

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Vliv konspicifické varovné vokalizace
na formu a intenzitu antipredačního chování
t'uhýka obecného (*Lanius collurio*)**

Diplomová práce

Tomáš Minařík

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc

Konzultant: RNDr. Michal Němec

České Budějovice 2014

Minařík, T., 2014: Vliv konspecifické varovné vokalizace na formu a intenzitu antipredačního chování ůhýka obecného (*Lanius collurio*). [The effect of the conspecific alarm vocalization on the form and intensity of antipredator behaviour of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). Mgr. Thesis, in Czech.], 26 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

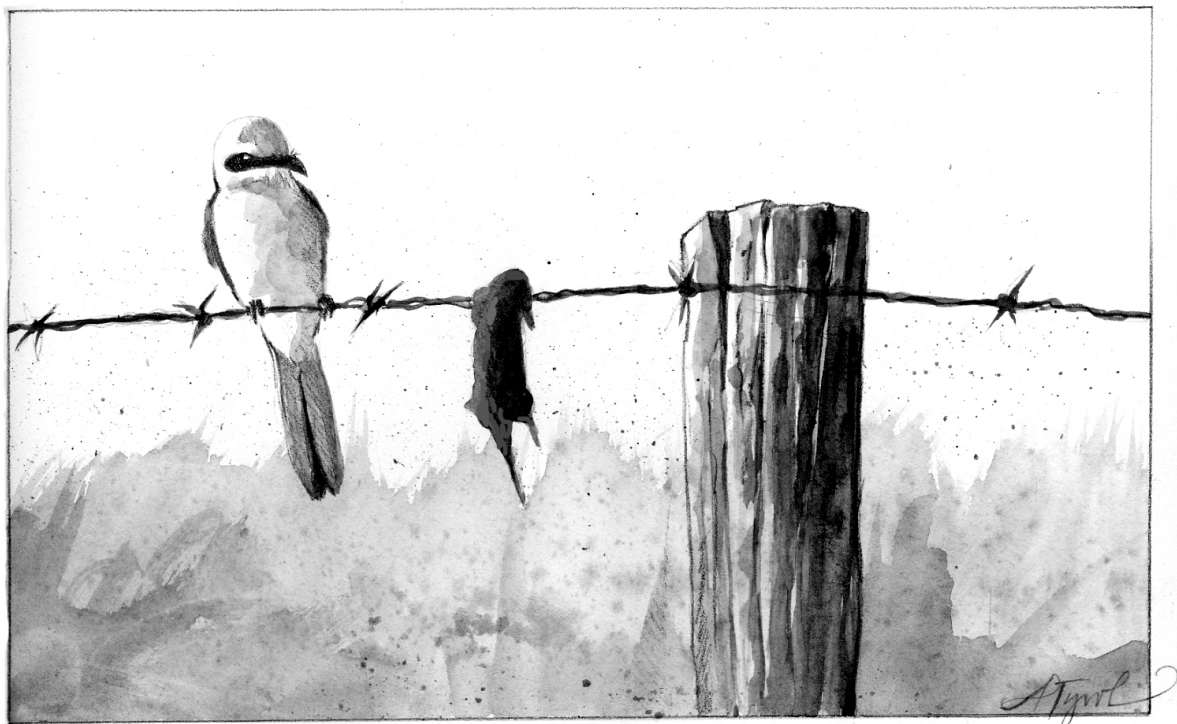
Annotation

I examined the effect of the conspecific mobbing call of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) on nest defence against arial predator (kestrel). I used a playback experiment in the presence of a dummy of kestrel (*Falco tinnunculus*) in two variants – either with nature look or with adjusted key features (pigeon beak, claws and eyes), and pigeon (*Columba palumbus*) as a control. Shrikes were attracted by the mobbing call and arrived to their nests faster. Only the modified kestrel was attacked more likely in the presence of the playback, that suggests possible function of the mobbing call as a cue for social learning of predator recognition.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce.

Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.



„I love fools' experiments. I am always making them.“

Charles Darwin

Poděkování

Ze všeho nejvíc bych chtěl tady vyjádřit díky Romanu Šetke Fuchsovi, trpělivému to školiteli, za jeho podněty a supervizi mé práce, Lucce za její neocenitelnou pomoc a podporu, Petrovi za všechno možný, hlavně statistiku, rady, společnost v kanceli a sušenky v době krize, no a samozřejmě Míše a Majklovi, protože jsou ti nejlepší vedoucí v terénu. Poděkování si určitě zaslouží i Pavel Linhart za pomoc s grafy a vlastně všichni členové naší pracovní skupiny, bez kterých by to prostě v kanceli ani v terénu nešlo.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Vztah alarm call – mobbing.....	1
1.2. Funkce varovných hlasů.....	1
1.3. Konvergence varovných hlasů.....	2
1.4. Experimentální výzkum funkce varovných hlasů.....	3
1.5. Cíle práce.....	4
2. Metodika.....	5
2.1. Zkoumané území.....	5
2.2. Ťuhýk obecný.....	5
2.3. Uspořádání experimentu.....	5
2.4. Získání mobbing call.....	6
2.5. Průběh experimentu.....	6
2.6. Sledované prvky chování.....	7
2.7. Statistické vyhodnocení.....	7
2.8. Materiál.....	8
3. Výsledky.....	9
3.1. Výskyt aktivního mobingu.....	9
3.2. Počet náletů.....	11
3.3. Latence 1. útoku.....	12
3.4. Latence přiletu.....	14
4. Diskuze.....	17
5. Literatura.....	20

1. Úvod

1.1. Vztah alarm call – mobbing

Zvířata sdružující se do skupin používají k navazování a udržování kontaktu s ostatními různé hlasové projevy (Marler 1955). Při ohrožení nebo vyrušení vydává mnoho sociálně žijících druhů specifickou vokalizaci, která se nazývá anglickým termínem „alarm call“ (Zuberbühler 2009), česky varovné hlasy. Někdy se také mluví o „distress“, „alert“, nebo „mobbing calls“ (Zuberbühler 2009), zvláště pokud se tyto hlasy vyskytují ve spojení s určitým typem antipredačního chování. Přestože někteří autoři (např. Brown 1982) rozlišují „alarm“ a „mobbing call“ jako dva zcela odlišné pojmy, Zuberbühler (2009) si myslí, že v některých případech to není nejlepší řešení. Vokalizace spojená s mobbingem může totiž zároveň představovat specifické varování před pozemními predátory, jako je tomu u mnoha druhů lesních primátů (Zuberbühler 2009). Leger a Carroll (1981) pro změnu píšou o „mobbing calls“ jako o hlasech, které mohou mít funkci jak samotného mobbingu, tak volání o pomoc. V prvním případě jsou určeny predátorovi, v tom druhém pak ostatním potenciálně ohroženým jedincům.

1.2. Funkce varovných hlasů

Nejčastěji se rozlišuje takzvaná obranná a úniková varovná vokalizace (Leavesley a Magrath 2005). Obranný varovný hlas, „mobbing alarm call“, je vydáván jedincem, který se přibližuje k predátorovi ve snaze ho dále sledovat nebo přímo odehnat, například pokud brání své hnízdo, zatímco únikový varovný hlas, „flee alarm call“, je spojený s okamžitým únikem z bezprostřední blízkosti predátora a slouží k varování ostatních (Proctor a kol. 2001, Leavesley a Magrath 2005).

Varování určené predátorovi nebo vyzývající ostatní ke společné obraně, dále v textu „mobbing call“, má u ptáků frekvenční rozsah od 1 do 4 kHz, skládá se z rychle se opakujících (50x až 200x za minutu), krátkých úseků, je hlasité (Dooling a Spearcy 1980) a obvykle má prudký nástup (Owren a Rendal 2001). Jeho účelem je být snadno lokalizovatelné, aby přilákalo co nejvíce případných obránců (Brown 1982). Predátorovi jím kořist naznačuje, že o něm ví, a jeho útok ze zálohy má malou šanci na úspěch (Shalter a Schleidt 1977, Hasson 1991, Pavey a Smyth 1998, Zuberbühler a kol. 1999, Bergström a Lachmann 2001, Krams a kol. 2006). Ten se proto raději vyhýbá útoku na kořist, která vydává varovnou vokalizaci, a útočí pouze v případě, že je kořist potichu (Kereksela a kol.

2013). Po vokálním varování může následovat fyzický útok (Ash 1970). Také varování jedinci se mohou přidat s vlastní vokalizací, což často predátora od útoku zcela odradí (Chamberlain a Cornwell 1971, Sullivan 1985, Hurd 1996, Perry et Andersen 2003, Magrath a kol. 2007). Neúspěšnost útoku vede ke snížení pravděpodobnosti návratu predátora, a to je výhodné hlavně pro zvířata shánějící potravu na malém prostoru a teritoriální druhy (Cresswell 1994).

Naproti tomu jedinec, který varuje ostatní před predátorem, se před ním snaží zůstat ukrytý a nepoutat na sebe pozornost (Marler 1955). Aby byl tento typ varování (flee alarm call, v dalším textu „alarm call“), hůře lokalizovatelný, je vydáván ve vysokých frekvencích (7-8 kHz) blížících se u ptáků hranici slyšitelnosti, často samostatně a v dlouhých intervalech a zní spíše jako slabé hvízdnutí (Witkin a Ficken 1979, Dooling a Spearcy 1980, Klump a Shalter 1984, Wood a kol. 2000, Caro 2005). Varující se může vyhnout detekci predátorem a zároveň být lépe slyšet, když napřed vydá krátký, hlasitý, širokopásmový impuls, kterým upozorní příjemce, a poté klasický, tichý a těžko lokalizovatelný alarm call (Macedonia a Evans 1993, Bayley a Evans 2003). Varování jedinci mají díky varování včasnou informaci o nebezpečí (Proctor a kol. 2001). Sám varující má však výhodu toho, že jako jediný ví, kde přesně se predátor nachází, a v případě útoku má největší šanci včas uniknout (Kereksela a kol. 2013).

To, zda ohrožené zvíře zvolí obranné, či únikové varování, závisí na konkrétních podmínkách. Pokud například malí pěvci zpozorují dravce sedícího na větvi, rozhodnou se spíše pro mobbing, čímž na sebe upoutají pozornost ostatních ptáků, kdežto před letícím dravcem se snaží co nejrychleji ukryt (Marler 1955). Varovný i odrazující účinek vokalizace se mohou často prolínat, a proto někteří autoři mezi obrannou a únikovou vokalizací nerozlišují (Ficken a kol. 1978, Hurd 1996).

1.3. Konvergence varovných hlasů

Varovná vokalizace nese akustické znaky, které snadno zaujmou pozornost příjemců a vybudí je k aktivitě (Owren a Rendall 2001). Má proto u různých druhů ptáků i savců podobnou strukturu, což by prý ale mohlo také naznačovat, že se vyvinula již u jejich společných předků (Bekoff a kol. 2002). Jsou známy mnohé případy varovných signálů společných ptákům i savcům, například veverka obecná (*Sciurus vulgaris*) reaguje na varování sojky obecné (*Garrulus glandarius*) (Randler 2006), mangusta jižní (*Helogale parvula*) na varování zoborožců (*Tockus spp.*) (Rasa 1983) a naopak zoborožec

(*Ceratogymna elata*) pozná odlišné varování kočkodanů (*Cercopithecus diana*) před orli korunkatými (*Stephanoaetus coronatus*) a leopardy (*Panthera pardus*) (Rainey 2004).

Různé nepříbuzné druhy ptáků rozpoznávají své varovné hlasy, zvláště když mají společného nepřítele, před kterým se navzájem varují, například střízlíkovci bělobrví (*Sericornis frontalis*) a modropláštníci nádherní (*Malurus cyaneus*) (Magrath a kol. 2007). Forsman et Mönkkönen (2001) uvádějí, že varovné hlasy sýkory lužní (*Parus montanus*) a drozda cvrčaly (*Turdus iliacus*) přilákají více druhů ptáků, než jejich zpěv. Na společné varování několika druhů pěvců – pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), sýkory koňadry (*Parus major*), sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) a brhlíka lesního (*Sitta europaea*) před kulíškem nejmenším (*Glaucidium passerinum*) odpovědělo přiletem několik jiných ptačích druhů, včetně kosa černého (*Turdus merula*) (Vieth a kol. 1980). Potápky západní (*Aechmophorus occidentalis*) při hnízdění v koloniích varují před nebezpečím rybáči Forsterovi (*Sterna forsteri*) (Nuechterlein 1981). Mezi ptáky má univerzální význam také distress call (Jurisevic a Sanderson 1998) vydávaný při akutním ohrožení, například přímém střetu s predátorem, potažmo lapení (Bremond 1963, Högstedt 1983, Koenig a kol. 1991). Akustické vlastnosti tohoto zvláštního typu varování jsou stejné jako u mobbingových hlasů a pomáhají příjemcům je snadněji zachytit a lokalizovat (Morgan a Howse 1973, McLaren 1976, Aubin 1987).

1.4. Experimentální výzkum funkce varovných hlasů

Experimentální studie zabývající se varovnými hlasy věnují často pozornost akustickým vlastnostem alarm callu a schopnosti jeho zachycení příjemcem (Collias a Joos 1953, Witkin a Ficken 1979, Dooling 1980, Klump a Shelter 1984, Jurisevic a Sanderson 1998, Wood a kol. 2000, Owren a Rendal 2001).

Dále se soustřeďují na funkci varování a rozlišení jednotlivých typů na základě různých kritérií. První prací, ve které byly popsány různé druhy varování vztahující se k různým druhům predátora, je studie Struhsakera (1967). Na toto téma navázal Seyfarth a kol. (1980). K podobným výsledkům došli také Macedonia (1990), Pereira a Macedonia (1991), Graw a Manser (2007), Kaplan (2009) nebo Cäsar (2013). Většina těchto studií byla zaměřena na savce. Ptačí varovné hlasy mnohem častěji nesou jiné informace, například o velikosti predátora, respektive míře nebezpečí (Owings a Hennessy 1984, Manser 2001, Palleroni a kol. 2005, Templeton a kol. 2005, Griesser 2009).

Analýze chování, kterým příjemci reagují na alarm call nepříbuzných druhů ptáků, se věnovali třeba Shalter (1979), Hurd (1996), Magrath a kol. (2007), Templeton a Greene (2007), Goodale a Kotagama (2008), Grim (2008), Welbergen a Davies (2008) nebo Hetrick a Sieving (2011). Reakce na konspicivní varování studoval Chamberlain a Cornwell (1971), Stone a Trost (1991), Rajala (2003), Goodale a Kotagama (2008) či Parejo (2012). Nikdo se však doposud nevěnoval tomu, jak varovná vokalizace ovlivňuje chování ptáků, kteří již predátora zaznamenali a jsou vystaveni přímé konfrontaci s ním. Pouze Curio a kol. (1985) pouštěli při svém experimentu koňadrám konspicivní mobbing call, aby je přilákali k predátorovi, kterého představoval živý kulíšek perlový (*Glaucidium perlatum*) zavřený v kleci.

1.5. Cíle práce

Ve své bakalářské práci jsem popsal celkem 7 druhů varovných hlasů. 5 z nich používali ťuhýci přímo při mobbingu, 1 pouze při pasivní obraně hnízda a nejčastější, základní cvakavý hlas při různých příležitostech. Ke všem typům hlasů jsem našel analogie v literatuře.

Cílem mé magisterské práce bylo otestovat význam konspicivních mobbingových varovných hlasů při rozpoznávání predátora a to, zda zvýší intenzitu antipredačního chování ťuhýků vůči známému predátorovi.

Navázal jsem na výsledky předchozích experimentů Michala Němce (2011) a Terezy Součkové (2011), kteří se zabývali tím, jestli ťuhýci rozpoznávají predátory podle určitých klíčových znaků, či podle jejich zbarvení. Požívali 2 sady plyšových atrap lišicích se přítomností holubích, resp. dravčích pařátů, zobáku a oka. Zjistili, že ťuhýci se řídí především klíčovými znaky, tedy tvarem zobáku a pařátů, respektive barvou oka.

Já jsem vzal plyšovou nepozměněnou poštolku a plyšovou poštolku s běžným zbarvením, avšak s klíčovými holubími znaky a porovnal reakci ťuhýků v experimentech s nahrávkou a bez nahrávky konspicivního varovného hlasu. Testoval jsem následující hypotézy:

- Mobbing call obecně zvyšuje intenzitu útoků na atrapy.
- Mobbing call zvyšuje intenzitu útoků na modifikovanou atrapu poštolky více než na nemodifikovanou atrapu poštolky a na holuba.

2. Metodika

2.1. Zkoumané území

Terénní část mé práce probíhala na jižním okraji Doupovských hor, při okraji vojenského újezdu Hradiště. Doupovské hory jsou územím s poměrně hojným výskytem ťuhýka obecného, a to zejména díky dostatečnému množství lokalit vhodných k hnízdění i k lovu potravy. Hnízdí hustota na zkoumaných lokalitách v roce 2004 byla odhadnuta na 4-5 párů na km² (Němec 2005), na celém území Doupovských hor byl počet hnízdících párů odhadnut na 300–500 Němec (2008). Vyskytují se zde velké plochy extenzivních luk a pastvin s roztroušenými křovinami v různém stupni zapojení, cesty lemované keři, lesní okraje a remízky. Mezi křovinami převládá růže šípková (*Rosa canina* spp.), trnka obecná (*Prunus spinosa*) a hloh (*Crataegus* spp.), v nichž si ťuhýci s oblibou stavějí hnízda (Havlín 1959).

2.2. Ťuhýk obecný

Ťuhýk obecný je středně velkým pěvcem z čeledi ťuhýkovitých (Laniidae) s evropským typem rozšíření zimující ve východní a jižní Africe. U nás se vyskytuje řídce na celém území od dubna do října (Hudec a kol. 1983). Hnízdí od května do července v otevřené kulturní krajině s roztroušenými křovinami. Pro stavbu hnízd upřednostňuje trnité druhy křovin jako jsou růže šípková nebo trnka obecná (Havlín 1959). Loví hlavně větší hmyz (brouky, kobylky, cvrčky), pavouky a drobnější obratlovce, jako jsou hraboši, ještěrky a drobní ptáci. K lovu je vybaven mimo jiné silným, hákovitě zašpičatělým zobákem s charakteristickým zubovitým výběžkem na horní čelisti – zejčkem (Hudec a kol. 1983). Vejce inkubuje pouze samice a samec ji při tom krmí. O mláďata se starají oba rodiče 12 až 15 dní do vyvedení a poté je ještě 3-4 týdny krmí mimo hnízdo (Györfi 1968 ex Hudec a kol. 1983). Zvukové projevy ťuhýků se většinou omezují na ostré cvakavé zvuky, samec ale dokáže věrně napodobovat zpěv jiných druhů ptáků (Svoboda ex Hudec 1983).

2.3. Uspořádání experimentu

Sledoval jsem reakce hnízdících párů ťuhýků na atrapy ptačích predátorů umístěné v bezprostřední blízkosti hnízda v kombinaci s nahrávkou konspecifického varovného hlasu. Původní design pokusu vychází z předešlých diplomových prací (Strnad 2004, Němec 2005, Součková 2011) a dalších výsledků kolegy Němce (2011).

Předkládal jsem ťuhýkům 3 atrapy v náhodném pořadí, každou ve variantách s nahrávkou a bez nahrávky varovného hlasu. Celkem jsem tedy na každém hnízdě provedl 6 pokusů. Před vlastním experimentem jsem navíc sledoval běžnou aktivitu rodičů na hnízdě bez přítomnosti atrapy. Použil jsem dvě plyšové atrapy poštolky, z nichž jedna nebyla modifikovaná, zatímco na druhé byly některé dravčí znaky nahrazeny holubími, a to zobák, oči a pařáty. Poštolka je sice predátorem zaměřujícím se na malé hlodavce (Yalden et Warburton 1979), především pak hraboše polního (*Microtus arvalis*) (Dierschke 2009), ale loví různou kořist včetně malých ptáků (Csermely a kol. 2009), a může tedy představovat nebezpečí jak pro mláďata, především čerstvě vylétlá z hnízda, tak pro dospělé ťuhýky. Ti na ni intenzivně útočí, a to nejen na vycpanou (Strnad 2004, Němec 2005, Minařík 2012), ale i na plyšovou (Němec 2011, Součková 2011) atrapu. Naopak na plyšovou poštolku s holubími znaky ťuhýci útočí minimálně (Němec 2011, Součková 2011). Kontrolní atrapou byl holub (*Columba palumbus*). Protože se holubi živí výhradně rostlinnou potravou, nepředstavují pro hnízdící ptáky žádné nebezpečí (Murton et Westwood 1966; Brown 1969).

2.4. Získání mobbing call

Vzorek konspicivního varovného hlasu použitý v mém experimentu jsem získal při pokusech v rámci své bakalářské práce, během nichž jsem pořizoval audio nahrávky hnízdních párů všesměrovým mikrofonem (Sehnheisser ME62) a audiorekordérem (Marantz PMD 661) umístěnými přímo pod testovanou atrapou. Ve své magisterské práci jsem se zabýval především reakcí ťuhýků na poštolku, proto jsem ze získaných nahrávek vybral ty, které byly pořizeny při prezentaci atrapy poštolky. Z nich jsem izoloval úryvek, ve kterém byly obsaženy pasáže varovných hlasů spojených s intenzivním aktivním mobbingem střídající se s přibližně stejně dlouhými klidnějšími úseky pasivního chování charakterizovaného jednoduchým cvakavým varováním. Tento úryvek, dlouhý 5 minut, jsem nijak neupravoval, aby celkově vyzněl přirozeně. Přehrával jsem ho jako smyčku několikrát dokola po celou dobu pokusu.

2.5. Průběh experimentu

Nejdříve jsem nejméně 30 metrů od hnízda postavil stativ s videokamerou (Sony DCR-SR). Vzdálenost závisela na konkrétních podmínkách na dané lokalitě, vždy jsem se však nacházel tak daleko, abych neovlivňoval chování hnízdního páru. Pak jsem zarazil do země zhruba metr od hnízda 1,5 m dlouhou tyč a o několik metrů dál jsem položil reproduktor

(Mipro MA-101C) propojený s přehrávacím zařízením (Orava X2G). Následovalo natáčení kontroly . Po něm jsem již ke hnízdu přinesl první atrapu zabalenou do kusu neprůhledné látky, abych s ní nebyl ťuhýky spojován, a umístil jsem ji na tyč, s pohledem směřujícím ke hnízdu. Případně jsem navíc zapnul reproduktor a spustil přehrávání nahrávky. Vrátil jsem se spěšně ke kameře a čekal, až se objeví rodiče. Pokud se do 20 minut nikdo z nich neukázal, ukončil jsem pokus. Přílet prvního z rodičů ukončil latenci reakce páru, kterou jsem počítal od umístění atrapy, a zahájil vlastní experiment. Ten trval 20 minut, po kterých jsem atrapu opět zabalenou v látce odnesl a vzdálil se mimo dohled rodičů. Nejméně hodinu jsem počkal, než jsem se vrátil s další atrapou, a pokračoval se stejným postupem.

2.6. Sledované prvky chování

Analyzoval jsem tyto prvky chování:

- pasivní mobbing – varování, přítomnost u hnízda, přelety mimo atrapu
- aktivní mobbing – navíc nálety na atrapu a přelety nad atrapou
- latence přiblížení rodičů – doba mezi umístěním atrapy a příletem prvního rodiče
- výskyt aktivního mobbingu – přítomnost alespoň jednoho náletu
- latence 1. útoku – doba mezi příletem rodiče a jeho prvním náletem
- počet náletů – počet průletů nad atrapou spojených s výrazným snížením výšky, popřípadě i s fyzickým kontaktem s atrapou

2.7. Statistické vyhodnocení

Z videonahrávek pořízených v terénu jsem sestavil tabelární etogram pohybových aktivit a výše uvedených sledovaných prvků chování všech testovaných párů v průběhu pokusů, vždy zvlášť pro samce a samici. Zároveň jsem do něj zaznamenal datum a čas pořízení záznamu, odhadnuté stáří mládřat a druh předkládané atrapy. Poté jsem pomocí programu R 2.14.1 (The R foundation for statistical computing, 2011) testoval vliv těchto proměnných na sledované prvky chování.

Použil jsem smíšený model, který zahrnoval pár jako náhodný faktor. Jednotkou replikace byl jedinec. Data pro analýzu aktivního mobbingu měla binomické rozdělení. U zbylých analýz neměla data gaussovské rozdělení, a proto byla odlogaritmována, a tím normalizována. Do analýzy latence příletu jsem zahrnul pouze pokusy, ve kterých byl daný jedinec přítomen. Normalitu dat jsem otestoval Kolmogorov-Smirnovovým testem. Likelihood-ratio test (s Chi-kvadrát testem jako testovým kritériem) byl použit pro stanovení

efektu jednotlivých proměnných. Jednotlivé hladiny kategoriálních proměnných jsem porovnal Tukeyho HSD Post-Hoc testem. Nakonec jsem výsledky vynesl do sloupcových a „box and whiskers“ grafů.

2.8. Materiál

Data pro mou magisterskou práci pocházejí ze dvou hnízdních sezón. V roce 2012 se mi podařilo otestovat 6 párů a v roce 2013 13 párů ťuhýků.

Podrobnosti o získaném materiálu zachycuje tabulka 1.

Tabulka 1: Přehled získaného materiálu.

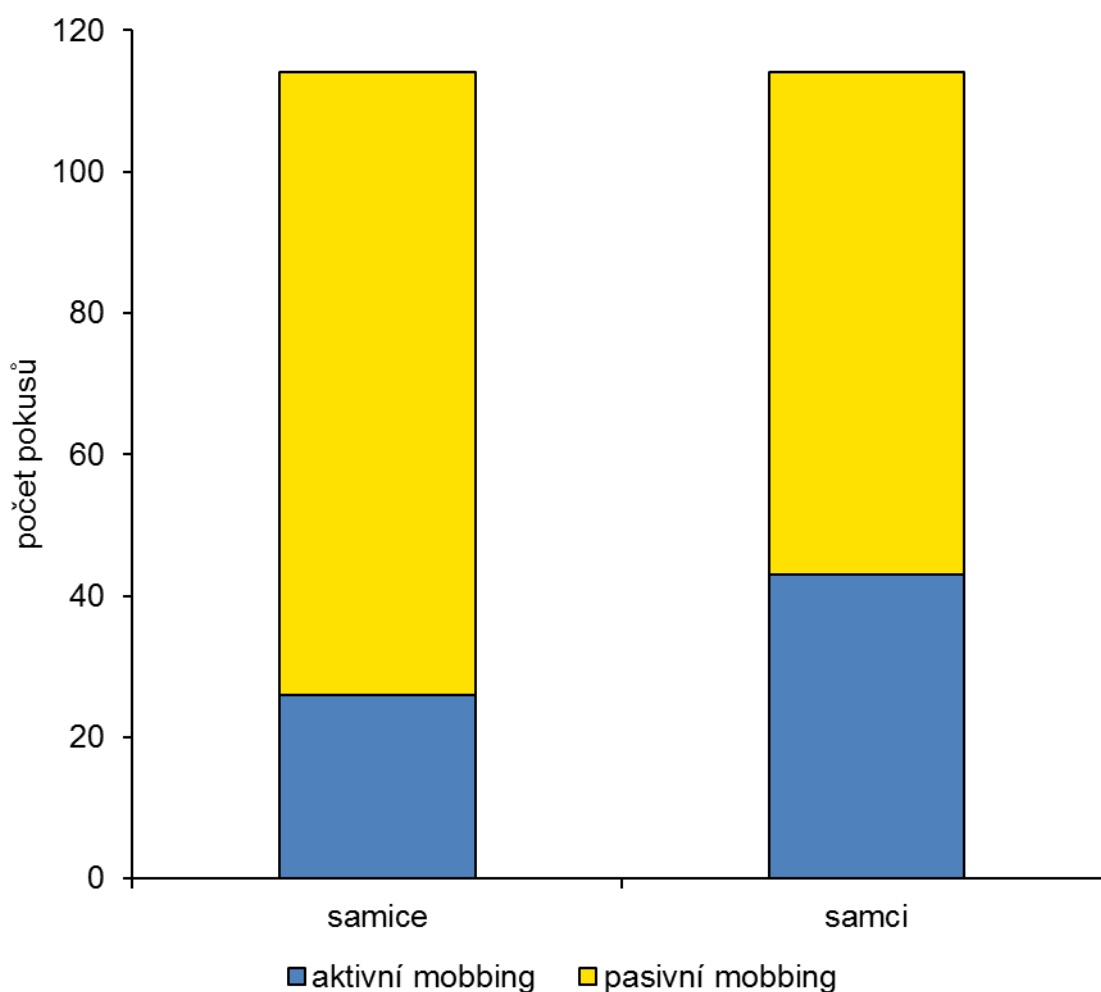
Vysvětlivky: P – poštolka, PN – poštolka s nahrávkou, C – chiméra, CN – chiméra s nahrávkou, H – holub, HN – holub s nahrávkou

Číslo hnízda	Sezóna	Datum	GPS souřadnice	Stáří mláďat (dny)	Pořadí atrap
1	2012	15./16. 6.	N50 10 28.7 E13 06 52.1	8/9	P, C, H, CN, PN, HN
2	2012	18./19. 6.	N50 10 06.5 E13 07 43.7	6/7	H, CN, C, P, PN, HN
3	2012	22. 6.	N50 11 03.0 E13 00 56.8	9	CN, P, H, C, PN, HN
4	2012	22. 6.	N50 11 02.4 E13 01 06.9	9	PN, HN, C, H, CN, P
5	2012	23./24. 6.	N50 15 24.6 E12 54 46.1	13/14	P, CN, HN, C, H, PN
6	2012	4./5. 7.	N50 10 51.8 E13 01 05.3	7/8	P, HN, PN, C, CN, H
7	2013	2. 7.	N50 10 28.1 E13 09 11.8	8	C, P, CN, HN, PN, H
8	2013	5. 7.	N50 10 23.7 E13 09 11.1	9	PN, H, HN, C, P, CN
9	2013	6. 7.	N50 10 34.8 E13 08 45.5	8	H, CN, P, PN, HN, C
10	2013	8. 7.	N50 11 17.1 E13 11 04.5	10	CN, PN, HN, P, H, C
11	2013	8. 7.	N50 11 01.9 E13 06 02.5	14	C, P, H, PN, HN, CN
12	2013	9. 7.	N50 11 01.1 E13 10 13.1	12	P, C, H, CN, HN, PN
13	2013	10. 7.	N50 10 51.0 E13 06 11.9	13	HN, C, PN, H, CN, P
14	2013	13. 7.	N50 10 26.8 E13 06 52.0	8	P, PN, H, CN, C, HN
15	2013	18. 7.	N50 10 31.6 E13 06 53.1	6	PN, C, HN, P, CN, H
16	2013	20. 7.	N50 10 17.3 E13 08 40.8	6	H, HN, P, C, CN, PN
17	2013	21. 7.	N50 11 06.1 E13 04 51.1	6	C, H, CN, PN, HN, P
18	2013	23. 7.	N50 10 21.3 E13 08 46.3	6	C, P, PN, HN, H, CN,
19	2013	24. 7.	N50 11 41.0 E13 10 07.7	4	HN, CN, H, PN, C, P

3. Výsledky

3.1. Výskyt aktivního mobbingu

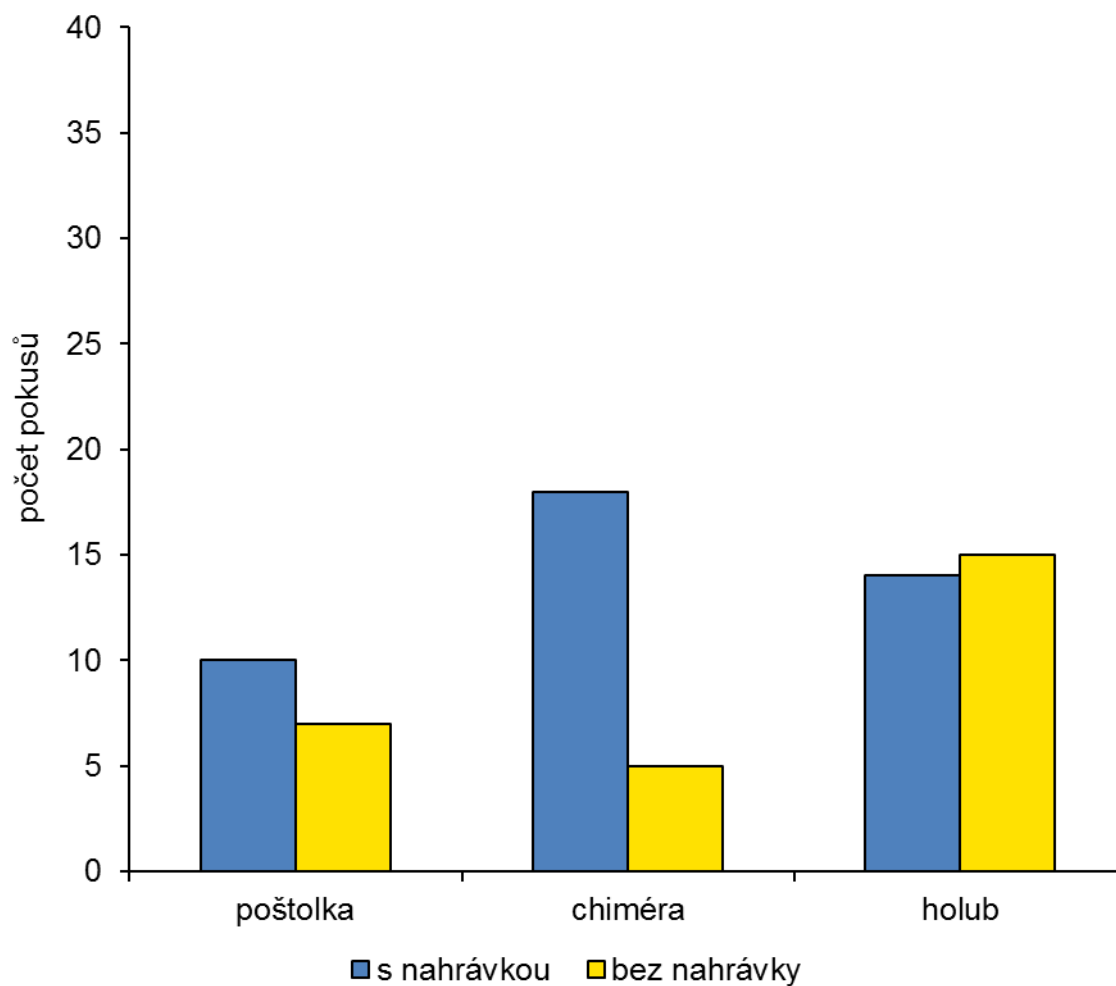
Výskyt aktivního mobbingu průkazně ovlivňuje pohlaví (GLMM, Df = 1; Chi = 8,602; $p = 0,003$) a interakce přítomnosti nahrávky s druhem atrapy (GLMM, Df = 5; Chi = 20,470; $p = 0,001$). Stáří mlád'at (GLMM, Df = 1; Chi = 0,307; $p = 0,580$), pořadí atrapy (GLMM, Df = 5; Chi = 5,778; $p = 0,328$) ani sezóna (GLMM, Df = 5; Chi = 1,178; $p = 0,3284$) výskyt aktivního mobbingu neovlivňují. Samci byli v obraně hnízda aktivnější než samice (viz obr. 1), Aktivní mobbing se častěji vyskytoval u modifikované poštolky s nahrávkou než u téže atrapy bez nahrávky, u nemodifikované poštolky a holuba nebyl efekt nahrávky průkazný. Bez přítomnosti nahrávky napadlo více ptáků holuba než obě atrapy poštolky. V přítomnosti nahrávky tento rozdíl mizí (viz tab. 2, obr. 2).



Obrázek 1: Počet pokusů s výskytem aktivního mobbingu u samců a samic.

Tabulka 2: Průkaznost rozdílů v počtech jedinců napadajících atrapy v jednotlivých testových variantách (Tukey HSD Post-Hoc test; P – poštolka, PN – poštolka s nahrávkou, C – chiméra, CN – chiméra s nahrávkou, H – holub, HN – holub s nahrávkou).

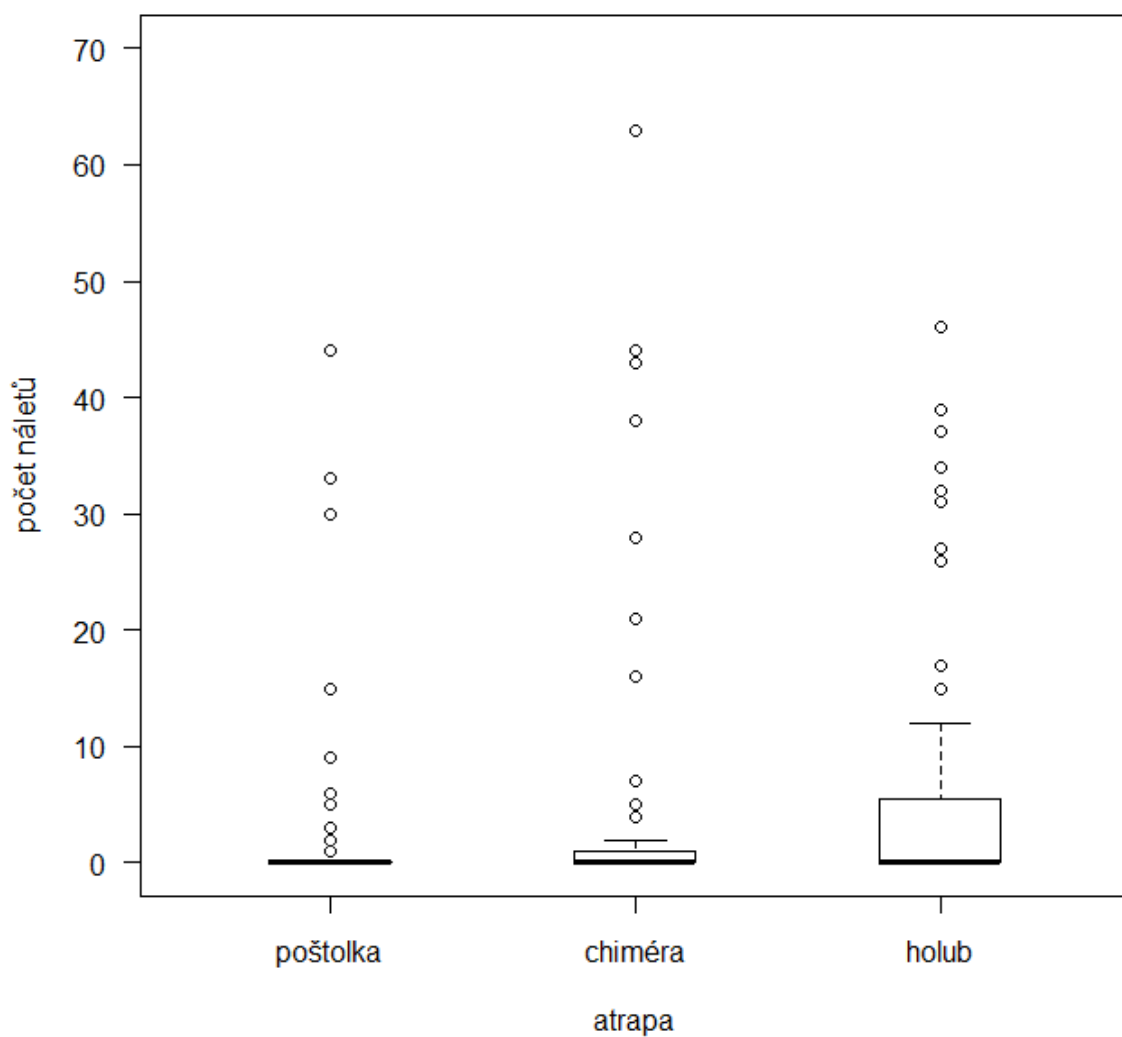
	Z	p
PN-P	-0.824	0.4629
CN-C	2.503	0.0524
HN-H	0.791	0.4689
P-C	-0.401	0.4987
P-H	2.304	0.0516
C-H	2.602	0.0046
PN-CN	-2.200	0.1365
PN-HN	0.795	0.4683
CN-HN	-0.660	0.4861



Obrázek 2: Počet pokusů s výskytem aktivního mobbingu v jednotlivých testových variantách.

3.2. Počet náletů

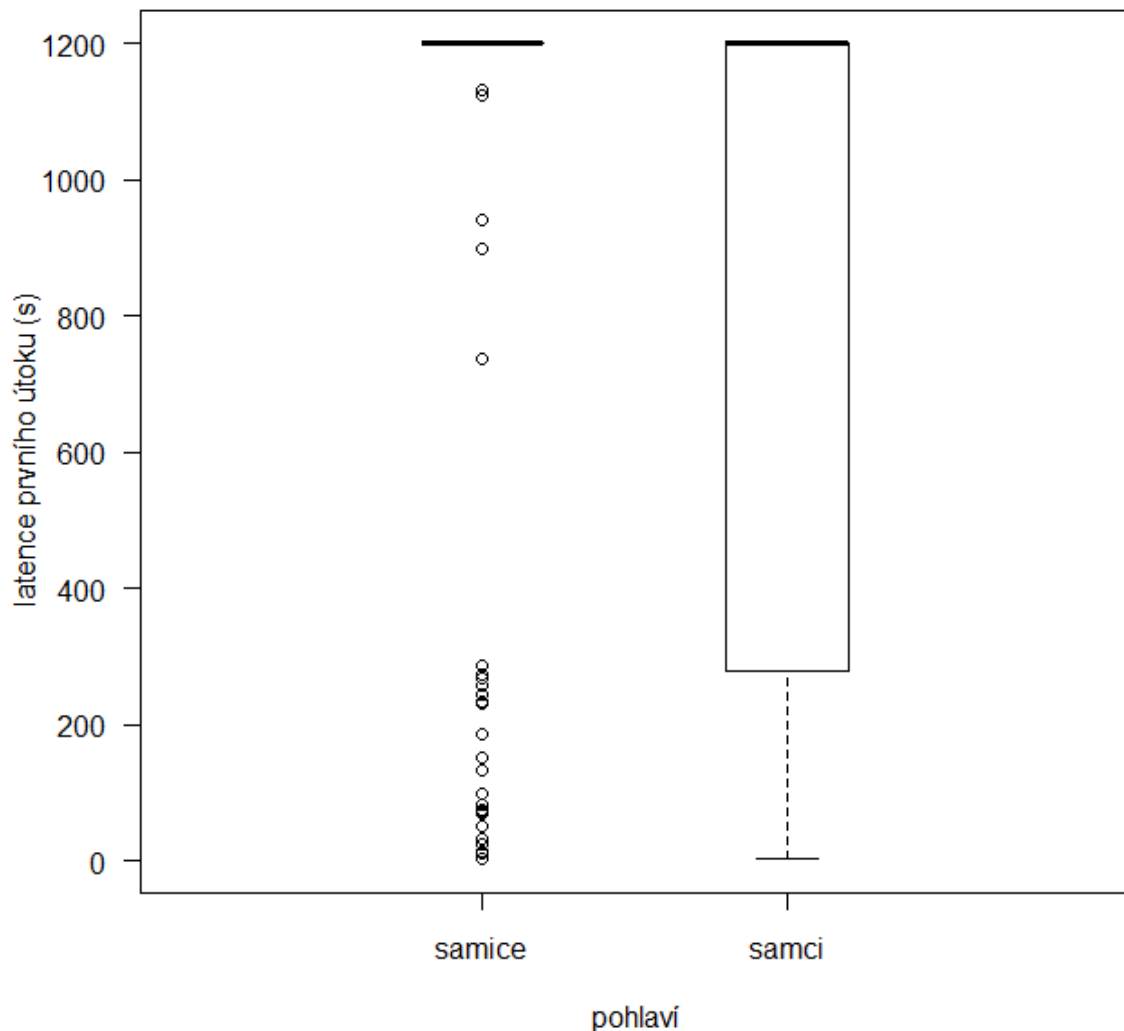
Počet provedených náletů nevysvětluje žádná z testovaných proměnných (sezóna, věk mlád'at, pořadí atrapy, pohlaví, přítomnost nahrávky, druh atrapy, ani interakce mezi nimi). Ve všech testových variantách byl počet náletů u většiny jedinců nízký a navíc vždy reagovala méně než polovina testovaných jedinců. Třetí kvartil proto u žádné testové varianty nepřesahuje 7 (viz obr. 3).



Obrázek 3: Počet náletů na jednotlivé atrapy.

3.3. Latence prvního útoku

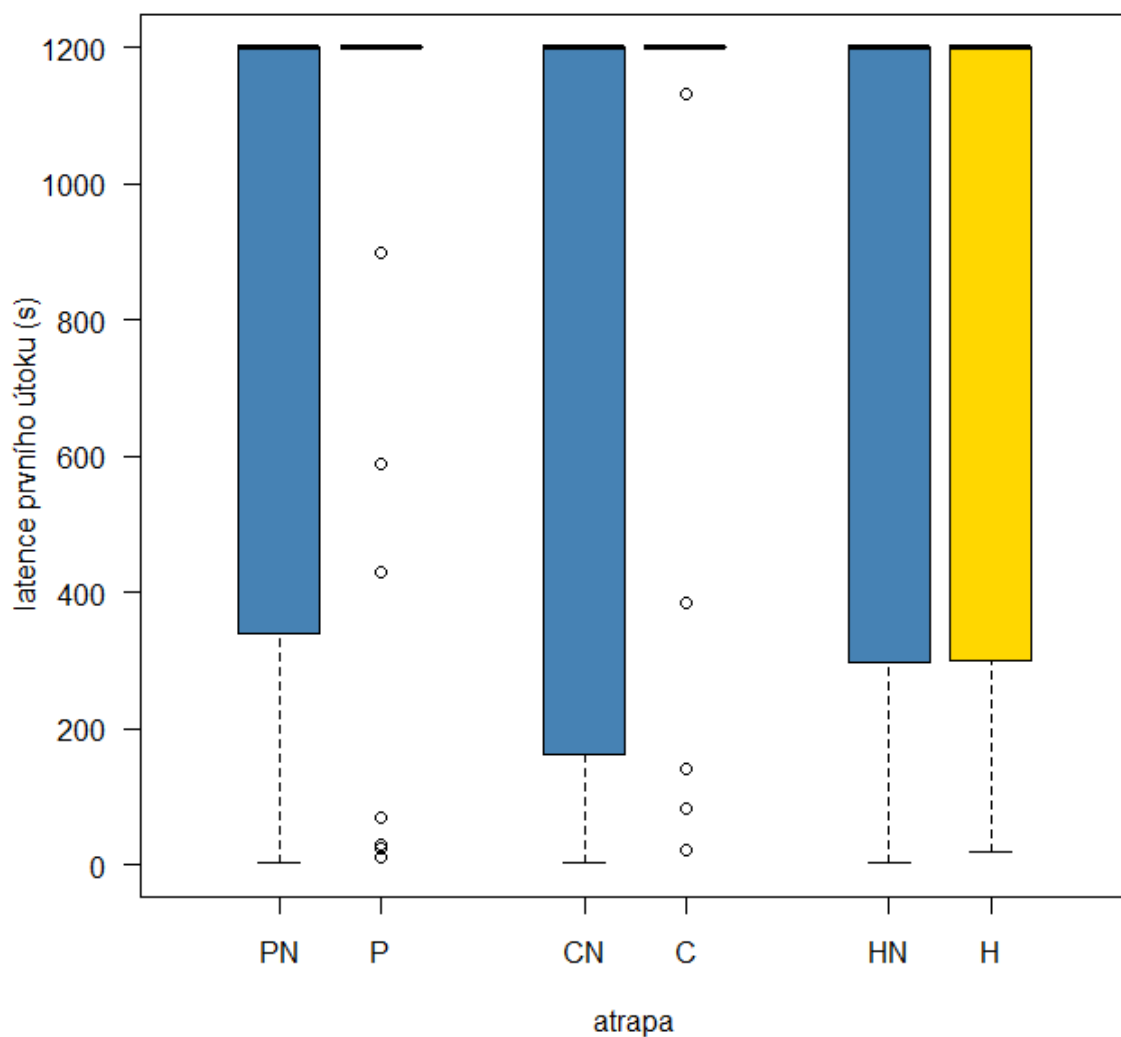
Latenci prvního útoku průkazně ovlivňuje pohlaví (GLMM, Df = 1; Chi = 8,040; p = 0,005) (obr. 4) a interakce přítomnosti nahrávky s atrapou (GLMM, Df = 5; Chi = 17,140; p = 0,004) (tab. 3, obr. 5). Průkazná je i interakce nahrávky s pohlavím (GLMM, Df = 3; Chi = 18,253; p = 3,9*10⁻⁴), Post-Hoc test ale není pro samce ani samice průkazný (viz tab. 4, obr. 6). Samci napadali atrapy obecně dříve než samice, přítomnost nahrávky urychlila útok na modifikovanou poštolku.



Obrázek 4: Latence prvního útoku samců a samic.

Tabulka 3: Průkaznost rozdílů v latenci prvního útoku na atrapy v jednotlivých testových variantách (Tukey HSD Post-Hoc test; P – poštolka, PN – poštolka s nahrávkou, C – chiméra, CN – chiméra s nahrávkou, H – holub, HN – holub s nahrávkou).

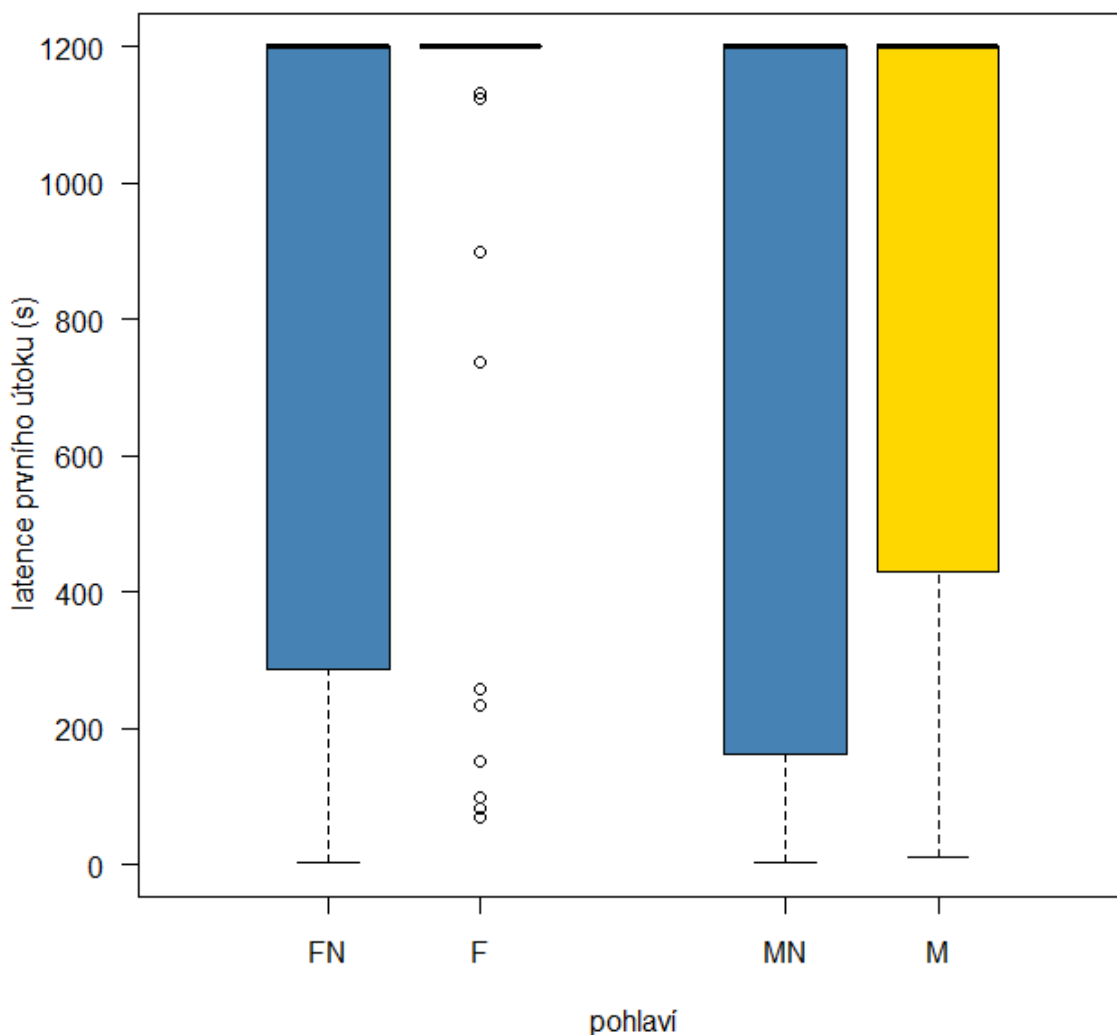
	Z	p
PN-P	0,942	0,936
CN-C	3,676	0,003
HN-H	1,024	0,910
P-C	0,740	0,977
P-H	-0,912	0,943
C-H	-1,638	0,573
PN-CN	-2,036	0,321
PN-HN	-0,994	0,920
CN-HN	1,031	0,908



Obrázek 5: Latence prvního útoku v jednotlivých testových variantách.

Tabulka 4: Průkaznost rozdílů v latenci prvního útoku samců a samic na atrapy s nahrávkou a bez nahrávky (Tukey HSD Post-Hoc test; F – samice, FN – samice + nahrávka, M – samec, MN – samec + nahrávka).

	Z	P
FN-F	2.432	0.0713
MN-M	2.215	0.1191
F-M	-2.092	0.1557
FN-MN	-1.910	0.2238



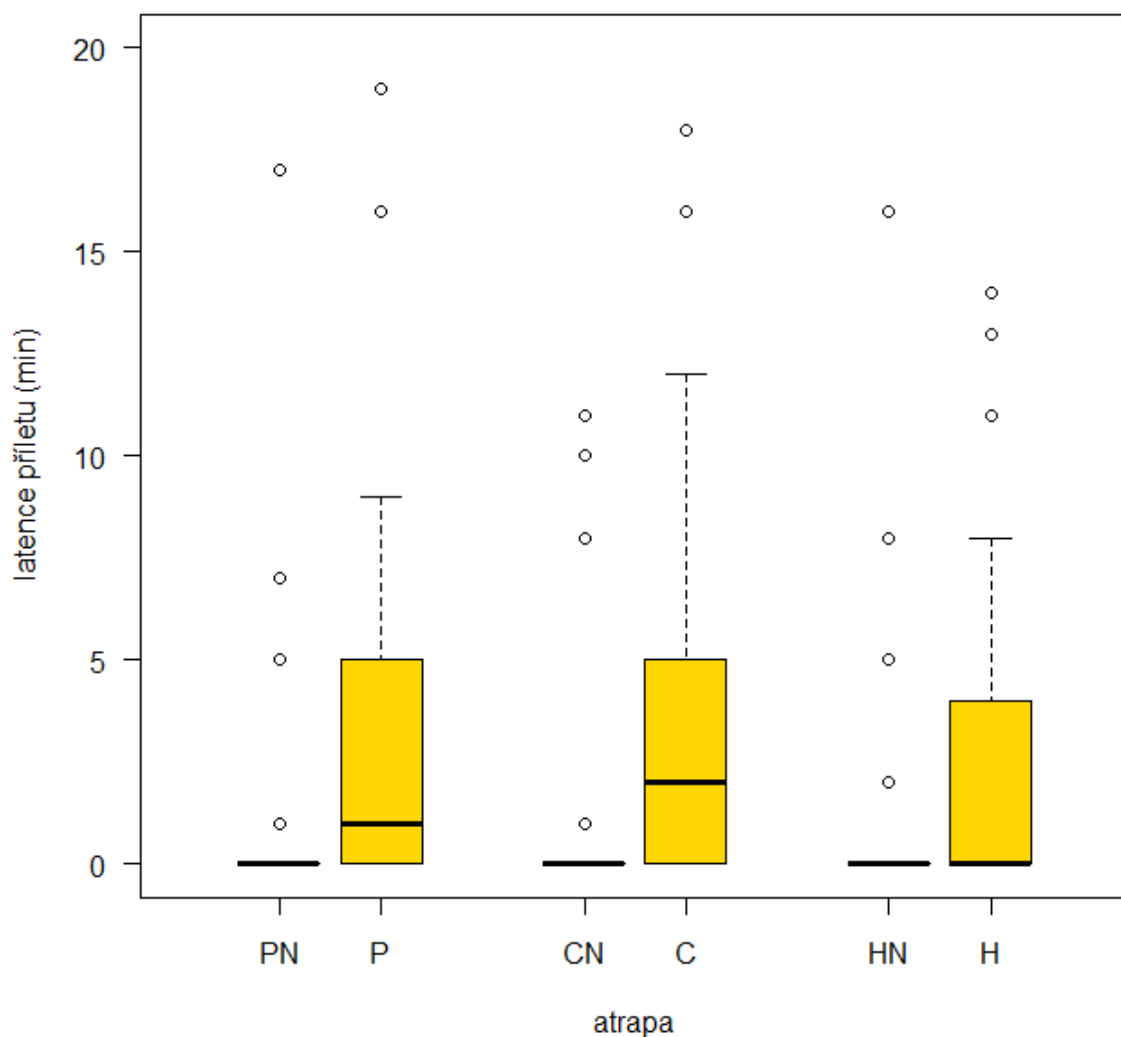
Obrázek 6: Latence prvního útoku samců a samic na atrapy s nahrávkou a bez nahrávky.

3.4. Latence přiletu

Latenci přiletu ke hnízdu průkazně ovlivňuje interakce nahrávky s atrapou (GLMM, Df = 5; Chi = 20,548; $p = 9,857 \cdot 10^{-4}$) (tab. 5 a obr. 7) a interakce nahrávky s pohlavím (GLMM, Df = 3; Chi = 3; $p = 0,001$) (tab. 6 a obr. 8). Přítomnost nahrávky urychlila přilet k modifikované poštolce, samci i samice přilétali k hnízdu v přítomnosti nahrávky dřív.

Tabulka 5: Průkaznost rozdílů v latenci přiletu k atrapám v jednotlivých testových variantách (Tukey HSD Post-Hoc test; P – poštolka, PN – poštolka s nahrávkou, C – chiméra, CN – chiméra s nahrávkou, H – holub, HN – holub s nahrávkou).

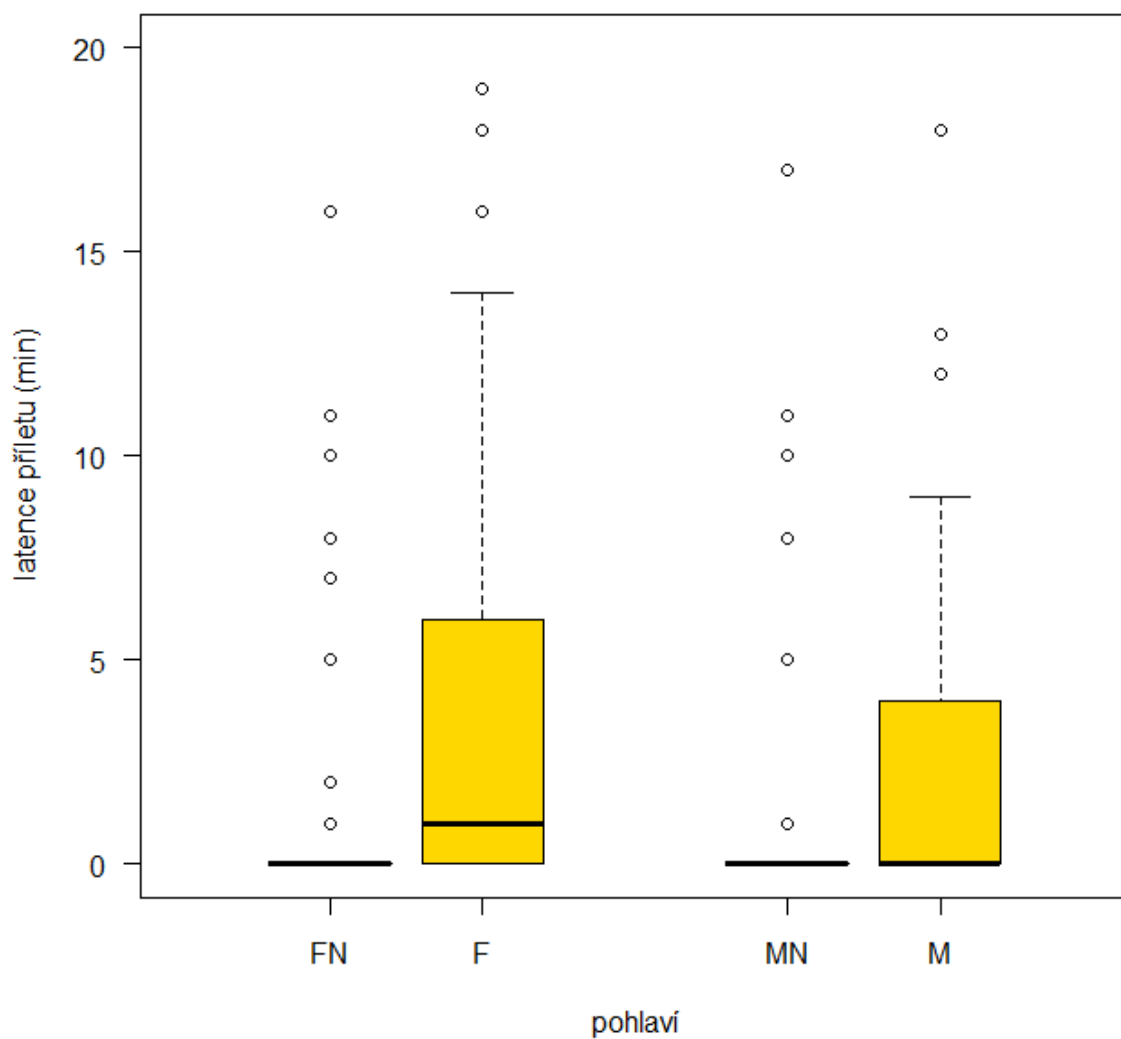
	Z	P
PN-P	2.308	0.190
CN-C	2.741	0.067
HN-H	1.830	0.446
P-C	1.479	0.677
P-H	-0.452	0.998
C-H	-1.994	0.345
PN-CN	1.166	0.853
PN-HN	0.103	1.000
CN-HN	-1.061	0.897



Obrázek 7: Latence přiletu k atrapám v jednotlivých testových variantách.

Tabulka 6: Průkaznost rozdílů v latenci přiletu samců a samic k atrápám s nahrávkou a bez nahrávky (Tukey HSD Post-Hoc test; F – samice, FN – samice + nahrávka, M – samec, MN – samec + nahrávka).

	Z	P
FN-F	3,115	0,010
MN-M	2,368	0,083
F-M	-1,129	0,672
FN-MN	-0,377	0,982



Obrázek 8: Latence přiletu samců a samic k atrápám s nahrávkou a bez nahrávky.

4. Diskuze

Přítomnost nahrávky zkrátila jak latenci přiletu rodičů ke hnízdu, tak i latenci prvního útoku. Latence přiletu ke hnízdu se zkrátila u obou pohlaví, latence prvního útoku jen u samic. Zdá se tedy, že samice reagují intenzivněji na signál ohrožení. K určitému zkrácení obou latencí došlo u všech atrap, průkazné byly rozdíly ale jen u modifikované poštolky.

V obecné rovině lze nicméně říci, že konspecifický varovný hlas spolehlivě zaujme pozornost ťuhýků, a ti se rychle vracejí ke hnízdu. Tento výsledek odpovídá obecné funkci mobbingových varovných hlasů, které díky svým charakteristickým akustickým vlastnostem mají schopnost přilákat potenciální obránce (Brown 1982). Často také zaujmou pozornost sousedů (Welbergen a Davies 2008), nebo i dalších druhů (Marler 1955), zvláště pokud mají společného predátora (Hurd 1996, Grim 2008), což jsem při svých experimentech pozoroval i já. Nejčastěji v průběhu pokusu přiletěl některý rodič ze sousedních hnízd, případně celý pár, vzácně i rodiče z více párů. Pokusovaný pár cizí ťuhýky někdy toleroval, jindy je od vlastního hnízda odháněl. Častěji to dělali samci, což je pochopitelné vzhledem k tendenci obhajovat své teritorium a hlídat si partnerku. Dalším důvodem by mohla být snaha samici zaujmout a dokázat jí zájem na mláďatech. Zvýšení míry mobbingu samic, respektive snížení vzdálenosti od predátora, pokud byla přítomná i samice, zaznamenali při obraně hnízda i Curio a kol. (1985). Občas jsem zaznamenal i přilet jiného druhu pěvce, např. strnada zahradního (*Emberiza calandra*), kteří mohou mít s ťuhýky společné nepřátele, a proto reagují na jejich varovné hlasy. Pěnice vlašské (*Sylvia nisoria*) se často přidávaly s varovnou vokalizací, i když se ke hnízdu ťuhýků nepřibližovaly. Aktivního mobbingu se nezúčastnil nikdo ze sousedních hnízd. Betts a kol. (2005) zkoumali odpověď dvou druhů lesňáčků – modrohřbetého (*Dendroica caerulescens*) a proužkobokého (*Dendroica virens*) na mobbing call sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) a zjistili, že v rámci svých teritorií aktivně reagovali všichni jedinci, zatímco mimo teritorium se vydali pouze 3 ze 37 testovaných ptáků. U vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) se mobbingu účastní i konspecifičtí jedinci z okolí, avšak jen pasivně; aktivní mobbing provádějí pouze hnízdící ptáci (Shields 1984).

V případě ochoty aktivně útočit nebyl motivující efekt přítomnosti nahrávky tak obecný jako v případě přilákání pozornosti. Zkrácení latencí i zvýšení počtu aktivně bránících ptáků bylo průkazné jen v přítomnosti modifikované poštolky. Zdá se tedy, že mobbing call nejen že připoutal pozornost rodičů ke hnízdu, ale nasměroval je k tomu, aby pro ně neznámou a konfliktní znaky nesoucí atrapu identifikovali jako potenciálního predátora. U holuba ani u

nemodifikované poštolky se takový účinek neprojevil. Obdobný efekt varovných hlasů nebyl dosud v literatuře popsán. Lze jej však považovat za projev sociálního učení se neznámým predátorům. To bylo popsáno u řady druhů ptáků i savců (Heyes 1994, Avargues-Weber a kol. 2012). Upozornění nezkušených jedinců bývá pokládáno za jednu z funkcí varovných hlasů (Curio 1978, Greig-Smith 1980, Griffin a Galef 2004). V souladu s tímto vysvětlením je i to, že v případě holuba ani nemodifikované poštolky přítomnost nahrávky ochotu aktivně útočit nezvýšila. Lze předpokládat, že dospělí ťuhýci oba ptáky znají, neboť se na lokalitě běžně vyskytují.

I přes pozitivní vliv nahrávky na ochotu zaútočit však celkový podíl aktivního mobbingu zůstal nízký. V důsledku toho nevycházejí průkazné rozdíly v počtu náletů na žádnou z předkládaných atrap. Jedním z možných vysvětlení pasivity ťuhýků by mohlo být špatné počasí v loňské a v menší míře i předloňské sezóně. Dlouhotrvající období vydatných dešťů omezuje ptáky ve shánění potravy, a snižuje tak jejich kondici. Ta zase pozitivně koreluje s agresivitou při mobbingu (Greig-Smith 1980, Rytkönen a kol. 1993, Hogstad 1993 a 2005).

Počasí navíc ovlivňuje úspěšnost vyvedení snůšky a dlouhodobé deště mohou způsobit znatelné ztráty při hnízdění, prokázala řada autorů (Mann a Brandl 1986, Holáň 1997, Fornasari a Massa 2000, Takagi 2001, Goławski 2006). Loňská sezóna se proto (alespoň na mém zkoumaném území) vyznačovala velkým počtem náhradních zahnízdění, při nichž jsou samice v mobbingu pasivnější (Rytkönen a kol. 1993, Hogstad 2005). Zároveň vzrostla i míra predace a ťuhýci kvůli tomu mohli volit jinou strategii obrany hnízda – neupozorňovat na sebe a držet se dál od hnízda. Toto chování vykazují obecně v přítomnosti straky ve svém teritoriu, která patří k hlavním hnízdním predátorům ťuhýků (Strnad 2004, Němec 2008, Minařík 2011). Úspěšnost hnízdění na mém studovaném území se v posledních 5 letech pohybuje kolem 30 %, ale v roce 2013 to bylo pouhých 20,5 %, přičemž predace byla zaznamenána u 50–60 % hnízd (Němec, osobní korespondence). Pro srovnání, Holáň (1994) uvádí, že podíl neúspěšných hnízdních pokusů ťuhýků může dosahovat až 40 % a naopak podíl úspěšných hnízdění až 77 % díky náhradním snůškám.

Samci byli v obraně hnízda důraznější a častěji přistupovali k aktivnímu mobbingu. Tento výsledek se shoduje s výsledky některých předchozích prací týkajících se mobbingu u ťuhýků (Strnad 2004, Součková 2011), zatímco v jiných pracích žádný rozdíl mezi pohlavími nevyšel (Tryjanowski a Goławski 2004, Falkenauerová 2008).

Také u straky obecné (*Pica pica*) z příbuzné čeledi krkavcovitých byli v obraně hnízda aktivnější samci, což autorka (Buitron 1983) vysvětluje tím, že samci jsou větší a samice se často zdržovaly přímo na hnízdě. Obdobně samci sojek mexických (*Aphelocoma*

coerulescens) brání svá hnízda intenzivněji (Francis a kol. 1989). Podobný trend je znám i u dalších druhů pěvců, např. vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Shields 1984), drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*) (Breitwisch 1988), červenky obecné (*Erithacus rubecula*) (East 1981), vlvovce čevenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) (Knight a Temple 1988), či lindušky luční (*Anthus pratensis*) (Pavel a Bureš 2001), zvláště pokud je predátorem nebezpečný dravec.

Curio a kol. (1985) také zaznamenali vyšší intenzitu mobbingu u samců sýkor než u samic, a to při obraně první snůšky. V další publikaci (Regelmann a Curio 1986) navrhuje jako vysvětlení dvě hypotézy. Podle první jsou samice v hnízdní sezóně vystaveny většímu riziku úmrtí, a proto méně riskují. Podle druhé samec do obrany mlád'at investuje více, protože má větší zájem na svém teritoriu a partnerce. Jindy platí, že samec je aktivnější při obraně hnízda jen v pozdějším stádiu hnízdění (Rytönen a kol. 1993, Hogstad 2005). Pro samici je založení náhradní snůšky větší investicí než pro samce, tudíž je zezáátku v mobbingu aktivnější. V době, kdy už není na vyvedení náhradního potomstva čas, se začíná chování samců měnit a jejich podíl na obraně hnízda vzrůstá.

„I am turned into a sort of machine for observing facts and grinding out conclusions.“

Charles Darwin

5. Literatura:

- Ash JS (1970): Observations on a decreasing population of Red-backed Shrikes. *British Birds* 63: 185-205, 225-39
- Aubin T (1987): Respective parts of the carrier and of the frequency modulation in the semantics of distress calls an experimental study of *sturnus vulgaris* by mean of digital synthesis methods. *Behaviour* 100: 123-133
- Avargues-Weber A, Dawson EH, Chittka L (2012): Mechanisms of social learning across species boundaries. *Journal of Zoology* 290: 1–11
- Bayly K, Evans C (2003): Dynamic changes in alarm call structure: a strategy for reducing conspicuousness to avian predators? *Behaviour* 140: 353-369
- Bekoff M (2002): *The Cognitive Animal: Empirical and Theoretical Perspectives on Animal Cognition*. MIT Press, Cambridge, USA
- Bergström CT, Lachmann M (2001): Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. *Animal Behaviour* 61: 535-543
- Betts MG, Hadley AS, Doran PJ (2005): Avian Mobbing Response is Restricted by Territory Boundaries: Experimental Evidence from Two Species of Forest Warblers. *Ethology* 111: 821–835
- Breitwisch, R (1988): Sex differences in defence of eggs and nestlings by northern mockingbirds, (*Mimus polyglottos*). *Animal Behaviour* 36: 62-72
- Bremond JC (1963): Acoustic behavior of Burda. *Acoustic behavior of animals: 709-750*. Elsevier Publishing Co., Amsterdam
- Brown RGB (1969) Seed Selection by Pigeons. *Behaviour* 34: 115-131
- Brown CH (1982): Ventroloquial and Locatable Vocalizations in Birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 59 (4): 338-350
- Buitron D (1983): Variability in response of black-billed magpies to natural predators. *Behaviour* 87: 209-236
- Caro T (2005): *Antipredator defenses in birds and mammals*. The University of Chicago Press, Chicago
- Cäsar C, Zuberbühler K, Young RJ, Byrne RW (2013): Titi monkey call sequences vary with predator location and type. *Biology Letters* 9 (5)
- Csermely D, Bonati B, Romani R (2009): Predatory behaviour of common kestrels (*Falco tinnunculus*) in the wild. *Journal of Ethology*. 27: 461-465

- Cresswell W (1994): The function of alarm calls in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47: 736-738
- Collias N, Joos M (1953): The spectrographic analysis of sound signals of the domestic fowl. *Behaviour* 5: 175–188
- Curio E, Regelman K, Zimmermann U (1985): Brood defence in the great tit (*Parus major*): the influence of life-history and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16 (3): 273-283.
- Curio E (1978): The adaptive significance of avian mobbing. I. Teleonomic hypothesis and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69: 3–8
- Dierschke V. 2009: Ptáci. Praha: Euromedia Group, k. s. – Knižní klub.
- Dooling R, Spearcy M (1980): Early perceptual selectivity in the Swamp Sparrow. *Developmental Psychobiology* 13 (5): 499-506
- East M (1981): Alarm calling and parental investment in the robin (*Erithacus rubecula*). *Ibis* 123: 223-230
- Falkenauerová A (2008): Jak ptáci hodnotí riziko predace v zimních potravních experimentech – význam sociálně předávané informace. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Ficken MS, Ficken RW, Witkin SR (1978): Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk* 95: 34-48
- Fornasari L, Massa R (2000) Habitat or climate? Influences of environmental factors on the breeding success of the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Ring* 22:147–156
- Forsman JT, Mönkkönen M (2001): Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour* 62: 1067-1073
- Francis AM, Jack P. Hailman, Glen E. Woolfenden (1989): Mobbing by Florida scrub jays: behaviour, sexual asymmetry, role of helpers and ontogeny.
- Goławski A (2006) Impact of weather on partial loss of nestlings in the red-backed shrike *Lanius collurio* in eastern Poland. *Acta Ornithologica* 41:15–20
- Graw B, Manser MB (2007): The function of mobbing in cooperative meerkats. *Animal Behaviour* 74: 507–517
- Greig-Smith PW (1980): Parental investment in nest defense by Stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour* 28: 604-619
- Griesser M (2009): Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proc. Biol. Sci.* 276(1669): 2887–2892

- Griffin AS, Galef BG (2004): Social learning about predators: does timing matter? *Animal Behaviour* 69: 669–678
- Grim T (2008): Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbours? *Journal of Ornithology*. 149: 169–180
- Hasson O (1991). Pursuit deterrent signals: the communication between prey and predator. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 325–329
- Havlín J (1959): K ekologii ťuhýka obecného - *Lanius collurio* L. *Zoologické listy* 8:63-93
- Hetrick S, Sieving K (2011): Antipredator calls of tufted titmice and interspecific transfer of encoded threat information. *Behavioral Ecology* 23 (1): 83–92
- Heyes CM (1994): Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biology Reviews* 69: 207–231
- Högstedt G (1983): Adaption unto death: function of fear screams. *The American Naturalist* 121: 562-570
- Hogstad O (1993): Nest defence and physical condition in Fieldfare *Turdus pilaris*. *Journal für Ornithologie* 134 (1): 25-33
- Hogstad O (2005): Sex-differences in nest defence in Fieldfares *Turdus pilaris* in relation to their size and physical condition. *Ibis* 147 (2): 375-380
- Holáň V (1994): Několik poznámek k migraci a hnízdění ťuhýka obecného (*Lanius collurio*). *Sylvia* 30: 152-154
- Hudec a kol. (1983): Fauna ČSSR – Ptáci 3/II, NČAV, Praha
- Hurd CR (1996): Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 287-292
- Chamberlain DR, Cornwell GW (1971): Selected vocalizations of the common crow. *The Auk* 88: 613-634
- Jurisevic MA, Sanderson KJ (1998): A comparative analysis of distress call structure in Australian passerine and non-passerine species: influence of size and phylogeny. *Journal of Avian Biology* 29: 61-71
- Kaplan G, Johnson G, Koberoff A, Rogers LJ (2009): Alarm Calls of the Australian Magpie (*Gymnorhina tibicen*): Predators Elicit Complex Vocal Responses and Mobbing Behaviour. *The Open Ornithology Journal* 2. 7-16
- Kereksela S, Härmä O, Lindstedt C., Siitari H., Suhonen J. (2013): Effect of Willow Tit *Poecile montanus* alarm calls on attack rates by Pygmy Owls *Glaucidium passerinum*. *Ibis* 155 (2): 407-412

- Klump GM, Shalter MD (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
- Knight RL, Temple SA 1988: Nest-defense behaviour in the red-winged blackbird. *Condor* 90: 193-200
- Koenig WD, Stanback MT, Holte PN, Mumme RL (1991): Distress call in the Acorn Woodpecker. *Condor* 93: 637-643
- Krams I, Krama T, Igaune K (2006): Alarm calls of wintering great tits *Parus major*: warning of mate, reciprocal altruism or a message to the predator? *Journal of avian biology* 37: 131-136
- Leavesley AJ, Magrath RD (2005) Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour* 70: 365–373
- Leger DW, Carroll LF (1981): Mobbing calls of the Phainopepla. *Condor* 83: 377-380
- Macedonia JM (1990): What is communicated in the antipredator calls of lemurs: evidence from playback experiments with ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology* 86: 177–190
- Macedonia JM, Evans CS (1993): Essay on Contemporary Issues in Ethology: Variation among Mammalian Alarm Call Systems and the Problem of Meaning in Animal Signale. *Ethology* 93 (3): 177–197.
- Magrath RD, Pitcher BJ, Gardner JL (2007): A mutual understanding? Interspecific responses by birds to each other's aerial alarm calls. *Behavioral Ecology* 18: 944-951
- Mann W, Brandl R (1986) Nestlingswachstum und Niederschlag beim Neuntöter (*Lanius collurio*). *Journal of Ornithology* 127:97–98
- 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 of London: B – Biological Sciences* 268: 2315–2324.
- Marler P (1955): Characteristics of some animal calls. *Nature* 176: 6-8
- McLaren MA (1976): Vocalization of the Boreal Chickadee. *The Auk* 93: 541-463
- Minařík (2011): Jaké informace přináší varovná vokalizace ťuhýka obecného (*Lanius collurio*)? Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Morgan PA, Howse PE (1973): Conditioning of jackdaws (*corvus monedula*) to normal and modified distress calls. *Animal Behaviour* 22 (3): 688-694

- Murton RK, Westwood NJ (1966) The foods of the Rock Dove and Feral Pigeon. *Bird Study* 13: 130-146
- Němec M (2005) Antipredační chování ůuhýka obecného (*Lanius collurio*). Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Biologická fakulta
- Němec M (2008): Antipredační chování ůuhýka obecného (*Lanius collurio*) proti krkavcovitým. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta
- Němec M, Součková T, Poláková S, Fuchs R (2011): Cognitive abilities of red-backed Strike. The Association for the Study of Animal Behaviour; Summer Conference 2011; St Andrews, Scotland. 18-19 August 2011; Collection of abstracts, pp. 53
- Owings DH, Hennessy DF (1984): The importance of variation in sciurid visual and vocal communication. *The Biology of Ground-Dwelling* 169-200. University of Nebraska Press, Lincoln
- Owren MJ, Rendall D (2001): Sound on the rebound: Bringing form and function back to the forefront in understanding primate vocal signaling. *Evolutionary Anthropology* 10: 58–71
- Parejo D, Avilés JM, Rodríguez J (2012): Alarm calls modulate the spatial structure of a breeding owl community. *Proceedings of the Royal Society of London: B – Biological Science* 279: 2135-2141
- Pavel V, Bureš S (2001): Offspring age and nest defence: test of feedback hypothesis in the meadow pipit. *Animal behaviour* 61: 297-303
- Pavey, CR, Smyth AK (1998): Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls (*Ninox strenua*). *Animal Behaviour* 55: 313-318
- Palleroni A, Hauser M, Marler P (2005): Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition* 8: 200-210
- Pereira ME, Macedonia JM (1991): Ringtailed lemur anti-predator calls denote predator class, not response urgency. *Animal Behaviour* 41: 543—544
- Perry EF, Andersen DE (2003): Advantages of clustered nesting for least flycatchers in north-central Minnesota. *Condor* 105: 756–770
- Proctor CJ, Broom M, Ruxton GD (2001) Modelling antipredator vigilance and flight response in group foragers when warning signals are ambiguous. *Journal of Theoretical Biology* 211: 409-417

- Rainey H, Zuberbuhler K, Slater P (2004): Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 755-759
- Rajala M, Ratti O, Suhonen J (2003): Age Differences in the Response of Willow Tits (*Parus montanus*) to Conspecific Alarm Calls. *Ethology* 109: 501-509
- Randler C (2006): Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*) Respond to Alarm Calls of Eurasian Jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology* 112: 411-416
- Rasa OAE (1983): Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 181-190
- Regelmann A, Curio (1986): Why do great tit (*Parus major*) males defend their brood more than females do? *Animal Behaviour* 34: 1206-1214
- Rytkönen S, Orell M, Koivula K (1993): Sex-role reversal in willow tit nest defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33 (4): 275-282
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P (1980): Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. *Science*: 210: 801-803
- Shalter MD, Schleidt WM (1977): The ability of the Barn Owls, *Tyto alba*, to discriminate and localize avian alarm calls. *Ibis* 119: 22-27
- Shalter MD (1979): Responses of nesting passerines to alarm calls. *Ibis* 121 (3): 362-368
- Shields WM (1984): Barn Swallow mobbing: Self-defence, collateral kin defence, group defence, or parental care? *Animal Behaviour* 32: 132-148
- Součková (2011): Antipredační chování ůhýka obecného: role klíčových znaků v rozpoznávání predátora. Bakalářská práce, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
- Stone E, Trost CH (1991): Predators, risks and context for mobbing and alarm calls in black-billed magpies. *Animal Behaviour* 41(4):633-638
- Strnad M (2004) Antipredační chování ůhýka obecného (*Lanius collurio*) v hnízdním období. Magistreská práce. Karlova univerzita, Přírodovědecká fakulta
- Struhsaker TT (1963): Behavior of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). University of California Press, Oakland
- Sullivan KA (1985): Selective alarm calling by Downy Woodpeckers in mixed-species flocks. *Auk* 102: 184-186

- Takagi M (2001) Some effects of inclement weather conditions on the survival and condition of bull-headed shrike nestlings. *Ecological Research* 16:55–63
- Templeton CN, Greene E, Davis k (2005) Allometry of Alarm Calls: Black-Capped Chickadees Encode Information About Predator Size. *Science* 308: 1934-1937
- Templeton CN, Greene E (2007) Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the Unites States of America* 104: 5479-5482
- Tryjanowski P, Goławski A (2004): Sex differences in nest defence by the red-backed s hrike (*Lanius collurio*): effects of offspring age, brood size and stage of breeding season. *Journal of Ethology* 22: 13-16
- Vieth W, Curio E, Ernst U (1980): The adaptive significance of avian mobbing. III. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: cross-species tutoring and properties of learning. *Animal Behaviour* 28 (4): 1217-1229
- Welbergen JA, Davies NB (2008): Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour* Volume 76, Issue 3, Pages 811–822
- Witkin SR, Ficken MS (1979): Chickadee alarm calls: Does mate investment pay dividends? *Animal Behaviour* 27: 1275-1276
- Wood SR, Sanderson KJ, Evans CS (2000): Perception of terrestrial and aerial alarm calls by honeyeaters and falcons. *Australian Journal of Zoology* 48: 127–134.
- Yalden DW, Warburton AB (1979): The diet of the Kestrel in the Lake District. *Bird Study* 26: 163-170
- Zuberbühler K, Jenny D, Bshary R (1999): The Predator Deterrence Function of Primate Alarm Calls. *Ethology* 105: 477-490
- Zuberbühler K (2009): *Survivor Signals: The Biology and Psychology of Animal Alarm Calling* v Naguib a kol.: *Advances in the Study of Behaviour*, Vol. 40 - Vocal Communication in Birds and Mammals. Academic Press, London