

Je spev jariabka hôrneho (*Tetrastes bonasia*) doménou samcov?

Is Hazel Grouse (Tetrastes bonasia) song the domain of males?

Šimon KERTYS^{1*} & Lucia RUBÁČOVÁ²

¹ Štátna ochrana prírody SR, Chránená krajinná oblasť Horná Orava, Bernolákova 408, 029 01 Námestovo, Slovakia; e-mail: simon.kertys@soprsr.sk *

² Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta Univerzita Komenského, Ilkovičova 6, Mlynská dolina 824 15, Bratislava, Slovakia

Abstract: *In most birds, males are responsible for territory defence and mate attraction using a song. Females' song is less frequent and usually produced for other reasons. The female song has also been reported in Hazel Grouse (Tetrastes bonasia), but has not received sufficient attention. In the northern part of the Horná Orava Protected Landscape Area, we recorded songs of ten females and nine males from 2014 to 2020. Individuals were provoked by imitating a species-specific song with a lure. This work presents the basic acoustic traits of Hazel Grouse song and sex-based song differences. In addition, we point out the different functions of the male and female songs. Specifically, males sang longer songs at higher frequencies than females. Moreover, in spring, males actively responded to the imitation of the female song, suggesting that the females attract males by singing. In the spring and autumn, males reacted to the imitation of songs of both sexes, indicating that the male songs serve to defend the territory. Females responded exclusively to the imitation of female songs, thus indicating that they were guarding their partner.*

Key words: *Tetrastes bonasia, female song, function of song, recognition*

Úvod

Aby sa vtáky mohli medzi sebou dorozumieť, produkujú širokú škálu rôznych typov hlasov. Vo všeobecnosti môžeme tieto hlasy rozdeliť na pomerne krátke a jednoduché volania pozostávajúce z jednej alebo dvoch slabík a spev, ktorý má omnoho zložitejšiu štruktúru a oveľa dlhšie trvanie (Catchpole & Slater 2008). Vtáky pomocou volaní a spevu preferenčne komunikujú s ostatnými členmi svojho druhu. Produkcia rôznych typov volaní úzko súvisí so špecifickým behaviorálnym kontextom. Okrem volaní vtáky komunikujú aj spevom. Medzi dve hlavné funkcie vtáčieho spevu patria obrana teritória a snaha o získanie partnera (Catchpole & Slater 2008). Spev bol zvyčajne pripisovaný samcom, no nedávne práce ukázali, že samice spievajú

oveľa častejšie, ako sa doteraz predpokladalo (Price 2009, Odom et al. 2014). Bolo preukázané, že spev samíc je spojený s rôznymi životnými stratégiami, ako sú napr. celoživotná monogamia, či dlhodobé udržiavanie hniezdnych teritórií súvisiace s vysokou mierou teritoriality a to hlavne v trópoch (Price et al. 2009). U mnohých tropických druhov dokonca samice spolu so samcami spievajú v tzv. duetoch, čo znamená, že na jednom speve sa podieľajú obaja partneri (Seddon et al. 2002, Rogers 2005). Predpokladá sa, že duety slúžia na obranu teritória, stráženie partnera ako aj na udržiavanie vzájomného vzťahu partnerov (Smith 1994, Langmore 1998, Langmore 2002, Hall 2004, Rogers et al. 2007). Naopak v miernom pásme potreba pravidelnej migrácie a s ňou úzko späté krátkodobé udržiavanie teritórií ako aj partnerských zväzkov

výskyt spevu samíc obmedzuje (Slater & Mann 2004, Price et al. 2009, Logue & Hall 2014). To ale neznamená, že by sa spev samíc mierneho pásma nevyskytoval vôbec. Aj samice niektorých druhov mierneho pásma môžu spievať, navyiac intenzita ich spevu súvisí s výškou hladiny testosterónu v predhnieznom období podobne, ako je to u samcov (Dittrich et al. 2014). Napriek tomu sa spev samíc druhov mierneho pásma považuje za zriedkavejší (Hobson & Sealy 1990, Baptista et al. 1993, Matthews et al. 2016). Viaceré práce poukazujú na to, že samice niektorých druhov spievajú z podobných dôvodov ako samce. U iných druhov spievajú aj pri iných príležitostiach a to pri dvorení, udržiavaní párového zväzku či rodinnej jednotky (Beletsky 1982, 1983a, 1983b, Richison 1983, 1986). Spev samíc sa zvyčajne označuje ako menej zložitý v porovnaní so spevom samcov (Kasumovic et al. 2003, Rogers 2005), no sú aj prípady, kedy môžu samice spievať tak zložité spevy ako samce (Pavlova et al. 2005, Brunton & Li 2006).

Medzi druhy, u ktorých sú vokálne aktívne nielen samce ale aj samice, patrí aj jariabok hôrny. Spontánne spevy samcov najčastejšie počúť na jar v období toku a na jeseň, keď sa rodiny rozpadajú a mladé jedince sú nútené hľadať si svoje teritórium (Bergmann et al. 1982). Aj v tomto vokálne najaktívnejšom období samce spievajú zriedka a s dlhými intervalmi medzi jednotlivými spevmi (Wiesner et al. 1977). Najzaujímavejšou črtou spevu samca je jeho výška. Tá sa nachádza v rozmedzí 6,8 – 8 kHz, čo je v rozsahu poplašných signálov mnohých spevavcov (Bergmann 1974, 1975, Bergmann et al. 1975). Okrem toho, už Loewis v roku 1892 poukazoval na geografické variácie v speve, na základe ktorých bolo možné kohúty severských populácií odlišiť od kohútov južnejších populácií podľa štruktúry ich strofy. Navyiac sa zistilo, že za pomoci štruktúrnych vlastností spevu je možné identifikovať konkrétne jedince. V prípade jariabka hôrneho sa jeho vokálnej individualite venovalo viacero autorov (Bergmann et al. 1975, Mulhauser & Zimmermann 2003, Kertys 2018).

Naopak, spevu samíc sa doposiaľ nevenovala veľká pozornosť a bol spomínaný skôr okrajovo (Pynnönen 1954, Bergmann et al. 1982, 1996,

Potapov 1985, Swenson 1991a). Už v päťdesiatich rokoch Pynnönen (1954) pozoroval „dvorné volanie“ samice, ktoré opisuje ako vysoké „ti-ti ti-ti-ti“. Samice, ktoré pozoroval ho produkovali hlavne za letu. Scherzinger (1981) zaznamenal dvorné volanie samice hlavne keď bola pripravená na párenie. Na spev samíc poukazuje aj Potapov (1985), no popisuje ho ako jednoduchší a tichší ako u samcov. Tiež popisuje, že spev samice je kratší a skladá sa z troch nôt, pričom prvá a posledná z nich majú približne rovnakú tonalitu a trvanie ako u samcov. Bergmann (1996) potvrdil, že spev samíc bol podobný spevu samcov, ale hlas znel hlbšie a drsnejšie. Všetky tieto práce sa vyjadrovali k spevu samíc len formou subjektívneho popisu.

Spev jariabka sa vo všeobecnosti často spája práve s obhajovaním teritórií. Jariabok hôrny patrí medzi jedny z mála prevažne monogamných tetrovovitých vtákov, kde samce aj samice obsadzujú územie (Wiley 1974). Teritória obsadené pármami obvykle navzájom hraničia, alebo sa dokonca prekrývajú a môžu mať dlhodobý charakter (Bergmann et al. 1982). Na rozdiel od iných tetrovovitých sa jariabky pri obhajovaní svojho teritória spravidla so súperom nevidia. Aj z tohto dôvodu sú akustické prejavy v ich živote mimoriadne dôležité a spev ako vokálny prejav zaujíma dôležité miesto pri obhajobe teritória, čo potvrdzujú aj reakcie jedincov na napodobňovanie ich spevu (Bergmann et al. 1982, Swenson 1991a).

Cieľom tejto práce bolo porovnať spev samcov a samíc jariabka hôrneho v rôznych parametroch a odhadnúť funkciu spevu jednotlivých pohlaví podľa reakcie na určitý druh stimulu.

Materiál a metodika

Výskum bol realizovaný v severnej časti Chránenej krajiny oblasti Horná Orava v katastrálnom území Rabčice a Oravská Polhora (Oravské Beskydy; 49°32'48.94" s. š., 19°30'59.23" v. d.; 750 – 1500 m n. m.; plocha cca 10 km²). Územie je súčasťou CHVÚ Horná Orava – SKCHVU008. Zbieranie údajov prebiehalo počas rokov 2014 – 2020. Celkovo bolo realizovaných za celé

mapované obdobie 92 návštev (sú to len návštevy, kedy boli spevy zaznamenané a nie sú tu zahrnuté návštevy s negatívnym výsledkom), v rámci ktorých boli zaznamenané spevy 10 samíc a 9 samcov.

V teréne boli jednotlivé spevy priradené samici alebo samcovi na základe vizuálneho pozorovania. Spevy, ktoré boli získané v teréne bez možnosti vizuálneho pozorovania jedinca, neboli do tejto práce zaradené. Hlavným rozdielom medzi pohlaviami u jariabka hôrneho je zafarbenie hrdla, kde u samcov je hrdlo čierne s bielym lemom s kontrastnejším vyhlbením a samice majú hrdlo krémovo sfarbené s hnedými až hnedočiernymi fliáčikmi po stranách s menším vyhlbením a celkovo nevýraznejšou a rozmazanejšou kresbou (Bergmann et al. 1996) (obr. 1).

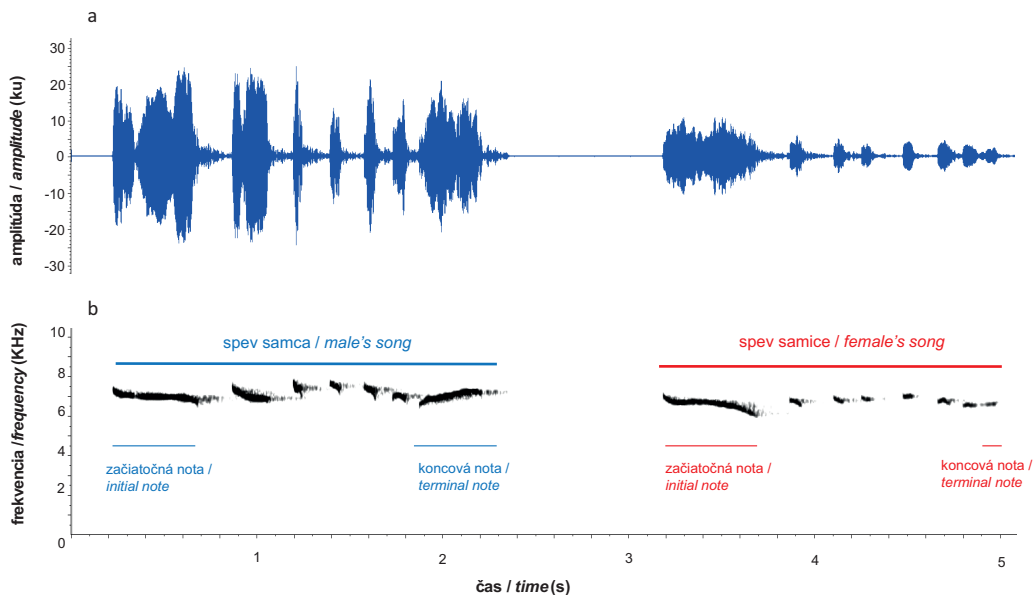
Vábenie prebiehalo vždy v jarňoch (marec, apríl, máj) a jesenných mesiacoch (september, október, november) počas toku. K vábeniu boli uprednostňované dni v mesiaci, kedy prevažovalo jasné a bezveterné počasie od svitu do 11 hod. a popoludní od 14 hod. do súmraku, kedy sme dosahovali najlepšie výsledky. Jariabky boli vábené pomocou vábničky imitáciou hlasu samca a samice, ktorou boli vyprovokované k hlasovým prejavom. Vábenie prebiehalo na vopred vytipovanom mieste a opakovalo sa v intervale každých 60 sekúnd päť krát za sebou, potom nasledovala dvojminútová odmlka a sledovanie okolia. V rámci vábenia bol postup vždy rovnaký a to nasledovne: prvý bol imitovaný hlas samice 5 krát a nasledovala dvojminútová od-

mlka, následne bol imitovaný hlas samca 5 krát a nasledovala dvojminútová odmlka a napokon bol imitovaný hlas oboch pohlaví striedavo 5 krát a nasledovala dvojminútová odmlka a počúvanie okolia. V rámci tohto rozvrhnutia bolo následne stanovené, na ktorý impulz jedinec reagoval. Buď reagoval na samicu, samca, alebo na imitáciu oboch pohlaví, kde sa brala reakcia na konkrétny impulz, na ktorý bezprostredne reagoval (tzn. ak zareagoval bezprostredne na hlas samice, tak sa bralo že jedinec zareagoval na samicu a naopak). Tento postup sa opakoval pravidelne v priebehu 15 – 20 minút. Ak sa v tomto časovom horizonte žiadny jedinec neozval, ani nepriletel, bolo potrebné sa potichu presunúť na ďalší vytipovaný bod, ktorý bol vzdialený 300 m od miesta vábenia. Počutelnosť vábničky je závislá na viacerých faktoroch (vietor, typ porastu, typ vábničky), ale priemerná počutelnosť vábenia je cca 150 m (Kertys 2018). Po vyprovokovaní jedinca boli jednotlivé spevy nahrávané na diktafón typu Olympus DM-650, ktorý zaznamenával aj dátum a čas vábenia. Diktafóny neboli trvalo inštalované v teritóriách, ale spevy jednotlivých jedincov boli nahrávané priamo z ruky. Vzdialenosť nahrávania bola vždy závislá od vzdialenosti vyprovokovaného jedinca od miesta vábenia (0 – 150 m) a povahy jedinca. Vzdialenosť od nahrávaného jedinca mala vplyv aj na výslednú kvalitu nahrávky a zároveň aj na kvalitu spektrogramu. Dĺžka nahrávok bola závislá od dĺžky vokálnej aktivity vyprovokovaného jedinca.



Obr. 1. Rozdiely v perovom ornamente medzi samicom (a) a samcom (b) jariabka hôrneho (*Tetrastes bonasia*) 1.4.2017 – (CHKO Horná Orava, Slovensko) foto: Šimon Kertys

Fig. 1. Differences in plumage ornament between female (a) and male (b) of Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia*) 1.4.2017 – (Protected Landscape Area Horná Orava, Slovakia) photo: Šimon Kertys



Obr. 2. Vizuálne zobrazenie spevu samíc a samcov jariabka hôrneho (*Tetrastes bonasia*) pomocou oscilogramu (hore) a sonogramu (dole).

Fig. 2. Visual display of male's and female's song of Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia*) using oscilogram (above) and sonogram (below).

Nahrávky boli spracované v akustickom programe RAVEN Pro vs. 1.4 (Cornell Univ. Lab.). Nahrávky získané z diktafónov boli prekonvertované z formátu mp3 do formátu wav pomocou online konvertora pri vzorkovacej frekvencii 44 100 Hz a rozlíšení 16 bitov (<https://audio.online-convert.com/convert-to-wav>). Následne boli hlasy vizualizované do formy oscilogramu (obr. 2a) a sonogramu (obr. 2b). Pomocou oscilogramu boli vybraté najkvalitnejšie nahrávky (v dostatočne vysokej amplitúde) a následne použité na meranie základných frekvenčných a časových parametrov. Všetky analýzy v programe Raven Pro 1.4 prebiehali pri štandardizovaných podmienkach zobrazovania sonogramu so vzorkovaním DFT (diskrétna Fourierova transformácia) veľkosti 512, s typom okna Hann a s prekrytím (*overlap*) na úrovni 50 %. Vizuálnou inšpekciou sonogramu bola stanovená základná štruktúra spevu a determinované iníciaľne a terminálne elementy spevu (obr. 2). Každému spevu ako aj jednotlivým notám boli zmerané základné vlastnosti a to najvyššia frekvencia, najnižšia frekvencia, frekvenčný rozsah, počet nôt a dĺžka spevu.

Namerané akustické parametre boli otestované na normalitu pomocou Shapiro-Wilkovho testu dobrej zhody. Keďže nespĺňali kritériá normálneho rozdelenia, bol na porovnanie rozdielov v parametroch medzi pohlaviami použitý neparametrický Mann-Whitney U test. Štatistické analýzy boli robené v programe SPSS vs. 23.

Výsledky

Spolu sme analyzovali nahrávky od desiatich samíc ($n = 23$ spevov, min = 1, max = 7 spevov na jedinca) a deviatich samcov ($n = 26$ spevov, min = 1, max = 4 spevy na jedinca). Spev samíc sa skladal v priemere z 4,7 noty $\pm 0,49$ SE (min = 1, max = 8 nôt na spev), kým spev samcov pozostával priemerne z 7,0 noty $\pm 0,2$ SE (min = 5, max = 9 nôt na spev).

Analýzy základných vlastností spevu odhalili významné rozdiely medzi spevom samcov a samíc vo frekvenčných ako aj časových parametroch (tab. 1). Spev samcov bol produkovaný vo vyšších frekvenciách a taktiež bol dlhší (obr. 3a,b,c). Naopak, frekvenčné rozmedzie

Tab. 1. Rozdiely v akustických parametroch medzi samčím a samičím spevom jariabka hôrneho testované neparametrickým Mann-Whitneyho U testom.

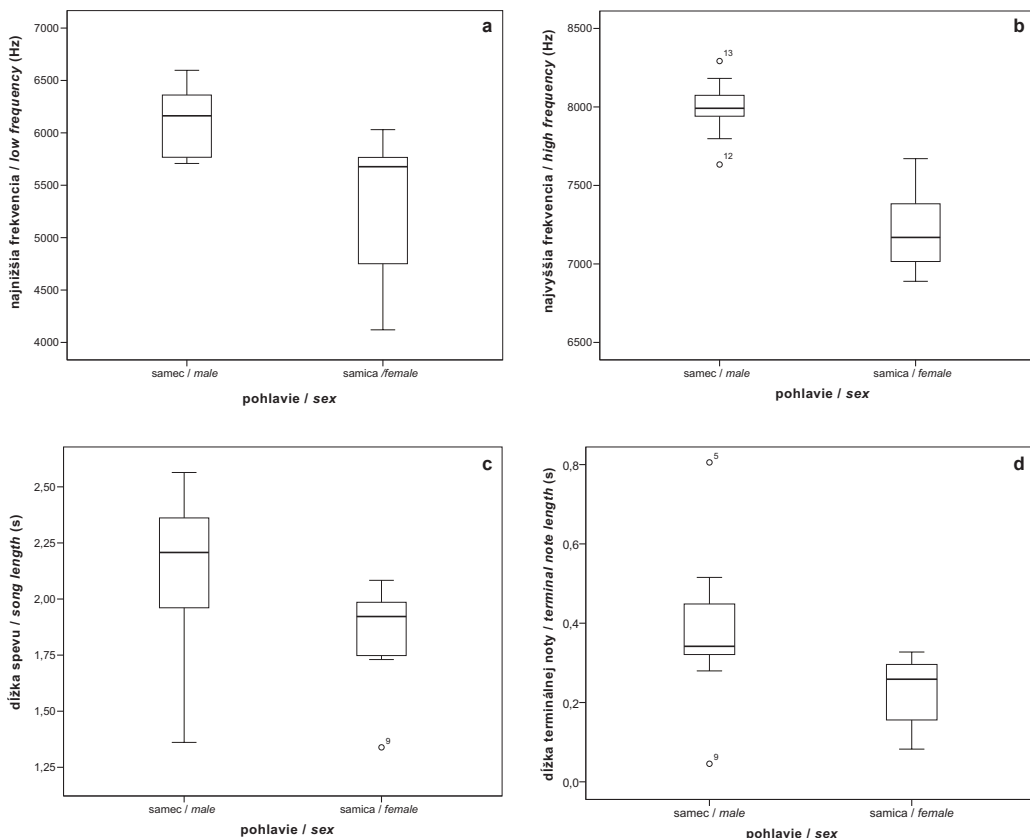
Table 1. Sex dependent differences in acoustic traits of Hazel Grouse song tested by Mann-Whitney U test.

vlastnosť spevu / song characteristics	samec / male		samica / female		Z	p
	median	SD	median	SD		
najvyššia frekvencia / highest frequency (Hz)	7991,45	185,10	7168,80	261,95	-3,59	0,001
najnižšia frekvencia / lowest frequency (Hz)	6162,63	316,51	5676,90	692,15	-2,94	0,02
frekvenčné rozmedzie / frequency range (Hz)	1870,38	277,56	1766,50	806,29	-0,41	0,72
dĺžka spevu / song length (s)	2,21	0,35	1,92	0,23	-2,12	0,035
počet nôt / note number	6,67	0,97	6,00	1,94	-1,56	0,13

spevov oboch pohlaví, ako aj počet nôt z ktorých sa skladali, sa štatisticky nelíšilo.

Porovnanie akustických vlastností jednotlivých nôt ukázalo, že začiatok spevu samcov sa nachádza v širšom frekvenčnom rozmedzí

než začiatok spevu samíc aj keď tento rozdiel nebol štatisticky významný. Rozdiely sa ukázali, podobne ako u celých spevov, v maximálnych a minimálnych frekvenciách. Prostredná časť spevu zodpovedala rozdielom v celom speve.



Obr. 3. Spev samcov bol produkovaný vo vyšších frekvenciách (a, b) a bol dlhší (c) než spev samíc. Dĺžku celého spevu výrazne ovplyvňovala dĺžka koncovej noty (d). Krabicový graf znázorňuje medián (stredová čiara), kvartily (krabica) a konfidenčný interval (fúzy).

Fig. 3. Male song was produced at higher frequencies (a, b) and was longer (c) than female song. The length of the whole song was significantly influenced by the length of the final note (d). The box plot shows the median (center line), quartiles (box), and confidence interval (whiskers)

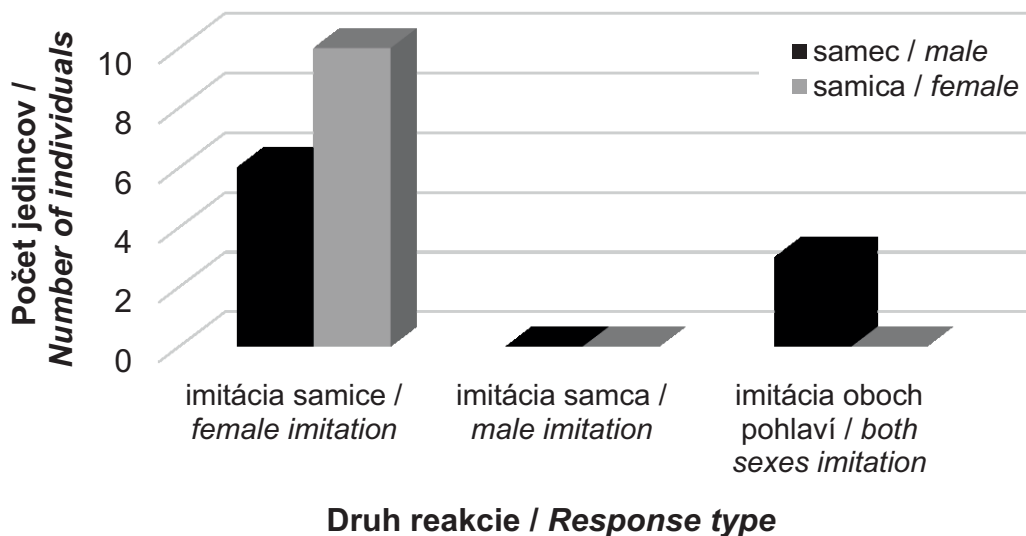
Koncová časť spevu samcov sa vo všetkých frekvenčných parametroch nelíšila od spevu samíc, ale významne sa líšila v časovej zložke (tab. 2). Koncová nota samcov bola dlhšia než koncová časť spevu samíc (obr. 3d).

Vo všetkých desiatich prípadoch testovania samíc boli spevy získané výlučne reakciou na imitáciu hlasu sliepky aj napriek tomu, že počas vábenia bol imitovaný spev oboch pohlaví. V 6 prípadoch (1 krát na jar, 5 krát na jeseň) bol hlavným iniciátorom komunikácie v rámci vábenia samec a samica sa pridala do komunikácie len 1 – 2 spevmi. V 4 prípadoch (2 krát na jar, 2 krát na jeseň) bola hlavným iniciátorom komunikácie v rámci vábenia samica. Z toho v troch prípadoch bol prítomný aj samec a pridala sa do komunikácie len niekoľkými spevmi. V jednom prípade išlo o komunikáciu samice bez prítomnosti samca. V prípade testovania samcov v 3 prípadoch (1 krát na jar, 2 krát na jeseň) reagovali samce na imitáciu hlasu samca aj samice a v 6 prípadoch reagovali výlučne na imitáciu samičieho spevu a na spev samca bezprostredne nereagovali (obr. 4). Zo

6 prípadov reakcie na hlas samice išlo v troch prípadoch o nespárené samce počas jarného toku a v ďalších troch prípadoch o spárené samce v období jesenného toku, počas ktorého boli v komunikácii aktívnejšie samice a samce sa pridali len niekoľkými spevmi.

Diskusia

Naše výsledky potvrdzujú rozdiely v speve medzi samicami a samcami u jariabka hôrneho, konkrétne vo frekvenčných a časových parametroch. Samce spievajú vo vyšších frekvenciách a ich spevy sú dlhšie než spevy samíc. V štruktúre sú si spevy veľmi podobné, nelíšia sa ani v počte nôt, čo nekorešponduje s predošlými zisteniami, že spev samíc je jednoduchší, tichší, zložený len z troch nôt, pričom prvá a posledná z nich majú približne rovnakú tonalitu a trvanie ako noty spevu samcov (napr. Potapov 1985). Spev nami sledovaných samíc sa skladal z 1 až 8 nôt čo je o niečo viac ako bolo popísané pred tým. Avšak, v niektorých prípadoch sme aj my



Obr. 4. Reakcia oboch pohlaví na rozdielne typy stimulov. Počet testovaných jedincov bol 19, z toho 10 samíc a 9 samcov.
Fig. 4. The response of both sexes to different types of stimuli. The number of tested individuals was 19, of which were 10 females and 9 males.

Tab. 2. Rozdiely v akustických parametroch jednotlivých nôt v spevoch medzi samcami a samicami jariabka hôrneho testované neparametrickým Mann-Whitneyho U testom.

Table 2. Sex dependent differences in acoustic traits of Hazel Grouse song elements tested by Mann-Whitney U test.

vlastnosti / <i>characteristics</i>	samec / male		samica / female		Z	p
	median	SD	median	SD		
<i>začiatková nota / initial note</i>						
najvyššia frekvencia / <i>high frequency</i> (Hz)	7967,93	220,67	7091,45	469,02	-3,18	0,001
najnižšia frekvencia / <i>low frequency</i> (Hz)	6468,5	188,19	5765,66	610,58	-2,21	0,027
frekvenčné rozmedzie / <i>frequency range</i> (Hz)	1387,38	166,12	1130,78	414,75	-1,83	0,074
dĺžka noty / <i>note length</i> (s)	0,47	0,53	0,43	0,26	-0,96	0,37
<i>stredné noty / central notes</i>						
najvyššia frekvencia / <i>high frequency</i> (Hz)	7721,48	122,01	7004,54	442,7	-2,31	0,021
najnižšia frekvencia / <i>low frequency</i> (Hz)	6819,97	203,36	6231,33	523,57	-3,05	0,001
frekvenčné rozmedzie / <i>frequency range</i> (Hz)	973,89	140,7	915,48	400,02	-0,21	0,878
dĺžka noty / <i>note length</i> (s)	0,13	0,28	0,17	0,09	-1,68	0,105
<i>koncová nota / terminal note</i>						
najvyššia frekvencia / <i>high frequency</i> (Hz)	7367,8	374,77	6896,9	326,52	-1,74	0,093
najnižšia frekvencia / <i>low frequency</i> (Hz)	6313,72	374,5	6207,88	462,26	-1,3	0,22
frekvenčné rozmedzie / <i>frequency range</i> (Hz)	975,11	147,12	843,43	479,24	-0,87	0,428
dĺžka noty / <i>note length</i> (s)	0,34	0,19	0,26	0,09	-2,17	0,031

sledovali v rámci komunikácie, že samice menili počet nôt v speve, alebo nezaspievali niektoré časti jednotlivých nôt. Rozdiely boli počutelné hneď na mieste pozorovania. Rozdiely v počte nôt tvoriacich spev samic medzi autormi môžu spočívať jednak v geografickej variabilite, ktorá bola zdokumentovaná v speve samcov (Loewis 1892), alebo v pozorovaní vnútrodrohových interakcií v rozdielnych kontextoch, keďže skracovanie akustického signálu je bežným signalizačným prostriedkom u mnohých druhov spevavcov (napr. Osiejuk et al. 2007, Nelson & Poesel 2012).

Okrem počtu nôt nie sú naše výsledky konzistentné s výsledkami predchádzajúcich prác ani v porovnaní vlastností začiatkovej a koncovkej noty v speve, ktoré nenašli žiadne rozdiely medzi pohlaviami (napr. Potapov 1985). Naše výsledky naopak ukazujú, že prvá nota spevu sa líši vo frekvenčných charakteristikách medzi pohlaviami a posledná nota zase v časových. Na druhej strane, Bergmann (1996) považoval spev sliepok za štrukturálne podobný spevu samcov, ale hlbší a drsnejší. Nami zmerané nižšie frekvencie spevu samic naozaj znejú hlbšie a drsnejšie. Vyššie spomínaní autori uvádzajú,

že spev sliepok je tichší než spev kohútov. Na základe našej metodiky, pri ktorej sme nahrávali ozývajúce sa jedince na rôznu nekonštantnú vzdialenosť sa k tomuto parametru vyjadriť viac–menej nedokážeme.

Ďalšie naše výsledky indikujú niekoľko možných funkcií samčieho a samičieho spevu. Je známe, že sa samce ako aj samice jariabkov najviac ozývajú na jeseň a na jar v období toku (Pynnönen 1954, Scherzinger 1981, Bergmann et al. 1996). Už samotné časovanie vokálnej aktivity naznačuje základnú teritoriálnu funkciu spevu, čo podporuje aj intenzívna reakcia jedinca na vábenie (Swenson 1991a, b). V 19 prípadoch 16 jedinca (desať samic a šesť samcov) reagovalo na vábenie spevom samice. Treba podotknúť, že tento stimul bol používaný vždy ako prvý, čo mohlo do istej miery ovplyvniť následnú reakciu a nadhodnotiť význam samičieho stimulu. Avšak v experimentálnych prácach sa argumentuje zmenou poradia experimentu v zmysle, že reakcia na druhý stimul môže byť silnejšia práve preto, že bol jedinec už pred tým provokovaný iným stimulom (Turčoková et al. 2011). V našej práci sa ale naopak ukázalo, že provokované jedince na druhý stimul (čo bol

spev samca) nereagovali. Ozvali sa až na tretí typ stimulu a to bola kombinácia samčieho a samičieho spevu. Na druhej strane, absencia reakcie na vábenie spevom samca u oboch pohlaví mohla byť daná tým, že prítomnosť samice v teritóriu (naš prvý stimul) je silnejší motív než prítomnosť samca, preto pripúšťame, že reakcia na hlas samca mohla byť podhodnotená poradím pokusov. Aj napriek možnosti vplyvu poradia stimulu na výsledky predpokladáme významnú funkciu samičieho spevu vo vnútrorodrovej komunikácii jariabkov.

Naše experimenty ukázali, že samce reagujú na imitáciu spevu oboch pohlaví (aj na jar aj na jeseň), čo potvrdzuje teritoriálnu funkciu samčieho spevu. Navyiac, nespárené samce reagovali aj na samotnú imitáciu spevu samice a to hlavne v jarnom období, čo naznačuje, že samice spevom lákajú samce. To, že spev samíc môže byť lákadlom pre samce, nie je určitý sexuálny signál a úzko korelovať s reprodukčným úspechom, naznačujú niektoré práce na iných druhoch (Langmore et al. 1996, Eens & Pixten 1998, Cain et al. 2015, Brunton et al. 2016, Keen et al. 2016). Okrem toho, naše výsledky ukazujú aj na možnosť, že samice spevom strážia svojho partnera, keďže všetky testované samice reagovali výhradne na imitáciu spevu sliepky, a nereagovali na ostatné podnety (imitácia samca). U samcov je známe, že spevom strážia partnerku (napr. Baldassarre et al. 2016, Kahn et al. 2018), ale ani samiciam nie je táto stratégia neznáma (napr. Rogers et al. 2007). Rozdiely v speve samcov a samíc ako aj rozdielne funkcie ich spevu sú stále z veľkej časti nepreskúmané u väčšiny vtákov a doposiaľ im nebola venovaná dostatočná pozornosť (Riebel et al. 2019), preto by sa mala pozornosť výskumníkov v najbližších rokoch zamerať aj týmto smerom.

Literatúra:

- BELETSKY L. D. 1982: Vocalizations of female Northern Orioles. — *Condor* 84: 445–447.
- BELETSKY L. D. 1983a: Aggressive and pair-bond maintenance songs of female Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 63: 47–54.
- BELETSKY L. D. 1983b: Aggressive response to “self” songs by female Red-winged Blackbird, *Agelaius phoeniceus*. — *Canadian Journal of Zoology* 61: 462–465.
- Baldassarre D. T., Greig E. I., Webster M. S. 2016: The couple that sings together stays together: Duetting, aggression and extra-pair paternity in a promiscuous bird species. — *Biology Letters* 12 (2): 20151025.
- BAPTISTA L. F., TRAIL P. W., DEWOLFE B. B. & MORTON M. L. 1993: Singing and its functions in female White-crowned sparrows. — *Animal Behaviour* 46: 511–524.
- BERGMANN H. H. 1974: Das Waldhuhn mit dem Goldhähnchen - Gesang. Bemerkungen über das Haselhuhn. — *Gef. Welt* 98: 230–233.
- BERGMANN H. H. 1975: Neues vom Haselwild. — *Wild und Hund* 77: 561–590.
- BERGMANN H.H., KLAUS S., MÜLLER F. & WIESNER J. 1975: Individualität und Artspezifität in den Gesangstropheiner Population des Haselhuhns (*Bonasa bonasia* L., Tetraoninae, Phasianidae). — *Behaviour* 55: 94–114.
- BERGMANN H. H., KLAUS S., MÜLLER F. & WIESNER J. 1982: Das Haselhuhn. — *Die Neue Brehm Bücherei* Aufl., Wittenberg Lutherstadt.
- BERGMANN H. H., KLAUS S., MÜLLER F., SCHERZINGER W., SWENSON J. E. & WIESNER J. 1996: Die Haselhühner *Bonasa bonasia* und *B. sewerzowi*. Haselhuhn und Chinahaselhuhn. — *Die Neue Brehm Bücherei* Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- BRUNTON D. H. & LI X. L. 2006: The song structure and seasonal patterns of vocal behavior of male and female bellbirds (*Anthornis melanura*). — *Journal of Ethology* 24: 17–25.
- BRUNTON D. H., ROPER M. M. & HARMER A. M. T. 2016: Female song rate and structure predict reproductive success in a socially monogamous bird. — *Frontiers in Ecology and Evolution* 4: 13.
- CAIN K. E., COCKBURN A. & LANGMORE N. E. 2015: Female song rates in response to simulated intruder are positively related to reproductive success. — *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 119.
- CATCHPOLE C. K. & SLATER P. J. B. 2008: Bird song. Biological themes and variations. 2nd ed. — Cambridge University Press, Cambridge.
- DITTRICH F., RAMENDA C., GRILLITSCH D., VILCHES C. F., KO M. CH., HERTEL M., GOYMANN W., TER MAAT A., GAHR M. 2014: Regulatory mechanisms of testosterone-stimulated song in the sensorimotor nucleus HVC of female songbirds. *BMC Neuroscience* 15 (128): 1–16.

- EENS M. & PINXTEN R. 1998: Female song for mate attraction: an overlooked phenomenon? — *Trends in Ecology and Evolution* 13(8): 322–323.
- HALL M. L. 2004: A review of hypotheses for the functions of avian duetting. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 415–430.
- HOBSON K. A. & SEALY S. G. 1990: Female song in the Yellow Warbler. — *Condor* 92: 259–261.
- Kahn Z. A., Moser-Purdy C. & Mennill D. J. 2018: Sing and do not stray: male rufous-and-white wrens use duets and physical behaviours to guard their mates. — *Animal Behaviour* 143: 35–42.
- KASUMOVIC M. M., RATCLIFFE L. M. & BOAG P. T. 2003: Song structure may differ between male and female Least Flycatchers. — *Wilson Bulletin* 115: 241–245.
- KEEN S., MELIZA C. D., PILOWSKY J. & RUBENSTEIN D. R. 2016: Song in a social and sexual context: vocalizations signal identity and rank in both sexes of a cooperative breeder. — *Frontiers in Ecology and Evolution* 4: 46.
- KERTYS Š. 2018: Monitoring populácie jariabka hôrneho (*Tetrastes bonasia*) pomocou akustickej identifikácie kohútov. — *Tichodroma* 30: 3–9.
- LANGMORE N. E., DAVIES N. B., HATCHWELL B. J. & HARTLEY I. R. 1996: Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. — *Proceeding of the Royal Society London B* 263: 141–146.
- LANGMORE N. E. 1998: Functions of duet and solo songs of female birds. — *Trends in Ecology and Evolution* 13: 136–140.
- LANGMORE N. E. 2002: Vocal duetting: definitions, discoveries and directions. — *Trends in Ecology and Evolution* 17: 451–452.
- LEWIS O. 1892: Das Haselhuhn in Livland. — *Zoologisches Garten* 33: 65–145.
- LOGUE D. M. & HALL M. L. 2014: Migration and the evolution of duetting in songbirds. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20140103.
- MALCHEVSKY A. S. & PUKINSKY Y. B. 1983: Birds of Leningrad province and adjoining territories. Leningrad. — Leningrad University Publishing House.
- MATTHEWS A. E., SLEVIN M. C., WORM A. J. & BOVES T. J. 2016: Female Prothonotary Warblers (*Protonotaria citrea*) sing during the mate acquisition period. — *Ibis* 159: 221–224.
- MULHAUSER B. & ZIMMERMANN J. L. 2003: Recognition of male Hazel Grouse *Bonasa bonasia* by their song. — *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 126 (2): 107–119.
- NELSON D. A. & POESEL A. 2012: Responses to variation in song length by male white-crowned sparrows. *Ethology* 118: 24–32.
- ODOM K. J., HALL M. L., RIEBEL K., OMLAND K. E. & LANGMORE N. E. 2014: Female song is widespread and ancestral in song birds. *Nature Communication* 5: 3379.
- 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.
- PAVLOVA D., PINXTEN R. & EENS M. 2005: Female song in European Starlings: sex differences, complexity, and composition. — *Condor* 107: 559–569.
- POTAPOV R. L. 1985: Order Galliformes, family Tetraonidae Nauka Leningrad — In: Fauna of the USSR, 3: 637 (In Russian).
- PRICE J. J. 2009: Evolution and life-history correlates of female song in the New World blackbirds. — *Behavioral Ecology* 20: 967–977.
- PRICE J. J., LANYON S. M. & OMLAND K. E. 2009: Losses of female song with changes from tropical to temperate breeding in the New World blackbirds. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1971.
- PYNNÖNEN A. 1954: Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise des Haselhuhns, *Tetrastes bonasia* (L.) — *Riistatiet Julk Pap Game Res* 12: 1–90.
- RIEBEL K., ODOM K. J., LANGMORE N. E. & HALL M. L. 2019: New insights from female bird song: towards an integrated approach to studying male and female communication roles. — *Biology Letters* 15: 20190059.
- RICHISON G. 1983: The function of singing in female Black-headed Grosbeaks (*Pheucticus melanocephalus*). — *Auk* 100: 105–116.
- RICHISON G. 1986: The singing behavior of female Northern Cardinals. — *Condor* 88: 156–159.
- ROGERS A. C. 2005: Male and female song structure and singing behaviour in the duetting eastern whipbird, *Psophodes olivaceus*. — *Australian Journal of Zoology* 53: 157–166.
- ROGERS A. C., LANGMORE N. E. & MULDER R. A. 2007: Function of pair duets in the eastern whipbird: cooperative defense or sexual conflict? — *Behavioral Ecology* 18: 182–188.
- SEDDON N., BUTCHART S. H. M. & ODLING-SMEE L. 2002: Duetting in the subdesert mesite *Monias benschi*: evidence for acoustic mate defence? — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 7–16.

- SCHERZINGER W. 1981: Stimminventar und Fortpflanzungsverhalten des Haselhuhnes *Bonasa bonasia*. — Ornithologische Beobachten 78: 57–86.
- SLATER P. J. B. & MANN N. I. 2004: Why do the females of many bird species sing in the tropics? — Journal of Avian Biology 35: 289–294.
- SMITH W. J. 1994: Animal duets: forcing a mate to be attentive. — Journal of Theoretical Biology 166: 221–223.
- SWENSON J. E. 1991a: Social organisation of Hazel Grouse and ecological factors influencing it. — PhD. thesis, University of Alberta, Edmonton.
- SWENSON J. E. 1991b: Evaluation of a density index for territorial male Hazel Grouse *Bonasa bonasia* in spring and autumn. — Ornis Fennica 68: 57–65.
- SWENSON J. E. & BOAG D. A. 1993: Are Hazel Grouse *Bonasa bonasia* monogamous? — Ibis 135: 463–467.
- TURČOKOVÁ L., PAVEL V., CHUTNÝ B., PETRUSEK A. & PETRUSKOVÁ T. 2011: Differential response of males of a subarctic population of Bluethroat *Luscinina svecica* to playbacks of their own and foreign subspecies. — Journal of Ornithology 152(4): 975–982.
- WIESNER J., BERGMANN H. H. & KLAUS S. 1977: Siedlungsdichte und Habitatstruktur des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*) im Waldgebiet von Bialowieza (Polen). — Journal für Ornithologie 118: 1–20.
- WILEY R. H. 1974: Evolution of social organization and life-history patterns among grouse. — Quarterly Review of Biology 49: 201–227.

Došlo: 16.2.2022

Prijaté: 11.8.2022

Online: 6.10.2022