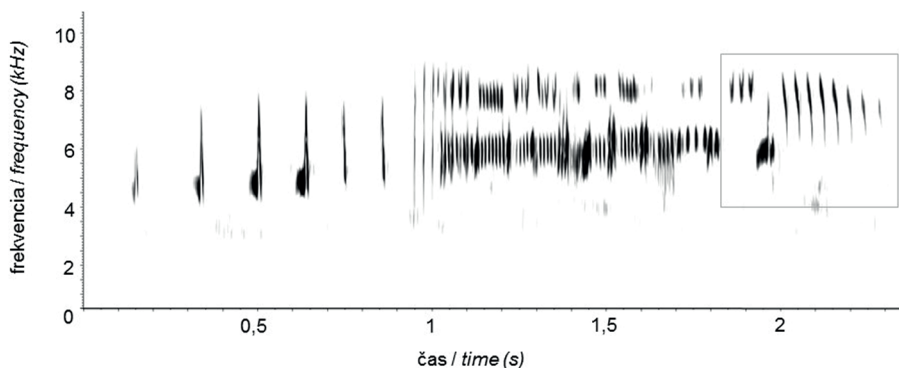
Na lokalite Vrádište bol zistený podobný dialektový vzor s malými odchýlkami (obr. 3), ktorý sme určili ako podskupinu dialektu S1.1 zdieľaný všetkými samcami u ktorých bolo možné nahrat' kompletný spev.

Na lokalite Kuchyňa bol na základe koncovej frázy spevu popísaný nový dialektový vzor, označený ako dialekt S2 (obr. 4), ktorý zdieľali všetky spievajúce samce na lokalite.

Na všetkých lokalitách bolo na základe iniciálnej frázy spevu zistené používanie



Obr. 2. Terminálna fráza spevu určujúca dialektový vzor S1 zdieľaný všetkými nahratými samcami na lokalite Levice.
Fig. 2. A terminal phrase of song defining a dialect pattern S1 shared by all males at the Levice locality.



Obr. 3. Terminálna fráza spevu určujúca dialektový vzor S1.1 zdieľaný samcami na lokalite Vrádište.
Fig. 3. A terminal phrase of song defining a dialect pattern S1.1 shared by all males at the Vrádište locality.

niekoľkých typov spevu (obr. 5). Samce z lokalít Levice a Kuchyňa spievali dva a samce z Vrádišťa tri originálne typy spevov. Štvrtý typ spevu z lokality Vrádište bol zdieľaný samcami na všetkých troch sledovaných lokalitách.

Na lokalite pri Leviciach časť samcov spievala len jeden typ spevu ($n = 4$), kým ostatné samce kombinovali dva typy spevu ($n = 7$), z ktorých bol dominantný typ u väčšiny samcov využívaný priemerne v 79,14 % prípadov (53 – 100 %). Jeden samec kombinoval až tri typy spevu, z ktorých bol jeden dominantný, využívaný v 53 % prípadov.

Napriek najnižšiemu počtu nahratých samcov na lokalite pri obci Vrádište sme zistili štyri typy spevov, pričom dva samce kombinovali dva typy, z ktorých bol jeden dominantný, využívaný v 93,8 % prípadov. Štyri samce spievali len jeden typ spevu.

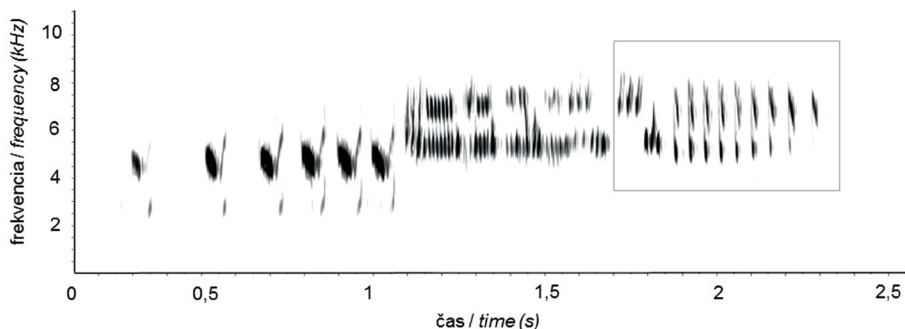
Na lokalite pri obci Kuchyňa boli zistené tri rôzne typy spevov. Väčšina samcov spievala

jeden typ spevu ($n = 6$). Dva samce kombinovali dva rôzne typy spevu, pričom jeden z nich bol dominantný, využívaný v 65,5 % prípadov (63 – 100 %). Podobne ako na prvej lokalite, aj na tretej bolo u jedného samca zistené využívanie troch rôznych typov spevu, pričom jeden bol dominantný, využívaný v 79 % prípadov.

Vzájomné porovnanie korelačných koeficientov ukazuje, že hodnoty vnútro populačných koeficientov sú významne vyššie ako hodnoty medzi populačných koeficientov (t-test: $t = 16,21$; $P = 0,001$; $df = 2848$, obr. 6). To znamená, že spevy v rámci populácie sú si podobnejšie, než spevy medzi populáciami.

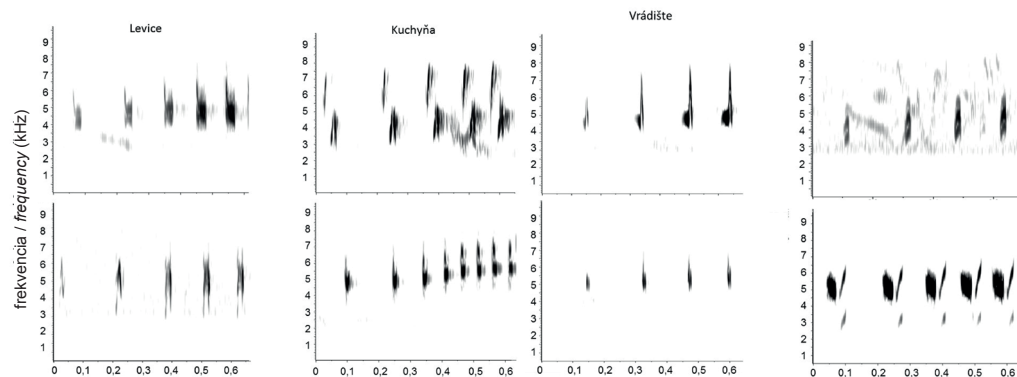
Diskusia

Zdokumentovanie nových dialektových vzorov na území Slovenska a rozdielnosť s doposiaľ opísanými vzormi z iných častí Európy naznačuje mozaikovitú štruktúru dialektov európskej



Obr. 4. Terminálna fráza spevu určujúca dialektový vzor S2 zdieľaný samcami na lokalite Kuchyňa.

Fig. 4. A terminal phrase of song defining a dialect pattern S2 shared by all males at the Kuchyňa locality.

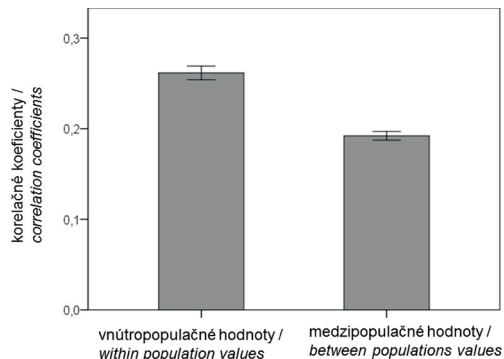


Obr. 5. Iničiálne frázy určujúce typ spevu popísané u samcov nahratých na všetkých troch slovenských lokalitách.

Fig. 5. The initial phrases specifying the song type described in males recorded on all three Slovak localities.

populácie strnádky lúčnej (McGregor 1980, Holland et al. 1996, Osiejuk & Ratýnska 2003), čo zrejme súvisí so skokovitým rozšírením dialektov podobným spôsobom ako u severoamerického strnádlika jazvečieho, *Zonotrichia leucophrys* (Baptista & King 1980). Okrem toho zdieľanie terminálnej frázy medzi všetkými samcami naznačuje vysoké prežívanie jedincov ako aj ich silný vzťah k hniezdisku a tým vysokú návratnosť (Planqué et al. 2014), ktorá bola potvrdená aj krúžkovaním (Cepák et al. 2008). K tomu vykryštalizovaný dialekt (na každej lokalite zdieľaný všetkými nahratými samcami) môže odzrkadľovať stabilitu populácie, podobne ako u populácií vo Veľkej Británii, kde sa potvrdila niekoľkoročná stabilita populácie skrz stabilitu hraníc nárečí (McGregor & Thompson 1988). To, že sa nárečia udržiavajú aj niekoľko desiatok rokov, bolo zdokumentované aj na iných druhoch spevavcov (napr. strnádka záhradná *Emberiza hortulana*, Conrads & Conrads 1971, pápežík indigový *Passerina cyanea*, Payne et al. 1981, strnádlik jazvečí, Trainer 1983). Stabilita nárečí je daná predovšetkým veľkosťou populácie. V malých fragmentovaných populáciách častejšie dochádza k výmene jedincov medzi lokalitami čo môže spôsobiť narušenie hraníc dialektov. V Poľsku ako aj v Portugalsku boli nahraté samce strnádok spievajúce určitý dialekt ďaleko od svojej populácie, čo autori diskutujú ako možnú distribúciu mladých vtákov do okolia, alebo kolonizáciu menej optimálnych prostredí (Holland et al. 1996, Osiejuk & Ratýnska 2003). U druhov s vytvorenými dialektami je možné rekonštruovať proces kolonizácie nových lokalít (Baker & Thompson 1985, Button et al. 2008). Príkladom novo vznikajúcej populácie je česká populácia pri Horním Jiřetíne, kde po ťažbe hnedého uhlia vznikli revitalizované otvorené biotopy, ktoré okrem strnádky lúčnej osídlili aj ľabťuška poľná (*Anthus campestris*) a strnádka záhradná. Jedince v tejto novovzniknutej populácii ešte nemajú stabilný dialektový vzor a preto každý jedinec spieva iný dialekt spevu (Petrusková in litt.).

Napriek tomu, že všetky samce na našich študovaných lokalitách zdieľali jednotný dia-



Obr. 6. Porovnanie korelačných koeficientov nepárovým t-testom. Hodnoty koeficientov získané vzájomným porovnaním spevov v rámci jednotlivých populácií boli porovnávané s hodnotami korelačných koeficientov získanými porovnaním spevov medzi populáciami. Graf vyjadruje priemernú hodnotu \pm SE koeficientov.

Fig. 6. The comparison of correlation coefficients by unpaired t-test. The values of the coefficients obtained by comparisons of songs within population were compared with the values of the correlation coefficients obtained by comparing the songs among the populations. The graph shows the mean value and \pm SE of coefficients.

lektový vzor, korelačné koeficienty v rámci populácie aj medzi populáciami sú pomerne nízke. Tento fakt môžu vysvetľovať dva aspekty. Nízke korelačné koeficienty môžu byť spôsobené slabšou kvalitou porovnávaných nahrávok. Každý druh má inú mieru tolerancie na pozorovateľa. Samce strnádok boli nahrávané na väčšiu vzdialenosť, čo mohlo spôsobiť filtráciu určitých frekvencií a zvýšenie hladiny okolitého hluku, a tým ovplyvniť korelácie nahrávok. Na druhú stranu nízke korelačné koeficienty môžu poukazovať na možnosť vysokej individuálnej variability v iných častiach spevu (okrem terminálnej, ktorá určuje dialekt), ktorá je ovplyvnená aj mierou zdieľania jednotlivých typov spevu závisiacou od vzdialenosti samcov (Osiejuk & Ratýnska 2003). Prítomnosť tlaku na individuálnu špecifitu naznačuje variabilita iniciálnej frázy, ktorá je zodpovedná za prítomnosť niekoľkých typov spevu na lokalite. Na druhú stranu, ak by bol tlak na individualitu výrazný, dalo by sa predpokladať, že by každý samec mal iný typ iniciálnej frázy, čo sme na našich lokalitách nepreukázali. Avšak sme zistili, že ku zvýšeniu variability spievania mnoho samcov kombinuje viac typov spevu. Podobné

striedanie viacerých typov spevu, kde jeden typ je dominantný, bolo zistené aj u muchárika malého, *Ficedula parva* (Belfin & Turčoková Rubáčová in prep.). Keďže samce strnádky lúčnej nevyužívajú iniciálnu frázu (typy) spevu na komunikáciu medzi susedmi resp. na rozpoznanie susedov, čo odhalili playbackové experimenty, v ktorých testované samce reagovali na všetky typy spevov rovnako agresívne (Latruffe et al. 2000), dalo by sa predpokladať, že variabilita tejto iniciálnej frázy môže byť pod tlakom sexuálnej selekcie, pri ktorom samice vyberajú samca s čo najširším repertoárom, ako to bolo zistené u iných druhov (napr. Hasselquist 1996, Byers & Kroodsma 2009, Potvin et al. 2015). Výber typu spevu pritom nemá vplyv na kompozíciu terminálnej frázy, podobne ako u strnádky záhradnej (Gruber & Nagle 2010).

Okrem toho sme potvrdili zdieľanie jedného typu spevu vo všetkých troch populáciách, čo zrejme naznačuje výmenu jedincov medzi lokalitami. To znamená, že napriek rôznym dialektovým vzorom dochádza k toku génov medzi populáciami, čo je konzistentné so zisteniami aj u iných druhov (napr. nektárovka križiacka *Cinnyris osea*, Leader et al. 2008).

Mimo štrukturálnych vlastností spevu sme sa zamerali aj na vlastnosti spektrálne. Naše analýzy neukázali žiadne rozdiely vo frekvenčných vlastnostiach spevov medzi lokalitami, čo zrejme súvisí s využívaním podobných otvorených biotopov, ktoré vplývajú na prenos akustického signálu prinajmenšom podobne (Morton 1975, Boncaraglio & Saino 2007).

Pri úplné popisane všetkých dialektových vzorov vyskytujúcich sa na slovenskom území je potrebné detailnejšie skúmanie, do ktorého by sa mohla zapojiť aj širšia verejnosť ako je tomu napríklad v Českej republike pri druhu strnádka žltá (Diblíková et al. 2018). Mohlo by nám to v budúcnosti pomôcť pri poznaní dialektových hraníc, cez ktoré by bolo možné nahliadnúť na spôsob vytvárania populácií na Slovensku a vzájomnú komunikáciu medzi nimi.

Literatúra

- BAKER M. C. & THOMPSON D. B. 1985: Song dialects of White-crowned Sparrows: Historical processes inferred from patterns of geographical variation. — *Condor* 87: 127–141.
- BAPTISTA L. F. 1975: Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). — University of California, Berkeley Publications in Zoology 105: 1–52.
- BAPTISTA L. F. & KING J. R. 1980: Geographical variation in song and song dialects of montane White-crowned Sparrows. — *Condor* 82: 267–284.
- BONCARAGLIO G. & SAINO N. 2007: Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. — *Functional Ecology* 21: 134–142.
- BRADLEY D. W., MOLLES L. E. & WAAS J. R. 2013: Local–foreign dialect discrimination and responses to mixed-dialect duets in the North Island Kokako. — *Behavioural Ecology* 24: 570–578.
- BRUNTON D. H., EVANS B. A. & JI W. 2008: Assessing natural dispersal of New Zealand bellbirds using song type and song playbacks. — *New Zealand Journal of Ecology* 32: 147–154.
- BYERS B. E. & KROODSMA D. E. 2009: Female mate choice and songbird song repertoires. — *Animal Behaviour* 77: 13–22.
- CEPÁK J., KLVANA P., ŠKOPEK J. ET AL. 2008: Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha.
- CONRADS K. & CONRADS W. 1971: Regional dialekte des Ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. — *Vogelwelt* 92: 81–100.
- DIBLÍKOVÁ L., PIPEK P., PETRUSEK A., SVOBODA J., BÍLKOVÁ J., VERMOUZEK Z., PROCHÁZKA P. & PETRUSKOVÁ T. 2018: Detailed large-scale mapping of geographic variation of Yellowhammer *Emberiza citrinella* song dialects in a citizen science project. *Ibis* (early view), DOI: 10.1111/ibi.12621.
- GRUBER T. & NAGLE L. 2010: Territorial reactions of male Yellowhammers (*Emberiza citrinella*) toward a specific song structure. — *Journal of Ornithology* 151: 645–654.
- 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.

- HEGELBACH J. 1986: Gesangsdialekt und Fortpflanzungserfolg bei Grauummer – *Emberiza calandra*. — Der Ornithologische Beobachter 83: 253–256.
- HOLLAND J., MCGREGOR P. K. & ROWE C. L. 1996: Changes in microgeographic song variation of the Corn Bunting *Miliaria calandra*. — Journal of Avian Biology 27: 47–55.
- KREBS J. R. & KROODSMA D. E. 1980: Repertoires and geographical variation in bird song. — Advances in the Study of Behaviour 11: 143–177.
- LATRUFFE C., MCGREGOR P. K., TAVARES J. P. & MOTA P. G. 2000: Microgeographic variation in Corn Bunting (*Miliaria calandra*) song: Quantitative and discrimination aspects. — Behaviour 137: 1241–1255.
- LEADER N., GEFFEN E., MOKADY O. & YOM-TOV Y. 2008: Song dialects do not restrict gene flow in an urban population of the Orange-tufted Sunbird, *Nectarinia osea*. — Behavioural Ecology and Sociobiology 62: 1299–1305.
- MARLER P. & TAMURA M. 1964: Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. — Science 146 (3650): 1483–1486.
- MCGREGOR P. K. 1980: Song dialects in the Corn Bunting (*Emberiza calandra*). — Zeitschrift für Tierpsychologie 54: 285–297.
- MCGREGOR P. K. 1983: The response of Corn Buntings to playback of dialects. — Zeitschrift für Tierpsychologie 62 (3): 256–260.
- MCGREGOR P. K. & THOMPSON D. B. A. 1988: Constancy and change in local dialects of the Corn Bunting. — Ornis Scandinavica 19: 153–159.
- MCGREGOR P. K., HOLLAND J. & SHEPHERD M. 1997: The ecology of Corn Bunting *Miliaria calandra* song dialects and their potential use in conservation. — Pp.: 76–87. In: DONALD P. F. & AEBISCHER N. J. (eds): The ecology and conservation of Corn Buntings *Miliaria calandra*. Vol. 13. UK Nature Conservation, Peterborough.
- 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. — Behavioral Ecology 13 (5): 682–689.
- MORTON E. S. 1975: Ecological sources of selection on avian sounds. — American Naturalist 109: 17–34.
- MUNDIGER P. 1975: Song dialects and colonization in the House Finch (*Carpodacus mexicanus*), on the east coast. — The Condor 77: 407–422.
- OSIEJUK T. S. & RATYŃSKA K. 2003: Song repertoire and microgeographic variation in song types distribution in the Corn Bunting *Miliaria calandra* from Poland. — Folia Zoologica 52(3): 275–286.
- PAYNE R. B., THOMPSON W. L., FIALA K. L. & SWEANY L. L. 1981: Local song traditions in Indigo Buntings: Cultural transmission of behavior patterns across generations. — Behaviour 77: 199–221.
- PELLERIN M. 1983: Variability of response of the Corn Bunting, *Emberiza calandra* to song of different dialects. — Behavioural Processes 8: 157–163.
- PLANQUÉ, R., BRITTON N. F. & SLABBEKOORN H. 2014: On the maintenance of bird song dialects. — Journal of Mathematical Biology 68: 505–531.
- PODOS J. 2007: Discrimination of geographical song variants by Darwin's finches. — Animal Behaviour 73: 833–844.
- POTVIN D. A., CRAWFORD P. W., MACDOUGALL-SHACKLETON S. A. & MACDOUGALL-SHACKLETON E. A. 2015: Song repertoire size, not territory location, predicts reproductive success and territory tenure in a migratory songbird. — Canadian Journal of Zoology 93: 627–633.
- SEARCY W. A., NOWICKI S. & PETERS S. 2003: Phonology and geographic song discrimination in Song Sparrows. — Ethology 109: 23–35.
- SWART J. M. & ZAVADIL V. 2015: A Corn Bunting (*Emberiza calandra*) imitating Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) song. — Sylvia 51: 75–88.
- TRAINER J. M. 1983: Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). — Auk 100: 568–582.
- WRIGHT T. F. & DAHLIN C. R. 2018: Vocal dialects in parrots: patterns and processes of cultural evolution. — Emu 118: 50–66.

Došlo: 16. 11. 2018
 Prijaté: 10. 2. 2019
 Online: 28. 2. 2019