

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

2011

Tomáš Minařík

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



Jaké informace přináší varovná vokalizace tuhýka obecného (*Lanius collurio*)?

Bakalářská práce

Tomáš Minařík

Školitel: Mgr. Michal Němec

Konzultant: Mgr. Pavel Linhart

České Budějovice 2011

Bakalářská práce

Tomáš Minařík (2011). Jaké informace přináší varovná vokalizace ťuhýka obecného (*Lanius collurio*)? [Which information is included in alarm call of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*)?], 39 p., University of South Bohemia, Faculty of Science, Department of Zoology, České Budějovice, Czech Republic

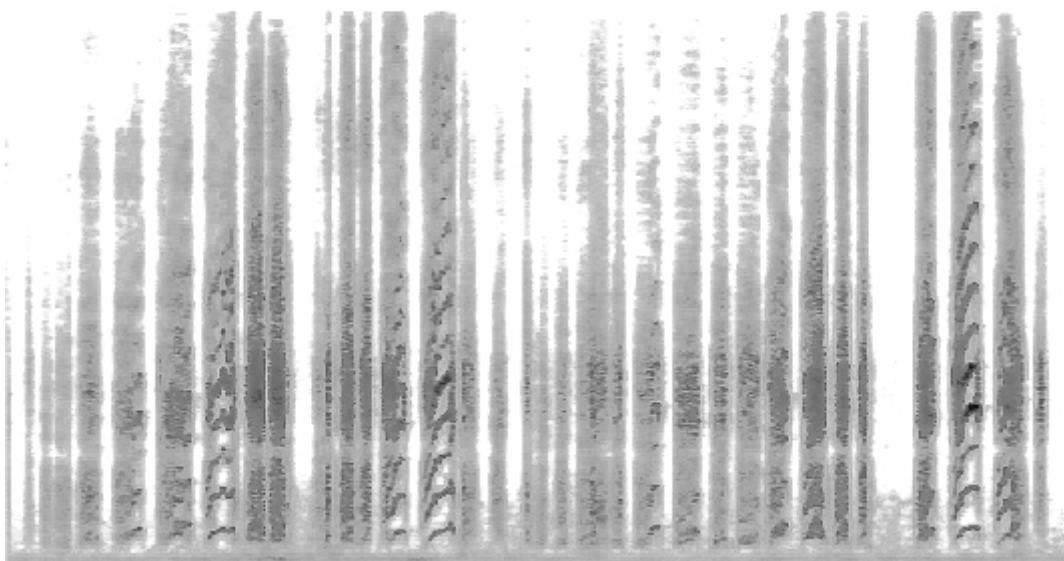
Annotation

The first complex study of the alarm vocalisation of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) is presented. Following on from previous studies five stuffed dummies – Eurasian Sparrowhawk (*Accipiter nisus*), Common Kestrel (*Falco tinnunculus*), Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*), European Magpie (*Pica pica*), and Common Wood Pigeon (*Columba palumbus*) – were used to elicit antipredation behaviour. Seven different types of alarm calls are described – besides the commonly used “chak“, five mobbing calls and one that possibly warns conspecifics.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce.

Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.



Poděkování

Tuten vodstavec je jenom Majklovo, za jeho pomoc při zrodu týdenť práce, za všecko, co mě při tom naučil, za jeho humor, nadlidský úsilí a zanícení jak v terénu a v kanclu, tak i mimo něj, a vubec za zajišťování všeho možnýho a nemožnýho, vod povolenek na Újezdnim úradě po kulečník ve Slunci.

Ve druhý řadě bych rád menoval ty, co jsem s nima pobíhal po Doupovkách – Kačka Kopeckejch, Míša Syrovejch, Eliška Perlojc a všichni, kdo tam za náma přijeli – za jejich milou společnost, a hned za nima ty, se kterejma sem strávil kus života v našem útulnym kanclu – Petr Veselejch, Alča Cibulkojc, Saša Průchů a vobčas i někdo další, třeba Killu Timm – právě za to příjemný prostředí a Petrovi i za kritiku a rozumy.

Moje díky maj rozhodně i Simona Poláků s Pavlem Linhartojc, který mi pomohl s vyhodnocováním.

Special thanks to Chris Steer for some corrections.

Poslední řádek věnuju vedoucímu naší ornito-skupiny, Romanu Šetke Fuchsovi, a to kromě jinýho za čas a úsilí při supervizi mýho snažení.

Čak, čak!



Obsah

1. Úvod	1
1.1. Varovná vokalizace.....	1
1.1.1. Vznik varovné vokalizace.....	1
1.1.2. Příjemci varovné vokalizace.....	2
1.1.3. Zachycení a lokalizace varovných hlasů.....	3
1.2. Informace obsažené ve varovné vokalizaci ptáků.....	5
1.2.1. Informace o typu predátora.....	5
1.2.2. Informace o míře nebezpečí.....	7
1.3. Hlasové projevy ťuhýka obecného.....	8
1.3.1. Zpěv a kontaktní hlasy.....	8
1.3.2. Varovná vokalizace.....	8
1.4. Cíle práce.....	9
2. Metodika	10
2.1. Lokality.....	10
2.2. Uspořádání experimentu.....	10
2.2.1. Princip experimentu.....	10
2.2.2. Předkládané atrapy.....	10
2.2.3. Průběh experimentu.....	11
2.3. Sledované prostorové aktivity.....	11
2.4. Sledované hlasové projevy.....	12
2.5. Vyhodnocení výsledků.....	12
2.5.1. Diskriminace zvuků.....	12
2.5.2. Vyhodnocení záznamů.....	12
2.5.3. Statistické vyhodnocení.....	13
2.6. Materiál.....	13
3. Výsledky	14
3.1. Spektrum varovných hlasů.....	14
3.1.1. Výsledky diskriminační analýzy.....	14
3.1.2. Popis rozlišených typů hlasů.....	15
3.2. Intenzita antipredačního chování.....	22
3.3. Výskyt varovných hlasů a intenzita antipredačního chování.....	23
3.4. Výskyt varovných hlasů a vzdálenost varujících ptáků od hnízda.....	25
3.5. Vliv druhu predátora a stáří mláďat na výskyt varovných hlasů.....	25
4. Diskuze	27
4.1. Repertoár varovné vokalizace ťuhýka obecného.....	27
4.2. Výskyt a příjemci varovných hlasů.....	27
4.3. Intenzita varovné vokalizace.....	28
4.4. Variabilita varovné vokalizace v kontextu jiných pěvců.....	29
4.5. Porovnání intenzity aktivní obrany s předchozími výsledky.....	30
5. Literatura	32

1. Úvod

1.1. Varovná vokalizace

Mnoho druhů zvířat vydává specifické zvuky, cítí-li se ohroženy, nebo chtějí-li z nějakého důvodu chránit jiného jedince před nebezpečím (Caro 2005). Tyto zvukové signály jsou v češtině označovány termínem „varovná vokalizace“, v angličtině nejčastěji „alarm calls“, ale také „distress“, „alert“ nebo „mobbing calls“ (Naguib et al. 2009). Hlasové projevy jsou většinou doprovázeny specifickým chováním, u ptáků například vzpřímeným postojem, zvednutím chocholky, nápadnými pohyby křídel a ocasu, podřepováním, podupáváním apod. (Hodgdon et Larson 1977, Emmons 1978, Kumar 2004, Griffin et al. 2005).

1.1.1. Vznik varovné vokalizace

Je zřejmé, že varovná vokalizace je energeticky a časově náročnou činností. Tyto ztráty sice nebyly u ptáků ani savců nikdy zcela přesně měřeny (Caro 2005), nicméně je třeba se ptát, jakými selekčními procesy vznikla. Naguib et al. (2009) shrnují, že vznik varovné vokalizace lze vysvětlit sexuální, příbuzenskou, či individuální (např. zvýšeným přežíváním díky zmatení predátora) selekcí. V úvahu připadá také reciproční altruismus (Trivers 1971, Tamachi 1987). Ten je Marlerem (1955) považován i za důvod vzniku konvergentních varovných hlasů u různých druhů. Podobně také Charnov a Krebs (1975) uvažují, že varovná vokalizace mohla vzniknout původně mezi příbuznými, ale později se rozšířila i mezi nepříbuzné jedince, jakmile se jim začala vyplácet. Altruismus se varujícímu vždy vyplácí, pokud jsou varováni blízké příbuzní jedinci, a to díky příbuzenské selekci (Hamilton 1964). Ve skupinách nepříbuzných jedinců je varování výhodné, pokud jsou tyto skupiny dostatečně stálé, aby varující jedinci mohli získat svou investici do varování zpět tím, že v příštích nebezpečných situacích budou varováni jinými (Sullivan 1985, Alatalo et Helle 1990, Haftorn 2000). Ve skupinách se také snižuje požadavek na ostražitost jednotlivce (Brown et Bomberger Brown 1987, Goodale et Kotagama 2008). Využití varovných hlasů může přesahovat hranice tříd – známy jsou hlasy společné ptákům a savcům. Například kočkodan obecný (*Cercopithecus aethiops*) odpovídá na varování leskoptve (*Spreo superbus*) (Seyfarth et Cheney 1990), mangusta jižní (*Helogale parvula*) pozná varování zoborožců (*Tockus spp.*) (Rasa 1983), veverka obecná (*Sciurus vulgaris*) zase sojky obecné (*Garrulus glandarius*) (Randler 2006) a zoborožec (*Ceratogymna elata*) dokáže rozpoznat opičí varování na leoparda a orla (Raine 2004). Výhody však mohou být ve skupině

rozděleny nestejněměrně (Caro 2005). Například ve smíšených hejnech ptáků častěji varují druhy lovcí hmyz ve větvích, jelikož jsou při shánění potravy pohyblivější a pozornější (Goodale et Kotagama 2005).

Varovná vokalizace je studována nejčastěji na ptácích a sociálně žijících savcích. Jelikož se pohybují v párech či ve skupinách, hlasová komunikace u nich měla dobré předpoklady stát se účinnou antipredační strategií (Gaddis 1980).

1.1.2. Příjemci varovné vokalizace

Příjemcem zvukového signálu mohou být mláďata, partner, jiný konspecifický nebo i nekonspecifický jedinec či přímo predátor. Varující jedinec signály často modifikuje podle toho, komu jsou určeny a před čím mají chránit. Varovnou vokalizaci lze dělit na „únikovou“ a „obranou“ (Leavesley a Magrath 2005). Někteří autoři však typy únikové a obranné vokalizace nerozlišují, jelikož varovný a výhružný účinek se mohou prolínat (Ficken et al. 1978, Hurd 1996).

Úniková vokalizace doprovází únik od predátora a jejím hlavním smyslem je varovat ostatní potenciální kořist v okolí (Proctor et al. 2001). Přináší jí zejména výhodu včasného získání informace o nebezpečí. Snižuje tak časové nároky na sledování okolí a umožňuje tedy věnovat více času shánění potravy a rozmnožování (Proctor et al. 2001). Výhodné je, že hlasově komunikující jedinci od sebe mohou být vzdáleni a nemusí na sebe během přenosu informace vidět (Caro 2005).

Nezanedbatelnou funkcí je také kulturní přenos znalosti daného nepřítele na mláďata i ostatní nezkušené konspecifické jedince (Curio 1978, Lima et Dill 1990, Beecher et Brenowitz 2005, Fitch 2009). Pokud hrozí mláďatům nebezpečí od predátora, který však ještě neobjevil hnízdo, je podstatné, aby na něj sama neupozornila. Proto jim rodiče adresují prostřednictvím varovného hlasu výstrahu, na kterou mláďata reagují utišením (Rydén 1978). Reakce mláďat na tento typ varování silně závisí na jejich věku (Platzen et Magrath 2004). Varovná vokalizace je často vzájemně využívána i mezi nekonspecifickými jedinci (např. Forsman et Mönkkönen 2001, Magrath et al. 2007). Hurd (1996) popsala, že mnoho druhů ptáků rozpoznává varovnou vokalizaci nekonspecifických sympatrických jedinců, a pokud mají společného predátora, zapojují se do vokalizace či jiné kolektivní obrany. Podle Johnsona et al. (2003) dokonce k vyvolání mobbingu není nutná známá nekonspecifická varovná vokalizace – podstatná je její dominantní frekvence. Načasování a způsob provedení únikové vokalizace navíc hraje důležitou roli při budování partnerských

nebo sociálních vztahů (Atalo et Helle 1990). Může být produkována i ze sobeckých důvodů. Příkladem je spuštění poplachu, který vede k pohybu ostatních zvířat a jejich vlastní vokalizaci. Přitom prvně varující zůstane v tichosti na místě a spoléhá na to, že pozornost predátora se přesune jinde (Sullivan 1985, Caro 2005).

Obranná vokalizace je spojená s přibližováním se k predátorovi, jeho sledováním a snahou o jeho vystrnadění z místa střetu (Bradbury et Vehrencamp 1998) nebo snahou o odrazení predátora od útoku (Woodland et al. 1980). Někteří predátoři mohou být po vokálním varování fyzicky napadeni (Ash 1970). Obranné hlasy mohou povzbudit k mobbingu celé hejno konspecifických i nekonspecifických jedinců (Randler et Förschler 2011). Někdy může dát kořist predátorovi pouze najevo, že o něm ví a nemá tedy smysl pokračovat v útoku založeném na překvapení kořisti (Zuberbühler et al. 1999, Bergstrom et Lachmann 2001, Krams et al. 2006). Cresswell (1994) také předpokládá, že je-li predátor při lovu v určité lokalitě neúspěšný, sníží se pravděpodobnost, že se na toto místo vrátí. To přináší výhodu hlavně pro teritoriální druhy a pro zvířata, která shání potravu na omezeném počtu míst.

Popsány jsou také úzkostné hlasy, které zvíře vydává, je-li predátorem chyceno, případně s ním manipuluje člověk (Perrone et Paulson 1979, Neudorf et Sealy 2002). Jejich účinek může na pomoc přivolat ostatní konspecifické jedince nebo přilákat silnějšího predátora, který ohrozí stávajícího, a kořist přitom bude mít šanci uniknout (Curio 1978, Klump et Shalter 1984, Jurisevic a Sanderson 1998). Některá zvířata se pokouší takovouto situaci "zfalšovat" a imitují hlasy jiných predátorů (Klump et Shalter 1984).

1.1.3. Zachycení a lokalizace varovných hlasů

Pravděpodobnost zaznamenání varovných hlasů závisí zejména na jejich hlasitosti, prostupnosti prostředí, hluku v okolí a samozřejmě také na schopnostech příjemce je zachytit (Klump et Shalter 1984). Je tedy účelné modifikovat hlasitost varovné vokalizace podle toho, komu je určena.

Hlasitý signál se uplatňuje v případech, kdy se má poplach rozšířit mezi co největší počet příjemců (Caro 2005). Varovaná zvířata se mohou k signálu přidat s vlastní vokalizací, což může predátora odradit od útoku (Sullivan 1985, Hurd 1996, Perry et Andersen 2003, Magrath 2007). Pokud však příjemce signálu nezná polohu predátora, může naopak zůstat strnule a zticha, neboť nevhodným pohybem a voláním by pravděpodobně nikomu nepomohl, ovšem ohrozil by sám sebe (Lind et al. 2005). Hlasitý signál má význam také

v případě, že je určen predátorovi (Zuberbühler et al. 1999, Bergstrom et Lachmann 2001, Krams et al. 2006).

Zejména pro utišení mláďat je naopak žádoucí informovat nenápadně jen příjemce (mláďata) a neprozradit přítom predátorovi jejich polohu, ba ani přítomnost (Klump et al. 1986). Pokud je predátor dále než varovaný jedinec, je také výhodné vydávat zvuky s nízkou intenzitou, protože k predátorovi nemusí vůbec dolehnout. U některých malých druhů ptáků a savců lze nalézt velmi tichá volání – například u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) dosahuje pouze 55,6 dB ve vzdálenosti 1 m od varujícího (Witkin et Ficken 1979). Na nebezpečných místech, bez vhodných míst k úkrytu, používají sýkory parukářky (*Parus cristatus*) častěji krátká vysokofrekvenční volání, která jsou hůře lokalizovatelná jejich hlavními predátory – krahujci obecnými (*Accipiter nisus*) (Krama et al. 2008). Důležité je také prostorové uspořádání society – zatímco kolihy (*Numenius spp.*), hledající potravu v roztroušených skupinách, vydávají hlasité signály, u sebe se držící jespáci (*Calidris spp.*) naopak tiché (Owens et Goss-Custard 1976).

Selekce vedla k tomu, že varovné hlasy, které nejsou určené predátorovi, jsou pro predátory těžko zachytitelné (Caro 2005). Predátorům činí obtíže zejména tyto zvuky lokalizovat (Marler 1955, 1977; Brown 1982). Zaměření polohy je především otázkou frekvence, vlnového rozsahu a také hlasitosti signálu (Klump et Shalter 1984). Těžko rozlišitelné jsou například jednotlivé vysokofrekvenční zvuky (6–9 kHz) s pozvolným nástupem a závěrem, vydávané malými ptáky (Marler 1959, Latimer 1977). Aby kuři (*Gallus gallus*) snížili riziko predace a přesto efektivně varovali konspecifické jedince, vydají při vzdušném nebezpečí nejprve jeden hlasitý, širokopásmový signál, jenž je pak následován vytrvalými tiššími a variabilními hlasy, které jsou již obtížně lokalizovatelné (Bayly et Evans 2003). Vycpané atrapy sýkorek parukářek (*Parus cristatus*) byly častěji napadeny krahujcem obecným (*Accipiter nisus*), pokud se u nich ozývaly táhlé kontaktní hlasy, než když se u nich ozývaly krátké vysokofrekvenční hlasy, nebo bylo ticho. Krahujci nejspíš vysokofrekvenční hlasy sýkor neslyší (Indriķis 2001). Zřejmě to ale není všeobecné pravidlo. Jestřábi lesní (*Accipiter gentilis*) a kulíšci (*Glaucidium spp.*) dokázali v laboratorních podmínkách zaměřit jak varování používané pěvci při mobbingu, tak varování typu „seeet“, které je charakteristické vysokými frekvencemi a slouží zřejmě k upozornění konspecifických jedinců na nebezpečí útoku ze vzduchu (Shalter 1978).

1.2. Informace obsažené ve varovné vokalizaci ptáků

Pokud má příjemce varovného signálu k dispozici jen signál samotný a nemá vlastní kontakt s predátorem, mělo by pro něj být obtížnější určit odkud kam se predátor pohybuje (pokud se pohybuje), zda nebezpečí od něj hrozí i jemu samotnému a zda již nepominulo (Lind et al. 2005). Varovná vokalizace ptáků však může být velmi komplexní a sofistikovaná. Obvykle v sobě nese více informací o nastalé situaci (Templeton et al. 2005). Varovné hlasy jsou modifikovány zejména podle druhu (typu) predátora a podle nebezpečí, které aktuálně představuje (Hauser 1996). Informaci nese zejména použitý typ hlasu, jeho frekvence a struktura (Leavesley et Magrath 2005).

Za velmi věrohodný zdroj informací jsou zřejmě konspecifickými příjemci považovány obranné varovné hlasy, respektive jejich intenzita či kvantita. Sýkory koňadry (*Parus major*) strnuly a pozorovaly okolí, když zaslechly konspecifické obranné hlasy, které vydával jiný pták proti modelům predátorů, ačkoli ony samy s predátory neměly žádný kontakt. Když byl predátor skryt a varování ustalo, začali se jedinci, kteří o predátorovi věděli jen díky varování, věnovat shánění potravy za stejný čas jako ti, co predátora předtím viděli a varovali na něj. Doba u příjemců přitom závisela na počtu volání, které varující během reakce vydal (Lind et al. 2005). Van der Veen (2002) ovšem zaznamenal rozdíl v podobné práci na strnadech obecných (*Emberiza citrinella*) – ti, co měli informaci ochuzenou o zrakový vjem krahujce obecného (*Accipiter nisus*), se ke shánění potravy vrátili později. Autor si to vysvětluje tím, že ztráta, kterou strnad utrpí tím, že se při vyčkávání nekrmí, je malá a snadno nahraditelná v porovnání s tím, jak velké nebezpečí by mu hrozilo, kdyby podcenil riziko. Funkci jednotlivých varovných hlasů je možné zjišťovat zaznamenáváním a analýzou vokalizace ptáků v přítomnosti různých typů predátorů (např. Ficken et al. 1994). Další možností je sledovat jejich reakce na různé varovné hlasy (např. Soard et Ritchison 2009).

1.2.1. Informace o typu predátora

Mnoho ptáků ve své varovné vokalizaci rozlišuje zejména pozemní a vzdušné predátory, čímž poskytuje informaci o typu nebezpečí (a směru odkud přichází) a umožňuje příjemci reagovat vhodným způsobem. Kleindorfer et al. (1996) popisují, že mláďata rákosníka tamaryškového (*Acrocephalus melanopogon*) reagují různým způsobem na různé typy varování od rodičů. Před vzdušným predátorem zůstávají skrčená ve hnízdě, zatímco před pozemním predátorem skáčou ven z hnízda. Reakce závisí také na jejich věku. Podobně

vhodným způsobem reagují na dva akusticky odlišné varovné hlasy rodičů i mláďata sýkory koňadry (*Parus major*). Při varování před vránou hrubozobou (*Corvus macrorhynchos*), která je může ohrozit venku, se krčí v hnízdní dutině, zatímco při varování před užovkou japonskou (*Elaphe climacophora*), která může do hnízdní dutiny invadovat, mláďata dutinu opouštějí (Toshitaka 2011). Také Evans et al. (1993) píše o reakcích kura domácího (*Gallus gallus*) na různé typy varování. Vzdušná varovná vokalizace způsobovala u testovaných zvířat snahu utéci do krytu a krčení se. Pozemní varování naopak vyvolávalo vzpřímený, “ostrážitý” postoj. Oba typy varování evokovaly zvýšenou míru ohledávání okolí, ovšem při vzdušné varovné vokalizaci se testovaní ptáci dívali i nad sebe. Timálie šedá (*Turdoides squamiceps*) nemá pro pozemní (kočka) a vzdušné (sova) predátory odlišný typ hlasu, rozlišuje je však specifickou modifikací jednoho typu hlasu (“cvik”). Jednoduché provedení nese informaci o pozemním predátorovi, zatímco vícenásobné opakování kóduje vzdušného predátora (Naguib et al. 1999). Také střízlík karolinský (*Thyrothorus ludovicianus*) vydává proti přeletujícímu dravci více vysokofrekvenčních hlasů (Morton et Shalter 1977). U orebice rudé (*Alecrotis rufa*) je četnost varování vzhledem k typu predátora přesně opačná – proti pozemnímu predátorovi obsahuje větší počet prvků než proti vzdušnému a liší se také ve frekvenci. Autoři doplňují, že orebice netvoří vokalizaci jen podle typu predátora, ale ladí ji také podle kontextu, ve kterém se vůči predátorovi nacházejí, aby snížili riziko predace (Binazzi et al. 2010). Někteří ptáci při varovné vokalizaci rozlišují i mezi podobnými vzdušnými predátory. Například čejky (*Vanellus* sp.) varují častěji proti motákům (*Circus* sp.) než proti orlům jasnohlasým (*Haliaeetus vocifer*) (Walters 1990). Ačkoliv některé sýkory disponují velmi sofistikovanou varovnou vokalizací, informace o míře nebezpečí plynoucí z přítomnosti různých predátorů je kódována pouhou kvantitou vydaných hlasů. Pro sýkory představují malí pohyblivější dravci větší hrozbu než velcí, a proto na menší dravce intenzivněji varují (Templeton et al. 2005).

Evans et al. (1993) zjistili, že varování před vzdušným predátorem vydávají kuři i na savce prezentované ve vzduchu a naopak varování před pozemním nebezpečím se objevovalo proti vzdušným predátorům v úrovni země. To znamená, že ptáci spíše než typ predátora zohledňují formu nebezpečí, kterou představují, či směr odkud se blíží (Evans et al. 1993, Palleroni et al. 2005). Bayly a Evans (2003) dodávají, že varovná vokalizace kura je (narozdíl například od sýkor) dosti jednoduchá a varování u kohoutů může spustit jakýkoliv objekt letící jim nad hlavou, pokud si nejsou jisti, že nepředstavuje hrozbu. Nicméně nepopírají, že intenzita varování závisí na velikosti, pozici a rychlosti pohybu predátora.

1.2.2. Informace o míře nebezpečí

Zejména studie z posledních let ukazují, že významněji než než druh či typ predátora ovlivňuje varovnou vokalizaci míra nebezpečí, kterou predátor aktuálně představuje, a naléhavost, s jakou musí kořist reagovat (Evans et Macedonia 1993, Leavesley et Magrath 2005). Intenzita hrozícího nebezpečí může být vyjádřena buď kvantitativní, nebo kvalitativní změnou používaných hlasů.

Přestože rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*) disponuje repertoárem několika typů varovných hlasů, nespecifikují tyto hlasy odlišné hrozby. Zvýšené nebezpečí dává rákosník najevo vyšším počtem opakování různých hlasů (Welbergen et Davies 2008). Podobně střízlíkovec bělobrvý (*Stericornis frontalis*) vyjadřuje míru nebezpečí počtem opakování hlasů, ale i hlasitostí (Leavesley et Magrath 2005). Také ve varování pěnkav obecných (*Fringilla coelebs*) je míra nebezpečí kódována kvantitou mobbingových hlasů. Ty dokonce slouží jako kontaktní, jsou-li vydávány jednotlivě. Pokud se však opakují rychle za sebou, reagují konspecifičtí i nekonspecifičtí jedinci kolektivní obranou (Randler et Förschler 2011). Tiimálie šedá (*Turdoides squamiceps*) má tendenci používat s rostoucím nebezpečím kratší hlasy a naopak delší trylky při menším nebezpečí (Naguib et al. 1999).

Systém mobbingových hlasů sýkor černohlavých (*Poecile atricapillus*) může vyjádřit mnoho podrobností o nebezpečnosti predátora. Tyto sýkory disponují dvěma hlavními varovnými hlasy, které jsou využívány konspecifickými i mnoha nekonspecifickými příjemci. Zatímco tiché “seet” vydávají, když spatří letícího dravce, a příjemci na něj reagují únikem do krytu (Ficken et al. 1978, Smith 1991, Templeton & Greene 2007), hlasitý širokopásmový signál “chick-a-dee” slouží k varování před sedícími dravci či sovami a pobízí příjemce ke kolektivnímu mobbingu proti nim. “Chick-a-dee” je tvořen čtyřmi slabikami, jejichž vzájemný poměr a důraz může být modifikován například podle velikosti predátora. Kompozice jednotlivých slabik a jejich zastoupení zřejmě souvisí i s pocitem strachu, který ptáci vnímají. Pokud se cítí ohroženi, zvyšují podíl prvních slabik “chick” na úkor posledních slabik. Protážení poslední slabiky se naopak objevuje při mobbingu. Prostým zvýšením počtu volání “chick-a-dee” je kódována míra nebezpečí hrozícího od predátora, který sedí ve vzdálenosti 1 m, respektive 6 m (Baker et Becker 2002).

1.3. Hlasové projevy ťuhýka obecného

1.3.1. Zpěv a kontaktní hlasy

Zpěv ťuhýků je nevýrazný, nepříliš hlasitý, ale přednášený většinou v exponovaném sedu (Harris et Franklin 2000). Z velké části je tvořen imitacemi jiných ptačích druhů, například kosa černého (*Turdus merula*), drozda zpěvného (*Turdus philomelos*), pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), nebo skřivana polního (*Alauda arvensis*), pravidelně přerušovanými vlastním zpěvem či voláním (Savage 1979 ex Cramp 1994). Knysch (1986 ex Cramp 1994) ve své obsáhlé studii zaznamenal u 97 samců ťuhýka obecného 45 různých hlasů od 33 druhů ptáků. Každý jedinec přitom imitoval průměrně 3–4 cizí druhy. Rekordem je 24 druhů pěvců a také cvrček ve zpěvu trvajícím celou hodinu (Pannach 1983). Kontaktními hlasy jsou různé variace na dvouslabičné volání typu „chee-uck“, které popsal již Owen (1917). Protáhlé „dschid“ má podle Bergmanna a Helba (1982) značit obtíže či odmítání.

1.3.2. Varovná vokalizace

Přestože popis varovné vokalizace se vyskytuje prakticky ve všech monografiích, faunách i určovacích atlasech a Harris a Franklin (2000) na ní dokonce založili zajímavý klíč k určování druhů z rodu *Lanius* v terénu, nebývají jednotlivé varovné hlasy a jejich význam popsány příliš podrobně. Žádná studie se zatím nezabývala kompletním repertoárem varovných hlasů ťuhýka obecného. Stávající poznatky se skládají pouze z ojedinelých pozorování nebo ze zmínek ve studiích, zabývajících se například antipredačním chováním, vnitrodruhovou agresivitou, či odchytem ťuhýků na nějakou návnadu, při nichž se ťuhýk hlasově projevuje.

Nejběžnější varovný zvuk je přepisován jako „chak“ (Owen 1917), „tek“ (Bergmann et Helb 1982) nebo „gek“, či akutnější „tskek“ (Lefranc et Worfolk 1997). Jde o krátký, vyražený, cvakavý zvuk vydávaný jednotlivě i ve skupinách. Jeho význam blíže popsal Ash (1970) při odchytu dospělých ťuhýků. Do sítí je lákal na vycpanou sojku obecnou (*Garrulus glandarius*), kukačku obecnou (*Cuculus canorus*), sovu pálenou (*Tyto alba*) a puštíka vousatého (*Strix nebulosa*). Většinou až po prvním náletu na některou z atrap začal samec ťuhýka prudce vyrážet varovná „chak“ a doprovázel je poklepáváním ocasu a podřepáváním. To vše pokračovalo i během déletrvajících náletů. Stejně chování a zvuky se objevovaly také v přítomnosti lišek obecných (*Vulpes vulpes*), psů domácích (*Canis familiaris*), nebo člověka. Ash (1970) dále popisuje, že když byla jedním samcem spatřena živá samice sokola stěhovavého (*Falco peregrinus*), začal hlasitě vydávat stejné varování („chack“) ze

vzdálenosti asi 20 metrů. Také Harris a Franklin (2000) uvádějí, že při varování před dravcem vydávají tůhýci rychlé „chack“, přičemž se letí schovat do bezpečí. Cvakavé zvuky však nejsou jediné, které tůhýk obecný při varování využívá.

Při útocích na vycpanou sojku umístěnou u hnízda se může objevit protáhlé skřípavé „zèè“ (Lewis 1962 ex Cramp). Bergmann a Helb (1982) popisují varovné a konfrontační volání jako protažené opakující se „dschrää“. Harris a Arnott (1988) udávají podobné „tchraa“. Těmto hlasům pravděpodobně odpovídají také „grèè“ (Géroudet 1957), „dschro“ (Harris et Franklin 2000), nebo „dschwäd“ (Sauer et Sauer 1960). Poslední jmenovaný hlas byl zaznamenán při obhajobě zimního teritoria. Během útoku na predátora nebo konspecifické jedince se může ozvat cvaknutí zobákem (Blase 1960, Ullrich 1971, Bergmann et Helb 1982) či rychlá série „tr“ (Ullrich 1971), „trtrtr-tr“ (Bergmann et Helb 1982) nebo „chir-ir-ir chir-ic“ (Owen 1951). Schreurs (1936) popsal zvuk vydávaný při obhajobě ulovené kořisti a při konfliktech mezi jedinci vlastního druhu (dokonce i mezi partnery) jako „wett wett“.

1.4. Cíle práce

1. Popsat repertoár varovných hlasů tůhýka obecného vydávaných při ohrožení jeho hnízda různými typy vzdušných predátorů.
2. Popsat vztah mezi varovnou vokalizací a aktivní obranou hnízda.
3. Popsat vztah mezi varovnou vokalizací a druhem prezentovaného predátora.

2. Metodika

2.1. Lokality

Pokusy probíhaly na jižním okraji Doupovských hor (ve vojenském újezdu Hradiště) na lokalitách:

- Bražec (GPS 50°10'53.822"N, 13°2'11.958"E)
- Holetice (GPS 50°10'31.108"N, 13°9'33.946"E)
- Lochotín (GPS 50°11'15.204"N, 13°10'18.649"E)
- Stružná (GPS 50°10'48.867"N, 13°1'26.147")
- Zlatý vrch (GPS 50°11'5.304"N, 13°11'21.157"E)

Díky rozmanité vojenské činnosti se zde udržuje mozaika biotopů, zejména stráně s roztroušenými křovinami v různém stupni zapojení, dále extenzivní pastviny s remízky, cesty lemované keři a podobně. Mezi křovinami dominují trnité druhy, jež ťuhýk využívá k hnízdění – zejména růže šípková (*Rosa canina* spp.), trnka obecná (*Prunus spinosa*) a hloh (*Crataegus* spp.).

Všechny pokusy byly provedeny v roce 2011 během hnízdní sezóny (červen a první polovina července).

2.2. Uspořádání experimentu

2.2.1. Princip experimentu

Design experimentu vycházel z předešlých prací (Strnad 2004, Němec 2005). Sledoval jsem reakce hnízdících ťuhýků na vycpané atrapy vzdušných predátorů, umístěných u jejich hnízd. Oproti předchozím studiím byly hlasové projevy ťuhýků nahrávány ve vysoké kvalitě.

2.2.2. Předkládané atrapy

Sada testovaných atrap sestávala ze čtyř různě nebezpečných predátorů a jednoho kontrolního neškodného druhu. Krahujec (*Accipiter nisus*) je velmi nebezpečný dospělým ptákům a vyvedeným mláďatům (Opdam 1978; Petty et al. 1995). Poštolka (*Falco tinnunculus*) může sice také ohrožovat dospělé ptáky i mláďata, nicméně hlavní složkou její potravy jsou malí hlodavci (Yalden et Warburton 1979). Sojka (*Garrulus glandarius*) i straka (*Pica pica*) jsou víceméně všežravé, představují nebezpečí především pro mláďata na hnízdě či vejce (Owen 1956; San Miguel 1983; Tatner 1983; Groom 1993; Cramp et al.

1994). Straky však často loví ve skupině a vzácné není ani napadení dospělých ptáků (Codd 1945, Nein 1982, Williams 1989 ex Cramp et al. 1994). Holub (*Columba palumbus*) nepředstavuje pro hnízdící ptáky žádné nebezpečí, jelikož se živí výlučně rostlinnou potravou (Murton et Westwood 1966; Brown 1969). Na každém testovaném hnízdě byla vystřídána celá sada atrap v náhodném pořadí a s minimálně hodinovými přestávkami mezi jednotlivými pokusy.

2.2.3. Průběh experimentu

Nejprve jsem na vhodném místě, alespoň 30 metrů od hnízdního keře, umístil stativ s videokamerou (Sony DCR-SR) tak, abych svou přítomností neovlivňoval chování hnízdícího páru. Do trávy pod hnízdní keř jsem ukryl stojan s všesměrovým mikrofonom (Sehnheisser ME62), větrnou ochranou (Sehnheisser MZW62 PRO) a audiorekordérem (Marantz PMD 661). Poté jsem ve vzdálenosti cca 1 m od hnízda zabodl do země 1,5 m vysokou tyč a na ní připevnil atrapu tak, aby její pohled směřoval k hnízdu. Aby si ptáci atrapu nemohli asociovat s osobou experimentátora, byla během manipulace zakryta neprůhlednou látkou. Po instalaci atrapy jsem se přesunul ke kameře. Od okamžiku umístění atrapy jsem počítal časovou latenci reakce, která trvala do přiletu prvního rodiče. V tu chvíli začal vlastní experiment a trval 20 minut. Pokud se žádný z rodičů do 20 minut neobjevil, pokus byl ukončen. Chování páru bylo nahráváno na kameru, varovné (i jiné) hlasy zaznamenával mikrofon. Po skončení experimentu jsem zakryl a odstranil atrapu a nejméně na jednu hodinu jsem se stáhl mimo dohled hnízda. Poté jsem pokračoval stejným postupem s další atrapou.

2.3. Sledované prostorové aktivity

Do analýz jsem zahrnul následující prvky chování:

Nálet: průlet nad atrapou spojený s výrazným snížením výšky

- s **kontaktem:** testovaný jedinec se fyzicky dotkne atrapy (klovnutí, naražení pařáty, apod.).

- **bez kontaktu:** testovaný jedinec se atrapy nedotkne, pouze „zahrozí“ těsným přiblížením se.

Vzdálenost: po provedení náletu/přeletu se jedinec buď posadí, nebo provede obrat v letu a zahájí novou akci. S přesností 0,3 m byla sledována vzdálenost posedů po dokončení

jedné a před zahájením druhé akce. Pro statistickou analýzu byly vytvořeny kategorie vzdáleností od atrapy: 1) do 1 m; 2) do 5 m; 3) do 10 m; 4) nad 10 m.

2.4. Sledované hlasové projevy

Nahrávány byly všechny zvuky v okruhu cca 20 m od hnízda. Do analýz byly zahrnuty jen hlasy vydávané dospělými ptáky, vyskytnuvší se alespoň u dvou testovaných párů. Design pokusu neumožňoval odlišit od sebe zvuky vydávané samcem a samicí, jelikož se oba neustále pohybují. Všechny zaznamenané zvuky u jednoho hnízda jsou proto počítané pro celý pár.

2.5. Vyhodnocení výsledků

2.5.1. Diskriminace zvuků

Zvukové nahrávky jsem hodnotil nejprve samostatně. Prvním krokem byla izolace a rozlišení jednotlivých varovných hlasů. Izolované hlasy jsem nejprve subjektivně rozdělil do skupin podle vzájemné podobnosti. v programu GoldWave 5.56 jsem pak všem hlasům vykreslil spektrogramy a charakterizoval je délkou trvání v čase, celkovým frekvenčním rozsahem, frekvenčním rozsahem oblastí s nejvyšší soustředěnou energií, peakovou frekvencí těchto oblastí a přítomností či nepřítomností harmonických struktur. Od každého typu jsem náhodně vybral 16 nezávislých vzorků. Takto popsané hlasy jsem pak podrobil diskriminační analýze v programu Statistica 8.0, abych ověřil platnost apriorně stanovených skupin.

2.5.2. Vyhodnocení záznamů

Z pořízených videonahrávek jsem pro každý pár sestavil tabelární etogram prostorových aktivit prováděných samcem a samicí v průběhu pokusu. Audiozáznamy jsem rozdělil na úseky odpovídající jednotlivým zaznamenaným aktivitám. Z nich pak byly programem GoldWave 5.56 vytvořeny spektrogramy a jejich analýzou vznikl druhý tabelární etogram s údaji o typech a počtech hlasů vydávaných v konkrétních časech. Oba etogramy pak byly na základě časových údajů spojeny.

2.5.3. Statistické vyhodnocení

Intenzita antipredačního chování byla hodnocena počtem náletů provedených na jednotlivé atrapy vetřelců. Nejprve byl porovnán celkový počet náletů provedených samci a samicemi neparametrickým Wilcoxonovým testem. Jelikož nebyl mezi pohlavími zjištěn rozdíl ($Z=0,157$; $df=24$; $p=0,875$), mohly být všechny následující testy počítány pro celé páry. Závislost počtu náletů na druhu předloženého vetřelce byla testována Friedmanovým testem. Podíl náletů s kontaktem na celkovém počtu náletů na jednotlivé vetřelce nebyl statisticky hodnocen, byl vyjádřen pouze podílovým sloupcovým grafem.

Celková variabilita repertoáru varovných hlasů byla testována pomocí RDA v programu CANOCO for Windows (ter Braak a Šmilauer 1998), signifikance vlivu atrapy a stáří mládřat byla testována Monte Carlo testem. Data byla centrována.

Pokusy, ve kterých testovaní ptáci provedli na předloženou atrapu alespoň jeden nálet s kontaktem, byly zahrnuty do skupiny „aktivní obrana“; pokusy, ve kterých nedošlo k žádnému náletu s kontaktem do skupiny „pasivní obrana“. Počty jednotlivých typů varovných hlasů v obou skupinách byly porovnány pomocí grafů.

Podíl frekvence výskytu jednotlivých hlasů v různých vzdálenostech od atrapy byl vyneseno do podílového sloupcového grafu. Uvažována byla vzdálenost vždy bližšího jedince z páru.

2.6. Materiál

Do konce roku 2011 se podařilo kompletně vyhodnotit záznamy 5 ze 14 testovaných hnízd. Podrobnosti o získaném materiálu jsou zaneseny v tabulce 1.

Tabulka 1: Přehled získaného a vyhodnoceného materiálu.

Vysvětlivky: kr.–krahujec, po.–poštolka, so.–sojka, st.–straka, ho.–holub

Číslo hnízda	Vyhodnoceno	Datum	GPS souřadnice	Stáří mládřat (dny)	Pořadí atrap
1	ne	23. 6. 2011	N50 11.255 E13 11.042	8	st., kr., so., ho., po.
2	ne	6. 7. 2011	N50 11.320 E13 10.858	13	ho., kr., so., st., po.
3	ano	1. 7. 2011	N50 11.109 E13 04.873	13	ho., kr., st., po., so.
4	ne	30. 6./1. 7. 2011	N50 11.134 E13 04.931	14-15	so., po., kr., st., ho.
5	ano	25. 6. 2011	N50 10.192 E13 08.896	10	ho., so., kr., po., st.
6	ano	7. 7. 2011	N50 10.029 E13 09.230	6	po., ho., st., so., kr.
7	ne	7. 7. 2011	N50 09.896 E13 09.042	14	st., po., so., kr., ho.
8	ano	4./5. 7. 2011	N50 10.519 E13 08.605	14-15	po., st., ho., so., kr.
9	ano	2. 7. 2011	N50 09.967 E13 09.523	7	so., st., ho., po., kr.
10	ne	4./5. 7. 2011	N50 10.590 E13 08.743	10-11	ho., kr., st., po., so.
11	ne	27./28. 6. 2011	N50 10.479 E13 08.831	9-10	so., ho., po., st., kr.
12	ne	24. 6. 2011	N50 10.574 E13 05.269	10	kr., st., so., po., ho.
13	ne	26. 6. 2011	N50 10.898 E13 05.410	11	ho., po., st., kr., so.
14	ne	29. 6. 2011	N50 10.209 E13 07.397	15	po., ho., so., kr., st.

3. Výsledky

Všechny prezentované atrapy predátorů vyvolaly u testovaných ptáků změny chování. Především přestali krmit mláďata a shánět potravu pro vlastní potřebu a soustředili svou pozornost na atrapu. Buď zůstali pasivní a atrapu pouze sledovali, nebo byli aktivní a snažili se domnělého predátora odehnat od hnízda pomocí náletů. V obou případech doprovázeli své chování varovnou vokalizací.

3.1. Spektrum varovných hlasů

Subjektivní analýzou zvukového záznamu jsem rozlišil celkem 9 různých hlasů používaných ťuhýky k varovné vokalizaci při aktivním či pasivním antipredačním chování. Typ 8 (kňourání) nebyl zahrnut do žádné ze statistických analýz kvůli svému vzácnému výskytu, ale pro úplnost jsou jeho parametry níže uvedeny spolu s ostatními.

3.1.1. Výsledky diskriminační analýzy

Typ hlasu 6 (kník) jako jediný obsahuje harmonickou strukturu, čímž se od ostatních jednoznačně odlišuje, a proto nebyl do analýzy zahrnut.

První diskriminační analýza ukázala, že parametry dvou hlasů se široce překrývají, a proto byly sloučeny. Tento zvuk jsem dále označoval jako typ 4 (krák).

Zbýlých 6 nadefinovaných typů hlasů je možno pomocí diskriminační funkce (konstanty regresních rovnic viz tab. 2) určit s přesností 88,5417 % (tab. 3).

Tabulka 2: Výsledky diskriminační analýzy – konstanty regresních rovnic.

Hlavní peak – hlavní peaková frekvence; 2 pásy – přítomnost/absence 2 frekvenčních pásem; minimum – frekvenční minimum; maximum – frekvenční maximum.

	typ 1 (cvak)	typ 2 (silný cvak)	typ 3 (skřek)	typ 4 (krák)	typ 5 (mlask)	typ 7 (kvák)
doba trvání	-0,6164	-2,0970	0,7357	0,1263	-2,3079	0,7068
minimum	0,0938	0,0970	0,0833	0,0678	0,0769	0,0965
maximum	0,0091	0,0090	0,0087	0,0072	0,0095	0,0073
hlavní peak	0,0005	0,0000	0,0004	0,0002	0,0002	0,0002
2 pásy	14,9673	54,9290	28,2651	14,2697	56,3200	1,6538
konstanta	-87,0848	-108,3500	-95,5610	-54,2434	-97,8241	-77,9156

Tabulka 3: Výsledky diskriminační analýzy – procento úspěšnosti a počty případů zpětného zařazení hlasů do původních kategorií pomocí regresních rovnic z tabulky 2.

	procento úspěšnosti	typ 1 (cvak)	typ 2 (silný cvak)	typ 3 (skřek)	typ 4 (krák)	typ 5 (mlask)	typ 7 (kvák)
cvak	100,0000	16	0	0	0	0	0
silný cvak	81,2500	0	13	0	0	3	0
skřek	100,0000	0	0	16	0	0	0
hudry	68,7500	0	1	2	11	1	1
mlask	81,2500	0	3	0	0	13	0
kvák	100,0000	0	0	0	0	0	16
Total	88,5417	16	17	18	11	17	17

Pro zvuky, které mají dvě frekvenční pásma, jsem provedl další diskriminační analýzu, do níž byly zahrnuty i další 2 parametry popisující tato pásma (konstanty regresních rovnic viz tab. 4, přesnost určení viz tab. 5).

Tabulka 4: Výsledky diskriminační analýzy pro typy hlasů se 2 frekvenčními pásmy – konstanty do regresní rovnice.

Minimum – frekvenční minimum; maximum – frekvenční maximum; 1. peak – peaková frekvence spodního pásma; max. 1. pásu – frekvenční maximum spodního pásma; min. 2. pásma – frekvenční minimum horního pásma; 2. peak – peaková frekvence horního pásma.

	typ 2 (silný cvak)	typ 3 (skřek)	typ 6 (mlask)
doba trvání	-1,408	1,999	-1,738
minimum	0,091	0,084	0,079
maximum	0,004	0,003	0,004
1. peak	0,030	0,026	0,023
max. 1. pásu	0,005	0,000	0,004
min. 2. pásu	-0,006	-0,008	-0,003
2. peak	0,064	0,072	0,069
konstanta	-269,753	-308,826	-285,499

Tabulka 5: Výsledky diskriminační analýzy pro typy hlasů se 2 frekvenčními pásmy – procento úspěšnosti a počty případů zpětného zařazení hlasů do původních kategorií pomocí regresní rovnice z tabulky 2.

	procento úspěšnosti	typ 2 (silný cvak)	typ 3 (skřek)	typ 6 (mlask)
silný cvak	100,0000	16	0	0
skřek	100,0000	0	16	0
mlask	100,0000	0	0	16
Total	100,0000	16	16	16

3.1.2. Popis rozlišených typů hlasů

Následující přehled zahrnuje také typy 6 a 8 vyřazené z diskriminační analýzy.

Číselné údaje vyjadřují průměrné hodnoty, v závorkách je uvedeno nejširší rozmezí.

Na příslušných obrázcích jsou spektrogramy daných hlasů.

Typ 1 – Cvak (obrázek 1)

- krátký, cvakavý zvuk, vydávaný jednotlivě i ve skupinách
- bez harmonické struktury
- doba trvání: 25,4 (15-37) ms
- frekvenční minimum: 725 (600-800) Hz
- frekvenční maximum: 10937,5 (10000-13000) Hz
- peaková frekvence: 5843,8 (5000-6300) Hz

Typ 2 – Silný cvak (obrázek 2)

- krátký, intenzivní, cvakavý zvuk, vydávaný většinou ve skupinách, ale i jednotlivě
- bez harmonické struktury
- doba trvání: 30,6 (15-55) ms
- 2 pásy energie
- 1) frekvenční minimum 675 (400-900) Hz, maximum 3750 (2800-4300) Hz
- 2) frekvenční min. 4243,8 (3200-6000) Hz, max. 10212,5 (5800-13500) Hz
- hlavní peaková frekvence: 5900 (5000-6600) Hz
- vedlejší peaková frekvence: 2175 (2000-2500) Hz

Typ 3 – Skřek (obrázek 3)

- delší, drčivý zvuk, vydávaný ve skupinách i samostatně
- bez harmonické struktury
- doba trvání: 191,3 (140-250) ms
- 2 pásy energie
- 1) frekvenční minimum 643,8 (500-900) Hz, maximum 3868,8 (3000-4600) Hz
- 2) frekvenční min. 4425 (4000-5600) Hz, max. 10293,8 (8500-11500) Hz
- hlavní peaková frekvence: 6487,5 (5800-6800) Hz
- vedlejší peaková frekvence: 2087,5 (1700-3000) Hz

Typ 4 – Krák (obrázek 4)

- hlubší zvuk s proměnlivou dobou trvání, téměř výhradně ve skupinách
- bez harmonické struktury
- doba trvání: 89,8 (7-220) ms
- 2 pásy energie (většinou)
- 1) frekvenční minimum 546,9 (400-700) Hz, maximum 3520 (3000-3800) Hz

2) frekvenční min. 4540 (4000-5500) Hz, max. 8868,8 (7500-10700) Hz

- hlavní peaková frekvence: 1953,1 (1700-2200) Hz
- vedlejší peaková frekvence: 6393,8 (5800-6800) Hz

Typ 5 – Mlask (obrázek 5)

- vydávaný pouze při vyvrcholení náletu, a to jednotlivě
- doba trvání: 11,4 (0,8-35) ms
- bez harmonické struktury
- 2 pásy energie (občas se objevuje další, neoddělený)

1) frekvenční minimum 443,8 (200-600) Hz, maximum 3887,5 (3000-4800) Hz

2) frekvenční min. 4468,8 (4200-5100) Hz, max. 10906,3 (8500-13000) Hz

- peakové frekvence: 1937,5 (1500-2100) Hz a 6443,8 (6000-7000) Hz

Typ 6 – Kník (obrázek 6)

- táhlý, tonální zvuk, vydávaný jednotlivě i ve skupinách
- doba trvání 206,3 (140-250) ms
- přítomnost 15 (12-19) obtížně měřitelných harmonických pásů

Typ 7 – Kvák (obrázek 7)

- hlubší zvuk, vydávaný pouze samostatně
- bez harmonické struktury
- doba trvání: 98,8 (80-110) ms
- frekvenční minimum: 862,5 (800-1000) Hz
- frekvenční maximum: 8487,5 (7500-10000) Hz
- peaková frekvence: 2143,8 (2000-2300) Hz

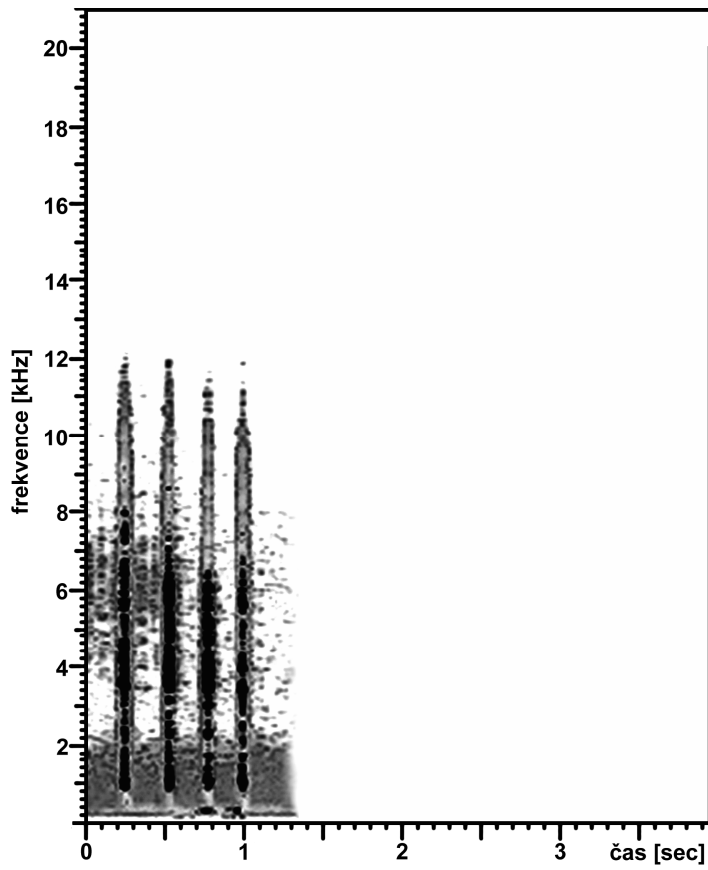
Typ 8 – Kňourání (obrázek 8)

- těžko definovatelný, vzácný, tichý, táhlý zvuk
- občasné náznaky harmonické struktury
- dobou trvání: velmi proměnlivá (řádově v sekundách)
- 2 pásy energie:

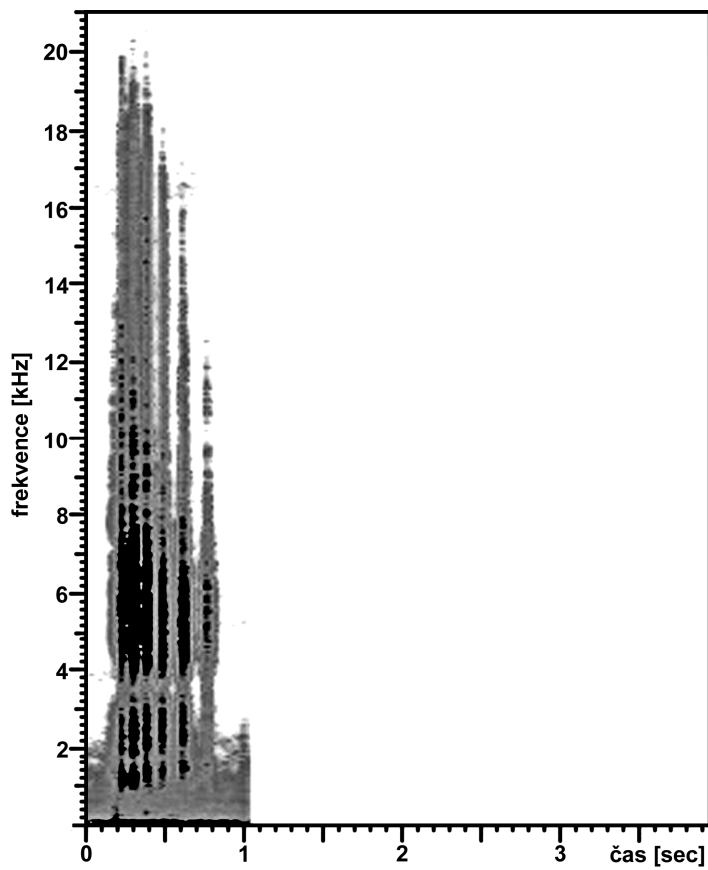
1) frekvenční minimum 950 (800-1000) Hz, maximum 2575 (2500-2700) Hz

2) frekvenční min. 5000 Hz, max. 7000 (6000-7500) Hz

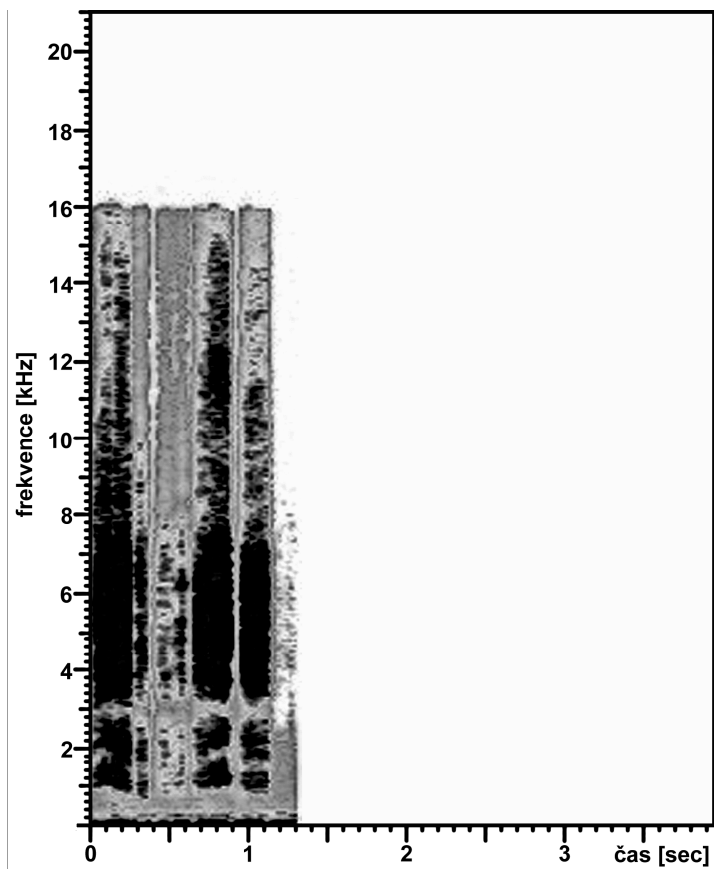
- peakové frekvence: 1775 (1700-2000) Hz a 5950 (5700-6300) Hz



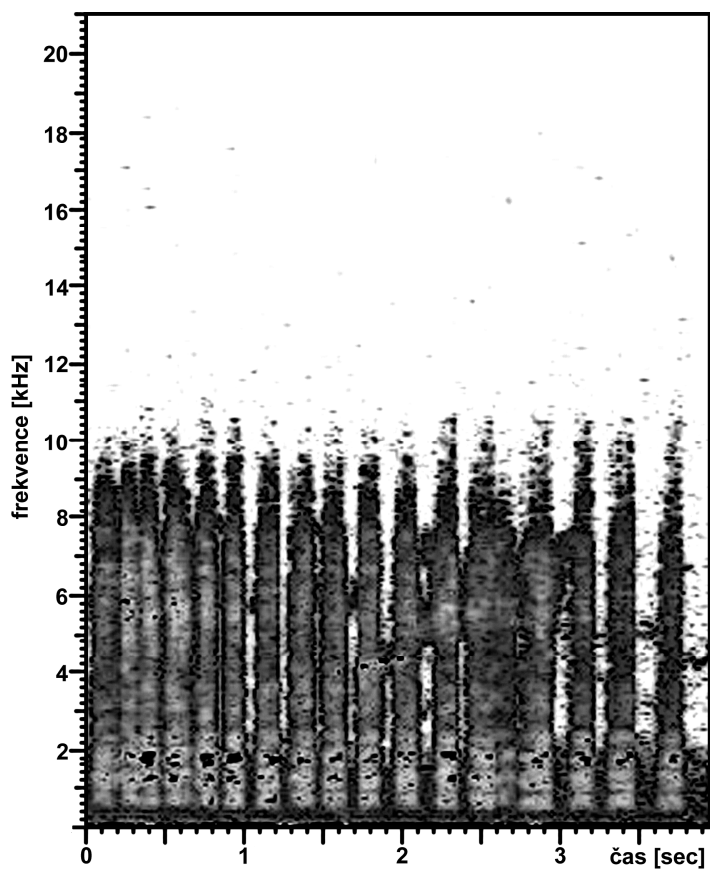
Obrázek 1: Spektrogram hlasu 1 (skupina cvaků).



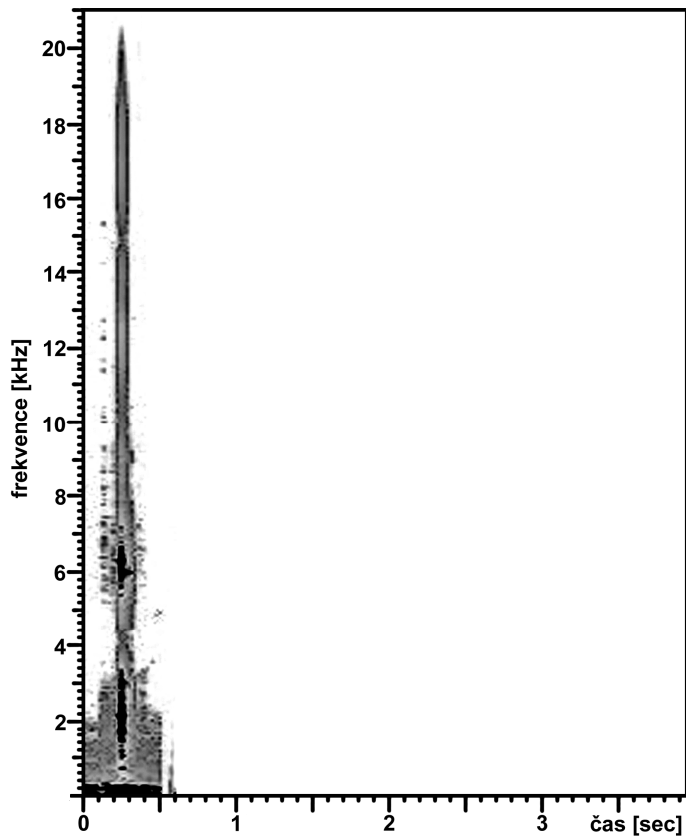
Obrázek 2: Spektrogram hlasu 2 (silné cvaky) ve skupině.



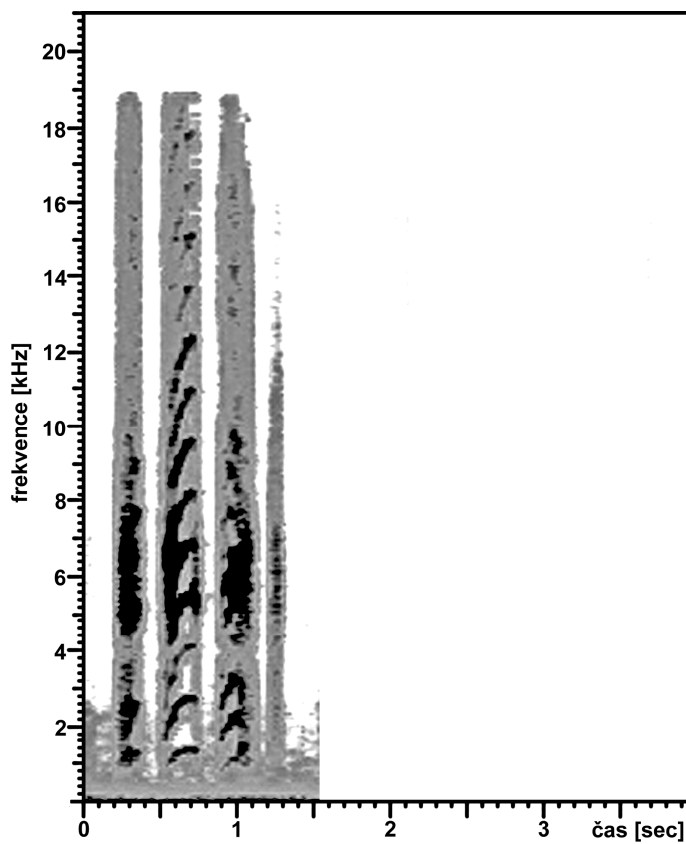
Obrázek 3: Spektrogram hlasu 3 (skřek) ve skupině.



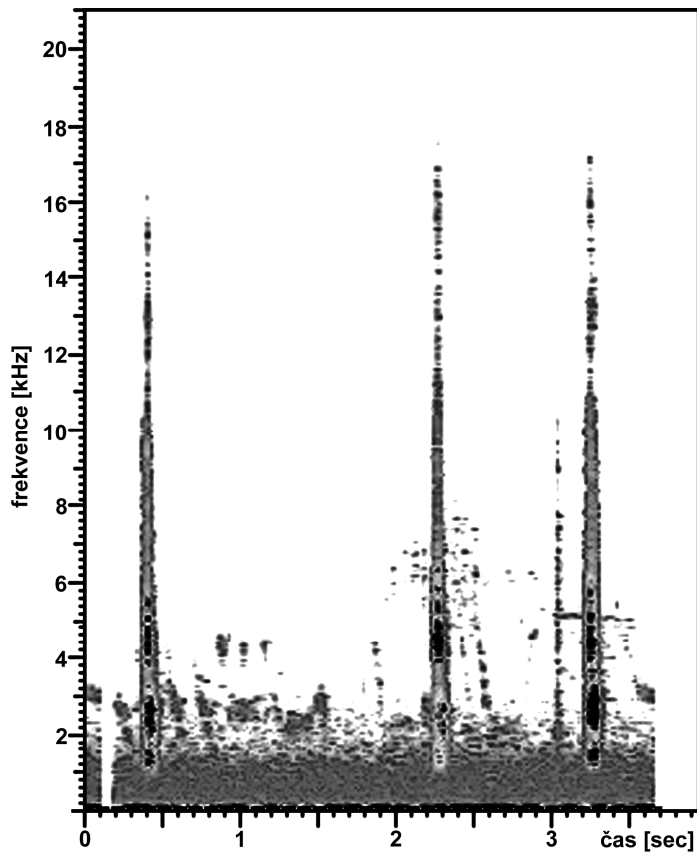
Obrázek 4: Spektrogram hlasu 4 (krák), skupina zvuků.



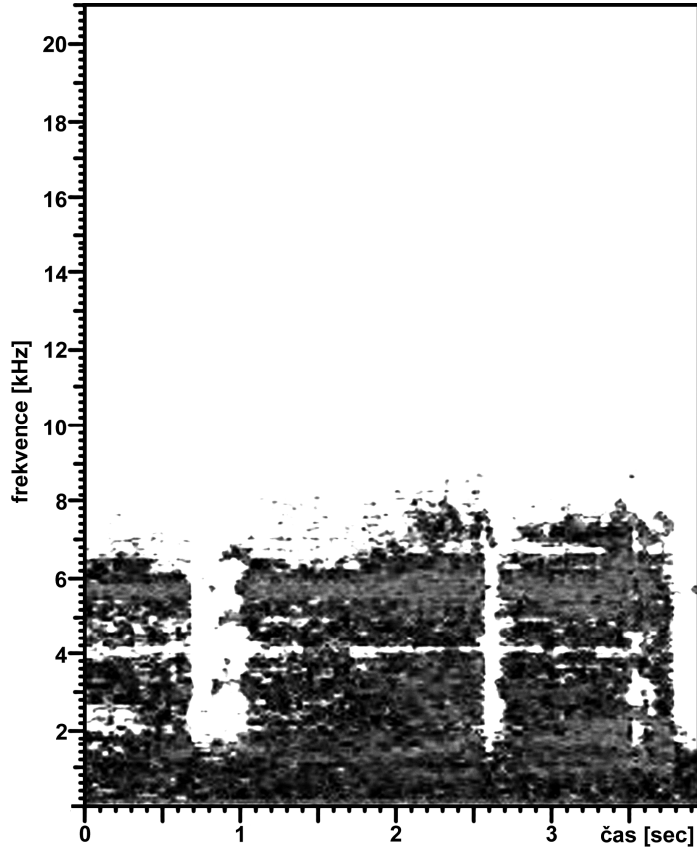
Obrázek 5: Spektrogram hlasu 5 (mlask).



Obrázek 6: Spektrogram hlasu 6 (kník) ve skupině s jinými hlasy. Kník se vyznačuje harmonickými pásy.



Obrázek 7: Spektrogram hlasu 7 (kvák), několik zvuků za sebou.

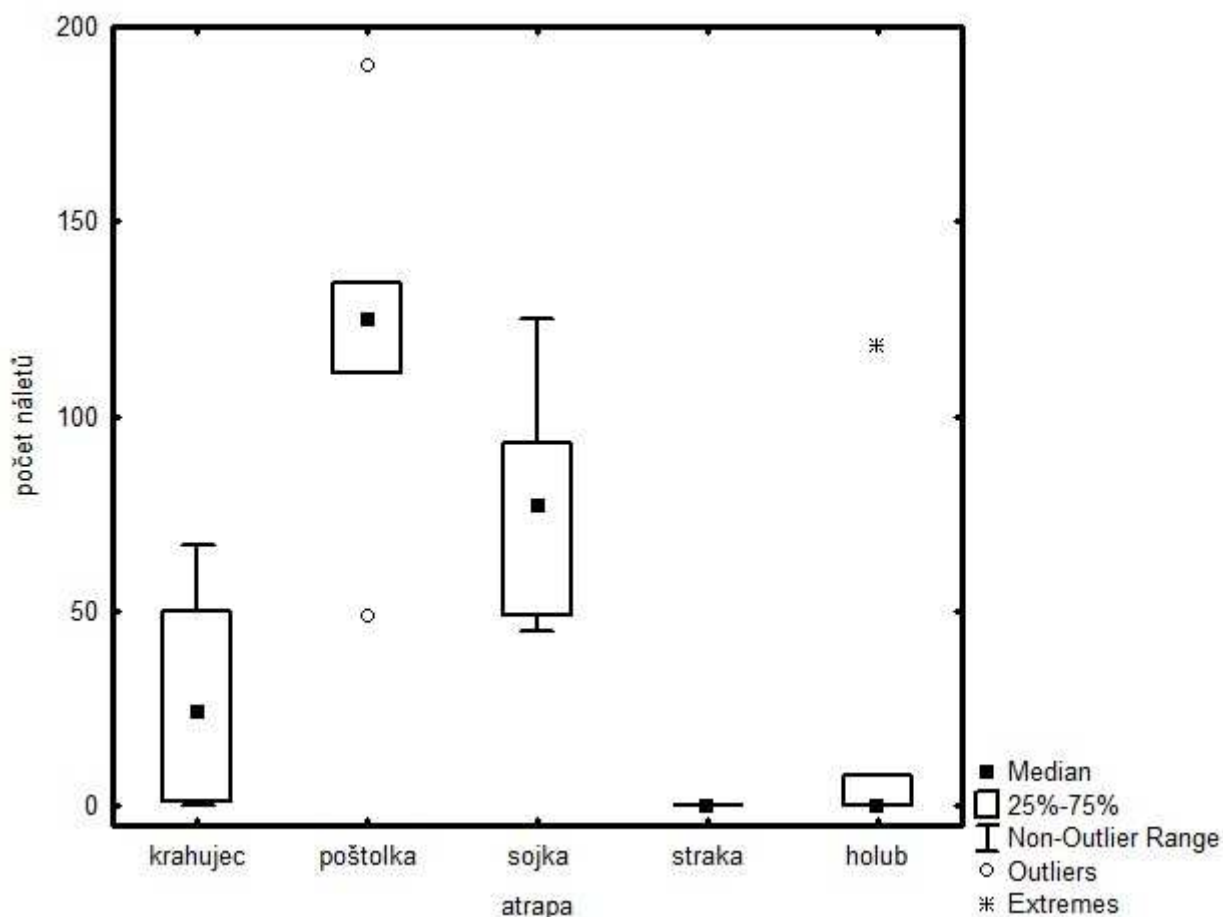


Obrázek 8: Spektrogramy hlasu 8 (kňourání), několik úseků.

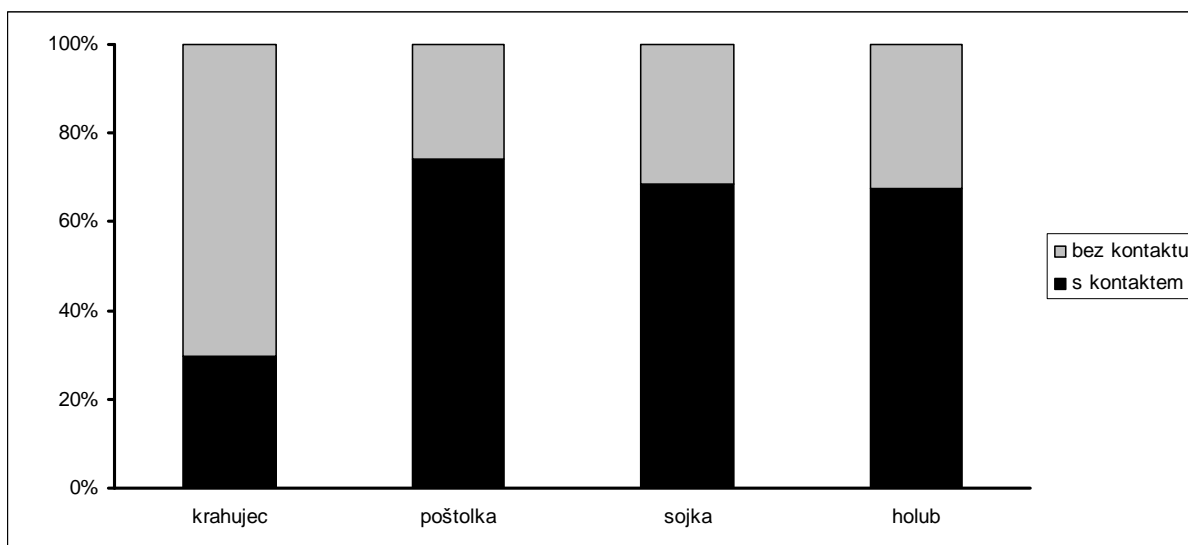
3.2. Intenzita antipredačního chování

Druh vetřelce prezentovaný u hnízda má významný vliv na to, jak intenzivní obrana je proti němu ťuhýky vedena (Friedman ANOVA = 14,46809, N = 5, df = 4, p < 0,01).

Velikost zkoumaného vzorku bohužel nedovoluje aplikaci podrobnější statistické analýzy. Velmi často a silně byly atakovány atrapy poštolky a sojky, což je zřejmé z obrázku 9. Méně často testování ťuhýci nalétali na atrapy krahujce a zcela ojediněle i na kontrolního holuba. Na atrapy straky nebyl zaznamenán jediný nálet. Nálety s kontaktem tvoří převážnou část všech náletů na poštolku a sojku i holuba, zatímco nálety na krahujce jsou většinou jen hrozbou bez skutečného fyzického útoku (obr. 10).



Obrázek 9: Počet náletů na jednotlivé předkládané atrapy.

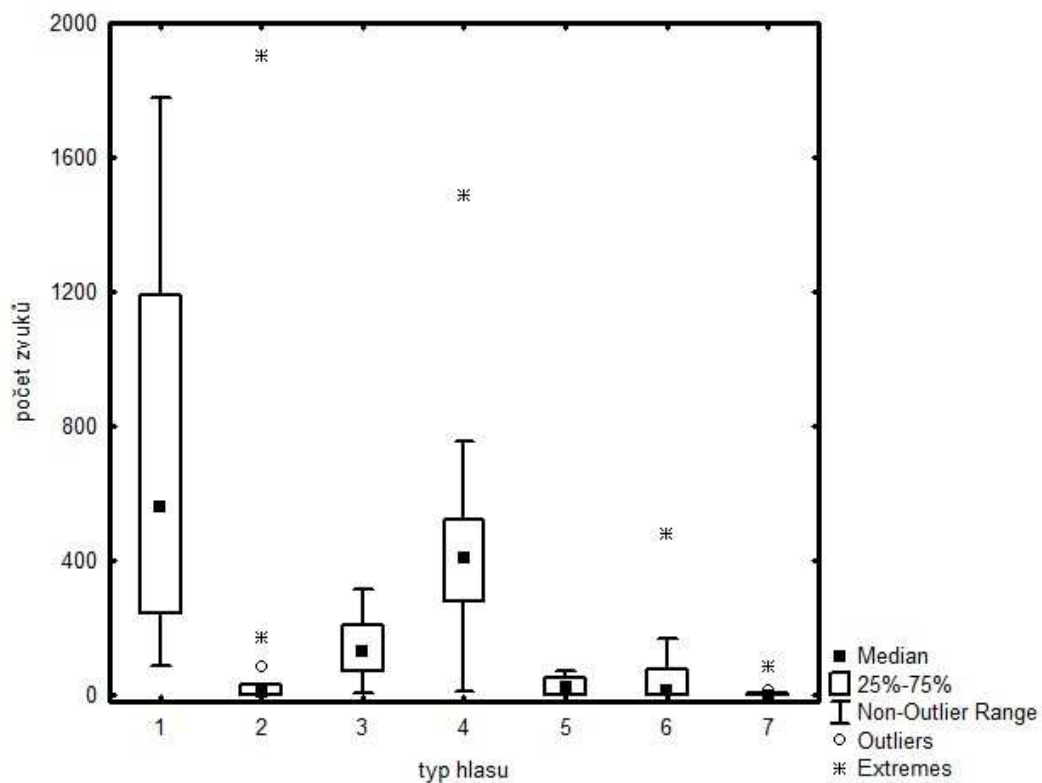


Obrázek 10: Podíl náletů s kontaktem na předkládané atrapy. Zahrnuty jsou jen atrapy, na které ťuhýci alespoň jednou zaútočili.

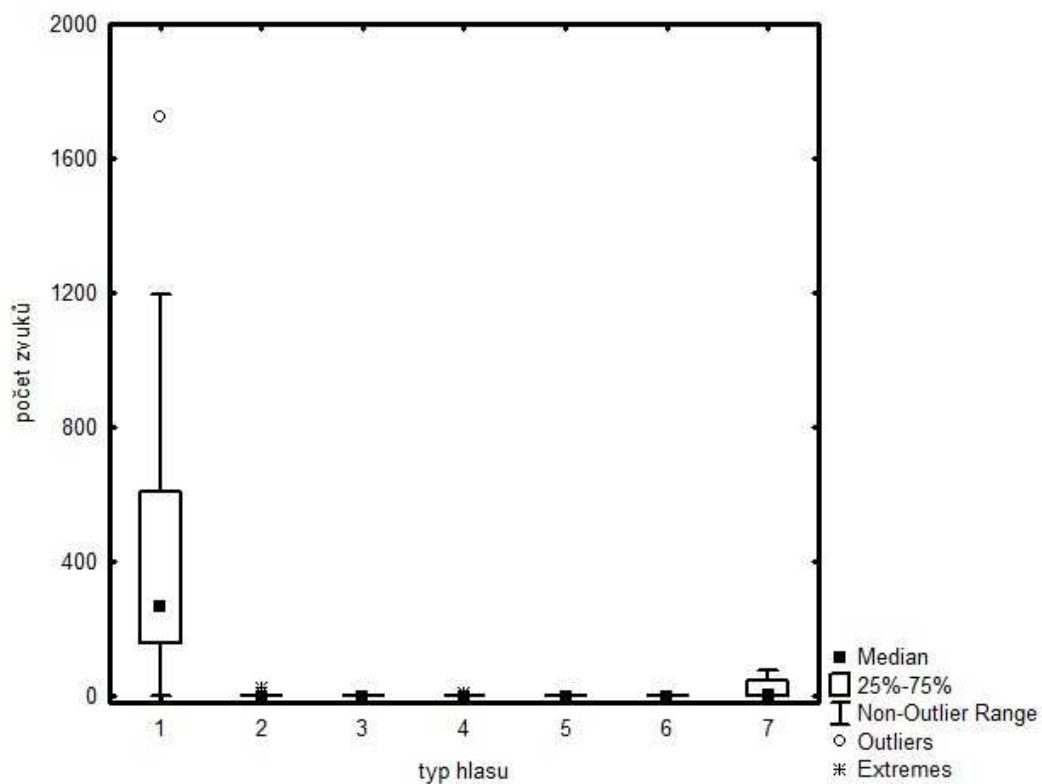
3.3. Výskyt varovných hlasů a intenzita antipredačního chování

Aktivní obrana hnízda se vyskytla v 15 pokusech, ve zbylých 10 vykazovali rodiče pouze pasivní obranu.

Zatímco aktivní obranu doprovází celé spektrum varovných hlasů, při pasivní obraně ťuhýci vydávají pouze cvakání (typ 1), občas přerušené kvákavým hlasem (typ 7, obr. 11 a 12). Cvakání (typ 1) je nejčastějším varovným hlasem. Dominuje během aktivní i pasivní obrany. Celkově více zvuků vydávají ťuhýci při aktivní obraně. Kvákavý hlas je jediný, který se při pasivní obraně vyskytuje častěji než při aktivní.



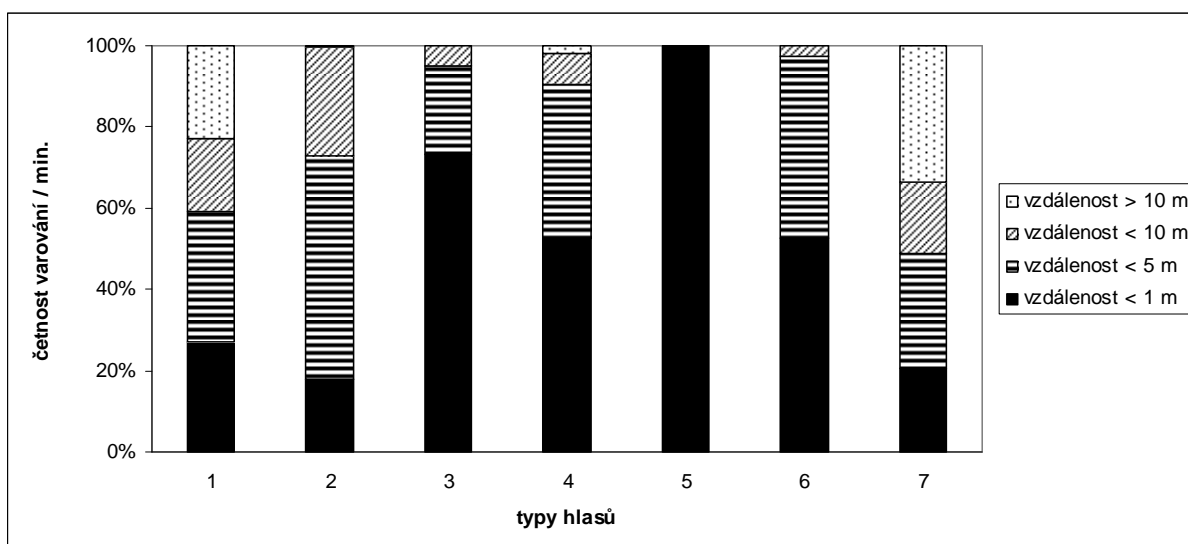
Obr. 11: Četnost jednotlivých hlasů vydaných při aktivní obraně.
 1 – cvak; 2 – silný cvak; 3 – skřek; 4 – krák; 5 – mlask; 6 – kník; 7 – kvák



Obr. 12: Četnost jednotlivých hlasů vydaných při pasivní obraně.
 1 – cvak; 2 – silný cvak; 3 – skřek; 4 – krák; 5 – mlask; 6 – kník; 7 – kvák

3.4. Výskyt varovných hlasů a vzdálenost varujících ptáků od hnízda

Podle vzdálenosti, ze které jsou nejčastěji vydávány, lze hlasy rozdělit na dvě skupiny. Četnost typů 1, 2 a 7 (cvak, silný cvak a kvák) je ve všech vzdálenostech víceméně stejná. Naproti tomu typy 3–6 (skřek, krák, mlask a kník) jsou vydávány především z bezprostřední blízkosti (obr. 13).

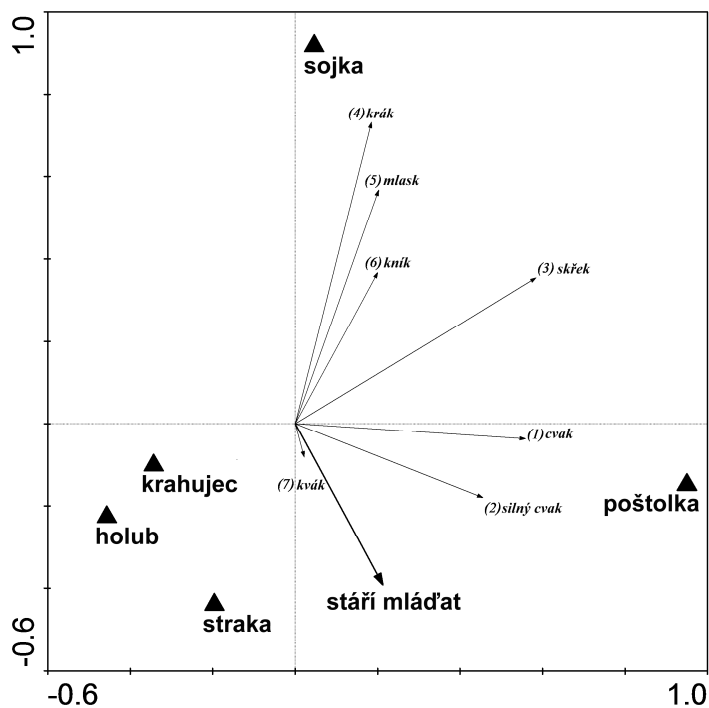


Obrázek 13: Frekvence výskytu jednotlivých varovných hlasů v různých vzdálenostech od hnízda.

1 – cvak; 2 – silný cvak; 3 – skřek; 4 – krák; 5 – mlask; 6 – kník; 7 – kvák

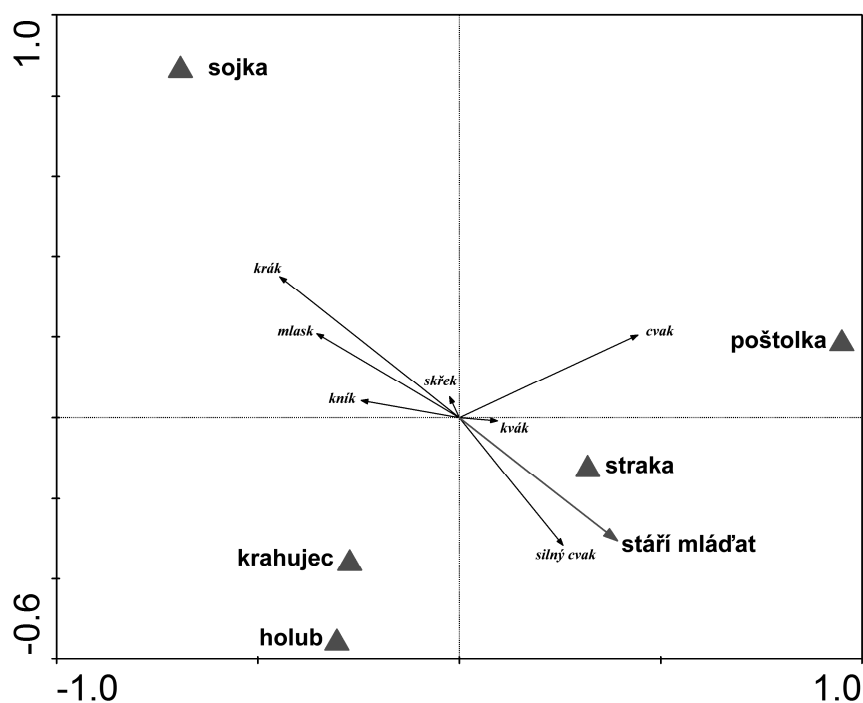
3.5. Vliv druhu predátora a stáří mlád'at na výskyt varovných hlasů

První osa RDA vysvětluje 22,9 % variability, druhá 11,6 %. Test všech kanonických os je průkazný (Trace = 35,5 %; $F = 2,1$; $p = 0,02$). Varovné hlasy 1, 2 a zčásti i 3 jsou užívány především v přítomnosti poštolky, varovné hlasy 4, 5 a 6 v přítomnosti sojky. S přítomností krahujce, holuba a zčásti také se straky není spojen častější výskyt žádného varovného hlasu. S rostoucím stářím mlád'at roste poněkud počet varovných hlasů 2 a 1 (obr. 14).



Obrázek 14: Variabilita repertoáru varovné vokalizace v závislosti na typu předložené atrapy a stáří mláďat; RDA bez kovariáty.

Pokud ale zahrneme do analýzy počet náletů jako kovariátu, je vliv ostatních faktorů neprůkazný (Trace = 24,4 %; F = 1,6; p = 0,16; obr. 15).



Obrázek 15: Variabilita repertoáru varovné vokalizace v závislosti na typu předložené atrapy a stáří mláďat; jako kovariáta RDA počet náletů na jednotlivé atrapy.

4. Diskuze

4.1. Repertoár varovné vokalizace ťuhýka obecného

Popsal jsem 7 různých varovných hlasů, které ťuhýk obecný používá při ohrožení mlád'at, partnera, či sebe sama vzdušnými predátory přítomnými v těsné blízkosti svého hnízda. Všechny nalezené hlasy lze překvapivě přesně přiřadit ke starším písemným přepisům varovné vokalizace ťuhýka obecného.

Shodně s většinou literatury byl nejčastěji zaznamenaným varovným hlasem charakteristický "cvak" (typ 1). Mnohokrát byl popsán, většinou jako ostrý a krátký „chak“, „gek“ či "tsek", spolu s poznámkou, že je vydáván často ve skupinách (např. Owen 1917, Ash 1970, Bergmann et Helb 1982, Lefranc et Worfolk 1997). K tomuto typu hlasu lze přiřadit i "silný cvak" (typ 2), který zní podobně, nicméně byl odlišen diskriminační analýzou.

K hlasům typu 3 ("skřek") a 4 ("krák") lze také nalézt řadu připodobnění. Jsou to nejspíš Bergmannem a Helbem (1982) popsané "dschrää", podobné "tschraa" v práci Harrise a Amotta (1988), či "dschro" (Harris et Franklin 2000). K podobnosti "kráku" a "dschrää" (Bergmann et Helb 1982) přispívá i fakt, že si autoři všimli jeho vytrvalého opakování, čímž je charakterizován i mnou popsáný "krák".

Při náletu se někdy ozve nevýrazný hlas připomínající mlasknutí (typ 5). Jedná se pravděpodobně o klapnutí zobákem (Blase 1960, Ullrich 1971, Bergmann et Helb 1982).

Intenzivní aktivní obrana hnízda může být spojena s vydáváním jediného tonálního, vysokofrekvenčního varovného hlasu (typ 6, "kník"). Zřejmá je podobnost s hlasem "gréé" (Géroudet 1957), nebo protáhlým skřípavým "zèè", které popsal Lewis (1962) během náletů při pokusech s vycpanou sojku. Právě v přítomnosti sojky jsem i já zaznamenal tento hlas nejčastěji.

Ke "kvákavému" hlasu (typ 7) lze nalézt analogii u Schreuse (1936), který popsal hlas "wet" vydávaný ťuhýky mimo jiné i při konfliktech mezi partnery.

4.2. Výskyt a příjemci varovných hlasů

Popsané varovné hlasy lze rozdělit do tří skupin podle toho, kdy jsou vydávány a komu jsou nejspíše určeny.

Téměř vždy, při jakémkoli ohrožení či narušení teritoria používají ťuhýci základní "cvak" (typ 1). Ten je univerzálním hlasem, který má zřejmě varovat jak mlád'ata a partnera,

tak vetřelce. Podobně se o cvakavých hlasech zmiňují Ash (1970), Bergman a Helb (1982), Lefranc a Worfolk (1997).

V případě, že proti vetřelci není možné uplatnit aktivní obranu (je příliš nebezpečný/velký), mohou se ťuhýci z povzdálí ozývat “kvákavým” hlasem (typ 7). Domnívám se, že je určen především mládřatům, aby se predátorovi sama neprozradila žebrovými hlasy. Také Schreus (1936) přisuzuje podobnému hlasu (“wet”) zejména vnitrodruhovou komunikaci. “Kvákavý” hlas byl zaznamenán také při anekdotickém pozorování, kdy experimentátor přibližující se k hnízdu, aby po delší době odstranil atrapu sojky, způsobil rychlou změnu do té doby pestré vokalizace ťuhýků na monotónní “kváky” (Němec, ústní sdělení). Při aktivní obraně je zastoupení “kvákavého” hlasu nižší.

Všechny ostatní popsané varovné hlasy (typy 2-6) jsou spojené s aktivní obranou hnízda a lze je tedy považovat za čistě mobbingové. Není proto ani překvapivé, že je ťuhýci vydávají především v blízkosti prezentované atrapy (do 5 m) a téměř nikdy ve větších vzdálenostech. Z této poslední skupiny jsou nejčastěji používány “krák” (typ 4) a “skřek” (typ 3). Hlas 5 (“mlask”) doprovází výhradně prováděný nálet; v sedu jej ptáci nevydávají. Hlas 6 (“kník”) je spojen se zvýšenou agresí během intenzivních náletů.

Navzdory tomu, že ťuhýk při zpěvu často imituje jiné druhy ptáků, v jeho varovné vokalizaci jsem podobný fenomén neobjevil. Nenalezl jsem ani žádný hlas, který by se dal popsat jako úzkostná vokalizace. Literatura podobný typ hlasu také nezmiňuje.

4.3. Intenzita varovné vokalizace

Základní cvakání (typ 1) a mobbingové hlasy (typy 2-6) se během aktivní obrany hnízda vzájemně doprovází či nahodile střídají. Ťuhýci mohou mezi jednotlivými hlasy v závislosti na míře rozrušení plynule přecházet.

Nezdá se, že by některý z hlasů byl určen konkrétnímu druhu predátora. Rozdíly v jejich výskytu v pokusech s různými atrapami, které ukazuje ordinační analýza, lze z podstatné části vysvětlit rozdílnou intenzitou aktivního mobbingu. Po zahrnutí počtu náletů jako kovariáty se totiž rozdíly mezi atrapami stávají neprůkazné. Celkový úhrn všech vydaných hlasů tedy odráží především míru agrese a vůli k aktivnímu mobbingu.

S věkem mládřat roste frekvence výskytu hlasu typu 2 (“silný cvak”). Po zahrnutí počtu náletů jako kovariáty se ale i tento výsledek stal neprůkazným.

4.4. Variabilita varovné vokalizace t'uhýkú v kontextu jiných pěvců

Počet typů a variabilita varovných hlasů t'uhýka obecného nepředstavuje mezi pěvci zvláštní výjimku. Například pěnkava obecná disponuje pouze 3 základními varovnými hlasy (Marler 1956), rákosník obecný používá při různých příležitostech 4 typy varování (Welbergen et Davies 2008) a flétnák australský (*Gymnorhina tibicen*) vydává 5 varovných hlasů s harmonickou strukturou (Kaplan 2009). Vlhovec červenokřídlý (*Agelaius phoeniceus*) má v repertoáru 7 různých hlasů, avšak samice používají pouze 3 z nich, samci 6 a společným pro obě pohlaví je pouze jeden (Knight et Temple 1988).

Zajímavým prvkem ve varovné vokalizaci t'uhýka obecného je klapání zobákem ("mlask", typ 5), které se objevuje výhradně při provádění náletu. Rozkládá se v širokém frekvenčním rozmezí, má ostrý nástup a není hlasité. U t'uhýkú si tohoto zvuku všimli již Blase (1960), Ullrich (1971) a Bergmann a Helb (1982). Cvakání zobákem bylo zaznamenáno při přímém útoku na predátora také u několika dalších hmyzožravých druhů ptáků (např. Welbergen et Davies 2008). Je možné, že fyzickou aktivitu při náletu si ptáci spojují s chováním při lovu kořisti (Ficken et Popp 1996).

Jelikož většina varovných hlasů t'uhýkú má atonální strukturu, není jejich varovná vokalizace tak sofistikovaná jako například varování "chick-a-dee" sýkor rodu *Poecile*, či jiných druhů ptáků, které ve varovné vokalizaci používají tonální hlasy a podle typu či míry nebezpečí je modifikují (Hailman 1989, Templeton 2005, Kaplan 2009). I u t'uhýkú však můžeme pozorovat obvyklé trendy v celkové četnosti a zabarvení varovných hlasů v závislosti na míře nebezpečí.

Pokud varující nehodlá na veřelce útočit, protože jemu samotnému nebo příjemci hrozí zvýšené nebezpečí, má tendenci používat nižší počet krátkých, cvakavých či vysokofrekvenčních hvízdavých hlasů. Typicky jde například o "seet" u sýkor (Ficken et al. 1978, Smith 1991, Templeton et Greene 2007), jednoduché "cvik" u tímálií (Naguib et al. 1999), či "peet" vlohovce červenokřídlého (Knight et Temple 1988). Pokud varující používá komplexnější hlas, zdůrazňuje v něm první slabiky na úkor posledních (ty mohou i zcela chybět). Například sýkory černohlavé stahují základní "chick-a-dee" na krátké "chick", varují-li proti menším (obratnějším) predátorům (Barker et Becker 2002). Také t'uhýci proti nebezpečným predátorům, které nenapadají, varují pouze krátkými "cvakavými" nebo "kvákavými" hlasy (typy 1 a 7). Všechny tyto příklady "nenápadné" varovné vokalizace doprovází pasivní obranu hnízda a jsou určeny především konspicivním jedincům.

Akustické parametry těchto hlasů mají snížit riziko predace příjemců i samotného varujícího, jelikož jsou obtížně lokalizovatelné (Marler 1955, Brown 1982).

Varující, který je naopak odhodlán na vetřelce útočit, zvyšuje počet vydávaných hlasů. Například rákosníci obecní zintenzivňují cvakavé zvuky proti hnízdnímu parazitovi kukačce obecné (*Cuculus canorus*), kterou mají šanci fyzicky odehnat (Welbergen et Davies 2008). Pěnkavy obecné zvyšují počet hlasů, čímž se vzájemně podporují v kolektivní obraně (Randler et Förschler 2011). Kolektivní obrana hnízd spojená s výraznou vokalizací je známa též u květosavky křiklavé (*Manorina melanocephala*). I u ní bylo popsáno, že více vokalizuje proti vetřelcům, které má šanci fyzicky zahnat (Arnold 2000). Varovné hlasy bývají při útočném chování také hlubší nebo delší. Příkladem může být hlas “growl” vlhoveců červenokřídlých, jenž je spojen s náletem na predátora (Knight et Temple 1988). Timálie šedé varují proti méně nebezpečnému predátorovi delšími trylkovými hlasy (Naguib et al. 1999). Poslední slabiky komplexnějších hlasů jsou protahovány více, než je obvyklé (výrazná poslední slabika u “chick-a-dee” sýkor černohlavých (Barker et Becker 2002). Podobně jako jiné druhy projevují i ťuhýci svou vůli útočit na některé predátory početnější, hlubší a protáhlejší vokalizací (např. “krák”, typ 4). Hlasem spojeným s nejvyšší agresivitou je u nich protáhlý “kník” (typ 6) s tonální strukturou.

Význam celkové četnosti vydaných hlasů lze vyvodit z práce Linda et al. (2005), kteří zjistili, že příjemce varovné vokalizace se dokáže podle počtu varovných volání orientovat v nastalé situaci stejně jako varující jedinec, ačkoli predátora sám nevidí. Dodejme, že heterospecifičtí jedinci nerozpoznávají jemné nuance varovné vokalizace jiných druhů, ovšem hlavní informaci o akutnosti nebezpečí, která je obsažena v počtu vydaných hlasů dokáží využít (Randler et Förschler 2011).

Výše uvedené parametry (počet opakování, frekvenční charakteristiky) plánujeme vyhodnotit i u ťuhýka v rámci magisterské práce.

4.5. Porovnání intenzity aktivní obrany s předchozími výsledky

Všechny hodnocené páry uplatňovaly aktivní mobbing proti alespoň některým prezentovaným vetřelcům. Velmi intenzivně byly napadány atrapy poštolky a sojky, málo intenzivně atrapa krahujce. Nikdy nebyla napadena atrapa straky. Ojediněle byla napadena i kontrolní atrapa holuba. V celkovém počtu náletů na atrapy poštolky, sojky a holuba významně převažují nálety s kontaktem, což lze vysvětlit vysokou motivací ťuhýků k jejich odehnání z teritoria. Pouze na atrapu krahujce bylo provedeno mnohem méně náletů

s fyzickým kontaktem než náletů bez kontaktu. Je zřejmé, že krahujec u testovaných ťuhýků vzbuzoval pocit strachu, a ti si při snaze jej odehnat od hnízda troufali většinou jen na “výhrůžky” ve formě náletů bez fyzického kontaktu.

Prakticky totožné výsledky s totožnými predátory byly zjištěny v předchozím výzkumu antipredačního chování ťuhýků (Strnad et al. in prep.). Také Ash (1970) si při svých pokusech s atrapami sovy pálené (*Tyto alba*), sojky obecné a kukačky obecné povšiml, že sojku a kukačku napadali ťuhýci více než sovu, která je pro dospělé ptáky nebezpečnější. Za zmínku možná stojí, že mnou testovaní ťuhýci prováděli na krahujce nižší podíl náletů s kontaktem než v práci Strnada et al. (in prep.). Příčinou by mohla být různá agresivita či různá životní zkušenost testovaných ptáků s daným predátorem na různých lokalitách. Zatímco Strnadova studie proběhla v okolí Prahy, mé pokusy byly provedeny na úpatí Doupovských hor. Tento „bias“ v intenzitě obrany proti krahujci na různých lokalitách byl v antipredačních studiích pozorován pravidelně (Němec, ústní sdělení).

5. Literatura

- Alatalo RV, Helle P (1990) Alarm calling by individual willow tits, *Parus montanus*. *Animal Behaviour* 40: 437-442
- Andrew RJ (1957) a Comparative Study of the Calls of *Emberiza* Spp. (buntings). *Ibis* 99: 27-42
- Arnold KE (2000) Group Mobbing Behaviour and Nest Defence in a Cooperatively Breeding Australian Bird. *Ethology* 106: 385-393
- Ash JS (1970) Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *British Birds* 63: 185-205, 225-39
- Atkeson TD, Marchinton RL, Miller KV (1988) Vocalizations of white-tailed deer. *American Midland Naturalist* 120: 194–200
- Baker MC, Becker AM (2002) Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of urgency on call production. *The Wilson Bulletin* 114: 510-516
- Bayly K, Evans C (2003) Dynamic changes in alarm call structure: a strategy for reducing conspicuousness to avian predators? *Behaviour* 140: 353-369
- Beecher MD, Brenowitz EA (2005) Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 143-149
- Bergmann HH, Helb HW (1982) *Stimmen der Vögel Europas*. BLV-Verlag
- Bergstrom CT, Lachmann M (2001) Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. *Animal Behaviour* 61: 535-543
- Binazzi R, Zaccaroni M, Nespoli A, et al. (2010) Anti-predator behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa* (Galliformes: Phasianidae) to simulated terrestrial and aerial predators. *Italian Journal of Zoology* 78: 106-112
- Blase B (1960) Die Lautäußerungen des Neuntöters (*Lanius c. collurio* L.), Freilandbeobachtungen und Kaspar-Hauser-Versuche. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 17: 293-344
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (1998) *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland, MA

- Brown CH (1982) Ventroloquial and locatable vocalizations in birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 59: 338-350
- Brown CR, Bomberger Brown M (1987) Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 97-107
- Brown RGB (1969) Seed Selection by Pigeons. *Behaviour* 34: 115-131
- Caro T (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago
- Clemmons JR, Lambrechts MM (1992) The Waving Display and Other Nest Site Anti-Predator Behavior of the Black-Capped Chickadee. *The Wilson Bulletin* 104: 749-756
- Cramp S, Perrins CM, Brooks DJ, et al. (1994) Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. Volume VII Flycatchers to Shrikes. Oxford university press, Oxford, New York
- Cresswell W (1994) The function of alarm calls in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 736-738
- Curio E (1978) The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69: 3-18
- Dale S, Gustavsen R, Slagsvold T (1996) Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 31-42
- Emmons LH (1978) Sound communication among African rainforest squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47: 1-49
- Evans CS, Macedonia JM, Marler P (1993) Effects of apparent size and speed on the response of chickens, *Gallus gallus*, to computer-generated simulations of aerial predators. *Animal Behaviour* 46: 1-11
- Ficken MS, Ficken RW, Witkin SR (1978) Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk* 95: 34-48
- Ficken MS, Hailman ED, Hailman JP (1994) The chick-a-dee call system of the Mexican Chickadee. *Condor* 96: 70-82
- Ficken MS, Popp J (1996) a comparative analysis of passerine mobbing calls. *Auk* 113: 370-380
- Fitch WT (2009) Animal behaviour: Birdsong normalized by culture. *Nature* 459: 519-520

- Forsman JT, Mönkkönen M (2001) Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour* 62: 1067-1073
- Gaddis P (1980) Mixed flocks, Accipiters, and antipredator behavior. *Condor* 82: 348-349
- Géroudet P (1957) *La Vie des oiseaux: Les Passereaux* 3. Delachaux et Niestlé
- GoldWave 5.56 (2010) GoldWave ® Inc., P.O. Box 51, St. John's, NL, Canada A1C 5H5
- Goodale E, Kotagama SW (2005) Alarm calling in Sri Lankan mixed-species bird flocks. *Auk* 122(1): 108–120
- Goodale E, Kotagama SW (2008) Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology* 19: 887-894
- Griffin AS, Savani RS, Hausmanis K, Lefebvre L (2005) Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour* 70: 507–515
- Groom DW (1993) Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird Study* 40: 55-62
- Haftorn S (2000) Contexts and possible functions of alarm calling in the willow tit, *Parus montanus*: the principle of “better than sorry“. *Behaviour* 137: 437-439
- Hailman JP (1989) The organization of major vocalizations in the Paridae. *Wilson Bulletin* 101(2): 305-343
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52
- Harris T, Arnott G (1988) *Shrikes of southern Africa: True shrikes, helmet-shrikes, and bush-shrikes, including the batises and black-throated wattle-eye*. Struik Winchester, Foreshore, Cape Town
- Harris T, Franklin T (2000) *Shrikes & Bush-Shrikes*. a & C Black, London
- Hauser MD (1996) *The evolution of communication*. MIT Press, Cambridge, MA
- Hodgdon HE, Larson JS (1973) Some sexual differences in behaviour within a colony of marked beavers (*Castor canadensis*). *Animal Behaviour* 21: 147–52
- Hurd CR (1996) Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 287-292

- Charnov EL, Krebs JR (1975) The Evolution of Alarm Calls: Altruism or Manipulation? *The American Naturalist* 109: 107-112
- Indriķis k (2001) Communication in crested tits and the risk of predation. *Animal Behaviour* 61: 1065-1068
- Johnson FR, McNaughton EJ, Shelley CD, Blumstein DT (2003) Mechanisms of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology* 51: 577-585
- Jurisevic MA, Sanderson KJ (1998) a comparative analysis of distress call structure in Australian passerine and non-passerine species: influence of size and phylogeny. *Journal of Avian Biology* 29: 61-71
- Kleindorfer S, Hoi H, Fessl B (1996) Alarm calls and chick reactions in the moustached warbler, *Acrocephalus melanopogon*. *Animal Behaviour* 51: 1199-1206
- Klump GM, Kretschmar E, Curio E (1986) The hearing of avian predator and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 317-323
- Klump GM, Shalter MD (1984) Acoustic Behaviour of Birds and Mammals in the Predator Context; I. Factors Affecting the Structure of Alarm Signals. II. The Functional Significance and Evolution of Alarm Signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 66: 189-226
- Knight R, Temple s (1988) Nest-defense behavior in the red-winged Blackbird. *Condor* 90: 193-200
- Krama T, Krams I, Igaune k (2008) Effects of Cover on Loud Trill-Call and Soft Seet-Call Use in the Crested tit *Parus Cristatus*. *Ethology* 114: 656-661
- Krams I, Krama T, Igaune k (2006) Alarm calls of wintering great tits *Parus major*: warning of mate, reciprocal altruism or a message to the predator? *Journal of avian biology* 37: 131-136
- Kumar a (2004) Acoustic communication in the Red-vented Bulbul *Pycnonotus cafer*. *Bnals of the Brazilian Academy of Sciences* 76(2): 350-358
- Latimer W (1977) a comparative study of the songs and alarm calls of some *Parus* species. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 45: 414-33
- Leavesley AJ, Magrath RD (2005) Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour* 70: 365-373

- Lefranc N, Worfolk T (1997) a Guide of the Shrikes of the World. Pica Press, Sussex
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640
- Lind J, Jongren F, Nilsson J, et al. (2005) Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in Great Tits *Parus major*. *Ornis Fennica* 82: 89-96
- Macedonia JM (1990) What is Communicated in the Antipredator Calls of Lemurs: Evidence from Playback Experiments with Ringtailed and Ruffed Lemurs. *Ethology* 86: 177-190
- Magrath RD, Pitcher BJ, Gardner JL (2007) a mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. *Behavioral Ecology* 18: 944-951
- Marler P (1955) Characteristics of animal calls. *Nature* 176: 6-8
- Marler P (1956) The Voice of the Chaffinch and Its Function as a Language. *Ibis* 98: 231-261
- Marler P (1959) Developments in the study of animal communication. Darwin's Biological work ed. P. R. Bell, 150–206. Cambridge University Press, Cambridge
- Morton ES, Shalter MD (1977) Vocal responses to predators in pair-bonded Carolina wrens. *Condor* 79: 222-227
- Murton RK, Westwood NJ (1966) The foods of the Rock Dove and Feral Pigeon. *Bird Study* 13: 130-146
- Naguib M, Janik V, Clayton N, Zuberbühler k (2009) *Vocal Communication in Birds and Mammals*. Academic Press
- Němec M (2005) Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Biologická fakulta
- Neudorf DL, Sealy SG (1992) Reactions of Four Passerine Species to Threats of Predation and Cowbird Parasitism: Enemy Recognition or Generalized Responses? *Behaviour* 123: 84-105
- Opdam P (1978) Feeding ecology of a sparrowhawk population (*Accipiter nisus*). *Ardea* 66: 137-155
- Owen JH (1917) *British Birds* 10: 65-70

- Owen JH (1951) The flights of the Red-backed Shrike. *British Birds* 44: 166-70
- Owen DF (1956) The Food of Nestling Jays and Magpies. *Bird Study* 3: 257
- Owens NW, Goss-Custard JD (1976) The adaptive significance of alarm calls given by shorebirds on their winter feeding grounds. *Evolution* 30: 397-398
- Palleroni A, Hauser M, Marler P (2005) Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8: 200–210
- Pannach D (1983) *Beitr. Vogelkde.* 29, 327-8
- Perrone M, Paulson DR (1979) Incidence of distress calls in mist-netted birds. *Condor* 81: 423-424
- Perry EF, Andersen DE (2003) Advantages of clustered nesting for least flycatchers in north-central Minnesota. *Condor* 105: 756–770
- Petty SJ, Patterson IJ, Anderson DIK, et al. (1995) Numbers, breeding performance, and diet of the sparrowhawk *Accipiter nisus* and merlin *Falco columbarius* in relation to cone crops and seed-eating finches. *Forest Ecology and Management* 79: 133-146
- Platzen D, Magrath RD (2004) Parental alarm calls suppress nestling vocalization. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 1271-1276
- Proctor CJ, Broom M, Ruxton GD (2001) Modelling antipredator vigilance and flight response in group foragers when warning signals are ambiguous. *Journal of Theoretical Biology* 211: 409-417
- Rainey H, Zuberbuhler K, Slater P (2004) Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 755-759
- Randler C (2006) Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*) Respond to Alarm Calls of Eurasian Jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology* 112: 411-416
- Randler C, Förschler MI (2011) Heterospecifics do not respond to subtle differences in chaffinch mobbing calls: message is encoded in number of elements. *Animal Behaviour* 82: 725-730
- Rasa OAE (1983) Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 181-190

- Rydén O (1978) The Significance of Antecedent Auditory Experiences on Later Reactions to the “Seeet” Alarm Call in Great Tit Nestlings *Parus major*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47: 396-40
- San Miguel a (1983) Contribution to the study of feeding habits of jays (*Garrulus glandarius* L. 1758) in Spain. *Boletin de la Estacion Central de Ecologia* 12(23): 77-82
- Sauer F, Sauer E (1960) *Bonn. Zool. Beitr.* 11: 40-86
- Seyfarth RM, Cheney DL (1990) The assessment by vervet monkeys of their own and another specie’s alarm calls. *Animal Behaviour* 40: 754-764
- Shalter MD (1978): Localization of passerine seeet and mobbing calls by goshawks and pigmy owls. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46: 260–67
- Schreurs T (1936) *Lanius collurio* L. und *Lanius senator* L. *Journal für Ornithologie* 84: 442-470
- Smith SM (1991) *The black-capped chickadee. Behavioral ecology and natural history.* Cornell University Press, Ithaca, New York
- Soard CM, Ritchison G (2009) ‘Chick-a-dee’ calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour* 78: 1447-1453
- Sullivan KA (1985) Selective alarm calling by Downy Woodpeckers in mixed-species flocks. *Auk* 102: 184-186
- StatSoft, Inc. (2011) *Electronic Statistics Textbook*, WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/>. StatSoft, Tulsa, OK
- Strnad M (2004) Antipredační chování ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) v hnízdním období. Magistreská práce. Karlova univerzita, Přírodovědecká fakulta
- Tamachi N (1987) The evolution of alarm calls: an altruism with nonlinear effect. *Journal of Theoretical Biology* 127: 141-153
- Tatner P (1983) The diet of urban Magpies *Pica pica*. *Ibis* 125: 90-107
- Templeton CN, Greene E (2007) Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the Unites States of America* 104: 5479-5482

- Templeton CN, Greene E, Davis k (2005) Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science* 308: 1934-1937
- ter Braak C, Smilauer P (2002) CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca)
- Toshitaka NS (2011) Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology* 21: R15-R16
- Trivers RL (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology* 46:35-57
- Ullrich B (1971) Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (*L. excubitor*), Schwarzstirnwürger (*L. minor*) und Neuntöter (*L. collurio*). *Vogelwarte* 26: 1-77
- van der Veen i (2002) Seeing is believing: information about predators influences yellowhammer behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 466-471
- Walters RJ (1990) Anti-predatory behavior of lawplings: Field evidence of discriminative abilities. *Wilson Bulletin* 102: 49-70
- Waser PM, Waser MS (1977) Experimental studies of of primate vocalization: Specializations for long-distance propagation. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 43: 239-63
- Welbergen JA, Davies NB (2008) Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour* 76: 811-822
- Witkin SR, Ficken MS (1979) Chickadee alarm calls: Does mate investment pay dividends? *Animal Behaviour* 27: 1275-1276
- Woodland DJ, Jaafar Z, Knight ML (1980) The "Pursuit Deterrent" Function of Alarm Signals. *The American Naturalist* 115: 748-753
- Yalden DW, Warburton AB (1979) The diet of the Kestrel in the Lake District. *Bird Study* 26: 163-170
- Zuberbühler K, Jenny D, Bshary R (1999) The Predator Deterrence Function of Primate Alarm Calls. *Ethology* 105: 477-490