

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Vnitrodruhová variabilita
ve varovných signálech systému
obecného**

Diplomová práce

Autor: Bc. Petra Caltová

Vedoucí práce: Ing. Petr Zasadil, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Irena Schneiderová

Praha 2012

Prohlášení o autorství

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Petra Zasadila Ph.D. a Mgr. Ireny Schneiderové, s použitím odborné literatury a pramenů uvedených v seznamu, který je součástí této diplomové práce.

Bc. Petra Caltová

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala Ing. Petru Zasadilovi za pomoc a práci při vedení mé diplomové práce. Dále patří mé díky Mgr. Ireně Schneiderové za pomoc s prací v terénu, odbornou konzultaci a za zapůjčení programu Avisoft a digitálního rekordéru. Velké díky patří také Ing. Jiřímu Vojarovi Ph.D. za pomoc se statistickým zpracováním dat. Za povolení k výzkumu kriticky ohroženého druhu děkuji Správě CHKO Český kras. Práce by nevznikla bez Mgr. Magdy Starcové, Zory Sládkové a Lucie Kropáčkové, kterým tímto děkuji za pomoc se sběrem dat.

Studie byla podpořena grantem IGA 2011 Fakulty životního prostředí.

Abstrakt

Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) vydává v přítomnosti predátorů a lidí varovné signály, které se nejčastěji skládají ze dvou odlišných elementů. První má téměř konstantní frekvenci, zatímco druhý je mnohem více frekvenčně modulován. Někteří jedinci mohou vydávat varovné signály skládající se pouze z jednoho elementu, přičemž chybějícím může být jak první, tak i druhý element. Tato problematika nebyla dosud podrobněji zkoumána a zůstává otázkou, zda má vynechávání jednotlivých elementů ve varovných signálech syslů nějaký funkční význam. V této studii jsme analyzovali 3704 varovných signálů od 71 dospělých jedinců (43 samic a 28 samců) a 75 dosud nepřezimovaných mláďat (34 samic a 41 samců) pocházejících ze šesti lokalit ČR. Zjišťovali jsme, zdali se užívání jednotlivých typů varovných signálů liší mezi pohlavími nebo mezi dospělci a mláďaty. Bez ohledu na pohlaví a věk, sysli vydávali nejčastěji varovný signál skládající se z obou elementů, méně často pouze první element s konstantní frekvencí a nejméně často druhý, frekvenčně modulovaný element. Většina syslů používala více typů varovných signálů.

Klíčová slova: akustická komunikace, *Spermophilus citellus*, sysel obecný, vokalizace, varovný signál

Abstract

European ground squirrel (*Spermophilus citellus*) gives in presence of a predators or a human alarm calls which consist of two different elements. The first one has almost constant frequency. Whereas the second one has higher frequency modulation. Individuals can produce alarm calls consisting of one or both elements. The missing element can be the first one as well as the second one. This issue has not been studied and there is a question: Does the omitting of individual elements in alarm call have a functional significance? In this study we analyzed 3704 alarm calls of 71 adults (43 females, 28 males) and 75 offsprings (34 females, 41 males) from 6 study areas in the Czech Republic. We investigated whether the giving of individuals types of alarm call is different between sexes or between adults and offsprings. Regardless of sex or age, ground squirrels gave most commonly the alarm call consisting from both elements. They used not so frequently the alarm call consisting of first element with constant frequency and they gave alarm call consisting of the second element least frequently. The majority of ground squirrels (63 %) used more types of alarm calls.

Keywords: acoustic communication, *Spermophilus citellus*, European ground squirrel, vocalization, alarm call

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíle práce.....	8
3	Přehled problematiky.....	9
3.1	Akustická komunikace.....	9
3.2	Varovné hlasy.....	10
3.3	Typy varovných hlasů.....	11
3.4	Predace a varovné signály.....	12
3.5	Mezidruhové varovné hlasy.....	13
3.6	Falešné varovné hlasy.....	14
3.7	Varovné hlasy čeledi veverkovití (<i>Sciuridae</i>).....	15
3.8	Varovné hlasy sysla obecného.....	16
3.9	Sociální chování sysla obecného (<i>Spermophilus citellus</i>).....	18
4	Metodika.....	19
4.1	Charakteristika zkoumaných lokalit.....	19
4.2	Metodika odchyty, nahrávání a značení.....	20
4.3	Akustická analýza.....	21
4.4	Statistická analýza.....	21
5	Výsledky.....	22
6	Diskuze.....	28
7	Závěr.....	31
8	Literatura.....	32
9	Přílohy.....	38
1	Charakteristika lokalit.....	38
4	Fotodokumentace.....	41

1 Úvod

Akustická komunikace sysla obecného (*Spermophilus citellus*) byla studována až v několika posledních letech. Tento způsob komunikace se skládá z několika druhů hlasů, přičemž jeden z nejčastěji užívaných hlasů je varovný hlas. Bylo zjištěno, že jedince sysla obecného je možné individuálně rozpoznat podle akustické struktury vydávaného varovného hlasu (Schneiderová & Policht 2010).

Varovný hlas sysla obecného se skládá ze dvou elementů. První má téměř konstantní frekvenci, zatímco druhý je více frekvenčně modulován. Jedinci mohou vydávat hlasy různých strukturálních obměn, složené jak ze dvou, tak pouze z jednoho elementu. Chybějícím může být první i druhý element (Schneiderová & Policht 2010).

Užívání jednotlivých strukturálních obměn varovných hlasů u sysla obecného nebylo doposud blíže zkoumáno. Stejně jako rozdíly v užívání těchto obměn mezi pohlavím nebo mezi dospělými jedinci a mláďaty.

Výzkum byl finančně podpořen grantem IGA FŽP ČZU v Praze. Výsledky práce byly prezentovány na konferenci Kostelecké inspirování formou prezentace (Caltová et al. 2011), konferenci Zoologické dny 2012 formou posteru (Caltová et al. 2012a), konferenci Biodiverzita formou prezentace (Caltová et al. 2012b).

2 Cíle práce

Cílem této práce bylo zhodnotit, zda lze najít nějaké rozdíly ve vydávání různých typů varovných signálů mezi dospělými samci a samicemi, přičemž jsem očekávala, že spíše samice budou mít tendence vydávat varovné signály obsahující frekvenčně modulovaný element, zatímco samci budou vydávat varovné signály složené pouze z prvního elementu.

Dalším cílem práce bylo zjistit, zda existují rozdíly v základní struktuře varovného signálu sysla obecného mezi dospělými jedinci a mláďaty, tedy zda-li již mláďata vydávají varovné signály s kompletní akustickou strukturou.

3 Přehled problematiky

Vokalizace a varovné signály jsou v poslední době často studovanou problematikou jak u ptáků, tak u savců.

3.1 Akustická komunikace

Akustická komunikace je v živočišné říši poměrně rozšířeným způsobem komunikace. Je vyvinuta jak u některých druhů bezobratlých, tak u většiny řádů obratlovců. V porovnání s dalšími způsoby komunikace (např. optickou nebo olfaktorickou), má akustická komunikace řadu předností. Mezi přednosti bezpochyby patří, že akustické signály mohou působit i na větší vzdálenosti, jsou směrově dobře určitelné a mají potenciál kódovat široké spektrum informací, například tělesnou velikost a motivaci vokalizujícího jedince nebo dokonce i jeho individuální identitu (Volodim 2005). Na druhou stranu mohou být ale akustické signály zkresleny či rušeny nejrůznějšími vnějšími vlivy (např. vítr, vegetace), které je činí nesrozumitelnými (Blumstein 2007a).

V souvislosti s přenosem akustických signálů prostředím jsou velmi důležité jejich frekvenční parametry. Nízkofrekvenční signály mívají obecně delší dosah, protože nejsou tak snadno absorbovány nebo rozptýleny v prostředí jako vysokofrekvenční signály. Obecně lze říci, že živočichové žijící v prostředí s hustou vegetací vydávají hlasy o nižších frekvencích než druhy žijící v otevřené krajině (Morton 1975). Frekvence a její modulace je také důležitá pro přesnou lokalizaci. Akustické signály s frekvenční modulací bývají v prostoru mnohem lépe lokalizovatelné než signály s konstantní frekvencí (Bradbury and Vehrencamp 1998). Z toho důvodu bývají vysokofrekvenční akustické signály s konstantní frekvencí mnohdy využívány jako varovné hlasy (Klump and Shalter 1984).

3.2 Varovné hlasy

Vokalizace, jejímž účelem je varovat ostatní živočichy před blížícím se nebezpečím je definována jako varovný hlas – alarm call (Sherman 1977, Klump & Shalter 1984). Podobně jako jakékoliv jiné chování, které je využíváno jedinci napříč druhy nebo populacemi, musí svým původcům vydávání varovných hlasů nějakým způsobem přinášet zisk (Klump & Shalter 1984, Blumstein 2007). V opačném případě by pravděpodobně postupem času došlo k úplnému vymizení takového typu chování (Begon et al. 1990), protože signalizující jedinec se často vystavuje vyššímu riziku predace, které je způsobeno vyšší schopností predátora lokalizovat kořist podle vydaného varovného signálu (Blumstein 2007). Hlavním cílem vydávání varovných hlasů je snížení pravděpodobnosti predace, která představuje, především u zimujících druhů, jednu z hlavních příčin mortality (Gunnarsson 1985). Varovné hlasy mohou být vydávány buďto za účelem varování jedinců vlastního druhu (Sherman 1977, Blumstein 2004) nebo mohou být vydávány jako signál pro predátora, že byl svou potenciální kořistí spatřen (Woodland et al. 1980).

Při používání varovného hlasu vůči predátorovi může jít o snahu odradit jej v dalším pronásledování kořisti (Blumstein 2007). V tomto případě je predátor informován o tom, že byl spatřen. Ztrácí tak možnost využít momentu překvapení a klesá pravděpodobnost jeho úspěšného lovu (Hasson 1991, Smythe 1970). Dalším důvodem vydávání varovného hlasu pro informování predátora může být snaha o snížení pravděpodobnosti dalšího útoku již jednou úspěšného predátora (Sherman 1977). Cílem vydávání varovného signálu může být také snaha nalákat jiného predátora, který může představovat nebezpečí pro stávajícího lovce. Může ho ohrožovat jak konkurenčně, tak predací (Hogstedt 1983), což umožní původní kořisti (volajícímu jedinci) uniknout do bezpečí.

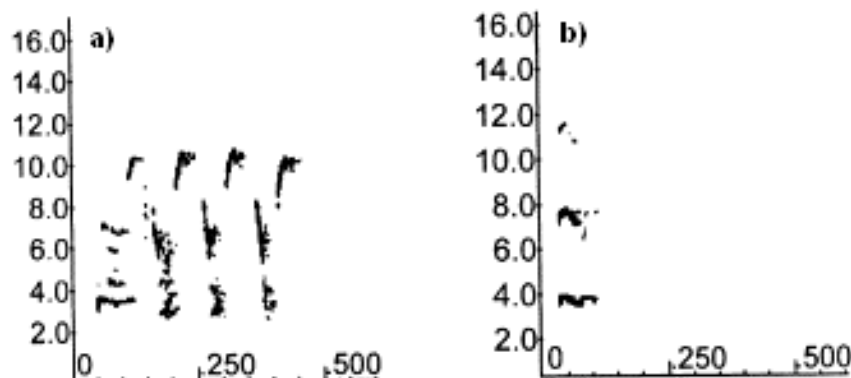
V případě, že je varování určeno jedincům vlastního druhu, je možné pro toho chování vymezit dvě cílové skupiny, pro které je hlas určen. První skupinou jsou všichni jedinci vlastního druhu, včetně zcela nepříbuzných. Do této skupiny patří původci varovného signálu, kteří by se mohli stát kořistí. Toto chování nazýváme recipročním altruismem (Trivers 1971) a může být charakterizováno tak, že varující jedinec počítá, že se mu v budoucnu v případě potřeby dostane stejné pomoci od ostatních jedinců (Veselovský 2005). Druhou cílovou skupinu představují pouze

příbuzní jedinci. V takovém případě jde o tzv. nepotismus, tedy podporu pokrevních příbuzných (Sherman 1977, Veselovský 2005). Signalizující jedinec se sám nachází v bezprostředním ohrožení, ale přesto varuje své příbuzné a nepřímo si tak zvyšuje fitness. Vydávání varovných signálů u veverkovitých hlodavců patří pravděpodobně do této kategorie. Vydávání varovných signálů určených příbuzným jedincům či potomkům byla popsána Burke a Silva et al. (2002) u čipmanka východního (*Tamias striatus*), Hoogland (1996) u psouna prériového (*Cynomys gunnisoni*), Davis (1984) u sysla Richardsonova, Sherman (1997) u sysla Beldingova (Sherman 1977) nebo Dunford (1977) u sysla hladkoocasého.

3.3 Typy varovných hlasů

V rámci jednoho druhu je někdy využíváno více typů varovných hlasů. U některých primátů jsou různé varovné hlasy používány v závislosti na druhu predátora (Seyfarth et al. 1980). Jedinci kočkodana zeleného (*Cercopithecus aethiops*) používají tři různé varovné signály podle toho, zda se setkali s levhartem, dravcem či hadem. Po přehrání určitého typu varovného signálu použijí kočkodani útekovou strategii, jako by se přímo setkali s predátorem, který je spjat s tímto typem varovného signálu (Seyfarth et al. 1980). V závislosti na druhu predátora zřejmě vydává odlišné varovné hlasy také veverkovitý hlodavec čikarí červený (*Tamiasciurus hudsonicus*) (Greene & Meagher 1998).

Jinak se ale zdá, že vydávání různých typů varovných signálů u veverkovitých hlodavců je spojeno spíše s mírou rizika, než přímo s typem predátora. Jednoslabičné tonální varovné hlasy jsou nejčastěji používány při setkání s rychle letícím dravcem, zatímco několikaslabičné frekvenčně modulované nebo širokospektré hlasy jsou používány při setkání s pozemním predátorem (Owings & Virginia 1978, Robinson 1981, Leger et al. 1984). Bylo však zjištěno, že například pozemní predátor, který se k potenciální kořisti přiblíží na velmi malou vzdálenost, u ní vyvolá varovný signál, který je obvykle použit při setkání s rychle letícím dravcem (Leger et al. 1980, 1984).



Obr. 1: Spektrogramy akustických varovných signálů chatter (a) a whistle (b) vydávaných system skalním (*Spermophilus beecheyi*). Převzato z HANSON & COSS (2001).

3.4 Predace a varovné signály

Vzhledem k tomu, že akustické signály mohou predátorovi pomoci lokalizovat jejich původce, vystavují se varující jedinci značnému nebezpečí. Sherman (1977) popsal vyšší predaci jedinců sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*), kteří vydávali varovný hlas. Opak popisuje Barash (1989), který pozoroval 13 případů predace u sysla Beldingova, z nichž ani jediné predované zvíře nevydávalo varovný hlas.

U různých druhů hlodavců bylo také popsáno odlišné chování spojené s vydáváním varovných signálů v případě predace. Tyto rozdíly často souvisejí i s odlišnými útekovými strategiemi souvisejícími s určitými typy predátorů nebo mírou bezprostředního ohrožení. Sysel kolumbijský (*Spermophilus columbianus*) se po spatření dravce snaží co nejrychleji skrýt a vydává varovný hlas při útěku do úkrytu (MacWhirter 1992). Naopak sysel obecný (*Spermophilus citellus*) stojí vztyčený na zadních končetinách a opakovaně vydává varovný signál, pokud přes lokalitu v dostatečné vzdálenosti od něho přechází pes nebo člověk (Schneiderová in verb.). Všeobecně bylo u druhů vydávajících varovné signály pozorováno, že varující jedinci volají z relativně bezpečných míst, například stojí-li v blízkosti svých nor. Například jedinci pískomila velkého (*Rhombomys opimus*) vydávají varovné hlasy z ústí svých nor (Randall et al. 2000).

3.5 Mezidruhové varovné hlasy

V poslední době je velké množství studií věnováno mezidruhovému (heterospecifickému, interspecifickému) využívání varovných hlasů (Shriner 1998, Rainey et al. 2004, Randler 2006, Waterman & Roth 2007, Ito & Mori 2010, Fallow & Magrath 2010). Podmínkou je sympatrický výskyt druhů a společný typ predátora, který je může ohrožovat. Mezidruhové varovné signály často využívají druhy v rámci tříd (classis), což potvrzují Fallow & Magrath (2010). Ve své práci srovnávali reakce dvou ptačích druhů na vlastní varovné signály a varovné signály cizího druhu pomocí playbackových experimentů. Oba druhy reagovali na všechny přehrávané typy varovných signálů obezřetnějším chováním, popřípadě útekem. Využívání mezidruhových varovných signálů bylo také popsáno v rámci veverkovitých hlodavců, konkrétně u sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) a sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) (Shriner 1998).

Mezidruhové varování však využívají i druhy mezi třídami. Randler (2006) zkoumal reakce veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) na varovné hlasy sojky obecné (*Garrulus glandarius*). Jeho výsledky ukazují, že veverka obecná je schopna rozeznat varovný hlas sojky obecné od jiných akustických nevarovných projevů tohoto druhu a reagovat na něj útekem. Tuto mezidruhovou interakci můžeme označit jako komensalismus (Begon et al. 1997). Z tohoto vztahu těžší veverka obecná, zatímco sojka obecná není tímto vztahem jakkoliv ovlivněna.

Zvláštním případem je pak využívání varovného hlasu druhu, které ho sami nevydávají. Leguán madagaskarský (*Oplurus cuvieri cuvieri*) se vyskytuje ve stejném biotopu jako lejskovec madagaskarský (*Terpsiphone mutata*). Tyto dva druhy mají společné predátory ze skupiny dravců a hadů. Ito & Mori (2010) uvádějí, že leguán madagaskarský je schopen rozeznat varovný hlas lejskovce madagaskarského a při jeho zaregistrování zvyšuje svoji bdělost.

Mezidruhové rozpoznávání varovných hlasů a reagování na ně využívají především sociálně žijící druhy, například vrabci (Magrath et al. 2009), sysli (Shriner 1998), surikaty (Waterman & Roth 2007) a další. Avšak i mezi druhy nesociálními, je možné nalézt druhy využívající tuto strategii. Lea et al. (2008) popisuje takovéto chování u dikdika Günterova, drobné teritoriální, monogamní antilopy.

3.6 Falešné varovné hlasy

Jednou z možných nevýhod spoléhání se na varovné hlasy jiných jedinců či druhů může být tzv. falešný varovný hlas. Jedná se o varování, které je vydáváno určitým jedincem, aniž by hrozilo bezprostřední nebezpečí (Beauchamp & Ruxton 2007, Matrosova et al. 2009). Tento jev se běžně vyskytuje u ptáků a savců. U některých druhů jsou falešné hlasy vydávány úmyslně za účelem oklamání ostatních jedinců. Flower (2011) zjistil, že drongo africký (*Dicrurus adsimilis*) využívá falešných varovných hlasů pro krádež potravy. Při spatření jiného jedince s potravou vydá drongo falešný varovný signál. Oklamané zvíře opustí svou potravu při úniku do bezpečí. Drongo tak okrádá i jedince jiných druhů. Zajímavé je, že drongo vydává nejen vlastní druhově specifický signál, ale je schopný napodobit varovné signály jiných ptačích druhů. Úmyslně vytvořené falešné signály s sebou přináší vysoké riziko bagatelizace signálu. To by pro populaci mohlo znamenat úplné vymizení varovných signálů a s tím spojenou větší pravděpodobnost úspěšné predace. Proto musí „blufující“ jedinci nalézt kompromis v míře vydávání falešných varovných signálů (Beauchamp & Ruxton 2007).

Falešné varovné signály jsou také často vydávány nezkušenými jedinci, především mláďaty, nebo jedinci s nízkým prahem vybuzení k vydávání varovných hlasů (Blumstein et al. 2006, Matrosova et al. 2009). Recipienti varovných signálů se musí existenci falešných varovných signálů přizpůsobit. Pokud totiž reagují na varovný signál příliš často a to i v případě, že nehrozí žádné reálné nebezpečí, dochází u nich ke zbytečnému výdeji energie a dokonce snížení vlastního fitness. Zvíře tak musí nalézt kompromis, kdy nereaguje zbytečně, ale na druhou stranu neignoruje oprávněné varovné hlasy (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Zvířata se falešným varovným signálům mohou bránit například tak, že se naučí částečně ignorovat varovné signály určité skupiny. U sysla skalního (*Spermophilus beecheyi*) bylo zjištěno, že dospělí reagují mnohem méně na varovné signály mláďat než na varovné signály dospělých. Ovšem Blumstein & Daniel (2004) zjistili, že jedinci sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) reagovali prokazatelně výrazněji na varovné hlasy mláďat než na varovné hlasy dospělých, což bylo v rozporu s jejich původními předpoklady.

Dalším způsobem ochrany proti falešným varovným hlasům je naučit se rozpoznávat jedince s „nespolehlivými“ varovnými signály (Nesterova 1996). Hare

& Atkins (2001) manipulovali se „spolehlivostí“ varovných hlasů u sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) a využívali k tomu playbacky varovných hlasů. V prvním případě byl syslům pouštěn varovný hlas s přidáním vycpaného jezevce. Jednalo se tedy o „spolehlivý“ varovný hlas. V druhém případě byl pouštěn varovný hlas jiného jedince bez přítomnosti jakéhokoliv predátora. Tato situace byla hodnocena jako „nespolehlivý“ hlas. Později byly přehrávány oba hlasy, přičemž „spolehlivý“ vyvolával vždy prokazatelně větší odezvu (Hare & Atkins 2001).

3.7 Varovné hlasy čeledi veverkovití (Sciuridae)

U hlodavců se vydávání varovných signálů vyskytuje především u denních a sociálních druhů. U tohoto řádu byly varovné signály dosud zaznamenány asi u 20 čeledí. Některé druhy hlodavců, jako jsou pískomilové, dikobrazi nebo hlodouni používají neakustické varovné signály, jako je například bubnování zadními končetinami nebo optické zvětšení těla (Blumstein 2007). Podle Blumsteina (2007) se vydávání varovných hlasů vyvinulo u hlodavců několikrát nezávisle na sobě.

Jedny z nejprozkoumanějších varovných hlasů nalezneme u čeledi veverkovitých Sciuridae (Nikolskii 1979, Schneiderová & Policht 2012), kde je v posledních letech z hlediska varovných hlasů studován především tribus Marmotini (Blumstein 2004), kam patří také sysli.

Akustická struktura varovných hlasů veverkovitých hlodavců má potenciál obsahovat značné množství informací, které mohou být dekodovány příjemci těchto varovných signálů. Varovné hlasy mohou obsahovat informaci o situaci, během níž je varovný signál vydáván, například o typu predátora (Greene & Meagher 1998), míře hrozícího nebezpečí (Leger et al. 1980, Robinson 1981, Leger et al. 1984) nebo může obsahovat informaci o varujícím jedinci, například o jejich věku (Blumstein & Daniel 2004), pohlaví (Balph & Balph 1966) nebo identitě (Volodin 2005, Schneiderová & Policht 2010).

Jak bylo již řečeno, severoameričtí sysli mají ve svém repertoáru dva typy varovných signálů, přičemž jeden používají převážně při setkání s létajícím predátorem a druhý při setkání s pozemním predátorem.

Oproti tomu většina eurasijských druhů syslů rodu *Spermophilus* vydává v přítomnosti různých predátorů (pozemního či létajícího) pouze jeden typ varovného hlasu (Volodin 2005, Matrosova et al. 2012).

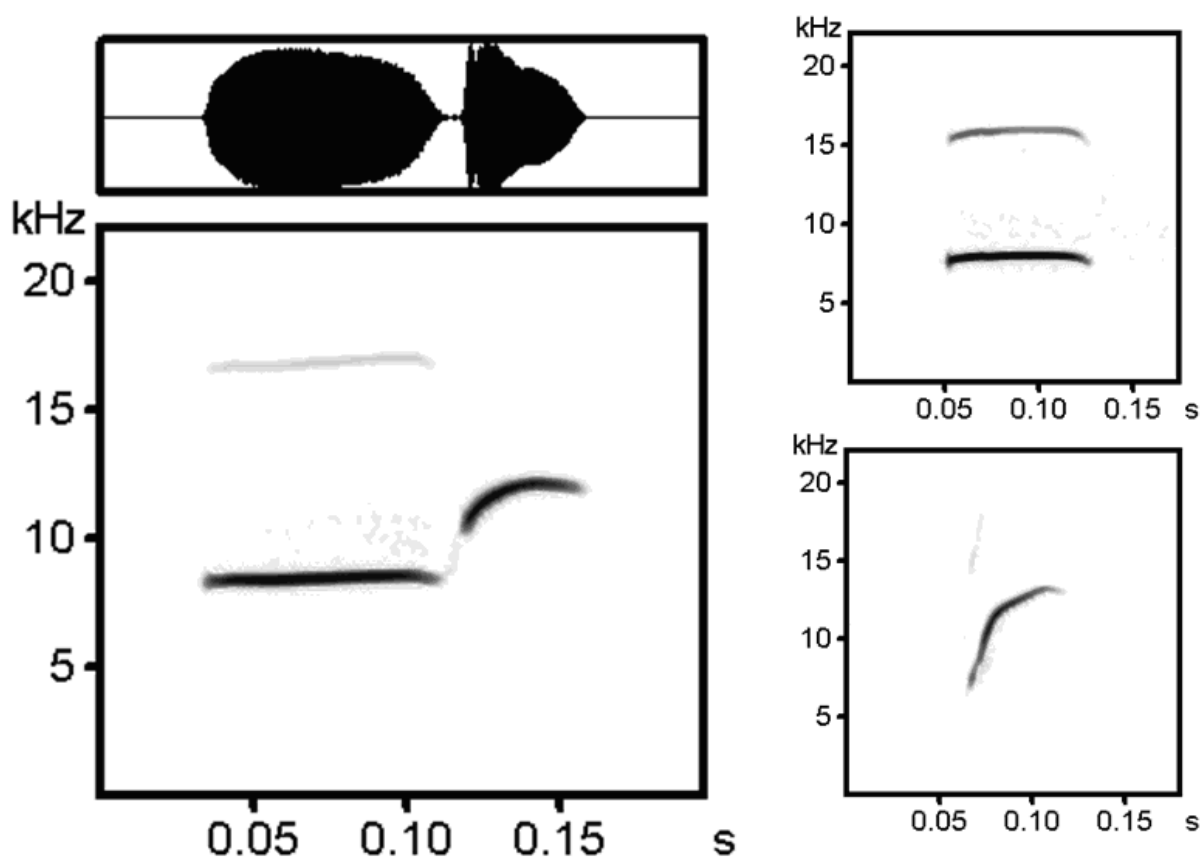
Varovné hlasy představují druhově specifický akustický signál (Nikol'skii 1979; Matrosova et al. 2012; Schneiderová & Policht 2012). Nikol'skii (1979) dělí eurasijské druhy rodu *Spermophilus* podle akustické struktury vydávaných varovných hlasů do několika skupin:

- 1) druhy s tonálním varovným signálem s konstantní frekvencí (např. *Spermophilus suslicus*)
- 2) druhy s tonálním frekvenčně modulovaným varovným signálem (např. *S. major*)
- 3) druhy s varovným signálem tvořeným dvěma tonálními strukturálně odlišnými elementy (např. *Spermophilus xanthoprymnus*)
- 4) druhy se širokospektrými varovnými hlasy (např. *Spermophilus undulatus*).

3.8 Varovné hlasy sysla obecného

Varovný signál sysla obecného první popsal Nikol'skii (1979) Zajímavé je, že v této práci řadí varovný signál tohoto druhu k varovnému signálu syslu perličkovému (*S. suslicus*), tj. do skupin tonálních varovných signálů s konstantní frekvencí. Pravděpodobně z důvodů nahrání malého počtu jedinců se mu podařilo nahrát jen varovné signály skládající se pouze z prvního elementu. Koshev & Pandourski (2008), kteří publikovali rozsáhlejší práci o struktuře a variabilitě varovných signálů sysla obecného uvádějí, že varovný signál tohoto druhu se skládá ze dvou elementů, přičemž ten druhý může někdy chybět. Také další práce uvádějí, že varovný signál tohoto druhu se skládá ze dvou odlišných elementů, přičemž chybět může jak druhý, tak i první element (Schneiderová & Policht 2010, 2012; Matrosova et al. 2012). První element má téměř konstantní frekvenci s průměrnou frekvencí s maximální amplitudou 8 kHz, zatímco druhý je více frekvenčně modulován s průměrnou frekvencí s maximální amplitudou 12 kHz (Koshev & Pandourski 2008, Schneiderová & Policht 2011). Sysla obecného lze na základě

akustické struktury jeho varovných signálů přiřadit spíše do kategorie, kam patří také sysel anatolský (*Spermophilus xanthoprimum*), sysel malý (*S. pygmeus*), sysel kavkazský (*Spermophilus musicus*), sysel alašanský (*S. alashanicus*) a také nově popsany sysel taurský (*Spermophilus taurensis*). Podobně jako u sysla obecného, bylo u sysla anatolského a sysla taurského popsáno, že druhý element v jejich varovných signálech může někdy chybět (Schneiderová & Policht 2010, Schneiderová & Policht 2012).



Obr 2: Varovné hlasy sysla obecného složené 1) z obou elementů, 2) z prvního elementu s konstantní frekvencí, 3) z druhého frekvenčně modulovanějšího elementu. . Převzato z Schneiderová & Policht (2010)

3.9 Sociální chování sysla obecného (*Spermophilus citellus*)

Sysel obecný je pozemní hlodavec žijící v koloniích. V rámci těchto kolonií však jednotliví jedinci žijí soliterně a nepatří proto mezi sociální druhy. Společné užívání jedné nory několika jedinci se u tohoto druhu vyskytuje pouze v období námluv, kdy se v jedné noře může nacházet samec i samice nebo v období výchovy mláďat, kdy noru obývá samice společně s několika mláďaty (Grulich 1960, Armitage 1981, Millesi et al. 2004).

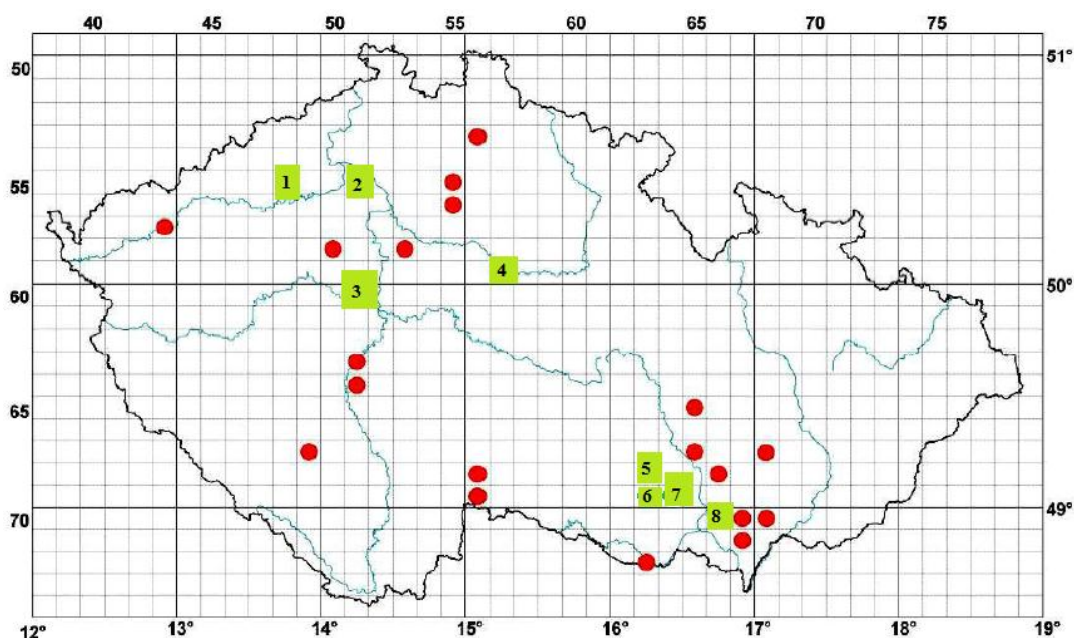
Strategie rozmnožování je rozdílná pro samce a samice. Samci v době rozmnožování neobhajují teritoria a snaží se spářit s co největším počtem samic, zatímco samice se obvykle páří s pouze jedním samcem (Millesi et al. 1998). Po narození zůstávají mláďata několik týdnů ve své noře. Krátce poté, co ji poprvé opustí, se začínají mladí sysli rozsídlovat po okolí, přičemž mladé samice zůstávají blíže svým mateřským norám, zatímco samci dispergují o něco dále (Matějů et al. 2010).

4 Metodika

4.1 Charakteristika zkoumaných lokalit

Výzkum probíhal v roce 2010 na pěti lokalitách (Letňany, Hrušovany, Raná, Velké Pavlovice, Roudnice), v roce 2011 pak na šesti lokalitách (Letňany, Mohelno, Biskoupky, Raná, Raná Hrádek, Kolín).

Většina lokalit je pravidelně silně ovlivňována člověkem. V roce 2010 byla studována pouze jedna přírodní lokalita – Raná. V roce 2011 byly studovány tři lokality bez silného vlivu člověka – Raná, Biskoupky a Mohelno. Detailnější charakteristika lokalit (viz Příloha).



Obr 3: Mapa výskytu sysla obecného v České republice. Zelené body představují studované lokality. Převzato z Matějů et al. (2007). (1 – Raná (Raná Hrádek) , 2 - Roudnice, 3 – Praha Letňany , 4 - Kolín , 5 – Velké Pavlovice , 6 - Mohelno , 7 - Biskoupky , 8 – Hrušovany)

4.2 Metodika odchyty, nahrávání a značení

Práce na lokalitách probíhala za klidných a slunečných dní v měsících květen až červenec v letech 2010 a 2011. Studování jedinci byli odchyceni pomocí živochytných pastí „Sklopců na lasičky Ekonom II“ nebo „Sklopců na hranostaje“ s návnadou v podobě jablka a piškotu. Pasti byly kladeny do bezprostřední blízkosti vchodů do syslích nor. Pro větší pravděpodobnost odchyty byly na vyústění některých nor nastraženy ještě smyčky z pevného provázku zakotvené kolíčkem (Matějů 2004). Smyčky byly také umístěny v místech nevhodných pro nastražení živochytných pastí, a to především na lokalitě NPP Letňany, která je z velké části využívána jako sportovní letiště. Nastražené pasti byly pravidelně kontrolovány dalekohledem a obchůzkou.

Varovné hlasy byly nahrávány od jedinců umístěných do živochytné pasti bez ohledu na metodu odchyty (past x smyčka). Nahrávky varovných signálů byly pořízeny za pomoci směrových mikrofónů Audio-Technika ATR 6550 (frekvenční odezva 70 – 18 000 Hz) a digitálních rekordérů Marantz PMD620 a Marantz PMD 661 (smplovací frekvence 44,1 kHz).

Po nahrání varovných signálů bylo u všech jedinců určeno pohlaví (samec, samice), přibližný věk (dospělý již přezimující jedinec, mladý ještě nepřezimující jedinec) a váha jedince. Hmotnost odchycených zvířat byla měřena s přesností na 5g pružinovou vahou Pesola s maximální váhovou kapacitou 600g.

Všichni odchycení jedinci byli nakonec označeni pro eliminování opětovného nahrání. Značení bylo provedeno zastřížením srsti na konci ocasu. Tento způsob značení byl použit pro jeho jednoduchost a časovou stálost několika týdnů, což bylo potřeba pro studium na jednotlivých lokalitách.

4.3 Akustická analýza

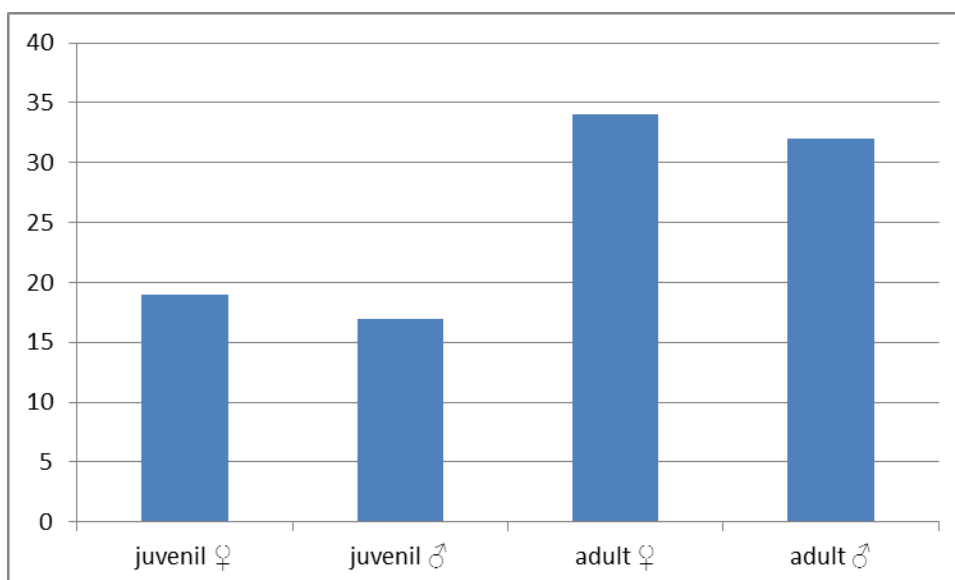
Analýza nahrávek proběhla v programu Avisoft SASLab Pro (Specht 2006). K vizualizaci varovných signálů a měření jejich akustických parametrů byli použity spektrogramy s následujícím nastavením: FFT-length 512, frame size 50 %, overlap 93.75 %, Hamming window (Schneiderová & Policht 2012). K analýze byly vybrány pouze kvalitně nahané hlasy. U každého jedince byl spočítán počet kvalitních varovných signálů, které se od něho podařilo nahrát. Celkem jsme analyzovali 3704 varovných signálů od 71 dospělých jedinců (43 samic a 28 samců) a 75 dosud nepřezimovaných mláďat (34 samic a 41 samců). Poté bylo spočítáno, kolik z těchto varovných signálů obsahovalo oba dva elementy, kolik se skládalo pouze z prvního elementu a kolik pouze z druhého elementu. Čísla byla zapsána do tabulky.

4.4 Statistická analýza

Pro analýzu frekvencí byly použity log-lineární modely v rámci zobecněných lineárních modelů (GLM). Vysvětlovanou proměnou byly frekvence převažujících typů elementů, tj. počty případů, kdy daný element průkazně převažoval nad ostatními elementy. Početnosti elementů byly testovány pomocí testů dobré shody. Vysvětlující faktory byly příslušnost k danému elementu, věk, pohlaví a zejména pak interakce typ elementu a věk, resp. pohlaví. Efekt pohlaví a věku byl testován v separátních modelech. Zpracování dat bylo provedeno v programu R, verze 2.10.1 (R Development Core Team, 2009).

5 Výsledky

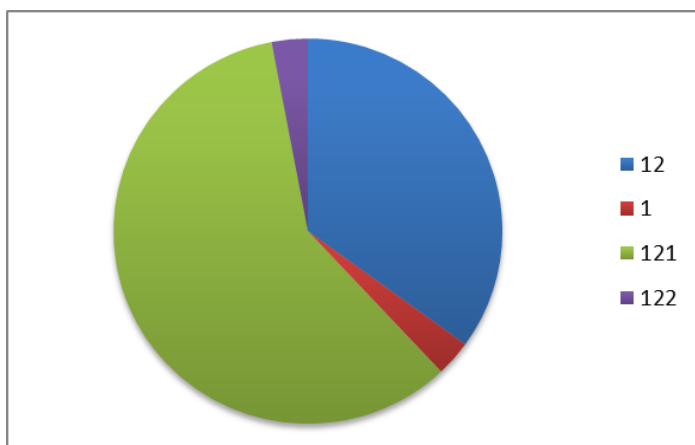
Celkem jsme analyzovali 3704 varovných signálů od 146 jedinců sysla obecného. Od 43 dospělých samic se pro analýzu podařilo získat 1472 varovných signálů a od 28 dospělých samců 890 varovných signálů, což znamená průměrně 34 varovných signálů na jednu samici a 32 varovných signálů na jednoho samce. Od 34 mladých samic se podařilo pro analýzu získat 643 varovných signálů a od 41 samců 699 varovných signálů, což znamená průměrně 19 varovných signálů na jednu mladou samici a 17 na jednoho mladého samce (Graf 1)



Graf 1: Průměrný počet vydaných varovných signálů ve studovaných skupinách.

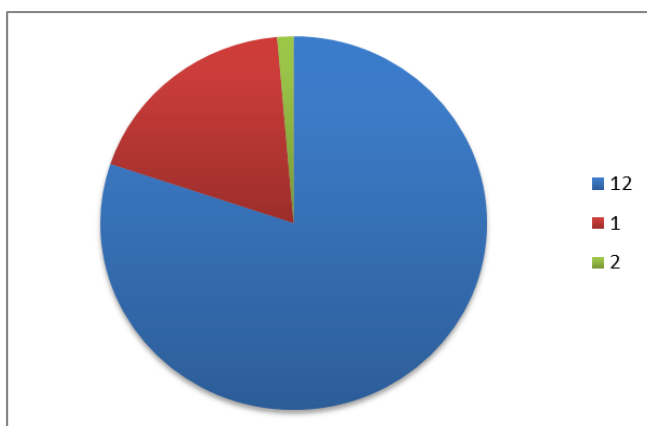
Výsledky ukázaly, že jedinci sysla obecného jsou zřejmě schopni vydávat všechny typy varovných signálů, čtyřicet devět syslů (34 %) používalo pouze varovné signály skládající se z obou elementů a čtyři syslové (3 %) používali pouze varovné signály skládající se jen z prvního elementu s konstantní frekvencí. Žádný jedinec (0 %) nepoužíval signály skládající se pouze z druhého elementu. Devadesát jedna syslů (63 %) používala více typů varovných signálů, přičemž z toho 87 syslů (96 %) používalo varovné signály skládající se z obou elementů a varovné signály skládající se pouze z prvního elementu a čtyři syslové (4 %) používali pouze varovné signály skládající se z obou elementů společně s varovnými signály skládajícími se

pouze z druhého elementu. Žádný syseľ (0 %) nepoužíval všechny tři typy varovných signálů (Graf 2).

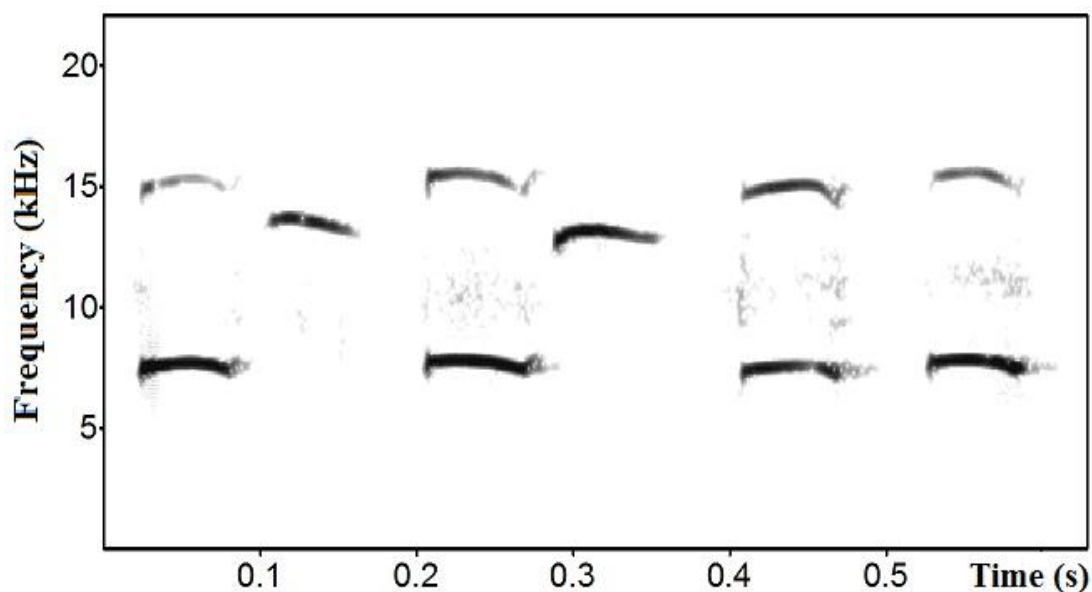


Graf 2: Procentuální zastoupení vydávaných typů varovných hlasů studovaných jedinců (1 – první element, 2 - druhý element, 12 – oba elementy, 121 – oba elementy i hlasy složené z prvního elementu, 122 – oba elementy i hlasy složené z druhého elementu)

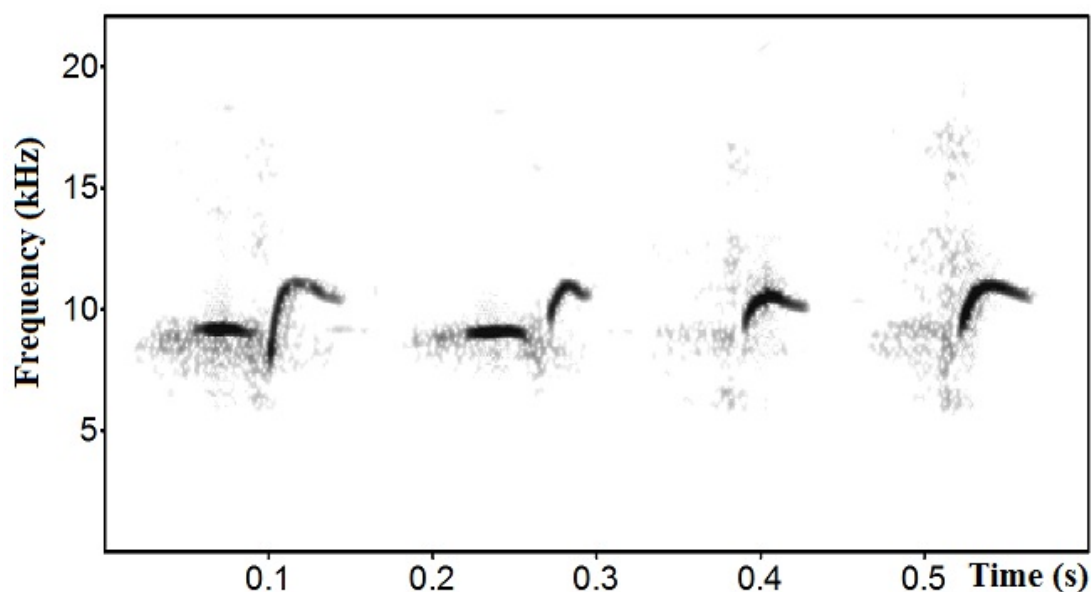
V nahrávkách 117 syslů (80 %) převažovaly varovné signály skládající se z obou elementů, v nahrávkách 27 syslů (19 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z prvního elementu a v nahrávkách 2 syslů (1%) převažovaly varovné signály skládající se pouze z druhého elementu (Graf 3). Nejčastěji tedy sysli vydávají varovný signál skládající se z obou elementů, méně často pouze první element s konstantní frekvencí a nejméně často druhý, frekvenčně modulovaný element ($df = 2$, $X = 160.68$, $p < 0.001$).



Graf 3: Procentuální zastoupení jednotlivých typů varovných hlasů (1 – první element, 2 – druhý element, 12 – oba elementy)



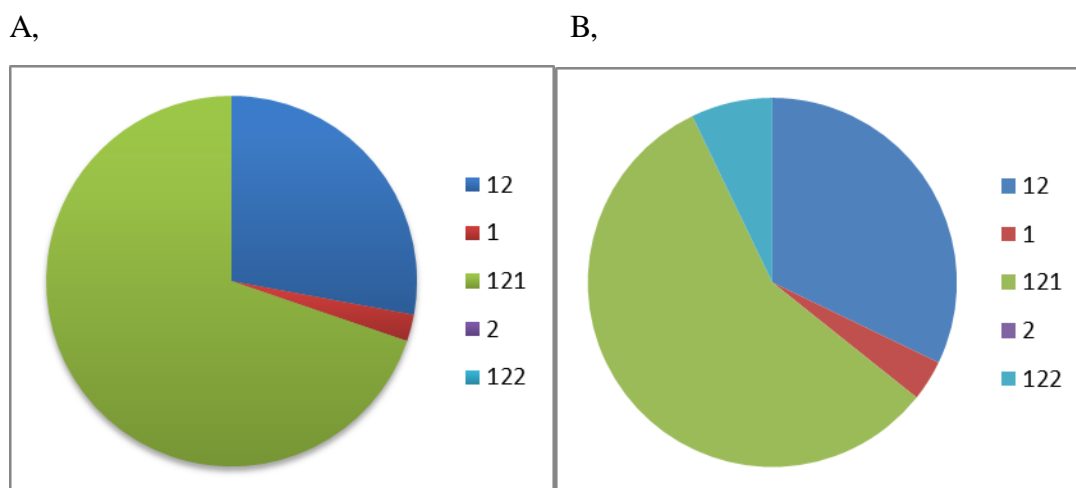
Obr 4 Varovné hlasy dospělého jedince sysla obecného (první dva dvoelementové, poslední dva složené z prvního elementu)



Obr 5: Varovné hlasy dospělého jedince sysla obecného (první dva dvoelementové, poslední dva složené z druhého elementu)

Výsledky dále ukázaly, že v používání jednotlivých typů varovných signálů není signifikantní rozdíl mezi samci a samicemi ($df = 2$, $X = 0.11$, $p = 0.95$). Dvanáct dospělých samic (28 %) používalo pouze varovné signály složené ze dvou elementů, jedna (2 %) pouze varovné signály složené z prvního elementu a třicet (70 %) varovné signály složené z obou elementů i varovné signály obsahující pouze první element. Žádná samice (0 %) nepoužívala varovné signály složené z obou elementů

a zároveň signály skládající se jen z druhého elementu. Devět dospělých samic (32 %) používalo pouze varovné signály složené ze dvou elementů, jeden (4 %) pouze varovné signály složené z prvního elementu, šestnáct samců (57 %) varovné signály složené z obou elementů i varovné signály obsahující pouze první element a dva samci (7 %) používali varovné signály složené z obou elementů a zároveň signály skládající se jen z druhého elementu (Graf 4).



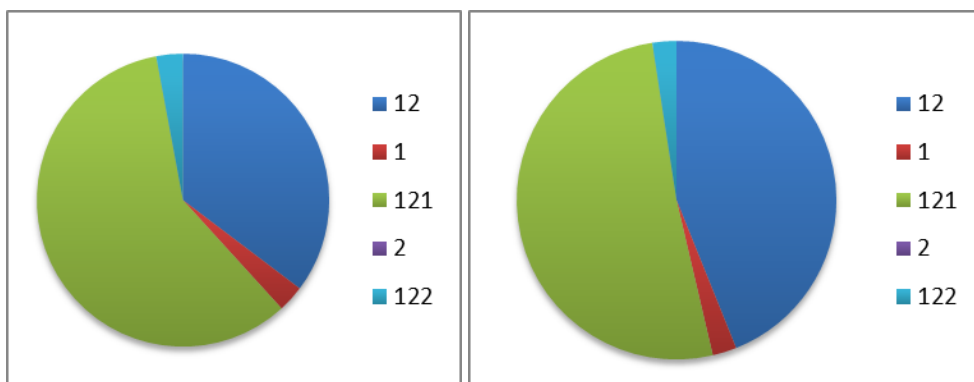
Graf 4: Procentuální zastoupení vydávání různých typů varovných hlasů (1 – první element, 2 – druhý element, 12 – oba elementy, 121 – oba elementy i hlasy složené z prvního elementu, 122 – oba elementy i hlasy složené z druhého elementu) u dospělých A, samic a za B, samců

V nahrávkách 35 dospělých samic (81 %) převažovaly varovné signály skládající se z obou elementů a v nahrávkách zbytku dospělých samic (19 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z prvního elementu. V nahrávkách 21 dospělých samců (75 %) převažovaly varovné signály skládající se z obou elementů, v nahrávkách šesti samců (21 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z prvního elementu a v nahrávkách jednoho samce (4 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z druhého elementu. V nahrávkách 26 mladých samic (76 %) převažovaly varovné signály skládající se z obou elementů, v nahrávkách sedmi mladých samic (21 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z prvního elementu a v nahrávkách jedné samice (3 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z druhého elementu. V nahrávkách 35 mladých samců (85 %) převažovaly varovné signály skládající se z obou elementů a v nahrávkách zbytku mladých samců (15 %) převažovaly varovné signály skládající se pouze z prvního elementu.

Dvanáct mladých samic (35 %) používalo pouze varovné signály složené z obou elementů, jedna (3 %) pouze varovné signály složené z prvního elementu, dvacet (59 %) varovné signály složené z obou elementů i varovné signály obsahující pouze první element a jedna (3 %) používala varovné signály složené z obou elementů a zároveň signály skládající se jen z druhého elementu. Osmnáct mladých samců (44 %) používalo pouze varovné signály složené ze dvou elementů, jeden (2 %) pouze varovné signály složené z prvního elementu, dvacet jedna samců (48 %) varovné signály složené z obou elementů i varovné signály obsahující pouze první element a jeden mladý samec (2 %) používal varovné signály složené z obou elementů a zároveň signály skládající se jen z druhého elementu (Graf 5).

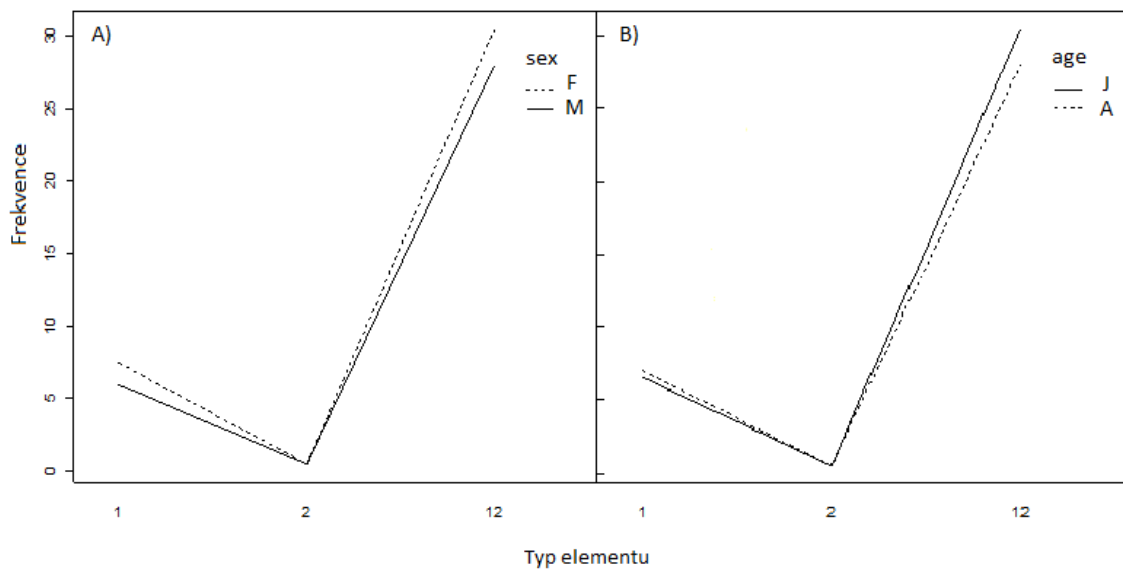
A,

B,

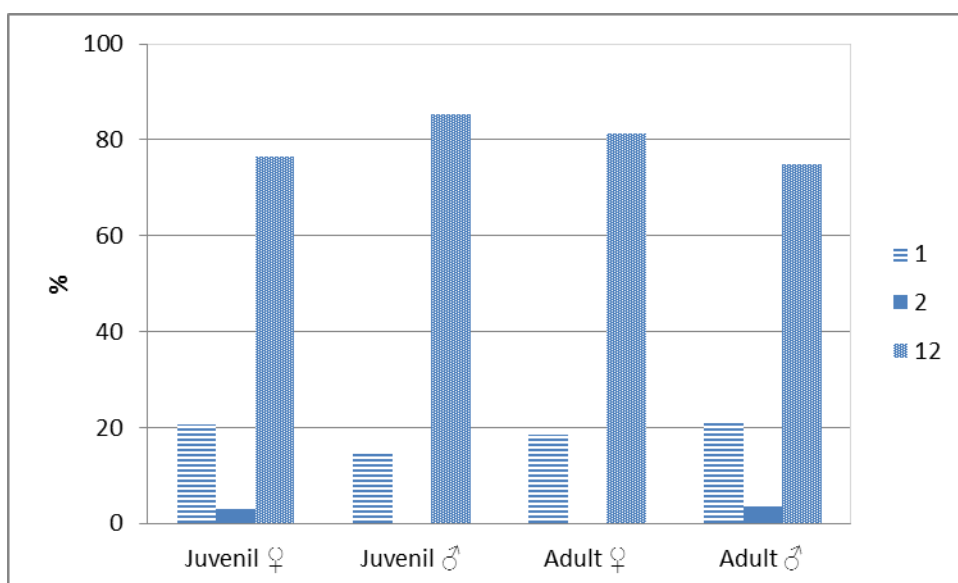


Graf 5: Procentuální zastoupení vydávání různých typů varovných hlasů (složených z: 1 – první element, 2 - druhý element, 12 – oba elementy, 121 – oba elementy i hlasy složené z prvního elementu, 122 – oba elementy i hlasy složené z druhého elementu) u mladých A, samic a za B, samců

Dále ale nebyly nalezeny rozdíly v míře používání jednotlivých typů projevů ani mezi dospělci a mláďaty ($df = 2, X = 0.14, p = 0.93$) (Graf 6, Graf 7).



Graf 6: Grafické znázornění frekvence používaných typů elementů (1 – první element, 2 – druhý element, 12 – oba elementy) podle pohlaví (A) a podle věku (B).



Graf 7: Procentuální zastoupení jednotlivých typů varovných hlasů (1 – první element, 2 – druhý element, 12 – oba elementy) u skupin dospělých a juvenilních jedinců.

6 Diskuze

Pro analýzu varovných signálů sysla obecného v této práci se podařilo získat přibližně stejný počet varovných signálů na jednu samici i jednoho samce, jak u dospělých jedinců, tak u mláďat. Od mláďat se podařilo získat v průměru na jednoho jedince méně varovných signálů než od dospělých. Především absence rozdílů mezi dospělými samci a samicemi by mohla naznačovat, že mezi dospělými samci a samicemi není u tohoto druhu rozdíl v ochotě vydávat varovné signály v živochytných pastích. Rozdíl v ochotě vydávat varovné signály byl popsán například u volně pobíhajících jedinců sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*), kde varovné signály vydávaly především samice s mláďaty. Nicméně charakter sběru dat pro tuto práci nedovoluje žádné seriózní statistické vyhodnocení, neboť nebyla standardizována doba, po kterou byly varovné signály od každého jedince nahrávány.

Výsledky této práce ukázaly, že nejčastěji jedinci sysla obecného (*Spermophilus citellus*) vydávají varovný signál skládající se ze dvou elementů, méně často varovný signál skládající se jen z prvního elementu a nejméně často varovný signál skládající se jen z druhého elementu. S různými typy varovných signálů se lze setkat i v rámci jednoho jedince, přičemž nejčastěji sysli kombinují varovný signál skládající se z obou elementů s varovným signálem skládajícím se pouze z prvního elementu, méně často pak s varovným signálem skládajícím se pouze z druhého elementu. Vynechávání druhého elementu bylo také popsáno u dalších dvou eurasijských syslů – sysla maloasijského (*Spermophilus xanthoprarnus*) a sysla taurského (*Spermophilus taurensis*), kteří mají stejnou základní strukturu varovného signálu (Schneiderová & Policht 2012). Zda má vynechávání druhého elementu pro eurasijské sysly nějaký funkční význam, nebylo dosud zkoumáno. Složitější struktura frekvenčně modulovaného elementu by mohla kódovat větší množství informací nebo zlepšovat přenos akustických signálů prostředím (Leger & Owings 1980, Bradbury & Vehrencamp 1998, Sloan et al. 2005). Domněnka, že by složitější akustická struktura druhého elementu zesilovala individuální rozdíly ve varovných signálech těchto druhů, se neprokázala (Schneiderová & Policht 2010; Schneiderová, nepublikovaná data).

Frekvenčně modulované elementy také zvyšují lokalizovatelnost akustických signálů (Klump & Shalter 1984; Bradbury & Vehrecamp 1998; Sloan et al. 2005). U sýslů tak mohou pomáhat ostatním jedincům v kolonii zjistit přesnou pozici „volajícího jedince“ a odvodit tak směr, ze kterého se blíží nebezpečí. Na druhou stranu vydávání takového varovného hlasu pomáhá predátorovi lépe lokalizovat svou potenciální kořist. Z toho důvodu se zřejmě jedinci vydávající varovné signály s frekvenčně modulovaným elementem vystavují vyššímu riziku, než jedinci, kteří vydávají jen varovné signály s konstantní frekvencí.

U sýsla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) bylo zjištěno, že varovné signály obsahující frekvenčně modulovaný element jsou také ostatními členy kolonie vyhodnocovány jako více urgentní, protože jedinci, kteří je vydávají, se vystavují vyššímu riziku, než jedinci, kteří vydávají varovné signály bez frekvenčně modulovaného elementu (Sloan et al. 2005). Waring (1966) a Blumstein & Armitage (1997) popsali používání různých obměn typu varovného hlasu (whistle) podle míry rizika také u sýsla žlutobřichého (*Marmota flaviventris*).

Jednou z možností, proč jsou varovné hlasy vydávány je zvyšování vlastní fitness (Dobson et al. 2012). Varování je směřováno vůči mládřatům a příbuzným, kteří se tak mohou vyhnout možné predaci. Jedinci vydávají varovné hlasy nejčastěji v době odchovávání mládřat (Katona et al. 2002). Z toho důvodu bylo u některých druhů sýslů zjištěno, že větší ochotu vydávat varovné hlasy prokazují především samice, které bývají svým potomkům často nejbližší (Sherman 1977, Blumstein 2007). Samci těchto druhů často v době páření neobhajují teritoria a snaží se spářit s co nejvíce samicemi. Nicméně u druhů, kde samci obhajují teritoria a v době výchovy mládřat jim také bývají poblíž, byla popsána vyšší ochota vydávat varovné signály u samců (Davis 1984).

Výsledky této práce neprokázaly, že by mezi samci a samicemi byly rozdíly v používání jednotlivých typů varovných signálů, respektive že by samice, které jsou mládřatům nejbližší a mají tudíž větší zájem na jejich ochraně, ve větší míře používaly varovné hlasy obsahující druhý, frekvenčně modulovaný element.

Jednou z možných příčin dosažení takovýchto výsledků je nepodstatné rozdělení studovaných skupin, tzn., že skupina dospělých samic zahrnovala jak samice, které měly v rok nahrávání prokazatelně mládřata, tak samice bez mládřat. Je možné, že samice bez mládřat by se mohly projevat podobně jako samci. Další z možností je fakt, že u sýsla obecného není bohužel dosud uspokojivě prostudováno

chování týkající se rodičovské péče nebo disperze dospívajících jedinců (Matějů et al. 2010). Není tudíž přesně známo, jak dalece se mladí samci vzdalují od svých mateřských nor a svých příbuzných. Bylo také zjištěno, že někteří samci pomáhají samicím, s nimiž se pářili, vyhrabat noru pro mlád'ata. Z toho důvodu není možné zcela tvrdit, že samci žádným způsobem nepečují o svá mlád'ata, nebo že se nezdržují v jejich blízkosti (Huber et al. 2002).

Naše výsledky dále ukázaly, že nejsou rozdíly ve vydávání jednotlivých typů varovných signálů mezi dospělými jedinci a mlád'aty. Zdá se tedy, že mlád'ata jsou schopna vydávat kompletní varovný signál, tzn. skládající se z obou elementů velmi krátce po opuštění mateřské nory. Základní struktura varovných signálů mlád'at se od dospělých nikterak zásadně neliší ani u dalších druhů veverkovitých hlodavců. Matrosova et al. (2007) nenašli zásadní rozdíly mezi mlád'aty a dospělými systy žlutými (*Spermophilus fulvus*) a systy perličkovými (*Spermophilus suslicus*) ani v mikrostruktuře jejich varovných signálů. Nicméně fakt, že playbackovými experimenty bylo prokázáno, že dospělí jedinci některých druhů veverkovitých hlodavců jsou schopni odlišit varovné signály mlád'at a reagují na ně rozdílně, naznačuje, že u některých druhů by takové rozdíly v mikrostruktuře varovných signálů mohly existovat.

V této práci bylo zjištěno, že používání určitého strukturálního typu varovného hlasu se pravděpodobně nevztahuje k pohlaví ani věku. Další studie by se tedy měly spíše zaměřit na zjišťování, zda je vydávání různých typů varovných hlasů vztaheno k nějakým určitým okolnostem. Zajímavé by například bylo zjistit, zda je frekvenčně modulovaný element k varovnému signálu přidáván tím více, čím blíže k varujícímu jedinci je znepokojující stimulus, jak bylo zjištěno u sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) (Sloan et al. 2005). Dále by měly být provedeny playbackové experimenty, pomocí nichž by se otestovalo, zda jsou jedinci sysla obecného vůbec schopni rozpoznat různé strukturální typy svých varovných signálů a zda varovné signály s frekvenčně modulovanými elementy vyvolávají větší ostražitost, jak bylo také prokázáno u sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) (Sloan et al. 2005).

7 Závěr

Jedinci sysla obecného se vyznačují vydáváním varovných hlasů, které jsou složeny ze dvou odlišných elementů. První element má téměř konstantní frekvenci, kdežto druhý je více frekvenčně modulován. Varovný hlas může být vydáván v několika strukturálních obměnách, respektive jeden z elementů může chybět, přičemž chybějícím může být jak první, tak druhý element.

Variabilita ve vydávání těchto strukturálních obměn nebyla prozatím zkoumána. Nabízí se otázka, zda existují rozdíly ve vydávání těchto strukturálních obměn mezi pohlavími nebo mezi věkovými kategoriemi, což bylo hlavními cíli této studie.

Sociální a rozmnožovací chování sysla obecného by mohlo být příčinou rozdílného užívání jednotlivých typů mezi samci a samicemi. Samice, u nichž se předpokládá, že jsou mláďatům v době opuštění jejich mateřských nor nejbližší, by měly mít větší zájem na jejich ochraně. Původním předpokladem v této studii proto bylo, že by měly ve větší míře než samci používat varovné signály s frekvenčně modulovaným elementem. To se však neprokázalo. Jednou z možností dosažení takových výsledků by mohl být fakt, že u sysla obecného dosud nebylo uspokojivě prostudováno chování týkající se rodičovské péče nebo disperze dospívajících jedinců. Nelze tedy zcela vyloučit, že samci se při vydávání varovných signálů chovají obdobně jako samice.

Výsledky této studie dále neprokázaly rozdíly v základní struktuře mezi dospělými jedinci a mláďaty. Mláďata sysla obecného jsou tedy schopna vydávat kompletní varovný signál krátce po opuštění mateřské nory, což bylo popsáno i u dalších druhů veverkovitých hlodavců.

Tato studie přispívá k lepšímu pochopení jednoho z nejvýraznějších behaviorálních projevů sysla obecného, vydávání varovných signálů. Částečně popsala vnitrodruhovou variabilitu těchto varovných signálů a poukázala na to, že mezi pohlavími či věkovými kategoriemi nejsou zásadní rozdíly v používání jejich strukturálně odlišných typů. Nyní se nabízí otázka, zda je vydávání různých typů varovných hlasů při setkání s predátorem vázáno na určité podmínky vnějšího prostředí.

8 Literatura

- ARMITAGE, K. B. (1981): Sociality as a Life-History Tactic of Ground Squirrels. *Oecologia*. 48: 36-49.
- BALPH, D. M., & BALPH, D. F. (1966): Sound Communication of Uinta Ground Squirrels. *Journal of Mammalogy*. 47: 440-450.
- BARASH, D. P. (1989): *Marmots: social behavior and ecology*. Stanford, Calif, Stanford University Press.
- BEAUCHAMP, G., & RUXTON, G. (2007): False alarms and the evolution of antipredator vigilance. *Animal Behaviour*. 74: 1199-1206.
- BEGON, M., HARPER, J. L., & TOWNSEND, C. R. (1990): *Ecology: individuals, populations, and communities*. Boston, Blackwell Scientific Publications.
- BLUMSTEIN DT, & ARMITAGE KB. (1997): Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist*. 150: 179-200.
- BLUMSTEIN, D. T., & DANIEL, J. C. (2004): Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*. 68: 1257-1265.
- BLUMSTEIN, D. T., PATTON, M. L., & SALTZMAN, W. (2006): Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmots. *Biology Letters*. 2: 29-32.
- BLUMSTEIN, D.T., (2007) in WOLFF, J., & SHERMAN, P. W. (2007): *Rodent societies: an ecological & evolutionary perspective*. Chicago, University of Chicago Press.
- BLUMSTEIN, D. T., VERNEYRE, L., & DANIEL, J. C. (2004): Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271: 1851-1857.
- BRADBURY, J. W., & VEHCENCAMP, S. L. (1998): *Principles of animal communication*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.
- BRADBURY, J., & VEHCENCAMP, S. (2000): Economic models of animal communication. *Animal Behaviour*. 59.

- CALTOVA, P., SCHNEIDEROVA, I., STARCOVA, M., & VOJAR, J., (2011): Vnitrodruhová variabilita ve varovných hlasech sysla obecného. Abstrakt, Kostecké inspirování 2012, Kostelec nad Černými lesy.
- CALTOVA, P., SCHNEIDEROVA, I., STARCOVA, M., & VOJAR, J., (2012a): Vnitrodruhová variabilita ve varovných hlasech sysla obecného. Abstrakt, Zoologické dny, Olomouc.
- CALTOVA, P., SCHNEIDEROVA, I., STARCOVA, M., & VOJAR, J., (2012b): Vnitrodruhová variabilita ve varovných hlasech sysla obecného. Abstrakt, Biodiverzita 2012, Chloumek.
- DAVIS, L. S. (2010): Alarm Calling in Richardson's Ground Squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 66: 152-164.
- DOBSON, F. S., VIBLANC, V. A., ARNAUD, C. M., & MURIE, J. O. (2012): Kin selection in Columbian ground squirrels: direct and indirect fitness benefits. *Molecular Ecology*. 21.
- GUNNARSSON, B. (1985): Interspecific Predation as a Mortality Factor among Overwintering Spiders. *Oecologia*.65: 498-502.
- BURKE DA SILVA, K., MAHAN, C., & DA SILVA, J. (2002): The trill of the chase: eastern chipmunks call to warn kin. *Journal of Mammalogy*. 83: 546-552.
- DAVIS, L. S. (2010): Alarm Calling in Richardson's Ground Squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 66: 152-164.
- DUNFORD, C. (1977): Kin Selection for Ground Squirrel Alarm Calls. *American Naturalist*. 111: 782-785.
- FALLOW, P. M., & MAGRATH, R. D. (2010): Eavesdropping on other species: mutual interspecific understanding of urgency information in avian alarm calls. *Animal Behaviour*. 79: 411-417.
- FLOWER, T. (2011): Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm calls to steal food. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 278: 1548-1555.
- GREENE, E., & MEAGHER, T. (1998): Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls. *Animal Behaviour*. 55.
- GRULICH, I. (1960): Sysel obecný *Citellus citellus* L. v ČSSR. *Acta Academie Scientiarum Českoslovenicae Basis Brunensis*, 32: 473-561.

- HARE, J. F., & ATKINS, B. A. (2001): The Squirrel That Cried Wolf: Reliability Detection by Juvenile Richardson's Ground Squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 51: 108-112.
- HASSON, O. (1991): Pursuit-deterrent signals – communication between prey and predator. *Trends in ecology & evolution*. 6: 325 – 329.
- HOGSTEDT, G. (1983): Adaptation unto death – function of fear screams. *American naturalist*. 121: 562 – 570.
- HOOGLAND, J. (1996): Why do Gunnison's prairie dogs give anti-predator calls? *Animal Behaviour*. 51: 871.
- ITO, R., & MORI, A. (2010): Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 277: 1275-1280.
- KLUMP, G. M., & SHALTER, M. D. (1984): Acoustic Behaviour of Birds and Mammals in the Predator Context; I. Factors Affecting the Structure of Alarm Signals. II. The Functional Significance and Evolution of Alarm Signals. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 66: 189-226.
- KOSHEV, Y. & PANDOURSKI, I. (2008): Structure and variability of alarm calls of European ground squirrel (Rodentia: *Spermophilus citellus* L. 1766) from Western Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*. 60: 99-105.
- LEA, A. J., BARRERA, J. P., TOM, L. M., & BLUMSTEIN, D. T. (2008): Heterospecific eavesdropping in a nonsocial species. *Behavioral Ecology*. 19: 1041-1046.
- LEGER, D. W., BERNEY-KEY, S. D., & SHERMAN, P. W. (1984): Vocalizations of Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Animal Behaviour*: 32, 753-764.
- LEGER, D. W., OWINGS, D. H., & GELFAND, D. L. (1980): Single-note Vocalizations of California Ground Squirrels: Graded Signals and Situation-specificity of Predator and Socially Evoked Calls. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 52: 227-246.
- LE ROUX, A., JACKSON, T. P., & CHERRY, M. I. (2002): Differences in alarm vocalizations of sympatric populations of the whistling rats, *Parotomys brantsii* and *P. littedalei* (Rodentia: Muridae). *Journal of Zoology*. 257: 189-194.
- MACWHIRTER, R. B. (1992): Vocal and Escape Responses of Columbian Ground Squirrels to Simulated Terrestrial and Aerial Predator Attacks. *Ethology*. 91: 311-325.

MAGRATH R.D., PITCHER B.J., & GARDNER J.L. (2009): Recognition of other species' aerial alarm calls: Speaking the same language or learning another? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 276: 769-774.

MATĚJŮ, J. (2010): *Záchranný program sysla obecného (Spermophilus citellus) v České republice = Action plan for the European ground squirrel (Spermophilus citellus) in the Czech Republic*. Praha, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta ve spolupráci s Agenturou ochrany přírody a krajiny České republiky.

MATROSOVA, V. A., VOLODIN, I. A., & VOLODINA, E. V. (2009): Short-Term and Long-Term Individuality in Speckled Ground Squirrel Alarm Calls. *Journal of Mammalogy*. 90: 158-166.

MATROSOVA, V. A., VOLODIN, I. A., VOLODIN, I. A., & VOLODINA, E. V. (2012): Species-specific and shared features in vocal repertoires of three Eurasian ground squirrels (genus *Spermophilus*). *Acta Theriologica*. 57: 65-78.

MILLESİ, E., HUBER, S., DITTAMI, J., HOFFMANN, I., & DAAN, S. (2010): Parameters of Mating Effort and Success in Male European Ground Squirrels, *Spermophilus citellus*. *Ethology*. 104:298-313.

MORTON, E. S. (1975): Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *American Naturalist*. 109: 17-34.

NESTEROVA, N. L. (1996): Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac*). In: Biodiversity in Marmots (Le Berre, M., Ramousse, R. & Le Guelte, L., eds). International Network on Marmots, Moscow-Lyon, 181—186.

NIKOL'SKII, A. A. (1979): Species specificity of alarm call in sousliks (*Citellus*, Sciuridae) of Eurasia. *Zoologicheskii Zhurnal*. 58: 1183-1194. (ex. KOSHEV & PADOURSKI 2008)

OWINGS, D. H., & VIRGINIA, R. A. (1978): Alarm Calls of California Ground Squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 46: 58-70.

RAINEY, H. J., ZUBERBÜHLER, K., & SLATER, P. J. (2004): The responses of black-casqued hornbills to predator vocalisations and primate alarm calls. *Behaviour*. 141: 1263-1277.

RANDALL, J. A., ROGOVIN, K. A., & SHIER, D. M. (2000): Antipredator Behavior of a Social Desert Rodent: Footdrumming and Alarm Calling in the Great Gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48: 110-118.

- RANDLER, C. (2006): Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*) Respond to Alarm Calls of Eurasian Jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology*. 112: 411-416.
- ROBINSON, S. R. (1981): Alarm Communication in Belding's Ground Squirrels. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 56: 150-168.
- SCHNEIDEROVA I., & POLICHT R. (2010): Alarm calls of the european ground squirrel *Spermophilus citellus* and the taurus ground squirrel s. *Taurensis* encode information about caller identity. *Bioacoustics*: 20, 29-43.
- SCHNEIDEROVA I., & POLICHT R. (2012): Acoustic analysis of the alarm call of the Anatolian ground squirrel *Spermophilus xanthopyrmus*: A description and comparison with alarm calls of the Taurus *S. taurensis* and European *S. citellus* ground squirrels. *Naturwissenschaften*. 99: 55-64.
- SEYFARTH, R. M., CHENEY, D. L., & MARLER, P. (1980): Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*. 28: 1070-1094.
- SHERMAN PW. (1977): Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science (New York, N.Y.)*. 197: 1246-53.
- SHRINER, W. (1998): Yellow-bellied marmot and golden-mantled ground squirrel responses to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour*. 55.
- SLOAN, J. L., WILSON, D. R. & HARE, J. F. (2005): Functional morphology of Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*, alarm calls: the meaning of chirps, whistles and chucks. *Animal Behaviour*. 70: 937-944.
- SMYTHE, N. (1970): On the Existence of "Pursuit Invitation" Signals in Mammals. *American Naturalist*. 104: 491 -.494.
- TRIVERS, R. (2009). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*. 46: 35-57.
- VESELOVSKÝ, Z., & DUNGEL, J. (2005): *Etologie: biologie chování zvířat*. Praha, Academia.
- VOLODIN, I. A. (2005): Individuality of alarm calls in the spotted suslik (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 84: 228-235.
- WARING GH. (1966): Sounds and communications of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Animal Behaviour* 14: 177-83.
- WATERMAN, J., & ROTH, J. (2007): Interspecific associations of Cape ground squirrels with two mongoose species: benefit or cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61: 1675-1683.

WOODLAND, D. J., JAAFAR, Z., & KNIGHT, M.-L. (1980): The "Pursuit Deterrent" Function of Alarm Signals. *American Naturalist*. 115: 748-753.

9 Přílohy

1 Charakteristika lokalit

2010	Okres	Souřadnice	Typ biotopu	Nadmořská výška (m. n. m.)	Velikost populace	Management	Datum výzkumu
Letňany	Praha – město	N 50° 07' 53.2" E 14° 31' 34,8"	letišťe, golfové hřiště	276	650	kosení	25.5. - 11.6.
Hrušovany	Brno – venkov	N 49° 01' 49.7" E 16° 35' 06.2"	zahrady, vinice	194	100	kosení?	28. - 29.7.
Raná	Louny	N 50° 24' 16.6" E 13° 46' 10.9"	xerothermní travinná společenstva	355	250	kosení, pastva	23. - 25.6.
Velké Pavlovice	Břeclav	N 48° 54' 39.0" E 16° 48' 15.0"	zahrady, vinice, pole	206	40	kosení, částečné zarůstání	29.6.
Roudnice nad Labem	Litoměřice	N 50° 24' 29.7" E 14° 13' 55.5"	letišťe	222	100	kosení	1.7.

2011	Okres	Souřadnice	Typ biotopu	Nadmořská výška	Velikost populace	Management	Datum výzkumu
Letňany	Praha – město	N 50° 07' 53.2" E 14° 31' 34,8"	letišťe, golfové hřiště	276	650	kosení	květen – červenec
Raná Hrádek	Louny	N 50° 24' 18.5" E 13° 44' 57.8"	letišťe	255	130	kosení	28. - 29.6.
Raná	Louny	N 50° 24' 16.6" E 13° 46' 10.9"	xerothermní travinná společenstva	355	250	kosení, pastva	17. 7.7.
Biskoupky	Brno – venkov	N 49° 05' 39.3" E 16° 17' 15.0"	louky v údolí řeky Jihlavy	240	110	kosení	23. - 24.6.
Kolín	Kolín	N 50° 00' 15.7" E 15° 10' 30.6"	letišťe	270	50	kosení	4.7. 6.7.
Mohelno	Třebíč	N 49° 06' 35.7" E 16° 10' 55.9"	louky, Mohelenská hadcová step	364	70	nevhodné kosení	20.6.

2 Počty odchycených jedinců

2010	počet odchycených	dospělí	♀	♂	mlád'ata	♀	♂
Letňany	13	11	5	6	2	0	2
Hrušovany	10	1	1	0	9	6	3
Raná	20	4	4	0	16	12	4
Velké Pavlovice	7	0	0	0	7	6	1
Roudnice nad Labem	23	11	7	4	12	8	4
2011							
Letňany	21	16	10	6	5	2	3
Raná Hrádek	40	17	10	7	23	11	12
Raná	56	21	14	7	35	20	15
Biskoupky	7	4	2	2	3	1	2
Kolín	24	4	4	0	20	10	10
Mohelno	36	19	10	9	17	3	14
Σ	257	108	67	41	149	79	70

3 Rozhodnutí o povolení výjimky za základních podmínek ochrany zvláště chráněných živočichů

4 Fotodokumentace



Obr 6: Nahrávání varovných hlasů, letiště Letňany



Obr 7: Nastrožená živočytá past



Obr 8: Nastražená odchyťová smyčka