

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

**Reakce Hlodouna velkého (*Tachyoryctes macrocephalus*)  
na heterospecifické alarmní volání**

Bakalářská práce

**Eliška Bernasová**

Školitelka: Mgr. Ema Hrouzková, Ph.D.

Kozultant: RNDr. Jan Šklíba, Ph.D.

České Budějovice 2018

**Bernasová E.** 2018: Reakce hlodouna velkého (*Tachyoryctes macrocephalus*) na heterospecifické alarmní volání [Reactions of Giant root-rat to heterospecific alarm call. Bc. Thesis, in Czech]. –31 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANNOTATION:

Heterospecific communication is of great importance to many animal species. The most widespread type of signal is alarm call. We studied if the giant root-rats are able to recognize heterospecific alarm calls of the most abundant species from their surrounding. We analyzed alarm calls of black-clawed brush-furred rats, the signals giant root-rats responded the most.

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

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

České Budějovice, 18. 4. 2018

.....

Eliška Bernasová

## PODĚKOVÁNÍ:

Ráda bych poděkovala své školitelce Mgr. Emě Hrouzkové, Ph.D. za vedení celé mé práce, konzultace a velikou ochotu a trpělivost. Dále bych ráda poděkovala i všem členům LabMeetingů, především za užitečné rady a milou atmosféru.

Veliké děkuji patří i mé rodině za velikou podporu a v neposlední řadě i mým přátelům za pomoc a důležité rady.

# Obsah

1 Úvod .....	1
2 Poplašná volání.....	1
2.1 Produkce volání .....	1
2.2 Využití volání.....	2
2.3 Reakce na volání .....	2
2.4 Druhy poplašných signálů (podle Magrath et al. 2015):.....	3
2.5 Urgence a reference .....	3
3 Vlastnosti poplašných volání.....	5
4 Druhy interakcí .....	6
4.1 Odposlouchávání jiného druhu .....	6
4.2 Vzájemné odposlouchávání více druhů .....	9
4.3 Asymetrická komunikace.....	10
4.4 Mutualistická komunikace .....	10
5 Hlodoun velký ( <i>Tachyoryctes macrocephalus</i> ).....	11
6 Krysa černodrápá ( <i>Lophuromys melanonyx</i> ).....	11
7 Cíle práce.....	13
8 Metody.....	14
8.1 Playbackové experimenty .....	14
8.2 Analýza varovného hlasu .....	14
9 Výsledky.....	15
10 Diskuze .....	17
11 Reference .....	21

# 1 Úvod

Získávání informací o okolí je důležitou schopností všech organismů. Dají se získávat buď přímo osobní zkušeností za pomoci smyslů, nebo zprostředkovaně ze signálů jiného jedince. Signál může být určen přímo konkrétnímu jedinci, nebo je určen někomu jinému a daný jedinec jej odposlechne a využije informaci pro svůj prospěch (Danchin, Giraldeau and Wagner 2004; Wagner and Danchin 2010).

Odposlouchávání jedinců jiných druhů umožňuje najít vhodná stanoviště nebo zdroj potravy (Pupin et al. 2007), predátoři mohou lokalizovat svoji kořist odposloucháváním jejího volání během páření (Ryan 1985; Zuk and Kolluru 1998). Nejvýznamnějším odposlouchávaným voláním ale zůstávají poplašné signály, které mají díky své důležitosti velký evoluční a ekologický význam (Holt 2007; Seppänen et al. 2007). Poplašná volání jsou rozšířená především u ptáků a savců a slouží primárně jako varování (Caro 2005). Méně častým úkolem varovných volání je svolávání ke společnému útoku – mobbingu (Magrath et al. 2015).

## 2 Poplašná volání

Poplašná volání patří mezi důležité prvky obrany před predátorem. Umění porozumět tomuto druhu volání zvyšuje u jedinců šanci na přežití. U zvířat se vyskytují tři základní aspekty poplašného volání: produkce, využití a odpověď na volání (Hollén 2009).

### 2.1 Produkce volání

Frekvence produkovaných alarmních zvuků závisí na délce hlasivek a tím celkové velikosti jedince. Obecně platí, že čím delší hlasivky a větší zvíře, tím hlubší zvuky produkuje. Toto pravidlo platí jak pro druhy, tak i pro jedince v rámci jednoho druhu (review in Charleton and Reby 2016; Garcia Navas and Blumstein 2016).

Zajímavá situace nastává u mláďat, jsou méně zkušená a menší než dospělci, proto většinou produkují signály o vyšších frekvencích (Hollén 2009). Navíc bývají často hlasitější a modulovanější (Randal et al. 2005; Hollén and Manser 2007). Existuje několik vyjímek, kdy mláďata produkují hlubší zvuky než dospělci, např. bělozubka pouštní (*Diplomesodon pulchellum*) (Volodin et al. 2014), nebo sysel žlutý (*Spermophilus fulvus*) (Matrosova et al. 2007). Mláďata tímto mohou předstírat, že jsou dospělí jedinci, aby snížili riziko, že budou

ulovení predátorem. Tyto vokální mimikry mohou používat ale pouze na místech, kde je dostatek překážek a úkrytů, aby je predátor nemohl vidět (Fitch et al. 2002).

## **2.2 Využití volání**

Pro využití poplašného signálu je velice důležité rozpoznání predátora a správná reakce na něj (Caro 2005). Podle stupně ohrožení jedinci vydávají patričné poplašné volání, které má za úkol buď varovat ostatní jedince, aby zvýšili pozornost a utekli anebo naopak přivolat další jedince, aby predátora napadli a společně zahnali pryč (Magrath et al. 2015). Zajímavým způsobem využití poplašných volání je tzv. kleptoparazitismus, kde některé druhy pomocí těchto zvuků oklamou ostatní jedince za účelem ukradení potravy (Flower 2011). U savců byl zaznamenán například u hyeny skvrnitě (*Crocuta crocuta*) (Gorman et al. 1998) a lvů (Hayward and Slotow 2009). Kleptoparazitismus se ale vyskytuje především u ptáků (Brockmann and Barnard 1979).

U většiny druhů je reakce na predátora vrozená, ale u nezkušených mláďat může docházet ke špatnému rozpoznání nebezpečí, mláďata vydávají poplašné volání i na neškodné podněty jako je padající listí (Seyfarth and Cheney 1980; Hollén et al. 2008).

## **2.3 Reakce na volání**

Reakce na poplašné volání daného druhu je velmi často vrozená (Mateo 1996; Hollén and Manser 2006, Wilson and Hare 2006). Poplašné volání jiného druhu může být rozpoznáno díky podobnosti s vlastním poplašným voláním (Marler 1955, 1957), díky tomu, že má obecně poplašné charakteristiky (Randler 2006), nebo je reakce na něj naučená (Magrath et al. 2015).

Uplatňují se zde dva typy učení. Buď pomocí osobní zkušenosti, kde se vytvoří přímé spojení mezi predátorem a poplašným signálem (Shettleworth 2010), nebo sociálním učením, kde si jedinci poplašné volání spojí s bojácnou reakcí vysílatele signálu (Kendal et al. 2009). Vrozená reakce může být i na volání bez detailní akustické podobnosti (Morton 1977; Seiler et al. 2013). Poplašná volání totiž obsahují mnoho nelinearity a na základě toho je ostatní mohou identifikovat (Owings and Morton 1998; Owren and Rendall 2001; Rendall et al. 2009).

## 2.4 Druhy poplašných signálů (podle Magrath et al. 2015):

- Flee alarm call – Využíváno při bezprostředním nebezpečí ze strany lovcího predátora. Jedinci tímto voláním vyzývají ostatní k útěku nebo ke zvýšení ostražitosti.
- Mobbing call – Využíváno při spatření predátora, který neloví. Je adresováno ostatním jedincům, kteří se mohou stát kořistí, a vyzývá je k útoku na predátora.
- Distress call – Vydáváno jedinci, kteří byli chyceni nebo napadeni predátorem. Tento druh signálu má přivolat ostatní na pomoc, nebo přivolat predátora daného dravce.
- Allert call - Produkováno nejen v přítomnosti predátora, ale i při jiném vyrušení. Ostatní jedinci reagují zpozorněním.
- Graded alarm call – Může být různě pozměňováno v závislosti na ohrožení od predátora. Jedinci mohou přizpůsobit svoji reakci v závislosti na znění tohoto signálu.
- Referential alarm call – Nese v sobě informaci o konkrétním predátorovi. Ostatní jedinci reagují podle druhu predátora.

## 2.5 Urgence a reference

Poplašná volání mohou nést hodně informací. Dá se podle nich určit věk vokalizujícího (Hollén 2009). Mohou být individuálně specifická a ostatní mohou reagovat podle spolehlivosti producenta (Wascher et al. 2015). Nejdůležitější informací ale bývá urgency, tedy jak daleko se predátor nachází a u některých druhů i reference. Reference umožňuje jedincům na základě typu alarmního volání odvodit typ predátora. Vyskytuje se u druhů, které mají několik unikových strategií podle toho, odkud predátor útočí. Nejčastěji jsou jiná pro dravce a jiná pro pozemní predátory, případně pro hady (review in Seyfart et al. 2010).

Neexistuje obecné pravidlo určující fyzikální charakteristiky referenčních volání. Kočkodan bělonosý (*Cercopithecus nictitans martini*) odpovídá na hrozbu pozemního predátora (leoparda) zvuky s vyšší frekvencí než na predátora útočícího ze vzduchu (Struhsaker 1970; Gautier – Hion et al. 1999; Eckhardt and Zuberbühler 2004; Arnold and Zuberbühler 2006; Arnold et al. 2007). Podobně reagovali kočkodani červenozelení (*Chlorocebus pygerythrus*). Jejich volání nesoucí informaci o hadovi mají vyšší frekvenci než volání nesoucí informaci o orlovi. Obě volání trvala přibližně stejný čas (Owren 1988). U sifaků malých (*Propithecus verreauxi verreauxi*) má volání, které značí přítomnost dravce vyšší frekvenci než volání značící pozemního predátora (Fichtel 2004). U lemuru kata

(*Lemur catta*) mají zvuky značící dravce také vyšší frekvenci než varování před pozemním predátorem (Macedonia 1990). Přestože žijí surikaty v otevřené krajině, jejich reakce na predátora se liší podle jeho druhu, protože mají více únikových strategií. Jejich alarmní volání spojené s pozemními predátory má nižší frekvenci než spojené se vzdušnými predátory (Manser 2001).

Druhy žijící v otevřené krajině mají většinou stejnou únikovou reakci na pozemního predátora i na dravce. Je pro ně proto důležitější informace o urgenci reakce než o typu predátora (Blumstein and Armitage 1997). Varovné volání veverky kapské (*Xerus inauris*) jsou při vyšší urgenci podstatně kratší a harmoničtější než u volání s nižší urgencí. Frekvence se v závislosti na urgenci neměnila (Furrer 2009). Sysel veveří (*Spermophilus beecheyi*) vydává zvuky s vyšší frekvencí na dravce než a predátory, kteří se nachází v jejich blízkosti (Owings and Virginia 1978). Volání sviště horského (*Marmota marmota*) měla také vyšší frekvenci a kratší trvání, pokud se predátor nacházel v jejich blízkosti. Čím blíže se daný predátor nacházel, tím vyšší byla naměřená frekvence u poplašného hlasu svišťů a volání měla kratší trvání. Svišti také vydávají poplašné volání, pouze pokud se nachází v blízkosti úkrytu (Blumstein and Armitage 1997). Surikaty dokáží podle modulace volání odlišit stupeň ohrožení. Při nižší urgenci byla volání surikat čistší a harmonická, při vyšší urgenci byly zvuky hlasitější a disharmonické (Manser 2001, Manser et al. 2002).

Tab. I. Druhy savců využívajících změnu signálu pro různou míru urgencye.

<b>Druhy využívající urgenci</b>	<b>Citace</b>
Veverka kapská ( <i>Xerus inauris</i> )	Furrer and Manser 2009
Sysel veveří ( <i>Spermophilus beecheyi</i> )	Owings and Virginia 1978
Svišť horský ( <i>Marmota marmota</i> )	Blumstein and Armitage 1997
Surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	Manser 2001



Tab. II: Druhy savců využívajících referenci.

Druhy využívající referenci	Citace
Kočkodan bělonosý ( <i>Cercopithecus nictitans martini</i> )	Eckardt and Zuberbühler 2004
Kočkodan červenozelený ( <i>Chlorocebus pygerythrus</i> )	Seyfarth et al. 1980
Surikaty ( <i>Suricata suricatta</i> )	Manser 2001
Kočkodan obecný ( <i>Cercopithecus aethiops</i> )	Seyfarth et al. 1980
Lemur kata ( <i>Lemur catta</i> )	Macedonia 1990
Sifaka malý ( <i>Propithecus verreauxi verreauxi</i> )	Fichtel 2004
Magot bezocasý ( <i>Macaca sylvanus</i> )	Fischer et al. 1995
Kočkodan Dianin ( <i>Cercopithecus Diana</i> )	Zuberbühler et al. 1997

### 3 Vlastnosti poplašných volání

Jedinci odposlouchávající poplašné zvuky jiných druhů musí toto volání slyšet a poznat. Tyto signály jsou sice druhově specifické, ale jejich struktura je velmi podobná, proto jim dokáží sympatrické druhy dobře rozumět (Marler 1957). Poplašná volání mají dvě základní struktury závislé na jejich funkci, zda se jedná o mobbing alarm call nebo o flee alarm call (Fallow et al. 2011; Wascher et al. 2015).

Mobbing alarm call je druh signálu, jehož primární funkce je přivolat ostatní jedince aby se připojili a zaútočili na predátora, který zatím nepředstavuje bezprostřední nebezpečí. Proto se jedná většinou o nízkofrekvenční zvuky, které se periodicky opakují. Tím pádem jsou dobře detekovatelné (Bradbury and Vehrencamp 1998; Fallow et al. 2011). Toto volání převažuje především u ptáků, ale vyskytuje se i u savců. Například surikaty využívají mobbing call, když jim hrozí nebezpečí ze strany hada (Manser 2001).

Naopak flee alarm call se využívá, když jedinci hrozí bezprostřední nebezpečí ze strany predátora a vyzývá ostatní jedince, aby se před nebezpečím schovali. Tyto zvuky jsou krátké a vysokofrekvenční, což zaručuje jejich horší zachytitelnost a lokalizovatelnost ze strany predátora (Bradbury and Vehrencamp 1998; Jurisevic and Sanderson 1998; Fallow 2011). Vysoká frekvence a krátké trvání se ukázaly jako nejdůležitější i při manipulačních experimentech (Masataka 1983; Fichtel 2002). Například lemuři (*Lemuroidea*) reagovali na modifikované zvuky, které měly vyšší frekvenci a amplitudu více než na zvuky se sníženými parametry (Fichtel 2002). U syslů (*Spermophilus*) se ukázalo, že reagují na zvuky s vyšší

amplitudou (Leger and Owings 1978; Leger et al. 1979), ale například čipmank východní (*Tamias striatus*) reagoval na zvýšení amplitudy méně (Weary and Kramer 1995).

Vysokofrekvenční krátký tón charakterizuje také obecně poplašné volání, které jedinci vydávají při jakémkoliv vyrušení, nejen ze strany predátora (Fichtel 2004).

Některé druhy odpovídají na heterospecifické volání, které není podobné jejich vlastnímu hlasu (Shriner 1998; Magrath et al. 2009a, 2009b) nebo dokonce, pokud sami nemají takovýto druh volání (Griffin et al. 2005; Vitousek et al. 2007; Ito and Mori 2010). Častý je i případ, že reagují na volání, které nikdy předtím neslyšeli, a to na základě podobných vlastností jako má jejich poplašný hlas (Marler 1957). Lemuři kata (*Lemur cata*), kteří se narodili v Japonsku, reagovali na playbackové nahrávky pro ně cizích hlasů sifaků malých (*Propithecus verreauxi*), kteří mají podobné volání. Tito jedinci ale nebyli schopni rozlišit, zda se jedná o volání značící dravce nebo pozemního predátora (Oda and Masataka 1996).

## 4 Druhy interakcí

U jedinců různých druhů lze rozlišit čtyři základní druhy komunikačních interakcí. Jedná se o odposlouchávání jiného druhu, vzájemné odposlouchávání více druhů, asymetrickou komunikaci a mutualistickou komunikaci (Kostan 2002). Vzájemně komunikují sociální i solitérní druhy (Magrath et al. 2015). Nejčastější jsou interakce pták-pták, pták-savec, savec-savec, interakce savec-pták není tak častá (Magrath et al. 2015). Některé interakce byly zaznamenány i u bezobratlých živočichů a plazů (DeVries 1990; Vitousek et al. 2007; Ito and Mori 2010).

### 4.1 Odposlouchávání jiného druhu

Tento typ komunikace se u živočichů vyskytuje nejčastěji (viz. Tab. III). Byla zaznamenána u solitérních i sociálních druhů. Během této interakce jedinci reagují na poplašné volání produkované jedincem jiného druhu. Toto chování bylo pozorováno u asi 70 druhů živočichů (Magrath et al. 2015). Zdrojem signálu jsou především ptáci, pravděpodobně kvůli lepšímu zraku a pohybu ve vyšších polohách. Díky tomu mohou snáze spatřit predátora (Magrath et al. 2015). Ptačí volání odposlouchávají dokonce i některé druhy ještěrek (Vitousek et al. 2007; Ito and Mori 2010).

Jeden druh zaznamená nějakou aktivitu (např. signál) od jiného druhu a podle typu volání zvolí nejlepší obrannou strategii. Benefit má pouze odposlouchávající druh, protože na signál neodpovídá žádným voláním, ale pouze svou antipredační strategií (Kostan 2002). Mezdruhové odposlouchávání poskytuje jedincům více informací než signály od stejného druhu. Navíc jedinci nemusí být vždy konkurenti, takže dochází k získávání informací bez kompetice (Seppänen et al. 2007). Odposlouchávání signálů může vést k různým mezidruhovým interakcím, což může mít evoluční i ekologické důsledky (vývoj signálů ke zmaření odposlechů, nebo podvod) (Kostan 2002, Dabelsteen 2005).

Tab. III: Druhy využívající odposlouchávání heterospecifického signálu.

Vydává signál	Přijímá signál	Důvod	Citace
Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	Zoborožec palmový ( <i>Ceratogymna elata</i> )	predátoři	Rainey et al. 2004; Rasa 1983; Rainey and Zuberbühler 2007
Sparák bělobřichý ( <i>Corythaixoides leucogaster</i> )	Dik-dik ( <i>Madoqua guentherii</i> )	predátoři	Lea et al. 2008
Leskoptev nádherná ( <i>Spreo superbus</i> )	Kočkodan červenozelený ( <i>Cercopithecus aethiops</i> )	predátoři	Isbell 2005; Cheney and Seyfarth 1985; Seyfarth et al. 1980
Perlička chocholatá ( <i>Guttera pucherani</i> )	Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	predátoři	Rainey et al. 2004; Zuberbühler 2000a
Vrána americká ( <i>Corvus brachyrhynchos</i> )	Čipmank východní ( <i>Tamias striatus</i> )	predátoři	Aschemeier and Maher 2011
Vrána americká ( <i>Corvus brachyrhynchos</i> )	Svišť lesní ( <i>Marmota monax</i> )	predátoři	Aschemeier and Maher 2011
Svišť brýlový ( <i>Marmota caligata</i> )	Pišťucha obojková ( <i>Ochotona collaris</i> )	predátoři	Trefry and Hik 2009

Sysel Parryův ( <i>Spermophilus parryii</i> )	Pišťucha obojková ( <i>Ochotona collaris</i> )	predátoři	Trefry and Hik 2009
leskoptev nádherná ( <i>Spreo superbus</i> )	Kočkodan obecný ( <i>Chlorocebus aethiops</i> )	predátoři	Seyfarth and Cheney 1990
Sojka obecná ( <i>Garrulus glandarius</i> )	Veverka obecná ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	predátoři	Randler 2006
Kočkodan obecný ( <i>Cercopithecus aethiops</i> )	Leskoptev nádherná ( <i>Spreo superbus</i> )	predátoři	Hauser 1988
Sambar ( <i>Cervus unicolor</i> )	Makak káповý ( <i>Macaca radiata</i> ),	predátoři	Ramakrishnan and Coss 2000
Sambar ( <i>Cervus unicolor</i> )	Hulman posvátný ( <i>Semnopithecus entellus</i> )	predátoři	Ramakrishnan and Coss 2000
Lev, hyena	Pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	vyhnutí se kompetitor ům	Durant 2000; Webster, McNutt, and McComb 2011
Lev, hyena	Gepard štíhlý ( <i>Acinonyx jubatus</i> )	Vyhnutí se kompetitor ům	Durant 2000; Webster, McNutt, and McComb 2011
Puma americká ( <i>Puma concolor</i> )	Medvěd baribal ( <i>Ursus americanus</i> )	potrava	Suraci 2017
Tamarin bělovousý ( <i>Saguinus mystax</i> )	Tamarin sedlový ( <i>Saguinus fuscicollis</i> )	predátoři	Kirchhof and Hammerschmidt 2006
Tamarin sedlový ( <i>Saguinus fuscicollis</i> )	Tamarin bělovousý ( <i>Saguinus mystax</i> )	predátoři	Kirchhof and Hammerschmidt 2006
Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	Kočkodan Cambpbellův ( <i>Cercopithecus campbelli</i> )	predátoři	Zuberbühler 2000b

Kočkodan Campbellův ( <i>Cercopithecus campbelli</i> )	Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	predátoři	Zuberbühler 2000a
Šimpanz ( <i>Pan troglodytes</i> )	Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	predátoři	Zuberbühler 2000a
Kočkodan bělonosý ( <i>Cercopithecus nictitans stampflii</i> )	Kočkodan Dianin ( <i>Ceropithecus diana</i> )	predátoři	Eckardt and Zuberbühler 2004
Hulman nilgírský ( <i>Trachypithecus johnii</i> )	Makak kápový ( <i>Macaca radiata</i> )	predátoři	Coss et al. 2007; Ramakrishnan and Coss 2000
Hanuman langur ( <i>Semnopithecus entellus</i> )	Makak kápový ( <i>Macaca radiata</i> )	predátoři	Ramakrishnan and Coss 2000
Lemur kata ( <i>Lemur catta</i> )	Sifaka malý ( <i>Propithecus verreauxi</i> )	predátoři	Oda 1998
Sifaka malý ( <i>Propithecus verreauxi</i> )	Lemur kata ( <i>Lemur catta</i> )	predátoři	Oda and Masataka 1996

#### 4.2 Vzájemné odposlouchávání více druhů

Tento typ komunikace byl zaznamenán především u savců a ptáků. Na rozdíl od prostého odposlouchávání ale jedinci jiného druhu reagují svým vlastním poplašným voláním. Z toho vyplývá, že z tohoto typu komunikace mají benefit oba komunikující druhy. Primárním příjemcem nejsou ale jedinci jiných druhů, nýbrž jedinci stejného druhu (Kostan 2002). (viz tab. IV).

Tab. IV: Druhy využívající mezidruhovou komunikaci.

Druh 1	Druh 2	Důvod	cítace
Svišť žlutobřichý ( <i>Marmota flaviventris</i> )	Sysel zlatavý ( <i>Spermatophilus lateralis</i> )	predátoři, potrava	Shriner 1998
Sifaka malý ( <i>Propithecus verreauci</i> )	Lemur bělohlavý ( <i>Eulemur fulvus rufus</i> )	predátoři	Fichtel 2004; Vick and Pereira 1989
Svišť lesní ( <i>Marmota monax</i> )	Čipmank východní ( <i>Tamias striatus</i> )	predátoři	Aschemeier and Maher 2011

### 4.3 Asymetrická komunikace

Tato komunikace byla zaznamenána především u bezobratlých živočichů. Spočívá v tom, že jeden druh ovládá druhý pomocí určitých signálů (DeVries 1990). Příkladem pro tuto komunikační interakci jsou housenky rodu *Riodinidae* a *Lycaenidae*, které pomocí signálů ovládají různé druhy mravenců. Tyto housenky by pouze obtížně přežily napadání od predátorů bez pomoci mravenců. Housenky produkují chemické signály, kterými ovládají mravence a dále produkují i sekrety, které slouží jako potrava pro mravence. Mravenci na oplátku housenky brání před útoky predátorů. Z tohoto vztahu mají tedy výhodu oba interagující druhy (DeVries 1990).

### 4.4 Mutualistická komunikace

Při tomto typu komunikace jsou signály určeny nejen jedincům stejného druhu, ale i jedincům cizích druhů a ovlivňují jejich chování. Mají z ní benefit jak odposlouchávající jedinec, tak i jedinec, který signál vydal (Kostan 2002).

Mutualistická komunikace byla experimentálně zjištěna například u mangusty jižní (*Helogale parvula*), která interaguje se zoborožci (*Bucerotidae*). Zoborožec hlídá mangustu a mangusta na oplátku plaší pro zoborožce potravu (Rasa 1983). Mutualistická interakce byla zaznamenána i mezi ptáky a člověkem. Domorodci v Keni komunikují s medozvěstkou křiklavou (*Indicator indicator*) pomocí píšťalky. Medozvěstka dovede domorodce ke včelím hnízdům, která se nachází na stromech, ve štěrbinách ve skalách nebo v termištích. Domorodci vyberou med z hnízda a medozvěstky se poté živí zbytky co tam zanechali. Jedná se o mutualistický vztah, protože medozvěstky by většinu hnízd nedokázaly bez pomoci otevřít a získat z nich potravu (Isack and Reyer 1989).

## 5 Hlodoun velký (*Tachyoryctes macrocephalus*)

Hlodoun velký (*Tachyoryctes macrocephalus*) je endemický fosoriální hlodavec žijící v pohoří Bale v Etiopii (Yalden 1985). Hlodouni jsou býložraví, živí se především listy bylin (*Alchemilla*) a trav (*Festuca*), potravu konzumují nad zemí v okolí vstupů do nor. Po vyčerpání potravy otvor do nory uzavřou a vyhloubí nový na jiném místě (Wilson et al. 2017). Tělo hlodouna je zavalité s krátkými končetinami, velkou hlavou a krátkým ocasem. (Yalden 1985). Na hlavě má hlodoun nápadně velké oči. Délka těla se nejčastěji pohybuje v rozmezí 20 – 30cm a váha do 1kg. O rozmnožování hlodounů nejsou zatím zaznamenány téměř žádné informace (Wilson et al. 2017).

Hlodouni žijí soliterně v podzemních systémech, které si hloubí pomocí zubů (Yalden 1985). Hlodouni bývají nejaktivnější obvykle od 10 do 15 hodin (Vlasatá et al. 2017). Hlodouni zastávají v pohoří Bale roli tzv. ekosystémového inženýra, protože hrabáním nor poskytují úkryt pro jiné druhy a zároveň mění rostlinné populace. Staré systémy hlodouna mohou být obývány i jinými druhy, jako je například krysa černodrápá (*Lophuromys melanonyx*), krysa *Stenocephalemys albocaudata* a myš Blickova (*Arvicanthis blicki*). V blízkosti hlodouních nor se často vyskytuje skalniček slatinný (*Cercomela sordida*), který se živí hmyzem, který vybírá z výhrabků z hlodouních hnízd (Bedin et al. 2015).

Mezi hlavní predátory hlodouna se řadí vlček etiopský (*Canis simensis*). V potravě vlčka tvoří hlodouni 47% objemu (Sillero-Zubiri et al. 1995). Hlodouni jsou loveni i dravými ptáky, sovami a pravděpodobně i jinými predátory (Wilson et al. 2017).

U hlodouna bylo prokázáno pět druhů zvuků, ale vzhledem k faktu, že se jedná o soliterní druh, který vokalizuje pouze v podzemí, žádný z nich nebyl popsán jako poplašné volání (Hrouzková unpubl.data.).

## 6 Krysa černodrápá (*Lophuromys melanonyx*)

Krysa černodrápá (*Lophuromys melanonyx*) je endemický hlodavec žijící v oblasti Bale v Etiopii. Je převážně býložravá, pouze přibližně 2% potravy tvoří hmyz, zbytek jsou dvouděložné rostliny (93%), listy trav (2%) a semena (3%). Během dne jsou aktivní od 8 do 18 hodin. Jedná se o jeden z největších druhů *Lophuromys*. Délka těla se pohybuje v rozmezí 12 – 18cm a váha přibližně od 60 do 140g (Wilson et al. 2017).

Jedinci žijí pravděpodobně v koloniích s jinými živočichy čeledi Muridae, například myší Blickovou (*A. blicki*). Podle IUCN se řadí mezi zranitelné druhy živočichů, protože jejich přirozené podmínky postupně ubývají (Wilson et al. 2017).



## 7 Cíle práce

1. Napsat literární rešerši na téma heterospecifická komunikace u savců, poplašná volání a jejich vlastnosti
2. Určit na jaká heterospecifická volání hlodouni reagují
3. Vyhodnotit tato volání

## 8 Metody

V této práci jsem se zabývala vyhodnocením a analýzou dat z následujícího experimentu.

### 8.1 Playbackové experimenty

Experimentální část prováděla Ema Hrouzková v rámci výzkumu ekologie a komunikace hlodouna velkého. Experiment byl proveden na konci období sucha v březnu 2014 v pohoří Bale v Etiopii. Playbackové testy byly provedeny na devíti jedincích hlodouna velkého. Pokusy byly dělány v průběhu dopoledne, kdy byli hlodouni nad zemí nejaktivnější a nefoukal silný vítr.

Nahrávky použité při playbackových experimentech byly nahrány v jiné části lokality, než ve které probíhaly experimenty. Byly vyčištěny od rušení a sestříhány.

Do vzdálenosti 1 až 2 metry od ústí tunelu hlodouna byl umístěn reproduktor Bose SoundLink mini. Experimentátor seděl ve vzdálenosti 5 metrů od reproduktoru. Nahrávky byly pouštěny z nahrávače Marantz PMD660 a zároveň byl celý experiment filmován kamerou Panasonic SDR-H60. S experimentem bylo započato, když hlodoun strávil nad zemí alespoň pět minut, aby byla jistota, že ho neleká přítomnost reproduktoru, a pokud se v jeho okolí nevyskytovali jiné druhy zvířat jako skalníčci, krysy černodrápé, dobytek nebo predátoři. Mezi playbacky byla mezera vždy alespoň pět minut. Pokud zvíře na playback reagovalo, počkali jsme, až opět vyleze nad zem a bude 5 minut v klidu.

Jednotlivým hlodounům byly pouštěny nahrávky varovného hlasu krysy černodrápé, skalníčka slatinného a sociální hlas zvonohlíka černošedého (*Serinus nigricaps*). Hlas zvonohlíka byl použit jako kontrola, protože je v dané lokalitě hojný a nemá k hlodounovi žádný bližší vztah. Jednotlivé nahrávky byly přehrávány v náhodném pořadí. U hlodounů byly pozorovány celkem tři typy reakcí:

- Bez reakce
- Zpozorněl
- Zpozorněl a zalezl

### 8.2 Analýza varovného hlasu

Po vyhodnocení tabulky byly hlasy, na které hlodouni reagovali nejvíce, tedy hlasy krysy černodrápé, zpracovány podrobněji. Krysy žijí v rodinných skupinách, proto nebylo vždy

zřejmé, jestli byl nahrán jen jeden jedinec, ale bylo nahráno 9 rodn. Varovný hlas byl nahráván v reakci na blížícího se člověka.

Nahrávky byly analyzovány v počítačovém programu Avisoft SASLab pro 5.2.12. (2017). Byly použity následné spektrogramové parametry: Hamming window, Fast-Fourier-Transformation (FFT) 512 bodů, frame size 100% a overlap 50%. U jednotlivých hlasů byly zjišťovány následující parametry:

- Trvání hlasu
- Počáteční frekvence
- Konečná frekvence
- Minimální frekvence
- Maximální frekvence
- Nejsilnější frekvence
- Čas k nejsilnější frekvenci

## 9 Výsledky

Reakce hlodounů na jednotlivé zvuky se lišily. Hlodouni nejvíce reagovali na poplašné volání krysy černodrápé - 78 % jedinců (jeden zpozorněl, šest jich zalezlo). Hlodouni reagovali i na odlétajícího skalníčka slatinného (50% jedinců) oproti jeho varovnému hlasu (pouze 25% jedinců zvýšilo pozornost). Na hlas zvonohlíka černohlavého nereagovali vůbec (Tab. V).

Tab V: Reakce hlodounů na jednotlivé playbacky.

<b>Playback</b>	<b>Bez reakce</b>	<b>Zpozorněl</b>	<b>Zpozorněl a zalezl</b>
<i>Serinus nigriceps</i>	9	0	0
<i>Cercomela sordida</i> – varovný hlas	6	2	0
<i>Cercomela sordida</i> - let	4	2	2
<i>Lophuromys melanonyx</i>	2	1	6

Tab. VI: Průměrné charakteristiky hlasu krysy černodrápé. Hodnoty jsou uvedeny jako průměr ± směrodatná odchylka.

Nahrávka	Počet výkřiků	Trvání (s)	Čas k nejsilnější fr. (s)	Počáteční frekvence (kHz)	Konečná frekvence (kHz)	Nejsilnější frekvence (kHz)	Minimální frekvence (kHz)	Maximální frekvence (kHz)
<b>1</b>	17	0,21 ±0,04	0,04±0,001	12,29±0,90	9,95±1,91	10,567±2,80	7,33±0,10	13,63±0,72
<b>2</b>	6	0,27±0,13	0,1±0,07	11,13±4,71	9,65±3,22	8,301±3,72	5,80±0,30	17,82±0,54
<b>3</b>	15	0,18±0,04	0,09±0,003	10,28±3,12	9,04±2,12	11,91±2,42	5,81±0,45	17,46±0,73
<b>4</b>	20	0,16±0,05	0,06±0,002	9,61±2,82	11,43±2,78	13,23±3,29	6,24±0,12	16,83±0,11
<b>6</b>	1	0,1	0,01	9,47	12,65	9,04	6,46	17,39
<b>7</b>	20	0,16±0,03	0,08±0,003	9,12±2,27	13,27±4,02	13,18±2,91	6,21±0,66	16,78±0,32
<b>9</b>	21	0,13±0,03	0,08±0,003	10,21±3,26	9,30±3,60	12,79±0,82	6,28±0,42	16,54±0,27
<b>průměr</b>	<b>100</b>	<b>0,17±0,06</b>	<b>0,07±0,034</b>	<b>10,29±2,85</b>	<b>10,60±3,39</b>	<b>12,17±2,80</b>	<b>6,34±0,92</b>	<b>16,36±0,24</b>

Celkově bylo vyhodnoceno 100 jednotlivých varovných výkřiků, které byly pořízeny od minimálně sedmi jedinců. Z tabulky je patrné, že varovný hlas měl velmi krátké trvání, pouze přibližně 0,17s. Nejsilnější frekvence se pohybovala okolo 12 kHz a maximální frekvence mírně přesahovala hodnotu 16 kHz.

## 10 Diskuze

Získávání informací od jiných druhů je pro živočichy velmi užitečné. Tímto způsobem mohou získat různorodější informace od více jedinců (Magrath et al. 2015). Zatím byla heterospecifická komunikace popsána především u sociálních živočichů, ale využívá ji i několik solitérních druhů (Lea et al. 2008).

Hlodouni jako solitérní zvířata nemají vlastní alarmní volání (Hrouzková unpubl. data). Většinu dne stráví v bezpečí podzemních nor, ale 6,9% dne stráví získáváním potravy na povrchu, kde jsou nejvíce zranitelní (Vlasatá et al. 2017). V jejich bezprostředním okolí, ve starých nepoužívaných systémech, žijí jiné druhy hlodavců jako krysa černodrápá, myš Blickova a krysa *S. albocaudata* (Šklíba et al. 2017). Myš Blickova a krysa *S. albocaudata* jsou noční, s hlodounem se proto moc nepotkávají. Krysa černodrápá je oproti nim aktivní přes den a žije v rodinných skupinách (Wilson et al. 2017). Navíc má podobné predátory jako hlodouni (Sillero-Zubiri et al. 1995) a používá dobře slyšitelný varovný hlas. V okolí hlodounů se často pohybují skalníčci slatinní, vybírají hmyz z výhrabků (Bedin et al. 2015). Kromě varovného hlasu vydávají dobře slyšitelný zvuk při prudkém vzletu. V otevřené krajině dochází jen k malému útlumu zvukového signálu, šíří se na větší vzdálenosti a je proto výhodné odposlouchávat okolní jedince jiných druhů (Shriner 1998; Lea et al. 2008; Trefry and Hik 2009; Aschemeier and Maher 2011).

Z testovaných zvuků hlodouni nejčastěji reagovali na varovný hlas krysy černodrápé. To mohlo být zapříčiněno tím, že hlodoun i krysa černodrápá mají stejného predátora, kterým je vlček etiopský. Hlodouni tvoří 47% jeho potravy a krysy černodrápé 23,3% (Sillero-Zubiri et al. 1995). Oba druhy žijí navíc v těsné blízkosti, krysy obývají podzemní systémy, které hlodouni opustili (Šklíba et al. 2017). Odposlouchávání je velmi časté u druhů žijících v těsné blízkosti a sdílející predátory, většinou tím šetří čas, který by museli věnovat pozorování okolí na úkor shánění potravy (review in Magrath et al. 2015). Velmi časté je vzájemné odposlouchávání ve smíšených hejnech ptáků při shánění potravy a na společných hnízdištích (Terborg 1990; Greenberg 2000; Goodale and Kotagama 2008; Sridhar et al. 2009).

Hlodouni mírně reagovali na zvuk odlétajícího skalníčka slatinného. Během této nahrávky buď zvýšili svoji pozornost, nebo se schovali do nory. Zvuk vznikající při odletu může sloužit jako nespecifický poplach, jak bylo pozorováno u holuba hnědochocholátého (*Ocyphaps lophotes*) nebo hrdličky kalifornské (*Zenaida macroura*) (Coleman 2008; Hingee 2009). Nižší reakce hlodounů na tento podnět může být dána jeho nespecifičností.

Přes anekdotická pozorování reakce hlodouna na varovný hlas skalníčka slatinného (Bedin et al. 2015) se tento vztah nepotvrdil. Hlodouni nevykazovali téměř žádné reakce a když reagovali, tak pouze zvýšením pozornosti. Žádný z nich se při tomto playbacku neschoval do své nory. Hlodouni a skalníčci mají odlišné predátory, proto nebyla reakce hlodounů na jejich poplašná volání tak častá a tak intenzivní jako na poplašný hlas krysy černodrápé nebo nespecifický poplach zvuku křídel při vzletu.

Hlodoun dokázal rozpoznat, zda se jedná o poplašné volání nebo o běžné zvuky. Po playbackových experimentech, kde byl hlodounům přehráván jako kontrola zpěv zvonohlíka černohlavého se ukázalo, že na tyto zvuky nevykazují žádné obranné reakce. Podobné chování bylo pozorováno i u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) a sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*), kteří dokázali odlišit svá poplašná volání od běžného zpěvu střízlíka skalního (*Salpinctes obsoletus*), který má podobný frekvenční rozsah jako poplašná volání sviště i sysla (Shriner 1998). Další experiment se svišti ukázal, že na poplašný zvuk reagují více než na běžný kontaktní zpěv ptáků (Blumstein and Armitage 1997).

Poplašná volání krysy černodrápé vykazují hodnoty typické pro alarmní hlasy. Varovné hlasy mohou mít dvě základní struktury podle funkce - flee nebo mobbing. U krysy černodrápé se jednalo o flee alarm call, který by měl mít krátké trvání a vysokou frekvenci (Bradbury and Vehrencamp 1998; Jurisevic and Sanderson 1998; Fallow 2011). Tomu odpovídaly i hodnoty, které byly získány z nahrávek jejich hlasů. Poplašná volání mohou mít obecně podobné vlastnosti, díky kterým je dokáží identifikovat i jedinci, kteří ho nikdy předtím neslyšeli (Leger and Owings 1978; Leger et al. 1979; Oda and Masataka 1996; Ramakrishnan and Coss 2000; Fichtel 2002).

Pro šíření zvuku na co nejděší vzdálenost je podstatné, aby měl co nejnižší frekvenci. Nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím fyzikální parametry vokalizace je délka hlasivek a tím pádem velikost těla. Čím větší zvíře tím nižší frekvence používá. Důležitou roli hraje i postavení v rámci fylogeneze. Vliv mikrohabitu, ve kterém k vokalizaci dochází je sporný a zdá se, že u hlodavců vliv nemá (rewiev in Fitch 2000; Carleton and Reby 2016; García-Navas and Blumstein 2016). Frekvenční charakteristiky krysy černodrápé odpovídají myomorfnímu hlodavci její velikosti (Tab. VII).

Tab. VII: Frekvenční charakteristiky krysy černodrápé v porovnání s jinými hlodavci.

Druh	Váha	MAIN	MIN	MAX	Citace
<i>Microtus guentheri</i>	43.8	15.4	11.9	17.2	Garcia Navas 2016
<i>Lasiopodomys brandtii</i>	55.0	4.36	1.61	9.08	Rutovskaya 2012
<b><i>Lophuromys melanonyx</i></b>	<b>84.7</b>	<b>12.17</b>	<b>6.34</b>	<b>16.36</b>	tato studie
<i>Parotomys littledalei</i>	126.9	7.7			Le Roux et al. 2002
<i>Parotomys brandtsii</i>	129.5	10			Le Roux et al. 2002
<i>Rhombomys opimus</i>	285.0	2.19	1.73	2.67	Randal et al. 2005

Podle stress gradient hypothesis (SGH) si jedinci žijící v prostředí s vyšší mírou stresu mají tendence více pomáhat i když si potravně konkurují. Příkladem prostředí s vysokou mírou stresu je alpské pásmo hor (Barrio et al 2013). Hlodouni i krysy černodrápé žijí ve vysokých nadmořských výškách a mají podobné složení potravy (Wilson et al. 2017). Přesto u nich existují pozitivní interakce. Hlodouni poskytují ve svých opuštěných systémech krysám prostor pro úkryt před predátory (Šklíba et al. 2016). Krysy naopak poskytují hlodounům varování před hrozícím nebezpečím. Odposlouchávání alarmních signálů hlodavců žijících v alpském pásmu je častý jev podporující SGH (Owings and Virginia 1978; Leger et al. 1979; Blumstein and Armitage 1997; Shriner 1998; Trefry and Hik 2009).

U hlodounů bylo prokázáno, že odposlouchávají poplašná volání jiných druhů. Nejvíce reagovali na varovné hlasy krysy černodrápé, se kterou sdílejí predátory i podzemní nory. Na varovný hlas skalníčka slatinného téměř nereagovali, reagovali jen na zvuk jeho odletu, což je pravděpodobně nespécifický poplašný signál. Varovné hlasy krys černodrápých odpovídaly svými parametry teorii, že poplašné signály by měly být krátké a

vysokofrekvenční zvuky a jejich frekvenční charakteristiky odpovídají hlodavci její velikosti.



## 11 Reference

**Arnold K., Pohler Y., Zuberbühler K.** (2007). A forest monkey's alarm call series to predator models. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62.** 549 – 559.

**Arnold K., Zuberbühler K.** (2006). The alarm calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. *Animal Behaviour* **72.** 643–653.

**Aschemeier L. Maher C. R.** (2011). Eavesdropping of woodchucks (*Marmota monax*) and eastern chipmunks (*Tamias striatus*) on heterospecific alarm calls. *Journal of Mammalogy* **92.** 493 – 499.

**Barrio I. C., Hik D. S., Bueno C. G., Cahill J. F.** (2013). Extending the stress-gradient hypothesis – is competition among animals less common in harsh environments? *Oikos* **122.** 516 – 523.

**Bedin E., Marino J., Sillero-Zubiri C.** (2015). Annual report. *Ethiopian Wolf Conservation Programme.* 1 -32.

**Blumstein D. T., Armitage K. B.** (1997). Alarm calling in yellow-bellied marmots. I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour* **53.** 143 – 171.

**Bradbury J. W, Vehrencamp S. L.** (1998). Principles of animal communication. Sunderland (MA): Sinaur Associates, Inc.

**Brockmann H. J., Barnard C. J.** (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour* **27.** 487 – 514.

**Charleton B. D., Reby D.** (2016). The evolution of acoustic size exaggeration in terrestrial mammals. *Nature communications* **7.** 1 – 8.

**Caro T. M.** (2005). Antipredator Defenses in Birds and Mammals. University of Chicago Press, Chicago.

**Cheney D. L., Seyfarth R. M.** (1985). Social and non-social knowledge in vervet monkeys. *Phil Trans R Soc Lond B.* **308.** 187 – 201.

**Coleman S. W.** (2008). Mourning dove (*Zenaida macroura*) wing-whistles may contain threat-related information for con- and hetero-specifics. *Naturwissenschaften* **95**. 981 – 986.

**Cook M., Mineka S.** (1990). Selective associations in the observational conditioning of fear in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* **16**. 372.

**Coss R. G., McCowan B., Ramakrishnan U.** (2007). Threat-related acoustical differences in alarm calls by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*) elicited by python and leopard models. *Ethology* **113**. 352 – 367.

**Dabelsteen T.** (2005). Public, private or anonymous? Facilitating and countering eavesdropping. In *Animal Communication Networks* (ed. P. K. McGregor), 38 – 62.

**Danchin E., Giraldeau L. A., Wagner R. H.** (2004). Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**. 487– 491.

**de Kort S. R., ten Cate C.** (2001). Response to interspecific vocalizations is affected by the degree of phylogenetic relatedness in *Streptopelia* doves. *Animal Behaviour* **61**. 239 – 247.

**DeVries P. J.** (1990). Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science* **248**. 1104 – 1106.

**Durant S. M.** (2000). Living with the enemy: avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behavioral Ecology* **11**. 624 – 632.

**Eckhardt W., Zuberbühler K.** (2004). Cooperation and competition in two forest monkeys. *Behav. Ecol.* **15**. 400–411.

**Espmark Y., Langvatn R.** (1985). Development and habituation of cardiac and behavioural responses in young red deer calves (*Cervus elaphus*) exposed to alarm stimuli. *Journal of Mammalogy* **66**. 702 – 711.

**Fallow M. P., Gardner J. L., Magrath R. D.** (2011). Sound familiar? Acoustic similarity provokes responses to unfamiliar heterospecific alarm calls. *Behavioral Ecology* **221**. 401 – 410.

**Fichtel C.** (2002). Responses of Redfronted Lemurs to Experimentally Modified Alarm Calls: Evidence for Urgency-Based Changes in Call Structure. *Ethology* **108**. 763 - 777.

**Fichtel C.** (2004). Reciprocal recognition of sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Anim Cogn.* **7**. 45 – 52.

**Fisher J., Hammerschmidt K. Todt D.** (1995). Local variation in Barbary Macaque shrill barks. *Animal behaviour* **56**. 623 – 629.

**Fitch W. T., Neubauer J., Herzog H.** (2002). Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour* **63**. 407 – 418.

**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.

**Furrer R. D., Manser M. B.** (2009). The Evolution of Urgency-Based and Functionally Referential Alarm Calls in Ground-Dwelling Species. *The American Naturalist* **173**. 400 - 410.

**García-Navas V., Blumstein D. T.** (2016). The effect of body size and habitat on the evolution of alarm vocalizations in rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*.

**Gautier-Hion A., Colyn M., Gautier J. P.** (1999). Histoire naturelle des primates d’Afrique centrale. Ecofac, Libreville, Gabon.

**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**. 887 – 894.

**Gorman M. L., Mills M. G., Raath J. P., Speakman J. R.** (1998). High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* **391**. 479 – 481.

**Greenberg R.** (2000). Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. Chicago: University of Chicago Press. 521–558.

**Griffin, A. S.** (2004). Social learning about predators: a review and prospectus. *Learning and Behaviour* **32**. 131 – 140.

**Griffin A. S., Savani R. S., Hausmanis K., Lefebvre L.** (2005). Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour* **70**. 507 – 515.

**Hauser M. D.** (1988). How infant vervet monkeys learn to recognize starling alarm calls: the role of experience 187 – 201.

**Hayward M. W., Slotow R.** (2009). Temporal Partitioning of Activity in Large African Carnivores: Tests of Multiple Hypotheses. *South African Journal of Wildlife Research*. **39**. 109 – 125.

**Hingee M., Magrath R. D.** (2009). Flights of fear: a mechanical wing whistle sounds the alarm in a flocking bird. *Proc. R. Soc. B* **276**. 4173 – 4179.

**Hollén L. I., Manser M. B.** (2006). Ontogeny of alarm call responses in meerkats, *Suricata suricatta*: the roles of age, sex and nearby conspecifics. *Animal Behaviour* **72**.

**Hollén L. I., Manser M. B.** (2007). Motivation before meaning: motivational information encoded in meerkat alarm calls develops earlier than referential information. *American Naturalist* **169**. 758 – 767.

**Hollén. L. I., Clutton-Brock T. Manser M. B.** (2008). Ontogenetic changes in alarm-call production and usage in meerkats (*Suricata suricatta*): adaptations or constraints? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**. 821.

**Hollén L.** (2009). The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal behaviour*. 791-800.

**Holt R. D.** (2007). The unravelling of nature's information webs: the next depressing frontier in conservation? *Israel Journal of Ecology and Evolution* **53**. 229 – 236.

**Isack, H. A., Reyer, H. U.** (1989). Honeyguides and honey gatherers: Interspecific communication in a symbiotic relationship. *Science*, **243**. 1343 – 1346.

**Isbell L. A.** (2005). Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evol. Anthro.* **3**. 61–71.

**Ito R., Mori A.** (2010). Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proc R Soc B Biol Sci.* **277**. 1275 – 1280.

**Jurisevic M. A., Sanderson K. J.** (1998). Acoustic discrimination of passerine anti-predator signals by Australian raptors. *Aust J Zool.* **46**. 369 – 379.

**Kendal R. L., Kendal J. R., Hoppitt, W., Laland K. N.** (2009). Identifying social learning in animal populations: a new ‘option-bias’ method. *PLoS One* **4**. e6541.

**Kirchhof J., Hammerschmidt K.** (2006). Functionally referential alarm calls in tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*) — evidence from playback experiments. *Ethology* **112**. 346–354.

**Kostan, K. M.** (2002). The evolution of mutualistic interspecific communication: assessment and management across species. *Journal of Comparative Psychology* **116**. 206 – 209.

**Lea A. J., Barrera J. P., Tom L. M., Blumstein D. T.** (2008). Heterospecific eavesdropping in nonsocial species. *Behavioral Ecology* 1041 – 1046.

**Leger D. W., Owings D. H.** (1978). Responses to alarm calls by California ground squirrels: effects of call structure and maternal status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **3**. 177 — 186.

**Leger D. W., Owings D. H., Boal L. M.** (1979). Contextual information and differential responses to alarm calls in California ground squirrels. *Z. Tierpsychologie* **49**. 142 — 155.

**le Roux A., Jackson T. P., Cherry M. I.** (2002). Differences in alarm vocalizations of sympatric populations of *Parotomys brantsii* and *P. littledalei* (Rodentia: Muridae). *J. Zool., Lond.* **257**. 189 – 194.

**Macedonia J. M.** (1990). What is communicated in the antipredator calls of lemurs: evidence from antipredator call playbacks to ringtailed and ruffed lemurs. *Ethology* **86**. 177 – 190.

**Magrath R. D., Pitcher B. J., Gardner J. L.** (2009a). An avian eavesdropping network: alarm signal reliability and heterospecific response. *Behav. Ecol.* **20**. 745 – 752.

**Magrath, R. D., Pitcher, B. J., Gardner, J. L.** (2009b). Recognition of other species' aerial alarm calls: speaking the same language or learning another? *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **276**. 769 – 774.

**Magrath, R. D., Haff T. M., P. M. Fallow, Radford A. N.** (2015). Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biol. Rev.*, **90**. 560 – 586.

**Manser M. B.** (2001). The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of urgency. *Proceedings of the Royal Society of London* **268**. 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**. 55–57.

**Marler P.** (1955). Characteristics of some animal calls. *Nature* **176**. 6–8.

**Marler P.** (1957). Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* **11**. 13 – 38.

**Masataka N.** (1983), Categorical Responses to Natural and Synthesized Alarm Calls in Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *PRIMATES* (1983). **24**. 40 - 51.

**Mateo J. M.** (1996). The development of alarm-call response behaviour in reeling juvenile Belding's ground squirrel. *Animal Behaviour* **52**. 489 – 505.

**Matrosova V. A., Volodin I. A., Volodina E. V., Babitsky A. F.** (2007). Pups crying less: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**. 181 – 191.

**Morton, E. S.** (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist* **111**. 855 – 869.

**Oda R., Masataka N.** (1996). Interspecific responses of ringtailed lemurs to playback of antipredator alarm calls given by Verreaux's sifakas. *Ethology* **102**. 441 – 453.

**Oda R.** (1998). The responses of Verreaux's sifakas to anti-predator alarm calls given by sympatric ring-tailed lemurs. *Folia Primatol.* **69**. 357 – 360.

**Owren M. J., Bernacki R. H.** (1988), The acoustic features of vervet monkey alarm calls.

**Owren M. J., Rendall D.** (2001). Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling. *Evolutionary Anthropology* **10**. 58 – 71.

**Owings D. H., Virginia R. A.** (1978). Alarm Calls of California Ground Squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift Tierpsychol.* **46**. 58 – 70.

**Owings D. H., Morton E. S.** (1998). *Animal Vocal Communication: A New Approach*. Cambridge University Press, Cambridge.

**Pupin F., Sacchi, R., Gentill, A., Galeotti P. & Fasol, M.** (2007). Discrimination of toad calls by smooth newts: support for the heterospecific attraction hypothesis. *Animal Behaviour* **74**. 683 – 690.

**Randall J. A., McCowan B., Collins K. C., Hooper S. L., Rogovin K.** (2005). Alarm signals of the great gerbil: acoustic variation by predator context, sex, age, individual, and family group. *Journal of the Acoustical Society of America* **118**. 2706 – 2714.

**Randler C.** (2006). Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology* **112**. 411 – 416.

**Rainey H. J., Zuberbühler K., Slater P. J. B.** (2004). The responses of black-casqued hornbills to predator vocalisations and primate alarm calls. 1264 – 1277.

**Rainey H. J., Zuberbühler K.** (2007). Seasonal variation in hornbill abundance in a West African national park detected using analysis of acoustic recordings. *Bird Conservation International* **17**. 235 – 244.

**Ramakrishnan U., Coss R. G.** (2000) Recognition of Heterospecific Alarm Vocalizations by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *Journal of Comparative Psychology* **114**. 3 – 12.

**Rasa O. A. E.** (1983). Dwarf Mongoose and Hornbill Mutualism in the Taru Desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **12**. 181 – 190.

**Randall J. A., McCowan B., Collins K. C., Hooper S. L., Rogovin K.** (2005). Alarm signals of the great gerbil: Acoustic variation by predator context, sex, age, individual, and family group. *J. Acoust. Soc. Am.* **118**. 2706 – 2714.

**Rendall D., Owren M. J., Ryan M. J.** (2009). What do animal signals mean? *Animal Behaviour* **78**. 233 – 240.

**Rutovskaya M. V.** (2012). ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ ПОЛЕВКИ БРАНДТА. *С Е Н С О Р Н Ы Е С И С Т Е М Ы* **26**. 31 - 38.

**Ryan M. J.** (1985). The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. *University of Chicago Press*.

**Seiler M., Schwitzer C., Gamba M., Holderied M. W.** (2013). Interspecific semantic alarm call recognition in the solitary Sahamalaza sportive lemur, *Lepilemur sahamalazensis*. *PLoS One* **8**. e67397.

**Seppänen J. T., Forsman, J. T., Monkkonen M. & Thomson R. L.** (2007). Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* **88**. 1622 –1633.

**Seyfarth R. M., Cheney D. L.** (1980). The ontogeny of vervet monkey alarm calling behavior: a preliminary report. *Journal of Comparative Ethology* **54**. 37-47

**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.

**Seyfarth R. M., Cheney D. L.** (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour* **34**.

**Seyfarth R. N., Cheney D. L.,** (1990). The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm call. *Animal Behaviour* **40**. 754 – 764.

**Seyfarth R. N., Cheney D. L., Bergman T., Fischer J., Zuberbühler K.** (2010). The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour* **80**. 3 – 8.

**Shettleworth S. J.** (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior* , Second Edition. Oxford University Press, Oxford.

**Shier D. M., Owings D. H.** (2007). Effects of social learning on predator training and postrelease survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour* **73**. 567



**Sridhar H., Beauchamp G., Shanker K.** (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Anomal Behaviour* **78**. 337 – 347.

**Shriner W. M.** (1998). Yellow-bellied marmot and golden-mantled ground squirrel responses to heterospecific alarm calls. *Animal Behaviour* **55**. 529–536.

**Shriner W. M.** (1999). Antipredator responses to a previously neutral sound by free-living adult golden-mantled ground squirrels, *Spermophilus lateralis* (Sciuridae). *Ethology* **105**. 747 – 757.

**Sillero – Zubiri C., Gottelli D.** (1995). Diet and Feeding Behavior of Ethiopian Wolves (*Canis simensis*). *Journal of Mammalogy* **76**. 531 - 541.

**Struhsaker T. T.** (1970). Phylogenetic implications of some vocalisations of Cercopithecus monkeys. In Napier JR, Napier PH (eds) Old world monkeys: evolution, systematics and behaviour. *Academic Press* 365 – 407.

**Suraci J. P., Clinchy M., Roberts D. J., Zanette L. Y.** (2017). Eavesdropping in solitary large carnivores: Black bears advance and vocalize toward cougar playbacks. *Ethology* 1 – 7.

**Šklíba J., Vlasatá T., Lövy M., Hrouzková E., Meheretu Y., Sillero – Zubiri C., Šumbera R.** (2017). Ecological role of the giant root-rat (*Tachyoryctes macrocephalus*) in the Afroalpine ecosystem. *Integrative Zoology* **12**. 333 – 344.

**Terborgh J.** (1990). Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *Am J Primatol.* **21**. 87 – 100.

**Trefry S. A., Hik D. S.** (2009). Eavesdropping on the Neighbourhood: Collared Pika (*Ochotona collaris*) Responses to Playback Calls of Conspecifics and Heterospecifics. *Ethology* **115**. 928 – 938.

**Vick L. G., Pereira M. E.** (1989). Episodic targeting aggression and the histories of Lemur social groups. *Behav Ecol Sociobiol.* **25**. 3 – 12.

**Vitousek M. N., Adelman J. S., Gregory N. C.** (2007). Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile. *Biol Lett.* **3**. 632 – 634.

**Vlasatá T., Šklíba J., Lövy M., Meheretu Y., Sillero-Zubiri C., Šumbera R.** (2017). Daily activity patterns in the giant root rat (*Tachyoryctes macrocephalus*), a fossorial rodent from the Afro-alpine zone of the Bale Mountains, Ethiopia. *Journal of Zoology* 1 – 8.

**Volodin I. A., Zaytseva A. S., Ilchenko O. G., Volodina E. V.** (2014). Small Mammals Ignore Common Rules: A Comparison of Vocal Repertoires and the Acoustics between Pup and Adult Piebald Shrews *Diplomesodon pulchellum*. *Ethology* **120**. 1 – 13.

**Wagner, R. H., Danchin, E.** (2010). A taxonomy of biological information. *Oikos* **119**. 203 – 209.

**Wascher C. A. F., Hillemann F., Canestrari D., Baglione V.** (2015). Carrion crows learn to discriminate between calls of reliable and unreliable conspecifics. *Anim. Cogn.* **18**. 1181 – 1185.

**Weary D. M., Kramer D. L.** (1995). Response of eastern chipmunks to conspecific alarm calls. *Anim. Behav.* **49**. 81 — 93.

**Webster H., McNutt J. W., McComb K.** (2011). African Wild Dogs as a Fugitive Species: Playback Experiments Investigate How Wild Dogs Respond to their Major Competitors. *Ethology* 147 – 156.

**Wiley R. H.** (1991). Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* **138**. 973 – 993.

**Wilson D. R., Hare J. F.** (2006). The adaptive utility of Richardson-specific alarm calls (*Spermophilus richardsonii*) short-range ultrasonic alarm signals. *Canadian Journal of Zoology* **84**. 1322 – 1330.

**Wilson D. E., Lacher E. Mittermeier R. A.** (2017). Handbook of the mammals of the world 7. Rhodents II.

**Yalden D. W.** (1985). *Tachyoryctes macrocephalus*. *Mammalian species* **237**. 1 – 3.

**Zuberbühler K., Noe R., Seyfarth R. M.** (1997). Diana monkey long distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal behaviour* **53**. 589 – 604.

**Zuberbühler K.** (2000a). Causal cognition in a non-human primate: field playback experiments with Diana monkeys. *Cognition*. **76**. 195 – 207.

**Zuberbühler K.** (2000*b*). Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proc R Soc Lond B.* **267.** 713 – 718.

**Zuk M., Kolluru G. R.** (1998). Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Quarterly Review of Biology* **73.** 415 – 438.