

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

## **Varovné hlasy krkavcovitých (Corvidae)**

**Bakalářská práce**

Eliška Kovářová

Školitelka: Mgr. et Mgr. Michaela Syrová, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Pavel Linhart, Ph.D.

České Budějovice 2022

Kovářová, E., 2022: Varovné hlasy krkavcovitých (Corvidae) [Alarm calls of Corvidae. Bc. Thesis, in Czech] – 45 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **Annotation**

In this work, I focused on alarm call variability of the passerine group, Corvidae. A similarity analysis was conducted on a gathered collection of corvid alarm call recordings, which resulted in the creation of four acoustically distinct groups. I also tested the effect of body mass and preferred habitat on the acoustic structure of corvid alarm calls. The effect of body mass was proven for peak frequency, while the effect of preferred habitat was proven for the peak frequency change. Other measured parameters turned out to be independent from those two variables.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 8. prosince 2022

---

Eliška Kovářová

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala především své školitelce, Míše Syrové, za její nepolevující podporu, trpělivost a vstřícnost při vypracovávání této práce jak během dlouhých večerních hodin v kanceláři, tak za jakéhokoli počasí v terénu. Dále bych chtěla poděkovat svému konzultantovi, Pavlu Linhartovi, za uvedení mé osoby do světa bioakustiky a za všechny odborné rady, které dokázaly vyřešit nejen jeden metodický problém. Chtěla bych poděkovat také Petru Veselému za neotřesitelný klid, nezapomenutelné kulturní vložky a ochotu pomoci s jakýmkoli zádrhelem. Mé díky patří i Malavice Madhavan za odborné konzultace k programu R, bez kterých bych byla úplně ztracená. A samozřejmě celému týmu CKE za vřelé přijetí, všechnu pomoc, srandu a krásné zážitky. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a kamarádům za jejich podporu a obrovskou dávku trpělivosti při snášení mých nářků.

# Obsah

|       |                                                                        |        |
|-------|------------------------------------------------------------------------|--------|
| 1     | Úvod.....                                                              | - 1 -  |
| 1.1   | Varovný hlas a jeho funkce .....                                       | - 1 -  |
| 1.2   | Akustická struktura varovného hlasu.....                               | - 1 -  |
| 1.2.1 | Akustické parametry .....                                              | - 1 -  |
| 1.2.2 | Detekce a lokalizace varovného hlasu konspecifiky a predátory .....    | - 3 -  |
| 1.2.3 | Vliv morfologie a prostředí.....                                       | - 4 -  |
| 1.2.4 | Referenční varovné hlasy.....                                          | - 6 -  |
| 1.2.5 | Urgence varovné vokalizace.....                                        | - 6 -  |
| 1.2.6 | Identita jedince.....                                                  | - 8 -  |
| 1.3   | Heterospecifické varovné hlasy .....                                   | - 10 - |
| 1.3.1 | Výhody a nevýhody heterospecifického odposlouchávání.....              | - 10 - |
| 1.3.2 | Vrozené nebo naučené .....                                             | - 12 - |
| 1.3.3 | Relevantnost varovného hlasu .....                                     | - 18 - |
| 2     | Cíle práce .....                                                       | - 21 - |
| 3     | Metodika .....                                                         | - 22 - |
| 3.1   | Krkavcovití .....                                                      | - 22 - |
| 3.2   | Získávání nahrávek varovných hlasů krkavcovitých.....                  | - 22 - |
| 3.2.1 | Výběr nahrávek z databáze Xeno-canto .....                             | - 22 - |
| 3.2.2 | Pořízení vlastních nahrávek .....                                      | - 23 - |
| 3.3   | Zpracování nahrávek .....                                              | - 23 - |
| 3.4   | Výběr parametrů pro akustickou analýzu .....                           | - 24 - |
| 3.5   | Srovnání vlastních XC nahrávek .....                                   | - 25 - |
| 3.6   | Analýza varovných hlasů.....                                           | - 26 - |
| 3.7   | Vliv velikosti těla a obývaného biotopu .....                          | - 26 - |
| 3.8   | Statistická analýza .....                                              | - 27 - |
| 4     | Výsledky .....                                                         | - 27 - |
| 4.1   | Dosažený počet nahrávek .....                                          | - 27 - |
| 4.2   | Vliv velikosti těla a preferovaného biotopu.....                       | - 28 - |
| 4.2.1 | Velikost těla .....                                                    | - 28 - |
| 4.2.2 | Preferovaný biotop.....                                                | - 29 - |
| 4.3   | Srovnávací analýza akustické podobnosti .....                          | - 30 - |
| 5     | Diskuze .....                                                          | - 33 - |
| 5.1   | Analýza podobnosti varovných hlasů.....                                | - 33 - |
| 5.2   | Vliv velikosti těla na akustické parametry varovných hlasů .....       | - 35 - |
| 5.3   | Vliv preferovaného biotopu na akustické parametry varovného hlasu..... | - 35 - |
| 6     | Seznam literatury .....                                                | - 37 - |
| 7     | Přílohy .....                                                          | - 44 - |

# 1 Úvod

## 1.1 Varovný hlas a jeho funkce

Varovný hlas (anglicky *alarm call*) vydávají jedinci v přítomnosti predátora nebo jiné hrozby (např. hnízdního parazita) a obvykle na něj reagují některou z forem antipredačního chování.

Informace v něm obsažená je obvykle směřována k dalším jedincům stejného druhu (např. členům skupiny, partnerovi či potomkům) a jedná se tak o tzv. konspecifický alarm. Signál však může být určen i přímo predátorovi za účelem odradit ho od útoku (Curio, 1978). Využívání varovné vokalizace lze pozorovat u savců, ptáků, a dokonce i u žab (Hopkins a Folt, 2019; Klump a Shalter, 2016).

Varovné hlasy můžeme dělit na tři základní typy. Prvním z nich je tzv. flee alarm call (útěkový varovný hlas), který značí vysoký stupeň ohrožení (predátor je blízko nebo se rychle přibližuje). Živočichové na něj obvykle reagují zvýšením ostražitosti nebo okamžitým útekem či schováním se do úkrytu. Další je tzv. mobbing alarm call (mobbingový varovný hlas), který obvykle značí nižší stupeň ohrožení (predátor byl včas odhalen nebo zrovna aktivně nepátrá po kořisti). Takový varovný hlas zve jedince v okolí k tzv. mobbingu predátora, kdy se živočichové místo útoku naopak k predátorovi úmyslně přibližují, vydávají varovné hlasy, a někdy na něj i fyzicky útočí. Posledním typem je tzv. distress call, který vydávají živočichové již napadení predátorem. Snaží se tak predátora zastrašit a uniknout nebo přizvat na pomoc další jedince (Magrath et al., 2015).

V předkládané práci se dále zaměřuji na tzv. útěkové a mobbingové varovné hlasy u ptáků.

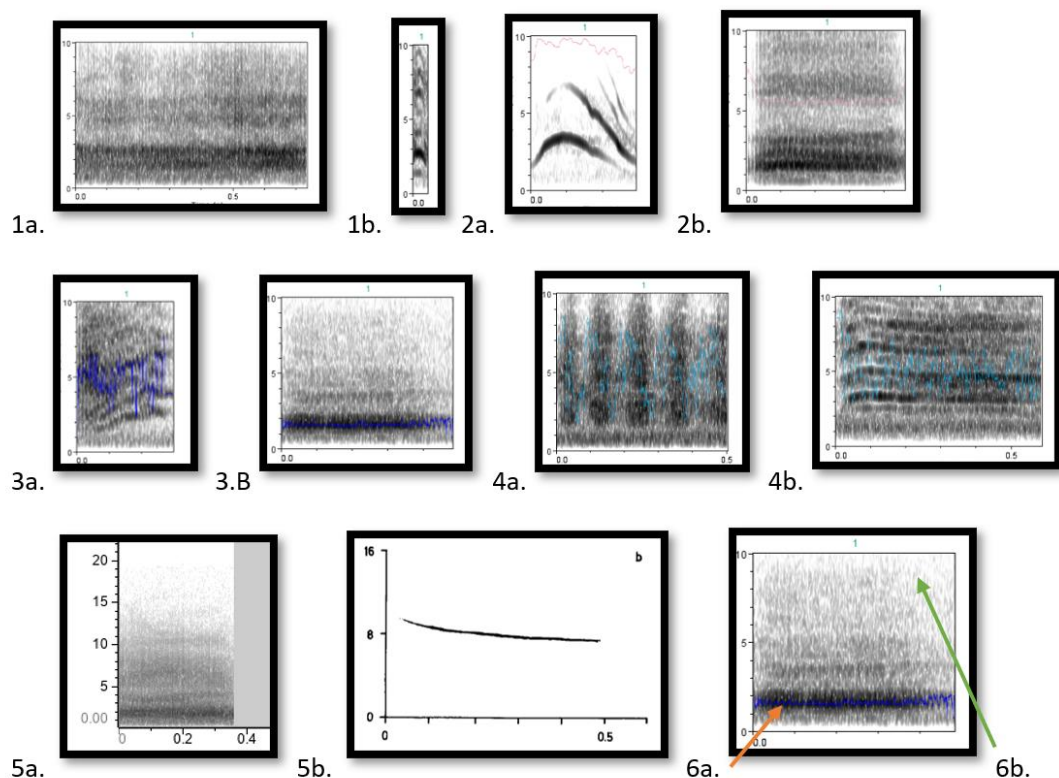
## 1.2 Akustická struktura varovného hlasu

### 1.2.1 Akustické parametry

Varovný hlas se může skládat z více elementů. Na každém elementu je možné měřit a porovnávat velké množství nejrůznějších spektrotemporálních akustických parametrů.

Mezi ty základní patří:

- Délka elementu
  - měřena ve vteřinách (čas)
  - začátek a konec definován amplitudou (Obr. 1 – 1a, 1b)
- Harmonicita
  - říká, jak moc se zvuk blíží harmonickému modelu (Obr. 1 – 2a, 2b)
  - nabývá hodnoty 0 až 1, kdy 0 je šum a 1 je tón
- Peak frekvence
  - je frekvence s nejvyšší amplitudou v daném místě, přičemž je měřena několikrát v jednom elementu, např. po 5 ms (Obr. 1 – 3a, 3b)
- Změna peak frekvence
  - kolísání peak frekvence v čase; spektrogram je rozdělen na stejně dlouhé intervaly (např. po 5 ms), změna peak frekvence pak ukazuje, jak velké je klesání nebo stoupání křivky mezi dvěma sousedícími body (Obr. 1 – 4a, 4b)
- Šířka frekvenčního pásma
  - rozdíl mezi maximální a minimální frekvencí (Obr. 1 – 5a, 5b)
  - širokopásmové zvuky jdou přes více frekvencí než úzkopásmové
  - měřeno v Hz
- Amplituda
  - odpovídá hlasitosti zvuku
  - na spektrogramu znázorněna odstínem barvy, tmavá pro vysokou hodnotu, světlá pro nízkou hodnotu (Obr. 1 – 6a, 6b)
  - měřeno v dB



**Obr. 1** Ukázka zvuku s vysokou (a) a nízkou (b) hodnotou parametru: 1 – délka elementu (1a. *Corvus monedula*, 1b. *Perisoreus infaustus*), 2 – harmonicita (2a. *Pyrrhocorax graculus*, 2b. *Corvus corone*), 3 – peak frekvence (3a. *Corvus frugilegus*, 3b. *Aphelocoma californica*), 4 – změna peak frekvence (4a. *Pica pica*, 4b. *Cyanocitta cristata*), 5 – šířka frekvenčního pásma (5a. *Corvus frugilegus* - širokopásmové, 5b. *Turdus merula* - úzkopásmové - Shalter 1978), 6 – amplituda (*Corvus frugilegus*).

### 1.2.2 Detekce a lokalizace varovného hlasu konspecifiky a predátory

Struktura konkrétního varovného hlasu je ovlivněna morfologií a jeho ekologickou funkcí. Na varovný hlas působí dvě protichůdné adaptivní síly. Jedinci, kterým je varování určeno musí varování včas zaregistrovat, a to i na velkou vzdálenost a v nepřehledném terénu. Zároveň je možné, že varovný hlas využije predátor k lokalizování své kořisti. Proto by bylo výhodné detekci či lokalizaci varovného hlasu predátorovi ztížit (Caro, 2005).

Univerzální řešení zdá se neexistuje. Varovné hlasy se napříč spektrem druhů výrazně liší. Záleží na jejich přesné funkci (viz výše zmíněné dělení na útěkové a mobbingové varování), morfologických a ekologických specifikách jednotlivých druhů a také na tom, jaké další doplňující informace jsou ve struktuře varovného hlasu zakódovány.

Mezi útěkové varovné hlasy patří typické *seeet* varování používané řadou evropských pěvců. Jde o krátký vysokofrekvenční signál s pozvolným nástupem i dozněním a úzkou šířkou frekvenčního pásma. Tato struktura by měla ztěžovat detekci a lokalizaci signálu (Marler, 1955). Klump, Kretzschmar a Curio (1986) dokonce uvádí, že krahujec obecný (*Accipiter nisus*) nemusí být vůbec schopný zvuky o tak vysoké frekvenci, jakou mají *seeet* varovné hlasy, zachytit, neboť sluch krahujce není na vysokofrekvenční zvuky citlivý. Naopak sýkora koňadra (*Parus major*), která se často stává kořistí krahujce, by se zachycením konspecifického *seeet* varovného hlasu neměla mít problém, protože rozsah citlivosti jejího sluchu dosahuje hodnot typického *seeet* varování.

Mobbingové varovné hlasy není nutné před predátory skrývat, protože jednou z jejich funkcí je dát predátorovi vědět, že byl odhalen. Proto bývají hlasité, s prudkým nástupem i dozněním a širokým frekvenčním pásmem (Marler, 1957). Na mobbingové varovné hlasy pěvců reagují různé druhy predátorů častěji než na *seeet* varovné hlasy (Shalter 1978; Jones a Hill 2001).

Otázka obtížnosti lokalizace zdroje *seeet* varování a mobbingových varovných hlasů však zatím nebyla uspokojivě zodpovězena. Zatímco pro některé dravce bylo těžší lokalizovat zdroj *seeet* varování (Jones a Hill, 2001), jiné druhy dravců dokázali během pokusu spolehlivě lokalizovat zdroj obou typů varovných hlasů (Shalter, 1978).

### 1.2.3 Vliv morfologie a prostředí

Struktura akustických signálů může být ovlivněna velikostí těla daného druhu a prostředím, ve kterém se vyskytuje. Velikost těla má přímý vliv na velikost hlasového aparátu, tzv. syrinxu, který je u ptáků zodpovědný za produkci akustických signálů. Druhy s větším hlasovým aparátem jsou schopny produkovat zvuky o nižší frekvenci. Velikost těla tedy omezuje schopnost ptáků adaptivně přesunout největší část energie akustického signálu do frekvencí nejvýhodnějších pro daný biotop (Ryan a Brenowitz 1985; Mikula et al. 2020).

Různá prostředí způsobují různou míru degradace zvuku. Uzavřené biotopy s velkou hustotou vegetace způsobují vyšší míru degradace zvuku kvůli atenuaci (tzn. ztlumení), rozptylu zvuku a ozvěnám. Vyšší frekvence zvuku a signály s jemnou strukturou vyznačující se velkou mírou kolísání frekvence jsou tomuto druhu degradace náchylnější. Proto by selekce mohla podporovat přesun největšího množství energie zvuku do nižších frekvencí akustického signálu, jak naznačují výsledky studie (Morton, 1975). Studie provedená na různých populacích jednoho druhu – lemčíka hedvábného (*Ptilonorhynchus violaceus*), které se vyskytují v odlišných typech

biotopu, také potvrdila vliv biotopu na akustickou strukturu hlasu. Hlasy populací žijících v uzavřenějších biotopech (např. tropický deštný les) měly nižší frekvenci a menší míru kolísání frekvence oproti populacím z otevřenějších travnatých biotopů. Efekt příbuznosti se nepotvrdil. Příbuznější populace vyskytující se v různých typech biotopů se od sebe akusticky lišily víc než méně příbuzné populace vyskytující se v podobném typu biotopu. Ani vliv velikosti nebyl potvrzen. Jedinci z jedné lesní populace vydávali oproti očekávání hlasy o nižší frekvenci, což ale opět odpovídá přizpůsobení uzavřenému typu biotopu, ve kterém se vyskytovali (Nicholls a Goldizen, 2006). Ne všem pozdějším studiím se však podařilo tento vztah potvrdit. Ve studiích Ryan a Brenowitz (1985) a Mikula et al. (2020) velikost a fylogenetická minulost druhu měly na strukturu akustického signálu větší vliv než biotop, ve kterém se vyskytují.

Teorie týkající se vlivu biotopu na akustickou strukturu signálu obvykle předpokládají, že nejvýhodnější struktura je ta, která umožní přenos signálu na největší vzdálenost bez přílišné degradace. Funkce akustických signálů ptáků jsou však různorodé, a ne vždy je nutné maximalizovat vzdálenost přenosu signálu. Studie Martin et al. (2011) srovnávala akustickou strukturu zpěvu a distress varovných hlasů. Minimální frekvence byla nižší u zpěvu než u distress varovného hlasu. Zpěv je mimo jiné signál teritoriální, který by měl být slyšet na větší vzdálenost. Distress varovný hlas je určen predátorovi nebo blízkým konspecifickým či heterospecifickým jedincům, takže jeho šíření na velkou vzdálenost není tak důležité. Selektivní tlak pravděpodobně nepůsobí stejnou silou na všechny typy akustických signálů.

U tří skupin pěvců, včetně krkavcovitých (Corvidae, Icteridae, Turdidae), byl potvrzen vliv velikosti těla a méně významný vliv fylogeneze a preferovaného biotopu na strukturu mobbingových varovných hlasů. Větší druhy měly varovné hlasy delší a o nižší frekvenci. Stejně tak druhy vyskytující se v uzavřených lesních biotopech vkládaly více energie hlasu do nižších frekvencí. Tyto výsledky tedy potvrzují vliv velikosti i prostředí (Billings, 2018). Antropogenní hluk s nízkou frekvencí může být dalším faktorem, který ovlivňuje strukturu akustických signálů ptáků. Aby se ptáci vyhnuli překrytí svých signálů antropogenním hlukem, předpokládá se přesunutí větší části energie zvuku do vyšších frekvencí. Studie Billings (2018) tento předpoklad nepotvrdila. Druhy vyskytující se v urbánním prostředí používaly mobbingové hlasy naopak o nižší frekvenci než druhy žijící v přirozeném prostředí. Mobbingové varovné hlasy mohou být oproti zpěvu na překrytí antropogenním hlukem méně náchylné kvůli širokému frekvenčnímu spektru, které každý jejich element obvykle využívá.

Zhou, Radford a Magrath (2019) ve své studii však demonstrovali, že překrývání frekvencí útěkového varovného hlasu a antropogenního hluku negativně ovlivnilo reakci modropláštěvníka nádherného (*Malurus cyaneus*) na konspecifické varování. Všechny typy varovných hlasů proti antropogennímu hluku zřejmě imunní nejsou.

#### 1.2.4 Referenční varovné hlasy

Varovný hlas může obsahovat informace buď o jedinci, který ho vydává (tedy např. o jeho věku, pohlaví, příslušnosti ke skupině), nebo doplňkové informace o situaci, která vydání varovného hlasu vyprovokovala. Podle toho se pak může lišit struktura jednotlivých elementů varovného hlasu nebo charakteristiky celého varování jako např. frekvence jednotlivých volání nebo doba mezi jednotlivými elementy (podrobněji viz níže).

Referenční varovné hlasy se dělí podle toho, na jakého predátora upozorňují. Často nejde o rozlišení jednotlivých druhů, ale spíše o kategorizaci predátorů podle směru, odkud se obvykle blíží, tedy jestli jde o vzdušného nebo pozemního predátora. Aby varovný hlas mohl být považován za referenční, musí být ověřeny obě složky chování – (1) varující jedinec mění varovný hlas podle typu hrozby, a (2) recipienti mění své chování podle typu vydaného varovného hlasu. Tento systém je výhodný pro druhy, které upravují svou odpověď podle druhu predátora kvalitativně (Gill a Bierema, 2013).

Příkladem je sýkora *Parus minor*, která používá akusticky odlišný mobbingový varovný hlas pro vránu hrubozobou (*Corvus macrorhynchos*) a hada, užovku japonskou (*Elaphe climacophora*), tedy pro vzdušného a pozemního predátora. Po zaznění varování před vránou ostatní jedinci zvednou hlavu a sledují horizont, zatímco po zaznění varování před hadem se podívají dolů a hledají hrozbu na zemi (Suzuki, 2012).

Další informací kódovanou do varovného hlasu může být chování predátora. Sojka zlověstná (*Perisoreus infaustus*) vydává různé hlasy podle toho, jestli dravec (jestřáb lesní, *Accipiter gentilis* nebo krahujec obecný) v letu pátrá po kořisti, útočí, nebo je v klidu a sedí. Sojky jsou schopny v případě, že se ozve varování před útočícím dravcem, se dát okamžitě na útěk, a v případě, že slyší varování před pátrajícím dravcem, se skrýt a zůstat nehybně v úkrytu (Griesser, 2008).

#### 1.2.5 Urgence varovné vokalizace

Varovné hlasy mohou obsahovat také informaci o míře nebezpečí. Rozlišovat varovné hlasy s různou urgencí je výhodné pro druhy, které svou odpověď mění spíše kvantitativně – rozhodují se, jak rychle a ochotně zareagují a do jaké míry (Gill a Bierema, 2013). Tento

system varování využívají např. střízlíkovec bělobrvý (*Sericornis frontalis*), sýkora černošedá (*Poecile atricapillus*) či sýkora karolinská (*Poecile carolinensis*), kteří přidávají do svého varovného hlasu více elementů, když je míra nebezpečí vyšší. To může být určeno např. druhem či velikostí predátora nebo také vzdáleností mezi predátorem a varujícím jedincem, případně kombinací těchto faktorů (Templeton, Greene a Davis 2005; Leavesley a Magrath 2005; Soard a Ritchison 2009).

Delší alarm obsahující více elementů zákonitě trvá déle vyprodukovat. Varující jedinec se tak vystavuje nebezpečí po delší dobu a recipienti zároveň ztrácí posloucháním delšího alarmu čas, který by jinak mohli věnovat útěku. Tento paradox řeší modropláštník nádherný tak, že prvotní reakce na varování je zřejmě ovlivněna hodnotou peak frekvence varovného hlasu, zatímco čas strávený v úkrytu se odvíjí od míry kolísání peak frekvence. Dvoufázová odpověď na varování zajistí, že jedinec včas zareaguje na případné ohrožení, ale zároveň neztratí příliš času v úkrytu, pokud ohrožení není tak vážné nebo pokud šlo o falešný alarm (Fallow et al., 2013).

Dvoufázová odpověď byla pozorována i u medosavky žlutokřídle (*Phylidonyris novaehollandiae*), která také rychle reaguje již na první element delšího alarmu. Akustická stavba prvního elementu se liší podle typu predátora a jeho nebezpečnosti pro medosavky. Čím vyšší byl stupeň ohrožení, tím nižší byl první element. Počet elementů měl u medosavek, stejně jako u modropláštníků vliv na to, jak dlouho zůstal daný jedinec v úkrytu. Zároveň na alarmy s více elementy byla zaznamenána reakce většího počtu studovaných jedinců medosavky žlutokřídle než na kratší varovné hlasy s méně elementy. Vysvětlením může být degradace zvuků prostředím, kdy kratší varovné hlasy nemuseli pozorovaní jedinci vůbec zachytit (McLachlan a Magrath, 2020).

I někteří krkavcovití jsou schopni do svých varovných hlasů zakódovat urgenci. Větší míru ohrožení u vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) značí větší délka elementu a vyšší počet elementů v jednotce času. Během pokusu se testovala reakce vran na sovu (*Bubo virginianus*) a mývala (*Procyon lotor*). Na oba predátory vrány americké odpovídají podobným způsobem, ale míra nebezpečí je u nich různá. Sova je velmi nebezpečný predátor lovcí i dospělé vrány, zatímco mýval pro dospělé jedince nepředstavuje příliš velkou hrozbu. Nejvyšší míru urgencye varovný hlas obsahoval v situaci, kdy byla sova velmi blízko varujícímu jedinci. Odpověď na sovu daleko od varujícího jedince byla podobná odpovědi na mývala, ať už byl blízko nebo daleko. Elementy alarmu byly zároveň nejdelší (vyšší délka značí vyšší stupeň ohrožení) ve chvílích, kdy vrány prováděly riskantní mobbingové chování – nálety

na predátora (Yorzinski a Vehrencamp, 2009). Obdobným způsobem funguje kódování urgency do varovného hlasu u sojky střeoaamerické (*Calocitta formosa*). Kratší elementy vydávané v rychlejším sledu za sebou značí u sojek vyšší míru ohrožení (Ellis, 2008).

Odlišná odpověď na různé druhy dravců byla zjištěna i u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*). V tomto případě však akustická struktura elementů varovného hlasu zůstávala stejná, ale s nebezpečností predátora prokazatelně rostla frekvence vydávání varovných signálů. Jedním z možných vysvětlení je to, že tento varovný hlas je signál spíš pro predátora než pro konspecifické jedince (Dahl a Ritchison, 2018).

Informace o druhu predátora a míře nebezpečí se však v alarmu často prolínají a může tak být obtížné odlišit jedno od druhého (Magrath et al., 2015).

### 1.2.6 Identita jedince

Schopnost rozpoznat jednotlivé jedince podle akustických signálů by podle Beecher (1988) měla být výhodná pro obě strany, naslouchajícího jedince i jedince produkujícího signál, aby selekce podpořila vyvinutí dostatečně výrazných znaků pro rozlišování jedinců. Příkladem může být péče rodičů o potomstvo, kdy mají obě strany zájem na tom být rozpoznány.

Akustické signály mohou obsahovat znaky využitelné pro rozpoznání jednotlivých jedinců, příbuzných od nepříbuzných jedinců či příslušníků skupiny od cizích jedinců, případně sousedů. Tyto znaky mohou být vrozené nebo modifikované učením během života. Příkladem takového učení akustického signálu může být kooperativně hnízící pěvec – leskoptev nádherná (*Lamprotornis superbus*). Hlasy, které jedinec vydává při odletu či přelétávání nad konspecifickými jedinci, obsahují ve své struktuře informaci o příslušnosti ke skupině, která ale není dána příbuzností jedinců. I hlasy imigrantů, kteří se přidali k dané skupině v dospělosti, jsou podobnější ostatním jedincům ze stejné skupiny než hlasům jedinců v sousedních teritoriích (Keen et al., 2013).

Ačkoli se většina studií zatím zaměřovala na rozpoznávání jedinců podle kontaktních hlasů nebo zpěvu, existují i důkazy o rozpoznávání jednotlivců podle varovných hlasů. Medosavka hlučná (*Manorina melanocephala*) je kooperativně hnízící druh. Při detekování predátora vydává specifický mobbingový varovný hlas, kterým varující jedinec zve ostatní členy skupiny na pomoc. V jeho akustické struktuře byl nalezen dostatek opakujících se rozdílů, většinou založených na změnách frekvence, pro rozeznání jednotlivých jedinců. Tento typ hlasu je někdy využíván i mimo ohrožení s cílem sežvat

ostatní jedince z hejna na jedno místo. Pravděpodobně bude proto sloužit více funkcím v rámci složitého sociálního systému medosavek (Kennedy et al., 2009).

Schopnost rozpoznat jedince podle varovných hlasů může být vhodná při rozhodování o relevanci daného varování. Mladší a méně zkušení jedinci mohou např. vydávat varovné hlasy i v případě, že žádné nebezpečí nehrozí. Varování členů hejna oproti varování ze sousedního teritoria může zase nabízet informaci ohledně aktuální pozice blížícího se nebezpečí. Rozpoznávání jednotlivých jedinců by bylo nezbytné také v případě, že rozhodnutí o připojení se k mobbingu predátora je založené na reciprocitě. Mobbing predátora je potenciálně velmi nebezpečná aktivita, kdy ale jedinci, kteří se jí nezúčastní, mohou profitovat ze snahy ostatních jedinců, kteří se zúčastnili a riziko podstoupili. Jedinci lejska černokrkého (*Ficedula hypoleuca*) ve studii Krams et al. (2008) byli ochotnější připojit se k mobbingu spolu s jedinci, se kterými měli v minulosti pozitivní zkušenost, oproti jedincům, kteří se do mobbingu dříve nezapojili. Bez schopnosti rozpoznat a pamatovat si jednotlivé jedince by takové rozhodnutí nebylo možné udělat. Zmíněná studie nenabízí vysvětlení ohledně mechanismu rozpoznávání, ale rozdíly ve varovné vokalizaci jsou jednou z možností (Wheatcroft a Price, 2008).

Mnoho druhů krkavcovitých žije v různě složitých sociálních systémech, kde často spolupracují i na obraně proti predátorům. Umět rozpoznat jednotlivé jedince i podle strukturních rozdílů ve vokalizaci by proto pro ně mohlo být užitečné. Vrána americká je kooperativně hnízdící druh. Yorzinski et al. (2006) našli dostatek rozdílů pro rozlišení jedinců dle jejich varovné vokalizace. Tyto rozdíly podle autorů úzce souvisí s pohlavím a sociálním postavením jedince. Samice vydávají varovné hlasy o vyšší frekvenci, menší délce a větší míře kolísání peak frekvence než samci. Vzhledem k tomu, že na akustické parametry hlasu má kvůli stavbě vokálního ústrojí vliv velikost jedince, který je vydává, a samci vrány americké bývají větší než samice, mohou akustické rozdíly mezi pohlavími souviset s jejich pohlavním dimorfismem. Samice jsou zároveň ve skupině hierarchicky podřízené samcům. Zajímavé je, že podřízený samec, který měl nižší hmotnost, ale ostatní míry měl odpovídající průměrným samcům, se akusticky více podobal samicím. To naznačuje, že i sociální postavení může mít vliv na akustické parametry hlasu.

Koloniálně hnízdící kavka obecná (*Corvus monedula*) je zřejmě také schopná alespoň do určité míry rozpoznávat konspecifické jedince podle mobbingových varovných hlasů. Jejich odpověď na mobbingové varovné hlasy byla výraznější pro známé jedince z téže kolonie než pro cizí jedince, přičemž ochota připojit se k mobbingu byla vyšší u jedinců v sousedících hnízdních dutinách. Odpověď byla dále ovlivněna pohlavím, které úzce

souvisí s hierarchickým postavením jedince. Samice jsou u kavky obecné podřízené samcům a jejich vlastní postavení se řídí postavením partnera. Odpověď na varovný hlas neznámé samice ve větší vzdálenosti od kolonie vyprovokovala jen velmi slabou reakci. Větší ochota reagovat na mobbingové varovné hlasy hierarchicky výše postavených jedinců by mohla ukazovat na snahu prosadit se a ukázat svou kvalitu, ačkoli to v této studii nebylo možné prokázat (Woods et al., 2018).

### **1.3 Heterospecifické varovné hlasy**

#### **1.3.1 Výhody a nevýhody heterospecifického odposlouchávání**

Téměř vždy se druhy vyskytují sympatricky a umět rozeznat a správně reagovat i na cizí, heterospecifické, varovné hlasy může být užitečné. Již výraz „odposlouchávání“ napovídá, že předávání informací nebývá oboustranné. Varující jedinec si obvykle není vědom, že podává informace také jedincům jiného druhu. Vztah mezi varujícím a odposlouchávajícím druhem pak může být velmi nerovnocenný. Odposlouchávající druh někdy dokonce ani sám varovné hlasy vydávat nedokáže (Ito a Mori, 2010). Na druhou stranu, odposlouchávání varovných hlasů jiných druhů varujícímu jedinci nemusí nijak škodit. V určitých případech může být dokonce výhodné. Čím víc jedinců je varováním vyplašeno a vznese se do vzduchu, tím menší je riziko predace pro původního varujícího jedince. Jedním z cílů mobbingových varovných hlasů je přizvat na pomoc co největší počet jiných jedinců a nemusí záležet na tom, ke kterému druhu přesně patří, pokud se také přidají k mobbingu predátora (Curio, 1978).

Pokud by oba druhy využívaly varovné signály toho druhého v obdobné míře, mohl by se mezi nimi vytvořit mutualistický vztah. Příkladem mohou být modropláštník nádherný a střízlíkovec bělobrvý, kteří adekvátně reagují jak na konspecifické tak i vzájemně na heterospecifické varovné hlasy téměř ve stejné míře (Magrath et al., 2007). Studie Goodale a Kotagama (2008) se pokoušela mezi druhy ze srílanského společenstva také najít mutualistický vztah. Timálie (*Turdoides rufescens*) a drongové (*Dicrurus paradiseus*) vydávají ve společných hejnech nejvíce varovných hlasů a autoři předpokládali, že budou na své varovné hlasy vzájemně reagovat. To se v této studii potvrdit nepodařilo. Timálie na alarm dronga reagovali, ale odpověď drongů byla nejasná i na jejich vlastní, konspecifické, varovné hlasy. Je však možné, že drongové projevovali svou odpověď na varovný hlas způsobem, který v této studii nebyl měřen.

Jednou z motivací rozpoznávat a reagovat na heterospecifické varování může být i to, že se jednotlivé druhy vzájemně liší svou šancí predátora včas detekovat, např. ostřejší smysly či větší rozhled po krajině (Caro, 2005; Magrath et al., 2015). Příkladem mohou být medosavky žlutokřídlé. Medosavky krmící se na květech přikládají větší váhu informaci získané z varovných hlasů ostatních konspecifických jedinců než informaci získané vlastním pozorováním. Naopak jedinci, kteří loví hmyz na listech vegetace, přikládají větší váhu svému vlastnímu pozorování. Při pátrání po hmyzu totiž sedí medosavka na vyvýšeném místě. Má proto lepší rozhled po okolí a tím pádem větší šanci odhalit včas predátora, zatímco medosavka zdržující se v nižších patrech vegetace u květů má rozhled po okolí omezený (McLachlan et al., 2019). Stejným způsobem může fungovat odposlouchávání mezi různými druhy s odlišným způsobem života. Goodale a Kotagama (2008) studovali čtyři druhy tvořící společná hejna v tropických deštných lesích Srí Lanky. Timálie srílanská a sojkovec šedohlavý (*Argya cinereifrons*) hledají potravu na listech vegetace. Oba tyto druhy odpovídaly na heterospecifické alarmy ochotněji než druhé dva studované druhy, drongo vlajkový a trogon páskovaný (*Harpactes fasciatus*), kteří loví kořist strategií sit-and-wait z vyvýšeného místa.

V předchozích dvou studiích šlo o útěkové varovné hlasy, které vyžadují od odposlouchávajícího jedince okamžitou reakci. Mobbingové varovné hlasy poskytují odposlouchávajícímu jedinci víc času a prostoru rozhodnout se, jestli se do mobbingu predátora, na kterého varovný hlas upozorňuje, chtějí zapojit nebo ne. Sojka obecná (*Garrulus glandarius*) odposlouchává mobbingové varovné hlasy kosa černého (*Turdus merula*) a dokáže je odlišit od zpěvu kosa. Pokud má sojka k dispozici pouze akustický stimul v podobě varovného hlasu kosa, zůstává na místě déle a přiblíží se ke zdroji varování na menší vzdálenost než v případě, kdy varovný hlas doprovází ještě vizuální stimul v podobě atrapy predátora. Tyto výsledky naznačují, že sojka využívá informace z heterospecifického zdroje, ale preferuje informace získané vlastním pozorováním (Randler, 2022).

Sluch různých druhů může být naladěn na různé frekvence. Systém kódování doplňkových informací a vyhodnocování míry ohrožení může být odlišný pro různé druhy. Heterospecifický alarm představuje obvykle méně známý zvuk než konspecifický, takže jeho zachycení a správné funkční zařazení může být obecně obtížnější. V neposlední řadě může mít vliv také to, že heterospecifičtí jedinci nebývají zamýšlenými recipienty informace a signál proto nebývá směřován jejich směrem. U varovných hlasů však zrovna toto nemusí představovat velký problém. Při ohrožení většinou varující jedinec

nemá čas své chování příliš modifikovat a zprávu jednoduše vyšle do prostoru, což odposlouchávání naopak usnadňuje (Magrath et al., 2015).

Murray a Magrath (2015) zkoumali vliv snížení amplitudy (atenuace) a degradace zvuku na zachycení a vyhodnocení konspecifického a heterospecifického varovného hlasu. Studii prováděli na modropláštníku nádherném a střízlíkovci bělobřvém, kteří standardně reagují na konspecifické a heterospecifické varovné hlasy shodně. Různé typy manipulace s hlasy měly u konspecifických a heterospecifických varovných hlasů různé následky. Reakce studovaných jedinců byla na degradovaný konspecifický varovný hlas stejná jako na nedegradovaný, zatímco u heterospecifického alarmu byla reakce výrazně slabší na degradovaný alarm. Snížení amplitudy u konspecifických alarmů snížilo pravděpodobnost útekové reakce. Snížení amplitudy může napovídat, že varující jedinec se nachází daleko a míra ohrožení proto není tak velká. To samé by ale mělo platit pro degradaci zvuku, protože jemná struktura varovných hlasů obou druhů je značně náchylná k degradaci. Výsledky této studie však nic takového neprokazují. Autoři to vysvětlují tím, že pro rozpoznání konspecifického varovného hlasu je u modropláštníků i střízlíkovců důležitá hodnota peak frekvence, která je proti degradaci poměrně odolná. Studovaní jedinci však zřejmě nedokázali správně rozpoznat degradovaný heterospecifický alarm. To napovídá, že u heterospecifických varovných hlasů se tyto dva druhy, učí spíš rozpoznávat celkovou strukturu než jednotlivé charakteristiky, jako např. peak frekvenci.

Správné rozpoznávání heterospecifických varovných hlasů se tedy zdá být pro ptáky obtížnější než rozpoznávání varovných hlasů konspecifických. Určitější odpověď by mohlo poskytnout pochopení mechanismu rozpoznávání heterospecifických varovných hlasů u ptáků.

### **1.3.2 Vrozené nebo naučené**

Zatímco schopnost umět rozpoznat heterospecifický alarm a adekvátně na něj reagovat může být vrozená nebo naučená, reakce na konspecifické alarmy bývá vrozená. Variabilita mezi jedinci a deformace zvuků prostředím, ve kterém žijí, však mohou podporovat určité zobecňování při rozpoznávání varovných hlasů. Jedinec pak reaguje pouze na některé klíčové charakteristiky alarmu, a ne na alarm jako celek. Pokud se těmito vlastnostmi vyznačuje nějaký heterospecifický alarm, ptáci na něj mohou instinktivně reagovat stejným způsobem jako na konspecifický. Výhodou je, že tato varianta nevyžaduje podstoupit riziko přímé zkušenosti s predátorem (Fallow et al., 2011, 2013; Magrath et al., 2015). Na druhou stranu reagovat na každý zvuk v okolí

s podobnými akustickými parametry, jaké má konspecifický varovný hlas, může být zbytečné plýtvání energií.

Sýkora koňadra reaguje na mobbingový varovný hlas alopatricky žijící sýkory černohlavé (Randler, 2012), popeláč šedý reaguje na varovný hlas alopatrického střízlíka karolinského (Johnson et al., 2003), modropláštník nádherný také reaguje na varovné hlasy řady alopatrických druhů (Fallow et al. 2011 a 2013). Reakce na varovný hlas alopatrického druhu nemůže být vysvětlena učením, protože oba druhy spolu nemohou mít žádnou přímou předchozí zkušenost. Ve všech uvedených případech si byly varovné hlasy akusticky podobné. Podobnost a reakce na daný varovný hlas může být způsobena společnou fylogenetickou minulostí druhů. Sýkora koňadra a sýkora černohlavá jsou blízce příbuzné druhy. Pro popeláče a střízlíka to ale neplatí, a přesto popeláči na varovný hlas střízlíka reagují. Oba jejich varovné hlasy obsahují sérii širokopásmových neharmonických elementů. Popeláči zároveň nereagovali na uměle vytvořený širokopásmový šum ani sérii neharmonických elementů se stejnou frekvencí opakování. Přesné charakteristiky akustického hlasu, které jsou zodpovědné za rozpoznání varovného hlasu, se nepodařilo v této studii určit (Johnson et al., 2003). Modropláštníci reagovali silněji na varovné hlasy fylogeneticky příbuznějších druhů. Tyto druhy ale zároveň měly akusticky podobnější varovné hlasy, takže odlišení vlivů těchto dvou proměnných není jednoduché. Reakci může zřejmě vyprovokovat také podobnost známého a neznámého heterospecifického varování, které ale nemusí být nutně akusticky podobné konspecifickému varovnému hlasu. Akusticky nepodobný varovný hlas jednoho z testovaných alopatrických druhů vyvolal u modropláštníka poměrně silnou reakci. Tento varovný hlas je ale zároveň akusticky téměř nerozeznatelný od varovného hlasu sympatrického druhu, na který se modropláštníci naučili reagovat po předchozí zkušenosti (Fallow et al., 2011).

Akustickou podobnost varovných hlasů lze chápat jako podobnost celkové specifické struktury varovného hlasu nebo jako podobnost v hodnotách jednotlivých parametrů varovného hlasu. Ze studie Fallow et al. (2011) vyplývá, že modropláštníci nádherní se zaměřovali spíše na určité klíčové akustické charakteristiky heterospecifického hlasu, konkrétně hodnotu peak frekvence a kolísání frekvence než na hlas jako celek. Pro navazující studii Fallow et al. (2013) bylo počítačově vytvořeno několik hlasů, které měly stále stejnou základní strukturu varovného hlasu modropláštníka nebo sympatrické medozvěstky žlutokřídlé, ale lišily se v hodnotách peak frekvence a kolísání frekvence. Výsledky studie naznačují, že akustická podobnost

neznámého varovného hlasu k vrozeným konspecifickým i naučeným heterospecifickým hlasům sympatrických druhů umožňuje zobecnění a rozpoznání neznámých heterospecifických varování. Modropláštníci dokázali zareagovat jak na hlasy se známou strukturou a odlišnou frekvencí, tak na hlasy se známou frekvencí, ale odlišnou strukturou.

Akustická podobnost může hrát roli i v procesu učení, kdy může být pro druh snazší naučit se reagovat na varovné hlasy akusticky podobnější jejich vlastním. Tři druhy strnadců – strnavec mokřadní, zpěvný a bělohrdlý, se vyskytují sympatricky a mají možnost navzájem slyšet své distress varovné hlasy. Přesto na sebe navzájem reagují pouze ty druhy, které mají akusticky podobný varovný hlas, strnavec zpěvný a mokřadní. Tyto dva druhy zároveň reagují i na umělé zvuky napodobující jejich přirozená varování, takže podobnost v klíčových akustických charakteristikách bude pro rozpoznání varovného hlasu pravděpodobně zásadní (Stefanski a Falls, 1972). Učení a proces rozpoznávání pak může probíhat odlišným způsobem pro akusticky podobné a nepodobné heterospecifické varovné hlasy. Pokud bylo známé heterospecifické varování, na které modropláštníci běžně reagují antipredačním chováním, v studii Fallow et al. (2013) přehráno pozpátku, reakce modropláštníků byla výrazně slabší, i když hodnoty jednotlivých akustických parametrů zůstaly stejné. To naznačuje, že u akusticky nepodobných heterospecifických varovných hlasů se modropláštníci učí rozpoznávat specifické znaky jako celek oproti hodnotě jednotlivých parametrů.

Ze skupiny krkavcovitých byly dvě studie provedeny na hejnu volně žijících krkavců velkých (*Corvus corax*) v zoologické zahradě Cumberland u Grönau im Almtal v Rakousku, kde se v čase krmení krkavci pravidelně shlukují ve výběžích chovaných zvířat – především vlků a divokých prasat. Při této příležitosti jim byly postupně přehrávány playbacky konspecifických i různých heterospecifických alarmů a byla sledována jejich reakce.

Nácarová, Veselý a Bugnyar (2018) porovnávali reakce krkavců na konspecifický varovný hlas a na heterospecifický varovný hlas kavky obecné v kontextu výběhu predátora, kterého představoval vlk, a ne-predátora, divokého prasete. Ve vlčím výběhu byla reakce krkavců na alarm kavky obecné srovnatelná s reakcí na konspecifický alarm, ve výběhu prasat o hodně slabší, ale stále prokazatelná. To napovídá, že krkavci považují za určitých okolností alarm výrazně menší kavky za dostatečně relevantní, aby na něj reagovali, ale pravděpodobně stále odlišitelný od jejich vlastního, protože nereagují bezhlavě.

V práci Davidková et al. (2020) byl repertoár heterospecifických alarmů rozšířen. Kromě kontroly a konspecifického alarmu byly použity alarmy dvou sojek –sympatrické sojky obecné a alopattrické sojky chocholaté jako dalších zástupců krkavcovitých, a alarmy dvou druhů racků –sympatrického racka chechtavého (*Chroicocephalus ridibundus*) a alopattrického racka atlantického (*Leucophaeus atricilla*), jako zástupců méně příbuzné skupiny obdobné velikosti. S alarmy obou amerických alopattrických druhů by tato populace krkavců neměla mít žádné předchozí zkušenosti. Varovný hlas obou druhů sojek vyprovokoval srovnatelnou reakci jako konspecifický varovný hlas. Na varovný hlas obou druhů racků reagovali méně. Silná reakce na varovný hlas sojky chocholaté naznačuje, že krkavci pochopili význam jejího varovného hlasu a považovali ho za dostatečně relevantní, aby kvůli němu i bez předchozí zkušenosti okamžitě opustili potravu. Tento fakt je zajímavý i kvůli tomu, že je krkavec ohrožován pouze malou částí spektra predátorů, kterými jsou ohrožovány sojky, přesto na varovný hlas obou sojek krkavec reaguje. Důvodem by mohla být akustická podobnost varovného hlasu krkavce a ostatních druhů krkavcovitých.

Další možností je, že některé zvuky, i když si nejsou akusticky příliš podobné, jsou pro posluchače obecně nepříjemné a automaticky vyvolávají strach nebo vzrušení i bez předchozí zkušenosti. Často jde o zvuky neharmonické, vydané náhle a vytvářené prudkým vypuštěním vzduchu z plic (Magrath et al., 2015). Varovný hlas sýkory koňadry obsahuje širokopásmové i harmonické slabiky. Pokud byly všechny širokopásmové slabiky nahrazeny harmonickými, sýkory se neobávaly přiblížit se po zaznění takto upraveného playbacku varovného hlasu ke krmítku. Harmonické slabiky u sýkory zřejmě značí nižší stupeň ohrožení (Lipianska, 2011).

Další možné je i vysvětlení je, že na neznámé varovné hlasy ptáci odpovídají proto, že jsou pro ně nové a neznámé. Tak úzké spojení neofobie s heterospecifickým odposloucháváním však zatím potvrzeno nebylo. Antipredační chování bylo u vlhovce velkoocasého (*Quiscalus mexicanus*) pozorováno jen v reakci na neznámý neharmonický zvuk, ale ne na neznámý tónovitý zvuk (Slaughter et al., 2013), což spíše podporuje teorii o přirozené „děsivosti“ nelineární prvků. Reagovat útekem na každý neznámý zvuk je zřejmě příliš nevýhodné a vyčerpávající.

Varovné hlasy krkavcovitých často obsahují často nelineární prvky. Tak je tomu i u varovného hlasu sojky obecné. Sympatricky žijící veverka obecná (*Sciurus vulgaris*) sdílí se sojkou alespoň část spektra predátorů. Veverka dokáže odlišit varovný hlas od jiných typů vokalizace a reaguje na něj zvýšenou mírou vlastního

antipredačního chování – zvýšenou ostražitostí až útekem. Stejně hlasitý kontrolní zvuk (ptačí zpěv) antipredační chování u veverek nevyvolal (Randler, 2006). Reakce veverek není tak překvapivá, protože oba druhy žijí sympatricky, a veverky proto měly mnoho příležitostí pochopit z předchozích zkušeností, co varovný hlas sojky znamená. Varovný hlas sojky obecné ale rozpoznala jako varování před potenciální hrozbou dokonce i alopaticky žijící impala *Aepyceros melampus* a reagovala na něj zvýšenou ostražitostí, sledováním horizontu nebo útekem (Klimšová a Policht, 2011).

Naučená reakce nabízí mnohem větší flexibilitu. Pták se pak může naučit využívat větší spektrum akusticky nepodobných alarmů. Diverzita varovných hlasů je ve skutečnosti překvapivě veliká, stejně jako množství informací v nich obsažené. Každý druh by se teoreticky mohl naučit odposlouchávat a reagovat pouze na ty varovné hlasy, které jsou pro něj v dané situaci opravdu relevantní. Učení nabízí také možnost flexibilně reagovat na změny druhového složení na dané lokalitě způsobené migrací druhů a posuny areálů rozšíření (Magrath et al., 2015).

Riziko spojené s učením je v určitých případech možné snížit napodobováním antipredačního chování rodičů. Da Cunha, Fontenelle a Griessera (2017) zkoumali brazilské společenstvo ptáků a zjistili, že jedinci, v jejichž společnosti se stále zdržují odrostlá mláďata, se do mobbingu zapojují ochotněji. To platilo i pro druhy, které jinak žijí samotářsky a do mobbingu predátorů se nezapojují ani ve společnosti s jinými druhy. Zkušenosti, které mláďata během těchto událostí získají, tedy zřejmě alespoň částečně vyvažují riziko, do kterého se při mobbingu pouští rodiče. V práci Curio, Ernst a Vieth (1978) se kos černý v zajetí naučil na základě poslechu přirozeného konspecifického mobbingového varovného hlasu reagovat vlastní mobbingovou reakcí i na stimuly, které pro něj ve skutečnosti žádné nebezpečí nepředstavují. Prvním z nich byla atrapa neškodného alopatického zoborožka křiklavého (*Philemon corniculatus*) a druhým byl neživý objekt (barevná plastová láhev). Tato práce tak poskytuje důkaz o kulturním přenosu v kontextu přítomnosti potenciálního predátora.

Učení je zatím potvrzováno spíše nepřímými prostorovými a časovými metodami. Reakce již při prvním setkání s neznámým heterospecifickým varovným hlasem naznačuje spíš instinktivní odpověď, zatímco opožděná reakce naznačuje spíš poučení se z předchozí zkušenosti. Jiné práce porovnávají reakci populace, která s odposlouchávaným druhem sdílí teritorium, s reakcí populace, která se s daným druhem pravidelně nesetkává a nemá tedy možnost získat s jeho varováním přímou zkušenost (Magrath et al., 2015).

Ptáčata v hnízdě se ztiší po zaslechnutí varovných hlasů rodičů, aby se snížilo riziko predace. Mláďata strízlíkovce bělobrvého dokázala v pěti dnech věku tímto způsobem reagovat na konspecifický varovný hlas rodičů a také na akusticky podobný heterospecifický varovný hlas strízlíkovce rudookého (*Acanthiza pusilla*). Později ve věku 10-11 dní již dokázali reagovat i na další dva heterospecifické varovné hlasy, modroplátníka nádherného a medosavky žlutokřídlé, které byly od rodičovských akusticky odlišné. Všechny čtyři druhy ptáků se přitom vyskytují současně na sledované lokalitě a mláďata tedy mají možnost slyšet jejich varovné hlasy. Výsledky pokusu naznačují, že u mláďat strízlíkovce bělobrvého se vytvořila asociace mezi přítomností predátora a heterospecifickými varovnými hlasy, buď na základě antipredační odpovědi rodičů nebo přímé zkušenosti s predátorem. Obě možnosti naznačují učení z předchozí zkušenosti (Haff a Magrath, 2012). V navazující studii bylo zjištěno, že odpověď na heterospecifický varovný hlas medosavky se ve dvou týdnech objevila pouze u mláďat v teritoriích, kde se medosavky běžně vyskytují. V jiných teritoriích, kde jsou medosavky vzácné, se reakce objevila až o dost později (Haff a Magrath, 2013).

Schopnost naučit se a zapamatovat si nové zvuky by pro krkavcovité díky jejich kognitivním schopnostem neměla být problém. To potvrzuje i pozorování Brown (1997), kdy si sojky mexické (*Aphelocoma ultramarina*) dokázaly dlouhodobě zapamatovat akustický stimul. Sojky byly pravidelně svolávány pomocí policejní píšťalky na určité místo, kde jim byla poté nabídnuta potrava. Trénink byl úspěšný a sojky se naučili na tento signál odpovídat. Následovala pauza osm a půl měsíce, kdy tato asociace nebyla nijak posilována ani obnovována. I poté na písknutí zareagovalo za méně než dvě minuty osm z deseti studovaných hejn. Mladí jedinci, naivní ke zvuku píšťalky, na signál zprvu nereagovali, ale postupně se stejné chování objevilo i u nich. Učení mohlo probíhat formou kulturního přenosu od starších jedinců, kteří byli přítomni během trvání prvního tréninku, nebo přímou asociací zvuku píšťalky s potravou. Pokus byl opakován po třech letech od prvního tréninku. Ve všech osmi testovaných hejnech někteří jedinci během několika málo sekund zareagovali jako během prvního opakování.

Bílá et al. (2017) testovali reakci smíšené populace vrány černé (*Corvus corone*) a vrány šedé (*Corvus cornix*) na konspecifický a heterospecifické varovné hlasy kavky obecné v prostředí vídeňské zoologické zahrady. Kavky a vrány obvykle nevytváří společná hejna, na dané lokalitě se však vyskytují společně. Sdílí spolu i spektrum predátorů, kam patří liška, pes, kočka nebo draví ptáci. Vrány černé reagovali ve stejné míře na playback konspecifického varovného hlasu jako na playback heterospecifického

varovného hlasu kavky obecné. I když kavek se v okolí vyskytuje výrazně menší počet než vran, je možné, že společné prožití predanční události stačí na vytvoření asociace mezi přítomností predátora a heterospecifického varovného hlasu. Akustická struktura obou varovných hlasů má navíc velmi podobné hodnoty délky, frekvence a rychlosti opakování elementů v rámci varování.

Skutečný mechanismus ležící za heterospecifickým odposloucháváním může být samozřejmě kombinací učení a akustické podobnosti. Znamější a akusticky podobnější heterospecifické varovné hlasy se ptáci mohou učit snáze a rychleji.

### 1.3.3 Relevantnost varovného hlasu

Antipredanční chování v podobě reakce na varovný hlas vyžaduje energii a čas a obvykle je tak v rozporu s ostatními ekologickými aktivitami druhu. Čas, který stráví jedinec antipredančním chováním, např. čas strávený v úkrytu, by jinak mohl strávit hledáním potravy. Při hledání potravy ale zároveň musí vynaložit určitou část energie na včasnou detekci hrozeb ve svém okolí. Tento podíl energie by se zase mohl výrazně snížit, pokud by se jedinec v tomto ohledu spolehl na heterospecifické alarmy (Caro, 2005; Magrath et al., 2015). Odposlouchávání cizích alarmů se vyplatí jen v případě, že odposlouchávající druh je ohrožován stejným nebezpečím jako varující druh a ona hrozba je v daný čas opravdu přítomná (Rainey et al., 2004; MacLean a Bonter, 2013; Flower et al., 2014). Reagovat zbytečně přehnaně a zbytečně často je nevýhodné. Nezareagovat, když je nebezpečí opravdu přítomné, je však potenciálně fatální. Proto je důležité umět rozlišovat relevantnost různých varovných hlasů v různých situacích (Goodale a Kotagama, 2008; McLachlan et al., 2019).

Relevantnost může záviset na druhu, který varuje. Druhy zdržující se ve vyšších patrech vegetace nebo létající nad vegetací mají větší šanci včas odhalit predátora než druhy hledající potravu na zemi v hrabance.

Důležitá může být také velikost druhu a spektrum predátorů, kterým je daný druh ohrožován. Varovné hlasy menších druhů jsou pro větší druhy pravděpodobně méně relevantní, protože mohou často varovat před predátorem, který větší druh nemůže ohrozit. V práci MacLean a Bonter (2013) racek mořský (*Larus marinus*) projevil silnější reakci na konspecifický alarm než na heterospecifický alarm menšího sympatricky žijícího racka stříbřitého (*Larus argentatus*). Racek stříbřitý naopak zareagoval stejně silně na konspecifický varovný hlas jako na heterospecifický varovný hlas racka mořského. Kvůli rozdílné velikosti se liší i spektrum predátorů, které tyto druhy ohrožuje.

Racek mořský nebude ohrožován všemi predátory, kteří ohrožují racka stříbřitého. Naopak racek stříbřitý bude pravděpodobně ohrožován všemi predátory, kteří ohrožují racka mořského. Racek mořský někdy ničí hnízda a požírá vejce racka stříbřitého. Jeho varovný hlas proto může být interpretován také jako hlas predátora, a proto vyvolal u racka stříbřitého silnější reakci.

Důvěryhodnost se může lišit i mezi jedinci jednoho druhu, kdy varovnému hlasu starších a zkušenějších jedinců je možné přikládat větší váhu než tomu vydanému juvenilními jedinci. V rámci krkavcovitých Wascher et al. (2015) testovali, zda vrány černé dokážou na základě akustického signálu rozlišovat mezi spolehlivými a nespolehlivými jedinci. Čtyřem skupinám vran v klecích byla střídavě prezentována mrtvá vrána, zatímco byly z reproduktoru přehrávány varovné hlasy čtyř různých jedinců vrány. V jeden čas na mrtvou vránu viděla pouze jedna ze čtyř studovaných skupin. Pro tu byl přehrávaný hlas klasifikován jako spolehlivý, pro ostatní, které mrtvou vránu v tu chvíli vidět nemohly, jako nespolehlivý. Během tréninkové fáze testování jedinci varovali víc v reakci na spolehlivý varovný hlas (přehrávaný ve chvíli, kdy zároveň viděli mrtvou vránu). Testovací fáze se odehrála o měsíc později. Odpověď vran byla i pak odlišná mezi spolehlivým a nespolehlivým varováním, ale míra vokalizace studovaných jedinců se v odpověď na spolehlivý varovný hlas naopak snížila. To lze vysvětlit tak, že se v takové situaci bez vizuálního stimulu testované vrány snažily získat co nejvíce informací nasloucháním nebo se snažily být v přítomnosti potenciálního nebezpečí nenápadné. Výsledky pokusu dokazují, že vrána černá dokáže rozlišit jedince podle jejich varovného hlasu, dokáže si k jednotlivým jedincům přiřadit míru jejich spolehlivosti a následně podle toho upravit své chování a tuto informaci si udrží v paměti minimálně jeden měsíc. V předchozí práci se Wascher et al. (2012) podařilo potvrdit, že vrány černé jsou schopné odlišit od sebe pouze podle hlasových projevů nejen jedince vlastního druhu, ale také heterospecifické jedince, v tomto případě kavky obecné. Tuto schopnost tedy pravděpodobně mohou využít i při hodnocení spolehlivosti varovných hlasů heterospecifických jedinců.

Některé druhy mohou být schopny rozklíčovat i podrobnější informace obsažené v heterospecifickém alarmu, např. ty o typu predátora a reagovat pak pouze na varování před typem predátora, které je pro ně relevantní. Tato schopnost byla pozorována u zoborožců žlutohlavých (*Ceratogymna elata*), kteří od sebe dokáží odlišit referenční varovné hlasy kočkodana Dianina (*Cercopithecus diana*). Pro zoborožce je relevantní pouze varovný hlas upozorňující na přítomnost orla korunkatého

(*Stephanoaetus coronatus*), který loví jak kočkodany, tak zoborožce. Na tento typ varovného hlasu kočkodana reagují vlastním antipredačním chováním. Naopak varování před levhartem skvrnitým (*Panthera pardus*) zoborožci ignorují, protože levhart ohrožuje výhradně kočkodany (Rainey et al., 2004).

Relevance může záviset také na vzdálenosti hrozby. Varovné hlasy partnerů nebo jiných blízkých jedinců, např. členů hejna, mohou mít větší váhu než alarm vydaný jedincem v sousedním teritoriu. Vzdálenost způsobuje degradaci zvuku a snížení amplitudy. Medosavky v práci (McLachlan et al., 2019) i modropláštníci a střízlíkovci v práci Murray a Magrath (2015) reagovali méně na playbacky konspecifických varovných hlasů se sníženou amplitudou, ale neměnili své chování podle míry degradace signálu. Amplituda proto pro ně bude nejspíš hlavním znakem, podle kterého odhadují vzdálenost hrozby.

Přesnější informaci o relevanci dané hrozby by mohl odposlouchávající jedinec získat kombinací více informačních zdrojů. Flétnák australský (*Gimnorhina tibicen*) (Igic et al., 2019) a sýkora koňadra (Lipianska, 2011) reagují silněji na varování více heterospecifických jedinců najednou oproti jedinému varujícímu jedinci. Je menší šance, že se více jedinců najednou splete a vydá falešný alarm. Nebezpečnější predátor představující vyšší stupeň ohrožení může vyprovokovat více jedinců k vydání varovného hlasu, jak bylo již prokázáno u savců v práci Sloan a Hare (2008). Flétnáci však oproti očekávání nereagovali silněji na varovné hlasy více heterospecifických druhů najednou oproti varování pouze jednoho druhu. Kombinace varování obou druhů by mohla poskytnout dodatečnou informaci ohledně míry ohrožení pro odposlouchávající druh porovnáním spektra predátorů obou varujících druhů. Je možné, že varování dvou vybraných druhů, popeláčka drozdího (*Grallina cyanoleuca*) a rosely Pennantovy (*Platycercus elegans*), podává podobnou informaci a z jejich kombinace se už flétnák nic nového nedozví. Opakování pokusu s odlišnou dvojicí heterospecifických druhů by mohlo vyústit v odlišný závěr (Igic et al., 2019). Naopak u kavky obecné byla pozorována silnější reakce na kombinované varování jiných jedinců kavky spolu se sympatrickými jedinci havrana polního (*Corvus frugilegus*) než na samotné konspecifické varování (Woods et al., 2018).

Při vydání falešného varovného hlasu, může jít jednoduše o omyl, o přehnanou reakci na hrozbu, která ve skutečnosti není přítomná. Cena za falešné varování je ve většině případů nižší než cena za zanedbání varování. Některé druhy se však naučili využívat falešná varování spojená s heterospecifickým odposloucháváním ve

svůj vlastní prospěch. Dokázaly zřejmě vypozerovat, že po zaslechnutí varovného hlasu zbytek přítomných konspecifických i heterospecifických jedinců opustí potravu a vrhne se do úkrytu. Chvilí mezi jejich vyplašením a návratem na původní místo mohou využít k ukradnutí části potravy pro sebe. Falešná varování nesmí stejný druh vydávat příliš často, jinak se tato strategie stane neúčinnou. Pro ostatní přestane být varování toho druhu relevantní a přestanou na něj reagovat. Jednou z možností, jak toho riziko snížit, je napodobovat jiná heterospecifická varování a při podvádění je střídat, jak bylo demonstrováno u dronga afrického (*Dicrurus adsimilis*) ve studii Flower et al. (2014).

Na jednu stranu zřejmě existují heterospecifické varovné hlasy, které jsou si natolik akusticky podobné, že na ně různé druhy dokážou adekvátně reagovat i bez předchozí zkušenosti. Na druhou stranu je celková variabilita varovných hlasů poměrně vysoká a učení se zdá být v některých případech nezbytné.

## 2 Cíle práce

- Shromáždit nahrávky varovné vokalizace druhů ze skupiny krkavcovitých
- Otestovat vliv vybraných proměnných na akustickou strukturu varovných hlasů
- Provést srovnávací analýzu podobnosti varovných hlasů krkavcovitých

## 3 Metodika

### 3.1 Krkavcovití

Krkavcovití (Corvidae) jsou monofyletická skupina zahrnující 132 druhů rozdělených mezi 24 rodů (www.jboyd.net)(Jönsson et al., 2016). V současné době jsou zástupci krkavcovitých rozšířeni po celém světě kromě Antarktidy a některých oceánských ostrovů. Obývají širokou škálu biotopů od suchých otevřených pouští a stepí, přes lesy mírného pásu a oblasti ve vysokých horách až po tropické deštné lesy. Vděčí za to především svým kognitivním schopnostem, potravnímu oportunismu a vysoké míře přizpůsobivosti (del Hoyo, 2009). Jednotlivé druhy krkavcovitých se mohou značně lišit svou velikostí. Největším zástupcem této skupiny je krkavec velký vážící až 2 kg. Naopak nejmenší je mexická sojka malá vážící 40-42 g (del Hoyo et al., 2009).

Schopnost krkavcovitých produkovat klasický zpěv je oproti jiným čeledím pěvců poměrně málo vyvinutá. Vynahrazují si to rozsáhlým hlasovým repertoárem jiných zvuků, které používají v nejrůznějších ekologických a sociálních situacích (Cramp a Brooks, 1992; Anjos a Viellard, 1993; Ellis, 2008; Laiolo et al., 2009).

Velikost hlasového repertoáru se často dává do souvislosti s jejich bohatým sociálním životem. Velká hejna je nutné koordinovat. Hodně druhů krkavcovitých je monogamních a různé hlasy jsou používány při interakcích páru a během péče o mláďata. U krkavcovitých byla také několikrát popsána schopnost napodobovat hlasy jiných druhů, např. dravců, (Goodwin, 1956) i lidská slova (Lambert et al., 2019).

### 3.2 Získávání nahrávek varovných hlasů krkavcovitých

#### 3.2.1 Výběr nahrávek z databáze Xeno-canto

Xeno-canto (XC) je otevřená internetová databáze akustických nahrávek, kde je možné vyhledávat, přehrávat, stahovat i sdílet nahrávky živočichů z celého světa. Každá nahrávka je označena jedinečným identifikačním kódem a jsou k ní připojeny mimo jiné informace o její délce a kvalitě, místě pořízení, druhu živočicha a typu zachyceného zvuku.

Nahrávky pro mou akustickou analýzu byly vybírány především podle druhu a typu hlasu. Zaměřila jsem se na druhy ze skupiny krkavcovitých, u kterých byla dostupná alespoň jedna nahrávka varovného hlasu.

Vzhledem k absenci dostatečného množství nahrávek obsahující informace o konkrétních okolnostech pořízení, byly do analýzy zařazeny jakékoli nahrávky označené obecně jako „alarm call“ či „mobbing“. Oproti tomu nahrávky označené jako „distress call“ zařazeny nebyly.

### **3.2.2 Pořízení vlastních nahrávek**

Dále jsem pořídila vlastní nahrávky (VL) druhů krkavcovitých, kteří se přirozeně vyskytují na území České republiky. Výhodou těchto nahrávek je jejich vysoká kvalita a znalost všech okolností, za jakých byly pořízeny.

Výběr místa nahrávání byl přizpůsoben biotopovým preferencím cílových druhů a aktuálním podmínkám panujícím na lokalitě, které by mohly mít vliv na kvalitu výsledné nahrávky (větrno/bezvětrí, vzdálenost od silnice a dalších rušivých zdrojů hluku). Vydání varovného hlasu bylo vyprovokováno prezentací atrapy ptačího predátora, buď jestřába lesního nebo výra velkého (*Bubo bubo*). Atrapa byla odkryta a stala se tak pro ptáky viditelnou až těsně před začátkem nahrávání. Nahrávky byly pořizovány z místa, které bylo vzdáleno alespoň 30 metrů od atrapy a alespoň částečně kryto vegetací nebo terénní nerovnostmi, aby se co nejvíce eliminovala možnost, že vydávaný alarm je směřován na člověka místo atrapy. Pro záznam zvuku bylo použito nahrávací zařízení Marantz (PMD661) a směrový mikrofon (Sennheiser ME67).

U každé vlastní nahrávky bylo zaznamenáno místo a čas pořízení včetně přesných GPS souřadnic, zachycený druh krkavcovitého a druh atrapy. Nahrávka byla také opatřena jedinečným identifikačním kódem.

### **3.3 Zpracování nahrávek**

Všechny nahrávky byly zpracovávány v programu Raven Pro. Každá nahrávka byla nejprve zbavena hluku mezi frekvencemi 0 až 500 Hz. Následně byly ze všech nahrávek vystříhány jednotlivé elementy varovného hlasu tak, aby délka nových nahrávek přesně odpovídala délce elementu.

V případě, že jeden druh používá více akusticky výrazně odlišných varovných hlasů, byly nahrávky tohoto druhu rozděleny do více skupin podle typů hlasu a následně analyzovány odděleně.

### 3.4 Výběr parametrů pro akustickou analýzu

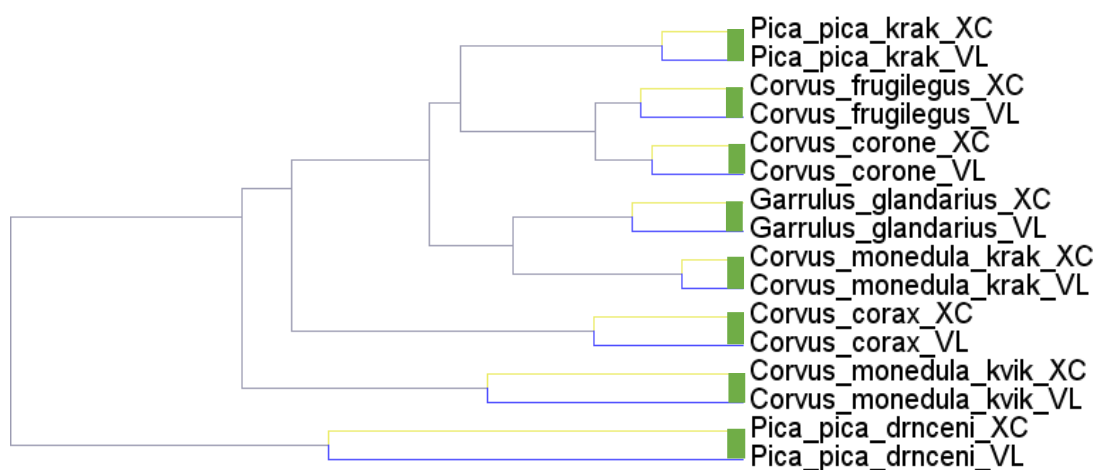
Pro akustickou analýzu byly vybrány čtyři parametry, které dobře popisují variabilitu varovných hlasů druhů krkavcovitých přirozeně se vyskytujících na území České republiky:

- Peak frekvence (pf) – průměr
  - Peak frekvence je frekvence s nejvyšší amplitudou
  - Měří se dle stanoveného nastavení její průměr v každém úseku spektrogramu trvajícím 5 ms (milisekund).
  - Udává se v Hz (Herz).
- Změna peak frekvence (změna pf) – maximum
  - Změna peak frekvence popisuje, jak peak frekvence kolísá v čase.
  - Program v každém úseku zvuku dlouhém 5 ms vypočítá sklon křivky v daném bodě spektrogramu na základě hodnot peak frekvence v 5 předcházejících a 5 následujících úsecích. Měří se nejvyšší hodnota v celém zvuku, protože průměrná hodnota by mohla setřít jednotlivé rychlé frekvenční skoky, které bylo cílem s pomocí tohoto parametru zaznamenat.
  - 0 znamená, že peak frekvence je konstantní; negativní hodnoty znamenají, že peak frekvence klesá a pozitivní hodnoty znamenají, že peak frekvence stoupá
- Harmonicita – maximum
  - Harmonicita definuje, jak moc se zvuk blíží harmonickému modelu – tedy, jestli jde spíš o šum nebo tón.
  - Počítá se v každém úseku zvuku dlouhém 5 ms a měří se její maximální hodnota v celém zvuku, protože její průměrná hodnota by mohla zastřít, že v rámci hlasu se vyskytují významné harmonické úseky.
  - Může nabývat hodnot 0 (bílý šum) až 1 (harmonické kmitání).
- Délka
  - Délka představuje délku trvání jednoho elementu varovného hlasu.
  - Měří se ve vteřinách (s).

### 3.5 Srovnání vlastních a XC nahrávek

Varovné hlasy se mohou výrazně lišit podle funkce či typu nebezpečí, na které upozorňují. Vlastní pořízené nahrávky obsahují reakci na ptačího predátora. U nahrávek stažených z databáze Xeno-canto však většinou není uveden podnět, který vydání varovného hlasu vyprovokoval. Před samotnou analýzou bylo proto nutné ověřit, zda jsou nahrávky z obou zdrojů srovnatelné.

Srovnání nahrávek bylo provedeno v programu Luscinia (verze 2.16.10.29.01). Za použití čtyř předem vybraných parametrů (délka, peak frequency, změna peak frekvence a harmonicita) byl vytvořen dendrogram podobnosti jednotlivých hlasů. Různé typy varovného hlasy vydávané jedním druhem vstoupily do analýzy odděleně.



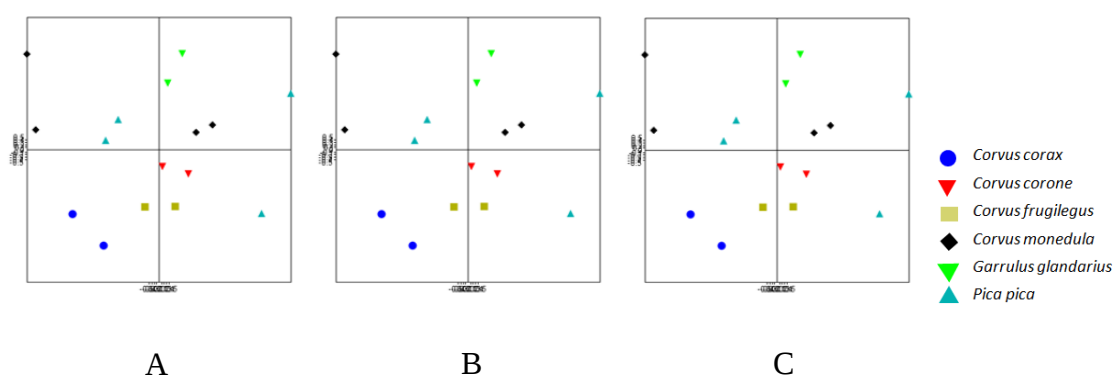
**Obr. 2** Dendrogram ukazující srovnávací analýzu podobnosti z programu Luscinia. XC – nahrávky z databáze Xeno-canto; VL – vlastní pořízené nahrávky. Pica\_pica\_krak – krákové varování straky obecné, Pica\_pica\_drceni – drnčivé varování straky obecné, Corvus\_frugilegus – varování havrana polního, Corvus\_corone – varování vrány černé, Garrulus\_glandarius – varování sojky obecné, Corvus\_monedula\_krak – krákové varování kavky obecné, Corvus\_monedula\_kvik – harmonické varování kavky obecné, Corvus\_corax – varování krkavce velkého.

Přiřazení vlastních a XC nahrávek stejného typu těsně vedle sebe dokazuje, že nahrávky z obou zdrojů jsou srovnatelné a že XC nahrávky jsou vhodné pro rozsáhlejší analýzu (Obr. 2).

### 3.6 Analýza varovných hlasů

Analýza varovných hlasů byla provedena v programu Luscinia na základě čtyř vybraných parametrů – délka, peak frequency, změna peak frekvence a harmoničita. Jejím výsledkem je zobrazení podobnosti varovných hlasů pomocí dendrogramu podobnosti a grafu MDS (*multidimensional scaling*).

Do této analýzy byly zařazeny pouze druhy, ke kterým se podařilo získat dostatečné množství akustického materiálu. Na následující sérii grafů (Obr. 3) je vidět, že MDS zobrazení srovnávací analýzy se téměř neliší pro soubor všech shromážděných dat (Obr. 3a) a pro soubor dat zahrnující výběr tří nahrávek od 5 jedinců (Obr. 3b). Poslední graf (Obr. 3c), kde byla použita pro každý druh z XC a z vlastního materiálu pouze jedna nahrávka, se naopak od prvního i druhého grafu výrazně liší (Obr. 3a). Stanovená hranice dostatečného množství dat proto byla definována jako alespoň tři varovné hlasy od pěti jedinců a zdá se být funkční. Menší počet by již nemusel pokrýt celou akustickou variabilitu varovného hlasu jednotlivých druhů.



**Obr. 3** Grafy MDS (multidimensional scaling) z programu Luscinia, které jsou vytvořené na základě A) všech dostupných nahrávek pro daný druh, B) výběru 3 nahrávek od 5 jedinců nebo C) jediné nahrávky. Stejný typ bodu podle legendy označuje nahrávky jednoho druhu z databáze Xeno-canto a vlastní nahrávky daného druhu.

### 3.7 Vliv velikosti těla a obývaného biotopu

Informace o velikosti a preferovaném biotopu jednotlivých druhů byly získány z literatury (del Hoyo et al., 2009; IUCN, 2022).

Velikost byla definována jako průměrná celková hmotnost těla v gramech. Pokud bylo v literatuře uvedeno rozmezí hmotností, byl z daných hodnot vytvořen aritmetický průměr pro daný druh.

Podle informací z literatury byl každý druh zařazen od jedné ze tří kategorií: les (“forest”), otevřená krajina (“open”), smíšené (“mixed”). Oddělily se tak od sebe druhy specializované na nejvíc extrémní prostředí od generalistních druhů a druhů, které preferují středně otevřené biotopy.

### 3.8 Statistická analýza

Analýzy závislosti akustických parametrů na vybraných proměnných s fylogenetickou korekcí (Phylogenetic Generalized Least Squares) byly vytvořeny v programu R (verze 4.0.0). Fylogenetická data byla získána z “Maximum Clade Credibility (MCC) Tree” vytvořeném pro studii Jonsson et al (2016). Modely byly vytvořeny za pomoci funkce “pgls” z package “caper”. Statistická významnost jednotlivých prediktorů se testovala pomocí funkce “anova.pgls”. V případě statisticky signifikantního výsledku uvádím i regresní koeficienty a signifikance (velikost těla) nebo jednotlivé úrovně (biotop). Výstup funkce “pgls” neumožňuje provést tradiční post-hoc testy pro zjišťování rozdílů mezi všemi úrovněmi faktoru (biotop).

Analýza vzájemné podobnosti varovných hlasů jednotlivých druhů krkavcovitých byla provedena pomocí analýzy hlavních komponent (Principle Component Analysis – PCA) v programu Canoco 5 (ter Braak a Šmilauer, 2012). To mi umožnilo zhodnotit korelaci mezi všemi čtyřmi měřenými parametry a také pozici jednotlivých druhů krkavcovitých ve vygenerovaném čtyřrozměrném prostoru.

Na základě 4 kanonických os byl vytvořen dendrogram metodou Ward’s linkage, který měl v porovnání s ostatními metodami nejvyšší hodnotu ukazatele míry shlukování (agglomerative coefficient = 0,86; R, package “cluster”, funkce “agnes”).

## 4 Výsledky

### 4.1 Dosažený počet nahrávek

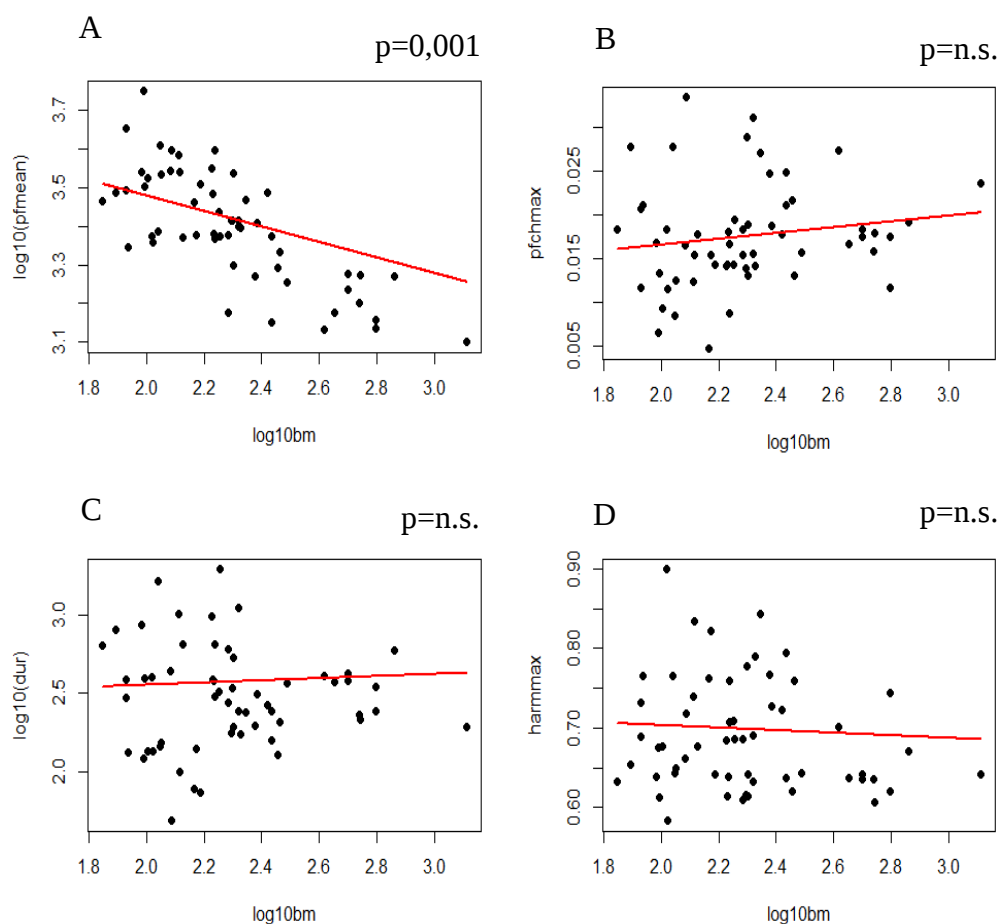
Shromáždila jsem celkově 421 nahrávek z databáze Xeno-canto a pořídila 123 vlastních nahrávek varovných hlasů krkavcovitých. Skupina krkavcovitých zahrnuje 132 druhů ve 24 rodech. Pro 66 druhů ve 21 rodech se mi povedlo získat alespoň jednu nahrávku varovného hlasu.

Dostatečné množství dat, které jsem definovala jako tři varovné hlasy od pěti jedinců, jsem získala pro 24 druhů z 13 rodů. Podařilo se mi tak pokrýt 50 % druhů krkavcovitých s minimálním množstvím dat a 18 % s dostatečným množstvím dat.

## 4.2 Vliv velikosti těla a preferovaného biotopu

### 4.2.1 Velikost těla

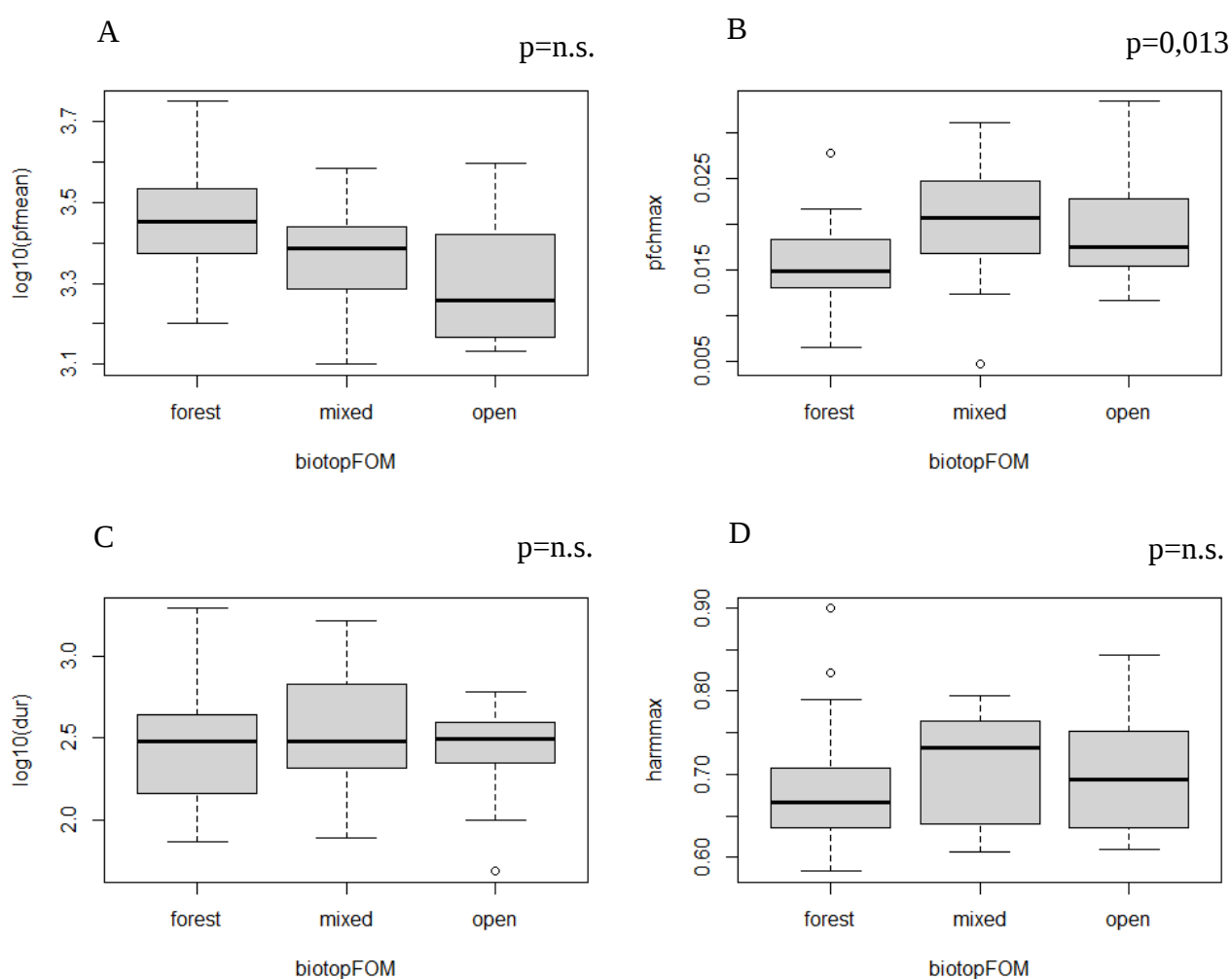
Velikost těla má vliv na peak frekvenci varovného hlasu (PGLS ANOVA;  $F(55,1)=11,40$ ;  $\lambda=0,9$ ;  $p=0,001$ ). Druhy s menší velikostí těla, vydávají hlasy o nižší peak frekvenci (PGLS,  $\lambda=0,9$ ;  $\beta=-0,201$ ;  $t=-3,377$ ;  $p=0,001$ ; Obr. 4-A). Velikost těla neovlivnila variabilitu změny peak frekvence (PGLS ANOVA;  $F(55,1)=1,34$ ;  $\lambda=0$ ;  $p=0,252$ ; Obr. 4-B), délky varování (PGLS ANOVA;  $F(55,1)=0,13$ ;  $\lambda=1,0$ ;  $p=0,716$ ; Obr. 4-C) ani harmonicity (PGLS ANOVA;  $F(55,1)=0,16$ ;  $\lambda=1$ ;  $p=0,690$ ; Obr. 4-D).



**Obr. 4** Závislost A) průměru peak frekvence, B) maxima změny peak frekvence, C) délky elementu a D) maxima harmonicity varovného hlasu krkavcovitých na velikosti jejich těla. Velikost i jednotlivé akustické parametry jsou zlogaritmovány. Červená linka ukazuje trend závislosti.

## 4.2.2 Preferovaný biotop

Preferovaný biotop má vliv na náhlé změny peak frekvence varovného hlasu (PGLS ANOVA;  $F(54,2)=4,71$ ;  $\lambda=0$ ;  $p=0,013$ ). Varovné hlasy druhů vyskytující se převážně v uzavřených lesních biotopech mají hodnotu změny peak frekvence výrazně nižší než druhy otevřené krajiny (PGLS;  $\lambda=0$ ;  $\beta=0,004$ ;  $t=2,037$ ;  $p=0,047$ ) nebo nevyhraněné druhy (PGLS;  $\lambda=0$ ;  $\beta=0,005$ ;  $t=2,811$ ;  $p=0,007$ ; Obr. 5-B). Preferovaný biotop neovlivnil variabilitu v peak frekvenci (PGLS ANOVA;  $F(54,2)=0,46$ ;  $\lambda=0,78$ ;  $p=0,633$ ; Obr. 5-A), délce varování (PGLS ANOVA;  $F(54,2)=0,26$ ;  $\lambda=1$ ;  $p=0,775$ ; Obr. 5-C) ani harmonicitě (PGLS ANOVA;  $F(54,2)=1,99$ ;  $\lambda=0,293$ ;  $p=0,146$ ; Obr. 5-D).



**Obr. 5** Závislost A) průměr peak frekvence B) maxima změny peak frekvence, C) délky D) maxima harmonicity varovného hlasu krkavcovitých na typu preferovaného biotopu. Jednotlivé akustické parametry jsou zlogaritmovány. Biotopy jsou rozděleny do tří kategorií podle hustoty vegetace – les (*forest*), smíšený (*mixed*) a otevřená krajina (*open*).

### 4.3 Srovnávací analýza akustické podobnosti

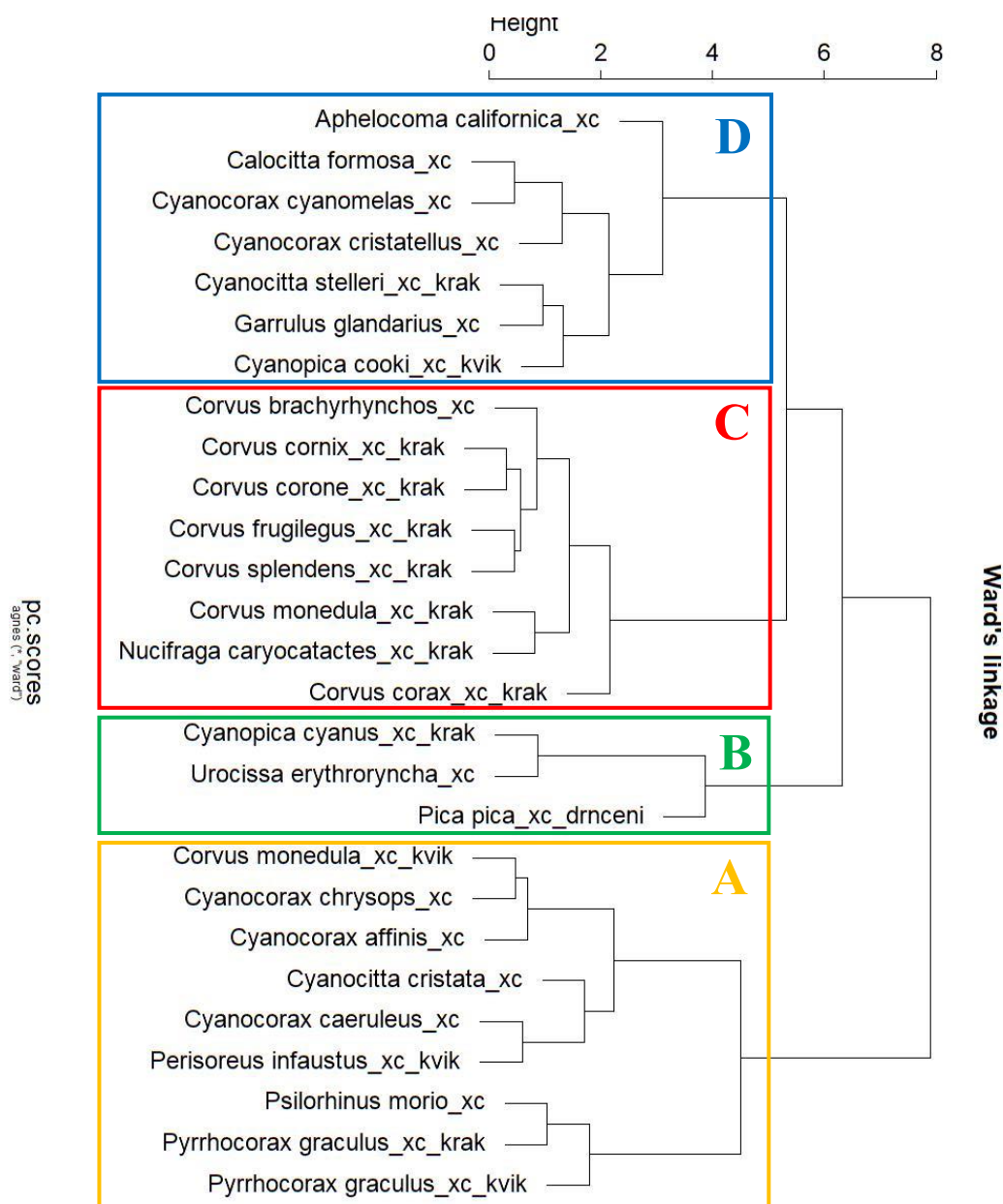
Byla provedena analýza PCA. Korelace mezi vybranými proměnnými nejsou velké (Tabulka 1), což naznačuje, že výběr parametrů popisuje různé aspekty zvuku.

**Tab. 1** Korelace akustických parametrů varovných hlasů krkavcovitých.

|               | délka  | pf prům. | změna pf max. | harm max. |
|---------------|--------|----------|---------------|-----------|
| délka         | 1,000  | 0,273    | 0,128         | -0,363    |
| pf prům.      | 0,273  | 1,000    | -0,099        | 0,191     |
| změna pf max. | 0,128  | -0,099   | 1,000         | 0,481     |
| harm max.     | -0,363 | 0,192    | 0,481         | 1,000     |

První osa vysvětluje 39 % variability, druhá 31 % variability a třetí 25 % vysvětlované variability dat. Na první kanonické ose se druhy rozdělovaly podle harmonicity (loading 0,914). Na druhé ose se rozdělovaly podle délky (loading 0,748) a peak frekvence (loading 0,752). Na třetí ose se rozdělovaly podle peak frekvence (loading 0,636) a změny peak frekvence (loading 0,579).





**Obr. 7** Dendrogram srovnávací analýzy varovných hlasů krkavcovitých zahrnující druhy s dostatečným množstvím dat (3 varovné hlasy od 5 jedinců). Varovné hlasy jednotlivých druhů se rozdělily podle akustické podobnosti do čtyř skupin. Skupina A se vyznačuje vysokou mírou harmonicity, skupina B vysokou mírou změny peak frekvence a délkou. Skupina C a D se od sebe odlišují hodnotou peak frekvence, která je u skupiny C výrazně nižší.

Na dendrogramu (Obr. 7) jsou druhy rozděleny do 4 skupin podle akustické podobnosti. Skupina A se vyznačuje vysokou mírou harmonicity. Ostatní skupiny (B, C, D) jsou výrazně méně harmonické. Skupina B je charakterizována větší délkou elementů

a výrazným kolísáním peak frekvence. Zbylé dvě skupiny (C, D) obsahují varovné hlasy, které mají kratší neharmonické elementy. Tyto dvě skupiny od sebe odlišuje hodnota peak frekvence, která je u skupiny C výrazně nižší než u skupiny D.

## 5 Diskuze

### 5.1 Analýza podobnosti varovných hlasů

Pomocí srovnávací analýzy byly varovné hlasy krkavcovitých, ke kterým se podařilo shromáždit dostatečně kvalitní soubor dat, rozděleny do 4 skupin podle akustické podobnosti. Jedna skupina se od ostatních odlišuje vysokou mírou harmonicity. Z méně harmonických skupin se odlišuje skupina na základě délky a změny peak frekvence. Zbylé dvě skupiny se od sebe odlišují hodnotou peak frekvence. I při kontrole poslechem jednotlivých varovných hlasů se tyto výsledky zdají smysluplné. Použitá metoda je proto podle mého názoru funkční a vhodná pro další využití.

Dělení druhů podle vytvořeného dendrogramu podobnosti na první pohled neodpovídá fylogenetickému členění skupiny (viz Příloha 1 a 2). Typ varovného hlasu charakterizovaný např. vysokou mírou harmonicity se zřejmě vyvinul vícekrát v několika čeledích skupiny Corvidae, které jsou si navzájem různě příbuzné. Dendrogram přesto jistý fylogenetický signál vykazuje. Sesterské druhy rodu *Corvus* vytváří na dendrogramu společnou oddělenou podskupinu. To značí vysokou míru akustické podobnosti jejich varovných hlasů, což by mohlo usnadňovat vzájemnou komunikaci nebo alespoň odposlouchávání. Heterospecifické odposlouchávání v rámci rodu *Corvus* bylo opravdu několikrát prokázáno – vrány a kavky (Bílá et al., 2017), kavky a havrani (Woods et al., 2018), krkavci a kavky (Nácarová et al., 2018). Akustická podobnost jejich hlasů však nemusí být nutně ekologicky adaptivní, ale může jít o pozůstatek společné fylogenetické minulosti, obdobně jako v práci Ryan a Brenowitz, (1985) a Mikula et al. (2020).

Reakce krkavce velkého na varovný hlas alopatrické sojky chocholaté v práci Davidková et al. (2020) nelze vysvětlit záměnou za konspecifický varovný hlas krkavce, protože v obou typech zobrazení analýzy podobnosti je krkavec od obou testovaných sojek, tj. sojky obecné a sojky chocholaté, poměrně vzdálen. Záměnu sojky chocholaté za sympatrickou sojku obecnou nelze na základě mých výsledků jednoznačně potvrdit. I přes vzájemnou blízkost těchto dvou druhů v 3D zobrazení PCA, se v dendrogramu zařadili do odlišných akustických skupin.

Rod *Cyanocorax* se na rozdíl od rodu *Corvus* na dendrogramu nedrží pohromadě, ale je rozdělen do více akustických skupin. Jedná se o početný rod, jehož příbuznost k ostatním rodům i mezi jeho jednotlivými druhy je dodnes předmětem výzkumu. Bonaccorso et al. (2010) popisuje v rámci tohoto rodu dvě dobře odlišené větve. Ani toto dělení však přesně neodpovídá dělení podle akustické podobnosti, jak je uvedeno v dendrogramu. Druhy *Cyanocorax cyanomelas*, *C. cristatellus* a rod *Calocitta* patří do stejné skupiny podle akustického i podle fylogenetického členění. *C. chrysops* a *C. affinis* patří podle obou členění také do stejné skupiny. Zařazení *C. caeruleus* a rodu *Psilorhinus* do akustických skupin však novému fylogenetického členění neodpovídá.

Xeno-canto je velmi rozsáhlá databáze čítající v současnosti více než 10 500 druhů ptáků ([www.xeno-canto.org](http://www.xeno-canto.org)). Jde o projekt občanské vědy, kam mohou přispívat odborníci stejně jako veřejnost). Počet nahrávek i přispěvatelů přitom stále roste (Vellinga a Planqué, 2015). Využití této databáze jsou stejně různorodá, od vytváření amatérských akustických sbírek po získávání dat pro vědecké projekty (Planqué a Vellinga, 2008; Vellinga a Planqué, 2015; Sarasa et al., 2017; Benedetti et al., 2018). Pro můj vlastní projekt se z této databáze podařilo získat více než 400 nahrávek.

Přesto se nakonec získaný soubor akustického materiálu z databáze Xeno-canto ukázal být v mnoha směrech nedostatečný. Abych se vyhnula pseudoreplikaci, druhy s nedostatečným množstvím nahrávek varovného hlasu od různých jedinců byly z analýzy vynechány. Běžné evropské a americké druhy krkavcovitých jsou na databázi Xeno-canto hojně zastoupeny velkým množstvím akustického materiálu. Pro vzácnější druhy z hůře přístupných oblastí však často nebylo možné sehnat více než jednu nahrávku varovného hlasu. Použitý soubor dat s velkou pravděpodobností nepokrývá ani celou variabilitu varovné vokalizace druhů, které do srovnávací analýzy byly zařazeny. Skupina krkavcovitých je známa svým širokým vokálním repertoárem včetně varovných hlasů (Cramp a Brooks, 1992; Anjos a Vielliard, 1993; Ellis, 2008; Laiolo et al., 2009; Griesser, 2008). Při shromažďování materiálu pro analýzu jsem narazila na množství druhů, které využívají v ohrožení více typů varovných hlasů. Příkladem je i běžný evropský druh, straka obecná (Kuspiel et al., 2022). Dostatečné množství nahrávek všech typů varovných hlasů nebylo pro mnoho druhů na databázi Xeno-canto dostupné nebo dané typy nebyly v nahrávkách rozlišeny.

Předpokládám, že při zahrnutí všech typů varovné vokalizace do srovnávací analýzy by rozmístění mnoha druhů, např. i druhů rodu *Cyanocorax*, mohlo vypadat podobně jako u kavky obecné. Kavka obecná využívá dva typy varovných hlasů, které jsou akusticky

odlišné a pravděpodobně se lehce liší i jejich funkce (Cramp a Brooks, 1992). Jeden z nich je harmonické „kav“, druhým je hrubé táhlé kráknutí. Tyto dva typy se na dendrogramu zařadily podle akustické podobnosti do dvou různých skupin.

## **5.2 Vliv velikosti těla na akustické parametry varovných hlasů**

Podářilo se potvrdit vliv velikosti i biotopu alespoň na jeden měřený akustický parametr varovného hlasu, přičemž všechny testy byly ošetřeny fylogenetickou korekcí. Příbuznost mezi druhy by proto neměla mít vliv na případnou potvrzenou korelaci mezi proměnnou a hodnotou akustického parametru.

Velikost těla má vliv na hodnotu peak frekvence varovného hlasu krkavcovitých. Větší druhy vydávají varovné hlasy o nižší peak frekvenci. Velikosti těla přirozeně ovlivňuje velikost hlasového ústrojí. Mé výsledky jsou v souladu s Ryan a Brenowitz, (1985), Billings (2018) a Mikula et al. (2020), kteří také potvrdili, že druhy s větším hlasovým ústrojím jsou obecně schopny vydávat hlasy o nižší frekvenci. Nepovedlo se prokázat vliv velikosti těla na délku elementu, což je v rozporu s prací Billings (2018), která uvádí, že větší druhy krkavcovitých by měly mít elementy hlasu delší než menší druhy. Tato studie zahrnovala srovnatelný počet druhů krkavcovitých (n=22). Množství nahrávek definované jako dostatečné pro zahrnutí daného druhu do analýzy bylo však výrazně nižší – pouze dvě nahrávky. Z mých výsledků vyplývá, že takové množství nemusí být dostačující pro pokrytí variability druhu. Pro můj soubor dat vliv preferovaného biotopu na délku varovného hlasu potvrzen nebyl. Změna peak frekvence i harmonicity byly dle předpokladu na velikosti těla také nezávislé.

Na vnitrodruhové úrovni byl potvrzen stejný vztah mezi velikostí těla a frekvencí hlasu (Greenewalt, 1968). Sociální postavení však může signifikantní vliv velikosti těla v některých případech upozadit, jak bylo pozorováno u podřízeného samce vrány americké v práci Yorzinski et al. (2006). Vrány americké jsou kooperativně hnízdící druh, v jehož sociálním systému jsou samci nadřazeni samicím. Míry zmíněného nízko postaveného samce vrány se nelišily od průměrných hodnot samce vrány americké, jeho varovný hlas se však akusticky více podobal výrazně menším samicím.

## **5.3 Vliv preferovaného biotopu na akustické parametry varovného hlasu**

Nepodařilo se potvrdit očekávaný vliv preferovaného biotopu na hodnotu peak frekvence. Výsledky jsou v rozporu s Morton (1975b) a Nicholls a Goldizen (2006), kteří

předpokládají využívání hlasů o nižší frekvenci u druhů žijících v uzavřenějších habitatech. Velikost má zřejmě větší vliv na hodnotu peak frekvence než biotop, což by odpovídalo zjištěním Ryan a Brenowitz (1985) a Mikula et al. (2020). Velikost může fungovat jako omezující faktor, který brání přizpůsobení hodnoty peak frekvence podmínkám různých biotopů.

Podařilo se mi však potvrdit vliv preferovaného biotopu na hodnotu změny peak frekvence. Hlasy druhů vyskytující se v uzavřenějších biotopech, které způsobují velkou míru degradace jemné akustické struktury hlasu, se vyznačují nižší mírou kolísání frekvence než hlasy druhů z otevřenějších biotopů. Stejný trend byl zjištěn i u lesních populací lemčíka hedvábného ve studii Nicholls a Goldizen (2006). Oproti tomu ale lesní biotop vyhledávající modropláštník nádherný se vyznačuje vysokou mírou kolísání frekvence ve svém varovném hlasu (Fallow et al., 2011, 2013). Tento fenomén autoři vysvětlují tím, že k rozpoznávání varovného hlasu využívají modropláštníci spíše hodnotu peak frekvence, která je méně náchylná k degradaci než změna peak frekvence (Fallow et al., 2013).

Morton (1975a) ve své studii uvádí, že lesní druhy mají harmoničtější hlasy. To se pro můj soubor dat potvrdit nepodařilo. Preferovaný biotop neměl vliv na hodnotu harmonicity varovných hlasů.

Větší délka elementů by mohla být výhodná pro druhy z uzavřenějších biotopů, kde je přenos signálů na velkou vzdálenost obtížnější (Morton, 1975). Je větší šance že bude zachycen delší signál než kratší. O tom spekuluje práce McLachlan a Magrath (2020) zabývající se strukturou varovného hlasu medozvěstky žlutokřídle. Medozvěstky kódují do svého varování informace o urgenci pomocí přidávání nebo ubírání elementů varovného hlasu. Ačkoli delší varování značící vyšší míru urgencye trvá déle vyprodukovat a varující jedinec se tak vystavuje nebezpečí po delší dobu, testovaní jedinci medozvěstek reagovali častěji na delší než na kratší varování. Důvodem může být to, že kratší varovný hlas se jim v nepřehledném terénu vůbec nepodařilo zachytit. Pro varovné hlasy krkavcovitých z mého souboru dat se tento vztah potvrdit nepodařilo. Otevřené prostředí sice způsobuje nižší míru degradace, ale působí tam např. větší vliv větru (Morton, 1975), který je nutno vykompenzovat.

Kvůli omezenému množství dat bylo dělení preferovaných biotopů použité v této práci kategoriální a poměrně hrubé na pouhé tři kategorie. Je možné, že při vyšším počtu kategorií by se daly trendy sledovat snadněji a rozdíly mezi biotopy by vyšly signifikantní pro více akustických parametrů.

## 6 Seznam literatury

- Anjos, L. dos, & Vielliard, J. M. E. (1993). Repertoire of the acoustic communication of the azure jay *Cyanocorax caeruleus* (Vieillot) (Aves, Corvidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 10(4), 657–664.
- Beecher, M. D. (1988). Kin recognition in birds. *Behavior Genetics*, 18(4), 465–482.
- Benedetti, Y., Slezak, K., Møller, A. P., Morelli, F., & Tryjanowski, P. (2018). Number of syllables in cuckoo *Cuculus canorus* calls: A test using a citizen science project. *Scientific Reports*, 8(1), 1–6.
- Bílá, K., Beránková, J., Veselý, P., Bugnyar, T., & Schwab, C. (2017). Responses of urban crows to con- and hetero-specific alarm calls in predator and non-predator zoo enclosures. *Animal Cognition*, 20(1), 43–51.
- Billings, A. C. (2018). The low-frequency acoustic structure of mobbing calls differs across habitat types in three passerine families. *Animal Behaviour*, 138, 39–49.
- Bonaccorso, E., Peterson, A. T., Navarro-Sigüenza, A. G., & Fleischer, R. C. (2010). Molecular systematics and evolution of the *Cyanocorax* jays. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(3), 897–909.
- Bonaccorso, E., & Townsend Peterson, A. (2007). A multilocus phylogeny of New World jay genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42(2), 467–476.
- Brown, J. L. (1997). Long-term memory of an auditory stimulus for food in a natural population of the Mexican Jay. *Wilson Bulletin*, 109(4), 749–752.
- Caro, T.M. (2005). Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.
- Cramp, S., & Brooks, D. J. (1992). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, vol. VI. Warblers (pp. 396-405). Oxford university Press, Oxford.
- Curio, E. (1978). The Adaptive Significance of Avian Mobbing: I. Teleonomic Hypotheses and Predictions. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 48(2), 175–183.
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: One function of mobbing. *Science*, 202(4370), 899–901.
- Da Cunha, F. C. R., Fontenelle, J. C. R., & Griessera, M. (2017). Predation risk drives the

- expression of mobbing across bird species. *Behavioral Ecology*, 28(6), 1517–1523.
- Dahl, J. A., & Ritchison, G. (2018). Responses of blue jays (*Cyanocitta cristata*) to raptors that differ in predatory threat. *Avian Biology Research*, 11(3), 159–166.
- Davidková, M., Veselý, P., Syrová, M., Nácarová, J., & Bugnyar, T. (2020). Ravens respond to unfamiliar corvid alarm calls. *Journal of Ornithology*, 161(4), 967–975.
- dos Anjos, L., Debus, S. J. S., Madge, S. C., Marzluff, J. M. (2009). Family Corvidae (Crows). Str. 566–640 v: del Hoyo, J., A. & Christie, D. A. eds. (2009). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 14. Bush-Shrikes to Old World Sparrows. Lynx Edicions, Barcelona.
- Ellis, J. M. (2008). The vocal repertoire of the white-throated magpie-jay (*Calocitta formosa*). Dissertation Thesis. The Faculty of the Graduate School Of Cornell University.
- Ericson, P. G. P., Jansén, A. L., Johansson, U. S., & Ekman, J. (2005). Inter-generic relationships of the crows, jays, magpies and allied groups (Aves: Corvidae) based on nucleotide sequence data. *Journal of Avian Biology*, 36(3), 222–234.
- Fallow, P. M., Gardner, J. L., & Magrath, R. D. (2011). Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behavioral Ecology*, 22(2), 401–410.
- Fallow, P. M., Pitcher, B. J., & Magrath, R. D. (2013). Alarming features: Birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754), 1–9.
- Flower, T. P., Gribble, M., & Ridley, A. R. (2014). Deception by Flexible Alarm Mimicry. *Science*, 344(2 May 2014), 513–516.
- Gill, S. A., & Bierema, A. M. K. (2013). On the Meaning of Alarm Calls: A Review of Functional Reference in Avian Alarm Calling. *Ethology*, 119(6), 449–461.
- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2008). Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology*, 19(4), 887–894.
- Goodwin, D. (1956). Further Observations on the Behaviour of the Jay *Garrulus Glandarius*. *Ibis*, 98(2), 186–219.
- Greenewalt, C., H. (1968). Bird song: acoustics and physiology. Smithsonian, Washington, D.C. 194 pp.

- Griesser, M. (2008). Referential Calls Signal Predator Behavior in a Group-Living Bird Species. *Current Biology*, 18(1), 69–73. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.069>
- Haff, T. M., & Magrath, R. D. (2012). Learning to listen? Nestling response to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour*, 84(6), 1401–1410.
- Haff, T. M., & Magrath, R. D. (2013). Eavesdropping on the neighbours: Fledglings learn to respond to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour*, 85(2), 411–418.
- Haring, E., Gamauf, A., & Kryukov, A. (2007). Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3), 840–862.
- Hopkins, R., & Folt, B. (2019). Screaming calls of *leptodactylus savagei* (Smoky Jungle Frog) function as an alarm for conspecifics. *Journal of Herpetology*, 53(2), 154–157.
- Igic, B., Ratnayake, C. P., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2019). Eavesdropping magpies respond to the number of heterospecifics giving alarm calls but not the number of species calling. *Animal Behaviour*, 148(February), 133–143.
- Ito, R., & Mori, A. (2010). Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Lguania). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1685), 1275–1280.
- Johnson, F. R., McNaughton, E. J., Shelley, C. D., & Blumstein, D. T. (2003). Mechanisms of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology*, 51(6), 577–585.
- Jones, K. J., & Hill, W. L. (2001). Auditory perception of hawks and owls for passerine alarm calls. *Ethology*, 107(8), 717–726.
- Jönsson, K. A., Fabre, P. H., Kennedy, J. D., Holt, B. G., Borregaard, M. K., Rahbek, C., & Fjeldså, J. (2016). A supermatrix phylogeny of corvoid passerine birds (Aves: Corvides). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 87–94.
- Keen, S. C., Meliza, C. D., & Rubenstein, D. R. (2013). Flight calls signal group and individual identity but not kinship in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology*, 24(6), 1279–1285.
- Kennedy, R. A. W., Evans, C. S., & McDonald, P. G. (2009). Individual distinctiveness in the mobbing call of a cooperative bird, the noisy miner *Manorina melanocephala*.

- Journal of Avian Biology*, 40(5), 481–490.
- Klump, G. M., Kretzschmar, E., & Curio, E. (1986). The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(5), 317–323.
- Klump, & Shalter. (2016). Acoustic Behaviour of Birds and Mammals in the Predator Context. *European Journal of Neuroscience*, 43(11), 1499–1508.
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K., & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(4), 599–605.
- Kryukov, A. P., Spiridonova, L. N., Mori, S., Arkhipov, V. Y., Red'Kin, Y. A., Goroshko, O. A., Lobkov, E. G., & Haring, E. (2017). Deep Phylogeographic Breaks in Magpie *Pica pica* Across the Holarctic: Concordance with Bioacoustics and Phenotypes. *Zoological Science*, 34(3), 185–200.
- Laiolo, P., Banda, E., Lemus, J. A., Aguirre, J. I., & Blanco, G. (2009). Behaviour and stress response during capture and handling of the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (Aves: Corvidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(4), 846–855.
- Lambert, M. L., Jacobs, I., Osvath, M., & Von Bayern, A. M. P. (2019). Birds of a feather? Parrot and corvid cognition compared. *Behaviour*, 156(5–8), 505–594.
- Leavesley, A. J., & Magrath, R. D. (2005). Communicating about danger: Urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour*, 70(2), 365–373.
- Lipianská, B. (2011). Reakce sýkor na varovné hlasy v krmítkových experimentech. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.
- 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), 1–7.
- 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.
- 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(5), 944–951.
- Marler, P. (1955). Characteristics of some animal calls. *Nature*, 176(4470), 6–8.

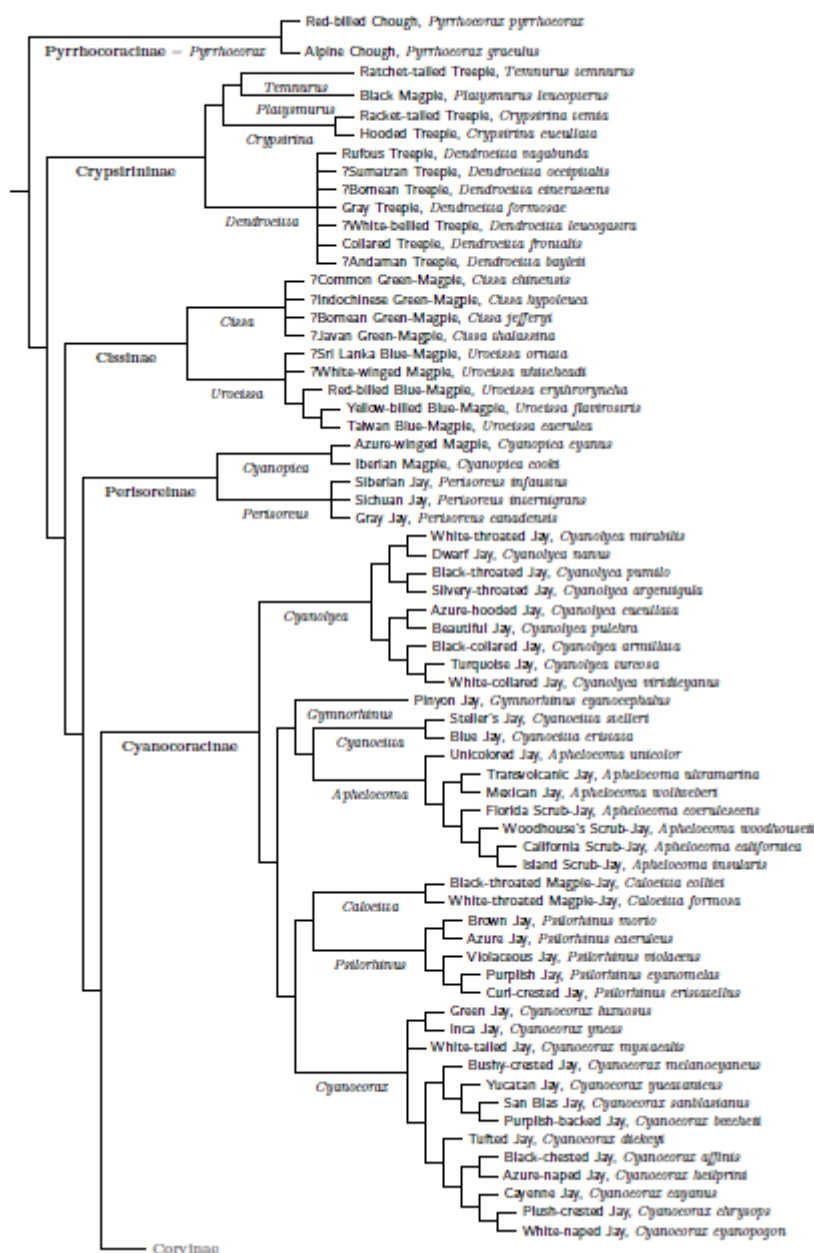
- Marler, P. (1957). Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour*, 11(1), 13–39.
- Martin, J. P., Doucet, S. M., Knox, R. C., & Mennill, D. J. (2011). Body size correlates negatively with the frequency of distress calls and songs of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology*, 82(3), 259–268.
- McLachlan, J. R., & Magrath, R. D. (2020). Speedy revelations: How alarm calls can convey rapid, reliable information about urgent danger. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1921).
- McLachlan, J. R., Ratnayake, C. P., & Magrath, R. D. (2019). Personal information about danger trumps social information from avian alarm calls. *Proceedings. Biological Sciences*, 286(1899), 20182945.
- Mikula, P., Valcu, M., Brumm, H., Bulla, M., Forstmeier, W., Petrusková, T., Kempnaers, B., & Albrecht, T. (2020). A global analysis of song frequency in passerines provides no support for the acoustic adaptation hypothesis but suggests a role for sexual selection. *37th European Photovoltaic Solar Energy Conference (EUPVSEC)*, 1610–1615.
- Morton, E. S. (1975). Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American Naturalist*, 109(965), 17–34.
- Murray, T. G., & Magrath, R. D. (2015). Does signal deterioration compromise eavesdropping on other species' alarm calls? *Animal Behaviour*, 108, 33–41.
- Nácarová, J., Veselý, P., & Bugnyar, T. (2018). Ravens adjust their antipredatory responses to con- and hetero-specific alarms to the perceived threat. *Ethology*, 124(8), 609–616.
- Nicholls, J. A., & Goldizen, A. W. (2006). Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 549–558.
- Planqué, B., & Vellinga, W.-P. (2008). Xeno-canto: a 21st century way to appreciate Neotropical bird song. *Neotropical Birding*, 3(January), 17–23.
- Rainey, H. J., Zuberbühler, K., & Slater, P. J. B. (2004). Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1540), 755–759.
- Randler, C. (2006). Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays

- (*Garrulus glandarius*). *Ethology*, 112(4), 411–416.
- Randler, C. (2012). A possible phylogenetically conserved urgency response of great tits (*Parus major*) towards allopatric mobbing calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(5), 675–681.
- Randler, C. (2022). Heterospecific eavesdropping of jays (*Garrulus glandarius*) on blackbird (*Turdus merula*) mobbing calls. *Acta Ethologica*, 25(2), 101–106.
- Ryan, M. J., & Brenowitz, E. A. (1985). The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 126(1), 87–100.
- Sarasa, G., Granados, A., & Rodriguez, F. B. (2017). An approach of algorithmic clustering based on string compression to identify bird songs species in xeno-canto database. *2017 3rd International Conference on Frontiers of Signal Processing, ICFSP 2017*.
- Shalter, M. D. (1978). Localization of Passerine Seeet and Mobbing Calls by Goshawks and Pygmy Owls. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 46, 260–267.
- Slaughter, E. I., Berlin, E. R., Bower, J. T., & Blumstein, D. T. (2013). A Test of the Nonlinearity Hypothesis in Great-tailed Grackles (*Quiscalus mexicanus*). *Ethology*, 119(4), 309–315.
- Sloan, J. L., & Hare, J. F. (2008). The more the scarier: Adult Richardson’s ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) assess response urgency via the number of alarm signallers. *Ethology*, 114(5), 436–443.
- 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.
- Stefanski, R. A., & Falls, J. B. (1972). A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves: Fringillidae). II. Interspecific responses and properties used in recognition. *Canadian Journal of Zoology*, 50(12), 1513–1525.
- Suzuki, T. N. (2012). Referential mobbing calls elicit different predator-searching behaviours in Japanese great tits. *Animal Behaviour*, 84(1), 53–57.
- Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Behavior: Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308(5730), 1934–1937.

- Vellinga, W. P., & Planqué, R. (2015). The Xeno-canto collection and its relation to sound recognition and classification. *CEUR Workshop Proceedings*, 1391.
- Wascher, C. A. F., Hillemann, F., Canestrari, D., & Baglione, V. (2015). Carrion crows learn to discriminate between calls of reliable and unreliable conspecifics. *Animal Cognition*, 18(5), 1181–1185.
- Wascher, C. A. F., Szípl, G., Boeckle, M., & Wilkinson, A. (2012). You sound familiar: Carrion crows can differentiate between the calls of known and unknown heterospecifics. *Animal Cognition*, 15(5), 1015–1019.
- Wheatcroft, D. J., & Price, T. D. (2008). Reciprocal cooperation in avian mobbing: playing nice pays. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(8), 414–416.
- Woods, R. D., Kings, M., McIvor, G. E., & Thornton, A. (2018). Caller characteristics influence recruitment to collective anti-predator events in jackdaws. *Scientific Reports*, 8(1), 1–8.
- Yorzinski, J. L., & Vehrencamp, S. L. (2009). The effect of predator type and danger level on the mob calls of the American Crow. *Condor*, 111(1), 159–168.
- Yorzinski, J. L., Vehrencamp, S. L., Clark, A. B., & McGowan, K. J. (2006). The inflected alarm caw of the American crow: Differences in acoustic structure among individuals and sexes. *Condor*, 108(3), 518–529.
- Zhou, Y., Radford, A. N., & Magrath, R. D. (2019). Why does noise reduce response to alarm calls? Experimental assessment of masking, distraction and greater vigilance in wild birds. *Functional Ecology*, 33(7), 1280–1289.

## 7 Přílohy

### Corvidae I



**Příloha 1** Fylogenetický strom skupiny Corvidae podle ( Ericson et al., 2005; Bonaccorso & Townsend Peterson, 2007; Haring et al., 2007; Jönsson et al., 2016; Kryukov et al., 2017) ([www.jboyd.net](http://www.jboyd.net), staženo 15. 11. 2022), 1. část.

