

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Varovná vokalizace pěnice vlašské (*Sylvia nisoria*)

Diplomová práce

Jana Sýkorová

Školitel: Petr Veselý, RNDr., Ph.D.

České Budějovice 2016

Sýkorová, J. (2016): Varovná vokalizace pěnice vlašské (*Sylvia nisoria*) [Alarm calls of the Barred Warbler (*Sylvia nisoria*). Mgr. Thesis, in Czech.] - 39 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

Alarm calls are one of the essential components of antipredator behaviour in birds. In this study I recorded and analysed alarm responses of the barred warbler (*Sylvia nisoria*) to different mounts of avian predators and nonpredators. The information about danger is encoded through graded structure in its unspecific alarm call type.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala 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 diplomové 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.

V Českých Budějovicích dne 19.4. 2016

.....
Jana Sýkorová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala kolegům kamarádům Markétě Buršíkové a Mirkovi Bažantovi za výbornou spolupráci v terénu. Stejně tak Irče, Nele, Alice a Florianovi.

Poděkování patří i mému školiteli Petru Veselému.

Děkuji mé milované rodině za podporu.

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Varovná vokalizace u ptáků	1
1.1.1. Charakteristika varovných hlasů	1
1.1.2. Variabilita varovných hlasů	2
1.2. Způsob kódování informace ve varovném hlase	4
1.3. Cíle	12
2. Materiál a metodika	13
2.1. Pěnice vlašská (<i>Sylvia nisoria</i>)	13
2.1.1. Ekologie	13
2.1.2. Vokalizace	14
2.2. Studovaná lokalita	16
2.3. Průběh experimentu	17
2.4. Akustická analýza	18
2.5. Statistické hodnocení	18
3. Výsledky	20
3.1. Analýza typů hlasů	20
3.2. Analýza celkového počtu jednotlivých typů definovaných hlasů	21
3.2.1. Klik	21
3.2.2. Tét, vrz a hlas mláděte	23
3.3. Analýza sad kliků	25
4. Diskuze	27
5. Závěry	30
6. Literatura	31
7. Přílohy	35

1. Úvod

1.1. Varovná vokalizace u ptáků

1.1.1. Charakteristika varovných hlasů

Ptáci kromě zpěvu disponují celou řadou dalších hlasů, mezi nimiž jsou významnou skupinou právě varovné hlasy. V situaci ohrožení predátorem v podstatě jen minimum ptačích druhů volí strategii na sebe neupozorňovat (Marler and Slabbekorn 2004).

Varovné hlasy jsou pro ptáky charakteristické a jsou klíčovou součástí jejich antipredačního chování (Caro 2005). Je to prostředek, jak varovat konspecifické jedince, partnera, mláďata či příbuzné. Ale jeho funkcí také je odradit samotného predátora. Můžu totiž volat silnějšího či jiného predátora pro zvětšení své šance na útěk („attract the mightier“; Curio 1978 in Grim 2008), tato teorie však, zdá se, u ptáků příliš nefunguje (Grim 2008). Nebo spíše mohu volat o pomoc ostatní, kdy účelem je dát predátorovi na srozuměnou, že se o něm ví a že ztrácí moment překvapení („perception advertisement“; Flassekamp 1994). Více přítomných jedinců také znamená větší nepřehlednost situace pro predátora (Curio 1993 in Grim 2008) a jedinec profituje z většího počtu potencionálních obětí („dilution effect“; Curio 1993 in Grim 2008). A v neposlední řadě je tu snaha zapojit ostatní do jeho aktivního obtěžování (mobbingu) a predátora vypudit („move on hypothesis“; Flassekamp 1994).

Varovné hlasy fungují i na mezidruhové úrovni (Caro 2005, Zuberbrühler 2009). Zejména u druhů, které sdílejí stejného predátora, se velmi vyplatí naslouchat a rozumět varovným hlasům ostatních (Hurd 1996). Některé druhy na ně dokonce reagují stejnou měrou jako na varovné hlasy vlastního druhu (Magrath et al. 2007, MacLean and Bonter 2013). Heterospecifickým hlasům a jejich rozpoznávání je v posledních letech věnována velká pozornost (Magrath et al. 2015).

Komu z varování plynou výhody, záleží na úhlu pohledu. Neboť varování může být vnímáno jako sobecký signál, kdy jde o to, zvýšit svojí momentální šanci na přežití či svých příbuzných. Varovný hlas v tu chvíli může sloužit jako prostředek, jak manipulovat chování ostatních ve svůj prospěch („prey manipulation hypothesis“; Charnov and Krebs 1975). Může být vnímán i jako altruistický projev, jelikož upozorňují ostatní na nebezpečí, ale zároveň upoutávám na svou pozici predátora, čímž zvyšují své riziko (Rohwer 1976). Tato riziková investice je však, ale často rychle vyrovnána právě antipredačním chováním ostatních („cooperative defense hypothesis“; Curio 1978 in Zuberbrühler 2009). Výhody tak mohou plynout jak pro varujícího tak i pro příjemce signálu.

Varovné hlasy zahrnují tři aspekty akustické komunikace. První je vůbec samotná produkce varovného hlasu a jeho specifické charakteristiky, dále použití v určitém kontextu a konečně reakce posluchačů, tedy toho komu je signál určen.

Varovný hlas může být specifický pro určitou kategorii predátora nebo odrážet aktuální míru nebezpečí (Templeton 2005, Griesser 2009). Samotný kontext či motivace pak hraje roli pro míru varování. Jednou z nejsilnějších motivací je rodičovská investice při obraně hnízda. Když budou rodiče bránit starší mláďata, jsou ochotni více riskovat, než při obraně hnízda s malými mláďaty nebo vejci. Budou varovat také více na nebezpečí specifické pro hnízdo (např. hnízdní parazit), ale budou obezřetnější vůči predátorovi, který znamená nebezpečí i pro ně samotné („stimul value – reproductive value hypothesis“; Patterson et al. 1980). Rodičovský pár tu řeší určité „trade-off“ mezi větším bezpečím pro mláďata a hrozbou pro sebe.

Co se ontogeneze týče, prodělávají varovné hlasy během vývoje jedince jen minimální změny, ale přesto najdeme určité věkově závislé rozdíly (Hollén and Radford 2009).

Studium varovných hlasů navíc pomáhá k pochopení témat jako je příbuzenský výběr („kin selection“), nepotismus, reciproční altruismus, kooperace, vnímání signálu a evoluce komunikace (Zuberbrühler 2009).

1.1.2. Variabilita varovných hlasů

Do varovné vokalizace patří upozorňující hlasy, hlasy při útoku a obraně, hlas na letícího dravce („hawk call“), mobbingové hlasy, odstrašující predátora („distress call“), ale i další. Ne všechny zmíněné jsou jasně definované kategorie a v některé literatuře splývají či jsou zaměňovány (Marler and Slabbekoorn 2004).

„Distress call“ je dlouhý širokofrekvenční hlasitý dobře lokalizovatelný hlas, pták ho vydává, když je chycen predátorem a také při manipulaci v rukou kroužkovatelů. Je to takový poslední pokus o záchranu. Jeho účel však vysvětluje hned několik hypotéz, ale například u sýkory rezavoboké (*Parus bicolor*) byl vyhodnocen jako varovný hlas ostatním (Hill 1986).

„Hawk call“ (seet, seep) je vydáván celou řadou pěvců (např. pěnkava, kos, sýkora modřinka), když prolétá predátor typu krahujec. Jde o úzkofrekvenční, čistý, vysoko posazený hvizd, bez repetice, čistého začátku a konce, aby neupozorňoval na směr pozice varujícího. Jelikož má značně vysokou dominantní frekvenci (okolo 8-9kHz), stává se pro dravce téměř neslyšitelný (Klump et al. 1986). Ale například sojka, která má oproti

pěvcům výhodu díky své velikosti, na krahuje varuje dlouhým a hlasitým varováním (Hope 1980 in Marler and Slabbekoorn 2004).

Speciální kategorií jsou mobbingové hlasy, které upozorňují na bezprostřední přítomnost pozemního predátora nebo na sedícího dravce. Jedná se o hlasité, tvrdé, širokofrekvenční hlasy přednášené v dlouhých opakovaných sekvencích (Marler 1955 in Johnson et al. 2003). Jsou spojené s typickými behaviorálními projevy, jako je přibližování se k predátorovi a jeho aktivní obtěžování. Účelem všech těchto projevů je odradit predátora od útoku a třeba i za pomoci fyzických náletů ho donutit oblast opustit (Caro 2005). Rychlost přednášených mobbingových hlasů může pozitivně odrazet hnízdní úspěšnost druhu (Knighth and Temple 1988). Mobbingové hlasy zároveň lákají konspecifické jedince, ale i příslušníky jiných druhů k zapojení se do skupinových obran vůči predátorovi. Jednou z vysvětlujících hypotéz, že na ně reagují i jiné druhy, je jejich akustická podobnost. Studie na popeláčích šedých (*Struthidae cinera*) však překvapivě ukázala, že pro rozpoznání heterospecifického hlasu je klíčová přítomnost dominantních frekvencí spíše než výše zmíněné typické charakteristiky (Johnson et al. 2003).

Varovné hlasy mohou zároveň nést informaci o nebezpečí i mláďatům (Knight and Temple 1988, Suzuki 2011) nebo pro ten účel slouží i specifické hlasy určené jenom mláďatům (Randler 2013). U hlasu “scream“ samice vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*), který je nejúčelnější z jejích sedmi používaných mobbingových hlasů, bylo zjištěno, že zároveň tiší mláďata, která přestávají žebrať a tisknou se do kotlinky hnízda (Knight and Temple 1988). Jiná studie na bělořitu kyperském (*Oenanthe cyprica*) se zaměřila na dva jeho varovné hlasy používané během hnízdění (Randler 2013). Zjistili, že počet použití prvního typu hlasu, který je běžnější a je zaznamenán během celého roku, rostlo se stářím mláďat a až ve fázi osamostatňování mláďat dojde k prudkému poklesu jeho produkce. Mláďata v té době začínají sama tento typ hlasu používat. Druhý vzácnější typ hlasu se prvně objevuje až s vyklubanými mláďaty a i rovněž jeho použití roste s věkem mláďat. Prokázali, že oba hlasy nesou informaci o míře nebezpečí a že druhý typ hlasu je speciálně určen mláďatům. Jedná se ale o druh hnízdící v obtížně přístupných norách, tudíž nebylo ověřeno, zda hlas specifický mláďatům slouží k jejich tišení.

Mláďata na varovné hlasy reagují adaptivně s ohledem na jejich vývojové stáří (Hollén and Radford 2009). Jako u rákosníka tamaryškového (*Acrocephalus melanopon*), kdy se adaptivní antipredační chování v reakci na varovný hlas rodičů, v tomto případě určený nejen mláďatům, objevuje prvně mezi 5-6 dnem po vylíhnutí (Kleindorfer 1996). Mláďata při varování rodičů na pozemní predátory (v tomto případě had a člověk)

vyskakují z hnízda, zatímco při varování na vzdušného predátora se tisknou do kotlinky hnízda. Může to být tedy i jeden s důvodů, proč roste počet varovných hlasů s věkem mlád'at. Ale to, že rodiče varují více s postupující hnízdní fází, souvisí hlavně s rostoucí rodičovskou investicí („brood value hypothesis“; Curio 1987 in Kleindorfer 1996).

1.2. Způsob kódování informace ve varovném hlase

Typu informace obsažené ve varovných hlasech a způsobu, jak je přenášena, se věnuje celá řada studií. Jak již bylo výše zmíněno, jsou známy hlasy pro určitou kategorii predátora. Tento koncept se v literatuře odráží od dnes již klasické studie na kočkodanech obecných (*Cercopithecus aethiops*; Seyfarth et al. 1980). Analýzou nahrávek varovných hlasů u volně žijících kočkodanů determinovali autoři rozdílná varování pro tři druhy predátorů. Pořízené nahrávky pak kočkodanům znovu pouštěli v nepřítomnosti predátora a sledovali jejich reakce. Na varování vůči levhartovi (*Panthera pardus*) hledali kočkodani úkryt vysoko v korunách stromů. Zatímco při varování na orla (*Polemaetus bellicosus*) reagovali vzhlížením vzhůru a útekem do husté vegetace. A při varování na krajtu (*Python sebae*) se dívali na zem a prohlíželi své okolí. Dle specifického varovného hlasu pro konkrétní třídu predátorů tedy volili odpovídající únikové chování reflektující loveckou taktiku daného predátora.

V rámci typu hlasu pro vzdušného predátora, se na problematiku blíže podíval Evans (1993) ve studii na kuřatech (*Gallus gallus*), kdy jim na obrazovce umístěné horizontálně nad nimi promítal různě velkou siluetu letícího dravce a v druhé části experimentu siluetu jedné velikosti, ale v různé rychlosti. Kohoutci (hlas pro vzdušného predátora u kura domácího produkují pouze samci) varovali, co do počtu varovných hlasů pro vzdušného predátora, nejvíce při dvou největších atrapách a při atrapě rychle letící. Jejich reakce tedy odrážela aktuální míru nebezpečí. Míra nebezpečí je však vyjádřena i v dalších parametrech toho hlasu, kdy při větším nebezpečí jsou hlasy kratší délky, hlasitější, jasnější a o nižší frekvenci (Wilson and Evans 2012). Slepičky, kterým pak přehrávali získané playbacky samců, vykazovaly silnější odpověď pouze na zvyšování amplitudy (Wilson and Evans 2012). To že se jedná o parametr, který snadno podléhá degradaci v závislosti na okolním prostředí, autoři vysvětlují tím, že se jedná o signál produkovaný samcem určený partnerkám, které ho většinou obklopují, tudíž je mezi nimi malá vzdálenost.

V prvním případě tu tedy máme specifické varovné hlasy pro určitou kategorii predátora („referential signals“; Seyfarth 1980) a v případě druhém nám frekvence použití

varovného hlasu odráží aktuální míru nebezpečí, tedy spíše zohledňuje to, jak rychle je potřeba prchat („response urgency“; Robinson 1980 in Macedonia and Evans 1993). Oba způsoby nám, ale reflektují hlavně loveckou techniku predátora, směr odkud nebezpečí přichází a tedy nejlepší způsob úniku predátorovi.

Důležitým faktorem je právě i příjemce signálu a jeho adaptivní reakce na specifický varovný signál („functional reference“; Macedonia and Evans 1993). Reakce je testována pomocí nahrávek varovných hlasů, které jsou přehrávány izolovaně bez kontextu a měly by vyvolat u posluchačů stejnou reakci, jako kdyby se skutečně objevil predátor. Varování obsahující informaci o kategorii predátora a spouštěcí funkční odpověď posluchačů bylo z ptáků potvrzeno u Galliformes (*Gallus gallus*), z Passeriformes u Acanthizidae (*Sericornis frontalis*), Corvidae (*Perisoreus infaustus*), Paridae (*Parus major*), Turdidae (*Turdus migratorius*) a Parulidae (*Setophaga petechia*) (reviewed in Gill and Bierema 2013; Tab.1) a z Cuculiformes u jihoamerické kukačky (*Crotophaga ani*) (Grievess et al. 2014). Specifické varovné hlasy byly zjištěny i u dalších druhů, ale v řadě studií právě chybí ověření funkčnosti signálu pomocí playbacků (Gill and Bierema 2013).

Kategorie predátora pro specifický varovný hlas může být i velmi úzká (Gill and Sealy 2004). Jako například u lesňáčka žlutého, který na svého hnízdního parazita vlohovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) produkuje „seet“ volání. Děje se tak pouze u sympatricky žijících jedinců. V případě, kdy lesňáčkovi v blízkosti přehrávali playback s tímto varováním, samice rovněž varovali a ihned spěchali zasednout na hnízdo (zabránit vložení parazitického vejce). Reakce byla nejsilnější v období kladení snůšky. Testovali také, zda lesňáček v hlase nějak zohledňuje aktuální míru nebezpečí, kdy atrapu vlohovce umisťovali do různé vzdálenosti od hnízda. Rychlost produkce „seet“ se však s ohledem na vzdálenost atrapy nijak neměnila.

Právě ale různé modifikace produkce varovného hlasu může u jiného druhu sloužit jako prostředek k vyjádření míry nebezpečí predátora. Střízlíkovec bělobrvý používá jako varovný hlas pro vzdušného predátora vrzavý trill složený z různého počtu elementů. A právě počet použitých elementů hraje roli ve vyjádření urgency situace. Čím blíže byl predátor střízlíkovi, tím větší byl počet použitých elementů v trillu a vyšší dominantní frekvence (Leavesley and Magrath 2005). Použité počty elementů měly stupňující se charakter spíše než přesné početní kategorie. A stejně tak střízlíkovi rychleji prchali do úkrytu při přehrávání trillových playbacků s větším počtem elementů. Zajímavostí tohoto pokusu bylo, že v první části použili živé prolétající predátory flétnáky stračí (*Strepera*

graculina) nalákané na vlastní mobbingové hlasy vůči sovce bubuk (*Ninox novaeseelandidae*); střízlíkovci na tyto hlasy nereagují.

Tab. 1: Přehled druhů s prokázanou „functional reference“ (převzato z Gill and Bierema 2013).

Table 1: Summary of bird species for which evidence exists for functional reference in alarm calls. This table includes species for which both production and perception specificity criteria (Macedonia & Evans 1993; Evans 1997) were tested through observational and/or experimental approaches

Species ^a	Functional reference	Alarm call	Production Specificity ^b	Conspecific receiver(s)	Perception specificity
Galliformes					
Fowl	Predator category	Scream	Aerial stimuli	Adults	Look upward, crouch down
		Cut!—cut-cut-cut-KAAAAH!	Ground predators	Adults	Stand erect, scan ground
Passeriformes					
Acanthizidae White-browed scrubwren	Predator category, distance	Buzz	Ground predators (snakes and mammals), perched avian predators	Nestlings Adults	Cease begging Not tested
		Trill	Aerial predators	<5-d-old nestlings 11-d-old nestlings, fledglings Adults	No response Cease begging Scan environment or fly to cover
Corvidae Siberian jay	Predator category, behaviour	Alert	Searching hawks	Group members	Fly to cover; scan
		Attack	Hawks attacking prey	Group members	Fly to cover; scan; fly around treetops
		Perched hawk Ki-ki	Perched hawks Perched hawks	Group members Group members	Scan and treetop searches Not tested
		Long croak, short croak, gargle Mew-a, mew, siren	Perched owls Perched avian predators	Group members Group members	Not tested Not tested
Paridae Great tit	Predator category	Chicka	Jungle crows	Nestlings Adults	Crouched ^c Horizontal scan
		Jar	Rat snakes	Nestlings Adults	Left nest ^c Look down
Turdidae American robin	Predator category	seet ^d	Aerial predators	Flock members	Stopped calling, scanned sky
		Chuck	Avian and terrestrial predators	Flock members	Not tested
		Yeep/chirp	Avian and terrestrial predators	Flock members	Not tested
Parulidae Yellow warbler	Predator category	Seet	Brown-headed cowbird, primarily when warbler has eggs	Mates during breeding Nestlings	Nest-protection behaviour No change in activity
		Chip, metallic chip	Avian and mammalian nest predators, conspecifics	Mates during breeding Nestlings	Frequent perch changes, alarm calling Become inactive

^aSources: Fowl, *Gallus gallus*: Collias & Joos 1953; Gyger et al. 1987; Evans et al. 1993; Palleroni et al. 2005; White-browed scrubwren, *Sericornis frontalis*: Higgins & Peter 2002; Leavesley & Magrath 2005; Magrath et al. 2006; Platzen & Magrath 2005; Siberian jays, *Perisoreus infaustus*: Griesser 2008, 2009; Great tits, *Parus major*: Suzuki 2011, 2012; American robins, *Turdus migratorius*: Gottfried et al. 1985; Vanderhoff & Eason 2009a,b; Yellow warblers, *Setophaga petechia*: Hobson et al. 1988; Hobson & Sealy 1989; Gill & Sealy 1996, 2003, 2004; Bierema and Gill, unpublished data.

^bProduction specificity refers to production of alarm calls by adults only. Production of alarm calls by nestlings and fledglings has not been studied.

^cNestling responses were quantified during model predator presentation trials. Although perception specificity was not addressed using playback experiments, we include these results here because neither models nor parents were likely to be visible to the nestlings. However, further testing is required with playbacks.

^dResponses to the seet call were compared with those to white noise, rather than other alarm calls used by robins in predatory contexts. Additional testing is required to confirm that this call elicits behaviour distinct from other alarm calls in this species' repertoire.

U rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) bylo rovněž zjištěno, že používá varovný signál stupňující se rychlosti místo specifických varovných hlasů (Welbergen and Davies 2007). V první části experimentu byly v blízkosti hnízda rákosníkovi prezentovány tři různé atrapy. Jednalo se o atrapu jeho hnízdního parazita kukačky (*Cuculus canorus*), atrapu predátora dospělců krahujce (*Accipiter nisus*) a kontrolní atrapu neškodného druhu čírky (*Anas crecca*). V průběhu experimentu zaznamenávali počty předem definovaných zvuků (krek, churr, rasp, zpěv, snap – cvaknutí čelistmi). Použití zvuků rasp a snap korelovalo s mobbingovým chování rákosníků, tudíž se jedná o mobbingové signály. Žádný z hlasů nebyl specifický pro konkrétní atrapu, ale počet použitých hlasů se průkazně mezi atrapami lišil. Nejvíce varovali právě na kukačku, která pro hnízdo představuje největší nebezpečí (Obr. 1). Hlas rasp má ostrý jasný začátek a je širokého frekvenčního spektra, tudíž je dobře detekovatelný. V druhé části experimentu pomocí nahrávek varování rákosník různých rychlostí zjistili, že s jeho rostoucím použitím se k mobbujícímu domácímu páru přidávalo více konspecifických sousedů. Signál však není určen jenom jim, neboť domácí pár počet přítomných sousedů nijak při mobbingu nezohledňuje a navíc vůči nim někdy vykazuje antagonistické chování.

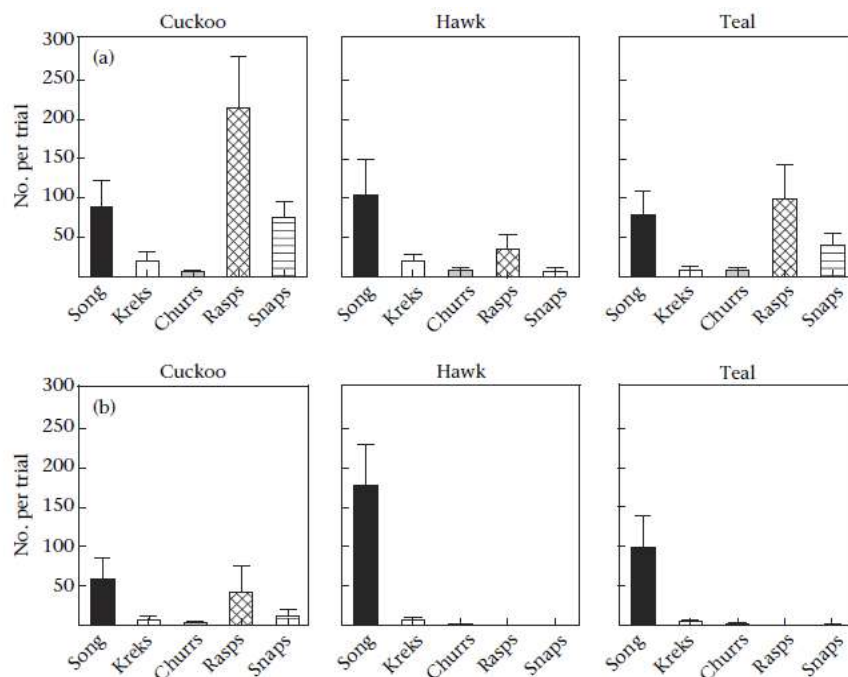
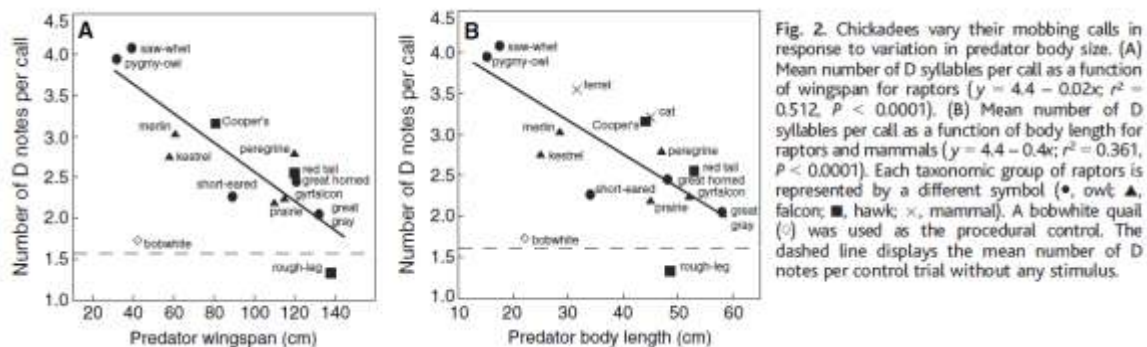


Figure 3. Mean (\pm SE) number of song syllables, kreks, churrs, rasps and snaps recorded at nests presented with different mount species (cuckoo, hawk, teal) presented either (a) next to the nest or (b) 50 cm from the nest ($N = 24$ nests for each distance).

Obr. 1: Průměrný počet hlasů zaznamenaný v přítomnosti 3 různých atrap umístěných (a) hned u hnízda, (b) ve vzdálenosti 50 cm od hnízda (převzato z Welbergen and Davies 2007).

Někdy může daný druh využívat kombinaci specifického varovného hlasu a modulaci rychlosti hlasu nesespecifického. Hlasový repertoár sýkory černohlavé (*Parus atricapillus*) je znám dopodrobna a obsahuje specifický varovný hlas „seet“ pro letícího vzdušného predátora a pro sedícího predátora nesespecifický hlasitý širokofrekvenční varovný hlas „chick-a-dee“, který je zároveň využíván i v jiném než antipredačním kontextu (Ficken et al. 1978). Hlas „chick-a-dee“ je složen z kombinace čtyř slabik (A,B,C,D), jejichž rozdílné proporcionální použití spolu s celkovou rychlostí produkce varovných hlasů odráží míru nebezpečí. Podrobněji se právě na hlas „chick-a-dee“ zaměřili ve studii, kdy sýkoře prezentovali 15 různých živých predátorů, v kombinaci 2 savců a 13 dravců, představující rostoucí velikostní škálu od nejmenšího kulíška (*Glaucidium gnoma*) až po výra (*Bubo virginianus*) (Templeton 2005). Kulíšek a další spíše menší obratnější dravci představovali pro sýkoru právě největší nebezpečí. A právě na ně, jak akustické analýzy odhalily, produkují sýkory největší počet hlasů s největším počtem slabik D (Obr. 2). I reakce na savčí predátory, kočku (*Felis domesticus*) a tchoře (*Mustela putorius*), měla tento charakter. Zajímavé je, když se to dá do kontextu s jinou prací, kdy sýkorám černohlavým prezentovali jeden typ dravce ve dvou různých vzdálenostech (Backer and Becker 2002). Silnější reakci na dravce umístěného blíž, vysvětloval počet použitých slabik A a B, zatímco počet použitých slabik D se vzdáleností neměnil. To, že je v hlase obsažená informace pro posluchače, testovali opět pomocí playbacků (Templeton 2005). Použili varování na kulíška, výra a jako kontrolu měli hlas čížka (*Carduelis pinus*). Sýkory nejvíce varovaly při nahrávce mobbingových hlasů na kulíška a se i nejvíce přibližovaly k přehrávači. Hlas „chick-a-dee“ tedy může nést, až překvapivě podrobnou informaci o míře nebezpečí. Není úplně překvapivé, že na podobném principu funguje tento hlas i u sýkory karolinské (*Parus carolinensis*) (Soard and Ritchison 2009) a sýkory rezavoboké (*Baleophus bicolor*) (Courter and Ritchison 2010). U obou druhů opět hraje roli slabika D ve vyjádření míry nebezpečí související s velikostí těla predátora, kdy menší dravec pro ně představuje větší nebezpečí.



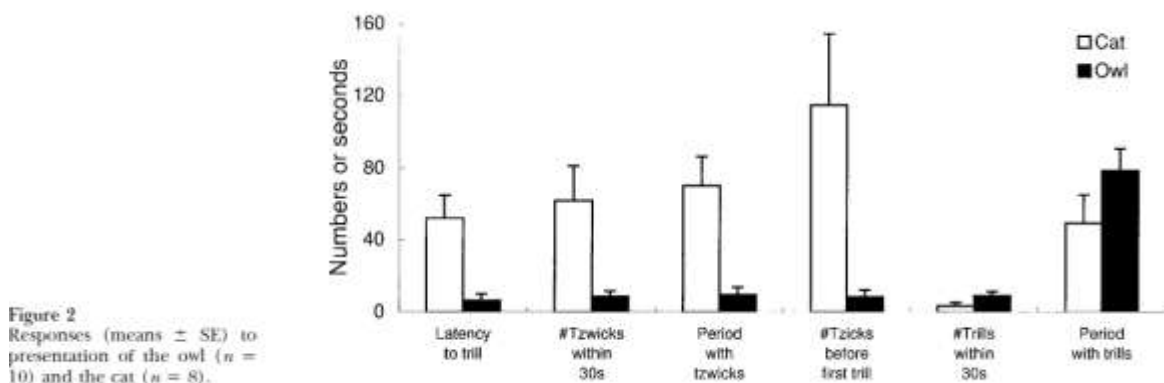
Obr. 2: Počet slabik D v závislosti na (A) rozpětí křídel a (B) velikosti těla predátora (převzato z Templeton 2005).

I sýkora koňadra využívá oba způsoby kódování informace o nebezpečí. U koňadry byly prokázány dva specifické varovné hlasy na hnízdní predátory (Suzuki 2011). Na hada varuje pomocí hlasu „jar“, který je složen z několika časově různě dlouhých širokofrekvenčních elementů. Druhým hlasem je „chicka“, který je kombinací několik rozdílných zvuků a má různé modifikace, používán je pro ptačí a savčí predátory (Suzuki 2011, Suzuki and Ueda 2013 in Suzuki 2011). Oba zvuky vyvolávají rozdílnou antipredační strategii u jejich altriciálních mláďat (Suzuki 2011). V následující studii se zaměřili právě na hlas „chicka“ a jeho strukturu (Suzuki 2014). U hnízdní budky sýkor demonstrovali živého hada představujícího největší nebezpečí, vycpaninu sobola (*Martes melampus*) jako střední nebezpečí, vycpaninu vrány (*Corvus macrorhynchos*) jako menší nebezpečí, a jako neškodnou kontrolu vycpaninu hrdličku (*Streptopelia orientalis*). Hlas „jar“ byl použit pouze na hada. Na sobola varovali více než na vránu. U hlasu „chicka“ bylo pomocí akustické analýzy definováno 11 rozdílných slabik, které byly během experimentů zaznamenány v 175 různých kombinacích, použité kombinace se na atrapu sobola a vránu lišily. Rychlost a kombinace slabik odráží míru nebezpečí. Pro mláďata však u hlasu „chicka“ není nutné rozpoznání této detailnější informace, neboť pro savčího i ptačího predátora volí stejné antipredační chování – přitisknutí se na dno dutiny, aby na ně predátor nedosáhl.

Dalším příkladem druhu, který využívá kombinaci specifických varovných hlasů a frekvenci varování, je sojka zlověstná (Grieser 2009). Jedná se o sociální druh žijící ve skupinkách, které obhajují celoroční teritoria. Skupina se sestává s rozmnožujícího se páru a několika dalších příbuzných či nepříbuzných členů. Během studie byly sojkám na krmítku prezentovány 3 atrapy kategorie denní dravec (*Accipiter gentilis*, *Accipiter nisus*, *Falco subbuteus*) a 3 atrapy kategorie sova (*Surnia ulula*, *Strix uralensis*, *Glaucidium passerinum*). Největší nebezpečí představuje jestřáb a sovice. Při mobbingu atrap sojka

použila až 14 rozdílných hlasů, z toho 5 jich bylo specifických pro kategorii predátora. Na více nebezpečné predátory varovali celkově větším počtem použitých hlasů. V tomto případě hrála roli ještě další motivace a to míra příbuznosti v rámci skupiny, kdy příbuzní si jedinci varovali více.

U timálie šedé, která hnízdí kooperativně a žije ve skupinách složené z rozmnožujícího se páru a několika helperů, byl již znám specifický hlas pro vzdušného predátora (hlasité hluboké štěknutí – „bark“). A také že na pozemní predátory, ale i sedící dravce, reaguje intenzivním mobbingem a používá při tom dvou mobbingových hlasů: krátké kovově znějící „tzwick“ a dlouhý trill (Zahavi and Zahavi 1997 in Naguib et al. 1999). Jakým způsobem, jsou tyto dva hlasy použity v kontextu predátora, blíže zjišťovali v experimentu, kdy rodinným skupinám timálií prezentovali vycpané kalouse pustovky (*Asio flammeus*) a živé kočky (*Felis communis*). V reakci na oba predátory byl jako první vždy použit hlas „tzwick“. Na kočku ho však použili ve větší míře i dál spolu v kombinaci s trillem, zatímco na sovu rychle přešli do čistých trillů (Obr. 3). Hlas tzwick tak odráží míru urgency nebezpečnosti dané situace (Naguib et al. 1999).



Obr. 3: Čas strávený sledovanými parametry hlasové reakce na atrapu kočky a kalouse (převzato z Naguib et al. 1999).

Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*) používá v reakci na vzdušného predátora dva různé hlasy v závislosti na jeho vzdálenosti (Klum and Curio 1983). Na menší model představující přelétajícího dravce ve vysoké vzdálenosti produkovali dobře známý hlas „seet“, kterým upozorňují ostatní na predátora, ale zároveň neupozorňují na svou pozici. Na větší model demonstrující bezprostřední nebezpečí produkovali jiný typ hlučného varování („scolding“), které je slyšitelné na větší vzdálenost a upozorní tedy větší počet posluchačů. Zároveň může také sloužit jako signál predátorovi se snahou odradit ho od útoku.

Již dříve bylo u kooperativně hnízdící kukačky ani identifikováno použití různých typů hlasu v závislosti na kontextu situace (Davis 1940 in Grieves et al. 2014), mezi nimi také varovné hlasy „chlurp“ a „ahnee alarm“. Jejich signální funkčnost se rozhodli Grieves et al. (2014) otestovat tradičním způsobem metodicky inspirování klasickou studií na kočkodanech (Seyfarth et al. 1980). Nejprve tedy pořizovaly hlasové nahrávky v přirozeném prostředí kukaček a zaznamenávali v jakém kontextu – tedy v setkání s jakým predátorem, byly použity. Akustickou analýzou poté ověřili, že jimi pouze uchem předdefinované dva hlasy, jsou skutečně akusticky rozdílné (Obr. 4). Přitom by se mohlo zdát při pohledu na spektrogramy, že se liší pouze v časové délce elementů. Zároveň prokázali, že hlas „chlurp“ byl používán v přítomnosti letících dravců, zatímco „ahnee alarm“ na pozemní predátory. Funkčnost signálů ověřili opět pomocí playbacků, kdy na varování na vzdušného predátora, hledaly kukačky úkryt v husté vegetaci či nízkým letem zamířili do úkrytu. A před avizovaným nebezpečím ze země vylétaly na vyšší větve.

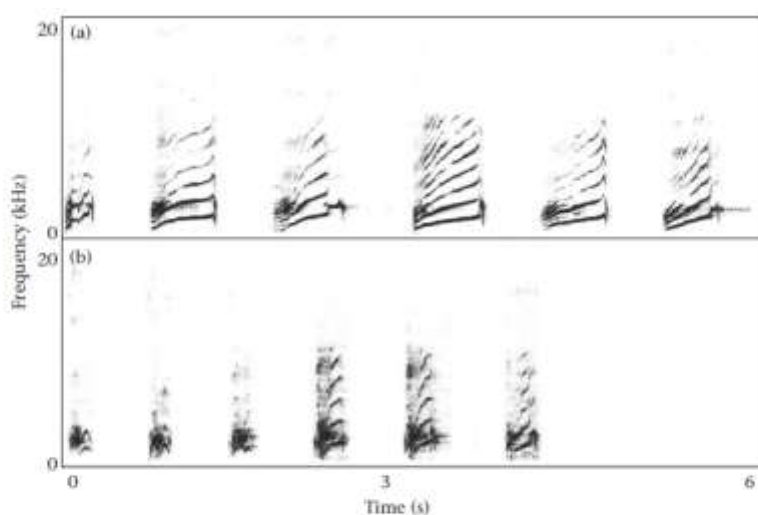


Figure 1. Spectrogram showing six representative examples of the (a) ahnee alarm and (b) chlurp stimuli used in the playback experiments. Ahnee alarm: duration = 597.5 ms, frequency = 2335.3 Hz, pitch = 1593.8 Hz, FM = 14.9 (degrees), AM = -0.00011 (1/r), Wiener entropy = -5.3. Chlurp: duration = 295.0 ms, frequency = 2324.3 Hz, pitch = 1777.3 Hz, FM = 34.1 (degrees), AM = 0.00019 (1/r), Wiener entropy = -4.0. Values are expressed as means ($N = 6$ for each stimulus type). Acoustic measurements were calculated using the feature statistics across interval option in Sound Analysis Pro (Ofer Tchernichovski, <http://soundanalysispro.com>). Exemplar ahnee alarm stimuli were collected from five different groups in response to human disturbances and chlurp stimuli were recorded from four different groups in response to flying red-tailed hawks, *Buteo jamaicensis*. Exemplars were chosen to represent both the variation within stimuli of the same type and variation between stimulus types.

Obr. 4: Varovné hlasy jihoamerické kukačky ani – (a) ahnee alarm, (b) chlurp. (převzato z Grieves et al. 2014).

1.3. Cíle

Pěnice vlašská (*Sylvia nisoria*) je velmi zajímavým druhem co do potenciálu varovných hlasů. Jedná se o pěnici mající výrazné hlasové schopnosti (Schmidt 1981, Neuschulz 1988). Svým nepřeslechnutelným varováním probouzí zájem a aktivitu příslušníků svého i jiných druhů ve svém okolí (Neuschulz 1988). Již je známo, že pěnice rozlišuje pomocí varovného hlasu nebezpečného predátora od neutrální kontroly (Neuschulz 1988, Polak 2013). My jsme se rozhodli objasnit, jak moc pěnice vlašská zohledňuje ve svém varování aktuální míru nebezpečí predátora v hnízdním kontextu a jakým způsobem je informace kódována.

Cílem naší studie bylo:

- a) Popsat repertoár hlasových projevů při obraně hnízda pěnice vlašské.
- b) Zjistit, zda je antipredační vokalizace závislá na typu a nebezpečí predátora.
- c) Zjistit, zda je rozdíl v míře vokalizace mezi pohlavími.
- d) Zjistit, zda je nějaká reakce mláďat na hlasy rodičů.

2. Materiál a metodika

2.1. Pěnice vlašská (*Sylvia nisoria*)

2.1.1. Ekologie

Jedná se o největší a nejrobustnější pěnici rodu *Sylvia* centrálně palearktického rozšíření, jako hnízdící druh ji najdeme v centrální a východní Evropě, kde se východní hranice jejího hnízdního areálu táhne až do střední Asie (Schmidt 1981). Zimuje ve východní tropické Africe. Dospělí jedinci jsou značně filopatričtí, obzvláště samci se opakovaně vrací na stejná hnízdiště (Shirihai et al. 2001).

Co se týče habitatu, preferuje pěnice vlašská mozaikovitou otevřenou krajinu s bohatě strukturovanou vegetací se zastoupením trnitých keřů. Důležitou součástí vhodného prostředí jsou jednotlivé vyšší stromy (keře), které slouží jako posedové místo pro zpívající samce obhajující teritorium (Shirihai et al. 2001, Neuschulz 1988). Někteří sousední samci dokonce využívají stejné posedy (často suchá větev) pro své teritoriální zpěvy; často je pak velmi obtížné stanovit hranice sousedících hnízdních okrsků (Schmidt 1981). Pěnici vlašskou tedy najdeme jak na sušších místech (pastviny, náspy podél kolejí, kamenité svahy), ale i v říčních nivách disponujícími roztroušenými skupinami keřů (např. v Německu, Neuschulz 1988).

Zajímavá je její hnízdní asociace s ťuhýkem obecným (*Lanius collurio*) nebo ťuhýkem středoasijským (*Lanius isabellinus*). Pro pěnici vlašskou a ťuhýka obecného může být sousedství či překryv teritorií až v 85-93% případů (Shirihai et al. 2001). Z jiné studie navíc vyplývá, že zejména pěnice nehnízdí izolovaně od ťuhýka (Neuschulz 1988). Jejich hnízda často najdeme jen pár metrů od sebe či dokonce v tom samém keři (Neuschulz 1988, vlastní pozorování). Samotné umístění hnízda se však s ohledem na mikrohabitatové charakteristiky mezi druhy liší (Kuzniak et al. 2001). Častým vysvětlením společného hnízdění jsou podobné habitatové nároky pěnice vlašské a ťuhýka (Niethammer 1937, Gotzman 1965 in Schmidt 1981), přispívá i to, že si nejsou potravními konkurenty (Schmidt 1981). Pěnice by navíc mohla profitovat z velké ostražitosti a agresivního chování ťuhýka vůči hnízdním predátorům, díky čemuž má vyšší hnízdní úspěšnost (Neuschulz 1988). Což, zdá se, platí oboustranně, tedy i pro ťuhýka (Golawski 2007). Ale to, že by si pěnice vlašská cíleně vybírala pro hnízdění teritoria ťuhýka, poněkud vylučují jejich poměrně synchronní přiletý ze zimoviště na hnízdiště (Kuzniak 1991).

2.1.2. Vokalizace

Zpěv pěnice vlašské je melodický, zvučný, energického přednesu, podobný zpěvu pěnice slavíkové, na rozdíl od něhož však působí tvrději, hruběji a má kratší fráze. Hojně jsou v něm zařazené nízko posazené flétnovité tóny (Bergmann and Helb 1982 in Shirihai et al. 2001) a používání různých zdvojených elementů (Neuschulz 1988, Hölzinger 1999). Začlenění a četnost použití imitací jiných druhů do vlastního repertoáru se individuálně liší a je závislé i na okolním prostředí. Nejčastěji se tedy jedná o části zpěvu či volání druhů s podobnými ekologickými nároky jako je ťuhák obecný, pěnice hnědokřídla (*Sylvia communis*), konopka obecná (*Carduelis spinosa*), zvonek zelený (*Carduelis chloris*), stehlík obecný (*Carduelis carduelis*), skřivan polní (*Alauda arvensis*), chocholouš obecný (*Galerida cristata*) či bramborníček černohlavý (*Saxicola torquata*) (Schmidt 1981). Nezaměnitelným její zpěv činí drnčivé volání „trrrt“, často předcházející zpěv či je vkládáno mezi strofy. Zpěv bývá obvykle kratší (3 – 5 sekund), ale při velkém vzrušení dosahují fráze délky 15 - 25 sekund a jsou přednášeny v poměrně krátkých intervalech (Shirihai et al. 2001).

V čase vrcholného toku samci používají optickoakustický signál, kterým je stoupavý let doprovázený teritoriálním zpěvem. Zpívat začínají krátce po vzletu (Neuschulz 1988, Hölzinger 1999) nahoru a zakončen rychlým klouzavým sletem do výchozího bodu, ale i do 10-20 metrů vzdálené vegetace. Tento zpěvný vzlet je často doplněn dalším akustickým prvkem, kterým je velmi dobře slyšitelné tleskání křídly nad zády (Neuschulz 1981, vlastní pozorování) v sérii 5-27 úderů (Neuschulz 1988, Hölzinger 1999).

Již zmíněné volání „trrrt“ (rattling) ve své krátké drnčivé podobě slouží také jako hojně používaný kontaktní hlas, jehož trvání a důraznost závisí na konkrétních okolnostech (Shirihai et al. 2001). Samci je často přednášen v dvouslabičné podobě „trrt-trrrt“ nebo prodloužen se zvolňujícím tempem ke konci. U samic se většinou sestává z 5-6 nižších tupých elementů, popisován jako „dä-dä-dä-dä-dä“ či „cha-cha-cha-cha-cha“ (Cramp 1992).

Jako vzácný kontaktní hlas slouží i jednotlivý element volání „trrrt“ přednášený ostřeji, popisován jako „tek“ nebo „tsek“ podobný volání pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) ale měkčí (Cramp 1992). Dalším kontaktním hlasem je kňouravé jednoslabičné či zdvojené „dajj“ (Shirihai et al. 2001), jinak popisováno také jako „dziu“ (Cramp 1992), které často předchází právě volání „trrrrt“, zejména při větším vzrušení a v období toku (Cramp 1992).

Varovné hlasy jsou v podstatě další variantou použití volání „trrrt“, kdy se opět délka a intenzita přednesu mění s mírou vzrušení. Při větším vzrušení je delší, rychlejší, jednotlivé elementy znějí kratce a ostře. Samice má v porovnání se samcem varovný hlas frekvenčně níže posazený, pomalejšího tempa, delšími elementy ale celkově kratší (Neuschulz 1988, Cramp 1992, Hölzinger 1999).

Zvukově zcela odlišné je hluboké hrdelní „draa“, či „wäd“, produkované se zavřeným zobákem, jež bylo u pěníc vlašské pozorováno v rozdílných situacích a často v blízkosti hnízda (Neuschulz 1988, Cramp 1992, Shiridai et al. 2001). Ale také například při konfliktu se sousedy, při opakovaném přehrávání provokační nahrávky, kdy není nalezen původce. Možná funkce je i souznící hlas v rámci páru, neboť je slyšen i mezi zpěvem z husté vegetace (Neuschulz 1988). Popisován je však jako spíše vzácnější zvuk používaný převážně samicí v nejednoznačných situacích. Pokud je situace vyhodnocena jako nebezpečí, může po něm právě následovat varování „trrrrt“ (Neuschulz 1988). Co se týče samotného průběhu varování při ohrožení hnízda, začíná varovat často jako první samice, která vyhledává potravu ve větší blízkosti hnízda. Při silném vyrušení zahajuje varování důrazným trillem (rychlou řadou kliků), který přechází do dlouhého varování pomalejšího tempa. Samec může do varování vkládat i části zpěvů, které znějí však vyšší a zhuštěnější. Společné varování obou pohlaví akustický dojem značně posiluje (Neuschulz 1988).

Zmiňován je i „výkřik v tísní“ (z německého Schrecklaut), který pěníce vydává při manipulaci v ruce kroužkovatele nebo když je proháněna ťuhýkem (Neuschulz 1988).

Mláďata se na hnízdě ozývají jednoslabičným žebravým hlasem „cherp“ (Steinfatt 1938). Ve věku 1-2dny před opuštěním hnízda zařazují i první klikavé zvuky podobné jednotlivým elementům „trrrt“ dospělých (Neuschulz 1988, Cramp 1992).

2.2. Studovaná lokalita

Data byla sbírána během dvou hnízdních sezón vždy v období konec května až polovina července.

V první sezoně roku 2014 probíhaly veškeré experimenty na lokalitě Načeratický kopec a v jeho blízkém okolí (remízky mezi obcemi Načeratice a Tasovice). Jedná se o přírodní památku ležící na jihovýchodním okraji Českého masívu v okrese Znojmo, kde nám byla dle studií z předchozích let a dle plánu péče (Horal 2008 ex Plán péče PP) známa početná populace pěnice vlašské.

V následující sezoně 2015 byla na části PP Načeratického kopce vyhlášena klidová zóna, vylučující jakékoliv rušení ptactva během reprodukční sezóny. Proto jsme s ohledem na biotopové preference námi studovaného druhu vytipovali další nové lokality na Znojemsku, kde jsme provedli monitoring zpívajících samců pěnice vlašské. Jako nejvhodnější nové lokality byly zvoleny: Mašovická střelnice, Havranické vřesoviště a okolí obcí Popice a Konice na Východním okraji NP Podyjí.

Na sledovaných lokalitách jsme prohledali všechna zjištěná teritoria samců (určena dle zpívajících samců). Zaznamenávali jsme všechna aktivní hnízda a jejich aktuální stav (počet vajec/počet mlád'at/stáří mlád'at). V sezoně 2014 jsme pro navýšení počtu hnízd pro experiment využili i hledání náhradních snůšek v teritoriích, kde byla vajíčka či mlád'ata pěnice vlašské zpredována ještě před pokusem.

V sezoně 2014 bylo nalezeno celkem 21 aktivních hnízd pěnice vlašské (včetně 2 náhradních snůšek). Do samotného pokusu vstupovalo celkem 12 hnízd. Akustickou analýzu jsem provedla pro 4 hnízda. Následně zjištěná hnízdní úspěšnost u všech nalezených hnízd byla 52%; tedy zdárně bylo vyvedeno 11 hnízd.

V sezoně 2015 bylo nalezeno celkem 32 aktivních hnízd (všechna první snůšky) (Tab. 2). Do pokusu vstupovalo celkem 15 hnízd. Akustickou analýzu jsem provedla pro 4 hnízda. Hnízdní úspěšnost všech nalezených hnízd byla 53%; tzn. zdárně vyvedeno 17 hnízd.

Tab. 2: Přehled hnízd pěnice vlašské na studovaných lokalitách v obou sezónách (N=nehledáno).

Lokalita	Sezona	Nalezeno hnízd	Hnízda v experimentu	Úspěšně vyvedeno (%)
Načeratický kopec	2014	20	11	10 (50%)
	2015	7	3	4 (43%)
Okolí Načeratic - Tasovic	2014	1	1	1 (100%)
	2015	6	4	4 (67%)
Havraníky	2014	N	0	0
	2015	6	2	3 (50%)
Mašovická střelnice	2014	N	0	0
	2015	10	6	6 (60%)
Okolí Popic - Konic	2014	N	0	0
	2015	3	0	1 (33%)

2.3. Průběh experimentu

V náhodném pořadí bylo u každého hnízda prezentováno 5 vycpaných atrap představující různou míru nebezpečí pro rodičovský pár a pro mláďata: krahujec obecný (*Accipiter nisus*; predátor dospělců a vyvedených mláďat), straka obecná (*Pica pica*; predátor hnízd a částečně nebezpečná dospělcům), sojka obecná (*Garrulus glandarius*; predátor hnízd), ťuhák obecný (hnízdní soused, agresivní vůči jiným ptačím druhům, potenciální predátor drobných ptáků – dospělců i hnízd) a holub (*Columba livia f. domestica*; neškodný kontrolní druh velikosti krahujce, sojky a straky). Experiment probíhal ve věku mláďat 7-12 dní.

Do bezprostřední blízkosti hnízda (80-100 cm) byla na 1,5 m dlouhé tyči umístěna atrapa predátora s pohledem směřujícím do hnízda. Jednotlivý pokus trval 20 minut, po něm následovala pauza v délce minimálně 1 hodiny, než byla u hnízda prezentována atrapa další, aby měli rodiče dostatek času nakrmit mláďata a uklidnit se.

Pokusy byly zaznamenávány na kameru (Sony DCR-SR) a doplněny komentářem pozorovaného chování rodičovského páru během experimentu. K nahrávání hlasů byly použity všesměrový mikrofon (Sehnheisser ME66) instalován na stojanu při zemi do metru od atrapy, miniaturní mikrofon ke snímání hlasu mláďat umístěný přímo u hnízda a audiorekordér (Marantz PMD 661).

2.4. Akustická analýza

Pro akustickou analýzu bylo vyhodnoceno celkem 8 hnízd; z každé sezóny 4 hnízda.

Hlasové záznamy ve formátu wave byly vyhodnoceny v bioakustickém programu Raven Pro version 1.5 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, U.S.A.) Ve spektrogramech byly vyznačeny jednotlivé zvuky a pro ně změřeny parametry: minimální frekvence, maximální frekvence, dominantní frekvence, frekvenční rozsah, 90%-tní frekvenční rozsah, délka trvání a určena přítomnost harmonické struktury. Počty výskytu jednotlivých typů hlasů byly poté použity v analýzách.

Dále byly zjištěny celkové počty kliků (klik je jednotlivý element typického varování „trrrt“, což je považováno za jednu sadu kliků) a čas strávený klikáním během experimentu pro každé pohlaví samostatně. Dále byly změřeny časové délky sad a v rámci sady byl spočítán počet elementů (kliků) a v rámci sady spočítána rychlost klikání (klik/s).

2.5. Statistické hodnocení

Jednotlivé zvuky jsem si primárně rozdělila do skupin (podle jejich rozdílů sledovatelných sluchem, ale i podle jejich charakteristik na spektrogramu): klik, klicktét, tét, broadtét, švit, vrz, vrét, jet, jetét a hlas mláděte. Platnost rozdělení do těchto skupin byla poté otestována vizualizací vybraných reprezentantů jednotlivých typů zvuků pomocí ordinačního diagramu Principal Component Analysis (PCA) v programu Canoco (Ter Braak and Šmilauer, 2012) založené na výše zmíněných měřených parametrech.

Ostatní statistické analýzy byly provedeny v programu R 2.14.1 (The R foundation for statistical computing 2011) a neparametrický test v programu Statistika 13.0 (StatSoft Inc. 2014).

Pro analýzu vysvětlovaných proměnných celkový počet kliků a čas strávený klikáním byl použit zobecněný lineární smíšený model (LME), kdy identita hnízda (páru) byla definována jako faktor s náhodným efektem. Důvodem byla pseudoreplikace vzniklá analýzou dat pro oba jedince v páru zvlášť. Data neměla normální rozdělení (Kolmogorov-Smirnovův test: celkový počet kliků: $D = 0,207$, $p < 0,003$; čas strávený klikáním: $D = 0,200$, $p = 0,005$), proto byla normalizována logaritmickou transformací

Vysvětlujícími proměnnými v těchto modelech byly: atrapa, pohlaví, věk mlád'at (jako spojitá proměnná) a pořadí atrap (jako kategoriální proměnná). U kategoriálních proměnných byly rozdíly mezi jednotlivými kategoriemi testovány pomocí Tukeyho HSD post hoc testu s Tukeyho korekcí.

Pro analýzu počtů dalších zvuků podpořených analýzou PCA byl rovněž otestován vliv vysvětlujících proměnných (atrapa, pohlaví, věk mlád'at a pořadí atrap). Tyto zvuky nebylo možné přiřadit jednotlivým jedincům v rámci páru, proto jsem počítala s celkovým počtem zvuků vydaných samcem i samicí dohromady. Z toho důvodu nebylo nutné používat smíšený model s náhodným faktorem. Nicméně, výskyt těchto typů zvuků byl více nepravidelný než v případě klikání a proto nejenže data nepocházela z normálního rozdělení (Kolmogorov-Smirnovův test: tét: $D=0,355$, $p<0,010$; vrz: $D=0,424$, $p<0,010$; mládě: $D=0,325$, $p<<0,01$) ale ani se nepodařilo je normalizovat. Proto jsem použila neparametrický Kruskal-Walissův test (KW). Rozdíly mezi jednotlivými hladinami kategoriálních proměnných jsem pak stanovila pomocí Multiple Comparison Kruskal-Wallisova testu.

Pro analýzu sad kliků jsem použila opět zobecněné lineární smíšené modely s definovaným náhodným faktorem identita hnízda, s vysvětlujícími proměnnými: atrapa, pohlaví a pořadí atrap. Jako vysvětlované proměnné jsem použila délka trvání jedné sady kliků, počet elementů v jedné sadě kliků a rychlost klikání v rámci sady kliků (počet kliků za sekundu). Z příliš objemných dat pro tuto analýzu ($n_{\text{sad}}=23725$) byl udělaný náhodný výběr ($n_{\text{výběr sad}}=234$).

3. Výsledky

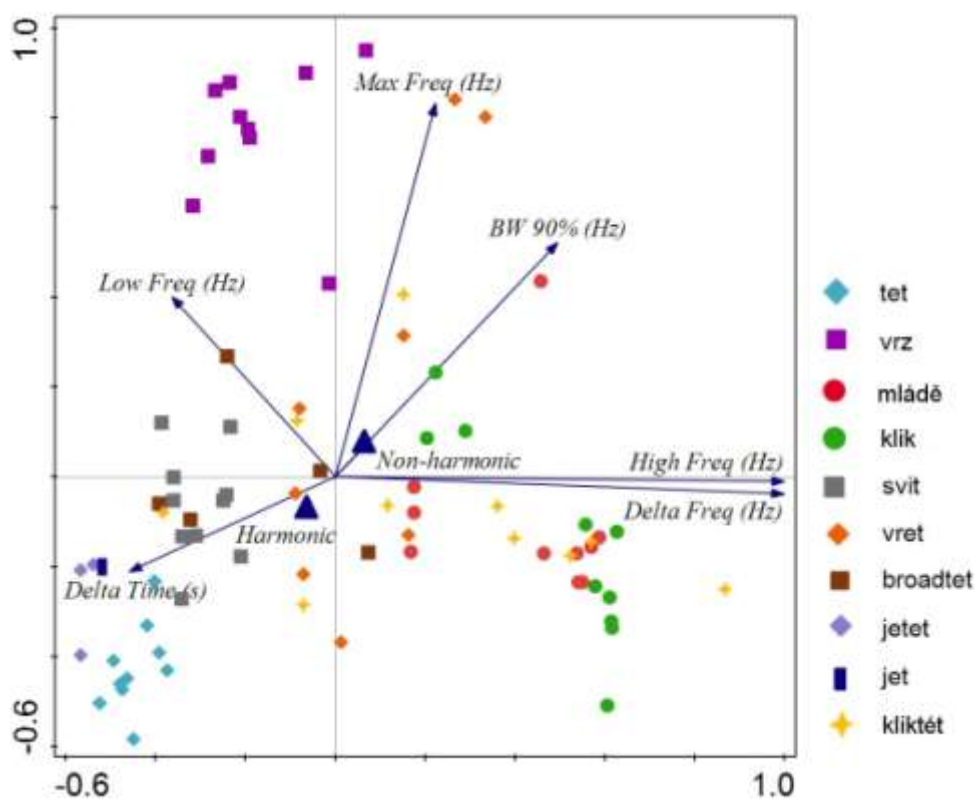
3.1. Analýza typů hlasů

Nejprve jsem provedla vizualizaci, abych si potvrdila platnost mnou definovaných typů zvuků, na základě měřitelných parametrů (minimální frekvence =Low Freq, maximální frekvence =High Freq, dominantní frekvence =Max Freq, frekvenční rozsah =Delta Freq, 90%-tní frekvenční rozsah =BW 90%, délka trvání =Delta Time, přítomnost harmonické struktury =Harmonic).

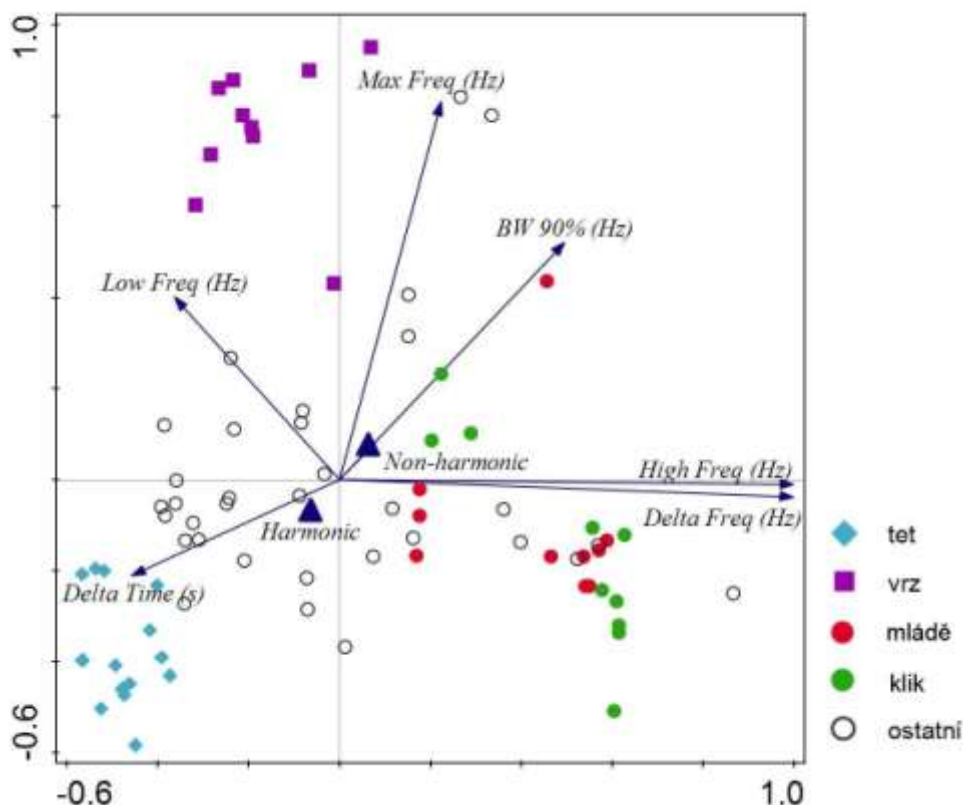
V PCA nejvíce variability vysvětlovaly první dvě osy (Obr. 5). Podél první osy se zvuky rozdělily na hlasy s velkou maximální frekvencí, které mají zároveň i velký frekvenční rozsah, a hlasy nízkofrekvenční s delší dobou trvání na druhé straně. Druhá osa souvisela s dominantní frekvencí. První osa vysvětluje 9,13% variability a druhá osa 4,73%.

Z ordinačního diagramu je patrné, že parametricky dobře definovatelné jsou pouze zvuky vrz, tét, klik a hlas mláděte (Obr. 6). Poslední dva zmiňované hlasy v diagramu také dost splývají, ale já se je rozhodla odlišovat, protože je jisté, že nesou jinou informaci.

Do dalších analýz tedy vstupují již pouze 4 určené hlasy.



Obr. 5: Ordinační diagram PCA pro 10 druhů hlasů definovaných ad hoc, první a druhá osa. První osa = 9,13% variability, druhá osa = 4,73%.



Obr. 6: Ordinační diagram PCA pro 5 podpořených typů hlasu, první a druhá osa. První osa = 9,13% variability, druhá osa = 4,73%.

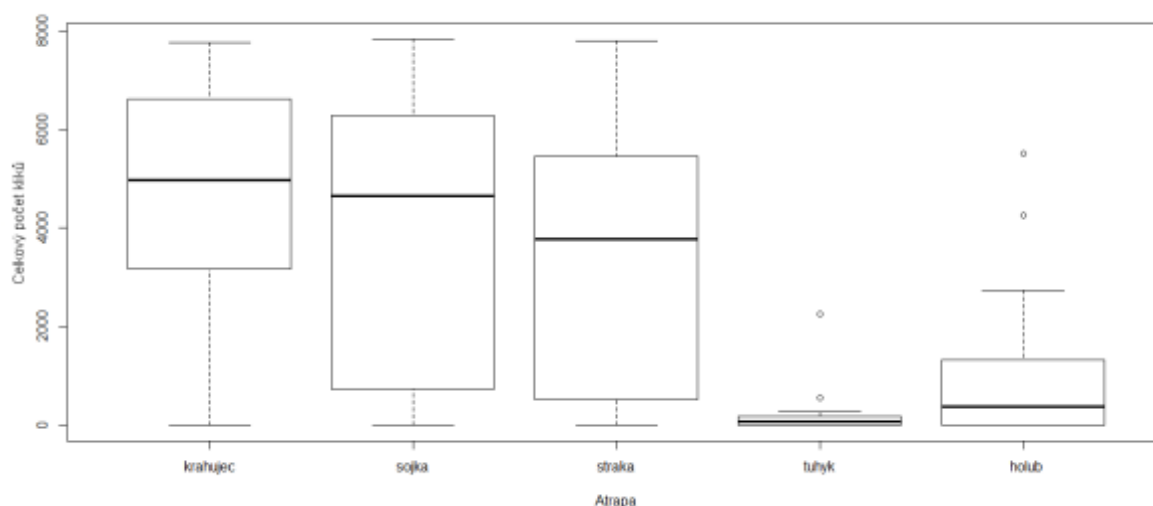
3.2. Analýzy celkového počtu jednotlivých typů definovaných hlasů

3.2.1. Klik

Co se týče celkového počtu kliků během pokusu, byl průkazný vliv demonstrováné atrapy (Chi = 30,301, Df = 4, p < 0,001); (Obr. 7). Pěnice varovaly průkazně více na krahujce, sojku a straku než na ťuhýka. Stejně tak byl průkazný rozdíl opět mezi krahujcem, sojkou a strakou vůči holubovi. V rámci skupiny krahujec, sojka a straka se celkový počet kliků vzájemně nelišil. Mezi reakcí na atrapu holuba a ťuhýka nebyl rovněž průkazný rozdíl (Tab. 3).

Tab. 3: Srovnání rozdílů v počtu kliků mezi jednotlivými atrapami – p hodnoty v pravé části, z hodnoty v levé části.

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		0,809	0,794	< 0,001	<0,001
sojka	-1,095		0,100	0,002	0,017
straka	-1,125	-0,074		0,003	0,030
ťuhýk	-4,822	-3,772	-3,606		0,931
holub	-4,196	-3,101	-2,900	0,798	



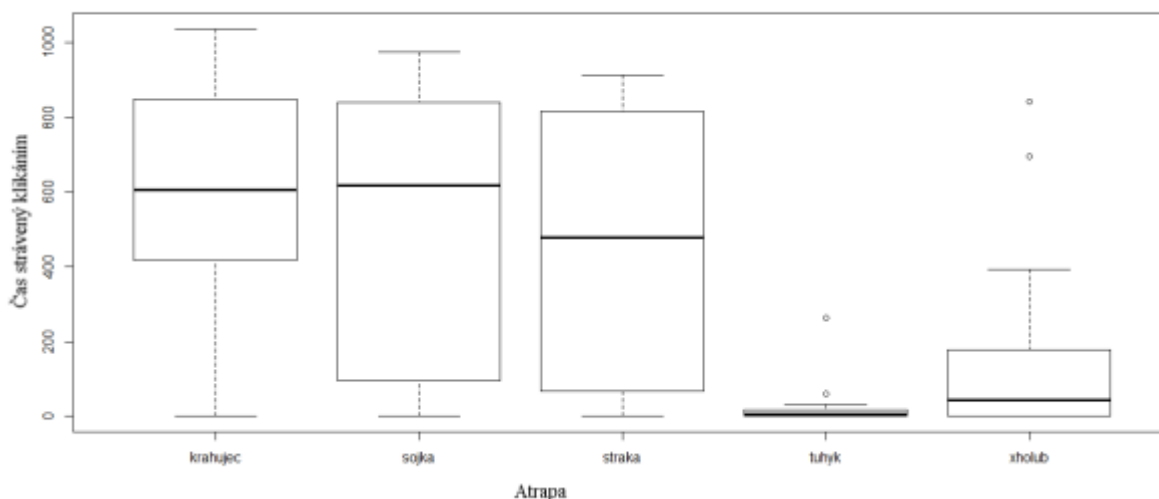
Obr. 7: Celkový počet kliků v závislosti na typu atrapy (Chi = 30,301, Df = 4, $p < 0,001$).

Na celkový počet kliků neměly vliv pohlaví varujícího jedince (Chi = 0,2933, Df = 1, $p = 0,588$), věk mláďat (Chi = 1,9825, Df = 1, $p = 0,159$) ani pořadí atrap (Chi = 5,3245, Df = 4, $p = 0,2556$).

Vliv atrapy byl průkazný i na další vysvětlovanou proměnnou celkový čas věnovaný klikání během pokusu (Chi = 36,966, Df = 4, $p < 0,001$; Obr. 8). Průkazně delší čas pěnice věnovaly varování při prezenci atrapy krahujce, sojky či straky oproti atrapě tuhýka či holuba (Tab. 4). Reakce se nelišila mezi atrapami krahujce, sojky a straky, ani mezi holubem a tuhýkem nebyl nalezen průkazný rozdíl.

Tab. 4: Srovnání rozdílů času věnovanému klikání mezi jednotlivými atrapami – p hodnoty v pravé části tabulky, z hodnoty v levé části tabulky.

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		0,722	0,706	<0,001	<0,001
sojka	-1,249		1,000	<0,001	0,012
straka	-1,275	-0,078		<0,001	0,023
ťuhýk	-5,684	-4,486	-4,300		0,614
holub	-4,445	-3,196	-2,988	1,421	



Obr. 8: Celkový čas strávený klikáním (s) v závislosti na typu atrapy (Chi = 36,966, Df = 4, $p < 0,001$).

Další vysvětlující proměnné pohlaví (Chi = 0,380, Df=1, $p = 0,538$), věk mlád'at (Chi = 1,816, Df = 1, $p = 0,178$) a pořadí atrap (Chi = 7,106, Df = 4, $p = 0,130$) neměly dle analýzy vliv na celkový čas strávený klikáním.

3.2.2. Tét, vrz a hlas mláděte

U hlasu tét nebyl dle analýzy prokázán vliv ani jedné z vysvětlujících proměnných (atrapa KW: $H_{4,38} = 3,99$, $p = 0,407$; věk KW: $H_{1,38} = 7,00$, $p = 0,072$; pořadí atrap KW: $H_{4,38} = 3,35$, $p = 0,500$).

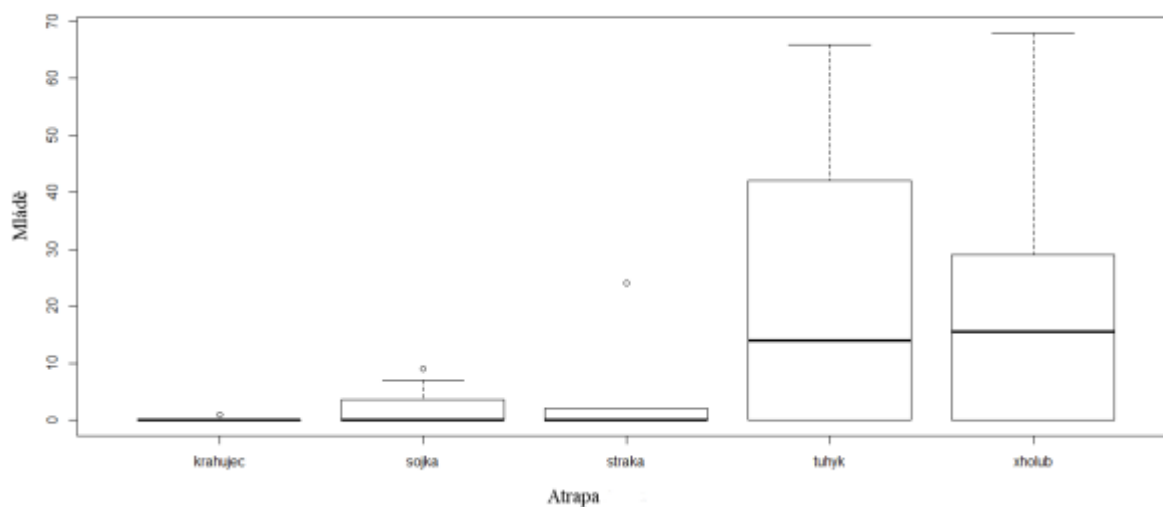
Stejně tak u hlasu vrz na jeho produkci neměly vliv atrapa (KW: $H_{4,38} = 7,71$, $p = 0,103$), věk mlád'at (KW: $H_{1,38} = 2,16$, $p = 0,540$) či pořadí prezentovaných atrap (KW: $H_{4,38} = 1,91$, $p = 0,752$).

Naproti tomu u hlasu mlád'at byl analýzou prokázán vliv typu atrapy (KW: $H_{4,38} = 11,53$, $p = 0,021$; Obr. 9). Mlád'ata se ozývala stejnou měrou při prezenci atrapy holuba a ťuhýka, což bylo průkazně více než na atrapu sojky a krahujce (Tab. 5). V případě straky byl zaznamenán hlas mlád'at průkazně méně pouze vůči atrapě ťuhýka. Mezi atrapami krahujce, sojky a straky nebyl nalezen rozdíl.

Na to, zda se mlád'ata ozývají, neměl vliv jejich věk (KW: $H_{1,38} = 3,99$, $p = 0,262$) ani pořadí prezentovaných atrap (KW: $H_{4,38} = 4,32$, $p = 0,365$).

Tab. 5: Srovnání rozdílu ozývání se mláďat mezi jednotlivými atrapami – p hodnoty v pravé části tabulky, z hodnoty v levé části tabulky.

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		0,985	0,911	0,015	0,021
sojka	0,430		0,996	0,029	0,041
straka	0,530	0,120		0,033	0,051
ťuhýk	2,400	1,980	1,80		0,988
holub	2,050	1,620	1,44	0,42	

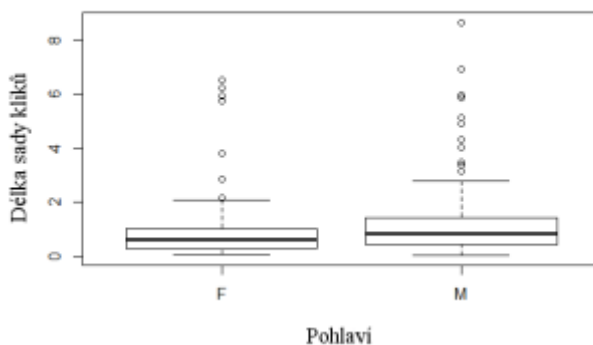


Obr. 9: Celkový počet hlasů mláďete během pokusu v závislosti na typu atrapy (KW: $H_{4,38} = 11,53$, $p = 0,021$).

3.3. Analýza sad kliků

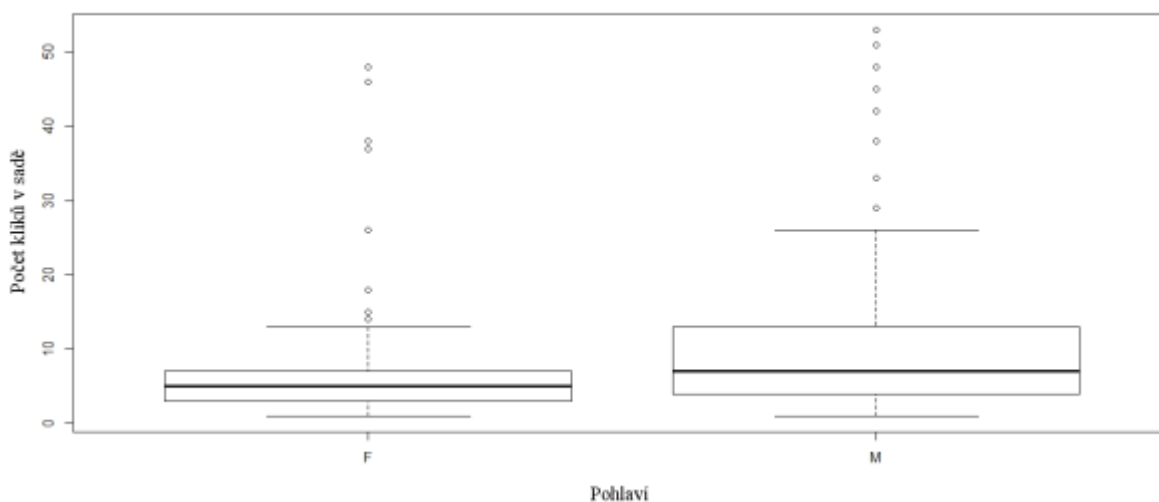
V další analýze jsem se zaměřila podrobněji na produkci samotných kliků.

Co se týče časové délky jednotlivých sad, v kterých jsou kliky přednášeny, nebyl nalezen rozdíl mezi jednotlivými atrapami ($\chi^2 = 6,021$, $Df = 4$, $p = 0,198$). Ale samci používají spíše delší sady než samice ($\chi^2 = 4,390$, $Df = 1$, $p = 0,036$; Obr. 10). Na pořadí atrap nezáleží ($\chi^2 = 3,146$, $Df = 4$, $p = 0,534$).



Obr. 10: Délka sady kliků (s) v závislosti na pohlaví varujícího jedince ($\chi^2 = 4,390$, $Df = 1$, $p = 0,036$).

Pro počet elementů (kliků) v sadě nám nevyšel průkazný vliv atrapy ($\chi^2 = 6,735$, $Df = 4$, $p = 0,150$) ani pořadí ($\chi^2 = 3,574$, $Df = 4$, $p = 0,467$). Samci používají sady s větším počtem kliků než samice ($\chi^2 = 5,870$, $Df = 1$, $p = 0,015$; Obr. 11).

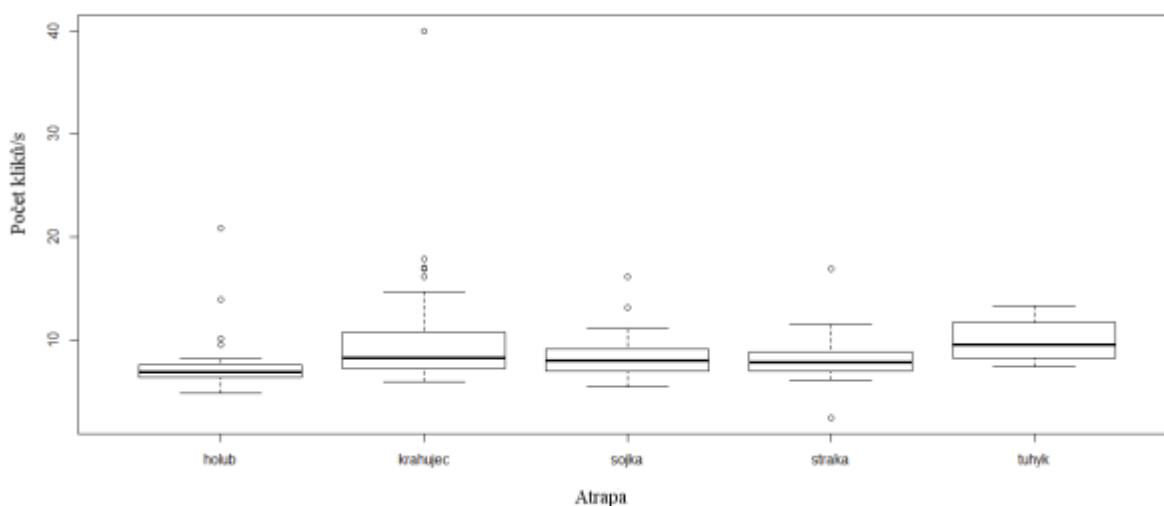


Obr. 11: Počet elementů v sadě v závislosti na pohlaví varujícího jedince ($\chi^2 = 5,871$, $Df = 1$, $p = 0,015$).

Samotná rychlost klikání v rámci sady se mezi pohlavími nelišila ($\chi^2 = 1,065$, $Df = 1$, $p = 0,302$). Vliv na rychlost klikání měl sice typ atrapy ($\chi^2 = 9,749$, $Df = 4$, $p = 0,045$; Obr. 12), avšak rozdíly mezi jednotlivými typy atrap již průkazné nebyly (Tab. 6). Pořadí atrap nemělo vliv ($\chi^2 = 5,217$, $Df = 4$, $p = 0,266$).

Tab. 6: Srovnání rozdílů rychlosti klikání v rámci sady mezi atrapami – p hodnoty v pravé části tabulky, z hodnoty v levé části

	krahujec	sojka	straka	ťuhýk	holub
krahujec		0,123	0,069	1,000	0,302
sojka	-2,318		0,997	0,928	0,999
straka	-2,555	-0,331		0,887	1,000
ťuhýk	0,046	0,783	0,898		0,904
holub	1,879	0,227	-0,029	0,853	



Obr. 12: Rychlost klikání v rámci sady v závislosti na typu atrapy ($\chi^2 = 9,749$, $Df = 4$, $p = 0,045$).

4. Diskuze

V hlasových nahrávkách experimentů jsem byla ve spektrogramech a dle ucha schopna rozpoznávat 10 různých typů hlasů pěnice vlašské. Pouze 5 bylo potvrzeno na základě jejich měřitelných parametrů jako odlišitelné a z toho jeden byl hlas mládřat. Varovná vokalizace pěnice vlašské je jednoznačně založena na klikání (v literatuře „trrrrt“, německy také „schnerren“; Neuschulz 1988, Cramp 1992), což je hlas, který se sestává z jednotlivých elementů (kliků) majících širokofrekvenční rozsah a krátkou dobu trvání. Jednotlivé sady kliků jsou různě dlouhé, s různou rychlostí přednesu jednotlivých elementů. V literatuře se setkáváme také s označením „trill“ pro časově dlouhé sady kliků s velmi rychlým nástupem na začátku, které poměrně náhle přejde do pomalejšího vytrvalého tempa (Neuschulz 1988).

Klikání je nespecifický varovný hlas, jehož frekvence použití odráží míru nebezpečí dané situace. Moje studie prokázala, že počet použitých kliků a čas strávený klikáním během experimentu odráží schopnost pěnice vlašské rozpoznat neškodný druh (holub a ťuhýk) od nebezpečného druhu (krahujec, sojka, straka). Ale i během prezentace atrapy holuba a ťuhýka bylo zaznamenáno částečné použití varovných hlasů, což nám ukazuje na velkou citlivost pro přítomnost kohokoliv v blízkosti hnízda, která je také známa například u jihoamerického střízlíka zahradního (*Troglodytes musculus*; Fasanella and Fernandez 2009). Obdobně Neuschulz (1988) ukázal, že pěnice vlašská intenzivně varuje na vycpanou atrapu sojky a přestává po dobu její přítomnosti krmit mládřata. Její varování zároveň přilákalo ťuhýky z okolí k mobbingovým náletům na sojku. Zatímco na sádrovou atrapu ťuhýka s pohyblivým dřevěným ocáskem byla reakce pěnice velmi slabá, bez ohledu na to, zda pěnice hnízdí soliterně či v blízkosti ťuhýka. Sice si atrapu při návratu k hnízdu nejprve prohlíželi (zejména samec) a následovalo obvyklé krmení mládřat, avšak až na jednu výjimku na atrapu ťuhýka nevarovaly. Rovněž Polak (2013) potvrdil, že pěnice vlašská svou minimální vzdáleností od atrapy, časem stráveným varováním a agresivním skórem (skóre od 0-7 zohledňující mobbingové úsilí a pozici vůči atrapě) rozlišuje nebezpečnou vránu (*Corvus cornix*) od kontrolního druhu žluny zelené (*Picus viridis*).

Celkový počet kliků zároveň i celkový čas strávený jejich produkcí nám však už nevypovídala blíže o aktuální míře nebezpečí v rámci kategorie predátor (atrapy krahujce, sojky a straky). Znamenalo by to, že rodičovský pár nezohledňuje ve varování rozdílnost hrozby pro sebe a své potomky. Ale je potřeba si uvědomit, že všechny tři atrapy zastupovaly kategorii vzdušný predátor v sedící pozici ve stejné vzdálenosti od hnízda.

Kuřata v práci Evanse (1993) vyjadřovala pomocí četnosti použití varovného hlasu míru nebezpečí prolétajícího dravce, tedy právě to jak byl blízko. Ale například rákosník tamaryškový (*Acrocephalus melanopon*) v blízkosti svého hnízda rozlišuje celkovou mírou varování pozemního predátora (plastikový had, člověk) od predátora vzdušného (vycpanina motáka, *Circus sp.*), ačkoliv podrobná analýza parametrů varovného hlasu chybí (Kleindorfer 1996). Mláďata rákosníků právě adaptivně reagují na míru varování, což přináší velkou antipredační výhodu. Podobně tak tomu je i u sýkory koňadry (Suzuki 2011), která používá dva specifické hlasy pro pozemní a vzdušné, ale opět jedním z účelů je manipulovat chování mláďat. Prokázáno však bylo, že sýkora rozlišuje nebezpečné predátory na jemnější škále ve svém hlasu proporcionálním použitím různých slabik (Suzuki 2014), tato informace už však není určena mláďatům, ale spíše partnerovi či predátorovi. Naše studie rovněž testovala reakci pěnici vlašské v hnízdním kontextu, kdy jsou motivace rodičů ovlivněna právě investicí do potomků (Curio 1987 in Kleindorfer 1996, Fasanella and Fernandez 2009). Na mých hnízdech, která byla akusticky analyzována, byla mláďata ve věku 7-12 dní. Jedná se již o poměrně velká mláďata, tedy varování by mělo být o to intenzivnější (Pavel and Bureš 2001). Možná právě tato motivace a celkově velká vzrušivost pěnice byly silnější než samotné rozdíly v rámci typu atrapy. Navíc vzhledem k intenzitě používání klikání pěnice vlašské lze předpokládat, že jeho hlavní funkcí coby mobbingového hlasu je varování jiných ptáků a jejich přivolání na místo (Neutschulz 1988, Polak 2013). Právě to by mohla být jedna ze zásadních strategií pěnice vlašské vůči predátorům. Vůči atrapě krahujce tak může uplatnit pro zvětšení svého bezpečí „dilution effect“ (Curio 1993 in Grim 2008) a „perception advertisement“ (Flasskamp 1994). A vůči atrapě straky a sojky to může být právě snaha zapojit do obrany vůči predátorovi co nejvíce jedinců, protože velikost skupiny odráží intenzitu mobbingu vůči predátorovi (Hurd 1996, Pavel and Bureš 2001). Což nám zároveň může vysvětlovat to, že je ve varování tak vytrvalá (Polak 2013, vlastní pozorování).

Co se týče rychlosti klikání v rámci jednotlivých sad, byl sice průkazný vliv atrapy, ale mezi jednotlivými atrapami nebyly nalezeny průkazné rozdíly. V případě délky sad a počtu elementů v jednotlivých sadách, typ atrapy neměl průkazný rozdíl. Je tedy zjevné, že tyto parametry nejsou ovlivněny mírou nebezpečí, které pěnice vnímají. Alespoň v případě počtu elementů je to zajímavé, protože například střízlíkovec bělobrvý používá varování s větším počtem elementu na prolétajícího predátora ve větší blízkosti, znamenající větší hrozbu (Leavesley and Magrath 2005). Stejně tak kohoutci varují při větším ohrožení větší rychlostí varování (Evans 1993). Na sady kliků by bylo dobré podívat se blíže ještě

nějakým jiným přístupem, možná je rozdělit do několika velikostních kategorií a podívat se na jejich proporcionální zastoupení. Případně, protože náš pokus je poměrně časově dlouhý, podívat se na změnu rychlosti kliků v určitých časových intervalech bez ohledu na sady. Zůstává tak zde prostor pro další budoucí analýzy.

Ostatní typy zvuků, které jsem zaznamenala, byly použity v daleko menší míře. Typ demonstrováné atrapy však neměl vliv na použití hlasu vrz a tét, nejedná se tedy s největší pravděpodobností o varovné hlasy. Při srovnání s literaturou, hlasu tét odpovídá charakteristika „wäd“ (Neuschulz, 1988, Cramp 1992 Shirihai et al. 2001), i přestože jediný mně známý spektrogram z literatury vypadá diametrálně jinak (Neuschulz 1988). Jde o hlas používaný v blízkosti hnízda v různých situacích, například když se současně ozývaly žebravé hlasy mláďat, někdy předcházely samotnému varovnému klikání a také v reakci na přítomnost člověka u hnízda. Mohlo by jít o hlas vyjadřující určité rozpaky, obezřetnost nebo o kontaktní hlas určený partnerovi či mláďatům. Hlas vrz se mi nepodařilo ztotožnit s žádným hlasem uváděným v literatuře, předpokládala bych jeho možnou kontaktní funkci v rámci rodiny.

Ve svých experimentech jsem porovnávala i rozdíly v intenzitě varovné vokalizace pěníce vlašské v rámci pohlaví. Již dříve bylo pozorováno, že samec věnuje varování a obraně hnízda více času než samice (Neuschulz 1988, Polak 2013). Moje data neprokázala, že by samec věnoval celkově více času klikání a produkoval celkově větší počet kliků než samice (určitý trend však byl v datech patrný). Nicméně, samec používal delší sady kliků s větším počtem elementů. To ovšem ještě nutně neznamená, že by se antipredačnímu chování věnoval ve větší míře než samice.

Delší sady kliků s větším počtem elementů by mohlo být i určitou formou prezentování samcových kvalit a schopností. Navíc do varování někdy vkládá i zhuštěnější sloky zpěvu (Schmidt 1981, Neuschulz 1988, vlastní pozorování). Například u sojky zlověstné v přítomnosti ostatních příbuzných varují hlavně samci a dominantní jedinci (Grieser 2009).

Roli by mohla hrát také rozdílná investice pohlaví během hnízdění (Pavel and Bureš 2001, Požgayová et al. 2009). Nicméně co se týče pěníce vlašské, inkubují oba členové rodičovského páru, i když ze strany samce je to o něco méně (30-40% času; Efremer and Paerski 1973 in Cramp et al. 1992) a samice i více krmí mláďata (60%; Schmidt 1981). Vliv samotné velikosti varujícího jsem nezohlednila, neboť mezipohlavní rozdíly ve velikosti nejsou signifikantní (Cramp 1992). Dá se také předpokládat, že pěníce budou mít

sexuálně dimorfickou stavbu hlasového aparátu, ale vliv na produkci varovného hlasu nepovažují za podstatnou (např. Hardouin and Thompson 2013).

Kromě antipredačního signálu pravděpodobně nese klikání i funkci tišícího hlasu. Mláďata se totiž v experimentech, kdy rodiče tento hlas produkovali, prakticky neozývala. Naopak nejvíce mláďata produkovala žebravé hlasy v přítomnosti atrapy holuba a ťuhýka, kdy rodiče prakticky nevarovali. To že varovný hlas slouží zároveň k tišení mláďat je známo i u dalších ptačích druhů (Halupka 1999, Fasanella and Fernandez 2009).

Pěnice vlašská funguje tedy tak trochu jako alarm svého biotopu. Je velmi obezřetná a na každé potencionální nebezpečí, které se přiblíží na určitou vzdálenost, okamžitě reaguje dlouhotrvajícím varováním (Neuschulz 1988). Otázkou zůstává, zda je tento vztah reciproký a zda poskytuje nějaké výhody i dalším druhům hnízdícím v blízkosti pěnic vlašských.

5. Závěry

- Klikání je nespecifický varovný a zároveň mobbingový hlas.
- Celkový počet kliků a čas strávený klikáním odráží rozpoznání neškodného druhu (holub a ťuhýk) od nebezpečného (krahujec, sojka, straka).
- Celkový počet kliků a čas strávený klikáním neodráží aktuální míru nebezpečí v rámci kategorie predátor (krahujec, sojka, straka).
- Na rychlost klikání v rámci sad měla vliv demonstrovatá atrapa, mezi atrapami však nebyl rozdíl...prostor pro budoucí analýzy.
- Dle míry varování je ťuhýk obecný pěnicí vlašskou vyhodnocen jako pro ni neškodný druh.
- Hlasy vrz a tét nejsou antipredační.
- Samec používá delší sady kliků s větším počtem elementů. Průkazně se však antipredačnímu chování nevěnuje více než samice.
- Klikání je určené pravděpodobně i mláďatům – tišení.

6. Literatura

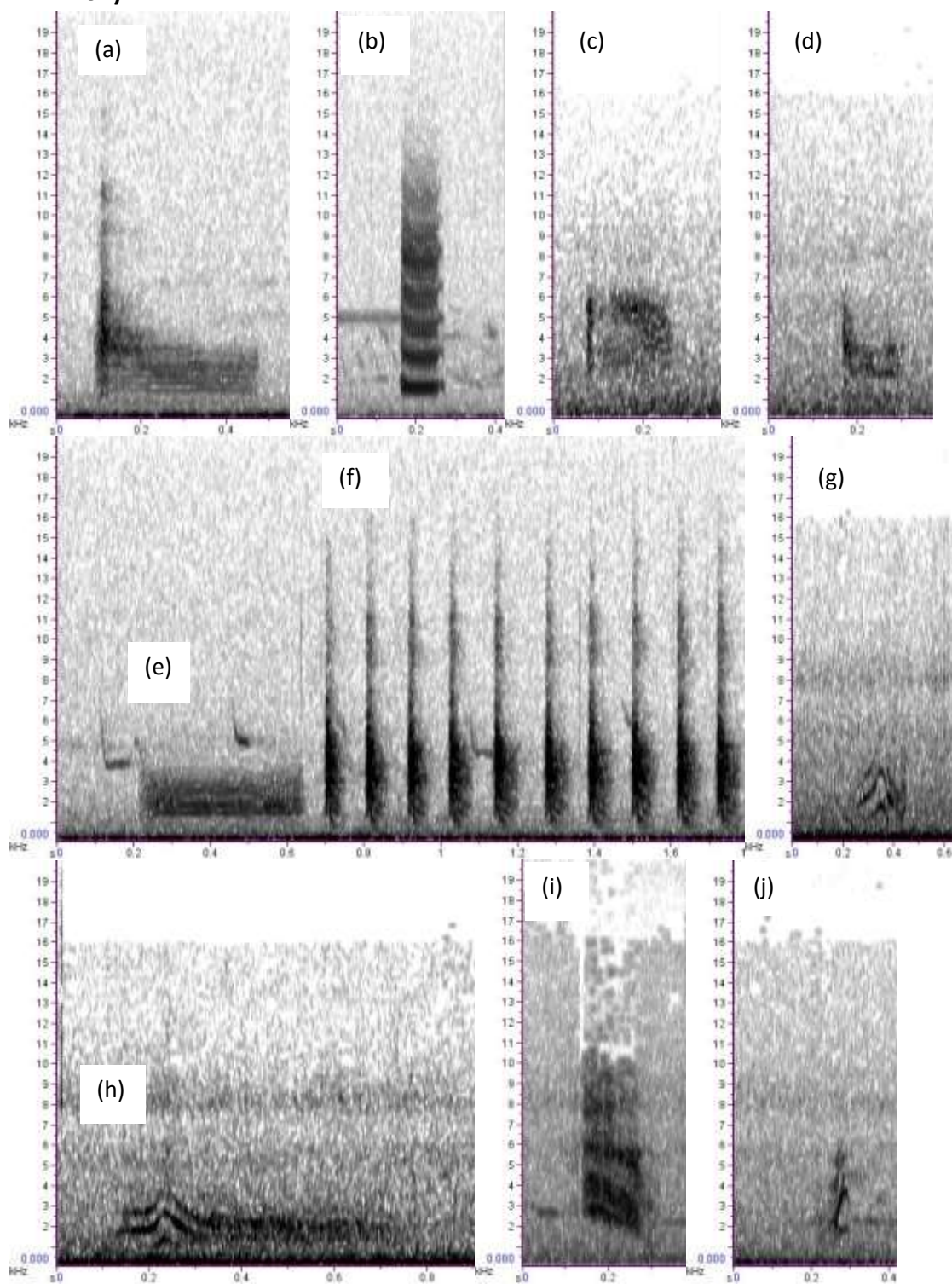
- Bioacoustics Research Program. (2014). Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Baker, M. C., Becker, A. M. (2002): Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of urgency on call production. *The Wilson Bulletin*, 114 (4): 510 – 516.
- Canoco 5 (Ter Braak and Šmilauer, 2012)
- Caro T. (2005): Antipredator defences in birds and mammals. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Cramp, S. (1992): *The Birds of the Western Palearctic. Volume VI*, Oxford University Press.
- Courter, J. R., Ritchison, G. (2010): Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behavioral Ecology*, 21(5): 936-942.
- Duckworth J. W. (1991): Responses of breeding Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to mounts of Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Cuckoo *Cuculus canorus* and Jay *Garrulus glandarius*. *Ibis*, 133: 68 – 74.
- Evans, C. S., Macedonia, J. M., Marler, P. (1993): Effect 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, M. S., Ficken, R. W., Witkin S. R. (1978): Vocal repertoire of the black-capped chickadee. *The Auk* 95: 34 – 48.
- Fasanella, M., & Fernández, G. J. (2009): Alarm calls of the Southern House Wren *Troglodytes musculus*: variation with nesting stage and predator model. *Journal of Ornithology*, 150(4): 853-863.
- Flasskamp, A. (1994): The adaptive significance of avian mobbing V. An experimental test of the 'move on' hypothesis. *Ethology*, 96(4): 322-333.
- Gill, A. S., Bierema A. M. K. (2013): On the Meaning of Alarm Calls: A Review of Functional Reference in Avian Alarm Calling. *Ethology* 119: 449 – 461.
- Gill, A. S., Sealy, S. G. (2004): Functional reference in an alarm signal given during nest defence: set calls of yellow warblers denote brood-parasitic brown-headed cowbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol* 56:71 – 80.
- Golawski, A. (2007): Does the red-backed shrike (*Lanius collurio* L.) benefit from nesting in the association with the barred warbler (*Sylvia nisoria* bechst.)? *Polish Journal of Ecology*, Vol. 55, No. 3: 601- 604.
- Griesser, M. (2009): Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceedings of The Royal Society*, 276: 2887 – 2892.

- Grieves, L. A., Logue, D. M., & Quinn, J. S. (2014): Joint-nesting smooth-billed anis, *Crotophaga ani*, use a functionally referential alarm call system. *Animal Behaviour*, 89: 215-221.
- Grim, T. (2008): Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbours?. *Journal of Ornithology*, 149(2): 169-180.
- Hardouin, L. A., Thompson, R., Stenning, M., & Reby, D. (2014): Anatomical bases of sex-and size-related acoustic variation in herring gull alarm calls. *Journal of Avian Biology*, 45(2): 157-166.
- Hill G. (1986): The function of distress calls given by tufted titmice (*Parus bicolor*): an experimental approach. *Animal Behaviour*, 34: 590 – 598.
- Hollén, L. I., Radford, A. N. (2009): The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour* 78: 791 – 800.
- Hölzinger, J. (1999): Singvögel1: Passeriformes-Sperlingvögel: Alaudidae (Lerchen) – Sylviidae (Zweigsänger). Ulmer Eugen Verlag.
- Hurd, C. R. (1996): Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(4): 287-292.
- Charnov, E. L., Krebs, J. R. (1975): The Evolution of Alarm Calls: Altruism or Manipulation? *The American Naturalist*, Vol. 109, No. 965: 107 – 112.
- Johnson, F. R., McNaughton, E. J., Shelley, C. D., Blumstein, D. T. (2003): Mechanism of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology*, 51: 577-585.
- Kleindorfer, S., Hoi, H., Fessl, B. (1996): Alarm calls and chick reactions in the moustached warbler, *Acrocephalus melanopogon*. *Animal Behaviour*, 51: 1199 – 1206.
- Klump, G. M., Curio, E. (1983): Short communication. Reactions of Blue Tits *Parus caeruleus* to Hawk Models of Different Sizes. *Bird Behaviour*, 4: 78 – 81.
- Klump, G. M., Kretzschmar, E., Curio, E. (1986): The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 317 – 323.
- Knight, R. L., Temple, S. A. (1988): Nest-defense behavior in the red-winged blackbird. *The Condor*, 90: 193 – 200.
- Kuźniak, S., Bednorz, J., Tryjanowski, P. (2001): Spatial and temporal relations between the Barred Warbler *Sylvia nisoria* and the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in the Wielkopolska region (W Poland). *Acta Ornithologica*. Vol.36, No.2.
- Leavesley, A. J., Magrath, R., D. (2005): Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour*, 70: 365 - 373.
- MacLean S. A., Bonter D. N. (2013): The Sound of Danger: Threat Sensitivity to Predator Vocalizations, Alarm Calls, and Novelty in Gulls. *PloS one*, 8(12): e82384.

- Macedonia, J. M., Evans, Ch. (1993): Variation among Mammalian Alarm Call System and the Problem of Meaning in Animal Signals. *Ethology* 93: 177 – 197.
- Magrath, R. D., Pitcher, B. J., Gardner, J. L. (2007): A mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. *Behavioral Ecology*, 18: 944 – 951.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M., & Radford, A. N. (2015). Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews*, 90(2): 560-586.
- Marler, P., Slabbekoorn, H. (2004). *Nature's Music. The science of bird song*. Elsevier Academic Press.
- Naguib, M., Mundry, R., Ostreiher, R., Hultsch, H., Schrader, L., Todt, D. (1999): Cooperatively breeding Arabian babblers call differently when mobbing in different predator-induced situations. *Behavioral Ecology* Vol. 10, No.6: 636 – 640.
- Neuschulz, F. (1981): Brutbiologie einer Population der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*) in Norddeutschland. *J. Orn.* 122: 213-257.
- Neuschulz, F. (1988): Zur Synökie von Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*) un Neuntöter (*Lanius collurion*). *Lüchow-Dannenberg orn. Jber.* 11.
- Pavel, V., & Bureš, S. (2001): Offspring age and nest defence: test of the feedback hypothesis in the meadow pipit. *Animal Behaviour*, 61(2): 297-303.
- Patterson T. L., Petrinovich L., James, D. K. (1980): Reproductive Value and Appropriateness of Response to Predators by White-Crowned Sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 227 – 231.
- Plán péče o přírodní památku Načeratický kopec a její ochranné pásmo (návrh na vyhlášení) na období 2011-2020.
- Polak, M. (2013): Comparison of nest defence behaviour between two associate passerines. *Journal of ethology*, 31(1): 1-7.
- R Development Core Team (2011), *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : the R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0. Available online at <http://www.R-project.org/>.
- Požgayová, M., Procházka, P., & Honza, M. (2009). Sex-specific defence behaviour against brood parasitism in a host with female-only incubation. *Behavioural Processes*, 81(1): 34-38.
- Randler Ch. (2013): Alarm calls of the Cyprus Wheatear *Oenanthe cypriaca* – one for nest defence, one for parent-offspring communication? *Acta Ethologica* 16: 91 – 96.
- Rohwer, S., Fretwell, S. D., Tuckfield, R. C.. (1976): Distress Screams as a Measure of Kinship in Birds. *The American Midland Naturalist*, 96(2): 418–430.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, P. (1980): Monkey Responses to Three Different Alarm Calls: Evidence of Predator Classification and Semantic Communication. *Science, New Series*, Vol. 210, No. 4471: 801-803.

- Shirihai, H., Gargallo, G., Helbig, A. J., & HARRIS, A. (2001): *Sylvia* Warblers. Identification, taxonomy and phylogeny of the genus *Sylvia*. A&C Black.
- Smidt, E. (1981): Die Sperbergrasmücke, *Sylvia nisoria*. Die neue Brehm-Bücherei.
- Soard, C. M., Ritchison, G. (2009): 'Chick-a-dee' calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour*, 78(6): 1447-1453.
- Statistica 13.0 (StatSoft Inc. 2014)
- Steinfatt, O. (1935): Nestbeobachtung bei der Sperbergrasmücke, *Sylvia nisoria*. *Orn. Beob.* 74:1-11.
- Suzuki, T. N. (2011): Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology*, 21: R15 – R16.
- Suzuki, T. N. (2014): Communication about predator type by a bird using discrete, graded and combinatorial variation in alarm calls. *Animal Behaviour*, 87: 59 – 65.
- Templeton, Ch. N., Greene, E., Davis, K. (2005): Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science*, Vol. 308.
- Welbergen, J. A., Davies, N. B. (2008): Reed warblers discriminate cuckoos from Sparrowhawks with graded alarm signal that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour*, 76: 811 – 822.
- Wilson, D. R., Evans, Ch. S. (2012): Fowl communicate the size, speed and proximity of avian stimuli through graded structure in referential alarm calls. *Animal Behaviour*, 83: 535 – 544.
- Zuberbühler K. (2009): Survivor Signals: The Biology and Psychology of Animal Alarm Calling. *Advance in the study of Behavior*, Vol. 40: 217 – 322.

7. Přílohy



Obř. I: Spektrogramy hlasů pěníce vlašské: (a) klicktět, (b) hlas mláděte, (c) vrz, (d) broadtět, (e) tět, (f) kliky, (g) jět, (h) jětět, (i)vrět, (j) svit.



Obr. II: Studované lokality (→ Mašovická střelnice, → Havranická vřesoviště, → okolí Popic – Konic, → Načeratický kopec, → okolí Načeratic – Tasovic).



Obr. III: → Mašovická střelnice – ukázka biotopu pěníce vlašské (*Sylvia nisoria*).



Obr. IV: → Načeratický kopec – ukázka biotopu pěníce vlašské.



Obr. V: Načeratický kopec – ukázka biotopu pěníce vlašské; management pastvou.



Obr. VI: Hnízdo pěnice vlašské.



Obr. VII: Hnízdo pěnice vlašské.



Obr. VIII: Mláďata pěnice vlašské na hnízdě.



Obr. IX: Mládě pěnice vlašské již mimo hnízdo.