

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Reakce sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky
(*Cyanistes caeruleus*) na konspecifické a heterospecifické
varovné hlasy v hnízdním kontextu**

Diplomová práce

Bc. Marika Davidková

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2022

Davidková, M., 2022: Reakce sýkory koňadry (*Parus major*) a sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) na konspecifické a heterospecifické varovné hlasy v hnízdním kontextu [Responses of Great Tit (*Parus major*) and Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*) to conspecific and heterospecific alarm calls in nesting context. Mgr. thesis in Czech.] – 45 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The following work contains an analysis of behavioural responses of Eurasian blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and Great tits (*Parus major*) to heterospecific and conspecific alarm calls of Eurasian blue tit, Great tit, and allopatric Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*) and Varied Tit (*Sittiparus varius*). Song of Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*) was used as a baseline stimulus. I recorded and analyzed the following types of behaviour: the presence in the nearby surroundings of the nestbox, alarm calling, song and other calls.

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

V Českých Budějovicích, 13. dubna 2022

Bc. Marika Davidková

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda vyjádřila nesmírnou vděčnost všem mně blízkým lidem, kteří při mně stáli jak v průběhu magisterského studia, tak i před ním, ale také, že tu pro mě jsou v jeho závěru. Ani nedokážu dostatečně vyjádřit, jak moc si vážím práce, vedení a podpory svého školitele Petra Veselého. Je školitelem, jakého si každý student může jen přát. Díky jeho smyslu pro logiku, systematicčnost a klidnou hlavu jsem se dokázala vypořádat se všemi překážkami při přípravě této práce. Dále bych chtěla poděkovat svému partnerovi za to, že ve mně po celou dobu věřil a trpělivě se mnou po dlouhá léta prožíval všechny strasti studentského života. Chtěla bych poděkovat i rodičům za jejich podporu. V neposlední řadě bych chtěla vzdát velké díky svým přátelům, kteří mě motivovali k tomu vydat ze sebe to nejlepší a věřili, že to dokážu.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Antipredační chování	1
1.1.1	Obrana hnízd.....	3
1.2	Varovné hlasy	4
1.2.1	Funkce varovných hlasů	5
1.2.2	Reakce na varovné hlasy	5
1.2.3	Informace o predátorovi	6
1.2.4	Podvodné varovné hlasy.....	7
1.2.5	Heterospecifické varovné hlasy.....	7
1.2.6	Varovné hlasy sýkorovitých	8
1.3	Smíšená hejna a mezidruhová hierarchie.....	9
1.3.1	Socialita u sýkorovitých	10
2	Cíle.....	12
3	Metodika	13
3.1	Studované druhy	13
3.1.1	Sýkora modřinka	13
3.1.2	Sýkora koňadra	13
3.2	Lokalita	14
3.3	Nahrávky.....	15
3.4	Experiment.....	16
3.5	Reakce.....	16
3.6	Statistické zpracování	17
4	Výsledky	20
4.1	Sýkora modřinka.....	20
4.1.1	První kanonická osa.....	20
4.1.2	Druhá kanonická osa	21
4.2	Sýkora koňadra	22
4.2.1	První kanonická osa.....	22
4.2.2	Druhá kanonická osa	24
5	Diskuze	26
5.1	Heterospecifické varovné hlasy	26
5.2	Konspecifické varovné hlasy	27
5.3	Hnízdní vs. zimní kontext.....	28

5.4	Vliv stáří a počtu mlád'at	28
6	Závěr	29
7	Reference	30
	Přílohy	39

1 Úvod

1.1 Antipredační chování

Každý druh je do jisté míry vystaven predaci. Predace je silnou selektivní silou a je důležitá pro evoluci adaptací, jako jsou různé ochranné struktury (např. krunýře, bodliny), kryptické nebo aposematické zbarvení, chemická obrana v podobě jedů a další. Paleta antipredačního chování je pestrá (Gochfeld, 1984; viz Obr. 1). Predační tlak formuje u kořisti různé antipredační strategie, od kypse a mimikry přes obezřetnost až k varovným signálům, protiútoky na predátora nebo útěku. Strategie se liší podle toho, zda je predátor přítomen nebo ne. V jeho přítomnosti potenciální kořist vydává chemické, zvukové i vizuální varovné signály, ale může se i ukryt nebo se ho snažit odehnat. Varovné signály pak mohou vnímat i další jedinci stejného nebo jiného druhu žijící ve stejném prostředí jako daná potenciální kořist, na kterou je útočeno či která je predátorem ohrožována. Predace formuje a ovlivňuje i evoluci sociality (Pulliam & Caraco, 1984). V případě ptáků tak ovlivňuje sociální strukturu v hejnech a jejich vytváření, párovací systémy nebo koloniální hnízdění (Pulliam & Caraco, 1984).

Table I. Categories of Nest Protection Behavior

Habitat and nest site selection
Protected site
Avoidance of ungulate herds or human activity
Cryptic site
Spacing out
Cryptic nest-building and parental care
Incubation and feeding of young
Cryptic young hide or remain immobile
Predator-induced nest protection behavior
Nest-departure behavior
Early surreptitious departure
Fly-away trick
Sitting tight
Special behaviors
Egg and chick covering
Chick carrying
Distraction displays
Directly related to departure
Explosive departure
Impeded flight and incapacitation displays
Running behaviors
Crouched run
Upright or rapid run
Wing-out run
Rodent run
Other distraction displays
Injury-feigning or broken wing
Tail flagging
Agitated circling flight
Erratic fluttering
Displacement activities
False brooding
False feeding
False swimming
Pseudo-sleeping
False maintenance behavior
False reproductive behavior
Aggressive behavior
Approach
Aggressive circling and scolding
Mobbing and attacking
Ungulate display
Parent(s) leads young away

Obr. 1: Souhrnný seznam typů chování při obraně hnízda před predátorem (převzato z Gochfeld, 1984).

1.1.1 Obrana hnízd

Mortalitu mláďat nejnvýznamněji ovlivňuje predace hnízd, a proto je pro rodiče důležité své hnízdo bránit. Většinou predátor zlikviduje celý jeho obsah a často se mu podaří zničit jedné samici více hnízd (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Wiklund, 1995). U pěvců bývá predátory zničeno i přes 50 % vajec a zabito přes 60 % mláďat (Ricklefs, 1969). Intenzita obrany hnízda by měla být kompromisem mezi pravděpodobností přežití současné snůšky a rodičů s ohledem na přežití případných budoucích mláďat (Carlisle, 1982; Winkler, 1987).

Obrana hnízd před predátory zahrnuje dvě strategie – preventivní (co možná nejlepší ukrytí hnízda) a aktivní obranu při jeho napadení. Když jedinec zaregistruje predátora v okolí hnízda, může zvolit některou z následujících taktik. Buď se na sebe může pokusit neupozorňovat a do poslední chvíle v klidu sedět a doufat, že si jeho ani hnízda predátor nevšimne, anebo odletět (Westmoreland, 1989). Když se ovšem rozhodne hnízdo bránit, tak vykazuje jiné typy chování, které odvádějí predátorovu pozornost od hnízda. K takovým chování patří obranný postoj (pták drží křídla vertikálně od těla) nebo předstírání zranění (Simmons, 1952; Simmons, 1955). Také se může pokusit oklamat predátora tím, že napodobuje běžícího hlodavce (přikrčením a běháním po zemi) nebo předstírá sezení na neexistujícím hnízdě (Gochfeld, 1984). Pozornost predátora může přilákat i vokalizováním na jiném místě, než je hnízdo, popolétáváním nebo přímým nalétáváním na predátora (Gochfeld, 1984; Simmons, 1955). Všechny tyto typy chování se mohou v závislosti na okolnostech kombinovat. V tom případě rozhoduje, jak dobře je hnízdo skryto (např. Murphy, Cummings & Palmer, 1997), typ predátora (Kleindorfer, Fessl & Hoi, 2005), pohlaví a druhová příslušnost rodičů (Kruuk, 1964; Weidinger, 2002). Intenzitu obrany hnízd určuje, kromě pravděpodobnosti přežití mláďat (současných i budoucích) a rodičů, několik dalších faktorů. Mezi ně patří pohlaví rodičů (např. Curio, 1980), stáří (např. Andersson, Wiklund & Rundgren, 1980) a počet mláďat (např. Curio, Regelman & Zimmermann, 1984) nebo pravděpodobnost založení náhradních snůšek (vzhledem k věku rodičů a fáze hnízdní sezóny, např. Curio, Regelman & Zimmermann, 1984).

Nejčastějším typem chování při obraně hnízd je varování (Montgomerie & Weatherhead, 1988). Ptáci na hnízdě při něm často svá varování diferencují. Například bramborníček africký (*Saxicola torquatus*) rozlišuje „whits“ varování, které je směřováno k mláďatům, jež se následně ztiší a „chacks“ varování, které má spolu s létáním odvést predátora od hnízda (Greig-Smith, 1980). Čížek žlutý (*Carduelis tristis*) zase vydává buď „sweeet“ varování, které poutá pozornost ostatních čížků nebo „bearbee“, které má nejspíše za úkol uklidnit mláďata (Knight & Temple, 1986).

1.2 Varovné hlasy

Komunikace mezi zvířaty je založena na předávání informací mezi dvěma a více jedinci. Podstatné je zjistit, jak je informace v signálu zakódována. Informace se přenáší mezi zdrojem a příjemcem. Jeden z typů komunikace jsou varovné hlasy. Varování, i přes svou energetickou náročnost a vystavení se ohrožení skýtá určité výhody. Zprvce na skupinové úrovni, kdy celá skupina těží ze získaných informací o ohrožení. Ztráta, třebaže i nepříbuzných, členů skupiny je pro jedince nevýhodná (Smith, 1986). Zadruhé na příbuzenské úrovni, protože je výhodné varovat před nebezpečím jedince, se kterými varující sdílí geny (Hamilton, 1963; Smith, 1965; Dawkins, 1976; Sherman, 1977). A zatřetí jsou tu výhody i na úrovni jedince, protože se varováním může zvýšit jedincova fitness. Varující jedinec má pozitivní vyhlídky na případnou reciprocitu ve varování od ostatních jedinců (Trivers, 1971) a v následném rozruchu způsobeném jeho varováním se může varující jedinec predátorovi ztratit (Charnov & Krebs, 1975). Varování může dopomoci k semknutí skupiny, čímž se snižuje úspěšnost predátora (Owens & Goss-custard, 1976; Hamilton, 1971) anebo se skupina může začít chovat krypticky, a tak se vyhnout skupině predátorů.

Varování je doménou hlavně sociálních živočichů, protože ve skupinách je snazší se predátorovi bránit. Dokazuje to příklad, kdy byl jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*) méně úspěšný při útocích na velkou skupinu holubů hřivnáčů (*Columba palumbus*) než při napadení jedince či menší skupiny (Kenward, 1978). Jak důkladně bude skupina bránit své členy, závisí na její velikosti. Pokud je nad optimem své velikosti, ztráta několika členů není takový problém, jako když je skupina menší (Hamilton, 1971). Pokud je skupina příliš malá, ztráta dalších jedinců může snižovat fitness celé skupiny a je třeba před nebezpečím varovat. Pokud je ovšem skupina příliš velká, může být v některých případech přijatelné o některé členy přijít, a tak se úroveň varování snižuje na minimum. Ve skupině se rozlišuje také hodnota jednotlivých členů – upřednostňována jsou taková varování, která mohou ochránit členy s vyšší hodnotou pro skupinu (rozhodujícím faktorem bývá věk a pohlaví jedince). Ve skupině kočkodanů varují dospělí jedinci více, když je skupina ohrožena predátorem dospělých než predátorem mlád'at, a to i když jsou mlád'ata přítomna (Cheney & Seyfarth, 1981).

Varovný hlas jako takový je formován specifickými podmínkami. Jeho zdroj (jedinec) by měl být špatně lokalizovatelný predátorem, ale zároveň by měl být co možná nejsnadněji rozpoznatelný ostatními jedinci ve skupině (Marler, 1955). Jedině tak se vyváží výhody a nevýhody varování. Varovný hlas tedy formuje jeho lokalizovatelnost a rozpoznatelnost. Malí savci a pěvci vydávají vysokofrekvenční varovné hlasy, které jsou predátory těžko

lokalizovatelné (Melchior, 1971; Owings & Virginia, 1978; Brown, 1982). Varovné hlasy také mívají nízkou amplitudu, takže se s postupující vzdáleností rychle tlumí prostředím (Schleidt, 1973). Hůře se šíří na větší vzdálenosti, a tak je jedinci nacházející se v blízkosti varujícího varování slyší dobře, avšak predátor, který je zpravidla dál, je už neuslyší.

1.2.1 Funkce varovných hlasů

U varovných hlasů se rozlišuje, zda je varovný signál směřován k predátorovi nebo k ohroženým jedincům (nebo k oběma), a dále do jaké míry je pro varujícího výhodné před predátorem varovat. Varování má několik účelů. Může predátora přinutit se stáhnout, protože ten přišel o moment překvapení (Zuberbühler a kol., 1999). Varující jedinec zároveň sníží pravděpodobnost, že na něj predátor zaútočí. Varování také snižuje pravděpodobnost, že ten samý predátor bude v budoucnu útočit znovu. Predátoři se totiž vrací na místa, kde byli v minulosti při lovu úspěšní (Curio, 1976). A tak je smysluplné na predátora varovat například v hnízdním kontextu.

Jak v příbuzenských, tak nepříbuzenských skupinách jedinci před nebezpečím obvykle varují. Skupině, kde varování funguje dobře, se zvyšuje totiž fitness, například tak, že skupina predátorovi unikne (Elgar, 1989; Chapman, Chapman & Lefebvre, 1990; Stanford, 1998). Také u varování funguje reciprocita, takže pokud spolu jedinci sdílejí životní prostor dostatečně dlouho, můžou si službu ve formě varování vzájemně opětovat (Trivers, 1971). I když to varujícího dočasně ohrozí, v případě, že jsou poblíž jeho příbuzní, je obvykle varuje (Smith, 1965). Varuje je, i když je predátorem chycen, aby se ostatní stihli před predátorem ukrýt nebo naopak přišli varujícímu na pomoc. Přilákáním dalších jedinců se také rozptýlí predátorova pozornost. Ostatní na něj pak můžou zaútočit nebo chyceného jedince jinak bránit (Hoogland & Sherman, 1976; Rohwer, Fretwell & Tuckfield, 1976).

1.2.2 Reakce na varovné hlasy

Nejběžnější reakcí při zaregistrování varování je obezřetnost (vigilance). Čím déle trvá varování, tím je stav obezřetnosti delší (Rauber & Manser, 2017). Jak ukázal Hare (1998) u sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*), pokud se ale varování často opakuje, obezřetnost začne pomíjet z důvodů habituace. Další častý typ reakce na varovný hlas je strnulost (imobilita). Strnulostí v reakci na varování rodičů na predátora běžně reagují mláďata (Miller, 1980; Thompson & Liebreich, 1987).

Další typy reakcí na varovné hlasy jsou aktivnější. Prvním je mobbing, neboli aktivní obtěžování predátora za účelem jeho odehnání. Mobbing je výraznější formou varovného hlasu,

který dává predátorovi jasně najevo, že byl spatřen a snaží se ho odehnat. Na predátora má zjevně vliv, protože když Flasskamp (1994) vystavil malé sovy nahrávkám mobbingu kosa černého (*Turdus merula*), rozrušeně popolétávaly a snažily se schovat. I mobbing je často k vidění v obraně hnízd, kdy má kromě odehnání predátora (např. Shalter, 1979) umlčet či přehlušit mláďata (Windsor & Emlen, 1975; Burger, 1981). Poslední možností v reakci na varovný hlas je útek, který je při útoku predátora často doprovázen tzv. „*distress call*“. Ten může mít funkci volání o pomoc, mobbingu, varování ostatních nebo polekání původního a přivábení druhého predátora (představujícího nebezpečí pro původního predátora; Neudorf & Sealy, 2002).

1.2.3 Informace o predátorovi

Důležité studie, které si pokládaly otázky, jestli a jak je informace o predátorovi zakódována ve varovných hlasech, byly provedeny na kočkodanech červenozelených (*Chlorocebus pygerythrus*; Seyfarth, Cheney & Marler, 1980), syslech veveričích (*Otospermophilus beecheyi*; Owing & Virginia, 2010) a kurech domácích (*Gallus gallus domesticus*; Evans, Evans & Marler, 1993). Jestli se varovné hlasy liší podle typu predátora bylo zkoumáno na tetřevích, jeřábích, kachnách, bahňácích a samozřejmě pěvcích (např. Goodwin, 1953; Starkey & Starkey, 1973; Walters, 1990; Manser, 2001; Seddon, Tobias & Alvarez, 2002; Suzuki, 2016).

Řada dalších výzkumů prokázala, že se zvířata dokáží pomocí svých varovných hlasů vyjádřit typ nebo vzdálenost predátora. Například kočkodan Campbellův (*Cercopithecus diana*) dokáže produkovat a rozlišit varování na pozemního a vzdušného predátora a kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) ve svém varování kóduje nejen informace o druhu predátora, ale i o jeho lokaci a vzdálenosti (Murphy, Lea & Zuberbühler, 2013). U surikaty (*Suricata suricatta*) je systém varovných hlasů vylepšený o více typů varování (Manser, Seyfarth & Cheney, 2002). Surikaty umí pomocí svých varovných hlasů upozornit i na míru ohrožení, v takových případech se ovšem stírají rozdíly mezi varováními na určité typy predátorů (Manser, 2001). Mezi ptáky lze uvést příklady jako flétnák australský (*Gymnorhina tibicen*) varující na predátora podle jeho vzdálenosti (Dutour, Suzuki & Wheatcroft, 2020) nebo sýkora rezavoboká (*Baeolophus bicolor*) varující na predátora podle jeho vzdálenosti a velikosti (Courter & Ritchison, 2010).

Sýkory japonské (*Parus minor*) hnízdící v dutinách stromů rozlišují ve svém varování který druh predátora je zrovna ohrožuje (Suzuki, 2011; Suzuki, 2012). Konkrétně, zda jde o vránu hrubozobou (*Corvus macrorhynchos*) nebo o užovku japonskou (*Elaphe climacophora*) – ostatní

dospělé sýkory koňadry v doslechu se rozhlížejí buď po vráně na nebi, nebo po užovce na zemi. Mláďata se buď skrčí v hnízdě, když slyší varování na vránu nebo povylítají z hnízda, pokud se jedná o varování na užovku (v experimentu šlo o 17denní mláďata, která jsou již schopná vylézt z hnízda ven; Suzuki, 2011).

1.2.4 Podvodné varovné hlasy

Nereagovat na varovný hlas je zpravidla příliš riskantní. Toho občas využijí některé druhy, aby se snáze dostali k potravě nebo jiným zdrojům a dopustí se tak podvodných varování. Asi nejznámějším příkladem podvodného varovného hlasu je varování drongo afrického (*Dicrurus adsimilis*; Ridley & Raihani, 2007; Flower, 2011). Drongo za účelem krádeže potravy surikatám vydává falešný varovný hlas, který je totožný s pravým varovným hlasem, na nějž surikaty (Flower, 2011) a timálie stračí (*Turdoides bicolor*; Ridley & Raihani, 2007) reagují. Drongové je totiž obvykle varují před nebezpečím, a proto na ně oba druhy reagují i přes pravděpodobnost, že se jedná o falešný poplach. Jedinou výjimkou je, když je skupina timálií dostatečně velká, to jsou pak drongové i aktivně odháněni (Ridley & Raihani, 2007). Na druhou stranu, když je timálií málo, drongové jsou ve skupině tolerováni a timálie reagují kromě pravých i na jejich falešné varovné hlasy, protože tak samy mohou trávit méně času ostražitostí a více hledáním potravy (Radford a kol., 2011). Podobně využívají ke svému prospěchu špatnou viditelnost na větší vzdálenost v deštném pralese tangara vícebarevná (*Lanio versicolor*) a mravenčík modrošedý (*Thamnomanes schistogynus*; Munn, 1986). Vydávají falešné varovné hlasy, aby vyrušili jiné ptáky od krmení a sami tak ulovili více hmyzu.

Snazší získání potravy vydáváním falešných varovných hlasů využívají i malpy hnědé (*Cebus apella nigrurus*; Wheeler, 2009), a to konkrétně submisivnější jedinci, nebo sýkory (Matsuoka, 1980; Møller, 1988). Sýkory koňadry falešně varují v přítomnosti vrabce (*Passer* sp.; Møller, 1988) a Matsuoka (1980) vypočetl podobné chování i u sýkory lužní (*Parus montanus*) a sýkory babky (*Parus palustris*) v přítomnosti pěnkavy jikavce (*Fringilla montifringilla*).

1.2.5 Heterospecifické varovné hlasy

Četné příklady druhů rozeznávajících varovné hlasy jiných druhů (např. McKee Shriener, 1998; review Magrath a kol., 2015), tedy heterospecifické varovné hlasy, ukazují na skutečnost, že rozeznávání heterospecifického varování není výjimečným jevem. Často je výhodné rozumět a reagovat na takový typ volání, když mají druhy stejného predátora, obývají stejný habitat nebo mají v některých parametrech podobné varovné hlasy, ale nemusí to být vždy pravidlem.

Heterospecifické varování není rozpoznáváno jen příbuznými druhy nebo druhy žijících ve smíšených hejnech (Gaddis, 1980; Haftorn, 2000; Goodale & Kotagama, 2008; Dutour, Lengagne, & Léna, 2019), ale i mezi fylogeneticky vzdálenějšími druhy, jako například mezi veverkami obecnými (*Sciurus vulgaris*) a varujícími sojkami obecnými (*Garrulus glandarius*; Randler, 2006). Reakce na heterospecifický varovný hlas je umožněna díky vrozenému rozpoznání konspecifického varovného hlasu (který je zase rozeznáván vrozeně) vůči heterospecifickému a jeho zobecnění (Ghirlanda & Enquist, 2003). Díky porozumění heterospecifickým varovným hlasům získá jedinec větší množství informací o případném, pro něj relevantním nebezpečí (Seppänen a kol., 2007). Je to i díky tomu, že varující druh má lepší rozhled po okolí, jako v již zmíněném případě se sojkami a veverkami (Randler, 2006).

Heterospecifické varovné hlasy jsou rozpoznávány jak u sympatrických, tak u alopatrických druhů. Například sympatricky žijící druhy kočkodanů (kočkodan Campbellův a kočkodan Dianin, *Cercopithecus diana*) jsou schopny reagovat navzájem na své varovné hlasy a rozlišit podle nich typ predátora (Zuberbühler, 2001). Vrána černá (*Corvus corone*, Bílá a kol., 2017) a krkavec velký (*Corvus corax*; Nácarová a kol., 2018) zase reagují na varování kavky obecné (*Corvus monedula*).

Alopatricky jsou rozeznávány například varování střízlíka karolinského (*Thryothorus ludovicianus*, americký druh) popeláčem šedým (*Struthidea cinerea*, australský druh; Johnson a kol., 2003) nebo varování sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*), což je americký druh, rozeznávané evropskou sýkorou koňadrou (*Parus major*; Randler, 2012; Salis a kol., 2020). Reagují na sebe i alopatrické druhy krkavcovitých, konkrétně krkavec velký na sojkou chocholátou (*Cyanocitta cristata*; Davidková a kol., 2020). Důvodem funkčnosti těchto hlasů je podobnost mezi nimi, která je výsledkem evolučního tlaku na formu varovných hlasů, které mají zpravidla např. velký frekvenční rozsah.

1.2.6 Varovné hlasy sýkorovitých

Bohatost hlasového repertoáru sýkorovitých je již dlouho středem pozornosti mnoha výzkumných skupin i jednotlivců (např. Krams a kol., 2012; Landsborough, Wilson & Mennill, 2020; Suzuki, 2011, 2012, 2016). Dokonce se objevily domněnky o tom, že volání typu “chick-a-dee“, které vydávají některé severoamerické druhy sýkor, je nejkompexnějším systémem ze všech hlasů hned po lidské řeči (Hailman, Ficken & Ficken, 1985). Právě “chick-a-dee“ varování především sýkory černohlavé bylo podrobena asi nejdetailnějšímu zkoumání (Krams a kol., 2012). Kombinováním pořadí tónů (A, B, C a D) je možné do tohoto varování

zakódovat informace o volajícím jedinci (Charrier, Bloomfield & Sturdy, 2004). Toto volání však není vydáváno jen v kontextu predátora, lze jej použít také pro teritoriální volání nebo když je nalezen nový zdroj potravy (Smith, 1997). Pomocí “chick-a-dee“ volání si ale sýkory především předávají informace o predátorovi a míře ohrožení (Templeton a kol., 2005; Courter & Ritchison, 2010; Congdon a kol., 2016). Např. menší druhy dravců mohou lépe manévrovat a představují tak pro sýkory větší hrozbu než druhy velké (Templeton a kol., 2005; Salis a kol., 2020). Podle frekvenčního posazení varovného hlasu mohou sýkory kódovat velikost predátora. Naopak podle počtu slabik „dee“ umí kódovat informaci o jeho vzdálenosti, a tedy aktuálnosti rizika. Informace v “chick-a-dee“ varování jsou navíc rozpoznávány i jinými druhy (funguje jako heterospecifický varovný signál; Templeton & Greene, 2007; Randler, 2012; Salis a kol., 2020).

Do komplexu “chick-a-dee“ volání je možno zahrnout nejen několik druhů severoamerických sýkor (Congdon a kol., 2016), ale také např. varování sýkory modřinky (Klump & Curio, 1983), které má podobnou strukturu, nebo další druhy sýkor. Lze předpokládat, že tento typ volání je jakýmsi univerzálním varovným hlasem sýkor a lze tedy i předpokládat, že všechny varovné hlasy sýkor mají možnost kódovat informace o nebezpečnosti a typu predátora. U evropských sýkor lze rozlišit dva typy varování podle ohroženosti predátorem – “seet“ call a mobbing call. “Seet“ volání je reakce na letícího dravce, tedy přímé ohrožení, zatímco mobbing call u sýkor je upozorněním a někdy i útokem na blízkého predátora, ať už jde o dravce, hada či savce (do této skupiny by spadalo “chick-a-dee“ varování). “Seet“ varování jsou těžko lokalizovatelná, protože slouží jen k upozornění na nebezpečí a mobbing call je naopak lokalizovatelný snadno, aby podpořil další jedince k případné obraně a útoku na predátora (Caro, 2005; Hetrick & Sieving, 2011).

1.3 Smíšená hejna a mezidruhová hierarchie

Vytvářet smíšená hejna se vyplácí obzvlášť ve ztížených podmínkách prostředí jako je období zimy, kdy je obtížnější shánět si potravu a zároveň se bránit predátorům. Sridhar, Beauchamp a Shanker (2009) shrnují, že dva hlavní důvody ke sdružování ptáků do smíšených hejn je zvýšení účinnosti při získávání potravy a snížení rizika predace.

Riziko predace se snižuje uprostřed hejna (*selfish-herd effect*; Hamilton, 1971) a s vyšším počtem jedinců v hejnu. Při velkém počtu jedinců v hejnu se snižuje pravděpodobnost, že predátor zaútočí zrovna na daného jedince, protože je pro predátora obtížnější ho zaměřit a zaútočit na něj (*confusion effect*; Neill & Cullen, 1974). S vyšším počtem jedinců je také predátor snadněji odhalen (“*many-eyes*“ *effect*).

Snazšího získávání potravy v takových hejnech lze dosáhnout hlavně díky investování energie do hledání potravy (všímání si potravy, kterou ostatní z hejna mohli přehlédnout a vytipování stanovišť bohatých na potravu; Krebs, 1973; Beauchamp, 2005) namísto obezřetnosti, která za jiných okolností stojí nezanedbatelné úsilí.

Sridhar, Beauchamp a Shanker (2009) došli k závěru, že vzhledem k možnosti strávit více času hledáním potravy než obezřetností, mají jedinci ve smíšených hejnech více příležitostí k získání potravy a že je pro formování těchto hejn významnou motivací právě predace. Také díky srovnání velkého množství literatury vyprofilovali charakteristiky smíšených hejn. Tvoří je spíše druhy menších ptáků, preferenčně inaktivních a žijících na stromech (nikoli na zemi).

Jedna z dalších výhod spoluzití ve smíšených hejnech vyplývá z odlišností v nich žijících druhů. Pokud se příslušníci různých druhů živí různou potravou, nekonkurují si. Proto i když je jedinců v hejnu víc, potravy pro každého z nich není méně a jsou zároveň lépe chráněni před predátory než v menším jednodruhovém hejnu. Sýkory koňadry tímto způsobem benefitují z přítomnosti sýkory modřinky a sýkory babky (*Poecile palustris*). Ze všech tří zmíněných druhů se krmí sýkory koňadry ve smíšeném hejnu nejčastěji (Sasvári, 1992). Morse (1978) pozoroval na Britských ostrovech mezi pěvci různé typy a frekvence smíšených zimních hejn. Nejpočetnějším, a také nejčastějším druhem ve smíšených hejnech byla sýkora modřinka, jež stojí v hierarchii hejn pod sýkorou koňadrou, která je ze všech druhů nejdominantnější (Morse, 1978).

Negativní stránkou spoluzití více druhů je spolu s vyšším počtem jedinců i přibývající stres, a to hlavně pro submisivnější jedince (Sasvári, 1992), který jim může oslabit imunitu a snížit rezistenci k patogenům a parazitům (Krams a kol., 2012). Nehledě na to, že se případní parazité i patogeny početnější skupinou šíří efektivněji a rychleji.

1.3.1 Socialita u sýkorovitých

U sýkorovitých nalezneme komplexní a atypické sociální uspořádání, které se v průběhu roku mění (Ekman, 1989). Na jaře a začátkem léta pár obhájí své teritorium a vyvádí mláďata. Ke konci léta se tato mláďata shlukují do nepřibuzenských hejn, kde se ustanovuje hierarchie. Postavení ve skupině následně určuje, jakou bude mít jedinec biologickou zdatnost, protože ovlivňuje jak přístup k potenciaálním partnerům a potravě, tak stupeň rizika predace. Často jsou níže postavení členové hejna nuceni shánět si potravu na okrajích hejnem obývaném areálu, kde je větší pravděpodobnost predace (Smith, 1991). Po ustanovení uspořádání v hejnu zůstává jeho struktura stálá až do začátku dalšího jara.

Mezi sýkorovitými existují i výjimky z tohoto obvyklého uspořádání. Kromě toho, že u některých druhů, jako například sýkory černé (*Parus niger*) zůstávají mláďata s rodiči někdy déle (Tarboton, 1981), se jiné druhy vůbec do hejn nesdružují a zůstávají v párech po celý rok (Krams a kol., 2012). Na druhou stranu se mezi některými druhy tvoří i smíšená hejna, jako mezi sýkorou modřinkou a sýkorou koňadrou. V tomto případě jde o ne zcela hierarchicky stabilní prolínající se hejna s překrývajícími se teritorii (Ekman, 1989).

Romero (2021) ve své práci studovala v těchto volných smíšených hejnech sýkor koňader a sýkor modřinek jejich reakce na heterospecifické varovné hlasy na krmítku. Tyto sýkory si sice mimo hnízdní sezónu, kdy byly pokusy prováděny, kompetují (Dhondt & Eyckerman, 1980), ale na svá varování by měla reagovat. Byly jim pouštěny i varovné hlasy dalších druhů sýkor, sýkory lužní, sýkory černohlavé a sýkory proměnlivé (*Sittiparus varius*). Sýkory modřinky reagovaly z těchto varovných hlasů jen na konspecifický varovný hlas a na varovný hlas sýkory černohlavé. Sýkory koňadry reagovaly jen na sýkoru černohlavou a sýkoru proměnlivou. Zdá se tedy, že v tomto kontextu dokáží sýkory vnímat i neznámá varování správně.

Shalter (1979) prokázal, že hnízdící sýkory modřinky reagují na nahrávky mobbing callu více poblíž hnízdicích druhů, se kterými tvoří mimo hnízdní dobu smíšená hejna. Na směs “seet“ volání a mobbing callu reagovaly také většinou mobbingem (11 hnízd ze 16). Na samostatné “seet“ volání v prvních sekundách odlétávaly a schovávaly se, ale tyto reakce byly rychle vystřídány mobbingem. V každém případě i přes tuto reakci nepřestávali rodiče mláďata krmit. Při pouštění nahrávek “seet“ varování se vracely na hnízdo dřív rodiče starších mláďat (12 až 13denních), zatímco rodičům nejmladších mláďat trvalo vrátit se k hnízdu nejdéle.

Moje práce navazuje jak na práci Romero (2021) tak na práci Shaltera (1979). Podobně jako Romero jsem přehrávala konspecifické, heterospecifické známé a heterospecifické neznámé varovné hlasy. Podobně jako Shalter jsem pokusy prováděla v hnízdní době, ve stádiu krmení mláďat. Srovnání s těmito pracemi mi umožní zjistit, jak se na reakcích sýkor odráží jejich mezidruhové vztahy a predační tlak v době hnízdění.

2 Cíle

Cílem mé práce je otestování reakce sýkory modřinky a sýkory koňadry na heterospecifické varovné hlasy dalších sýkorovitých v hnízdním kontextu. Testovány byly tyto hypotézy:

- 1) Oba druhy sýkor reagují stejně jak na konspecifický, tak na heterospecifický varovný hlas.
- 2) Oba druhy sýkor reagují na heterospecifický varovný hlas silněji než na kontrolní hlas, tj. na zpěv pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*).
- 3) Oba druhy sýkor reagují na známý heterospecifický varovný hlas silněji než na neznámý heterospecifický varovný hlas.
- 4) Sýkora modřinka reaguje, vzhledem k jejímu submisivnějšímu postavení ve smíšených hejnech se sýkorou koňadrou, na varování sýkory koňadry silněji než *vice versa*.

3 Metodika

3.1 Studované druhy

V rámci své diplomové práce jsem se zabývala dvěma druhy sýkor – sýkorou modřinkou a sýkorou koňadrou. Oba studované druhy patří do čeledi sýkorovitých (Paridae), řádu pěvců (Passeriformes). Zástupci této čeledi jsou drobní navzájem si podobní ptáci s odlišnostmi hlavně ve zbarvení peří. Vyskytují se v Evropě, Severní Americe, Africe a v Asii. V jarních a letních měsících se živí převážně hmyzem, hlavně housenkami a pavoukovci, a v zimních měsících se jejich potrava skládá převážně z oříšků a semen.

3.1.1 *Sýkora modřinka*

Sýkora modřinka se odlišuje od ostatních druhů sýkorovitých svým výrazným zbarvením – má žluté břicho, bílou hlavu s modrým temenem a černým pruhem vedeným přes oko (Harrap & Quinn, 1996). Hřbet je olivově zelený, křídla modrá s bílým pruhem a ocas modrý bez bílého znaku. Jejím běžným habitatem jsou listnaté a smíšené lesy, ale také zahrady, parky a aleje. Areál jejich rozšíření je převážně evropský a částečně blízkovýchodní (viz Příloha 5). Jsou teritoriální a jen částečně tažné (a při tahu jsou velice pomalé, za den urazí jen 11-38 km; Cepák & kol. 2008). Teritoria jsou ustanovena obvykle v únoru (Harrap & Quinn, 1996). Hnízdí v dutinách stromů, ve zdech nebo v budkách, kde si kompetují se sýkorami koňadrami nebo vrabci (*Passer*). Jejich hnízdění se časově synchronizuje s dostatkem housenek, kterými jsou mláďata krmena od dubna do července (Harrap & Quinn, 1996). Hnízdo staví samice. Materiálem ke stavbě hnízd bývá lišejník, suchá tráva, listy, peří i srst (Harrap & Quinn, 1996). Udává se, že velikost snůšky, zvláště u evropských sýkor modřinek, je 7-13 vajec (Harrap & Quinn, 1996). V budkách, kde probíhaly mé pokusy, se tento počet pohyboval mezi 5 a 10 vejci. Samice je inkubuje po dobu 12-16 dní. Mláďata jsou krmena 16-23 dní (Harrap & Quinn, 1996).

3.1.2 *Sýkora koňadra*

Sýkora koňadra je jednou z největších sýkor s délkou těla 12,5-14 cm a váhou 11,9-22,1 g (Harrap & Quinn, 1996). Hlavě dominuje černá barva s výjimkou tváří a příuší, které jsou bílé. Hřbet má nádech do modro-zelena a křídla spíše do modro-šeda. Vyskytuje se u nich pohlavní dimorfismus ve formě různě výrazného černého pruhu táhnoucí se přes žluté břicho. U samic (a juvenilů) je pruh méně výrazný než u samců (Harrap & Quinn, 1996). Areál jejich rozšíření je širší než u sýkory modřinky, rozkládá se po celé Eurasii a části severní Afriky (viz Příloha 6).

Stejně jako v případě sýkor modřinek jsou teritoriální, obývají však širší spektrum habitatů – téměř každou oblast, kde jsou stromy nebo keře, včetně těch v urbánním prostředí, jako jsou parky, sady, plantáže a zahrady (Harrap & Quinn, 1996). Teritoria o velikosti až 3,6 ha obhajují již od ledna (Harrap & Quinn, 1996). Snášet vejce začínají v květnu. Stejně jako u sýkor modřinek hnízdo staví samice, a to v dutinách stromů, ve zdech a v budkách ze stejných typů materiálů. Kromě sýkor modřinek si v rámci hnízd kompetují s lejsky (*Ficedula*), které fyzicky napadají. V první snůšce, která bývá početnější než snůška druhá, bývá 5-12, výjimečně i 18 vajec (Harrap & Quinn, 1996). V budkách, u kterých jsem prováděla pokusy, bylo 4-12 vajec. Vejce jsou inkubována 12-15 dní a mláďata zůstávají po vylíhnutí v hnízdě 16-22 dní. K jejich úplnému osamostatnění může dojít až i po dalších 50 dnech (Harrap & Quinn, 1996).

3.2 Lokalita

Experimenty byly prováděny u budek v Branišovském lese poblíž Českých Budějovic (Příloha 1). Branišovský les se rozkládá asi na 300 ha v nadmořské výšce okolo 400 m n. m. Je to smíšený les, ve vegetaci převládá borovice (*Pinus silvestris*), smrk (*Picea abies*), z listnatých stromů pak duby (*Quercus*). V tomto polesí existuje budková populace ptáků již od roku 2001. Sýkora koňadra a modřinka představují nejběžnější druhy obsazující mezi 60-80 % budek (Tab. I). Obsazenost budek sýkorou modřinkou od roku 2017 kontinuálně klesá, zatímco obsazenost budek sýkorou koňadrou se v posledních letech nemění (Tab. I).

Experimenty probíhaly od 18. května 2021 do 14. června 2021. Ze 106 obsazených budek bylo 68 (72 %) budek obsazených sýkorami koňadrami a sýkorami modřinkami (Tab. I). Experimenty byly provedeny na 33 budkách, z čehož bylo 13 budek obsazených sýkorou modřinkou a 22 budek sýkorou koňadrou. Věk mláďat v době pokusů se pohyboval mezi 6 a 18 dny a počet mláďat mezi 3 a 12 jedinci. Rozmístění pokusovaných budek v rámci lesa je vyznačeno v Příloze 2.

Tab I: Obsazenost budek v letech 2017-2021.

Rok	Počet obsazených budek celkem	Druh	Počet budek obsazených daným druhem	Obsazenost v procentech
2017	104	<i>Cyanistes caeruleus</i>	34	35 %
		<i>Parus major</i>	48	50 %
2018	99	<i>Cyanistes caeruleus</i>	30	30 %
		<i>Parus major</i>	48	48 %
2019	109	<i>Cyanistes caeruleus</i>	27	29 %
		<i>Parus major</i>	51	56 %
2020	97	<i>Cyanistes caeruleus</i>	18	17 %
		<i>Parus major</i>	48	47 %
2021	106	<i>Cyanistes caeruleus</i>	19	20 %
		<i>Parus major</i>	49	52 %

3.3 Nahrávky

V této práci byly testovány reakce sýkory koňadry a sýkory modřinky na pět typů nahrávek. Tři typy nahrávek byly heterospecifické varovné hlasy sýkor, čtvrtý typ nahrávky byl konspecifický varovný hlas. Vždy se jednalo o mobbing cally, tedy hlasy, které by měly vyvolávat další varování a případný společný útok na predátora. Poslední typ byl zpěv pěnice černohlavé (dále označován jako *Sylvia*) sloužící jako kontrola. Pěnice černohlavá jako kontrolní nahrávka byla zvolena proto, že je to pro sýkory známým mezidruhovým hlasem (areál jejího výskytu viz Příloha 9). S pěnicí černohlavou si jak sýkora koňadra, tak sýkora modřinka nekonkurují a není pro ně nebezpečná. Neočekávali jsme tedy u sýkor v reakci na tento zpěv žádnou reakci.

Heterospecifickým, ale známým hlasem bylo pro sýkoru modřinku varování sýkory koňadry (dále označován jako *Parus*) a pro sýkoru koňadru varování sýkory modřinky (dále označována jako *Cyanistes*). Heterospecifickými a zároveň alopatickými hlasy byly pro oba testované druhy varovné hlasy sýkory černohlavé (dále označován *Poecile*) a sýkory proměnlivé (dále označován *Sittiparus*; viz Přílohy 7 a 8). Jak bylo zmíněno v úvodu, funkce, význam a typy varovných hlasů jsou u sýkor poměrně dobře prozkoumány (sýkora koňadra: Hetrick & Sieving, 2011; Suzuki, 2011, 2012, 2016; sýkora modřinka: Klump & Curio, 1983; sýkora černohlavá: Templeton a kol., 2005; Courter & Ritchison, 2010; Congdon a kol., 2016; Krams a kol., 2012; sýkora proměnlivá: Zhang a kol., 2020).

Od každého typu nahrávky bylo použito pět variant. Všechny nahrávky pochází z databáze Xeno-canto a detailnější informace o každé z nich jsou v Příloze 10. Ukázky sonogramů použitých nahrávek pro každý druh jsou v Přílohách 5-9.

Nahrávky byly upraveny ve zvukovém editoru Audacity (ver. 2.4.2, © Audacity Team), tak, aby v nich byl redukován šum a nepřekrývaly se v nich hlasy více jedinců. Verze nahrávek byly dlouhé 5-16 sekund a byly složeny z dvou tichem oddělených varování (v případě pěnice černohlavé slabik zpěvu). Pořadí pouštění jak verzí, tak typů nahrávek bylo znáhodněno. Nahrávky byly pouštěny na reproduktoru (MIPRO 202-A), který byl umístěn 2-2,5 m od budky. Při experimentu běžela jedna verze ve smyčce po dobu pěti minut. Hlasitost nahrávek byla udržována u každé budky na podobné úrovni (viz Příloha 11) – a to takové, která odpovídá přirozenému hlasovému projevu daných druhů.

3.4 Experiment

V hnízdním období roku 2021 bylo provedeno 165 pokusů na 33 budkách. Experimenty probíhaly zpravidla od 9 hodin ráno do 5 hodin odpoledne. Všechny 5 nahrávek bylo na jedné budce puštěno v jednom dni s alespoň 30minutovými mezerami mezi jednotlivými pokusy. Experimenty nebyly prováděny za nepříznivého počasí, jako je příliš silný vítr nebo déšť, kdy sýkory přestávají svá mláďata krmit. V Příloze 4 jsou fotografie z míst pokusu. Obvykle pokus nezačal, dokud si krmící sýkory nepřivykly na mou přítomnost. Poté, co jsem se ujistila, že jsou rodiče přítomni, jsem spustila pětiminutovou kontrolu, kdy jsem zaznamenávala chování sýkor. Po kontrole následoval samotný pokus (puštění nahrávky), který trval také 5 minut. Celý pokus byl natáčen kamerou (SONY Handycam DCR-SR78) na stativu, na kterou jsem komentovala pozorovaná chování.

3.5 Reakce

V průběhu kontroly i pokusu bylo zaznamenáváno více typů chování. První skupinou chování byly hlasové projevy sýkor. Sem patřil zpěv, varování a další hlasové projevy (označeny souhrnně jako “call“). Druhým typem zaznamenávaného chování byly přelety sýkor a jejich rozmístění v prostoru vzhledem k budce, přičemž byly rozlišovány vzdálenosti pod 5 metrů (označovány v analýzách jako *close*), od 5 do 10 m a více než 10 metrů od budky (označovaných jako *away*). Dále se dokumentovala frekvence krmení a s tím spojené návštěvy budky. Zde se rozlišoval počet návštěv budky a celková doba strávená v budce. Schéma pokusu je znázorněno v Příloze 3.

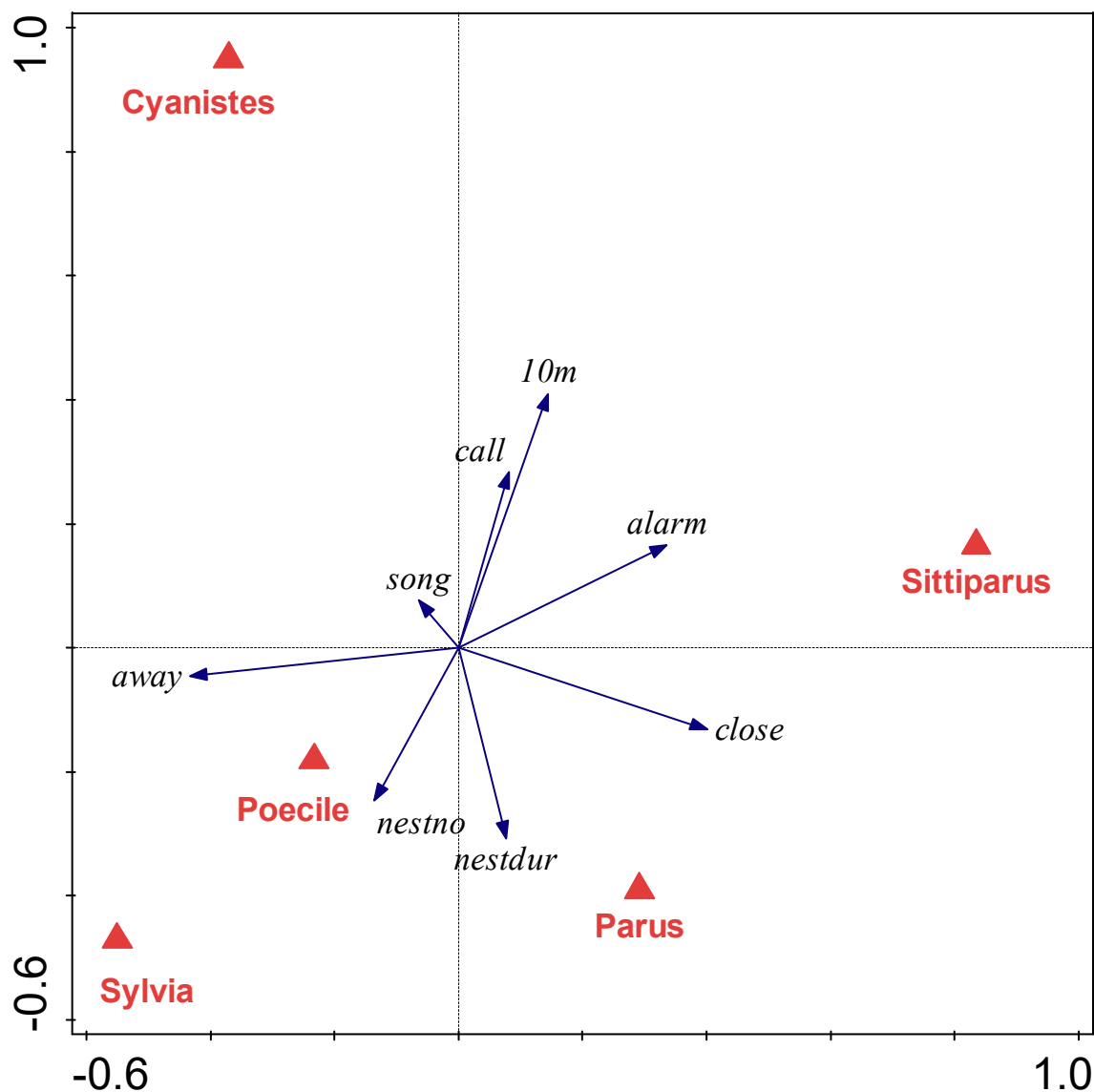
3.6 Statistické zpracování

Videozáznamy byly zpracovány v softwaru BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software). Výsledné tabulky získané exportem z tohoto programu byly dále zpracovány. Ze všech zaznamenaných typů chování byly spočítány rozdíly v chování při nahrávce minus při kontrole.

Kvůli množství sledovaných typů chování byla jako první provedena Analýza hlavních komponent (dále PCA) za účelem vizualizace variability chování sýkor a jejich korelaci a také k získání kanonických os. PCA byla provedena zvlášť pro sýkoru modřinku (Obr. 2) a zvlášť pro sýkoru koňadru (Obr. 3).

První kanonická osa PCA chování sýkory modřinky vysvětluje 56,63 % variability všech pozorovaných chování. V záporných hodnotách této osy byly sýkory modřinky často pryč (více než 10 metrů). V kladných hodnotách sýkory modřinky často varovaly a zdržovaly se blíže budky (do 5 metrů).

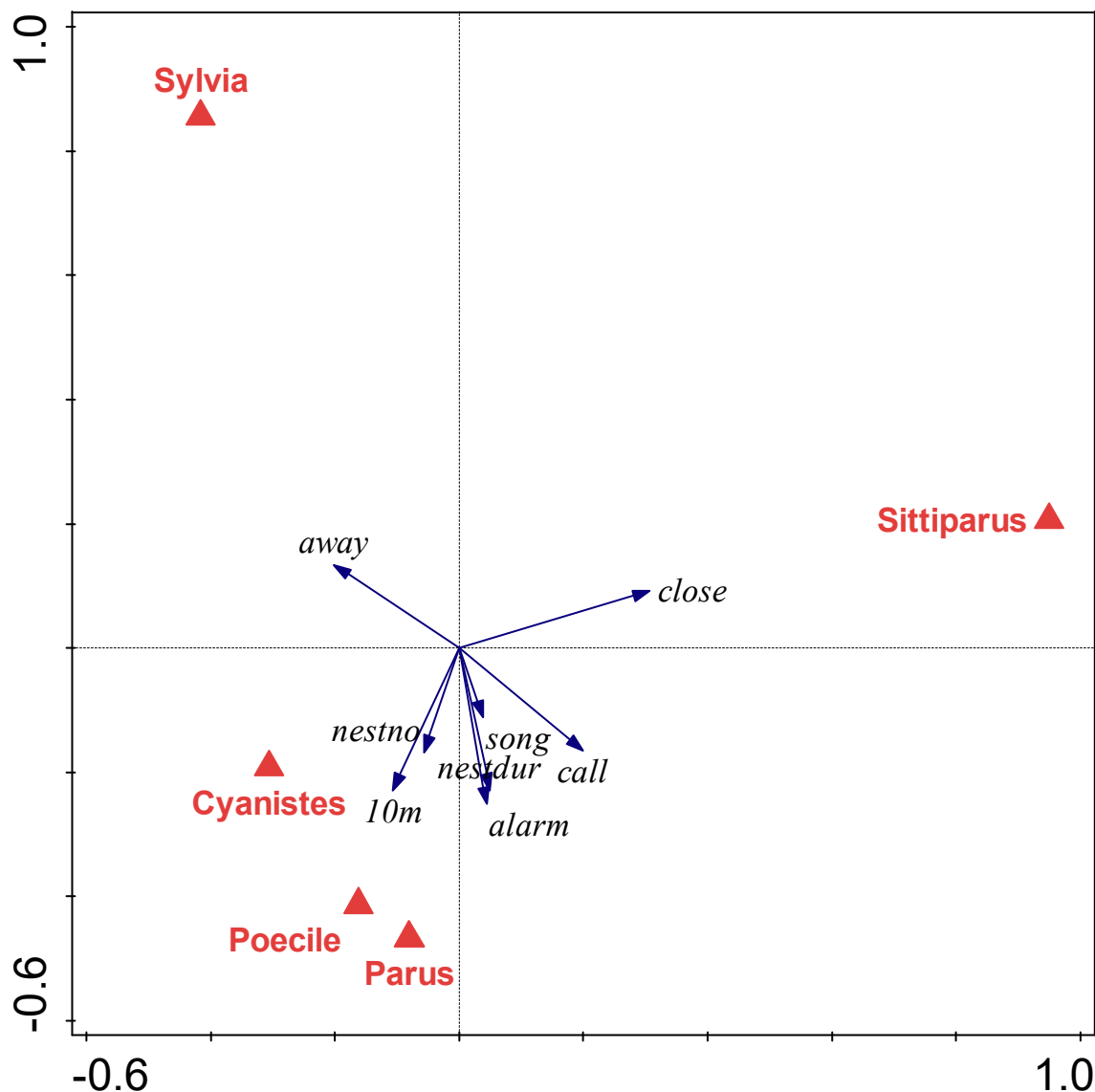
Druhá kanonická osa PCA u sýkory modřinky vysvětluje 22,12 % variability všech pozorovaných chování. V záporných hodnotách trávily sýkory modřinky čas v budce a často budku navštěvovaly. V kladných hodnotách je vidět, že sýkory modřinky létaly ve vzdálenosti 5-10 metrů od budky, zpívaly a vydávaly další hlasové projevy (call).



Obr. 2: Analýza hlavních komponent (PCA) všech zaznamenaných typů chování sýkor modřinek v reakci na nahrávky. *away* – čas strávený ve vzdálenosti víc než 10 m od budky; *song* – počet zazpívání; *call* – počet dalších hlasových projevů; *10m* – čas strávený ve vzdálenosti 5-10 m od budky; *alarm* – počet varování; *close* – čas strávený do 5 m od budky; *nestdur* – čas strávený v budce; *nestno* – počet návštěv budky.

První kanonická osa PCA analýzy chování sýkory koňadry vysvětluje 27,04 % variability všech pozorovaných chování. V záporných hodnotách jsou sýkory koňadry daleko od budky, zatímco v kladných tráví koňadry čas do 5 m od budky.

Druhá kanonická osa PCA u sýkory koňadry vysvětluje 12,53 % variability všech pozorovaných chování. V záporných hodnotách jsou sýkory koňadry často v budce a varují. PCA analýzy byly provedeny v softwaru CANOCO 5.12 (Lepš & Šmilauer, 2014).



Obr. 3: Analýza hlavních komponent (PCA) všech zaznamenaných typů chování sýkor koňader v reakci na nahrávky. *away* – čas strávený ve vzdálenosti víc než 10 m od budky; *song* – počet zazpívání; *call* – počet dalších hlasových projevů; *10m* – čas strávený ve vzdálenosti 5-10 m od budky; *alarm* – počet varování; *close* – čas strávený do 5 m od budky; *nestdur* – čas strávený v budce; *nestno* – počet návštěv budky.

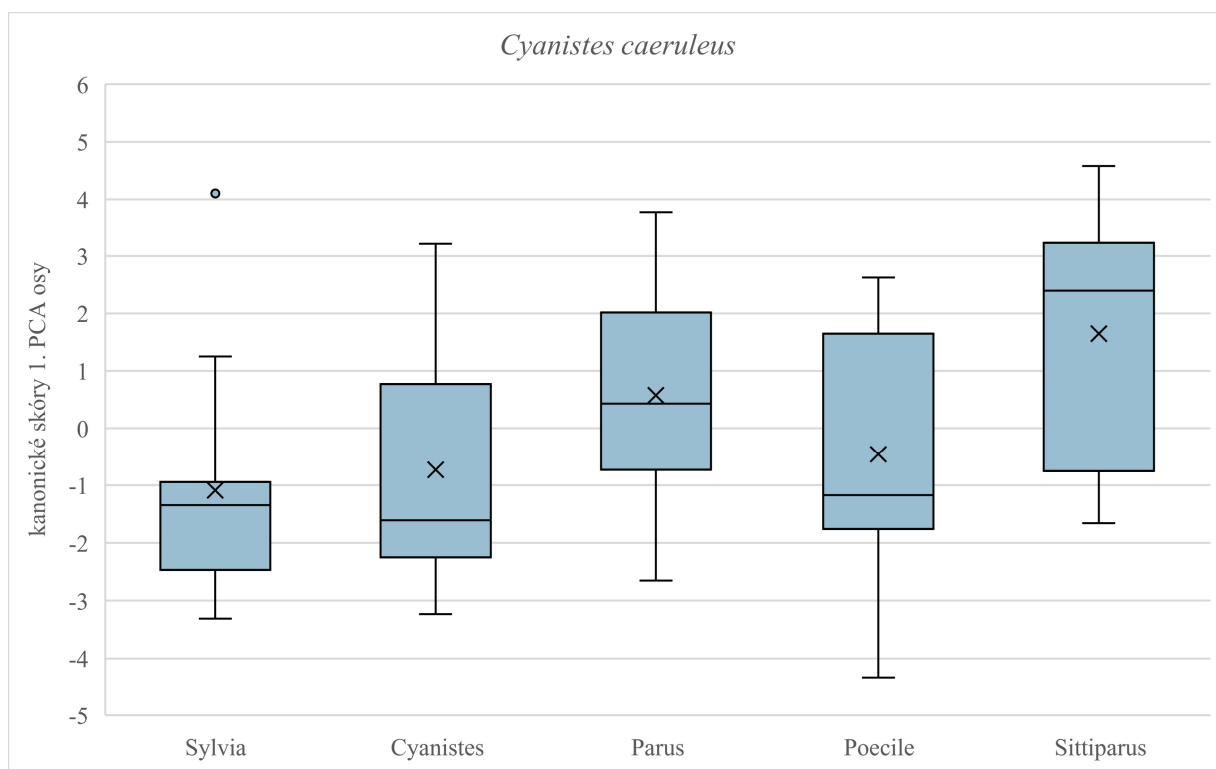
Skóry prvních dvou os u sýkory modřinky a u sýkory koňadry byly následně použity jako vysvětlovací proměnná v lineárních modelech (příkaz `lm` v programu R 3.6.3). V nich jsem testovala sílu efektu tří vysvětlujících proměnných na variabilitu skóre první a druhé kanonické osy: typ nahrávky, stáří mládřat v budce a počet mládřat v budce. Modely jsem porovnávala likelihood ratio testem (F test). Pro porovnání jednotlivých typů nahrávek jsem použila Tukeyho HSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná porovnávání.

4 Výsledky

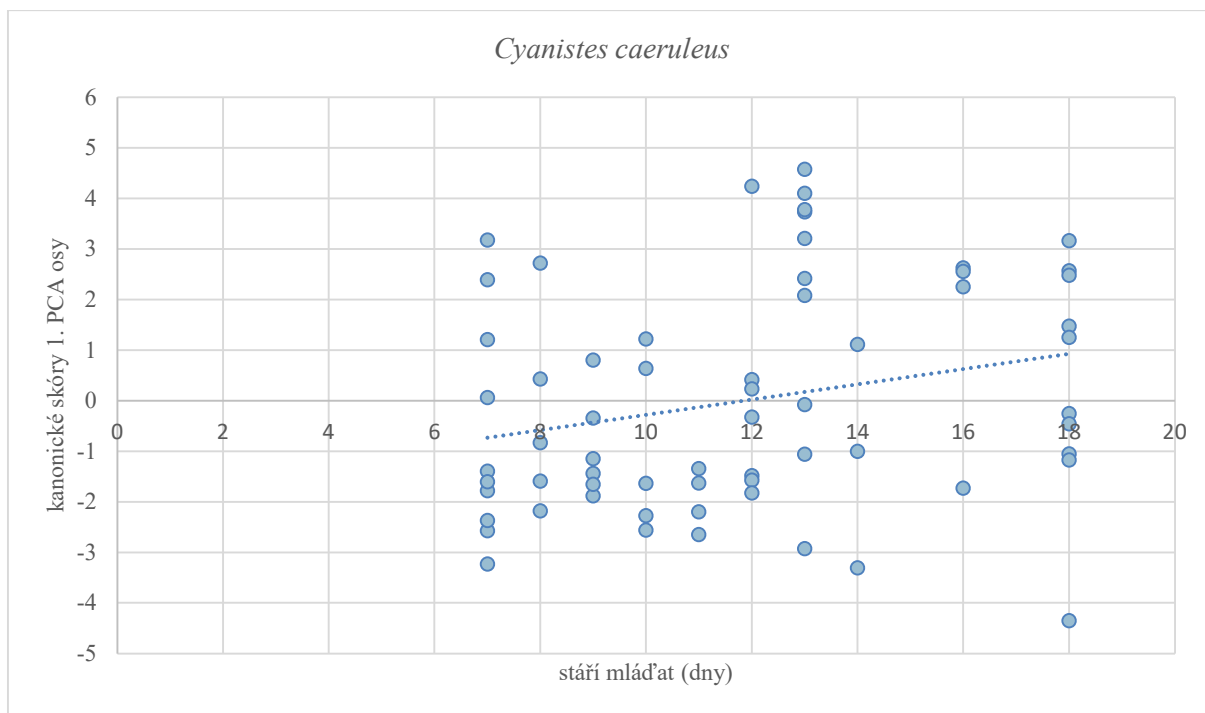
4.1 Sýkora modřinka

4.1.1 První kanonická osa

Variabilita skóre první kanonické osy byla průkazně ovlivněna nahrávkou (LM, $F = 3,813$, $P = 0,008$; Obr. 4). Tukeyho HSD post hoc test u sýkor modřinek (Tab. II) ukázal, že reakce na varovný hlas sýkory proměnlivé je průkazně vyšší než na varovný hlas sýkory černohlavé ($t = 2,620$, $P = 0,049$), varovný hlas sýkory modřinky ($t = 2,899$, $P = 0,040$) a zpěv pěnice černohlavé ($t = 3,400$, $P = 0,010$). V modelu jako další průkazný efekt vyšel věk mlád'at (LM, $F = 4,141$, $P = 0,046$). Čím byla mlád'ata starší, tím víc rodiče varovali a přibližovali se k budce (Obr. 5). Vliv počtu mlád'at jsem neprokázala (LM, $F = 0,025$, $P = 0,875$).



Obr. 4: Vliv přehrávané nahrávky na kanonické skóre první PCA osy popisující chování sýkory modřinky.



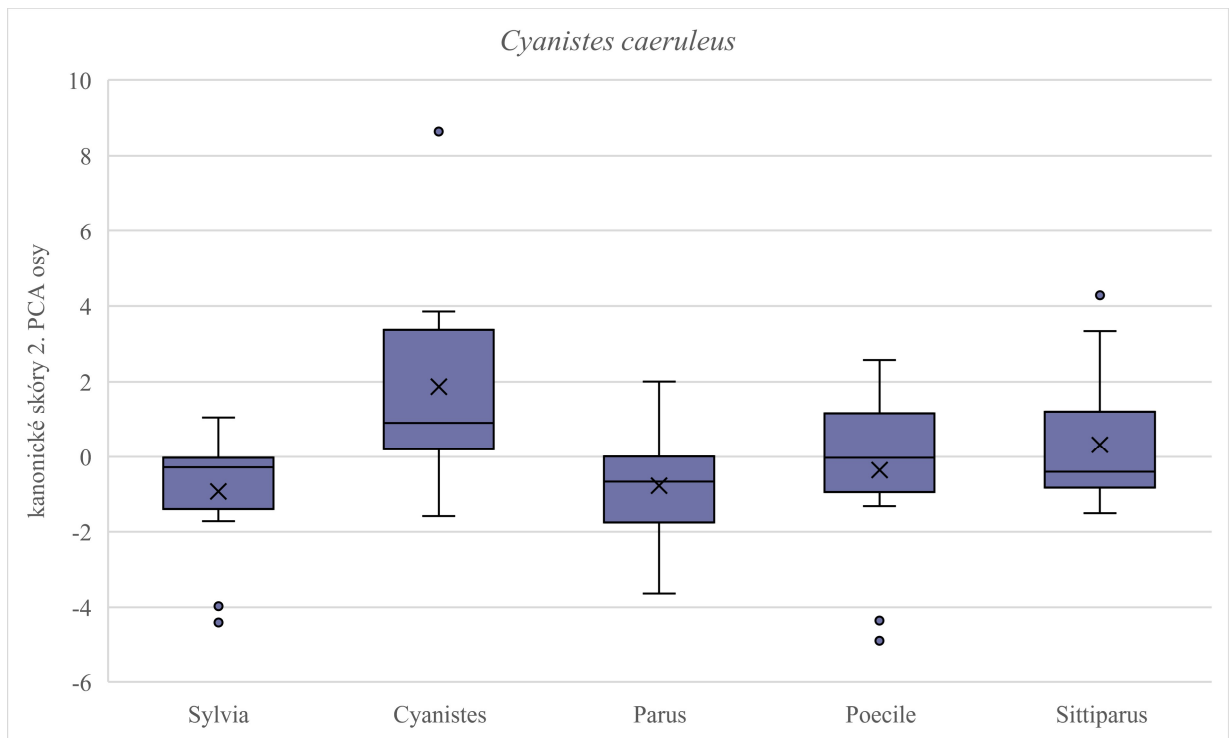
Obr. 5: Vliv stáří mlád'at na kanonické skóry první PCA osy popisující chování sýkory modřinky.

Tab. II: Výsledek párového porovnání skóreů první kanonické osy získaného z experimentů u budek sýkor modřinek (Tukeyho HSD post hoc test). V levé spodní části tabulky jsou hodnoty t (žlutě), v pravé horní části hodnoty p (zeleně).

	Cyanistes	Parus	Poecile	Sittiparus	Sylvia
Cyanistes		0.508	0.997	0.040	0.993
Parus	1.593		0.699	0.672	0.248
Poecile	0.331	1.288		0.049	0.936
Sittiparus	2.899	1.332	2.620		0.010
Sylvia	0.432	2.067	0.779	3.400	

4.1.2 Druhá kanonická osa

Variabilita skóreů druhé kanonické osy byla průkazně ovlivněna nahrávkou (LM, $F = 4.077$, $P = 0,006$; Obr. 6). Tukeyho HSD post hoc test u sýkor modřinek (Tab. III) ukázal, že se průkazně liší reakce na varovný hlas sýkory modřinky od reakce na varovný hlas sýkory černohlavé ($t = 2,812$, $P = 0,040$), varovný hlas sýkory koňadry ($t = 3,331$, $P = 0,013$) a zpěv pěnice černohlavé ($t = 3,351$, $P = 0,007$). Vliv stáří (LM, $F = 0,292$, $P = 0,591$), ani počtu mlád'at (LM, $F = 0,291$, $P = 0,592$) jsem neprokázala.



Obr. 6: Vliv přehrávané nahrávky na kanonické skóry druhé PCA osy popisující chování sýkory modřínky.

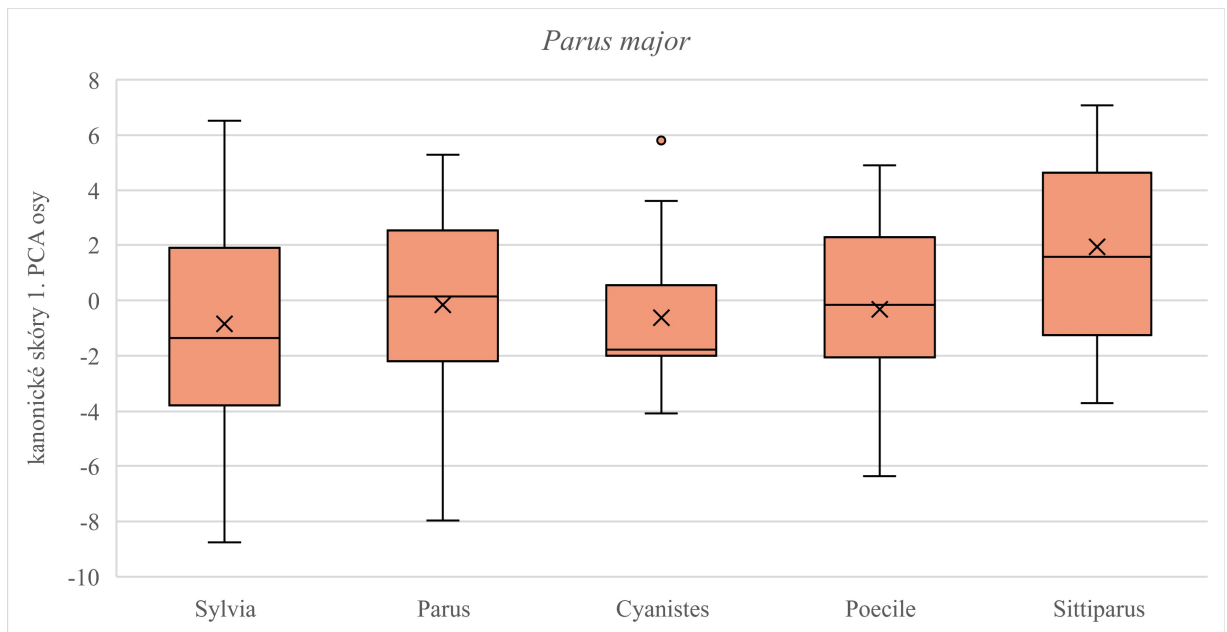
Tab. III: Výsledek párového porovnání skóre druhé kanonické osy získaného z experimentů u budek sýkor modřinek (Tukeyho HSD post hoc test). V levé spodní části tabulky jsou hodnoty t (žlutě), v pravé horní části hodnoty p (zeleně).

	Cyanistes	Parus	Poecile	Sittiparus	Sylvia
Cyanistes		0.013	0.040	0.302	0.007
Parus	3.331		0.984	0.625	0.999
Poecile	2.812	0.530		0.904	0.948
Sittiparus	1.952	1.408	0.878		0.496
Sylvia	3.531	0.204	0.734	1.612	

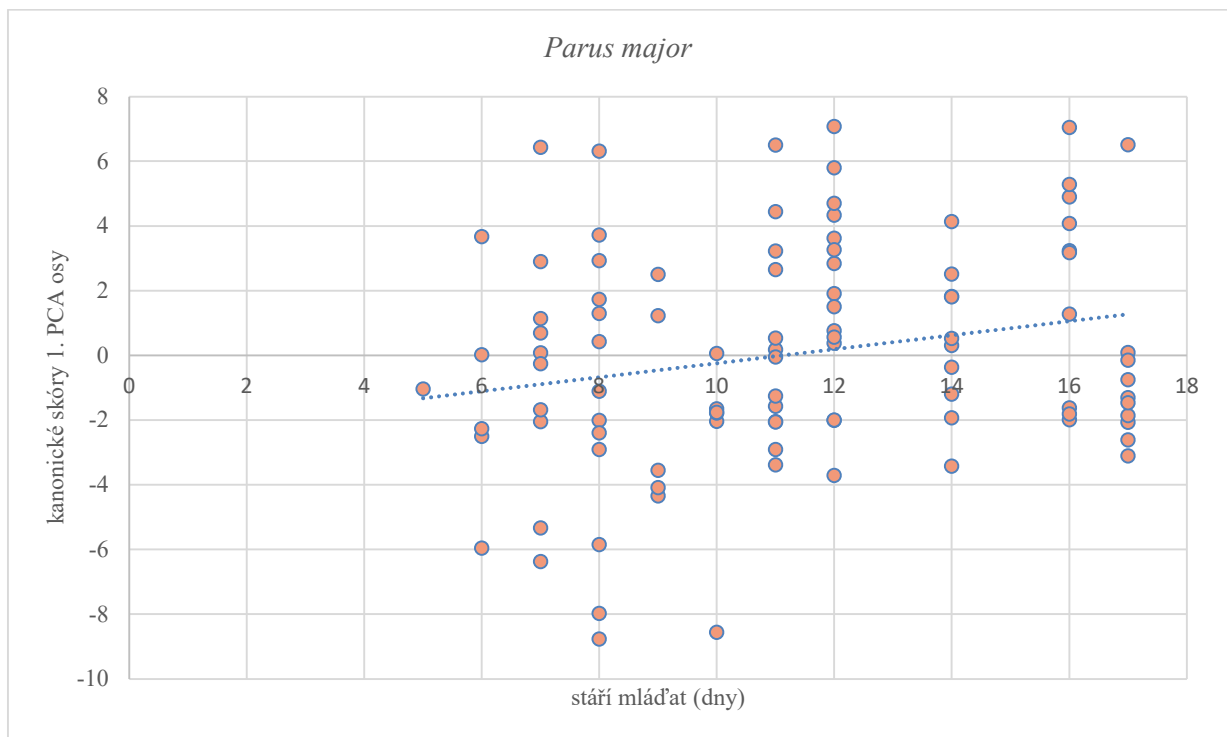
4.2 Sýkora koňadra

4.2.1 První kanonická osa

Variabilita skóre první kanonické osy byla průkazně ovlivněna nahrávkou (LM, $F = 2,163$, $P = 0,049$; Obr. 7). Tukeyho HSD post hoc test u sýkor koňader (Tab. IV) ukázal, že reakce na varovný hlas sýkory proměnlivé je průkazně vyšší než na zpěv pěnice černohlavé ($t = 2,597$, $P = 0,049$). V modelu jako další průkazný efekt vyšel věk mlád'at (LM, $F = 5,674$, $P = 0,019$). Čím byla mlád'ata starší, tím víc se rodiče přibližovali k budce (Obr. 8). Vliv počtu mlád'at jsem neprokázala (LM, $F = 0,045$, $P = 0,832$).



Obr. 7: Vliv přehrávané nahrávky na kanonické skóry první PCA osy popisující chování sýkory koňadry.



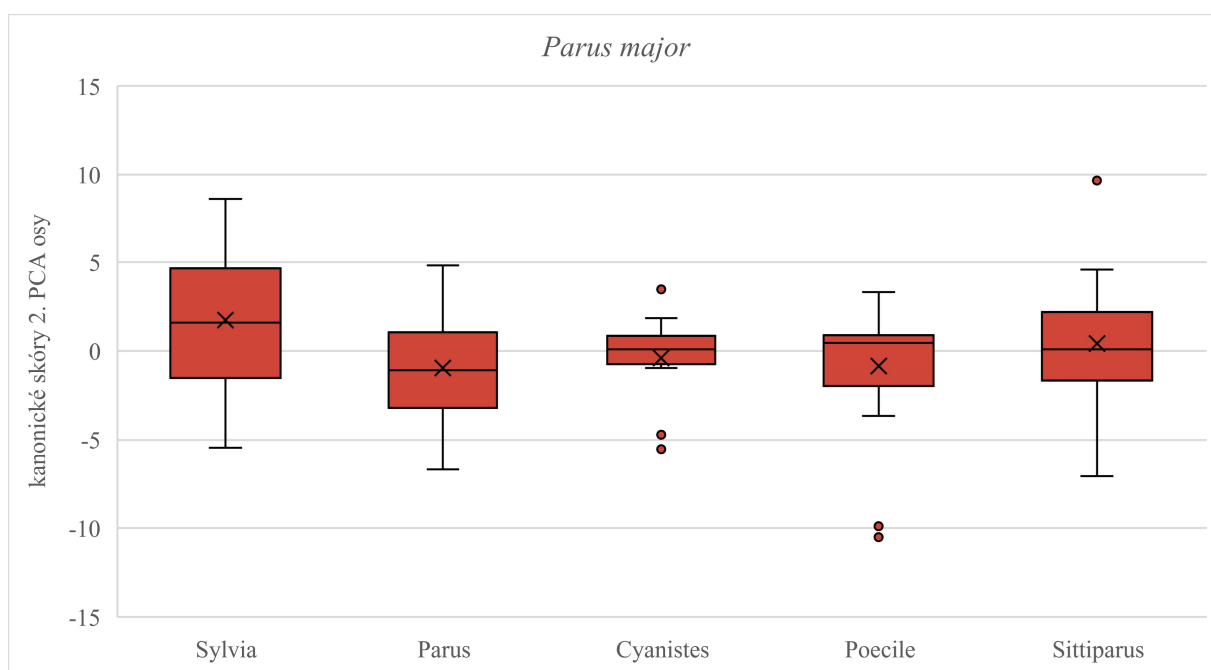
Obr. 8: Vliv stáří mládřat na kanonické skóry první PCA osy popisující chování sýkory koňadry.

Tab. IV: Výsledek párového porovnání skóre první kanonické osy získaného z experimentů u budek sýkor koňader (Tukeyho HSD post hoc test). V levé spodní části tabulky jsou hodnoty t (žlutě), v pravé horní části hodnoty p (zeleně).

	Cyanistes	Parus	Poecile	Sittiparus	Sylvia
Cyanistes		0.993	0.999	0.137	0.999
Parus	0.424		0.999	0.294	0.968
Poecile	0.270	0.155		0.968	0.989
Sittiparus	1.356	1.958	2.113		0.049
Sylvia	0.207	0.639	0.484	2.597	

4.2.2 Druhá kanonická osa

Variabilita skóre druhé kanonické osy byla průkazně ovlivněna nahrávkou (LM, $F = 2,280$, $P = 0,046$; Obr. 9). Tukeyho HSD post hoc test u sýkor koňader (Tab. V) ukázal, že reakce na varovný hlas sýkory koňadry je průkazně vyšší než na zpět pěníce černohlavé ($t = 2,579$, $P = 0,043$). Vliv stáří (LM, $F = 0,359$, $P = 0,551$), ani počtu mláďat (LM, $F = 0,004$, $P = 0,985$) jsem neprokázala.



Obr. 9: Vliv přehrávané nahrávky na kanonické skóre druhé PCA osy popisující chování sýkory koňadry.

Tab. V: Výsledek párového porovnání skóre druhé kanonické osy získaného z experimentů u budek sýkor koňader (Tukeyho HSD post hoc test). V levé spodní části tabulky jsou hodnoty t (žlutě), v pravé horní části hodnoty p (zeleně).

	Cyanistes	Parus	Poecile	Sittiparus	Sylvia
Cyanistes		0.984	0.993	0.939	0.266
Parus	0.592		0.999	0.684	0.043
Poecile	0.426	0.105		0.746	0.105
Sittiparus	0.767	1.314	1.209		0.713
Sylvia	2.017	2.579	2.475	1.266	

5 Diskuze

5.1 Heterospecifické varovné hlasy

Reakce sýkor modřinek a sýkor koňader na konspecifické a heterospecifické varovné hlasy se ani u sýkor modřinek, ani u sýkor koňader celkově nelišily. Ovšem s výjimkou reakcí na varovný hlas sýkory proměnlivé. Ten jako jediný nejen, že evokoval silnější reakci, než byla reakce na kontrolní zpěv pěnice černohlavé, ale také způsobil, že na něj oba druhy sýkor reagovali silněji než na známé varovné hlasy (a to jak heterospecifické, tak konspecifický).

Detailní studie varovných hlasů sýkory proměnlivé a jejich funkce zatím neproběhla. V mé práci používaný mobbing call je poměrně vysokofrekvenční hlas, který není nepodobný “seet“ varování, jež má obvykle varovnou funkci v pravém slova smyslu (reakcí jedince na něj má být útek a ukrytí; Caro, 2005; Marler, 1955). Pozorované reakce u sýkor v mé práci ale typickému chování na “seet“ varování neodpovídají, protože se ptáci neodletěli schovat. Sýkory spíše varovaly a hledaly domnělého vetřelce, takže varování sýkory proměnlivé spíše funguje jako mobbing call (Suzuki, Wheatcroft & Griesser, 2017). V tomto případě funguje ale varování sýkory proměnlivé dokonce lépe než varovný hlas vlastního druhu nebo heterospecifického známého druhu. Vyšší frekvence může způsobovat vyšší urgentnost varování. Na severoamerických sýkorách bylo ukázáno, že výše položené “chick-a-dee“ volání nese informaci o akutnějším nebezpečí (Templeton a kol., 2005; Courter & Ritchison, 2010; Congdon a kol., 2016).

K podobným výsledkům došli i Salis a kol. (2020) při sledování reakcí sýkor koňader na varovné hlasy alopatrických sýkor černohlavých. Autoři vysvětlují své výsledky tak, že si buď jsou varovné hlasy sýkor koňader a sýkor modřinek podobné s varovným hlasem sýkory proměnlivé, anebo se zde jedná o konvergenci varovných hlasů. V kontextu mých výsledků je druhé vysvětlení pravděpodobnější, protože hlas sýkory proměnlivé byl nejodlišnější od hlasu našich sýkor.

Co se týká reakcí sýkor koňader i modřinek na varovný hlas sýkory černohlavé, moje výsledky jsou v rozporu s některými dalšími pracemi (Randler, 2012; Salis a kol. 2020; Romero, 2021). V mých pokusech na tento varovný hlas ani jeden druh sýkory nijak silně nereagoval. Romero (2021) pozorovala u obou druhů silnou reakci na varování sýkory černohlavé, což je podpořeno Randlerem (2012), který v porozumění sýkor koňader sýkorám černohlavým vidí příčinu ve fylogenetické příbuznosti těchto druhů. Jeho závěry tedy nemusí platit univerzálně. Pravděpodobným vysvětlením je kontext experimentu. Jak Romero, tak Randler přehrávali

nahrávky sýkory černohlavé mimo hnízdní dobu, kdy jsou sýkory na varování velmi citlivé. V případě mých experimentů u hnízd je možné, že potřeba krmit mláďata byla u sýkor silnější než reagovat na neznámé, slabé varování.

Překvapivým výsledkem je slabá reakce sýkor modřinek na varování sýkory koňadry a sýkor koňader na varování sýkory modřinky, tedy jejich reakce na známý heterospecifický signál. Oba druhy reagovaly velmi slabě, většinou při těchto přehrávkách trávili hodně času v budce. Nemůžeme předpokládat, že by se schovávaly před predátorem následkem varování, protože pro dospělého jedince je schovávání se před predátorem v budce plně mláďat nesmyslné. Vystavil by totiž riziku celou snůšku. Schovávat se v hnízdě je výhodné maximálně pro mláďata, ale za předpokladu, že je zrovna rodič brání nebo odvádí pozornost predátora (např. Simmons, 1955). Sýkory trávily čas v hnízdě pravděpodobně proto, že krmily mláďata nebo je zahřívaly. Přesto je to podivné a opět v rozporu s výzkumem Shaltera (1979), který při pozorování chování sýkor modřinek v reakci na mobbing modřinek i jiných druhů došel k jiným závěrům.

Jedním z možných vysvětlení je tedy velká potřeba krmit mláďata a celkově tedy neřešit varovné hlasy, které nejsou dostatečně urgentní. Tato potřeba by ovšem měla ovlivňovat i studii Shaltera, který také prováděl pokusy u budek. Vliv zde může mít počasí a dostupnost potravy. V situaci, kdy je nedostatek potravy pro mláďata, stává se hledání potravy a krmení mláďat prioritou, která může zastínit i případné ohrožení hnízda (Radford a kol., 2001). Teoreticky se dá také předpokládat jistá míra habituace sýkory modřinky na varovný hlas sýkory koňadry a naopak, protože často hnízdí blízko sebe, a tak své varovné hlasy často slyší. Neustále na ně intenzivně reagovat je pak nejen zbytečné, ale i škodlivé, protože se tím ubírá čas, který mohou věnovat krmení (Corral, Llambías & Fernández, 2012).

5.2 Konspecifické varovné hlasy

Sýkora koňadra reagovala na konspecifický varovný hlas přibližováním se k budce a varováním, a to víc než na kontrolní zpěv pěnice černohlavé, čímž celkem splnily očekávanou reakci. U sýkor modřinek není reakce na konspecifický varovný hlas tak jednoznačná. Držely se opodál, varovaly, ale také zpívaly. Nicméně hnízdo nenavštěvovaly. Lze tedy obecně říci, že oba druhy na svůj konspecifický varovný hlas reagovaly očekávatelně a že je pro oba druhy očividně důležitým faktorem při rozhodování v antipredačním chování, stejně jako se při odposlechu konspecifického hlasu rozhoduje třeba sýkora lužní (Rajala, Ratti & Suhonen, 2003).

5.3 Hnízdní vs. zimní kontext

Přesto, že tato práce využívá stejné metodické postupy jako práce Romero (2021), není stejná. Liší se v kontextu, ve kterém byly experimenty prováděny. Romero (2021) sledovala reakce sýkor na krmítku, a to v zimním období. Zato moje práce sledovala chování sýkor na nahrávky u budek v počínajícím létě. Protiklad je zde tedy v sociálním uspořádání sýkor. Jak bylo zmíněno výše (viz 1.3.1 Socialita u sýkorovitých), v zimě se sýkory sdružují do nepříbuzenských hejn s určitou hierarchií a počátkem jara se hejna rozpadají. Sýkory se párují a obhajují teritorium v předzvěsti vyvedení mlád'at v pozdním jaru nebo počátkem léta. A právě toto různé časoprostorové uspořádání experimentu může být příčinou našich rozdílných výsledků. V zimním smíšeném hejnu se reakce sýkor liší směrem k větší obezřetnosti a vnímavosti vůči varovným hlasům, a to i mezidruhovým. Riziko predace je totiž vysoké a množství dostupné potravy naopak malé (Dutour a kol., 2019). V takové situaci je vhodné zpozornit při každém varování na predátora.

Naopak v době hnízdění má prioritu přežití mlád'at, a proto sýkory možná reagují jen na ty nejsilnější podněty jako je vnitrodruhové varování nebo velmi silný neznámý varovný hlas (Dutour, Walsh & Ridley, 2020).

5.4 Vliv stáří a počtu mlád'at

U sýkor modřinek i u sýkor koňader jsem prokázal vliv věku mlád'at na reakce rodičů na varovné hlasy. A to tak, že čím byla mlád'átka v hníždě starší, tím více se jejich rodiče pohybovali v těsném okolí budky a varovaly. To je ve shodě s teorií, která tvrdí, že čím více investic je do mlád'at vloženo, tím urputněji jsou potomci před predátory ochraňováni. Tato teorie byla podpořena opakovaně v mnoha pracích (např. Gochfeld, 1984; Curio, Regelman & Zimmermann, 1984).

Ani u jednoho z druhů se neprokázal vliv počtu mlád'at v hníždě na reakce rodičů na nahrávky varovných hlasů. Obecně nepanuje v literatuře shoda v tom, zda a jak počet mlád'at ovlivňuje antipredační chování. Dokonce se různí výsledky i v rámci jedné práce, pokud je dělána na více druzích ptáků (např. Forbes a kol., 1994; Gottfried, 1979). Vysvětlením může být variabilita v posouzení míry ohrožení rodičů predátorem (např. Gottfried, 1979). Závěrem nicméně je, že stáří mlád'at je lepší mírou hodnoty snůšky než počet mlád'at v hníždě.

6 Závěr

Oba druhy sýkor považují za varování:

- mobbing call sýkory proměnlivé, a to pravděpodobně kvůli jeho frekvenčnímu rozsahu a následné urgentnosti.
- konspecifický mobbing call.

a nepovažují za varování:

- mobbing call sýkory černohlavé.
- Známý heterospecifický mobbing call. Důvodem je pravděpodobně habituace a malá motivace na něj reagovat kvůli péči o mládřata.

Celkově byla reakce sýkor slabší než při pokusu na krmítku (Romero, 2021). Důvodem je slabá motivace reagovat v situaci, kdy je třeba intenzivně krmit mládřata.

Je třeba zaměřit se dále na hledání parametrů, které charakterizují silný a urgentní varovný signál.

7 Reference

- Andersson, M., Wiklund, C. G., & Rundgren, H. (1980). Parental defence of offspring: A model and an example. *Animal Behaviour*, 28(2), 536–542.
- Beauchamp, G. (2005). Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos*, 111(2), 403–407.
- Bílá, K., Beránková, J., Veselý, P., Bugnyar, T., & Schwab, C. (2017). Responses of urban crows to con – and hetero-specific alarm calls in predator and non-predator zoo enclosures. *Animal Cognition*, 20, 43-51.
- BirdLife International (2022). IUCN Red List for birds. (<http://www.birdlife.org>, cit. 28.03.2022).
- Brown, C. H. (1982). Ventriloquial and Locatable Vocalizations in Birds. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 59(4), 338–350.
- Burger, J. (1981). A Model for the Evolution of Mixed-Species Colonies of Ciconiiformes. *The Quarterly Review of Biology*, 56(2), 143–167.
- Carlisle, T. R. (1982). Brood success in variable environments: Implications for parental care allocation. *Animal Behaviour*, 30(3), 824–836.
- Caro, T. M. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press, ISBN 0226094367.
- Cepák, J. (2008). *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*, Praha: Aventinum.
- Congdon, J. V, Hahn, A. H, McMillan, N., Avey, M. T, & Sturdy, C. B. (2016). Chickadee behavioural response to varying threat levels of predator and conspecific calls. *International Journal of Comparative Psychology*, 29.
- Corral, M. G., Llambías, P. E., & Fernández, G. J. (2012). Effect of conspecific alarm calls in the parental behaviour of nesting southern house wrens. *Acta Ethologica*, 16(1), 47–51.
- Courter, J. R., & Ritchison, G. (2010). Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behavioral Ecology*, 21(5), 936–942.
- Curio, E. (1976). *The ethology of predation*. Springer, Berlin.
- Curio, E. (1980). An Unknown Determinant of a Sex-specific Altruism. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 53(2), 139–152.

- Curio, E., Regelmann, K., & Zimmermann, U. (1984). The Defence of First and Second Broods by Great Tit (*Parus major*) Parents: A Test of Predictive Sociobiology 1. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 66(2), 101–127.
- Davidková, M., Veselý, P., Syrová, M., Nácarová, J., & Bugnyar, T. (2020). Ravens respond to unfamiliar corvid alarm calls. *Journal of Ornithology*, 161, 967–975.
- Dawkins, M. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Dhondt, A. A., & Eyckerman, R. (1980). Competition Between the Great Tit and the Blue Tit Outside the Breeding Season in Field Experiments. *Ecology*, 61(6), 1291–1296.
- Dutour, M., Cordonnier, M., Léna, J. P., & Lengagne, T. (2019). Seasonal variation in mobbing behaviour of passerine birds. *Journal of Ornithology*.
- Dutour, M., Lengagne, T., & Léna, J. (2019). Syntax manipulation changes perception of mobbing call sequences across passerine species. *Ethology*, 125(9), 635–644.
- Dutour, M., Suzuki, T. N., & Wheatcroft, D. (2020). Great tit responses to the calls of an unfamiliar species suggest conserved perception of call ordering. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(3).
- Dutour, M., Walsh, S. L., & Ridley, A. R. (2020). Australian magpies adjust their alarm calls according to predator distance. *Bioacoustics*, 1–11.
- Ekman, J. (1989). Ecology of non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bulletin*, 101, 263–288.
- Elgar, M. A. (1989). Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64, 13–33.
- Evans, C. S., Evans, L., & Marler, P. (1993). On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, 46(1), 23–38.
- Flasskamp, A. (1994). The adaptive significance of avian mobbing. V: An experimental test of the ‘Move on’ hypothesis. *Ethology*, 96, 322–333.
- Flower, T. (2011). Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm calls to steal food. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B*, 278, 1548–1555.
- Forbes, M. R. L., Clark, R. G., Weatherhead, P. J., & Armstrong, T. (1994). Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(2), 79–85.

- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1325–1330.
- Gaddis, P. (1980). Mixed flocks, accepters, and antipredator behaviour. *Condor*, 82:348-349.
- Ghirlanda, S., & Enquist, M. (2003). A century of generalization. *Animal Behaviour*, 66, 15-36.
- Gochfeld, M. (1984). Antipredator Behavior: Aggressive and Distraction Displays of Shorebirds. *Shorebirds*, 289–377.
- Goodale, E., & Kotagama, S. W. (2008). Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology*, 19(4), 887–894.
- Goodwin., D. (1953). Observation on voice and behaviour of the red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ibis*, 95(4), 581–614.
- Gottfried, B. M. (1979). Anti-Predator Aggression in Birds Nesting in Old Field Habitats: An Experimental Analysis. *The Condor*, 81(3), 251–257.
- Greig-Smith, P. W. (1980). Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, 28(2), 604–619.
- Haftorn, S. (2000). Contexts and Possible Functions of Alarm Calling in the Willow Tit, *Parus montanus*; The Principle of “Better Safe than Sorry.”. *Behaviour*, 137(4), 437–449.
- Hailman, J. P., Ficken, M. S., & Ficken, R. W. (1985). The chick-a-dee call of *Parus atricapillus*: a recombinant system of animal communication compared with written-English. *Semiotica*, 56, 191–224.
- Hamilton, W. D. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97(896), 354–356.
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.*, 31, 295-311.
- Hare, J. F. (1998). Juvenile Richardson’s ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour*, 55, 451-460.
- Harrap, S., & Quinn, D. (1996). Chickadees, Tits, Nuthatches and Treecreepers. Princeton University Press.
- Hetrick, S. A., & Sieving, K. E. (2011). Antipredator calls of tufted titmice and interspecific transfer of encoded threat information. *Behavioral Ecology*, 23(1), 83–92.

- Hoogland, J. L., & Sherman, P. W. (1976). Advantages and Disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) Coloniality. *Ecological Monographs*, 46(1), 33–58.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Lefebvre, L. (1990). Spider monkey alarm calls: honest advertisement or warning kin? *Animal Behaviour*, 39:197-198.
- Charnov, E. L., & Krebs, J. R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *Am. Nat.*, 109, 107-112.
- Charrier, I., Bloomfield, L. L., & Sturdy, C. B. (2004). Note types and coding in parid vocalizations. I: The chick-a-dee call of the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Canadian Journal of Zoology*, 82(5), 769–779.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1981). Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour*, 76, 25-61.
- Johnson, F. R., McNaughton, E. J., Shelly, C. D., & Blumstein, D. T. (2003). Mechanisms of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology*, 51, 577-585.
- Kenward, R. E. (1978). Hawks and doves: attack success and selection in goshawk flights at wood-pigeons. *J. Anim. Ecol.*, 47, 449-460.
- Kleindorfer, S., Fessl, B., & Hoi, H. (2005). Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour*, 69(2), 307–313.
- Klump, G. M., & Curio, E. (1983). Reactions of blue tits *Parus caeruleus* to hawk models of different sizes. *Bird Behaviour*, 4, 78–81.
- Knight, R. L., & Temple, S. A. (1986). Nest defence in the American goldfinch. *Animal Behaviour*, 34(3), 887–897.
- Krams, I., Krama, T., Freeberg, T. M., Kullberg, C., & Lucas, J. R. (2012). Linking social complexity and vocal complexity: A parid perspective. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1597), 1879–1891.
- Krebs, J. R. (1973). Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology*, 51(12), 1275–1288.
- Kruuk, H. (1964). Predators and Anti-Predator Behaviour of the Black-Headed Gull (*Larus Ridibundus*). *Behaviour. Supplement*, 11, III–129.

- Landsborough, B., Wilson, D. R., & Mennill, D. J. (2020). Variation in chick-a-dee call sequences, not in the fine structure of chick-a-dee calls, influences mobbing behaviour in mixed-species flocks. *Behavioral Ecology*, 31(1), 54-62.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M., & Radford, A. N. (2015). Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews*, 90, 560-586.
- Manser, M. B. (2001). The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1483), 2315–2324.
- Manser, M. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2002). Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 55–57.
- Marler, P. (1955). Characteristics of some animal calls. *Nature*, 176, 6–8.
- Matsuoka, S. (1980). Pseudo Warning Call in Titmice (Vol. 29).
- McKee Shriner, W. (1998). Yellow-bellied marmot and golden-mantled ground squirrel responses to heterospecific alarm calls. In *Anim. Behav* (Vol. 55).
- Melchior, H. R. (1971). Characteristics of arctic ground squirrel alarm calls. *Oecologia* 7, 184-190.
- Miller, D. B. (1980). Maternal vocal control of behavioral inhibition in mallard ducklings (*Anas platyrhynchos*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 94(4), 606–623.
- Møller, A. P. (1988). False Alarm Calls as a Means of Resource Usurpation in the Great Tit *Parus major*. *Ethology*, 79(1), 25–30.
- Monica, Romero. Responses of Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) and Great Tits (*Parus major*) to con- and hetero-specifics alarm calls. České Budějovice, 2021, 26p. Diplomová práce. Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie. Vedoucí práce RNDr. Petr Veselý, PhD.
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. J. (1988). The quarterly review of *Biology*, 63(2).
- Morse, D. H. (1978). Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120(3), 298–312.
- Munn, C. A. (1986). Birds that “cry wolf.” *Nature*, 319(6049), 143–145.
- Murphy, D., Lea, S. E. G., & Zuberbühler, K. (2013). Male blue monkey alarm calls encode predator type and distance. *Animal Behaviour*, 85(1), 119–125.

- Murphy, M. T., Cummings, C. L., & Palmer, M. S. (1997). Comparative Analysis of Habitat Selection, Nest Site and Nest Success by Cedar Waxwings (*Bombycilla cedrorum*) and Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *The American Midland Naturalist*, 138(2), 344–356.
- Nácarová, J., Veselý, P., Bugnyar, T., & Tregenza, T. (2018). Ravens adjust their antipredatory responses to con- and hetero-specific alarms to the perceived threat. *Ethology*, 124, 609-616.
- Neill, S. R. S. J., & Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behavior of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172, 549–569.
- Neudorf, D. L., & Sealy, S. G. (2002). Distress Calls of Birds in a Neotropical Cloud Forest. *Biotropica*, 34(1), 118–126.
- Owens, N. W., & Goss-Custard, J. D. (1976). The adaptive significance of alarm calls given by shorebirds on their winter feeding grounds. *Evolution*, 30, 397-398.
- Owings, D. H., & Virginia, R. A. (1978). Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 46(1), 58–70.
- Pulliam, H. R., & Caraco, T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Edited by J. R. Krebs and N. B. Davies. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp. 127-147.
- Radford, A. N., Bell, M. B. V., Hollen, L. I. & Ridley, A. R. (2011). Singing for your support: sentinel calling by kleptoparasites can mitigate the cost to victims. *Evolution*, 65, 900–906.
- Radford, A. N., McCleery, R. H., Woodburn, R. J. W., & Morecroft, M. D. (2001). Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study*, 48(2), 214–220.
- Rajala, M., Ratti, O., & Suhonen, J. (2003). Age Differences in the Response of Willow Tits (*Parus montanus*) to Conspecific Alarm Calls. *Ethology*, 109(6), 501–509.
- Randler, C. (2006). Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology*, 112, 411-416.
- Randler, C. (2012). A possible phylogenetically conserved urgency response of great tits (*Parus major*) towards allopatric mobbing calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 675-681.
- Rauber, R., & Manser, M. B. (2017). Discrete call types referring to predation risk enhance the efficiency of the meerkat sentinel system. *Scientific Reports*, 7(1).

- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Ridley, A. R., & Raihani, N. J. (2007). Facultative response to a kleptoparasite by the cooperatively breeding Pied babbler. *Behavioral Ecology*, 18, 324-330.
- Rohwer, S., Fretwell, S. D., & Tuckfield, R. C. (1976). Distress Screams as a Measure of Kinship in Birds. *American Midland Naturalist*, 96(2), 418.
- Salis, A., Léna, J., Lengagne, T., & Goymann, W. (2020). Great tits (*Parus major*) adequately respond to both allopatric combinatorial mobbing calls and their isolated parts. *Ethology*, 127(3), 213-222.
- Sasvári, L. (1992). Great tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. *Animal Behaviour*, 43(2), 289–296.
- Seddon, N., Tobias, J. A. & Alvarez, A. (2002). Vocal communication in the pale-winged trumpeter (*Psophia leucoptera*): repertoire, context and functional reference. *Behaviour*, 139, 1331—1359.
- Seppänen, A., & Forsman, J. T. (2007). Interspecific social learning: novel preference can be acquired from a competing species. *Current Biology*, 17, 1248–1252.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210, 801-803.
- Shalter, M. D. (1979). Responses of nesting passerines to alarm calls. *Ibis*, 121(3), 362–368.
- Sherman, P. W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197, 1246-1253.
- Simmons, K. E. L. (1952). The Nature of the Predator-Reactions of Breeding Birds. *Behaviour*, 4(3), 161–171.
- Simmons, K. E. L. (1955). The Nature of the Predator-Reactions of Waders towards Humans; With Special Reference to the Role of the Aggressive-, Escape- and Brooding-Drives. *Behaviour*, 8(2/3), 130–173.
- Smith, J. M. (1965). The Evolution of Alarm Calls. *The American Naturalist*, 99(904), 59–63.
- Smith, R. J. F. (1986). Evolution of Alarm Signals: Role of Benefits of Retaining Group Members or Territorial Neighbors. *The American Naturalist*, 128(4), 604–610.
- Smith, S. M. (1991). The black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history. Ithaca, NY: Cornell University Press.

- Smith, S. M. (1997). *Black-capped chickadee: behavioural ecology and natural history*. Ithaca (NY): Cornell University Press.
- Sridhar, H., Beauchamp, G., & Shanker, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2), 337–347.
- Stanford, C. (1998). Predation and male bonds in primate societies. *Behaviour*, 135:513-533.
- Starkey, E. E., & Starkey, J. F. (1973). Description of an aerial predator alarm call for mallard (*Anas platyrhynchos*) ducklings. *Condor*, 75, 364-366.
- Suzuki, T. N. (2011). Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology*, 21(1), R15–R16.
- Suzuki, T. N. (2012). Referential mobbing calls elicit different predator-searching behaviours in Japanese great tits. *Animal Behaviour*, 84(1), 53–57.
- Suzuki, T. N. (2016). Referential calls coordinate multi-species mobbing in a forest bird community. *Journal of Ethology*, 34(1), 79–84.
- Suzuki, T. N., Wheatcroft, D., & Griesser, M. (2017). Wild Birds Use an Ordering Rule to Decode Novel Call Sequences. *Current Biology*, 27(15), 2331–2336.
- Šmilauer, P., & Lepš, J. (2014). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Templeton, C. N. (2005). Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science*, 308(5730), 1934–1937.
- Thompson, R. K. R., & Liebreich, M. (1987). Adult chicken alarm calls enhance tonic immobility in chicks. *Behavioural Processes*, 14, 49-61.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.*, 46, 35-56.
- W. R. Tarboton (1981). Cooperative breeding and group territoriality in the Black tit. *Ostrich*, 52(4), 216-225.
- Walters, J. R. (1990). Anti-predator behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. *Wilson Bull.*, 102, 49—70.
- Weidinger, K. (2002). Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 424–437.
- Westmoreland, D. (1989). Offspring age and nest defence in mourning doves: a test of two hypotheses. *Animal Behaviour*, 38(6), 1062–1066.

- Wheeler, B. C. (2009). Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use antipredator calls to usurp resources from conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3013-3018.
- Wiklund, C. G. (1995). Nest Predation and Life-Span: Components of Variance in LRS Among Merlin Females. *Ecology*, 76(6), 1994–1996.
- Windsor, D., & Emlen, S. T. (1975). Predator-prey interactions of adult and prefledgling bank swallows and American kestrels. *Condor*, 77, 359-361.
- Winkler, D. W. (1987). A General Model for Parental Care. *The American Naturalist*, 130(4), 526–543.
- Zhang, L., Liu, J., Gao, Z., Zhang, L., Wan, D., Liang, W., & Møller, A. P. (2020). Comparative analysis of hissing calls in five tit species. *Behavioural Processes*, 171, 104029.
- Zuberbühler, K. (2001). Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5), 414–422.
- Zuberbühler, K., Jenny, D., & Bshary, R. (1999). The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, 10:477-490.

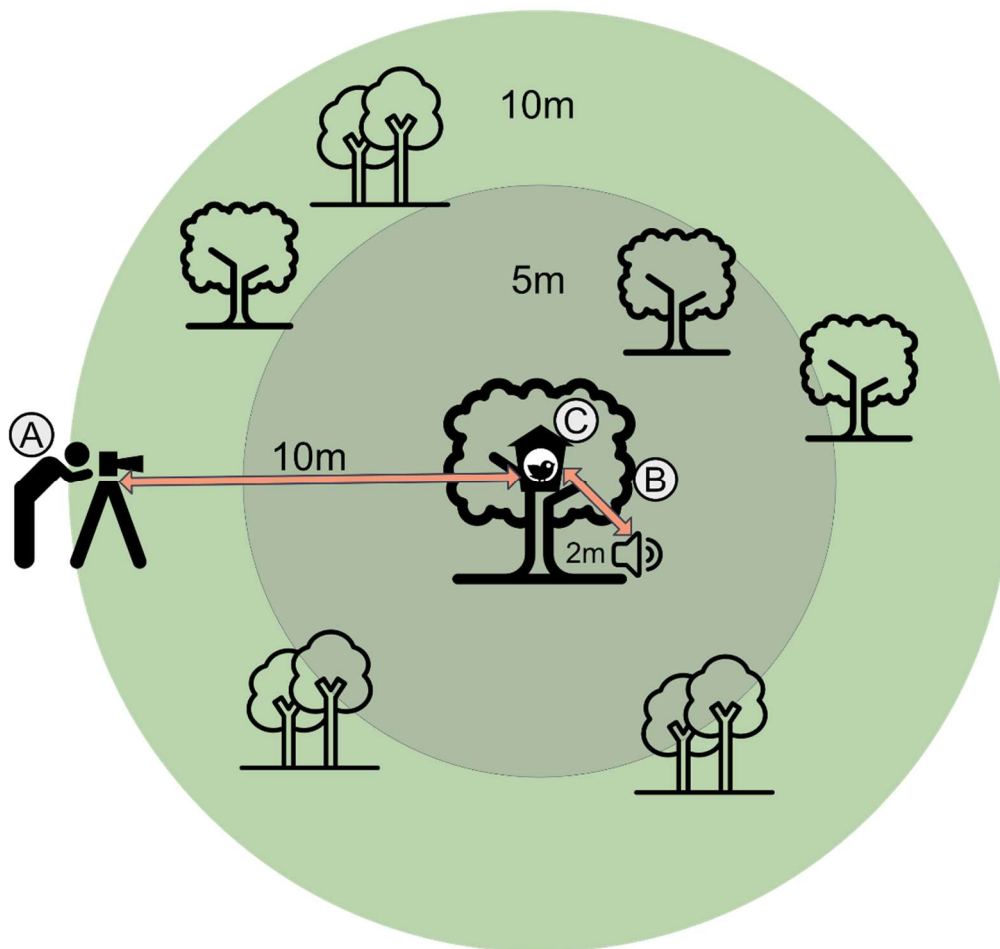
Přílohy



Příloha 1: Mapa Českých Budějovic s vyznačeným územím Branišovského lesa (červeně, Mapy.cz).



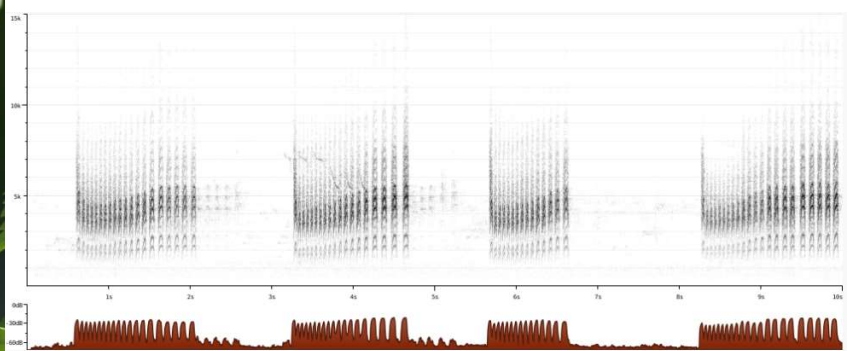
Příloha 2: Mapa Branišovského lesa s vyznačenými budkami z pokusů (Mapy.cz).



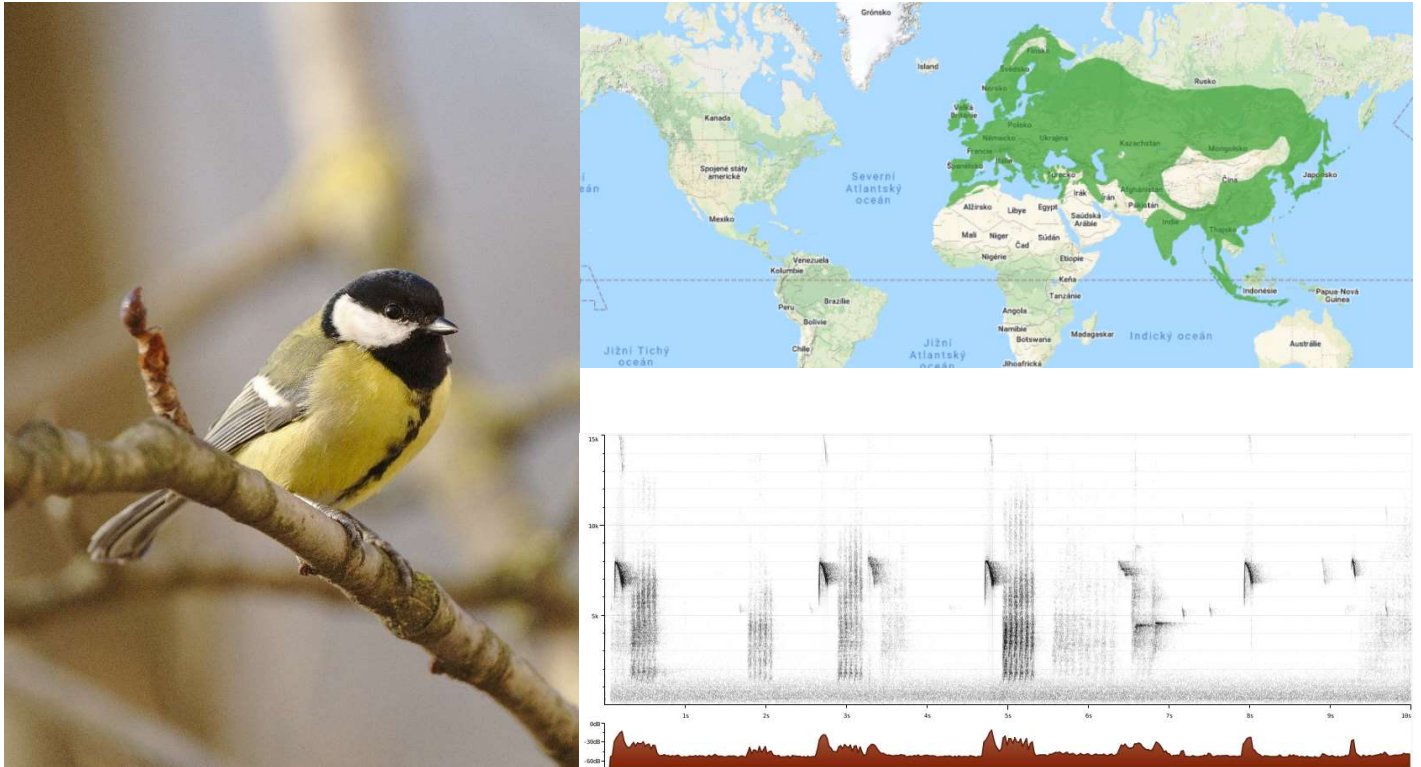
Příloha 3: Všeobecné schéma pokusu. Průběh pokusu byl dokumentován pozorovatelem s kamerou (A). Reproductor (B) byl umístěn poblíž stromu s pokusovanou budkou (C).



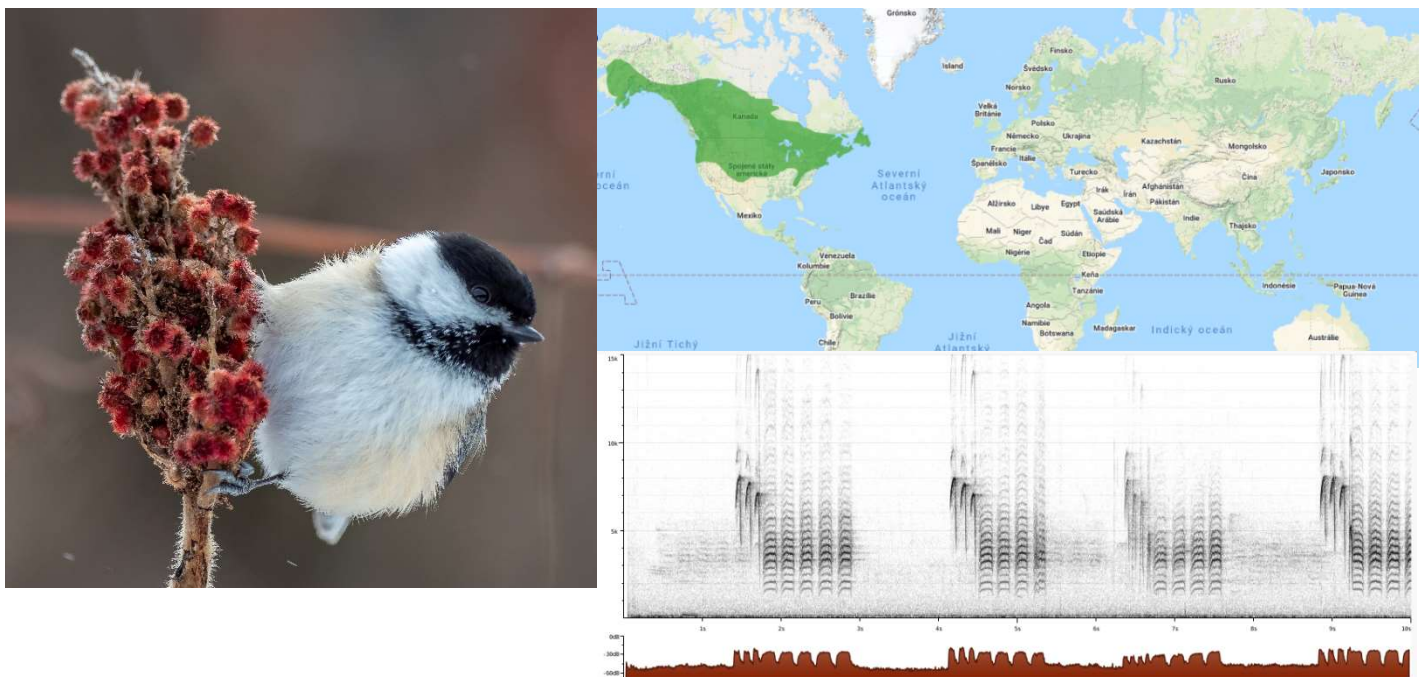
Příloha 4: Fotografie z míst pokusů.



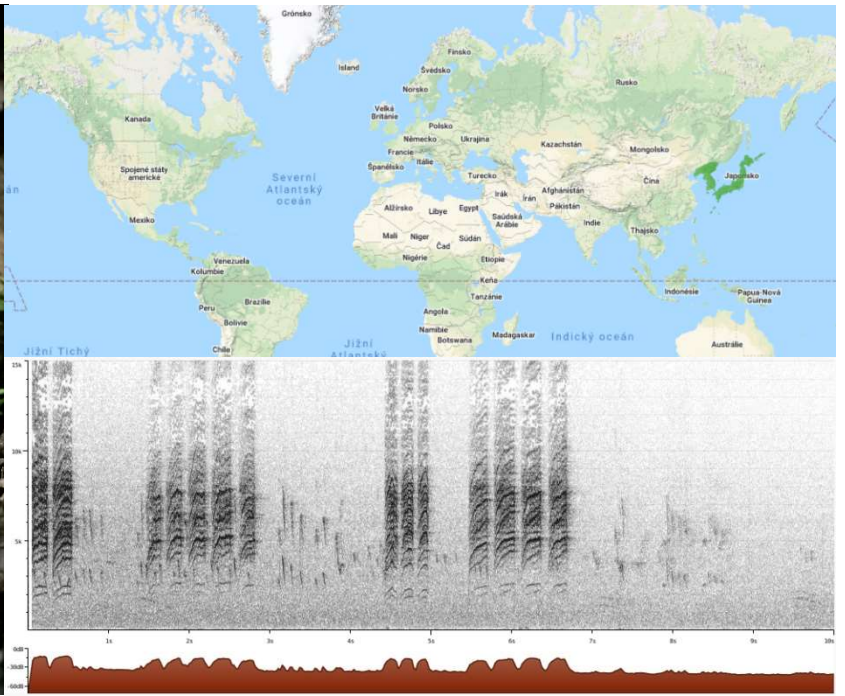
Příloha 5: Sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*; Foto: Svetozar Cenisev, Berlín), areál jejího rozšíření (BirdLife International) a sonogram varovného hlasu (Xeno-canto).



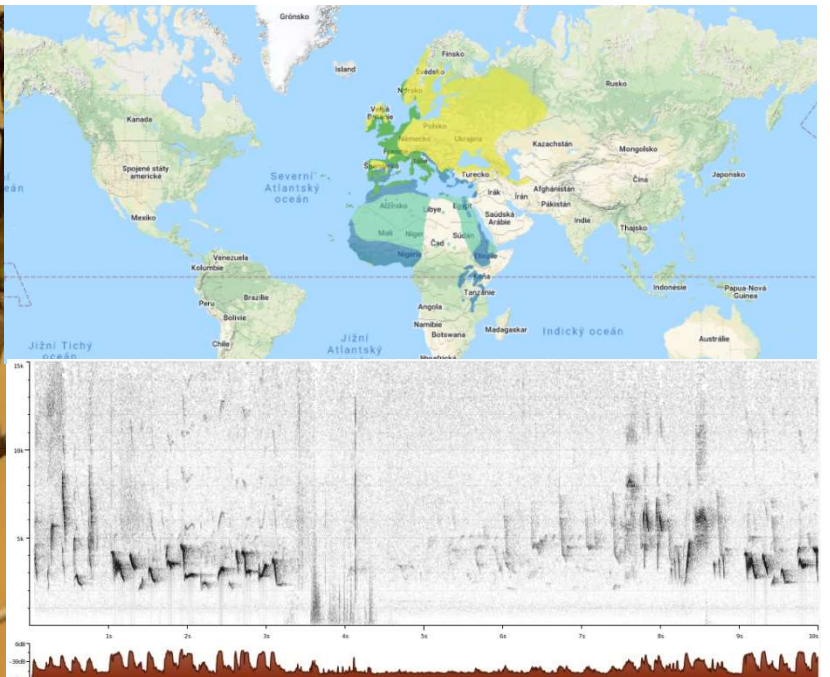
Příloha 6: Sýkora koňadra (*Parus major*; Foto: Simon Velichko, Ukrajina), areál jejího rozšíření (BirdLife International) a sonogram varovného hlasu (Xeno-canto).



Příloha 7: Sýkora černohlavá (*Poecile atricapillus*; Foto: Patrice Bouchard, Kanada), areál jejího rozšíření (BirdLife International) a sonogram varovného hlasu (Xeno-canto).



Příloha 8: Sýkora proměnlivá (*Sittiparus varius*; Foto: Nagara Oyodo, Japonsko), areál jejího rozšíření (BirdLife International) a sonogram varovného hlasu (Xeno-canto).

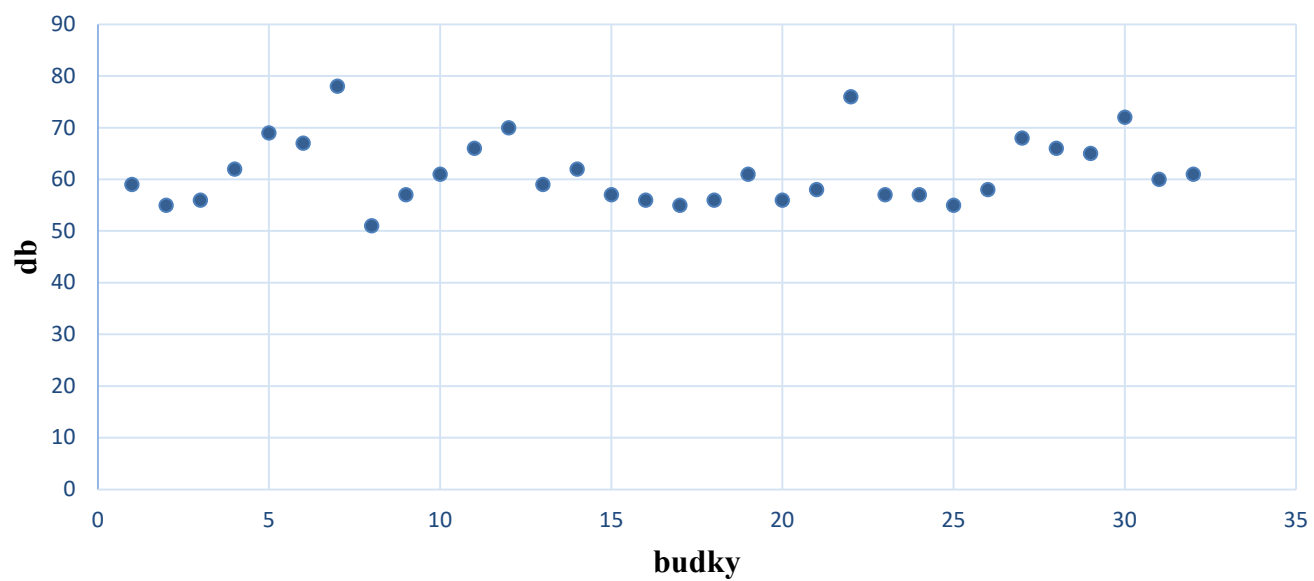


Příloha 9: Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*; Foto: Martin Pelánek, ČR), areál jejího rozšíření (BirdLife International) a sonogram varovného hlasu (Xeno-canto).

Druh	Typ	Kód	Autor	Země původu
<i>Cyanistes caeruleus</i>	varování	XC168100	Buhl Johannes	Německo
<i>Cyanistes caeruleus</i>	varování	XC504586	Beatrix Saadi-Varchmin	Německo
<i>Cyanistes caeruleus</i>	varování	XC552947	Mikael Litsgård	Švédsko
<i>Cyanistes caeruleus</i>	varování	XC525916	Markus Jacobs	Německo
<i>Cyanistes caeruleus</i>	varování	XC394169	Marco Dragonetti	Itálie
<i>Parus major</i>	varování	XC354677	Frank Holzapfel	Německo
<i>Parus major</i>	varování	XC168910	Arnold Volker	Německo
<i>Parus major</i>	varování	XC121041	Buhl Johannes	Německo
<i>Parus major</i>	varování	XC117017	Buhl Johannes	Německo
<i>Parus major</i>	varování	XC189458	Buhl Johannes	Německo
<i>Poecile atricapillus</i>	varování	XC420822	Gabriel Leite	New York (USA)
<i>Poecile atricapillus</i>	varování	XC544964	Thomas Magarian	Oregon (USA)
<i>Poecile atricapillus</i>	varování	XC544962	Thomas Magarian	Oregon (USA)
<i>Poecile atricapillus</i>	varování	XC352828	Ted Floyd	Colorado (USA)
<i>Poecile atricapillus</i>	varování	XC348981	Ted Floyd	Pensylvánie (USA)
<i>Sittiparus varius</i>	varování	XC566223	Anon Torimi	Japonsko
<i>Sittiparus varius</i>	varování	XC332820	Jim Holmes	Jižní Korea
<i>Sittiparus varius</i>	varování	XC202762	Ross Gallardy	Jižní Korea
<i>Sittiparus varius</i>	varování	XC478589	Anon Torimi	Japonsko
<i>Sittiparus varius</i>	varování	XC455522	Anon Torimi	Japonsko
<i>Sylvia atricapilla</i>	zpěv	XC634544	Jorge Leitão	Německo
<i>Sylvia atricapilla</i>	zpěv	XC634544	Jorge Leitão	Německo
<i>Sylvia atricapilla</i>	zpěv	XC634544	Jorge Leitão	Německo
<i>Sylvia atricapilla</i>	zpěv	XC634544	Jorge Leitão	Německo
<i>Sylvia atricapilla</i>	zpěv	XC629497	Frank Holzapfel	Německo

Příloha 10: Informace o nahrávkách použitých při pokusech.

Záznamy z decibelometru



Příloha 11: Hlasitost prezentovaných nahrávek u jednotlivých budek.