

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Analýza varovných hlasů sýkory koňadry (*Parus major*)

Bakalářská práce

Martina Buchalová

Školitel: Petr Veselý, RNDr., Ph.D.

České Budějovice 2014

Buchalová, M., 2014: Analýza varovných hlasů sýkory koňadry (*Parus major*). [Analysis of alarm calls of great tit (*Parus major*). Bc. Thesis, in Czech.]-47 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANOTACE

An analysis of warning calls of the great tit (*Parus major*) was conducted from audio recordings. Calls were correlated according to types of dummies. Calls were correlated according to types of functions of individual types of calls were defined.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 25.4. 2014

.....

Martina Buchalová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému skvělému školiteli Petru Veselému za trpělivost a čas strávený nad mými dotazy. Dále bych ráda poděkovala své rodině za shovívavost a podporu při psaní.

Obsah

1	ÚVOD.....	1
1.1	Varovná vokalizace.....	1
1.1.1	Informace obsažené ve varovné vokalizaci ptáků	1
1.1.2	Funkce varovné vokalizace.....	3
1.1.3	Komu je určena varovná vokalizace.....	4
1.1.4	Typy varovné vokalizace	4
1.1.5	Výhody varovné vokalizace.....	6
1.1.6	Nevýhody varovné vokalizace.....	7
1.1.7	Řešení trade-off.....	8
1.1.8	Technické limity vokalizace	8
1.2	Zvukové projevy sýkory koňadry	9
1.3	Kategorizace objektů u zvířat.....	13
1.3.1	Teorie rozpoznávání	14
1.4	Vliv barvy na rozpoznávání u ptáků.....	15
1.4.1	Barevné vidění u ptáků	15
1.4.2	Jak barvy ovlivňují rozpoznávání	15
1.4.3	Význam barev v rozpoznání predátora	16
1.5	Cíle práce	18
2	METODIKA.....	18
2.1	Sýkora koňadra.....	18
2.2	Popis atrapy.....	18
2.3	Popis pokusu.....	19
2.4	Analýza hlasů	19
2.5	Definování typů zvuků	20
2.6	Měření meristických parametrů tzv. churring calls.....	20
2.7	Statistické zpracování dat	20

3	VÝSLEDKY	21
3.1	Shluková analýza	21
3.2	PCA	22
3.3	Diskriminační analýza	23
3.4	Popis jednotlivých typů zvuků.....	24
3.5	Vliv atrapy na počty zvuků	25
3.6	Vliv typu atrapy na meristické znaky churring calls	28
3.6.1	Rychlost vydávaných churring calls	28
3.6.2	Počet slabik v churring calls	28
4	DISKUZE	29
4.1	Typy zvuků	29
4.2	Použití typů zvuků v antipredačním chování.....	30
5	ZÁVĚR	33
6	BIBLIOGRAFIE.....	34
7	PŘÍLOHA.....	41

1 Úvod

1.1 Varovná vokalizace

Varovná vokalizace podléhá v přírodě velmi rozšířenému principu, který je ekology nazýván trade-off (Kraus & Litzenberger, 1973). Ptáci musí řešit otázku, jak se ubránit a zároveň nebýt sežráni různými druhy predátorů. V této souvislosti se během evoluce vyvinula celá řada antipredačních odpovědí (Caro, 2005). Ty můžeme obecně rozdělit na obecnou ochranu, kterou lze použít při obraně proti všem predátorům, a obranu specifickou, která se liší mezi jednotlivými druhy predátorů (Curio, Klump & Regelman, 2012). Odesílatel varovného hlasu musí být schopen evokovat u příjemců, kterým daný typ hlasu vysílá, správnou antipredační odpověď a zároveň snížit možnost napadení predátorem (Endler, 1993).

Mezi nejstudovanější skupiny v kontextu varovné vokalizace patří ptáci (Gaddis, 1980). Pokud již jsou ptáci ohroženi predátorem, mají několik možností jak se chránit (Caro, 2005). Mohou se pokusit na predátora zaútočit nebo varovat ostatní před hrozícím nebezpečím, aby alespoň oni byli ušetřeni jeho útoku. Další jejich možností je zůstat potichu a snažit se být pro predátora nenápadný. V některých situacích je toto nejlepším způsobem ochrany. Téměř každý druh ptáka se naučil ovládat tzv. varovné hlasy, které dokonale slouží k varování před hrozícím predátorem i jiným typem nebezpečí (Marler & Slabbekoorn, 2004).

1.1.1 Informace obsažené ve varovné vokalizaci ptáků

Varovná vokalizace a s ní spojené obranné reakce mohou být velmi jednoduchého charakteru, často ale také zjišťujeme, že ptáci používají vysoce sofistikované metody obrany, jež jsou provázány s jednotlivými typy varovných hlasů (Templeton, Greene & Davis, 2005). Podle chování ptáka vydávajícího určitý typ varovného hlasu, ale především podle parametrů tohoto varování jsme schopni zjistit dostatečné množství informací o typu predátora, zda nebezpečí hrozí ze vzduchu či ze země. Nositel těchto důležitých informací je především typ varovného hlasu, jeho struktura a funkce (Leavesley & Magrath, 2005).

Lind & kol. (2005) pozorovali sýkory koňadry (*Parus major*) a jejich reakci na varovnou vokalizaci. Většina pozorovaných sýkor při zaslechnutí varovného hlasu strnula a mnohem více si všímala dění v jejím okolí i přesto, že ona sama nebyla v žádném kontaktu s žádným typem predátora. Pokud vydávání varovného hlasu jinou sýkorou ustalo, pták, jenž neměl s predátorem žádný kontakt, začal shánět potravu za podobnou dobu jako sýkora, která měla přímý kontakt s predátorem. Za jakou dobu se sýkory začaly shánět po potravě, záviselo na počtu volání, které vydala varující sýkora před tím.

1.1.1.1 Informace o typu predátora

Díky mnoha informacím, které jsou varovnou vokalizací odesílány, příjemci těchto hlasů dokáží včas a správně zareagovat na vzniklou situaci. Z typu varovného hlasu jsou ptáci schopni vyčíst téměř všechny informace o typu predátora. Zjistí, zda se predátor pohybuje ve vzduchu nebo na zemi, popřípadě jakou rychlostí se přibližuje k ostatním (Caro, 2005). Van der Veen (2002) zkoumal reakce strnada obecného (*Emberiza citrinella*) na vydanou varovnou vokalizaci. Zpozoroval, že strnad obecný, jenž pouze slyšel vydanou varovnou vokalizaci, jí nevěnoval takovou pozornost, jako pták, který přímo viděl predátora. Zhlédne-li živočich predátora, může lépe naložit se zjištěnými informacemi. Ví například informace o velikosti predátora a také ví, kdy hrozící nebezpečí pomine. Naopak informace předané přes varovnou vokalizaci se ptáky špatně posuzují. Pták nerozpozná, ze které strany se blíží nebezpečí a kdy pomine (Lind, Jongren & Nilsson, 2005).

I přesto, že téměř všechny druhy sýkor dokáží vydávat varovné hlasy složité struktury, míra nebezpečnosti predátora je ostatním jedincům předávána pouze kvantitou vydaných varujících hlasů. Templeton & kol. (2005) tvrdí, že sýkory reagují intenzivněji na menší, pohyblivější dravce, než na ty velkých rozměrů. Evans & kol. (1993) říkají, že ptáci mnohem více upřednostňují formu hrozícího nebezpečí, kterou představují, či směr jakým se blíží, než typ predátora. Přesto Bayly & Evans (2003) nepopírají, že intenzita s jakou varují před predátorem, závisí také na jeho velikosti, rychlosti pohybu a pozici.

1.1.1.2 Informace o míře nebezpečí

To s jakou intenzitou jsou varovné hlasy vydávány lze odvodit míru hrozícího nebezpečí. Tu jsme schopni zjistit podle kvantitativní, ale i kvalitativní změny

vydáváných hlasů (Templeton, Greene & Davis, 2005). U sýkor byly pozorovány dva typy varovných hlasů. Ostré „seet“ jež je vydáváno pouze v případě, pokud je sýkorou spatřen dravec letící ve vzduchu. Ptáci, kterým je tento signál vysílán nejčastěji reagují únikem do úkrytu (Ficken, Ficken & Witkin, 1978; Smith, 1991). Zatímco hlas „chick-a-dee“ vyzývá ostatní ptáky k hlasitému a nebojácnému mobbingu. Tento širokopásmový signál vydávají sýkory, pokud spatří sovu nebo dravce sedícího na zemi blízko jejich hnízda. Podle důrazu kladeného na jednotlivé slabiky „chick-a-dee“ podává pták vysílající tento signál o velikosti predátora a jeho pozice (Baker & Becker, 2002).

1.1.2 Funkce varovné vokalizace

Varovnou vokalizaci můžeme rozdělit podle funkce na obrannou a únikovou (Leavesley & Magrath, 2005).

Hlavním cílem únikové vokalizace je včas varovat potenciální kořist v okolí (Proctor, Broom & Ruxton, 2001). Tuto úlohu využívají ptáci asi nejčastěji. Není to jen díky ochraně před blížící se hrozbou, ale určitě i z důvodu, že naučení se varovným hlasům je ptákům zcela vlastní a není náročné na tvorbu (Marler & Slabbekoorn, 2004). Největší výhodou tohoto typu vokalizace je včasné varování před predátorem, tím dochází k výraznému snížení vynaložené energie na hlídání svého okolí. Ptáci tuto energii mohou využít například na shánění potravy pro své potomky (Proctor, Broom & Ruxton, 2001).

Obranná funkce je využívána především při mobbingu. Ptáci využívají obranné vokalizace ve snaze odrazení predátora od možného útoku, či se ho přímo snaží vytlačit z případného místa střetu (Caro, 2005).

Další funkce varovných hlasů lze zjišťovat pomocí zaznamenávání a následné analýzy vokalizace ptáků v přítomnosti různých typů predátorů (Ficken, Hailman & Hailman, 1994). Další možností je sledování reakcí na vydané varovné hlasy (Soard & Ritchison, 2009).

Varovné hlasy jako takové mohou být ptáky zneužívány k přilákání ostatních ptáků, tím i budoucí potravy. Jednou z nesčetných možností je vydávání varovného hlasu predátorem. Predátor tento typ vokalizace využívá k přilákání kořisti (Marler & Slabbekoorn, 2004). Neméně významnou funkcí je

bez pochyby přenos znalosti o predátorovi na mláďata a další jedince (Curio, 1978; Lima & Dill, 1990; Fitch, 2009). Hrozí-li mláďatům nebezpečí od predátora, který ještě neobjevil hnízdo, rodiče dají mláďatům jasný varovný signál, aby se utišili a neupoutávali na sebe pozornost. Jak na tuto situaci dokáží mláďata zareagovat, závisí na jejich věku (Rydén, 1978).

1.1.3 Komu je určena varovná vokalizace

Vokalizaci varující před predátory či ostatním nebezpečím mohou slyšet a lokalizovat téměř všichni ptáci, kteří se pohybují v tzv. aktivním prostoru tj. vzdálenosti, do které je varovný hlas ještě slyšitelný (Marler & Slabbekoorn, 2004). Vše záleží na tom, komu je daný zvuk adresován. V některých případech může být zvuk slyšitelný pouze pro určité členy hejna, jindy i pro ostatní ptactvo (Caro, 2005). Zvuk vydávaný určitým druhem nemusí být vždy nutně slyšitelný pouze pro jeho druh, ale i pro ostatní druhy. Haftorn (2000) zjistil, že sýkora lužní (*Parus montanus*) reaguje na varovné hlasy vydané sýkorou koňadrou. O tom, jak bude daný typ zvuku slyšitelný, rozhoduje několik faktorů. Závisí to na poloze volajícího, zda sedí na zemi či létá ve vzduchu, dále také na vysílané frekvenci hlasu a délce trvání. V neposlední řadě podléhá také vlivům hluku okolního prostředí. Teplota vzduchu a jeho hustota sehrávají také svojí roli v šíření zvuku (Wiley & Richards, 1982).

1.1.4 Typy varovné vokalizace

V průběhu evoluce se vyvinula celá řada typů varovných hlasů od jednoduchých až po komplikované. Jaký typ varovného hlasu pták použije, závisí především na stupni nebezpečí, na zranitelnosti volajícího a také na typu predátora (Marler & Slabbekoorn, 2004). V případě, kdy predátor má menší velikost než sám varující pták, je výhodnější na něj zaútočit přímo (Klump & Shalter, 1984). Pokud je predátor větších rozměrů než ohrožený pták, pak je lepší odletět. Další možností je přiletět blíže a přesvědčit se, zda je predátor opravdu tak nebezpečný a poté varovat ostatní druhy v okolí před hrozícím nebezpečím (Catchpole & Slater, 2008).

1.1.4.1 Seet call

Pokud se pták nachází v opravdu nebezpečné situaci, může použít právě tento typ varovného hlasu (Marler & Slabbekoorn, 2004). Nejčastěji je využíván

v situaci, kdy ptáci zahlédnou ve vzduchu lovícího predátora. Tento typ varovného hlasu má hned několik specifíků, podle kterých je ho možno dobře rozlišit. Je to jeden z nejvyšších hlasů, které pták vůbec vydává. Tento zvuk je posazen velmi vysoko, a proto není slyšitelný do velké vzdálenosti, což je jedna z hlavních výhod. Je-li provedení zvuku čisté, začíná a končí hladce, minimalizuje se tím pravděpodobnost prozrazení se predátorovi. Hlas musí být prováděn velmi obezřetně, jakékoliv další opakování může přispět ke zvýšenému riziku prozrazení se (Klump, Kretzschmar & Curio, 1986). I když je to nejdůležitější zvuk, který je pták schopen vydávat, není těžký na tvorbu.

Ostrý varovný zvuk má téměř uniformní strukturu. I přesto, že tento typ používají všechny druhy ptáků, má až na minimální rozdíly vždy stejnou strukturu. To velmi usnadňuje komunikaci mezi ptáky napříč druhy (Marler & Slabbekoorn, 2004).

1.1.4.2 Mobbing calls

Jedná se o hlas, který je vydáván ptáky při menším nebezpečí, než bylo uváděno v předchozím případě (Marler & Slabbekoorn, 2004). Dravec či jiný predátor nelétá a neloví ve vzduchu, nýbrž se nachází na zemi. Může číhat na svoji kořist, nebo nehybně sedět a vyčkávat na potravu. Nejčastějším predátorem, proti kterému slouží právě tento typ obrany, je kupříkladu sova, jestřáb či savec, sedící blízko jejich hnízda. Pro ptáky tento predátor představuje mnohem menší hrozbu, než kdyby dravec létal ve vzduchu (Marler & Slabbekoorn, 2004). Hejno ptáků se ve většině případů seskupí okolo predátora a jejich jediným cílem je ho zahnat (Ficken & Popp, 2013). Často predátora napadají, například klováním do hlavy a jiných částí těla (Ash, 1970). Při této obraně vydávají zvuky nazvané „mobbing calls.“ Můžeme říci, že „mobbing calls“ mají téměř opačnou funkci, než pravý varovný hlas popsany výše (Marler & Slabbekoorn, 2004). Charakteristickým znakem je hlučnost a nebojácnost ptáků. Ptáci se pohybují tak, aby byli co nejvíce vidět a také slyšet. Typická jsou do široka rozevřená křídla, kterými prudce mávají (Marler & Hamilton, 1966). „Mobbing calls“ jsou pronikavé, hlasité a ostré zvuky, mající dlouhé trvání a neustále se opakující zvukové sekvence. Mezi typické příklady patří například „churring“ sýkory koňadry (Gompertz, 1961) nebo „chink“ pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) (Marler, 1956). Jak u pravých varovných hlasů

platila téměř uniformní struktura, o „mobbing calls“ to říci nelze. Marler & Hamilton (1966) porovnávali skladbu těchto hlasů a zjistili, že téměř každý druh pěvce ji má jinou. K vyvolání akce mobbingu není důležitý typ varovné vokalizace, významná je především dominantní frekvence (Johnson, McNaughton, Shelley & Blumstein, 2003).

1.1.4.3 Krizové volání

Tento zvuk můžeme charakterizovat jako pronikavé „pištění“, které pták vydává, pokud je držen predátorem (Marler & Slabbekoorn, 2004). Je dobře lokalizovatelné. Někteří autoři uvádí, že může být mnohem hlasitější než všechny ostatní zvuky, jaké jsou ptáci schopni vydávat. Ptáci slyšící tento zvuk přilétají i z velké vzdálenosti, za účelem dostatečně rozptýlit predátora, který právě ulovil ptáka. Poté se snaží odlákat predátora od své oběti, aby mohla ulétnout nezraněná (Perrone, 1980; Klump & Shalter, 1984). Dravci tento zvuk používají jako návnadu k přilákání dalších ptáků jako jejich obětí (Marler & Slabbekoorn, 2004). Trvá asi 30 sekund a opakuje se v několika sekvencích několikrát po sobě, vždy s krátkou pauzou mezi jednotlivými opakováními. Rozsah používaných frekvencí je veliký (Mathevon, Aubin & Brémon, 1997).

1.1.4.4 Další způsoby signalizace alarmu

Mezi další způsoby, jak dát najevo nějakou alarmující skutečnost, řadíme typy zvuků, které se nehodí do žádné funkční či strukturní skupiny patřící opravdovým varovným hlasům. Mohli bychom sem zařadit nemalou skupinu zvuků. Pokud si tyto zvuky prohlédneme na sonogramu, zjistíme, že v jejich struktuře jsou zahrnuty jak „mobbing calls“, tak také například zvuky, jež jsou charakteristické pro let (Marler & Slabbekoorn, 2004). Do této třídy náleží zvuky námi nazývané jako „obrané“, mezi něž patří zcela určitě dokonalá imitace syčícího hada či zvuky napodobující určitou lidskou činnost. Pro mnoho druhů ptactva to může být další způsob, jak upozornit ostatní na nebezpečí tichým a nenápadným způsobem (Orians & Christman, 1968).

1.1.5 Výhody varovné vokalizace

Krizové volání oběti, vydávané ptákem, jenž se pokouší přivolat celá hejna ptáků, může zmařit útok predátora bez ohledu na to, kde se právě nachází. Napadený pták se mezitím dokáže osvobodit od predátora a schovat na

výhodném místě mimo ostatní členy hejna. Jistou výhodou zůstává i částečné zmatení predátora po jeho napadení (Charnov & Krebs, 1975). Charnov & Krebs (1975) toto chování označili jako termín manipulace. Ze vzájemného mutualistického vztahu vyplývá prospěch jak volajícího ptáka, tak i ostatních členů hejna, kteří si díky varovnému volání udržují bdělost a ostražitost (Caro, 2005). Owings & Hennessy (1984) tvrdí, že opakující se volání posiluje či udržuje ostražitost a bdělost u příjemců těchto varovných zvuků. V případě tohoto vztahu platí, že výstražné volání zvyšuje ostražitost u všech členů skupiny. Zvyšuje se pravděpodobnost výhod jak pro volajícího, tak i pro příjemce varovných signálů, poněvadž predátor je pozorován každým členem skupiny (Caro, 2005).

Během mutualistického vztahu příjemce a volajícího se výrazně zvyšují výhody varovné vokalizace. Lze sem zahrnout množství mechanismů, které mění chování predátora. Tím se snižuje jeho schopnost být úspěšný při útoku (Caro, 2005). Varovná vokalizace může u konspecifických druhů zvýšit jejich ostražitost. Důsledkem je krátkodobá výhoda jak pro příjemce varovného signálu, tak i pro volajícího. Této výhody je dosaženo díky monitorování pohybu predátora (Owings & Leger, 1980). Dlouhodobou výhodou pro volajícího může být obrana druhu, jejímž důsledkem je zlepšení reprodukčního úspěchu (Williams, 1966). Díky varovné vokalizaci členové hejna létají spolu jako kompaktnější skupina, čímž zvyšují svou konkurenceschopnost na úkor jiných nepříbuzných skupin letících v jejich okolí (Caro, 2005).

1.1.6 Nevýhody varovné vokalizace

Jestli bude ptákem použit varovný hlas či nikoliv, závisí především na poměru výhod a nákladů s tím spojených. Důležitá je míra nákladů vynaložená na varovnou vokalizaci (Taylor, Balph & Balph, 1990). Problémem zůstává měření vynaložené energie na přežití. Zda bude vokalizace nákladná na energii, zjistíme pouze za situace, ve které bude kořist podléhat alespoň malému nebezpečí (Lima & Dill, 1990). Z analýz Taylora & kol. (1990) vyplývá, že vynaložení energie způsobuje zvláště opakované volání. Vydávání varovné vokalizace má náklady i časové, ač mohou být pouze minoritní (Taylor, Balph & Balph, 1990). Kupříkladu sýkora lužní (*Poecile montanus*) nedělá žádné varovné hlasy, pokud je predátor na blízku a létá ve vzduchu. Více než polovinu

antipredačních odpovědí vysílá ve vzdálenosti alespoň 40m od svého predátora. Z toho Alatalo & Helle (1990) usoudili, že volání je riskantní záležitost. U pěvců varujícími ostrým „seeet“, jenž je velmi těžce lokalizovatelný pro predátory, můžeme říci, že tento typ varovného hlasu není nijak zvlášť nebezpečný a nákladný (Klump, Kretzschmar & Curio, 1986).

1.1.7 Řešení trade-off

Jednou z možností, jak kontrolovat náklady spojené s vysíláním varovného hlasu, je využívat rozdíly mezi chtěným a nechtěným příjemcem hlasu. Dominantní frekvence seet callu sýkory koňadry (*Parus major*) se nachází v oblasti mezi 6 až 8 kHz a v této frekvenci mají sýkory koňadry citlivější sluch nejméně o 15dB než jejich nejčastější predátor krahujec obecný (Marler, 1955). Správná struktura varovného hlasu dokáže velmi dobře minimalizovat náklady spojené s vydáváním těchto signálů. To se odvíjí především od odlišného zvukového spektra, které mohou vnímat predátoři a ptáci používající varovnou vokalizaci (Klump & Shalter, 1984).

1.1.8 Technické limity vokalizace

Wiley & Richards (1978) popsali dva základní problémy šíření zpěvu v okolním prostředí, zeslabení a degradaci vysílaného zvuku.

Postupné zeslabování zvuku a do jaké vzdálenosti bude ještě slyšitelný, je závislé především na prostředí a jeho fyzikálních vlastnostech, jako je například počasí (Wiley & Richards, 1982). Richards & Wiley (1980) předpokládali, že při šíření zvuku atmosférou se jeho intenzita sníží až o 6 dB při každém zdvojnásobení vzdálenosti, jenž zvuk urazí. Vysílaný zvuk s vysokými frekvencemi je náchylnější na zeslabení více než zvuk s nižšími frekvencemi a delšími vlnovými délkami. Je to dáno hlavně tím, že vysoké frekvence jsou lépe absorbovány atmosférou, zvláště za vlhkého počasí (Wiley & Richards, 1982).

Významným faktorem, jenž ovlivňuje šíření zvuku do okolí, je vlhkost a také teplota ovzduší (Larom & kol., 1997). Evans & Bazley (1956) ve svých studiích pozorovali vliv vlhkosti na šíření zvuku a dospěli k závěru, že při vyšší vlhkosti se zvuk šíří mnohem lépe. Vliv teploty vzduchu se liší za různých podmínek. Jak velký vliv bude mít teplota ovzduší na šíření zvuku v okolí, závisí na frekvenci daného zvuku a na vlhkosti vzduchu v atmosféře (Harris,

1966). Šíření zvuku do okolí je nejrychlejší v teplém vzduchu (Michelsen, 1983).

Mezi největší problémy spojené s degradací vydaného zvuku patří hustota pokryvu země. Degradace v hustě zarostlém lesním porostu je způsobena mnohými odrazy zvuku či ozvěnou (Catchpole & Slater, 2008), tím dochází k částečné změně zvuku. Pozměněný zvuk se stává špatně srozumitelným pro příjemce daného zvuku. Frekvence zvuku nejsou zkreslovány atmosférickými turbulencemi. Naopak se předpokládá, že zakódování informace pomocí různých frekvencí je nejlepší způsob, jak šířit danou informaci směrem k příjemci. Většina druhů ptáků využívá této vlastnosti ke kódování jejich signálu (Catchpole & Slater, 2008).

1.2 Zvukové projevy sýkory koňadry

Sýkora koňadra je považována za sociálně monogamního a teritoriálního pěvce (Cramp & Perrins, 1993). Je dobře rozpoznatelná pro svůj hlasitý a nápadný zpěv, který je ovšem také vysoce variabilní. Průměrný samec je schopen produkovat až 32 rozdílných zpěvů. Častým rysem zpěvu jsou kovové až zvonivé tóny (Harrap & Quinn, 1996). U teritoriálních zpěvů samců lze odposlouchat stále se opakující motiv, skládající se většinou ze dvou slabik. Díky detailnějším analýzám bylo zjištěno, že opakujících se slabik můžeme napočítat od 1 do 4. Tento motiv se opakuje v každém zpěvu více než desetkrát, přičemž každá z frází je opakována několikrát (Harrap & Quinn, 1996).

Repertoár samce obsahuje 1 až 9 různých typů zpěvu (Krebs, Ashcroft & Webber, 1978; Slabbekkorn & Peet, 2003). Ty jsou rozděleny podle počtu tónů v jednotlivých frázích, podle změny frekvence, amplitudy a také podle počtu opakování jednotlivých frází. V průběhu roku má repertoár zpěvu spíše stabilní charakter, i když nepatrné změny repertoáru byly pozorovány (McGregor & Krebs, 1989). Díky postupné změně zpěvů v jednotlivých obdobích může být populace schopna za jeden rok vyprodukovat až 40 typů různých zpěvů. Samci střežící si teritorium odpovídají změnou frází zpěvu na zpěv sousedícího samce (McGregor & Krebs, 1989). Samičky zpívají velmi zřídka (Harrap & Quinn, 1996).

Rivera-Gutierrez & kol. (2010) předpokládali, že zpěv sýkor koňader je mnohostranný a dokážeme z něj vyčíst informace týkající se kvality samce. U

samců mezi prvním až třetím rokem života pozorovali zvyšující se důslednost v jejich zpěvu, zatímco u samců starších 3 let se tento jev neprokázal. Schopnost přežít je závislá na zvyšující se schopnosti zpěvu s rostoucím věkem (Rivera-Gutierrez, Pinxten & Eens, 2010). Samci sýkory koňadry jsou schopni několikrát zazpívat stejný zpěv jiného samce ještě před tím, než ho zazpívá on. Tím může poskytnout dostatek informací o sobě samém samičkám hledajících si partnera, či potencionálnímu soupeři (McGregor & Krebs, 1981). Sousedící samci dokáží spolu sdílet různé typy stejných zpěvů (Krebs, Ashcroft & Vanorsdol, 1981).

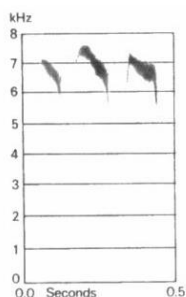
Repertoár u sýkor koňader je memorován během prvního roku života (McGregor & Krebs, 1981). Mladí ptáci jsou schopni zapamatovat si vysoce rozšířený zpěv znějící okolo nich, aniž by ho někdy museli sami zpívat (McGregor & Avery, 1986). V pozdějším věku může být naučený zpěv vyřazen z vlastního repertoáru. Marler & kol. (1982, 1993) a Nelson (2000) tento jev označili termínem „selective attrition“. Termínem „silent song types“ rozumíme zpěv, který se pták naučil během prvního roku života, ale nikdy ho nepoužil. Schopnost využívat tento již dříve naučený typ zvuku lze spustit vnějším podnětem (Hough, Nelson & Volman, 2000).

Kromě zpěvu samce má sýkora koňadra mnoho dalších hlasových projevů s různým významem. U sýkor koňader lze často slyšet zvučné, kovové volání „tink“ (Obr. 4), či „pink“ mající různé funkce. Slabika „pink“ opakující se několikrát dokola je využívána zejména samci při obhajobě svého získaného teritoria. Naopak opakující se slabika „tink“ je samci využívána, pokud v dané lokalitě je slyšet pouze minimální množství zpěvů. Může plnit téměř stejnou funkci jako zpěv (Harrap & Quinn, 1996).

Při kontaktním volání můžeme odposlechnout použití sykavek při tvorbě hlásky „thin“ či vysoce posazené hlásky „tsee“ (Obr. 1) vydávané v rychlém opakování za sebou. Úzkostné volání „tsee-tsui“ se také několikrát opakuje, ovšem v pozvolnějším tempu. Varianty tichých, jednoslabičných, nehudebních tónů jako jsou například „pit“, „chit“ a „spick“ nebo „squink“ sýkory koňadry vydávají při shánění potravy či během letu (Harrap & Quinn, 1996). Se sýkorou babkou (*Poecile palustris*) mají společný hlas „tcha-tcha-tcha“ (Harrap & Quinn, 1996). Mezi další charakteristické zvuky lze zařadit rozsáhlé množství tzv. churring calls (Obr. 6), charakteristické svým rychlým, tvrdým a nízkým

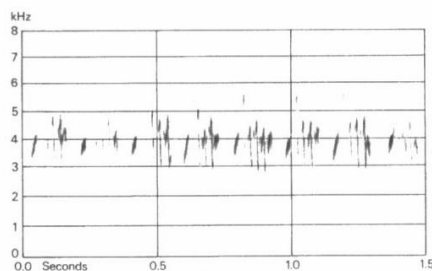
položeným „chich-ich-ich-ich“ a „chur-r-r-rihihi“ vydávané zejména při alarmování proti savčímu predátorovi. Tento alarmující zpěv často kombinují s dalšími tóny, jakou jsou například „pee“ (Obr. 5), „pit“ a „tink“. Pokud sýkora koňadra vydává varující hlas proti krahujci, můžeme zaslechnout vysoké trylkující „seeee“ (Obr. 3) (Harrap & Quinn, 1996).

U samic, které sedí na vajíčkách lze slyšet pronikavé slabiky „zeedle-zeedle-zeedle“ (Obr. 2). Tímto zpěvem samice žadoní u samce jídlo. Samec tyto opakující se slabiky vydává při kopulaci (Baker & kol., 1986).



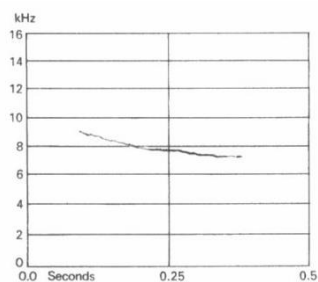
zdroj: Cramp, 1993.

Obr.1.: Sonogram zpěvu „tsee.“



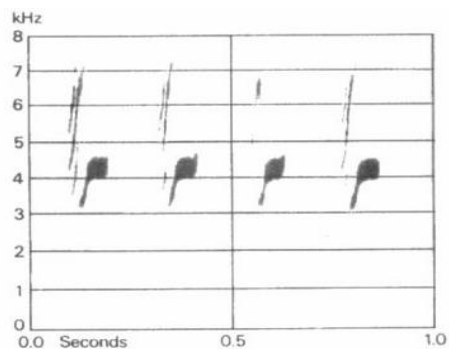
zdroj: Cramp, 1993.

Obr.2.: Sonogram zpěvu „zeedle-zeedle“.



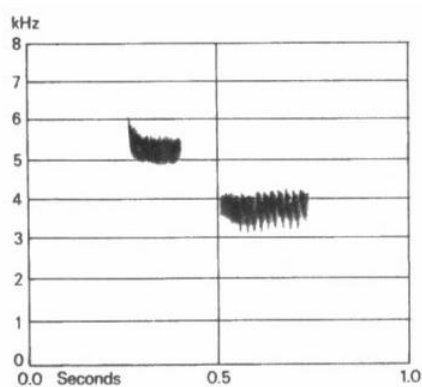
zdroj: Cramp, 1993.

Obr.3.: Sonogram zpěvu „seee“.



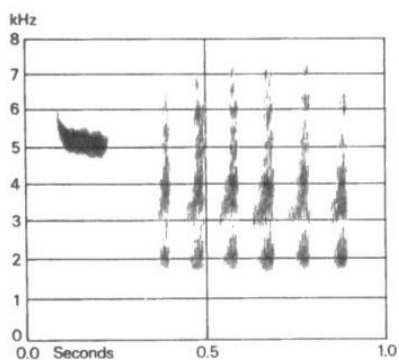
zdroj: Cramp, 1993.

Obr.4.: Sonogram zpěvu „tink.“



zdroj: Cramp, 1993.

Obr.5.: Sonogram zpěvu „pee.“



zdroj: Cramp, 1993.

Obr.6.: Sonogram churring calls.

Templeton & kol. (2005) zkoumali reakce sýkor černošlavyých (*Poecile atricapilla*) na různé druhy predátorů. Zjistili, že sýkory černošlavyé využívají dva typy varujících zvuků v závislosti na typu predátora. Ostré varovné „seet“

vydávají, pokud jsou ohroženy letícím predátorem. Druhý typ varovného zvuku „chick-a-dee“ je jimi využíván v přítomnosti nepohybujícího se predátora. „Chick-a-dee“ má pravděpodobně obdobnou funkci a význam jako churring calls sýkory koňadry. Templeton & kol. (2005) zjistili, že rychlost vydávaného „chick-a-dee“ se výrazně liší v závislosti na typu exponovaného predátora. Na predátora, který představuje pro sýkory černohlavé větší nebezpečí, vydávají hlas s větším počtem slabik než na predátora, jenž představuje menší hrozbu.

1.3 Kategorizace objektů u zvířat

Aby byla zvířata schopna přežít, musí umět správně a včas reagovat na různé vnější podněty. Většina podnětů, s nimiž se živočichové setkávají, jsou nepodstatné informace. Marler (1982) popisuje různé metody, jakými živočichové rozpoznávají důležité informace od těch nedůležitých. Mezi tyto metody patří učení.

Kategorizace objektů je jev, během kterého dochází ke třídění informací o objektech do různých kategorií (Delius, Jitsumori & Siemann, 2000). Bhatt & kol. (1988) popsali průběh procesu kategorizace. Celý průběh rozdělili do tří částí - detekce, kategorizace a identifikace. Objekty jsou kategorizovány pomocí všech smyslů živočicha (Chandler & Rose, 1988). Důležitým faktorem kategorizace je také celkový kontext. Ten podle Tomlinsona & kol. (2010) dokáže velmi usnadnit proces kategorizace předmětu. Proces kategorizace založený na celkovém kontextu lze považovat za vysoce flexibilní, ale náročný na schopnosti kognitivní. Naopak průběh kategorizace podle znaků je vysoce omezený. Nevyžaduje takové nároky na kognitivní dovednosti (Tomlinson & Love, 2010). Pokud živočichové reagují odlišnými způsoby na různé kategorie podnětů, hovoříme o kategorickém rozlišování (Herrstein, Loveland, & Cable, 1976). Herrstein & kol. (1976) zkoumali reakce holubů na různé podněty. Zjistili, že rozlišují mezi dvěma základními kategoriemi. Těmito kategoriemi jsou kategorie vjemová a funkční. Vjemová kategorie je určena vjemovými znaky členů této skupiny. Naopak funkční kategorie je charakterizována společnými vlastnostmi této skupiny. Společným znakem může být například požitelnost či nepožitelnost (Herrstein, Loveland & Cable, 1976).

1.3.1 Teorie rozpoznávání

1.3.1.1 Teorie prototypu

Základem teorie je vytvoření prototypu. Ten se vytváří při setkávání s jedinci různých kategorií. Živočich si vytváří určitou představu o ideálním zástupci dané kategorie (prototypu). Při setkání s ostatními živočichy dochází k porovnávání s prototypem různých kategorií. Jakým způsobem živočich bude reagovat na určitou podobnost s danou kategorií, závisí na jeho podobnosti s ideálním zástupcem různých kategorií prototypu (Posner & Keele, 1968). Posner & Keele (1968) potvrdili, že prototyp je lépe rozpoznáván než přenesený vzor. Schéma vzorů je celkově lépe rozpoznatelné než vzory, z nichž jsou získávány (Posner & Keele, 1968). Kategorizace na základě prototypu může být přesnější než kategorizace příkladů, pokud prototyp nebyl nikdy předtím spatřen (Shettleworth, 2010). Pearce (1989) naznačuje, že efekt prototypu může být zjištěn společně s určitými kategoriemi. Obecně se dá říci, že prototyp spíše předpokládá specifickou konfiguraci znaků a ne pouze danou sadu znaků (Pearce, 1989).

1.3.1.2 Teorie konceptu

Kategorizace objektů na základě porovnávání konceptu, který je uložen v dlouhodobé paměti předpokládá, že subjekt je porovnáván s konceptem a poté dochází k vyhodnocení, zda je daný předmět shodný s konceptem, který si živočich vytvořil během života (Spencer, Quinn, Johnson & Karmiloff-Smith, 1997). Johnson & Morton (1991) prohlašují, že díky specifickým znakům v oblasti hlavy a tváře jsou mláďata schopna rozlišit základní kategorie živočichů („basic-level“). „Basic-level“ obsahuje kategorie jako je například pes, kočka, tygr, dům, auto a další. Základní kategorie se od ostatních liší jak funkčně, tak i vjemově (Quinn, Eimas & Rosenkrantz, 1993). Herrnstein & kol. (1976) předpokládají, že ptáci využívají konceptu k rozlišování předmětů v jejich okolí, stejně jako je to u lidí.

1.3.1.3 Teorie znaku

Do jaké kategorie bude objekt zařazen, závisí na přítomnosti či nepřítomnosti pozorovaného znaku (Shettleworth, 2010). Mnoho objektů vyskytujících se v přírodě může být tzv. polymorfní. Každý objekt dané kategorie nemusí mít

vždy stejné znaky. Stačí, když bude mít alespoň část společných znaků a bude zařazen do správné kategorie (Shettleworth, 2010). Lazareva & kol. (2004) tvrdí, že ptáci se učí rozpoznávat znaky a skupiny znaků stejně dobře, jako kdyby se učili rozpoznávat znaky jednotlivě.

1.4 Vliv barvy na rozpoznávání u ptáků

1.4.1 Barevné vidění u ptáků

Barevné vidění ptákům zajišťuje přítomnost tyčinek a čípků v sítnici oka. U nočních a soumravných ptáků jsou tyčinky velice důležitou součástí oka, protože jsou citlivé i na sebemenší množství světla (Veselovský, 2001). Naopak čípky plní svou funkci pouze za dostatku světla. Jejich hlavní funkcí je barevné a ostré vidění. Jejich nevýhodou ovšem je nízká schopnost adaptace na snížené množství světla (Veselovský, 2001).

Ptáci dokáží vnímat barvy mnohem intenzivněji než člověk. Je to dáno především přítomností olejových kuliček, jejichž barva se shoduje s různými vlnovými délkami spektra světla. U ptáka bychom v sítnici mohli najít 4 až 5 typů čípků, kdežto u člověka pouze 3. Každý čípek v ptačím oku je adaptován na různé části spektra. Díky této skutečnosti mají ptáci mnohem vyšší citlivost na barvy než bychom mohli pozorovat u člověka (Veselovský, 2001).

Ptáci jsou schopni vnímat záření v rozmezí vlnových délek od 300 do 700 nm (Endler & Mielke, 2005). Díky schopnosti vnímat UV záření a efektu doplňkových barev, vidí i bílé plochy v různě barevných odstínech, které my nejsme schopni odlišit (Veselovský, 2001).

1.4.2 Jak barvy ovlivňují rozpoznávání

Barevné vidění je pro živočichy velmi důležité. Barvy v jejich životě ovlivňují rozpoznávání predátorů, partnerů i potravy (Caro, 2005).

Ptáci využívají barevných kontrastů k lepšímu rozpoznávání partnerů. Grant (1965) uvádí, že odlišně zbarvené peří slouží k minimalizaci rizika hybridizace mezi druhy. Endler (1993) tvrdí, že ptáci využívají odlišných barev v různém světle k tomu, aby maximalizovali kontrast oproti okolnímu prostředí.

Značným aspektem rozpoznávání kořisti je její barevný vzor (Roper & Cook, 1989) a určitá asymetrie ve velikosti a tvaru barevného vzoru (Forsman & Herrstrom, 2004). Kombinace černých a červených pruhů budí daleko větší

nechut' k potravě, než jednobarevná potrava stejné barvy (Roper & Cook, 1989). Cott (1940) uvádí, že kryptické a nápadné zbarvení u ptáků má mnohem větší význam než u savců. Baker & Paker (1979) konstatují, že rozdíly ve zranitelnosti druhů se odvíjí od rozdílů kryptického zbarvení. Předpokládají, že kryptické zbarvení je známkou zranitelnosti. Naopak jasné zbarvení je chrání před napadáním predátory. Ze svých studií zjistili, že druhy žijící na zemi, či v blízkosti vody jsou méně barevní a vykazují mnohem větší barevný dimorfismus. Totéž platí i u dospělých jedinců malých druhů ptáků. Neexistuje žádný doložený předpoklad, že by výrazné zbarvení peří bylo spojováno s lepšími predačními schopnostmi (Lyon & Montgomerie, 1985). Krebs (1979) prohlašuje, že důležitost predace se liší v mnoha různých faktorech než jen v kryptickém zbarvení. Krebs (1979) uvádí tyto faktory: typ predátora, chování kořisti, dostupnost alternativních druhů kořisti. Gotmark (1992) zjistil, že samečkové lejska černohlavého, jež mají výraznější černé a bílé zbarvení, byli méně napadáni krahujcem obecným (*Accipiter nisus*), než nenápadně zbarvené samičky lejska černohlavého.

1.4.3 Význam barev v rozpoznání predátora

Kořist k tomu aby přežila, musí být schopna odlišit predátora od ne-predátora (Caro, 2005). Kořist predátora rozpoznává svými smyslovými orgány. Využívá zraku, sluchu a v neposlední řadě i čichu. Většina živočichů využívá kombinaci všech smyslů k dokonalejšímu rozpoznání hrozícího nebezpečí (Caro, 2005).

Tématikou vlivu barev na rozpoznávání predátora se nejvíce zabýval Curio (1975). Ve své studii testoval reakce lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) na dřevěné i vycpané atrapy ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). Zjistil, že naivní mláďata reagovala vždy stejně bez ohledu na typ atrapy. Reakce lejska černohlavého na uměle vytvořený dřevěný model bez peří se odvíjela podle typu vzoru. Při změně barvy atrapy z červenohnědé na tmavě šedou došlo ke zmírnění mobbingu. Curio (1975) konstatuje, že síla mobbingu není závislá pouze na barevné specifikaci atrapy. Naopak u vycpaného modelu zjistil, že barevnost peří hraje důležitou roli. Nejvíce ptáci reagovali na jasné a pestře zbarvené peří. Při pokusu, ve kterém zavěsil ťuhýka obecného nohama vzhůru, zjistil, že testovaní ptáci reagovali odlišným způsobem. Usoudil z toho, že důležitou roli hraje také orientace vzorů na atrapách.

Dále různými způsoby měnil barevné kombinace a velikosti jednotlivých barev. Na atrapách měnil černé oční pásy za bílé a naopak. Nejčastěji testovaní ptáci reagovali na bílou atrapu, jež měla černý oční pásek. Při využití černé atrapy spolu s bílou páskou ptáci nevykazovali žádné známky mobbingu. Curio (1975) také testoval mobbingové odpovědi v závislosti na poloze černé oční pásy. Antipredační odpovědi se významně lišily. Z toho usoudil, že poloha černé oční pásy hraje nejvýznamnější roli ve vydávání antipredačních odpovědí.

Význam zbarvení v identifikaci predátorů podporují nepřímo i často pozorované tendence mezi různými druhy predátorů (nebo predátorů a parazitů) vzájemně se napodobovat. Negro (2008) navrhuje, že jestřáb madagaskarský (*Accipiter henstii*) je podobný orlu africkému (*Spizaetus africanus*), protože je to predátor ptáků, dokládá to podobnostmi ve zbarvení. Negro (2008) tvrdí, že pokud je dravec zbarven jako ptačí predátor, sníží se tím intenzita napadání při mobbingu. Je to dáno tím, že pěvci často napadají své ptačí predátory ve snaze ochránit své území. Negro & kol. (2007) uvedli, že mobbing pěvců hraje důležitou roli v evoluci zbarvení peří u sov a kořisti ptáků. Obdobně podobnosti mezi kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) a krahujcem obecným (*Accipiter nisus*) si lidé všimli již dávno. Už Wallace (1889) uvedl jako první teorii, že podobnosti mezi kukačkou obecnou a krahujcem obecným jsou určitým druhem mimikry. Kukačka s krahujcem jsou si podobní nejen velikostí těla, ale i tvarem (protáhlé tělo, delší křídla i ocas). Zbarvení peří mají též velmi podobné. Jsou zbarveni šedě, či mohou mít nahnědlou svrchní část těla, spodní část naopak světlejší. Podobnosti si lze všimnout ve způsobu letu, kdy oba druhy létají rychle a přímo (Davies & Welbergen, 2008). Davies & Welbergen (2008) poukazují na to, že pěvci, kteří se během evoluce nikdy nesetkali s hnízdním parazitismem, reagují na kukačku obecnou podobně jako na krahujce obecného, pokud má kukačka pruhovanou břišní část stejně jako krahujec. Tento jev testovali na mobbingových reakcích rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*). Z výsledků studie vyplynulo, že rákosník obecný se mnohem častěji přibližuje a napadá atrapy kukačky obecné. Rákosníci obecní považují krahujce za mnohem větší nebezpečí, co se predace týká. Trnka & Grim (2013) zjistili, že zbarvení kukačky obecné významně ovlivňuje schopnost jí rozeznat. Kukačka obecná, jež je šedivě zbarvená a má na břišní straně proužky byla až

1,7krát více napadána než kukačka obecná, která měla rezavé zbarvení. Potvrdili tím teorii, že zbarvení kukačky obecné hraje důležitou roli v rozpoznání a určení jako predátora.

1.5 Cíle práce

1. Popsat repertoár hlasů sýkory koňadry vydávaných při konfrontaci s atrapou krahujce obecného s různě modifikovaným zbarvením.
2. Zjistit, zda celková vokalizace závisí na typu modifikace predátora.
3. Zjistit, zda některý typ vokalizace je specificky používán v přítomnosti některé modifikace predátora.
4. Zjistit, zda určité parametry některých typů vokalizace korelují s typem modifikace predátora.

2 Metodika

Pro účely této práce jsem převzala data z pokusů prováděných Luděkem Milanem a Petrou Tůmovou v rámci jejich diplomových prací zaměřených na behaviorální projevy v přítomnosti různě barevně modifikovaného krahujce obecného. Experimenty byly prováděny v letech 2010/2011 mimo hnízdní období. Celkem bylo použito 86 sýkor koňader.

2.1 Sýkora koňadra

Sýkora koňadra je hojně využívána v experimentálních studiích díky své dobré adaptabilitě na prostředí, ve kterém se experimenty provádí (Gompertz, 1961). Gompertz (1961) uvádí, že sýkory koňadry jsou ideálním druhem pro testování zvukových projevů na různé podněty. Mají přiměřeně rozsáhlý, ale dosti variabilní zvukový repertoár.

Sýkory koňadry byly chytány na krmítkách v době mimo hnízdění. V klecích určených k chovu byly umístěny až 3dny před vlastním experimentem. V klecích byly drženy maximálně 5 dní a poté byly vypuštěny do volné přírody (Milan, 2011). Luděk Milan (2011) ve svých pokusech žádnou ze sýkor koňader nevyužil více než jednou.

2.2 Popis atrapy

Sýkory koňadry byly při experimentech exponovány několika typům atrapy. Byly využity atrapy nemodifikovaného holuba, nemodifikovaného krahujce,

krahujce nesoucího zbarvení neznámého tropického dravce (aviceda), krahujce zbarveného fialovo-bílou šachovnicí a krahujce, jež byl zbarven jako sýkora koňadra.

Využívané atrapy byly z textilního materiálu, zobák a drápy měly vyrobeny z moduritu. Vzory, se kterými se pracovalo, byly na atrapy namalovány pomocí akrylátových barev (Milan, 2011).

Celkem jsem analyzovala 29 pokusů s atrapou holuba, 9 pokusů s atrapou nemodifikovaného krahujce, 20 pokusů s atrapou krahujce zbarveného fialovo-bílou šachovnicí, 14 pokusů s atrapou krahujce zbarveného jako aviceda a 14 pokusů s atrapou zbarvenou jako sýkora koňadra.

2.3 Popis pokusu

Každý experiment byl rozdělen do dvou částí. Nejprve byli ptáci sledováni v 10-ti minutové kontrole bez atrapy. Po těchto 10 minutách následoval vlastní klecový pokus, při kterém již byli testovaní ptáci vystaveni jedné z atrap. Celý průběh pokusu byl zaznamenáván na kameru a trval 10 minut.

Sýkory koňadry byly vždy před vlastním pokusem vyhladovělé. Při vlastním pokusu s umístěnou atrapou naopak dostaly potravu (semínka slunečnice) do blízkosti atrapy, to je mělo motivovat k přiblížení k potravě/atrapě.

2.4 Analýza hlasů

K analýze varovných hlasů byly použity kamerové záznamy, z nichž bylo možno pomocí počítačového programu GoldWave (GoldWave Inc.) získat zvukovou stopu ve formátu wav. Po upravení zvukové stopy byly všechny zvuky vydávané během kontrol a pokusů vystříhány a separátně uloženy, pro každý jednotlivý zpěv byl specifikován typ pokusu, v němž byl zaznamenán (typ atrapy) a jedinec ptáka, který jej vydal. Takto připravené zpěvy byly dále analyzovány v programu Avisoft SASLab Pro (Avisoft Bioacoustics).

V programu Avisoft byly jednotlivé zpěvy ořezány pomocí zobrazeného spektrogramu, který vždy označoval začátek a konec daného zvuku. Na takto připravených zvucích bylo realizováno automatické měření nastavených parametrů. Pro analýzu zvuků bylo využito těchto parametrů: celková délka trvání, maximální a minimální frekvence, peaková frekvence, dominantní frekvence a harmonická struktura.

2.5 Definování typů zvuků

Pro definování jednotlivých typů zvuků, které ptáci během experimentů vydávali, byla provedena shluková analýza v programu Statistica 12 (StatSoft, Inc. 1984-2013). Jejím výsledkem byl hierarchický dendrogram. V něm byly arbitrárně určeny předpokládané typy zvuků. Jejich platnost byla posléze otestována vizualizací všech zvuků pomocí Principal Component Analysis (PCA) a ordinačního diagramu v programu CANOCO 5 (Microcomputer Power, 1987-2011). Platnost typů zvuků definovaných pomocí PCA analýzy byly zpětně otestovány diskriminační analýzou (v programu Statistica 12).

2.6 Měření meristických parametrů tzv. churring calls

Na základě výzkumu Templetona & kol. (2005) jsem se rozhodla provést také měření počtů a rychlosti předvedení jednotlivých slabik v „churring calls“ které by měly být hlavní odpovědí na predátora a tyto parametry by měly kódovat nebezpečí představované jednotlivými atrapami.

2.7 Statistické zpracování dat

Variabilita použitých dat (počet zvuků jednotlivých typů použitých během experimentu) byla prokazatelně odlišná od normální distribuce (Kolmogorov-Smirnov test, $\chi^2 = 11,211$, $p \ll 0.001$). Proto byla provedena arcsinová transformace, po které se již data průkazně nelišila od normální distribuce (Kolmogorov-Smirnov test, $\chi^2 = 0,356$, $p = 0.216$). Zhodnocení vlivu jednotlivých typů atrap na použití vokalizace jako takové i jednotlivých typů zvuků byla provedena pomocí smíšeného lineárního modelu (LMM) v programu R for windows 2.14.1 (the R foundation for statistical computing 2011). Vysvětlujícími proměnnými byla atrapa, nabývající šesti možných hodnot (holub, krahujec, aviceda, kostkovaný vzor, sýkora a kontrola) a interakce proměnných atrapa a typ zvuku. Smíšený model byl použit, protože kontrolní pokusy nebyly prováděny na zvláštní sadě ptáků, ale vždy na stejném ptákovi, na kterém byl posléze proveden experiment některou z atrap. Každému ptákovi tedy v tabulce dat náležely dvě replikace. Proto byla identita ptáka zahrnuta do modelu jako náhodný faktor, jehož efekt je předpokládán významný, nicméně nás nezajímá. Pro porovnání jednotlivých modelů byl

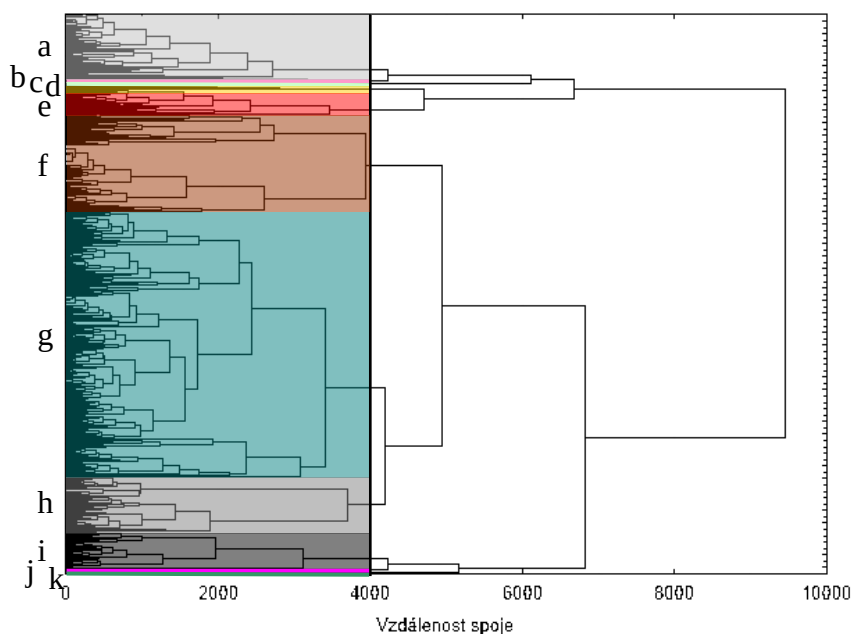
použit Likelihood ratio test (Chi-kvadrát). Pro porovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných byl použit Tukeyho HSD post hoc test.

V analýze počtu a rychlosti churring calls odpovídaly oba typy dat svou variabilitou normálnímu rozdělení (počet slabik: Kolmogorov-Smirnov test, $\chi^2 = 0,895$, $p = 0.125$, rychlost slabik: Kolmogorov-Smirnov test, $\chi^2 = 0,128$, $p = 0.568$). Zhodnocení vlivu jednotlivých typů atrap na tyto proměnné bylo provedeno také pomocí smíšeného lineárního modelu s jedinou vysvětlující proměnou – atrapa. Identita ptáka byla zahrnuta do modelu jako náhodný faktor. Pro porovnání jednotlivých modelů byl použit Likelihood ratio test (Chi-kvadrát). Pro porovnání jednotlivých hladin kategoriálních proměnných byl použit Tukeyho HSD post hoc test

3 Výsledky

3.1 Shluková analýza

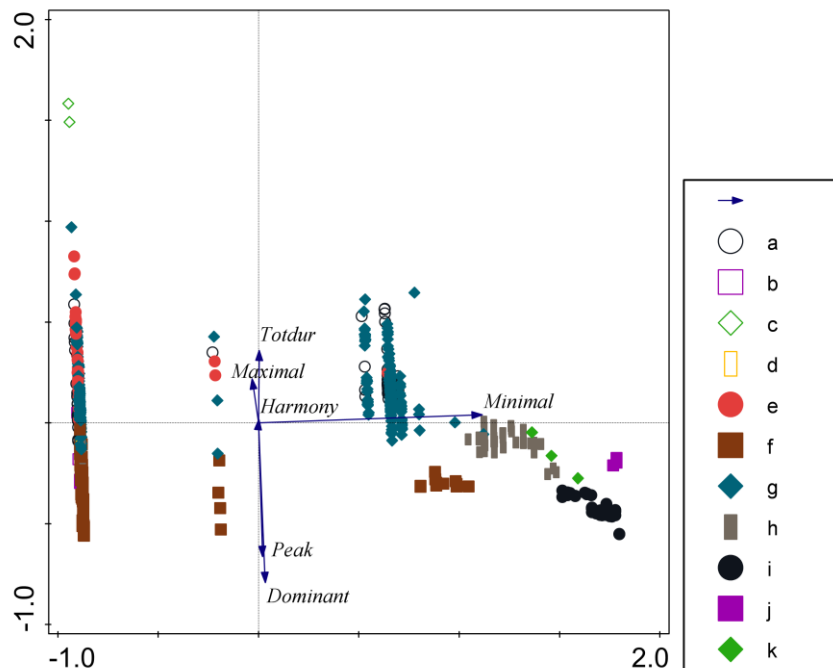
Výsledky shlukové analýzy, pomocí nichž bylo arbitrárně určeno 11 typů zvuků (a-k) jsou na obrázku 7. Jednotlivé typy zvuků byly určeny ve vzdálenosti spoje 4000.



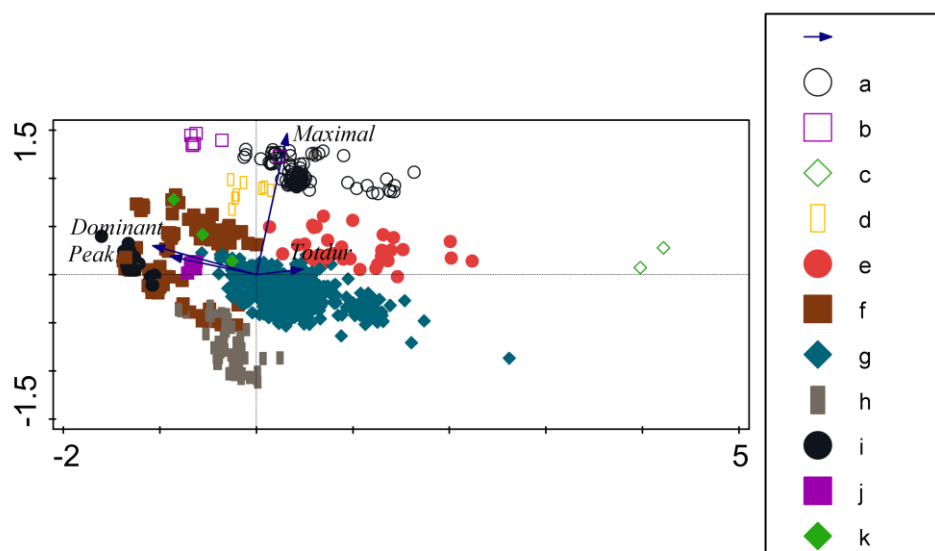
Obr.7.: Dendrogram shlukové analýzy.

3.2 PCA

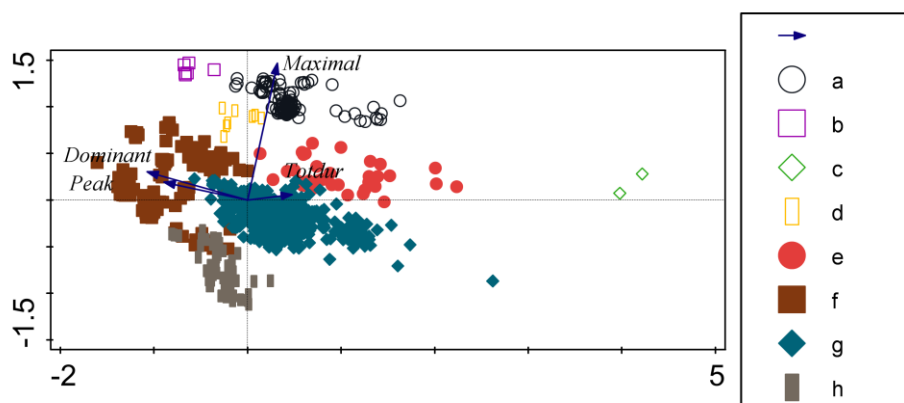
Ordinační diagram (Obr.8) byl vytvořen na základě všech šesti měřených proměnných, data byla dále rozlišena podle 11 typů zvuků, které definovala shluková analýza. Z výsledků této analýzy bylo zřejmé, že proměnná harmonická struktura ovlivňuje variabilitu zpěvů pouze minimálně a proměnná minimální frekvence byla programem Avisoft měřena příliš kategoriálně a v analýze tedy vytvářela shluky, které neměly biologický význam. Obě tyto proměnné byly tedy z analýzy vyjmuty a byl vytvořen nový ordinační diagram pouze na základě proměnných peaková, dominantní a maximální frekvence a délka trvání. V této analýze již byly zřejmé, dobře definované shluky (Obr.9). Nicméně typy zvuků i, j a k lze na základě této analýzy spojit se zvukem typu f. Kromě toho jeden zvuk typu b a jeden zvuk typu h byly zhodnoceny jako typ a. Celkem tedy do následujících analýz vstupovalo osm typů zvuků (a-h, Obr. 10).



Obr.8.: Ordinační diagram pro 11 typů zvuků.



Obr.9.: Ordinační diagram pro 11 typů zvuků, odstraněna minimální frekvence a harmonická struktura.



Obr. 10.: Ordinační diagram pro 8 typů zvuků.

3.3 Diskriminační analýza

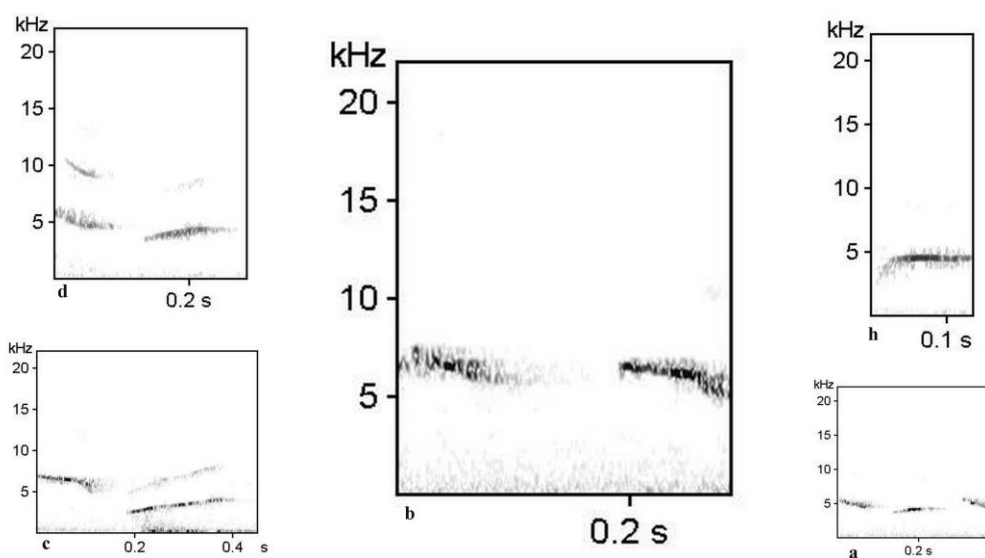
Pomocí diskriminační analýzy byla prokázána platnost 8 typů zvuků, které byly určeny z 880 zaznamenaných zvuků pomocí analýzy PCA (Wilkinson lambda = 0.3259750, $F(28,3138) = 40.87$, $p < 0,001$). V tabulce I. jsou výsledky diskriminační analýzy (hodnoty F testu v levé dolní části a p hodnoty v pravé horní části tabulky) pro všech 8 typů zvuků.

Tab. I.: Výsledky diskriminační analýzy. F hodnoty v levé spodní části tabulky, p hodnoty v pravé horní části tabulky.

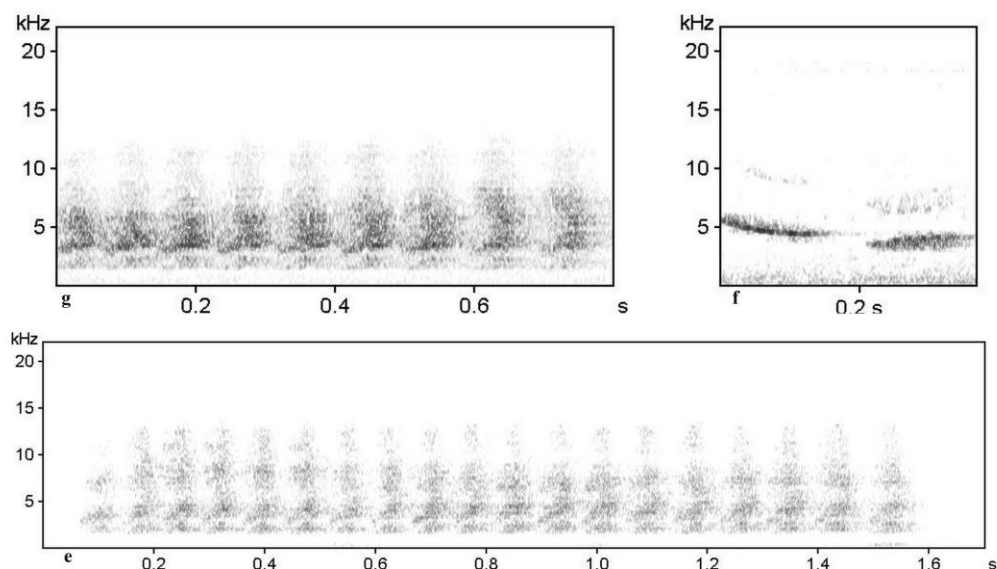
	a	g	e	f	h	d	b	c
a		0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000003	0,000000	0,000007
g	210,2566		0,000000	0,000000	0,000001	0,000000	0,000001	0,005555
e	58,0113	9,0487		0,000000	0,000000	0,000000	0,000003	0,007023
f	169,9293	90,2917	36,37009		0,000000	0,004241	0,005386	0,008496
h	111,4222	8,6871	14,54676	16,5350		0,000239	0,000165	0,026967
d	7,9307	9,6546	10,18750	3,8374	5,4649		0,016554	0,014079
b	9,7161	8,6903	7,80723	3,3367	5,6733	2,62621		0,039366
c	7,4195	2,3176	3,54628	2,3421	2,2965	2,73205	2,024305	

3.4 Popis jednotlivých typů zvuků

Hodnoty měřených parametrů všech definovaných typů zvuků jsou uvedeny v příloze. Sonogramy jednotlivých typů zvuků jsou na obrázku 11 a 12.



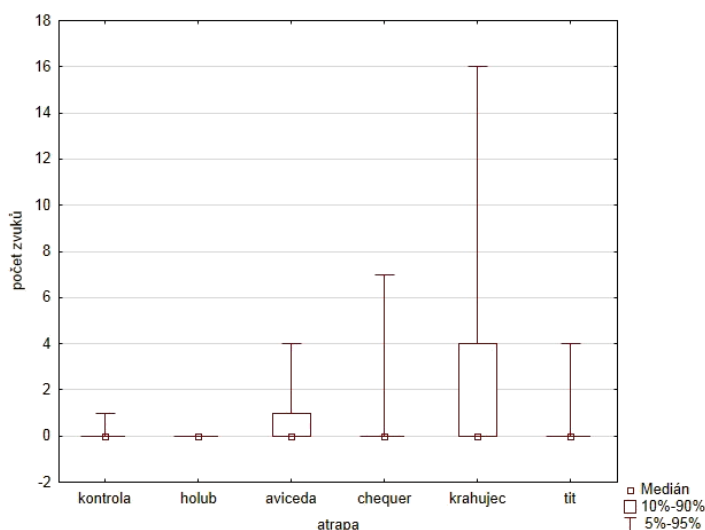
Obr.11.: Sonogramy typů zvuků a, b, c, d, h.



Obr.12.: Sonogramy typů zvuků e, f, g.

3.5 Vliv atrapy na počty zvuků

Počet všech vydávaných zvuků byl průkazně ovlivněn tím, jaká atrapa byla prezentována ($\chi^2=18.282$ $df=5$, $p=0.003$). Ptáci vydávali nejvíce zvuků v přítomnosti atrapy krahujce (Obr. 13). Tento počet byl průkazně vyšší než počet zvuků vydávaných v přítomnosti atrapy holuba (Tukey HSD post hoc test, $z=4.164$, $p < 0.001$), či prázdné kontroly (Tukey, $z=4.017$, $p < 0.001$).

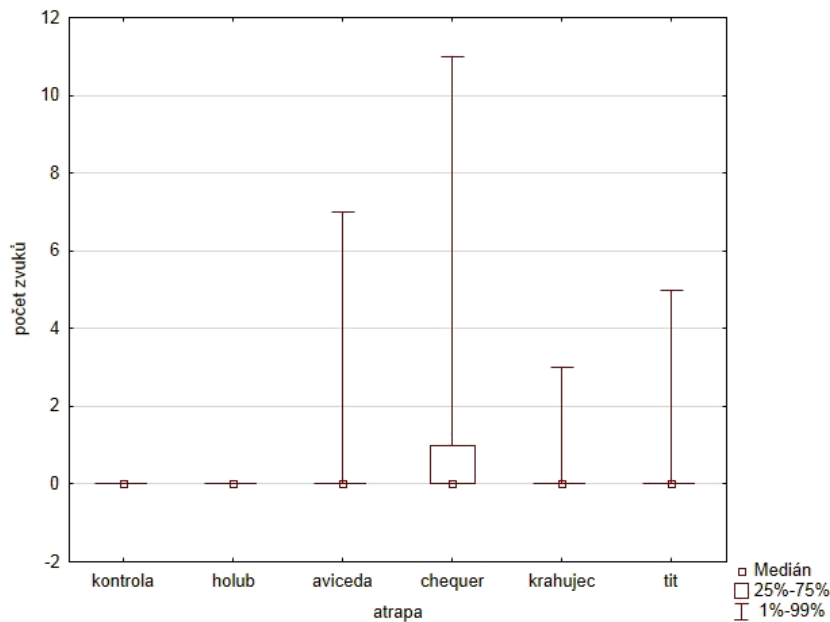


Obr.13.: Počet všech zvuků v závislosti na atrapě.

Statisticky podpořený vliv atrapy závisí ale také na tom, jaké zvuky byly během exponování atrapy vydávány (vliv interakce atrapa*typ zvuku: $\chi^2=130.98$, $df=47$, $p < 0.001$). Vliv atrapy byl průkazný pouze v případě zvuků typu e, g, h.

Typ zvuku e

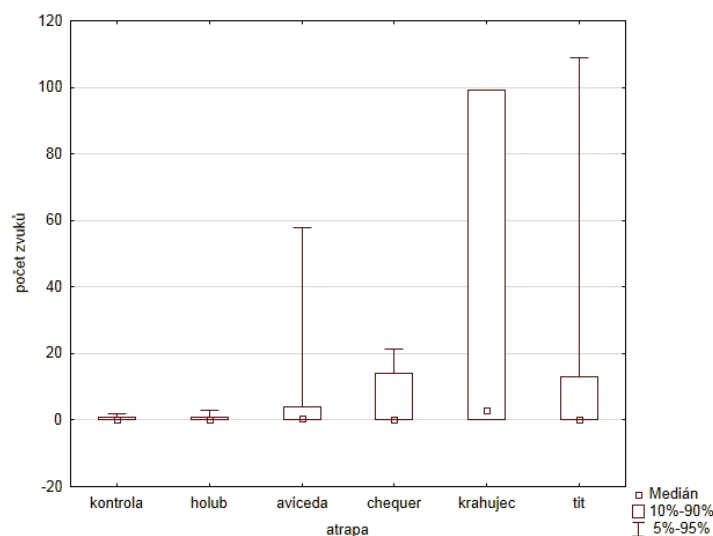
Bylo statisticky dokázáno, že atrapa nejvíce ovlivnila jeho výskyt během pokusů ($\chi^2=8.4081$, $df=5$, $p=0.135$). Zvuk se nejčastěji objevoval u kostkované (chequer) atrapy krahujce (Obr. 14). Četnost jeho použití se částečně liší od atrapy holuba (Tukey, $z= 2.815$, $p= 0.051$) a výrazně se liší od kontroly (Tukey, $z= -3.296$, $p= 0.002$).



Obr.14.: Počet vydaných zvuků typu e.

Typ zvuku g

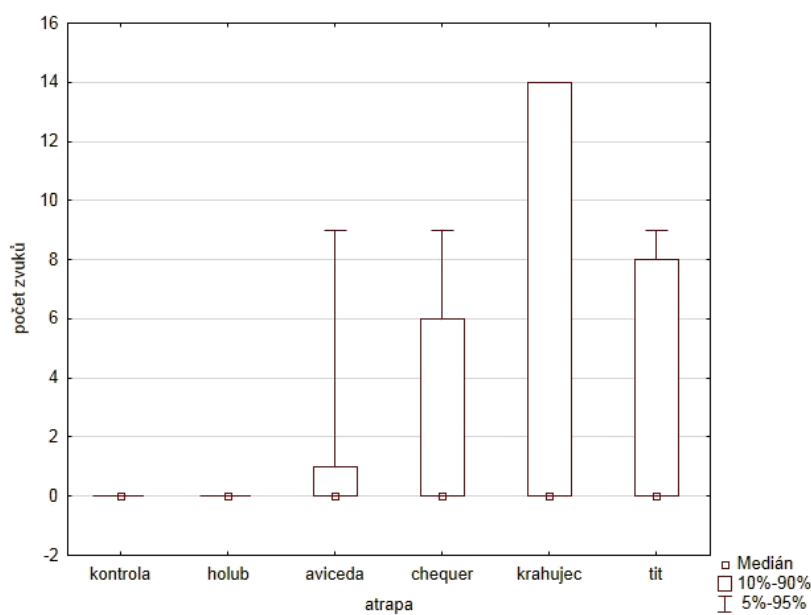
Přítomnost atrapy ovlivnila výskyt tohoto typu zvuku ($\chi^2=15.087$, $df=5$, $p=0.010$; Obr. 15). Počet zvuků tohoto typu vydávaný při prezentaci krahujce se částečně lišil od pokusů s atrapou holuba (Tukey HSD post hoc test, $z=2.773$, $p= 0.057$) a výrazně se lišil od kontroly (Tukey HSD post hoc test, $z=2.980$, $p=0.032$).



Obr.15.: Počet vydaných zvuků typu g.

Typ zvuku h

Zvuk byl zaznamenán v přítomnosti všech atrap (Obr. 16), naopak se vůbec neobjevil v prázdné kontrole. Typ prezentované atrapy průkazně ovlivňoval počet použitých zvuků typu h ($\chi^2 = 18.54$, $df=5$, $p=0.002$). Velké rozdíly byly zjištěny mezi pokusy s atrapou krahujce a holuba (Tukey HSD post hoc test, $z = 3.231$, $p=0.014$) a krahujce a kontroly (Tukey HSD post hoc test, $z=3.318$, $p=0.011$).

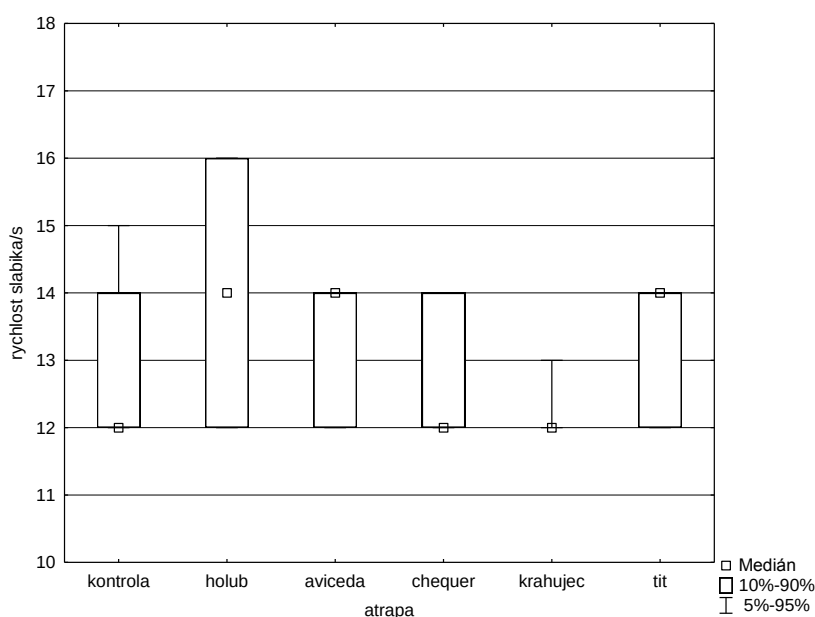


Obr.16.: Počet vydaných zvuků typu h.

3.6 Vliv typu atrapy na meristické znaky churring calls

3.6.1 Rychlost vydávaných churring calls

Rychlost vydávání „churring calls“ byla průkazně ovlivněna typem přítomné atrapy ($\chi^2=175.67$, $df=5$, $p<<0.001$; Obr. 17). Nicméně, výsledky Tukeyho testu bylo potvrzeno, že v přítomnosti atrapy krahujce jsou vydávány „churring calls“ stejně rychle jako při prázdné kontrole ($z=-1.525$, $p=0.650$). Naopak v přítomnosti atrapy holuba je rychlost těchto zvuků mnohem vyšší než při kontrole ($z=-3.642$, $p=0.003$). Efekt atrapy tedy je způsoben rozdíly, bez zjevného biologického významu.



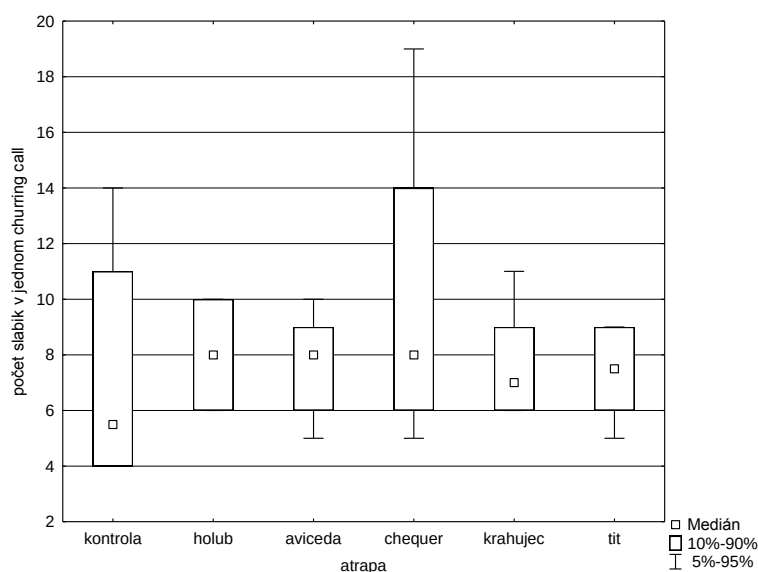
Obr.17.: Rychlost slabik vydaných v „churring calls.“

3.6.2 Počet slabik v churring calls

Počet slabik ve vydaných „churring calls“ během pokusu je průkazně ovlivněn přítomností různých druhů atrap ($\chi^2=41.583$, $df=5$, $p<<0.001$; Obr 18). V přítomnosti všech typů atrap je vydáváno více slabik „čé,“ než při prázdné kontrole (Tab. II). V přítomnosti atrapy šachovnicově zbarveného krahujce (chequer) sýkory koňadry vydávají nejvíce slabik „čé.“ Počet slabik je průkazně vyšší, než při expozici atrapy krahujce a sýkory (tit).

Tab. II.: Výsledky porovnání počtů slabik „čé“ v churring calls použitých v přítomnosti jednotlivých atrap. Tukey HSD post hoc test, z hodnoty v levé spodní části tabulky, p hodnoty v pravé horní části tabulky. Průkazné rozdíly jsou vyznačeny tučně.

	kontrola	holub	aviceda	chequer	krahujec	tit
kontrola		0,006	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,002
holub	-2,739		0,989	0,959	0,930	0,856
aviceda	-4,624	0,613		0,114	0,972	0,820
chequer	5,952	0,823	2,491		0,018	0,007
krahujec	4,247	-0,940	-0,752	3,141		0,996
tit	3,727	-1,132	-1,205	3,440	-0,499	



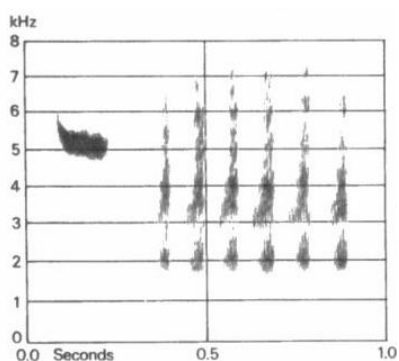
Obr.18.: Počet slabik „čé“ v churring calls vydaných během prezentace jednotlivých atrap.

4 Diskuze

4.1 Typy zvuků

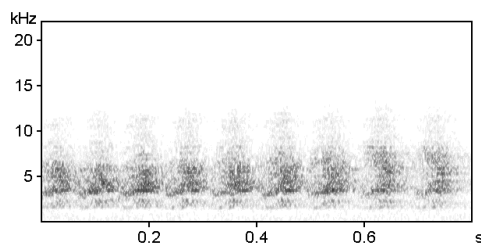
Typy zvuků určené pomocí PCA analýzy, jsem porovnávala s dostupnou literaturou. Jisté shody mezi mnou určenými zvuky byly nalezeny v práci Crampa & kol. (1993), která popisuje repertoár zvuků vydávaných sýkorou koňadrou. V jeho práci je uveden sonogram (Obr. 19), který je možné identifikovat s typem zvuku e nebo g zjištěných v mé práci (Obr. 20). Varovné zvuky z obou sonogramů mají shodné parametry (frekvenci, délku trvání, složení slabik). Nemají stoupající ani klesající frekvence. Tyto zvuky lze považovat za varovné „čéčéčé“ neboli churring calls. Jiné hodnoty

frekvenčního rozsahu mohou být způsobeny zkreslením frekvencí díky špatným nahrávkám (pořízeným mikrofonom kamery). Typy zvuků (a, b, c) je možné považovat za formy zpěvu. Je to patrné i z jejich sonogramů. Skládají se ze dvou či více různých slabik a mají vyšší hodnoty harmonické struktury než ostatní typy zvuků. Zvuk typu d, který byl charakteristický pro své pípání, lze pokládat za zvuk tzv. potkávací. Ten je sýkorami koňadrami vydáván pouze v případě, kdy potkají ptáka, kterého nepovažují za predátora. Tyto typy zvuků mohou nést znaky sociálního chování.



zdroj: Cramp, 1993.

Obr.19.: Sonogram varovného zvuku.



Obr.20.: Sonogram zvuku typu g.

4.2 Použití typů zvuků v antipredačním chování

Z již zmíněných osmi typů zvuků jich velká část byla využívána vzácně a náhodně. Celkový počet zvuků všech typů vydávaných sýkorami koňadrami při klecových pokusech byl ovlivněn přítomností atrapy. Nejvíce však přítomností atrapy bylo ovlivněno použití zvuků typů e, g a h. Přičemž typ zvuku e se nejvíce objevoval u kostkované formy krahujce (chequer), zatímco zvuky g a h se nejvíce vyskytovali v přítomnosti atrapy krahujce (všechny vždy častěji než v kontrole). Zvuky typu e a g lze identifikovat jako tzv. churring calls, což jsou zvuky používané sýkorami nejčastěji (Templeton & kol., 2005). Z mých výsledků vyplývá, že existují dva typy těchto zvuků, jeden je opravdu používán

v přítomnosti sedícího predátora (není přímé ohrožení), ale druhý spíše odráží rozpaky z konfrontace s naprosto neznámou atrapou (kostkovaný krahujec). U typu zvuku h, který se nejčastěji objevoval při expozici atrapy krahujce, se tedy také můžeme domnívat, že nese určitou varovnou informaci, nicméně nelze jej bezpečně identifikovat s žádným zvukem, o kterém je známo, že by jej sýkory vydávaly v přítomnosti predátora.

Při expozici atrapy krahujce během pokusů bylo ptáky vydáno nejvíce zvuků všech typů. Největší podíl vydaných zvuků při expozici krahujce byly zvuky signalizující přítomnost dravce. Zvuky byly adresovány sedícímu dravci, z něhož pokusní ptáci nepocítovali velkou hrozbu. Sýkory koňadry vydávanými zvuky dávali najevo, že o přítomnosti atrapy krahujce vědí. Vzhledem k tomu, že sýkora koňadra byla v pokusné kleci sama, neměla tudíž koho varovat, nevydávala varovné ostré „seet.“ Navíc, varovné „seet“ je sýkorami koňadrami vydáváno pouze na letícího krahujce. V pokusech byla využita atrapa sedícího krahujce, proto neměly sýkory koňadry potřebu použít tento typ zvuku.

Templeton & kol. (2005) uvedli ve studii zaměřené na sýkory černohlavé, že při větším nebezpečí vydávají více varovných slabik „chick-a-dee.“ Počet vydaných „chick-a-dee“ v jejich pokusech byl závislý na velikosti prezentované atrapy. Čím menší byla prezentovaná atrapa, tím více bylo vydaných slabik „chick-a-dee“ během pokusu. Sýkory koňadry naopak vydávaly nejvíce slabik v churring calls v přítomnosti atrapy šachovnicově zbarveného krahujce (chequer). Jejich počet byl o mnoho vyšší než při expozici atrapy krahujce a sýkory (tit). Celkově bylo vydáváno více slabik „če“ v přítomnosti jakéhokoliv typu atrapy, než při prázdné kontrole. Zdá se tedy, že počet těchto slabik odráží spíše celkové rozrušení ptáka (rozpaky z neznámého) než přímo reakci na predátora. Templeton & kol. (2005) také porovnávali rychlost a charakteristiku vydávaných „chick-a-dee.“ Zjistili, že velikost prezentované atrapy výrazně ovlivňuje trvání slabiky „dee“ a také interval mezi slabikami „chick“ a „dee“. U atrapy menšího predátora byl interval mezi těmito slabikami mnohem kratší, než v přítomnosti větší atrapy. U sýkor koňader byla největší rychlost churring calls (a tedy nejkratší vzdálenosti mezi jednotlivými slabikami) naměřena v přítomnosti atrapy holuba. Tato rychlost byla vyšší než u všech ostatních typů atrap. Navíc, byla rychlost vydaných churring calls shodná v přítomnosti atrapy

krahujce a prázdné kontroly. Lze se tedy domnívat, že rychlost slabik v churring calls nijak nesouvisí s typem nebo reálností predátora. To, že byly churring calls zaznamenány i v průběhu prázdných kontrol, může signalizovat, že jsou vzrušeny z nového prostředí. Tyto churring calls ovšem mají menší počet slabik.

Zvuky představující reakci na predátora (g, h) nebyly zaznamenány u žádných dalších atrap kromě krahujce častěji než v kontrole. Lze se domnívat, že ostatní druhy atrap nebyly sýkorami koňadrami považovány za nebezpečného krahujce. To potvrdily i studie prováděné Milanem (2011) a Tůmovou (2011), které studovaly aktivity sýkor koňader u již zmíněných druhů atrap. Během pokusů pozorovali rozdílné chování v přítomnosti různých atrap. Nejvíce se chování sýkor koňader lišilo v přítomnosti atrapy krahujce. Tůmová (2011) pozorovala na sýkorách v pokusech s exponovanou atrapou krahujce největší známky stresu. Sýkory koňadry v kleci seděly spíše v zadní části a nepřibližovaly se k atrapě a nevydávaly téměř žádné varovné typy zvuků. Naopak pruhovaného krahujce (aviceda) nepovažují sýkory koňadry za nebezpečného. Během pokusů byly aktivnější a pohybovaly se po celé pokusné kleci, přijímaly i potravu. Milan (2011) zjistil, že sýkory koňadry na atrapu zbarvenou jako sýkora (tit) nejevily žádné známky stresu, volně se pohybovaly po kleci a ochotně přijímaly potravu. Na kostkovanou formu atrapy krahujce (chequer) také nereagovaly stresově. Tuto atrapu považovaly za zcela bezpečnou.

Ze zjištěných reakcí na různé typy atrap lze usoudit, že je-li zbarvení atrapy významně pozměněno, není ho schopna sýkora koňadra rozpoznat jako krahujce a to i přes to, že je stále vybaven typickým okem, zobákem a pařáty. Tudíž na tyto atrapy nereaguje výstražným varováním. Pokud není atrapa rozpoznána jako krahujec, sýkory koňadry vydávají obdobné typy zvuků, jako při prázdných kontrolách, kdy v kleci nebyla přítomna žádná z již uvedených atrap. Vzhledem k tomu, že sýkory koňadry nerozlišují mezi zbarvením atrapy kostkovaného krahujce (chequer), krahujce zbarveného jako sýkora (tit) a krahujcem výstražně zbarveným (aviceda) lze usoudit, že žádné z těchto zbarvení u sýkor koňader nevyvolává žádné projevy sociálního vokalizace. Sýkory koňadry takto zbarvené typy atrap nepovažují za nebezpečné. Lze tedy

shrnout, že zbarvení predátora má velký vliv na jeho bezpečné rozpoznání, dokonce silnější než pouhá přítomnost charakteristických znaků dravých ptáků.

5 Závěr

1. Sýkory v experimentech vydávaly poměrně bohatý repertoár dobře definovatelných zvuků.
2. Sýkory koňadry nejvíce vokalizují v přítomnosti atrapy nemodifikovaného krahujce.
3. Vydávají v jeho přítomnosti především varovné „čéčéčé“, které je možno homologizovat s tzv. churring calls.
4. Nicméně jeden typ „churring calls“ je nejčastěji vydáván v přítomnosti abstraktně zbarvené atrapy a je tedy spíše měřítkem rozpaků než antipredačního chování.
5. Kromě „churring calls“ byl zaznamenán ještě jeden zvuk, který nese antipredační význam, nicméně nebylo možno ho bezpečně homologizovat s žádným doposud známým hlasem sýkory koňadry.
6. Ostré „seet“ nebylo zaznamenáno, pravděpodobně kvůli nepřítomnosti jiné odposlouchávající sýkory.
7. Rychlost slabik v „churring calls“ není ovlivněna typem atrapy.
8. Počet slabik v churring calls se zvyšuje s mírou rozpaků, nejvyšší u abstraktně zbarvené atrapy.
9. Všechny atrapy kromě nemodifikovaného krahujce sýkory nepovažují za krahujce.
10. Zbarvení je tedy významnějším prvkem při rozpoznávání predátora než přítomnost dravčích znaků.

6 Bibliografie

- Alatalo, R. V., & Helle, P. (1990). Alarm calling by individual willow tits, *Parus montanus*. *Animal behaviour*(13), 437-442.
- Ash, J. (1970). Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *British Birds*(63), 185-205, 225-239.
- Baker, M., & Becker, A. (2002). Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of. *The Wilson Bulletin*(114), 510-516.
- Baker, M., & kol. (1986). Sexual-responses of female great tits to variation in size of males' song repertoires. *American Naturalist*(128), 491-498.
- Baker, R. R., & Paker, G. (1979). The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*(287), 63-130.
- Bayly, K., & Evans, C. (2003). Dynamic changes in alarm call structure: a strategy for reducing. *Behaviour*(140), 353-369.
- Bhatt, R. S., Wasserman, E., Reynolds, W., & Knauss, K. (1988). Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from four classes of natural and artificial stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior*(14), 219-234.
- Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: The university of Chicago press.
- Catchpole, C., & Slater, P. (2008). *Bird song: biological themes and variations*. New York: Cambridge university press.
- Chandler, C. R., & Rose, R. (1988). Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behaviour. *Journal of Field Ornithology*(59), 269-277.
- Charnov, E. L., & Krebs, J. (1975). The evolution of alarm calls: Altruism or manipulation? *Am Nat*(109), 107-112.
- Cott, H. B. (1940). *Adaptive coloration in animals*. London: Metheun&Co.
- Cramp, S., & Perrins, C. (1993). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Afrika: the birds of the Western Palearctic* (Sv. 7). London: Oxford university press.

- Curio, E. (1975). The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal behaviour*(23), 1-115.
- Curio, E. (1978). The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and. *Zeitschrift für Tierpsychologie*(69), 3-18.
- Curio, E., Klump, G., & Regelman, K. (2012). An anti-predator response in the great tit (*Parus major*): Is it tuned to predator risk? *Oecologia*(60), 83-88.
- Davies, N. B., & Welbergen, J. (2008). Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of royal society B*(213), 1817-1822.
- Delius, J. D., Jitsumori, M., & Siemann, M. (2000). *Stimulus equivalencies through*. Cambridge: MIT Press.
- Endler, J. A. (1993). The colour of light in forests and its implications. *Ecological monographs*(63), 1-27.
- Endler, J. A., & Mielke, J. (2005). Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological journal of the Linnean society*(86), 405-431.
- Evans, C. S., Evans, L., & Marler, P. (1993). On the meaning of alarm calls: Functional reference in an avian vocal system. *Animal behaviour*(46), 23-48.
- Evans, E., & Bazley, E. (1956). The absorption of sound in air at audio frequencies. *Acustica*(6), 238-245.
- Ficken, M. S., & Popp, J. (2013). A comparative analysis of passerine mobbing calls. *The Auk*(113), 370-380.
- Ficken, M., Ficken, R., & Witkin, S. (1978). Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk*(95), 34-48.
- Ficken, M., Hailman, E., & Hailman, J. (1994). The chick-a-dee call system of the Mexican. *Condor*(96), 70-82.
- Fitch, W. (2009). Animal behaviour: Birdsong normalized by culture. *Nature*(459), 519-520.
- Forsman, J. T., & Herrstrom, J. (2004). Asymmetry in size, shape, and color impairs the protective value of conspicuous color patterns. *Behavioral ecology*(15), 141-147.
- Gaddis, P. (1980). Mixed flocks, accipiters and antipredator behavior. *Condor*(82), 348-349.

- Gompertz, T. (1961). The vocabulary of great tit (*Parus major*). *British Birds*, 54, 369-418.
- Gotmark, F. (1992). Anti-predator effect of conspicuous plumage in a male bird. *Animal behaviour*(44), 51-55.
- Grant, P. R. (1965). Plumage and the evolution of birds on islands. *Systematic zoology*(14), 47-52.
- Haftorn, S. (2000). Contexts and possible functions of alarm calling in the willow tit, *Parus montanus*, the principle of "better safe than sorry". *Behaviour*(67), 437-449.
- Harrap, S., & Quinn, D. (1996). *Tits, Nuthatches and Treecreepers*. London: A and C Black.
- Harris, C. M. (1966). Absorption of sound in air versus humidity and temperature. *The journal of the acoustical society of America*(40), 148-159.
- Herrstein, J. R., Loveland, D., & Cable, C. (1976). Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 2, 285-311.
- Hough, G., Nelson, D., & Volman, S. (2000). Re-expression of songs deleted during vocal development in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*. *Animal behaviour*(60), 279-287.
- Johnson, F., McNaughton, E., Shelley, C., & Blumstein, D. (2003). Mechanisms of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology*(51), 577-585.
- Johnson, M. H., & Morton, J. (1991). *Biology and cognitive development*. Cambridge: Blackwell.
- Klump, G., & Shalter, M. (1984). Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 189-226.
- Klump, G., Kretschmar, E., & Curio, E. (1986). The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behavioral ecology and sociobiology*(18), 317-323.
- Kraus, A., & Litzenberger, R. (1973). A State-Preference Model of Optimal Financial Leverage. *Journal of Finance*, 911-922.

- Krebs, J. R. (1979). Bird colour. *Nature*(282), 14-16.
- Krebs, J., Ashcroft, R., & Vanorsdol, K. (1981). Song matching in the great tit *Parus major*. *Animal behaviour*(29), 918-923.
- Krebs, J., Ashcroft, R., & Webber, M. (1978). Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature*(217), 539-542.
- Larom, D., Garstang, M., Payne, K., Raspet, R., & Lindeque, M. (1997). The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. *The journal of experimental biology*(200), 421-431.
- Lazareva, O. F., Freiburger, K., & Wasserman, E. (2004). Pigeons concurrently categorize photographs at both basic and superordinate levels. *sychonomic Bulletin & Review*(11), 1111–1117.
- Leavesley, A., & Magrath, R. (2005). Communicating about danger: urgency alarm calling in. *Animal behaviour*(70), 365–373.
- Lima, S. L., & Dill, L. (1990). Behavioural decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Can J Zool*(68), 619-640.
- Lind, J., Jongren, F., & Nilsson, J. (2005). Information, predation risk and foraging decisions. *Ornis Fennica*(82), 89-96.
- Lyon, B. E., & Montgomerie, R. (1985). Conspicuous plumage of birds: Sexual selection or unprofitable prey? *Animal behaviour*(33), 1038-1040.
- Marler, P. (1956). The voice of the chaffinch and its function as a language. *Ibis*(98), 231-261.
- Marler, P. (1955). Characteristics of some animals calls. *Nature*(176), 6-8.
- Marler, P. (1982). Avian and primate communication: The problem of natural categories. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*(6), 87-94.
- Marler, P., & Hamilton, W. (1966). *Mechanisms of animal behaviour*. New York: John Wiley and sons.
- Marler, P., & Nelson, D. (1993). Action-based learning: a new form of developmental plasticity in bird song. *Netherlands journal of zoology*(43), 91-103.
- Marler, P., & Peters, S. (1982). Developmental overproduction and selective attrition: new processes in the epigenesis of birdsong. *Developmental psychobiology*(15), 369-378.

- Marler, P., & Slabbekoorn, H. (2004). *Nature's music: the science of birdsong*. San Diego: Academic Press.
- Mathevon, N., Aubin, T., & Brémon, J. (1997). Propagation of bird acoustic signals: Comparative study of starling and blackbird distress calls. *Life science*(320), 869-876.
- McGregor, P., & Avery, M. I. (1986). The unsung songs of great tits (*Parus major*): learning neighbours' songs for discrimination. *Behavioral ecology and sociobiology*(18), 311-316.
- McGregor, P., & Krebs, J. (1981). Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *American Naturalist*(118), 149-159.
- McGregor, P., & Krebs, J. (1989). Song learning in adult great tit (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour*(108), 139-159.
- Michelsen, A. (1983). *Biophysical basis of sound communication*. London: Academic press.
- Milan, L. (2011). *Diplomová práce: Vliv barevných vzorů na kategorizaci predátora u sýkory koňadry (Parus major)*. České Budějovice: Jihočeská univerzita, přírodovědecká fakulta.
- Negro, J. (2008). Two aberrant serpent-eagles may be visual mimics of bird-eating raptors. *Ibis*(150), 307-314.
- Negro, J., Bortolotti, G., & Sarasola, J. (2007). Deceptive plumage signals in birds: manipulation of predators or prey? *Biological Journal of the Linnean Society*(90), 467-477.
- Nelson, D. (2000). Song overproduction, selective attrition and song dialects in the white-crowned sparrow. *Animal behaviour*(60), 887-898.
- Orians, G. H., & Christman, G. (1968). A comparative study of the behaviour of red-winged, tricolored, and yellow-headed blackbirds. *University of California publication in zoology*(84), 1-84.
- Owings, D. H., & Hennessy, D. (1984). The importance of variation in scuirid visual and vocal communication. *The biology of ground-dwelling squirrels*, 169-200.
- Owings, D. H., & Leger, D. (1980). Chatter vocalization of California ground squirrels: Predator and social role specificity. *Zeitschrift für Tierpsychologie*(54), 163-184.

- Pearce, J. M. (1989). The acquisition of an artificial category by pigeons. *Quarterly journal of experimental psychology*(41B), 381–406.
- Perrone, M. (1980). Factors affecting the incidence of distress calls in passerine. *Wilson bulletin*(92), 404-408.
- Posner, M. I., & Keele, S. W. (1968). On the genesis of abstract ideas. *Journal of experimental psychology*(77), 353-363.
- Proctor, J., Broom, M., & Ruxton, G. (2001). Modelling antipredator vigilance and flight. *Journal of Theoretical*(211), 409-417.
- Quinn, P. C., Eimas, P., & Rosenkrantz, S. (1993). Evidence for representations of perceptually similar natural categories by 3-month-old and 4-month-old infants. *Perception*(22), 463-475.
- Richards, D., & Wiley, R. (1980). Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American naturalist*(115), 381-389.
- Rivera-Gutierrez, H. F., Pinxten, R., & Eens, M. (2010). Multiple signals for multiple messages: great tit, *Parus major*, song signals age and survival. *Animal Behaviour*(80), 451-459.
- Roper, T. J., & Cook, S. (1989). Responses of chicks to brightly coloured insect prey. *Behaviour*(110), 276-293.
- Rydén, O. (1978). The Significance of Antecedent Auditory Experiences on Later Reactions to. *Zeitschrift für Tierpsychologie*(47), 396-440.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution, and*. New York: Oxford university press.
- Slabbekkorn, H., & Peet, M. (2003). Bird sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*(424), 267.
- Smith, S. (1991). *The black-capped chickadee*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Soard, C., & Ritchison, G. (2009). ‘Chick-a-dee’ calls of Carolina chickadees convey. *Animal Behaviour*(78), 1447-1453.
- Spencer, J., Quinn, P., Johnson, M., & Karmiloff-Smith, A. (1997). Heads you win, tails you lose: evidence for young infants categorizing mammals by head and facial attributes. *Early development and parenting*(6), 113-126.

- Taylor, W. P., Balph, D. F., & Balph, M. H. (1990). The evolution of alarm calling: A cost-benefit analysis. *Animal behaviour*(39), 860-868.
- Templeton, C., Greene, E., & Davis, K. (2005). Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*(308), 1934-1937.
- Tomlinson, M. T., & Love, B. (2010). When learning to classify by relations is easier than. *Thinking & Reasoning*(16), 372-401.
- Trnka, A., & Grim, T. (2013). Color plumage polymorphism and predator mimicry in brood parasites. *Frontiers in zoology*(10), 25.
- Tůmová, P. (2011). *Klíčové znaky a prototypy ve vizuálním rozpoznávání predátorů - laboratorní experimenty se sýkorou koňadrou (Parus major)*. České Budějovice: Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích- přírodovědecká fakulta.
- Veen, I. T. (2002). Seeing is believing: information about predators influences yellowhammer behaviour. *Behavioural ecology sociobiology*(51), 466-471.
- Veselovský, Z. (2001). *Obecná ornitologie*. Praha: Academia.
- Wallace, A. R. (1889). *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. London: Macmillan.
- Wiley, R. H., & Richards, D. (1982). *Adaptations for acoustic communication in birds sound transmission and signal detection*. New York: Academic Press.
- Wiley, R., & Richards, D. (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral ecology and sociobiology*(3), 69-94.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection*. Princeton: Princeton university press.

7 Příloha

Charakteristické hodnoty měřených parametrů jednotlivých typů zvuků (a-h).

	hodnoty	a	b	c	d	e	f	g	h
délka trvání (s)	min.	0.095	0.136	0.121	0.11	0.136	0.020	0.02	0.056
	max.	1.503	0.425	0.449	0.49	1.761	0.444	2.725	0.859
peaková f (Hz)	min.	3400	6300	100	3900	1800	4300	2900	3600
	max.	5100	7700	7400	6500	5800	8000	6300	5500
dominantní f (Hz)	min.	1800	3100	3100	3300	1500	4000	400	3100
	max.	5500	6300	7400	4900	4000	8800	5500	5500
minimální f (Hz)	min.	10	100	100	100	100	100	100	100
	max.	6700	100	6300	100	1200	7200	2500	4400
maximální f (Hz)	min.	16800	18700	8700	13600	11800	6500	7000	4800
	max.	21000	20822	18900	16100	14400	13600	11000	20600
harmonická struktura	min.	9.96	10.6	11.65	12.69	16	10.46	10.21	12.28
	max.	16.28	15.49	15.38	16	16	32	16.87	16.99