

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta**

**Reakce krkavce velkého (*Corvus corax*)  
na heterospecifické varovné hlasy**

Bakalářská práce

**Marika Davidková**

Školitel: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2019

Davídková, M. (2019): Reakce krkavce velkého (*Corvus corax*) na heterospecifické varovné hlasy [Responses of common raven (*Corvus corax*) to heterospecific alarm calls. Bc. thesis in Czech.] - 50 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The following work encompasses a research in the behaviour of the common raven (*Corvus corax*). I tested the responses of the common raven to heterospecific alarm calls of various bird species that differ in familiarity and taxonomical relatedness to ravens. Two other corvid species (jays) and two non-corvids (gulls) were presented. The ravens were given stimuli from one jay and one gull – one of which was always familiar to the tested ravens (European) and one unfamiliar (American). The results suggest that familiarity is not as important as the membership to the Corvidae family.

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.

V Českých Budějovicích, dne 17. dubna 2019

---

Marika Davídková

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala hlavně svému školiteli Petrovi Veselému za jeho mimořádnou podporu v průběhu tvorby této práce a za jeho trpělivost a rady. Děkuji za vedení, ochotu, pozitivní přístup a také za zkušenosti, které jsem získala. Dále chci poděkovat Míše Syrové, Saše Průchové, Jáje Nácarové a Honzovi Špičkovi za pomoc se sběrem dat. Na rakouské straně děkuji Thomasi Bugnyarovi za cenné rady a pomoc s řešením logistiky pokusu, Mariovi za zasvěcení do práce s krkavci, Konrad Lorenz Forschungsstelle za zázemí a Wildparku Cumberland za prostor pro pokusy. Také děkuji Christianovi Blumovi za nahrávky krkavců. Nakonec děkuji svým rodičům a mému partnerovi, kteří mě vždy podporují, a kteří to se mnou v průběhu psaní této práce vydrželi, i když to nebylo vždy lehké.

Tento projekt byl finančně podpořen z prostředků RVO.

## Obsah

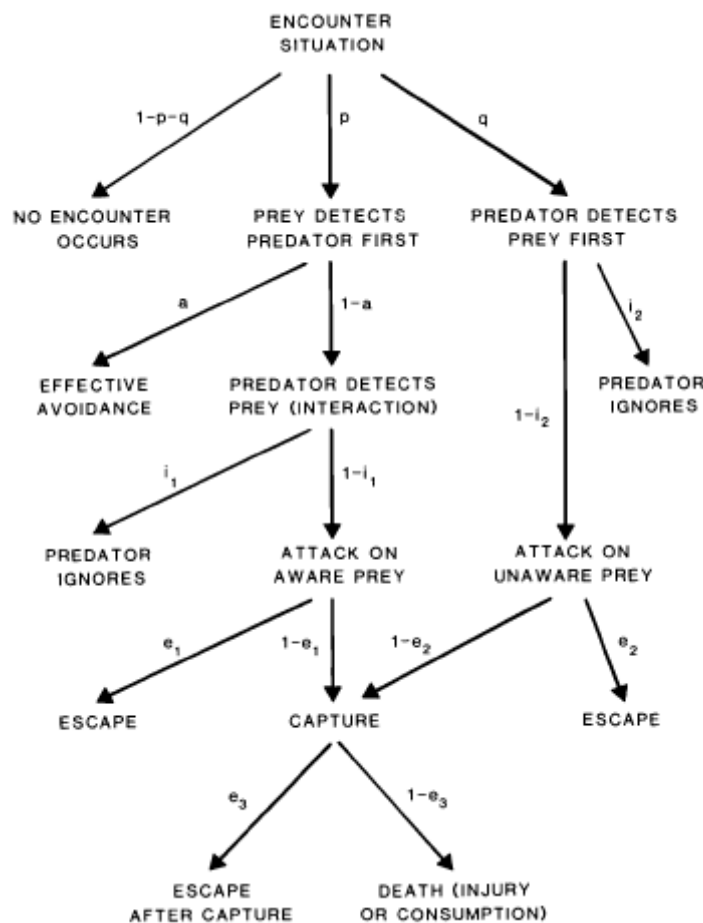
1	Úvod.....	1
1.1	Antipredační chování .....	1
1.2	Varovné hlasy .....	2
1.3	Význam a funkce varovných hlasů.....	3
1.3.1	Signál pro kamaráda .....	3
1.3.2	Signál pro predátora .....	4
1.3.3	Kvalitní varující a jeho znaky.....	4
1.4	Typy varovných hlasů.....	5
1.5	Fyzikální parametry a předpoklady varovných hlasů.....	7
1.5.1	Teorie signálu .....	7
1.5.2	Vliv prostředí (vlhkost, teplota, vegetace a jiné překážky).....	7
1.5.3	Vliv urbánního prostředí.....	8
1.6	Reakce varovaných jedinců .....	9
1.6.1	Vigilance.....	9
1.6.2	Imobilita .....	9
1.6.3	Útěk .....	10
1.6.4	Mobbing .....	10
1.7	Mezidruhové varovné hlasy .....	11
1.8	Varovné hlasy krkavcovitých .....	12
2	Cíle.....	14
3	Metodika .....	15
3.1	Studovaný druh – krkavec velký .....	15
3.1.1	Obecná charakteristika druhu .....	15
3.1.2	Výskyt.....	16
3.1.3	Sociální inteligence.....	16
3.1.4	Predátoři .....	17
3.2	Lokalita .....	17
3.3	Nahrávky.....	18
3.4	Experiment.....	20
3.5	Statistické zpracování .....	21
4	Výsledky .....	23
4.1	Strnutí.....	23
4.2	Ostražitost .....	24

4.3	Odlet.....	26
5	Diskuze .....	27
6	Závěr .....	30
7	Reference .....	31
8	Přílohy.....	43

# 1 Úvod

## 1.1 Antipredační chování

Predace je jedním z hlavních evolučních a ekologických faktorů ovlivňující dynamiku populací a chování jedinců (Abrams 2000). Taktiky, kterými se živočichové snaží predátorům vyhnout, se různí. Schéma z publikace Lima a Dilla (1990, viz Obrázek 1) shrnuje možné strategie, které mohou živočichové využít, aby riziko predace snížili. Když nepomůže žádná forma maskování ani aktivita v jinou denní dobu, může se kořist bránit chemicky, mechanicky, obtěžováním predátora nebo jen tím, že žije ve skupině, kterou je obtížnější napadnout. A v poslední řadě, když nepomůže ani jedna z těchto taktik, se snaží lovený živočich utéct.



Obr. 1: Diagram zobrazující možné výsledky střetu kořisti s predátorem (převzato z Lima a Dill 1990).

Je zřejmé, že ne každý druh využívá celé toto spektrum možných strategií. Zároveň ale také není pravda, že by se každý druh spoléhal jen na jeden nebo dva typy obran proti predátorovi (Caro 2005). Důležitost různých strategií používaných jednotlivci a důsledky tohoto chování v utváření společenstev byly rozsáhle studovány (viz review Lima a Dill 1990).

Použití různých antipredačních strategií ukázal například Peres (1993) na amazonských tamarínech (tamarín bělovousý, *Saguinus mystax pileatus* a tamarín sedlový, *Saguinus fuscicollis avilapiresi*), kteří při obraně proti orlu ozdobnému (*Spizaetus ornatus*) spoléhají na tři typy chování – ostražitost, varovné volání nebo pád ze stromu. Podobně gazely Thomsonovy (*Eudorcas thomsonii*) se snaží vyhnout predaci gepardem (*Acinonyx jubatus*) pomocí čichu, obezřetnosti, rozhlížení, znehybnění nebo pomocí nápadného skákání (FitzGibbon a Lazarus 1995).

Savci a ptáci často přizpůsobují svoji reakci druhu predátora, který na ně právě útočí. Americké pišťuchy (*Ochotona princeps*) v přítomnosti lasice dlouhoocasé (*Mustela frenata*) volají později a méně frekventovaně, než když jsou ohroženy sobolem americkým (*Martes americana*; Ivins a Smith 1983), který je nemůže pronásledovat do nor (Caro 2005). Podobně gazela Thomsonova reaguje v různých situacích na různé predátory jinak. Pokud má mládřata, je obezřetnější vůči šakalovi než vůči gepardovi nebo hyenám, protože šakal útočí spíše na mládřata. Naopak, pokud je jen březí, z předchozích predátorů se má nejvíce na pozoru před gepardem (FitzGibbon a Lazarus 1995). Rybáci severní (*Thalasseus sandvicensis*) také reagují různě na různé predátory (Veen 1977), přičemž rozlišují při obraně ty, kteří jsou hrozbou pro dospělé, např. sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*), nebo pro mládřata na zemi jako racek stříbřitý (*Larus argentatus*) a lyska černá (*Fulica atra*). Reakce racků chechtavých (*Chroicocephalus ridibundus*) na lišku (*Vulpes vulpes*) a lasici hranostaj (*Mustela erminea*), které ohrožují jak dospělé, tak mládřata, jsou směsicí předchozích reakcí (Kruuk 1964).

Znalost predačního tlaku, počtu a typů predátorů představující nebezpečí a volba vhodné antipredační obrany jsou nutné dovednosti mnoha druhů živočichů pro adaptivní obranu a zvýšení jejich šance na přežití (Caro 2005). V případě, kdy živočichové žijí společensky (alespoň v párech, nebo společenstvech jiných druhů), se často úspěšně brání predátorovi pomocí používání varovné vokalizace.

## 1.2 Varovné hlasy

Různé antipredační taktiky, jako plácání ocasu bobra nebo varovné hlasy pěvců a drobných hlodavců, jsou vše způsoby, jak upozornit na nebezpečí blížícího se predátora (Ruhela a Sinha 2010). Protože se předpokládá, že varovné hlasy jsou nákladnou formou obrany, která kromě toho, že varuje posluchače, také nutně přilákává predátorovu pozornost k varujícímu jedinci, je studiu varovných hlasů věnována v posledních desetiletích velká pozornost (Macedonia a Evans 1993). Ukázalo se, že ne vždy je varovný hlas varováním před skutečným

nebezpečím. Například Wheeler (2009) ukázal, že submisivní jedinci malpy hnědé (*Cebus apella nigrinus*) vydávali falešné varovné hlasy, aby odlákali dominantní jedince od potravy.

### 1.3 Význam a funkce varovných hlasů

Na význam a funkci varovných hlasů je možné hledět ze dvou směrů (Klump a Shalter 1984; Hauser 1996). První pohled předpokládá, že varovný hlas je určen přímo predátorovi za účelem sdělit mu, že byl spatřen a že šance na úspěšný lov je zmařena. Zároveň varující jedinec ukazuje predátorovi, že je v dostatečné kondici na to, aby zvládl uprchnout, případně se ho varováním snaží dezorientovat nebo rozrušit (Caro 2005; Hauser 1996). Druhý význam varovných hlasů přichází v úvahu, když je v okolí varujícího přítomen ještě jiný jedinec (stejného, nebo i jiného druhu), který je také ohrožen konkrétním predátorem (Caro 2005; Klump a Shalter 1984). V rámci tohoto významu varování můžeme rozlišit tři možné vzájemné vztahy varujícího a odposlouchávajícího jedince: sobecký (výhodný pro varujícího, škodlivý pro varovaného), mutualistický (výhodný pro oba) a altruistický (tedy výhodný pro varovaného, ale varovaný to varujícímu oplatí do budoucna; Caro 2005).

#### 1.3.1 Signál pro kamaráda

Jak už bylo řečeno, u společensky žijících živočichů se vyskytují situace, kdy jeden člen society vydá varovný hlas a ostatní členové na základě tohoto varování nějakým způsobem reagují. Nejčastěji zpozorní, nehýbají se, a tím snižují pravděpodobnost, že je predátor spatří. Další možnou reakcí je zvýšená ostražitost více jedinců, kteří mohou pozorovat pohyb predátora, nebo na něj případně i zaútočit. Evoluční důsledky tohoto chování jsou zřejmé v okamžiku, kdy varující varuje své příbuzné (partnera, potomky), a tím zvyšuje (skrze kin selekci) svou fitness (Owings a Leger 1980; Williams 2018). Ve větších skupinách je výhodné využívat varování z toho důvodu, že pak každý člen skupiny nemusí být ve střehu po celou dobu (Elgar 1989; Manno 2007) a může se věnovat dalším činnostem jako je sběr potravy nebo přesun skupiny z jednoho místa na druhé (Shultz a kol. 2003). Vokalizací se nepřenáší jen informace o přítomnosti predátora, ale i o jeho chování (Zuberbühler 2000). Griesser (2008) u sojek zlověstných (*Perisoreus infaustus*) pozoroval schopnost předat pomocí antipredačního varování ostatním jedincům informace o momentálním chování predátora (jestřába lesního, *Accipiter gentilis*) a určit tím míru ohrožení. Sýkorovití (Paridae) varují ostatní pomocí tzv. „seet call“, který je pro predátora neslyšitelný (viz Typy varovných hlasů), a tak se nevystavují riziku možné predace (Hailman 1989; Krama a kol. 2008).



### 1.3.2 Signál pro predátora

O průběhu interakce predátora s kořistí rozhoduje do velké míry energetická bilance, a to jak predátora, tak kořisti. Nejdříve je kořist postavena před rozhodnutí, zda utéct, nebo predátora určitým způsobem zastrašit, aby to pro ni bylo energeticky výhodné. To samé platí i na druhé straně – když kořist od predátora utíká, musí se predátor rozhodnout, zda bude kořist pronásledovat, či se kořisti vzdá (Caro 2005). Varování vokalizací může zajistit, že je pro predátora nevýhodné pokračovat v lovu (Hill 1986; Langham a kol. 2006; Haftorn 1999; Tilson a Norton 1981; Hasson 1991; Caro 1995). Kořisti se vyplatí tímto způsobem upozornit predátora na to, že byl spatřen a má přestat s lovem, ve dvou případech – když má místo, kam se před ním může schovat (Noyes a Holmes 1979), a když je v dostatečné vzdálenosti a je patrné, že se k ní predátor nedostane (Caro 2005). Pokud se predátorovi ale podaří dostat blíž ke kořisti a zaútočit, kořist vydá tzv. tíšňové volání („distress call“), kterým se buď snaží predátora odradit, nebo vylekat. Jedná se často o nepříjemný zvuk, který opravdu může způsobit, že se predátor útoku vzdá. U ptáků (Perrone 1980; Rohwer a kol. 1976), ale třeba i u západoafrických opic (Zuberbühler a kol. 1999) bylo prokázáno, že tímto hlasitým varováním kořist může přilákat dalšího predátora, který by mohl představovat nebezpečí pro prvního predátora, a ten tak raději uprchne a kořist nechá být.

### 1.3.3 Kvalitní varující a jeho znaky

Kromě primární funkce varovných hlasů, tj. upozornit kamarády na přítomnost predátora a predátorovi dát najevo, že o něm vím, byl prokázán ještě jeden zajímavý účel tohoto chování. Protože se varovné hlasy používají především u sociálně žijících živočichů (Marler a Slabbekoorn 2004), probíhá interakce kořist-predátor ve většině případů před zraky (a slechy) ostatních členů skupiny, často příslušníků stejného druhu (Bergstrom a Lachmann 2001). Signály primárně určené predátorovi mohou pak sloužit také jako signály pro sexuální selekci (Cresswell 1994; Godin a Dugatkin 1996) určující kvalitu varujícího (Zahavi 1990). Kvalitní varující predátorovi svým varováním sděluje, že o něm ví, že se ho nebojí a zároveň členům své skupiny dokazuje, že má odvalu se před predátorem zviditelnit a dokáže mu kdykoli uniknout. Cheney a Seyfarth (1981) ukázali na kočkodanech červenozelených (*Chlorocebus pygerythrus*), že se míra varovné vokalizace neliší mezi dospělými samci a samicemi, ale že vysoce postavení jedinci varují více než jedinci nižšího postavení. Tím dominantní jedinci upevňují svou pozici a ukazují své kvality.

## 1.4 Typy varovných hlasů

Varovné hlasy nejsou tak pestré jako např. zpěv, nicméně i tak v nich dokážeme najít jistou variabilitu. Ta je často způsobena faktem, že se pro různé typy ohrožení využívají různé typy varovných hlasů (mimo jiné Templeton a kol. 2005; Marler 1957; Courter a Ritchison 2010; Marler a Slabbekoorn 2004). První komplexnější výzkum varovných hlasů savců byl proveden na východoafrických kočkodanech (*Cercopithecus*; Struhsaker 1967). Struhsaker rozlišil na 30 různých volání kočkodanů, mezi nimi jsou varovná volání na kočkovité šelmy (gepardy, levharty), hady (mamby, krajty) a dravce (orly). V návaznosti na jeho výzkum se provedly další pokusy (Seyfarth a kol. 1980), ve kterém přehrávali kočkodanům varovné hlasy jiných kočkodanů reagujících na různé predátory – levharta skvrnitého (*Panthera pardus*), orla bojovného (*Polemaetus bellicosus*) a krajtů písmenkovou (*Python sebae*). Když byli kočkodani na zemi, varovné volání na levharta je donutilo vyskočit na strom. Na varovné volání na orla reagovali rozhlížením se po obloze a na varovné volání na hada se naopak rozhlíželi po zemi. Tyto reakce značí, že kočkodani mají více typů varovných hlasů a že dobře chápou jejich konkrétní význam. Dokonce varovné hlasy u opic nepomáhají jen varovat ostatní členy skupiny před nebezpečím, ale je to i antipredační strategie zaměřená přímo proti predátorovi. Zuberbühler a kol. (1999) pozorovali šest druhů opic na Pobřeží slonoviny, a všechny druhy varovaly více v přítomnosti levharta než šimpanze. Vyšší míra vokalizace vůči levhartovi způsobuje, že levhart, který využívá při lovu moment překvapení, se rychleji vzdálí od skupiny varujících opic, jejich varování ho od nich odradí (Zuberbühler a kol. 1999).

Další práce se zaměřovala na to, zda je tento systém varovných hlasů mezi primáty více rozšířen (Macedonia a Evans 1993). Práce ukázala, že lemuři kata (*Lemus catta*) a kočkodani sdílí několik specializovaných varovných hlasů, na které reagují srovnatelnými způsoby, zatímco varovné hlasy a následné reakce lemurů vari (*Varecia variegata*) nejsou tak specificky závislé na typu predátora.

Další zajímavý systém varovných hlasů mají severoamerické sýkory (Hailman 1989). Jak ukázalo mnoho prací, v rámci tohoto komplexního systému varovných hlasů je možné sdělit informace nejen o identitě predátora, ale i o akutnosti ohrožení (Baker a Becker 2002; Freeberg a Lucas 2002; Clucas a kol. 2004; Lucas a Freeberg 2007). Sýkory vydávají „seet call“ s vysokou dominantní frekvencí a nízkou amplitudou za přítomnosti vzdušného predátora a tzv. „chick-a-dee“ varování jako reakci na pozemního predátora (Ficken a kol. 1978). Výhodou „chick-a-dee“ volání je její skladba. Skládá se z více tónů, jejichž kombinace, opakování a vynechávání v různé míře dává vzniknout mnoha jedinečným typům volání a mohou tak sdělovat velké množství

informací (Lucas a Freeberg 2007; Hailman 1989). Sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) vydávají „chick-a-dee“ alarm rozlišující velikost a míru ohrožení predátora, konkrétně s rostoucí velikostí predátora roste také počet „dee“ slabik (Templeton a kol. 2005). K podobným závěrům o specifitě varování došli i Soard a Ritchison (2009) u sýkor karolinských (*Poecile carolinensis*). U sýkor rezavobokých (*Baeolophus bicolor*) byla zkoumána schopnost takto kódovat svá varování a sdělovat informace o vzdušném predátorovi ve smíšených hejnech (Couter a Ritchison 2010). A podobně jako předchozí práce, i tato dokázala, že sýkory umí předat informace o predátorovi modifikací svého varovného hlasu.

Poměrně zajímavý a hojně studovaný systém varovných hlasů mají fosoriální hlodavci, například sysli, kam patří sysel veveří (*Otospermophilus beecheyi*) a jeho nápadný hvízdavý a cvakavý varovný hlas, jež používá v reakci na různé predátory. Hvízdavým varováním upozorňují na vzdušného predátora a cvakavým varují před pozemními predátory (Owing a Virginia 1978). U pískomila velkého (*Rhombomys opimus*) byly rozeznány ještě více diferencované varovné hlasy, které se liší nejen podle kontextu predátora, ale i podle věku, pohlaví a individuality jedince, který zrovna varuje (Randall a kol. 2005).

Za zmínku stojí i rozsáhlejší výzkum typů varovných hlasů svišťů (Blumstein a Armitage 1997; Blumstein 1999; Blumstein a Arnold 1995; Nikol'skii 2008). Sviští horští (*Marmota marmota*) vydávají jednoslabičná varování na vzdušné predátory a víceslabičná varování na pozemní predátory (Blumstein a Arnold 1995). Trochu jinou taktiku používají sviští žlutobříší (*Marmota flaviventris*), kteří dokáží do varovných hlasů zakódovat informaci o aktuální hrozbě. Intenzivněji varují na rychlejší vzdušné dravce než na pomalejší psovitě šelmy (Blumstein a Armitage 1997). Při srovnání dalších tří druhů svišťů (sviště olympského, *Marmota olympus*, sviště brýlového, *Marmota caligata* a sviště vancouverského, *Marmota vancouverensis*) se nicméně neprokázalo, že by se u těchto druhů vyvinul složitější systém varovných hlasů (Blumstein 1999). Všechny tři druhy vydávají vícero varovných hlasů, jež jsou si ovšem navzájem podobné za různých okolností, a různé varovné hlasy vydávají za stejných okolností. Malá odchylka se prokázala jen u varování svišťů vancouverských, jejichž varování na pozemního predátora bylo ve svém průběhu frekvencí plošší (Blumstein 1999). Z toho plyne, že tyto druhy svišťů svými varovnými hlasy nerozlišují mezi typy predátorů nebo mezi mírou nebezpečí.

## 1.5 Fyzikální parametry a předpoklady varovných hlasů

### 1.5.1 Teorie signálu

Signály mezi organismy mohou být velmi rozmanité, vedené po třech základních kanálech: vizuálním, chemickém (vnímaném olfaktoricky nebo gustativně) a akustickém. Kromě toho existují další specifické kanály využívané jen určitými skupinami organismů (termální, elektrický, magnetický). Každý z těchto kanálů má své výhody a omezení, které určují jejich využití. Hlavní výhodou akustického signálu je přenos na velmi velké vzdálenosti. Například sloni mezi sebou komunikují na celé kilometry daleko pomocí velmi hlubokých tónů a velryby využívají větší hustoty mořské vody a přenášejí své hlasy napříč desítkami kilometrů (Marler a Slabbekoorn 2004). Akustický signál je do velké míry vícesměrový, takže cíl volání může být na více místech v rámci určitého úhlu a nemusí mít nastražené uši určitým směrem a být neustále v pozoru. I když se signál šíří do více směrů, nemá kvůli pozici živočicha vydávajícího zvuk v každém směru rovnoměrně rozloženou hlasitost (Witkin 1977; Larsen a Dabelsteen 1990). Například samci tetřívka pelyňkového (*Centrocercus urophasianus*) při toku směřují zvuk do stran, a proto při něm nikdy nestojí k samici čelem (Dantzker a kol. 1999). Na základě intenzity zvuku je tedy možné lokalizovat zdroj akustického signálu; nicméně jeho lokalizovatelnost je vždy nápadně nižší než při využití ostatních kanálů. To je právě velmi významné při výstražné vokalizaci, kdy se volající vystavuje sám riziku predace.

### 1.5.2 Vliv prostředí (vlhkost, teplota, vegetace a jiné překážky)

Zvukový signál se šíří jak za světla, tak za tmy, dokáže proniknout vegetací a obchází překážky v terénu snáze než vizuální podnět (Marler a Slabbekoorn 2004); avšak při jeho šíření hraje významnou roli prostředí. Přenos signálu mezi zdrojem a příjemcem v přírodním (ale i urbánním) prostředí se neobejde bez úskalí. Se vzdáleností od vysílače se zvuk degraduje a utlumuje (Wiley a Richards 1982; Forrest 1994), navíc se zde vyskytují překážky, které ztěžují průchod zvukových vln. Ve vzduchu nastává zase problém s turbulencemi, které vznikají větrem a změnami teplot, a to způsobuje nepravidelné fluktuace amplitudy, čímž se zvuk zkresluje (Marler a Slabbekoorn 2004). Dalším problémem je echo, které vzniká odrazem zvukových vln od některých povrchů, a které může narušit vnímání signálu (Marler a Slabbekoorn 2004). A samozřejmě přenos signálu ovlivňují i okolní zvuky jiných živočichů a abiotických faktorů.

Tlumení zvuku souvisí s teplotou a vlhkostí prostředí. Obecně platí, že vyšší frekvence se tlumí rychleji než nižší frekvence, a tlumení zvuku se zvyšuje s teplotou a klesá s vlhkostí vzduchu (Wiley a Richards 1982) a mění se tedy také s denní a roční dobou. Ráno stoupá teplota

vzduchu a snižuje se jeho vlhkost, a tím se zvyšuje absorpce zvuku prostředím. Oproti tomu, když roste teplota spolu s vlhkostí, jako například před jarní bouřkou, se míra přenosu zvuku nezmění. Kombinace vlivu teploty a vlhkosti se mění podle typu habitatu a klimatu. Například na pouštích se vysokofrekvenční zvuky tlumí výrazněji více než zvuky položené níže.

Na přenos zvuku má vliv i vegetace (Martens 1980; Marten a kol. 1977; Marten a Marler 1977; Aylor 1971). Když na ni zvuk narazí, část energie je absorbována povrchem a část se odrazí jinými směry, a to vede k další ztrátě přenosové energie zvuku. Při přenosu zvuku od vysílajícího živočicha k přijímači se může zvuk odrazit od překážky k zemi a od ní zpět do původní trasy (Marler a Slabbekoorn 2004). A protože takovéto zvukové vlny podlehnou interferenci a jsou fázově posunuty, zvuk se může deformovat (Marten a Marler 1977; Embleton 1996).

Degradace zvuku ve vegetaci ovlivňuje rozpoznávání zvuku živočichem, jenž signál přijímá. Rozptýlení zvukových vln vegetací dává vzniknout více způsobům, jak se zvuk degraduje. Vlnová délka zvuku ve spojitosti s rozměrem překážky určuje, jak moc se bude zvuk odrážet. Nízkofrekvenční zvuky mají dlouhou vlnovou délku, a tak je malé překážky (například listy) neovlivní. Vysokofrekvenční zvuky mají naopak krátkou vlnovou délku a malé překážky jim brání v přenosu (Marler a Slabbekoorn 2004).

V důsledku těchto skutečností se jeví tlumení a degradace zvuku při odrazu od překážky závislé na frekvenci. Krátké frekvence vegetací projdou snadněji než vysoké frekvence. Především tyto vlivy formovaly parametry varovných hlasů, jejichž cílem je proniknout na krátkou vzdálenost v co nejméně změněné podobě. Často mají tedy varovné hlasy velký rozsah frekvencí, aby se zajistilo, že většina energie se dostane k příjemci.

### ***1.5.3 Vliv urbánního prostředí***

V každém prostředí se musí živočichové vypořádat alespoň s nějakým hlukem. Nízkofrekvenční hluk patří skoro ke každému prostředí a často dokáže být relativně hlasitý, protože nepodléhá přílišnému tlumení. V přírodě jsou takové hlasité zvuky (kromě zvuků vydávaných živočichy) nejčastěji způsobeny větrem a vodou. V křovinách na březích tekoucích vod, oblíbeným habitatem mnoha ptačích druhů, může proud vody vydávat zvuk až o frekvenci 4 kHz. Urbánní prostředí je v tomto kontextu studováno, protože přináší do životního prostředí mnoha akusticky se orientujících živočichů své vlastní specifické nízkofrekvenční zdroje zvuků ve formě aut a dalších těžkých strojů (Slabbekoorn a Peet 2003). Tyto zvuky se odrážejí mezi budovami a betonovými chodníky, které absorbují relativně málo hluku, a tak vzniká hluk měst. Hluk urbánního prostředí postihuje i krajinu například ve formě letadel (Brown 1990) a silnic. V okolí silnic hnízdí méně ptáků právě kvůli hluku (Reijnen a kol 1995; Reijnen a kol. 1997).

Hluk produkovaný lidskou činností prokazatelně způsobuje ochuzení ptačích společenstev (například Stone 2000). Navíc tento hluk ovlivňuje i strukturu ptačího zpěvu. Taková deformace zpěvu se ukázala na příkladu ruských pěnkav žijících v lese vedle hlučné silnice (Il'ichev a kol. 1995). Sýkory koňadry (*Parus major*) v dánském městě Leiden zase zpívají ve vyšší frekvenci než ty, které žijí v tišších oblastech (Slabbekoorn a Peet 2003). Podle všeho sýkory koňadry přizpůsobují svůj zpěv okolním podmínkám a ptačím zpěvům jiných druhů.

Vzhledem k výše zmíněným parametrům varovných hlasů (vysoký frekvenční rozsah, často s harmonickými strukturami) by efekt urbánního šumu na jejich přenos neměl být tak výrazný, jako u tonálního zpěvu ptáků. Nicméně některé specifické varovné hlasy, které naopak mají tonální charakter (např. „seet call“ sýkor) by v prostředí s výrazným hlukem mohly mít slabší efekt.

## **1.6 Reakce varovaných jedinců**

### **1.6.1 Vigilance**

Jak již bylo zmíněno výše, nejběžnější reakcí na varovné hlasy je zvýšení pozornosti a hledání predátora (vigilance). Hojně bylo toto chování studováno na již zmíněných syslech veveřích, kteří využívají dva typy varování: opakující se a neopakující se, (Owing a Virginia 1978; Owing a kol. 1986; Leger a Owing 1978; Loughry a McDonough 1988; Leger a kol. 1980). Owing a Hennessey (1984) tvrdí, že opakované varování podporuje a udržuje delší vigilanci varovaných. Na druhou stranu, když opakované varování trvá moc dlouho, vigilance opět začne klesat (Hare 1998). Owings a Leger (1980) poukázali na fakt, že se zde jedná o mutualistické chování, protože varující z pozorování (vigilance) ostatních také profituje, protože touto reakcí mohou ostatní odhalit predátora a následně mu kolektivně uniknout (Stanford 1998; Chapman a kol. 1990; Elgar 1989, Bastos a kol. 2018). Zda varování vyvolá vigilanci ovšem záleží, stejně jako v případě všech varování, na důvěryhodnosti varujícího, jak ukázala Couchoux a kol. (2018) na čipmancích východních (*Tamias striatus*).

### **1.6.2 Imobilita**

Druhou nejběžnější reakcí na přítomnost predátora je ztuhnutí a spoléhání na to, že kořist predátor neodhalí (Gabrielsen a kol. 1985; Gerkema a Velhulst 1990; Smith a Woodruff 1980, Sundell a Ylönen 2004). Tento typ imobility je dobře znám u ptačích mláďat (Caro 2004), když je rodič (Starkey a Starkey 1973) varuje před nebezpečím. Mláďata navíc reagují strnutím i za okolnosti, kdy slyší dospělého jedince v nebezpečí (Thompson a Liebreich 1987).

Pravděpodobnost, že mláďata budou reagovat strnutím, ovlivňuje jejich věk (Gochfeld 1981) a pohlaví (Balph 1977).

### **1.6.3 Útěk**

Útěk se v problematice varovných hlasů pojí s termínem „distress call“. Toto volání kořist vydává ve chvíli, kdy je polapena predátorem nebo se k tomu schyluje. Slouží k přilákání dalších jedinců, kteří predátora mohou napadnout nebo odlákat jeho pozornost jinam, a tím dát potenciální kořisti možnost utéct. Díky mobbingu ostatních v reakci na „distress call“ může vrabec domácí (*Passer domesticus*) uniknout řuhákovi (*Lanius borealis*; Cade 1962), orebice (*Alectoris chukar*) takto může uniknout jestřábovi (*Accipiter cooperii*; Stokes 1967) a na pomoc přijdou ostatní i sojce chocholaté (*Cyanocitta cristata*) chycené krahujcem (*Accipiter striatus*; Stefanski a Falls 1972). „Distress call“ funguje u mláďat, kteří takto volají o pomoc své matky (Staton 1978; Walther 1977).

Pravděpodobnost útěku kořisti po tomto volání závisí na dvou okolnostech – na pohotovosti jiných jedinců a na tom, zda je kořist už zraněná ve chvíli, kdy o pomoc volá (Klump a Shalter 1984). Navíc většina těch, kdo volá o pomoc už po chycení, se snaží predátorovi ubránit. Úspěšnost snahy o útěk souvisí i s velikostí těla (Perrone 1980). Větší kořist má vyšší šanci na útěk a má menší šanci se vážně zranit.

### **1.6.4 Mobbing**

Poslední možností, jak reagovat na varovný hlas a ubránit se predátorovi, když už není šance na útěk, je pro kořist mobbing neboli obtěžování a často i útočení na predátora. Curio (1978) popsal na deset hypotéz o funkci mobbingu. Na výhody mobbingu je vhodné nahlížet z pohledu iniciátora a následujících jedinců zvláště. Hlavní funkcí mobbingu je odehnat predátora a znepříjemnit nebo znemožnit mu lov kořisti. Každý jedinec by měl mít snahu odehnat lovcího predátora, jakmile si ho všimne, aby zmařil jeho snahu dále lovit nebo ho odehnal od mláďat, jak ukazuje například Bildstein (1982) na reakcích pěvců vůči motákovi (*Circus cyaneus*). Často lze mobbing pozorovat při obraně hnízd, jako strategii, která může umlčet nebo ubránit mláďata, která jsou jinak bezbranná a hlasitá. Jde zde o typ příbuzenského výběru, jak ho definuje Wilson (1978) a v době hnízdění může být mobbing významnou součástí rodičovské investice (Shalter 1979; Greig-Smith 1980). Mobbing může být také součástí teritoriálního chování kořisti (Shedd 1982), a výskyt predátora nebo naopak jeho úspěšné zahrnutí může změnit budoucí výběr teritoria kořisti (Trivers 1971).

Všechny předchozí hypotézy o mobbingu byly zatím z evolučního hlediska logické, protože přímo nebo nepřímo (přes příbuzenskou selekci) zvyšovaly fitness mobbujícího jedince. Problém s vysvětlením nastává v případě, kdy varující varuje dalších druhů a ty se přidávají k mobbingu predátora (Curio a kol. 1978; Frankenberg 1981). Ptáci často napadají predátora, který ohrožuje jedince jiného druhu (Stefanski a Falls 1972), a tak zde jistě nejde o příbuzenskou selekci. Vysvětlením by mohlo být altruistické chování, a tedy budoucí výhody pramenící z toho, že já jsem teď pomohl a očekávám reciprocitu ze strany druhého druhu (Trivers 1971). O této problematice bude pojednávat následující kapitola.

## 1.7 Mezidruhové varovné hlasy

Odposlouchávání heterospecifických varovných hlasů je pro některé druhy důležitým zdrojem informací. Antipredační chování v reakci na varovný hlas jiného druhu bylo hojně zkoumáno, a to na více než 74 druzích zahrnujících savce, ptáky i plazy (Magrath a kol. 2015). Jedinci mohou odposlouchávat varovné hlasy blízce příbuzných druhů, vzdálenějších nebo druhů z odlišné třídy obratlovců (Magrath a kol. 2015). Například sýček králičí (*Athene cunicularia hypugaea*) odposlouchává varovný hlas psouna prériového (*Cynomys ludovicianus*; Bryan a Wunder 2013). Důvodem, proč jedinci často odposlouchávají jiný varovný hlas, může být to, že sami varovný hlas nemají (například v případě ještěřů – Ito a Mori 2010; Vitousek a kol. 2007) nebo varují jen ojediněle (např. jelenec ušatý, *Odocoileus hemionus*; Carrasco a Blumstein 2012). Většinou odposlouchávání úspěšně probíhá, pokud jsou splněny tyto podmínky: mají stejné nebo podobné spektrum predátorů a zároveň sdílejí habitat nebo tvoří smíšená hejna. Celkově platí, že savci odposlouchávají více ptáky (11/30 případů) než ptáci savce (2/41 případů) a ještěři odposlouchávají více ptáky (Magrath a kol. 2015). Ptáci se zdají být důvěryhodnými zdroji informací kvůli jejich přehledu o krajině, velmi dobrému zraku a často výraznému a dobře slyšitelnému varovnému hlasu (Magrath a kol. 2015).

Kromě evolučního tlaku je na varovné hlasy vyvíjen podobný fyzikální tlak jako na jiné zvuky (deformace, útlum, překážky, prostředí). Varovný hlas musí mít určitou formu, aby splňoval svou funkci. Ideální mezidruhový varovný hlas musí vyjadřovat urgentnost situace a nebezpečí, ale zároveň nemá být jasně rozeznatelný pro predátora. Proto některé varovné hlasy využívané více druhů mívají úzký frekvenční rozsah a jedná se často o vysoko posazený tón nebo pískot, který se těžko lokalizuje (např. „seet call“ pěvců; např. Bradbury a Vehrencamp 2011). Na druhou stranu, některé mezidruhově využívané varovné hlasy mají naopak velký frekvenční rozsah, což jim umožňuje dobře procházet prostředím (například krkavcovití; Corvidae). V obou



těchto případech (narrow – a broadband calls) je určitý evoluční tlak na to, aby si byly hlasy druhů, které se navzájem varují a odposlouchávají, co nejpodobnější.

Mezidruhové porozumění varovným hlasům může tedy být často umožněno prostou vzájemnou podobností s konspecifickým varováním (Wiley a Richard 1982; Ghirlanda a Enquist 2003; Fallow a kol. 2013). Mezidruhová reakce je tak zprostředkována díky vrozenému rozeznání konspecifického varování a následného zobecnění na podobný heterospecifický varovný hlas, který obsahuje několik stejných prvků jako hlas konspecifický (Ghirlanda a Enquist 2003). Postupně se tak může formovat široká škála varovných hlasů, na které dokáže jedinec reagovat, a tím předejít nebezpečí vyplývající z jejich ignorování (Searcy a Nowicki 2005).

Význam podobnosti mezidruhových varovných hlasů byl několikrát prokázán pomocí reakcí druhů na alopatická varování. Konkrétním příkladem reakce na varovný hlas alopatického druhu může být australský popeláč šedý (*Struthidea cinerea*) reagující na mobbing amerického střízlíka karolinského (*Thryothorus ludovicianus*; Johnson a kol. 2003), modropláštík nádherný (*Malurus cyaneus*) reagující na alopaticky se vyskytujícího střízlíkovce západoaustralského (*Acanthiza inornata*; Fallow a kol. 2011) nebo evropská sýkora koňadra reagující na americkou sýkoru černohlavou (Randler 2012). Ve všech případech byly ve varovných hlasech těchto druhů identifikovány prvky, které jsou shodné a vznikly konvergencí.

Znát varovný hlas jiného druhu má své klady, ale i zápory. Varující může varovat podvodně, totiž využít ve svůj prospěch nastalou situaci, varovat ostatní za nepřítomnosti predátora pouze za účelem přivlastnit si potravu. To je například známo u dronga afrického (*Dicrurus adsimilis*), který využívá důvěřivosti timálie stračí (*Turdoides bicolor*; Ridley a Raihani 2007) a surikaty (*Suricata suricatta*; Flower 2011). Poté, co vydá varovný hlas a timálie nebo surikaty se uchýlí do úkrytů, tak jim sebere kořist, kterou právě ulovily. Zajímavé je, že jak timálie, tak surikaty mu nadále důvěřují, i když se drongo dopouští těchto podvodů opakovaně. Je zjevné, že nedůvěřovat jeho varování je příliš riskantní.

## 1.8 Varovné hlasy krkavovitých

Krkavcovití mají zpravidla tichý a nenápadný zpěv (pozbývá u nich teritoriální funkce; Hope 1980), zato se vyznačují výjimečně širokým repertoárem různých hlasů, které navíc dokáží modulovat (Hardy 1967). Tak široký repertoár nejspíše souvisí s jejich způsobem života, žijí v komplexních sociálních uskupeních. Na základě těchto skutečností je logické, že využívají i varovné hlasy, které jsou u nich ovšem zatím jen málo probádané. Jejich varovné hlasy sloužící

ke sdělování informací o predátorovi byly zatím zkoumány jen u tří druhů: u vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*; Yorzinski a Vehrencamp 2009), sojky zlověstné (Griesser 2009) a sojky chocholaté (Dahl a Ritchison 2018). Avšak u každého z těchto druhů bylo prokázáno, že dokážou do varování zakomponovat informace o predátorovi a hrozícímu nebezpečí, tak jak to zmiňovala kapitola 1.4. Zajímavé je, že každý z těchto druhů přizpůsobuje svůj varovný hlas typu predátora trochu jinak. Americké vrány mění rychlost a délku varování, které obojí vzrůstají s hrozícím nebezpečím (Yorzinski a Vehrencamp 2009). Naopak sojky zlověstné zvyšují počet slabik a také mají různé typy varování pro různé predátory (Griesser 2009). U sojky chocholaté bylo prokázáno, že mění tempo varovných hlasů v závislosti na druhu predátora.

Někteří krkavcovití mají pronikavý drsný skřípavý varovný hlas s velkou energií, a tedy i slyšitelností. Z toho důvodu na ně reagují i jiné druhy. Například veverka obecná (*Sciurus vulgaris*) reaguje na varování sojky obecné (*Garrulus glandarius*) typickým antipredačním chováním, jako zpozorněním, přerušením krmení a útekem do bezpečí (Randler 2006). Podobně na varování sojky chocholaté a vrány americké reagují dravci natáčením hlavy směrem ke zdroji nahrávky více než na varování jiných pěvců (Passeriformes; Consla a kol. 2012). Autoři toto chování vysvětlují tím, že sojky a vrány jsou větší než ostatní pěvci, a tak pro dravce představují větší hrozbu (Consla a kol. 2012).

Bílá a kol. (2017) dokázali, že vrána černá (*Corvus corone*) reaguje na varovný hlas kavky obecné (*Corvus monedula*), tedy fylogeneticky příbuzného a menšího druhu, a to i přesto, že spolu netvoří společná hejna, pouze se mohou v určitém prostředí setkávat. Na tuto práci navázali Nácarová a kol. (2018), kteří testovali reakce krkavce velkého na varovný hlas kavky obecné. Ukázalo se, že i krkavec reaguje na varování kavky, a to i přes to, že spolu také netvoří smíšená hejna, ale ani nemají stejné spektrum predátorů (kavka je nápadně menší a čelí tedy mnohem bohatšímu spektru predátorů). Tyto dvě práce jsou zatím jediné, které se zabývají reakcemi krkavcovitých na mezidruhové varovné hlasy. Na základě těchto prací není zjevné, zda krkavci (a vrány) nereagují na jakýkoli varovný hlas.

## 2 Cíle

Cílem mé práce bylo otestovat reakce krkavce velkého na různé heterospecifické varovné hlasy druhů, které ne/jsou příslušníky čeledi krkavcovitých, a které ne/jsou známé testovaným jedincům. Testovala jsem následující hypotézy:

- 1) Krkavec velký reaguje na jakýkoli varovný hlas, tj. i na varovné hlasy nepříbuzných a neznámých druhů.
- 2) Krkavec velký reaguje jen na varovný hlas příslušníků čeledi krkavcovitých (sojek, nikoli racků).
- 3) Krkavec velký reaguje jen na varovný hlas známých druhů (evropských, nikoli amerických).

## 3 Metodika

### 3.1 Studovaný druh – krkavec velký

Krkavec velký je největší zástupce pěvců (Aves: Passeriformes) a patří do čeledi krkavcovitých (Corvidae). Do rodu *Corvus* řadíme 44 druhů (dos Anjos a kol. 2009) s celosvětovým rozšířením a většinou černým, černobílým nebo černo-šedým zbarvením. Je to úspěšný rod, jehož zástupci byli díky své inteligenci a přizpůsobivému chování schopní využít, mimo jiné, i mnoho sekundárních habitatů vytvořených lidskou činností (Amadon 1944).

#### 3.1.1 Obecná charakteristika druhu

Krkavec velký je cca 64 cm velký pták s rozpětím křídel 120-150 cm (Cramp a Brooks 1992) vážící až 1,6 kg (Boarman a Heinrich 1999), samci jsou zpravidla větší než samice. Typickým znakem tohoto druhu je černé lesklé peří, klínovitý ocas a velký zobák s výrazným peřím zakrývajícím svrchní část zobáku a nozdry (Boarman a Heinrich 1999; viz Příloha 2).

U tohoto druhu není žádný barevný pohlavní dimorfismus ani sezónní zbarvení. Pouze juvenilní jedinci mají nápadně červený vnitřek zobáku a matně černohnědé peří. Páry žijí v trvalých svazcích, obhajují si vlastní teritorium a každoročně se vrací ke stejnému hnízdu, které si udržují. Někdy je jejich hnízdo obsazeno jiným druhem, jako sokolem nebo výrem. Hnízdí ve skalách nebo na vysokých stromech, v urbánním prostředí pak i na budovách (Heinrich 2006), elektrickém vedení a na billboardech. Hnízdit začínají poměrně brzo, inkubace začíná zpravidla už v polovině února. Hnízdo si staví asymetrické z větví a je vystláno mechem, trávou a chlupy. Samice staví hnízdo z větví, které přinesl samec. Kladou 3-7 vajec a po vylíhnutí mláďata opouštějí hnízdo po 5-7 týdnech života (Boarman a Heinrich 1999). O mláďata pečují oba rodiče. Pohlavní dospělosti dosahují ve věku tří let (Bayne a kol. 2010). V přírodě se krkavci dožívají okolo 13 let, v zajetí byl zaznamenán i případ, kdy se jedinec dožil 80 let (Boarman a Heinrich 1999).

Potrava krkavce se skládá hlavně z mršin, ale je i predátorem bezobratlých (včetně těch na mršinách, jako brouků a jejich larev), obojživelníků, malých savců (včetně novorozeňat větších savců; Chevallier a kol. 2015), ptáků (jejich vajec a mláďat) a plazů (Boarman a Heinrich 1999). Významnou částí jeho potravy je i rostlinná strava, která obsahuje zrní, žaludy, ovoce a pupeny. Často si ukrývá potravu do zásob, které může využívat po různou dobu (ořechy, kosti, vejce, maso; Boarman a Heinrich 1999).

### 3.1.2 *Výskyt*

Jedná se druh, který obývá velmi rozmanité biotopy od tundry přes boreální lesy až po stepi a pouště, obecně se vyhýbá souvislým lesním komplexům a preferuje spíše otevřené habitaty (Boarman a Heinrich 1999). Areál jeho rozšíření je jeden z největších ze všech ptáčích druhů sahajících od polárních oblastí po obratník raka, a to po celé Holarktidě (Bayne a kol. 2010; viz Příloha 3). Migrace u tohoto druhu není známa, avšak populace na okrajích areálu se mohou krátkodobě přesouvat, aby se vyhnuly extrémnímu počasí (Boarman a Heinrich 1999).

V Evropě se jedná o druh, který byl v druhé polovině 20. století na většině území prakticky vyhuben a od devadesátých let se navrácí. V současnosti je opět rozšířen na většině území Evropy. Totéž lze říci i o české populaci, která byla v sedmdesátých letech vyhubena, nicméně od poloviny devadesátých let opět na území ČR hnízdí a v současnosti se již vyskytuje na celém území (avšak v nížinách poněkud řidčeji). V Červeném seznamu ohrožených druhů ČR z roku 2017 je, pro zvyšující se počet jedinců, nově zařazen do kategorie „málo dotčený“ (Least Concern; Šťastný a kol. 2017).

### 3.1.3 *Sociální inteligence*

Krkavec je známý pro svou inteligenci a poměrně složitou sociální dynamiku. V prostředí s dostatkem zdrojů se krkavci seskupují do větších skupin, ale většina krkavců žije v párech nebo samostatně (Boarman a Heinrich 1999). Při velkých populačních hustotách vznikají velké skupiny, nehnízdících a subadultních jedinců, kteří nemusí být navzájem příbuzní (Bayne a kol. 2010). Pouze několik nejdominantnějších jedinců vytvoří rozmnožující se teritoriální páry a tito jedinci napadají jiné, submisivní jedince, kteří se pokoušejí o vytvoření páru (Bugnyar 2013). Život v takto velkých societách stojí pravděpodobně za rozvojem výrazné sociální inteligence, která zahrnuje také bohatou vokální komunikaci. Ke komunikaci využívají přes 30 kategorií hlasů a umějí napodobovat široké spektrum zvuků (Boarman a Heinrich 1999). Každý krkavec žije ve společnosti jiných krkavců alespoň část života (v rodině), což formuje jeho sociální i další inteligenci (např. Bugnyar 2013, Bugnyar a kol. 2007). Kromě udržování různých asociací může stát za výraznou inteligencí také soužití s různými predátory, na jejichž kořisti se krkavci přizívují. Krkavci musí znát a předvídat jejich reakce a chování, aby se v jejich blízkosti mohli nakrmit (Bayne a kol. 2010). Díky své inteligenci zvládají krkavci řešit problémy pomocí inovativních řešení, což jistě stálo za jejich ekologickou úspěšností (Emery a Clayton 2004; Massen 2015; Cibulski a kol. 2014; Bugnyar a kol. 2007).

### 3.1.4 Predátoři

Vzhledem ke své velikosti, ale i sociálnímu způsobu života a inteligenci je predace na krkavci, v jakémkoli období života, jen málo pozorována. Predátory krkavčích ptáčat jsou větší dravci jako je orel skalní (*Aquila chrysaetos*), roroh lovecký (*Falco rusticolus*), ze sov výr virginský (*Bubo virginianus*) a ze savců sobol americký (*Martes americana*), kojot préríjní (*Canis latrans*) nebo vlk (*Canis lupus*). Někdy se může vyskytovat i kanibalismus. Dospělý krkavec nemá skoro žádné predátory, protože predátoři riskují útokem na něj zranění. Při obraně mládřat neváhá použít svůj robustní a silný zobák a ostré drápy (Boarman a Heinrich 1999).

S pozemními predátory se krkavci nejspíše setkají u mršiny, kdy ovšem predátoři jako lišky, vlci a kočky nemají potřebu krkavce lovit. Přesto jsou dospělí opatrní, když se mají přiblížit k mršině, a často se přiblíží až po tom, co vidí, že se zde nachází sojky chocholaté nebo vrány a je tedy jasné, že jim nehrozí žádné nebezpečí (Boarman a Heinrich 1999). Tato obava pramení z faktu, že jsou například vlci schopni usmrtit, a to většinou při obraně svého úlovku (Peterson 1977; Allen 1979). Samozřejmě významným predátorem krkavců je člověk, před nímž vykazují krkavci často také výraznou obezřetnost (Heinrich 2006).

Přesto, že krkavcům ze strany vlků hrozí nebezpečí, v přírodě je kvůli potravě následují (Stahler a kol. 2002; Heinrich 2006; Walker a kol. 2018). Je to tak známý jev, že se jim přezdívá „wolf-birds“ (Heinrich 2006). Pro menší smečky vlků je to nevýhodné, protože jim krkavci pomocí tohoto kleptoparazitismu spořádají až 75 % potravy (Kaczensky a kol. 2005). Na druhou stranu středně velkým smečkám odeberou už jen 34 % potravy a velkým smečkám už škodí minimálně (Kaczensky a kol. 2005).

## 3.2 Lokalita

Pokusy byly prováděny na území Wildpark Cumberland (viz Příloha 1) poblíž Grünau im Almtal v Rakousku (N 47°48.421', E 13°57.032'), na kterémžto území a jeho okolí se v průběhu roku vyskytuje 40–155 volně žijících krkavců velkých v závislosti na roční době (Drack a Kotrschal 1995). Nejméně jedinců se zde vyskytuje v létě (v červenci a srpnu okolo 40 jedinců), poté se od října do ledna zvyšuje jejich počet od 80 až do 130 (bylo jich zaznamenáno i 155). Nakonec jejich počet klesá z konce února na březen z přibližně 120 zpět na 80 jedinců.

Volně žijící krkavci jsou v této oblasti běžně monitorováni v rámci etologických výzkumů, přičemž některá pozorování probíhají ve výbězích chovaných zvířat (medvědů, vlků a divokých prasat), kde se volně žijící krkavci přživují na jejich krmění (Lorretto a kol. 2016; Szipl a kol. 2018; Szipl a kol. 2017; Nácarová a kol. 2018; Boeckle a kol. 2018, Loretto a kol.

2017; Szipl a kol. 2015; Szipl a Bugnyar 2014; Boeckle a kol. 2012; Bugnyar a kol. 2001; viz Příloha 6).

Pokusy probíhaly ve výběhu divokých prasat (*Sus strofa*) o rozloze cca 5 200 m<sup>2</sup> (viz Přílohy 4 a 5). Při krmení divoká prasata krkavce odhánějí, ale nesnaží se je chytit nebo je zabít, což zjevně není v jejich možnostech. Ve výběhu i kolem něj se nachází několik desítek vysokých jehličnatých stromů, které mohou krkavcům sloužit jako útočiště – uchylují se sem s přivlastněným jídlem, odlétají sem do bezpečí nebo tato vyvýšená místa využívají kvůli většímu přehledu o dění v okolí.

### 3.3 Nahrávky

Pracovala jsem se šesti typy nahrávek. Čtyři typy nahrávek reprezentovaly heterospecifické varovné hlasy, konkrétně byly použity dva typy nahrávek pro rakouské krkavce známých druhů (sojka obecná, Příloha 7 a racek chechtavý, Příloha 11) a dva typy nahrávek pro krkavce neznámých druhů (sojka chocholátá, Příloha 9 a racek atlantický (*Leucophaeus atricilla*), Příloha 13). Podrobné informace o každém typu heterospecifických nahrávek jsou vypsány v Tabulce I. Poslední dva typy nahrávek byly konspecifické, kontrolní nahrávky krkavců (varování a potravní volání). Detailnější informace o nahrávkách konspecifických varovných hlasů jsou shrnuty v Tabulce II.

Konkrétní výběr těchto druhů má několik důvodů. Sojky byly vybrány jako zástupci jiných krkavcovitých druhů, a i když jsou výrazně menší a mají jiné spektrum predátorů než krkavec, jejich varování působí i mezidruhově (Randler 2006) a vzhledem k jejich fylogenetické blízkosti ke krkavcům se dá očekávat, že budou mít také podobný varovný hlas. Rackové byli zvoleni pro svou fylogenetickou vzdálenost, při zachování podobného spektra predátorů jako mají sojky. Racek chechtavý i sojka obecná jsou druhy s Palearktickým rozšířením (Přílohy 8 a 12) a vyskytují se v okolí Wildparku (osobní pozorování), takže se s nimi krkavci mohou běžně setkat. Naopak racek atlantický a sojka chocholátá jsou druhy vyskytující se na Americkém kontinentu (Přílohy 10 a 14) a testování krkavci s nimi nemohou mít žádnou osobní zkušenost (ve Wildparku Cumberland chování nejsou). Tyto druhy varovných hlasů byly vybrány pro ověření hypotézy, že krkavci reagují na druhy fylogeneticky bližší nezávisle na známosti druhu.

Tab. I: Použité nahrávky heterospecifických varovných hlasů.

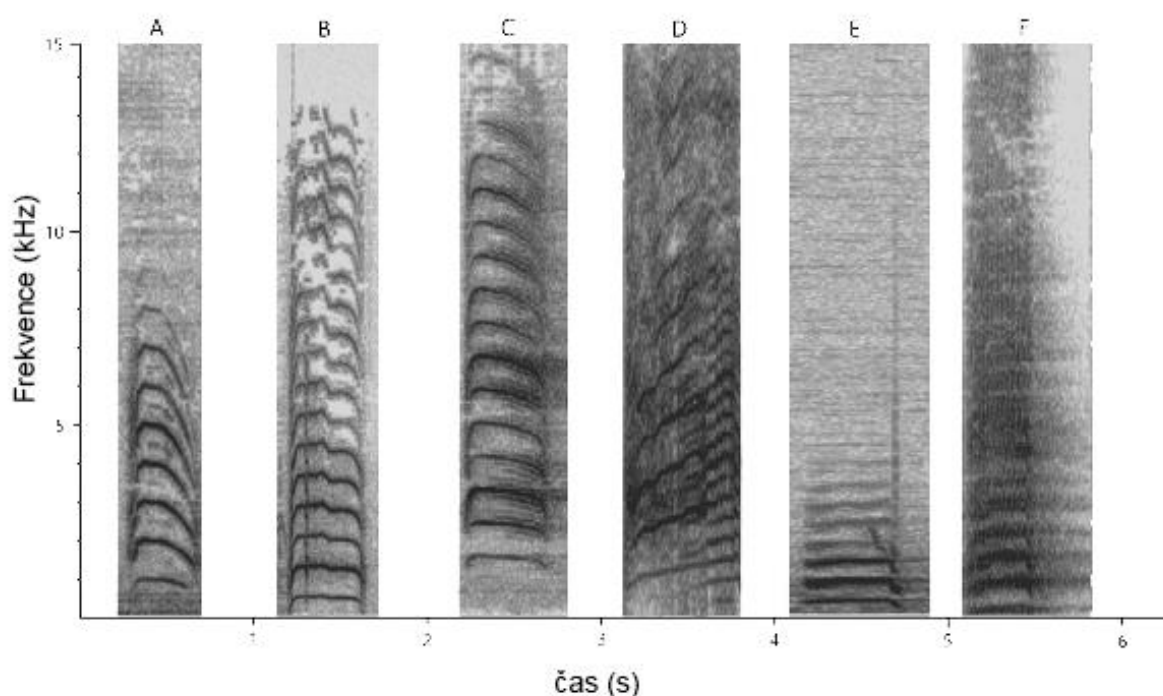
Druh	Racek atlantický	Racek chechtavý	Sojka chocholátá	Sojka obecná
<b>Typ volání</b>	varování	varování	varování	varování
<b>Zdroj</b>	xeno-canto.org	xeno-canto.org	xeno-canto.org	xeno-canto.org
<b>Katalogové číslo/</b>	XC333002	XC187089	XC315101	XC121678
<b>Autor</b>	Manuel Grosselet	Albert Lastukhin	J. R. Rigby	Jarek Matusiak
<b>Země</b>	Mexiko	Rusko	Spojené státy	Polsko
<b>Rok</b>	2016	2014	2016	2013
<b>Okolnosti</b>	pronásledován jestřábem	za letu	obrný útok na jestřába	reakce na lovíčího jestřába
<b>Počet slabik</b>	9	4	8	9

Tab. II: Použité nahrávky konspecifických varovných hlasů.

Druh	Krkavec velký				
<b>Typ volání</b>	varování	varování	varování	potravní volání	potravní volání
<b>Zdroj</b>	osobní nahrávky	osobní nahrávky	osobní nahrávky	xeno-canto.org	xeno-canto.org
<b>Katalogové číslo</b>	RSC3	RSC9	RSC11	XC204797	XC370539
<b>Autor</b>	Christian Blum	Christian Blum	Christian Blum	Frank Holzapfel	Joost van Bruggen
<b>Země</b>	Rakousko	Rakousko	Rakousko	Německo	Nizozemsko
<b>Rok</b>	2014	2014	2014	2014	2017
<b>Okolnosti</b>	reakce na nebezpečného člověka	reakce na nebezpečného člověka	reakce na nebezpečného člověka	za letu	neznámé
<b>Počet slabik</b>	5	1	3	3	3

Všechny nahrávky byly pro pokusy upraveny ve zvukovém editoru Audacity 2.0.6 (© Audacity Team) tak, aby se každá z nich skládala ze tří tichem oddělených slabik stejné struktury (ukázky slabik jsou na Obrázku 2) a aby trvala tři sekundy. Pro každý typ nahrávky byly připraveny tři různé varianty.





Obr. 2: Ukázka nahrávek prezentovaná při experimentu (sonogram). A. ravec atlantický (*Leucophaeus atricilla*) – varovný hlas, B. ravec chechtavý (*Chroicocephalus ridibundus*) – varovný hlas, C. sojka chocholátá (*Cyanocitta cristata*) – varovný hlas, D. sojka obecná (*Garrulus glandarius*) – varovný hlas, E. krkavec velký (*Corvus corax*) – potravní volání, F. krkavec velký (*Corvus corax*) – varovný hlas.

### 3.4 Experiment

Pokusy probíhaly po tři sezóny mimo hnízdní dobu. První sezóna byla na podzim 2017 (4-15. října), druhá se konala začátkem roku 2018 (7. ledna – 4. února) a pokusy třetí sezóny se prováděly na podzim téhož roku (17. září–17. října 2018). Za tu dobu se uskutečnilo celkem 63 experimentů, pro každý typ nahrávky deset až jedenáct opakování. (Po deseti nahrávkách bylo potravní volání krkavce, varování krkavce a varování sojky chocholaté, a po jedenácti nahrávkách byla varování sojky obecné, racka chechtavého a racka atlantického.)

Experiment začínal v ranních hodinách. Mezi osmou a desátou hodinou, kdy jsou krkavci zvyklí na krmení zvířat ve výbězích, se slétávají blíže k výběhům postupně v určitém pořadí dle obvyklého harmonogramu krmení výběhů. V tuto dobu jsme přijížděly k výběhu divokých prasat s krmením. Strava divokých prasat se většinou skládala z nejrůznějšího pečiva, ovoce, dalších zbytků a granulí.

Po nakrmení prasat následovala první fáze experimentu – přibližně desetiminutové pozorování. Za prvé proto, abychom se ujistili, že naše přítomnost krkavce nijak neovlivňuje a za druhé kvůli zvyšujícímu se počtu krkavců účastnících se krmení. Navíc byl tento čas využit k přípravě reproduktoru, kamer a k následnému zaznamenávání počtů krkavců na zemi

a na stromech, u krmeliště i dál od něj. Každý experiment byl zaznamenán na kamery ze dvou stran výběhu. Jeden pozorovatel stál blíž ke krmelišti, přibližně dvacet metrů od něj a zaznamenával situaci na krmelišti a jeho blízkého okolí. Druhý pozorovatel zaujal pozici na druhé straně výběhu a zaznamenával situaci z celého výběhu i z jeho těsného okolí.

Druhá fáze experimentu se skládala z přehrání jedné nahrávky a zaznamenání reakcí krkavců na danou nahrávku. Důvodem pro použití jen jedné nahrávky denně byla možná habituace krkavců vůči těmto nahrávkám v případě, kdy by byly po sobě pouštěny v krátkém časovém intervalu. Plán nahrávek byl sestaven ve znáhodněném pořadí a tak, aby se po sobě neopakovaly stejné typy nahrávek, a aby také byly v čase rovnoměrně rozmístěny jejich varianty.

Po nahrávce byly pozorovány u krkavců tyto reakce:

- a) odlet krkavce z místa krmení (ze země do deseti sekund po přehrání nahrávky)
- b) nadskočení krkavce v důsledku úleku (na zemi do deseti sekund po přehrání nahrávky),
- c) strnutí krkavce a mírné skrčení k zemi (na zemi do deseti sekund po přehrání nahrávky),
- d) napřímení, rozhlížení se (ostražitost) krkavce po obloze a po okolí (na zemi do deseti sekund po přehrání nahrávky),
- e) návrat krkavce na krmeliště do třiceti sekund po přehrání nahrávky.

### **3.5 Statistické zpracování**

Těchto pět typů chování bylo pro statistické zpracování kódováno následovně:

- 1) podíl ptáků, kteří po playbacku strnuli z ptáků, kteří byli těsně před playbackem přítomni na krmelišti;
- 2) podíl ptáků, kteří začali být po playbacku ostražití, z ptáků, kteří byli těsně před playbackem přítomni na krmelišti;
- 3) podíl ptáků, kteří po playbacku poodskočili od krmeliště, z ptáků, kteří byli těsně před playbackem přítomni na krmelišti;
- 4) podíl ptáků, kteří po playbacku odlétli, z ptáků, kteří byli těsně před playbackem přítomni na krmelišti;
- 5) podíl ptáků, kteří se do 30 vteřin po playbacku vrátili do oblasti krmeliště, z ptáků, kteří po playbacku odlétli.

Data všech těchto typů chování byla transformována arcsinovou transformací, čímž bylo rozdělení jejich variability normalizováno.

Variabilitu ve všech těchto typech chování jsem se snažila vysvětlit proměnnou typ nahrávky (šest typů viz výše) pomocí lineárního modelu. Verze nahrávky (pro každý typ nahrávky byly použity tři verze) byla do modelu zahrnuta jako kovariáta. Nulový (prázdný) model byl s modelem zahrnujícím vysvětlující proměnnou porovnán likelihood ratio F testem. Pro porovnání jednotlivých typů nahrávek jsem použila Tukeyho HSD post hoc test s Tukeyho korekcí pro opakovaná párová porovnání. Všechny statistické analýzy jsem provedla v programu R pro Windows (verze 3.4.4).

## 4 Výsledky

Z pěti zaznamenaných typů chování (odlet, strnutí, ostražitost, poposkočení a návrat; viz Tabulka III) byla typem nahrávky ovlivněna tři, a to strnutí (viz Tabulka IV a Obrázek 3), ostražitost (viz Tabulka V a Obrázek 4) a odlet (viz Tabulka VI a Obrázek 5).

Tab. III: Výsledky u pozorovaných pěti typů chování.

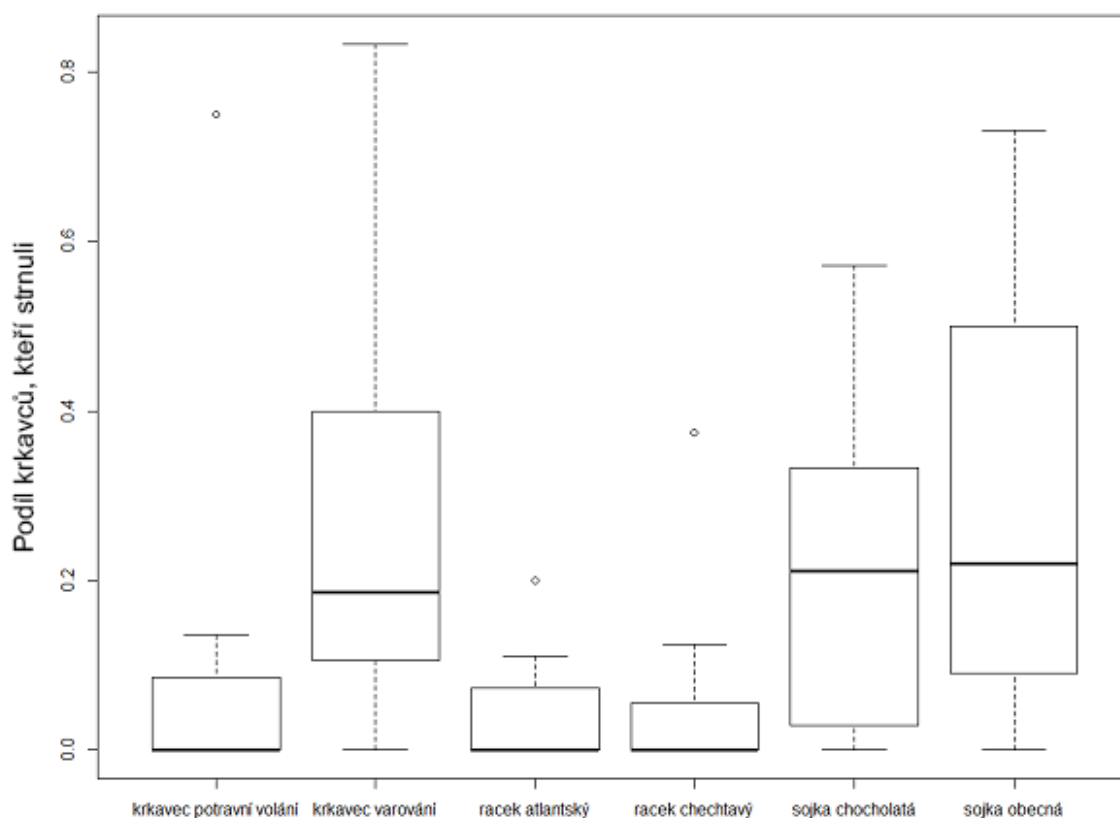
Typ chování	F	df	p
Návraty	0,277	5	0,924
Poposkočení	0,509	5	0,768
Strnutí	3,145	5	0,014
Ostražitost	2,097	5	0,039
Odlet	1,840	5	0,045

### 4.1 Strnutí

Podíl krkavců, kteří strnuli, byl signifikantně ovlivněn typem použité nahrávky (LM,  $F = 3,145$ ,  $p = 0,014$ ; Tabulka III). Krkavci strnuli častěji v reakci na nahrávky varování obou sojek a na varování krkavce než na nahrávky varování obou racků a potravní volání krkavce (viz Tabulka IV a Obrázek 3).

Tab. IV: Porovnání (Tukeyho HSD post hoc test) podílu krkavců, kteří strnuli po jednotlivých nahrávkách, a kteří byli těsně před nahrávkou přítomní na krmelišti. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty p, v pravé horní části jsou hodnoty testového kritéria Z.

STRNUTÍ	racek atlantický	racek chechtavý	sojka chocholátá	sojka obecná	krkavec – potravní volání	krkavec – varování
racek atlantický		Z = 0,061	Z = 3,018	Z = 3,057	Z = 0,551	Z = 3,031
racek chechtavý	p = 0,999		Z = 3,158	Z = 3,196	Z = 0,492	Z = 3,171
sojka chocholátá	p = 0,033	p = 0,026		Z = 0,575	Z = -3,433	Z = 0,599
sojka obecná	p = 0,034	p = 0,025	p = 0,993		Z = -3,342	Z = 0,038
krkavec – potravní volání	p = 0,994	p = 0,997	p = 0,011	p = 0,018		Z = 3,332
krkavec – varování	p = 0,040	p = 0,020	p = 0,991	p = 0,999	p = 0,019	



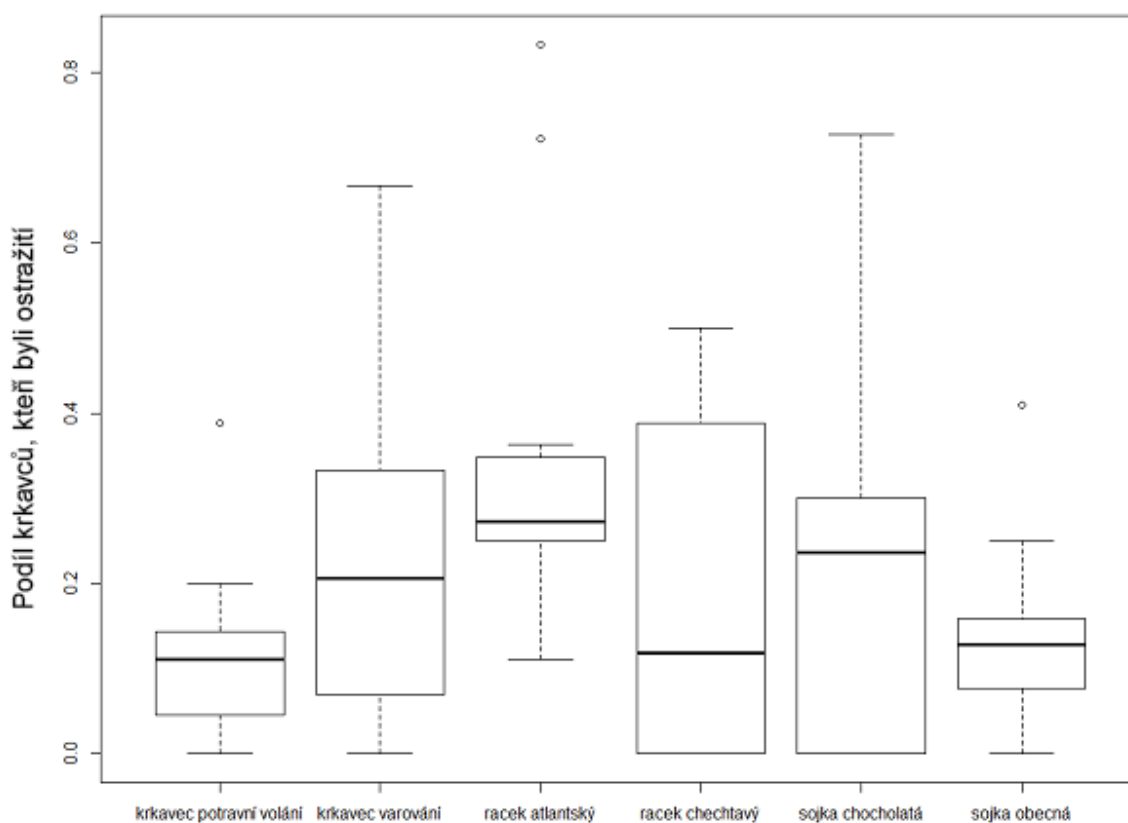
Obr. 3: Vliv typu nahrávky na podíl krkavců, kteří strnuli po jejím přehrání, z těch, kteří byli těsně před nahrávkou přítomní na krmelišti.

## 4.2 Ostražitost

Podíl krkavců, kteří byli po přehrání nahrávky ostražití byl signifikantně ovlivněn použitým typem nahrávky (LM,  $F = 2,097$ ,  $p = 0,039$ ; Tabulka III). Krkavci byli ostražití více v reakci na varování obou neznámých druhů (sojky chocholaté a racka atlantického) a na varování krkavce než na varování známých druhů (sojky obecné a racka chechtavého) a na potravní volání krkavce (viz Tabulka V a Obrázek 4).

Tab. V: Porovnání (Tukeyho HSD post hoc test) podílu krkavců, kteří byli ostražití po nahrávce, a kteří byli těsně před nahrávkou přítomní na krmelišti. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty p, v pravé části jsou hodnoty testového kritéria Z.

<b>OSTRAŽITOST</b>	racek atlantický	racek chechtavý	sojka chocholátá	sojka obecná	krkavec – potravní volání	krkavec – varování
racek atlantický		Z = -3,125	Z = -1,463	Z = -2,971	Z = 3,862	Z = -2,009
racek chechtavý	p = 0,027		Z = 2,611	Z = -0,446	Z = -0,788	Z = 1,564
sojka chocholátá	p = 0,688	p = 0,040		Z = -2,446	Z = -2,467	Z = -1,045
sojka obecná	p = 0,034	p = 0,998	p = 0,040		Z = -0,353	Z = 2,400
krkavec – potravní volání	p = 0,018	p = 0,970	p = 0,037	p = 0,999		Z = 2,422
krkavec – varování	p = 0,358	p = 0,493	p = 0,600	p = 0,058	p = 0,048	



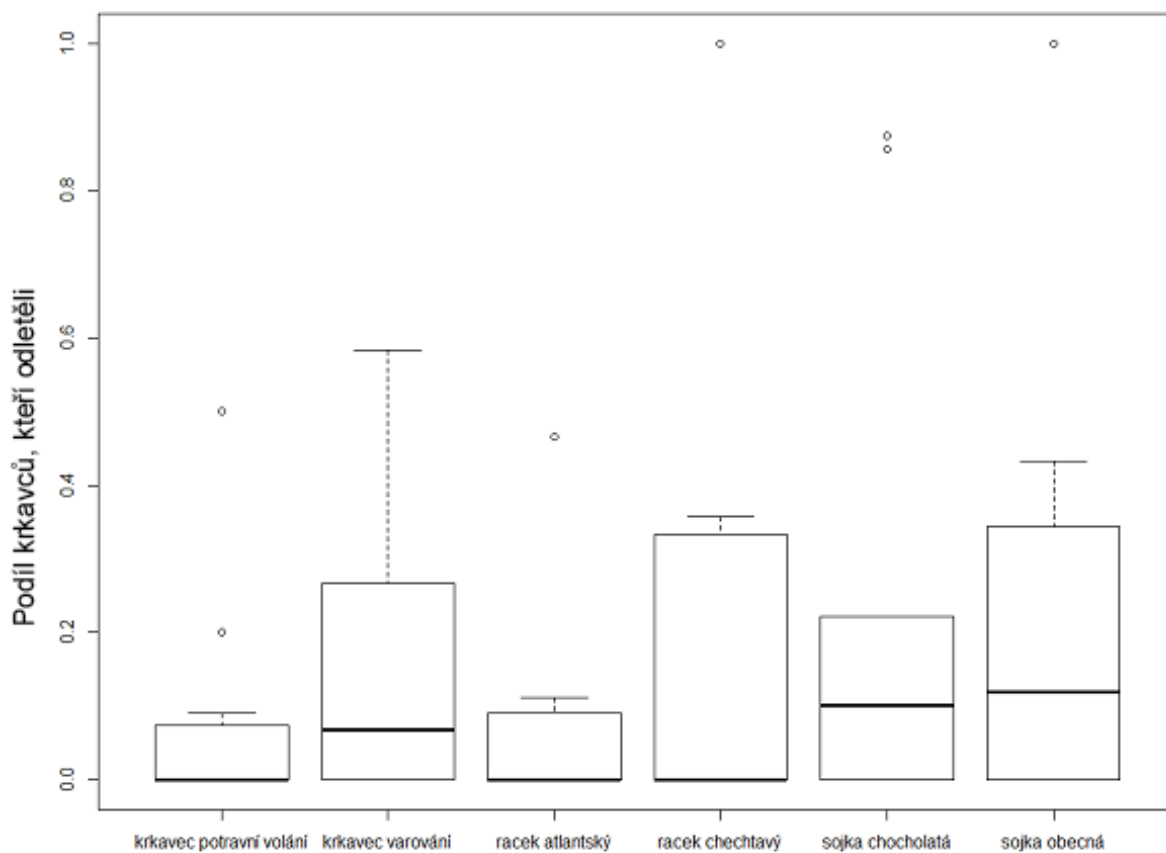
Obr. 4: Vliv typu nahrávky na podíl krkavců, kteří byli po přehrání nahrávky ostražití, z těch, kteří byli těsně před nahrávkou přítomní na krmelišti.

### 4.3 Odlet

Podíl krkavců, kteří po přehrání nahrávky odletěli, byl ovlivněn použitým typem nahrávky (LM,  $F = 1,840$ ,  $p = 0,045$ ; Tabulka III). Krkavci odlétali více v reakci na nahrávky varování obou sojek a na varování krkavce než na nahrávky varování obou racků a potravní volání krkavce (viz Tabulka VI a Obrázek 5).

Tab. VI: Podíl krkavců, kteří po nahrávce odletěli, a kteří byli těsně před nahrávkou přítomni na krmítku. V levé spodní části tabulky jsou hodnoty p, v pravé horní části jsou hodnoty testového kritéria Z.

<b>ODLET</b>	racek atlantický	racek chechtavý	sojka chocholátá	sojka obecná	krkavec – potravní volání	krkavec – varování
racek atlantický		Z = 0,856	Z = 2,318	Z = 2,608	Z = -0,399	Z = 0,565
racek chechtavý	p = 0,457		Z = 2,483	Z = 2,752	Z = -0,634	Z = -0,470
sojka chocholátá	p = 0,078	p = 0,090		Z = 0,651	Z = -1,677	Z = -0,436
sojka obecná	p = 0,049	p = 0,038	p = 0,752		Z = -2,968	Z = -1,004
krkavec – potravní volání	p = 0,999	p = 0,820	p = 0,095	p = 0,026		Z = 1,942
krkavec – varování	p = 0,893	p = 0,900	p = 0,978	p = 0,192	p = 0,054	



Obr. 5: Vliv typu nahrávky na podíl krkavců, kteří po přehrání nahrávky odletěli, z těch, kteří byli těsně před nahrávkou přítomni na krmelišti.

## 5 Diskuze

Z antipredačního chování krkavce velkého při mých experimentech se může s jistotou tvrdit, že reaguje na různé heterospecifické varovné hlasy různě. V reakci na varovný hlas sojky obecné, tedy známého krkavcovitého druhu, krkavec často strne a odlétává z krmeliště, dokonce o trochu častěji než na varovný hlas vlastního druhu. To je ve shodě s reakcemi na varovný hlas sojky obecné i u fylogeneticky vzdálenějších druhů. Například veverky obecné (Randler 2006), když zaslechnou varování sojky obecné, přestanou žrát a zpravidla utečou. Ve srovnání s prací Nácárová a kol. (2018) krkavci reagují na varování sojky obecné prakticky totožně jako na varování kavky obecné, tj. přibližně v 10 % případů odletí ve výběhu prasat z krmeliště. I když v mých pokusech byla nápadně nižší reakce na konspecifické varování (přibližně 8 % odletů vs. 26 % odletů v práci Nácárová a kol. 2018), reakce na kavku byla o něco nižší než na konspecifické varování, zatímco reakce na sojku byla vyšší. Lze tedy zhodnotit, že vzhledem k obecně slabším reakcím krkavců v mých pokusech, je vlastně reakce na sojku vyšší než reakce na kavku. Důvodem obecně slabších reakcí krkavců na konspecifické varování v mých pokusech může být klima. Při mých pokusech nebyla tak silná zima, proto ani nebyli na krmelišti prasat krkavci tak početní (mohli hledat potravu jinde), což mohlo vést k celkově nižší reaktivitě celého hejna.

Poměrně překvapivý fakt je, že krkavec vůbec nereaguje na varovný hlas racka chechtavého, i přes to, že se s ním, stejně jako se sojkou obecnou, běžně potkává. Sojka i racek (a i kavka) čelí přibližně stejnému spektru predátorů (nejčastěji zřejmě jestřábu lesního) a jejich varování by tedy mělo mít pro krkavce stejnou relevanci. Žádnou reakci krkavce na racka chechtavého by mohl vysvětlit typ nahrávky, jež se při pokusech používal. Na nahrávce zní jen jeden racek, a to není obvyklé. Ve srovnání se sojkou nebo kavkou jsou rackové výrazně více sociální a reakce na predátora je zpravidla realizována skupinově. Pokud varuje více racků najednou, může to zvyšovat urgentnost varování a sílu případné reakce na něj. Na varovný hlas jednoho jedince racka možná krkavec reaguje slabě proto, že jen málokdy slyší varovat pouze jednoho racka a neví tedy, co takové varování znamená.

Po nahrávce varovného hlasu sojky chocholaté, tedy neznámého krkavcovitého druhu, krkavec obvykle strne a je ostražitý. Část ptáků také odletí (podobná část jako v případě konspecifického varování). Tato reakce ukazuje nejspíše na to, že krkavec rozeznává neznámý varovný hlas jiného krkavcovitého druhu jako varovný. Krkavec tedy reaguje kromě svého vlastního varování také na varovný hlas kavky obecné (Nácárová a kol. 2018), sojky obecné, ale i sojky chocholaté. Díky tomuto faktu lze spekulovat, že by krkavcovití mohli ve svých



varovných hlasech mít určitý prvek, který je charakteristickým, společným a důležitým rozpoznávacím znakem varovného hlasu krkavcovitých. Takový prvek v krkavcovitých univerzálně vyvolává obavu z predace, a zdá se, že ho přinejmenším rackové ve varování nemají, a proto na ně krkavec nereaguje tak výrazně jako na sojky.

Ve své práci jsem neprovedla detailní akustickou analýzu podobnosti jednotlivých použitých nahrávek, proto mohu pouze spekulovat o tom, který prvek by mohl být zodpovědný za předání informace o hrozbě predace. Předchozí práce testující reakce živočichů na uměle připravené, nebo pozměněné varovné hlasy navrhuji několik možností. Společný prvek varování krkavcovitých by se mohl ukrývat ve frekvenčním rozsahu (Fallow a kol. 2011). Ten je v případě mých nahrávek poměrně velký a u obou sojek i krkavce (přibližně 0,5 až 17 kHz, u sojek výše posazený než u krkavce). Naopak oba rackové mají frekvenční rozsah menší (0,8 až 12 kHz u racka atlantického a 0,1 až 13 kHz u racka chechtavého). Druhý parametr, u kterého byl prokázán význam při rozpoznávání varovných hlasů je modulace harmonických struktur a nelineární struktury varovných hlasů (Magrath a kol. 2015). Nelinearity zahrnují neperiodické vibrace s výrazným frekvenčním rozsahem, jež dělají z jejich varovného hlasu hlučný, nepříjemný a neharmonický zvuk (Fitch a kol. 2002). Na Obrázku 2 je nelinearita vidět jako vrub na harmonické struktuře hlasů obou racků. Ve studiích, kde se v uměle vytvořených varovných hlasech použily nelinearity, se zvýšila reakce na heterospecifické varovné hlasy (např. Blumstein a Récapet 2009; Townsend a Manser 2011; Slaughter a kol. 2013), což naznačuje, že by nelinearita mohla hrát roli i u krkavcovitých varovných hlasů. Nicméně ze sonogramů mnou používaných nahrávek se nelinearity vyskytují spíše ve varováních obou racků, zatímco varování obou sojek i krkavce nelinearity postrádají. V každém případě je nezbytné provést exaktní měření na dostatečném vzorku varovných hlasů jak krkavcovitých, tak racků, abychom mohli zhodnotit, nakolik se tyto navržené parametry podílejí na jejich odlišnosti. Navíc by bylo vhodné provést další experimenty, abychom otestovali, zda varování, v nichž jsou tyto prvky modifikovány, způsobují u krkavce obranné reakce.

Nahrávka varovného hlasu neznámého druhu ze vzdálenější ptačí skupiny, tedy racka atlantického, v krkavcích vzbuzuje pouze ostražitost. Ostražitost se ve větší míře vyskytovala ještě v reakci na varování americké sojky chocholaté a částečně i na varování krkavce (viz. Obrázek 4). Lze tedy navrhnout, že ostražitá reakce (tedy rozhlížení se po okolí a po nebi) je volena v situaci, kdy krkavci slyší důvěrně známý varovný hlas, a naopak v situaci, kdy slyší naprosto neznámý hlas. Tento neznámý hlas očividně krkavce upoutal, a protože si nebyli úplně jistí jeho významem, vyvolal u nich ostražité chování. V případě sojky chocholaté významná část

krkavců vyhodnotila nahrávku jako varování a strnula nebo odlétla. V případě playbacku varování racka atlantického se ovšem většina krkavců vrátila ke krmení a hlas jako varování nevyhodnotili.

Reakce krkavce i na neznámé druhy by mohly mít původ v případné koevoluci evropských a amerických krkavců. Krkavec velký je rozšířen po celé severní polokouli, včetně Severní Ameriky (Příloha 3). Lze tedy spekulovat, že by mohl mít určitou evoluční zkušenost i s americkými druhy a jejich varováními. Bohužel toho o vnitrodruhové evoluční historii krkavce velkého není nic známo. Nicméně ostražitost a zvýšení pozornosti krkavce po nahrávkách obou amerických druhů naznačuje, že jejich varovné hlasy do určité míry rozeznávají. Mezikontinentální rozeznávání varovných hlasů je u jiných druhů již zdokumentováno (kapitola 1.7; Johnson a kol. 2003; Randler 2012), probíhá však vždy na základě podobnosti hlasů.

Budoucí práce by se tedy mohly zaměřit na další krkavcovité druhy a na hledání jejich společných parametrů ve varovných hlasech, které mezidruhově evokují antipredační chování v reakci na varovné hlasy a zároveň se odlišují od varování ostatních skupin. Pokud by opravdu existovaly prvky, které způsobují, že krkavcovití na své varovné hlasy vzájemně reagují, nelze předpokládat, že by tato dovednost byla adaptivní. Jednalo by se o prostý vedlejší produkt podobnosti hlasů.

## 6 Závěr

Krkavec velký rozlišuje mezi různými heterospecifickými varovnými hlasy a reaguje na ně různými způsoby:

- Varovný hlas sojky obecné vyvolává u krkavce velkého strnutí a odlétnutí.
- Varovný hlas sojky chocholaté vyvolává u krkavce velkého strnutí a ostražitost.
- Varovný hlas racka chechtavého nevyvolává u krkavce velkého žádnou reakci.
- Varovný hlas racka atlantického vyvolává u krkavce velkého ostražitost.

Z toho vyplývá, že:

- Krkavec velký nereaguje na některé varovné hlasy.
- Antipredační chování krkavce velkého vůči varovným hlasům jiných krkavcovitých druhů (sojka chocholátá, sojka evropská a kavka obecná) ukazuje na existenci určitého prvku ve varování společného pro tyto druhy, který je zároveň odlišuje od varování racků.
- Krkavec velký reaguje na varování neznámých druhů ostražitostí, což značí o tom, že si není úplně jistý jejich významem a zůstává proto ve střehu.

## 7 Reference

- Abrams, P. A. (2000)** The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:79-105.
- Allen, D. L. (1979)** *Wolves of Minong: their vital role in a wild community*. Boston: Houghton Mifflin, ISBN 978-0395276266.
- Amadon, D. (1944)** The genera of Corvidae and their relationships. *American Museum novitates*, 1251:1-21.
- Aylor, D. (1971)** Noise reduction by vegetation and ground. *Journal of the Acoustical Society of America*, 51:197-205.
- Baker, M. C., Becker, A. M. (2002)** Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of urgency on call production. *Wilson Bulletin*, 114:510-516.
- Balph, M. H. (1977)** Sex differences in alarm responses of wintering evening grosbeaks. *The Wilson Bulletin*, 89:325-327.
- Bastos, M., Medeiros, K., Jones, G., Bezerra, B. (2018)** Small but wise: Common marmosets (*Callithrix jacchus*) use acoustic signals as cues to avoid interactions with Blonde capuchin monkeys (*Sapajus flavius*). *American Journal of Primatology*, 80:e22744.
- Bayne, T., Cleeremans, A., Wilken, P. (2010)** *The Oxford Companion to Consciousness*. New York: Oxford University Press, ISBN 9780198569510.
- Bergstrom, C. T., Lachmann, M. (2001)** Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. *Animal Behaviour*, 61:535-543.
- Bílá, K., Beránková, J., Veselý, P., Bugnyar, T., Schwab, C. (2017)** Responses of urban crows to con – and hetero-specific alarm calls in predator and non-predator zoo enclosures. *Animal Cognition*, 20:43-51.
- Bildstein, K. L. (1982)** Responses of northern harriers to mobbing passerines. *Journal of Field Ornithology*, 53:7-14.
- BirdLife International (2019)** Species factsheet: *Corvus corax* (<http://www.birdlife.org>, cit. 4. 4. 2019).
- BirdLife International (2019)** Species factsheet: *Cyanocitta cristata* (<http://www.birdlife.org>, cit. 4. 4. 2019).

**BirdLife International (2019)** Species factsheet: *Garrulus glandarius* (<http://www.birdlife.org>, cit. 4. 4. 2019).

**BirdLife International (2019)** Species factsheet: *Chroicocephalus ridibundus* (<http://www.birdlife.org>, cit. 4. 4. 2019).

**BirdLife International (2019)** Species factsheet: *Leucophaeus atricilla* (<http://www.birdlife.org>, cit. 4. 4. 2019).

**Blumstein, D. (1999)** Alarm calling in three species of marmots. *Behaviour*, 136:731-757.

**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.

**Blumstein, D. T., Arnold, W. (2010)** Situational specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology*, 100:1-13.

**Blumstein, D. T., Récapet, C. (2009)** The sound of arousal: the addition of novel non-linearities increases responsiveness in marmot alarm calls. *Ethology*, 115:1074-1081.

**Boarman, W., B. Heinrich. (1999)** *Corvus corax*: Common raven. *The Birds of North America*, 476:1-32.

**Boeckle, M., Szipl, G., Bugnyar, T. (2012)** Who wants food? Individual characteristics in raven yells. *Animal Behaviour*, 84:1123-1130.

**Boeckle, M., Szipl, G., Bugnyar, T. (2018)** Raven food calls indicate sender's age and sex. *Frontiers in Zoology*, 15:5.

**Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. (2011)** *Principles of Animal Communication, Second Edition*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, ISBN: 978-0878930456.

**Brown, A. L. (1990)** Measuring the effect of aircraft noise on sea birds. *Environment International*, 16:587-592.

**Bryan, D. R., Wunder, B. M. (2013)** Western burrowing owls (*Athene cunicularia hypugaea*) eavesdrop on alarm calls of Black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Ethology*, 120:180-188.

**Bugnyar, T. (2013)** Social cognition in ravens. *Comparative Cognition and Behavior Reviews*, 8:1-12.

**Bugnyar, T., Kijne, M., Kotrschal, K. (2001)** Food calling in ravens: are yells referential signals? *Animal Behaviour*, 61:949-958.

- Bugnyar, T., Schwab, C., Schloegl, C., Kotrschal, K., Heinrich, B. (2007)** Ravens judge competitors through experience with play caching. *Current Biology*, 17:1804-1808.
- Cade, T. J. (1962)** Wing movements, hunting and displays of the Northern shrike. *Wilson Bulletin*, 74:386-408.
- Caro, T. M. (1995)** Pursuit-deterrence revisited. *Trends in Ecology & Evolution*, 10:500-503.
- Caro, T. M. (2005)** *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press, ISBN 0226094367.
- Carrasco, M. F., Blumstein, D. T. (2012)** Mule deer (*Odocoileus hemionus*) respond to Yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) alarm calls. *Ethology*, 118:243-250.
- Cibulski, L., Wascher, C. A. F., Weiß, B. M., Kotrschal, K. (2014)** Familiarity with the experimenter influences the performance of Common ravens (*Corvus corax*) and Carrion crows (*Corvus corone corone*) in cognitive tasks. *Behavioural Processes*, 103:129-137.
- Clucas, B. A., Freeberg, T. M., Lucas, J. R. (2004)** Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57:187-196.
- Consla, D. J., Mumme, R. L., Foster, S. (2012)** Response of captive raptors to avian mobbing calls: the roles of mobber size and raptor experience. *Ethology*, 118:1063-1071.
- Couchoux, C., Clermont, J., Garant, D., Réale, D., Pruitt, J. (2018)** Signaler and receiver boldness influence response to alarm calls in Eastern chipmunks. *Behavioral Ecology*, 29:212-220.
- Courter, J. R., Ritchison, G. (2010)** Alarm calls of Tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behavioral Ecology*, 21:936-942.
- Cresswell, W. (1994)** Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of Skylark (*Alauda arvensis*) on attack by Merlins (*Falco columbarius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34:217-223.
- Curio, E. (1978)** The adaptive significance of avian mobbing: I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48:175-183.
- Curio, E., Ernst, U., Vieth, W. (1978)** The adaptive significance of avian mobbing: II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: Effectiveness and some constraints. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48:184-202.

- Dahl, J. A., Ritchison, G. (2018)** Responses of Blue jay (*Cyanocitta cristata*) to raptors that differ in predatory threat. *Avian Biology Research*, 11:159-166.
- Dantzker, M. S., Deane, G. B., Bradbury, J. W. (1999)** Directional acoustic radiation in the strut display of male Sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. *Journal of Experimental Biology*, 202:2893-2909.
- dos Anjos, L., Debus, S. J. S., Madge, S. C., Marzluff, J. M. (2009)** Family Corvidae (crows). *Handbook Birds of the World, Vol. 14*. Edit.: del Hoyo, J., Brugarolus, R. M., Pascual, C., RuizOlalla, P., Sargatal, J., 494-640, Lynx Edicions. Barcelona.
- Drack, G., Kotrschal, K. (1995)** Aktivitätsmuster und Spiel von freilebenden Kolkraben *Corvus corax* im inneren Almtal/Oberösterreich. *Monticula*, 7:159-174.
- Elgar, M. A. (1989)** Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64:13-33.
- Embleton, T. F. W. (1996)** Tutorial on sound propagation outdoors. *Journal of Acoustical Society of America*, 100:31-48.
- Emery, N. J., and Clayton, N. S. (2004)** The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306:1903-1907.
- Fallow, P. M., Pitcher, B. J., Magrath, R. D. (2013)** Alarming features: birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280:2012-2539.
- Ficken, M. S., Ficken, R. W., Witkin, S. R. (1978)** Vocal repertoire of the Black-capped chickadee. *The Auk*, 95:34-48.
- Fitch, W. T., Neubauer, J., Herzel, H. (2002)** Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63:407-418.
- FitzGibbon, C. D., Lazarus, J. (1995)** Anti-predator behaviour of Serengeti ungulates: Individual differences and population consequences. *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*. Edit. A. R. E. Sinclair a P. Arcese, 274-296. Chicago: University of Chicago Press.
- 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.

- Forrest, T. G. (1994)** From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34:644-654.
- Frankenberg, E. (1981)** The adaptive significance of avian mobbing: IV. "Alerting others" and "Perception advertisement" in blackbirds facing an owl. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55:97-118.
- Freeberg, T. M., Lucas, J. R. (2002)** Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour*, 63:837-845.
- Gabrielsen, G. W., Blix, A. S., Ursin, H. (1985)** Orienting and freezing responses in incubating ptarmigan hens. *Physiology & Behavior*, 34:925-934.
- Gerkema, M. P., Velhulst, S. (1990)** Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the Common vole, *Microtus arvalis*. *Animal Behaviour*, 40:1169-1178.
- Ghirlanda, S., Enquist, M. (2003)** A century of generalization. *Animal Behaviour*, 66:15-36.
- Godin, J. G. J., Dugatkin, L. A. (1996)** Female mating preference for bold males in the guppy *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A.*, 93:10262-10267.
- Gochfeld, M. (1981)** Responses of young Black skimmers to high-intensity distress notes. *Animal Behaviour*, 29:1137-1145.
- Greig-Smith, P. W. (1980)** Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, 28:604-619.
- Griesser, M. (2008)** Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species. *Current Biology*, 18:69-73.
- Griesser, M. (2009)** Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276:2887-2892.
- Haftorn, S. (1999)** Contexts and possible functions of alarm calling in the Willow tit (*Parus montanus*); the principle of "better save than sorry". *Behaviour*, 101:305-439.
- Hailman, J. P. (1989)** The organization of major vocalizations in the Paridae. *Wilson Bulletin*, 101:305-343.



- Hardy, J. W. (1967)** The puzzling vocal repertoire of the South American collared jay, *Cyanolyca viridicyana merida*. *Condor*, 69:513-521.
- Hare, J. F. (1998)** Juvenile Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour*, 55:451-460.
- Hasson, O. (1991)** Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends in Ecology and Evolution*, 6:325-329.
- Hauser, M. D. (1996)** *The evolution of communication*. Cambridge, MA: MIT Press, ISBN 978-0-262-58155-4.
- Heinrich, B. (2006)** *Mind of the raven: investigations and adventures with wolf-birds*. New York: Harper Perennial, ISBN: 0061136050.
- Hill, G. E. (1986)** The function of distress calls given by Tufted titmice (*Parus bicolor*). *Animal Behaviour*, 34:590-598.
- Hope, S. (1980)** Call form in relation to function in the Steller's jay. *American Naturalist*, 116:788-820.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Lefebvre, L. (1990)** Spider monkey alarm calls: honest advertisement or warning kin? *Animal Behaviour*, 39:197-198.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M. (1981)** Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour*, 76:25-60.
- Chevallier, C., Lai, S., Berteaux, D. (2015)** Predation of Arctic fox (*Vulpes lagopus*) pups by Common ravens (*Corvus corax*). *Polar Biology*, 39:1335-1341.
- Il'ichev, V. D., Kamenskii, I. I., Silaeva, O. L. (1995)** Ecological and technogenous factors of noise pollution of natural habitats of birds. *Russian Journal of Ecology*, 26:345-348.
- Ito, R., Mori, A. (2010)** Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguana). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277:1275-1280.
- Ivins, B. L., Smith, A. T. (1983)** Responses of pikas (*Ochotona princeps*) to naturally-occurring terrestrial predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13:277-285.
- Johnson, F. R., McNaughton, E. J., Shelly, C. D., Blumstein, D. T. (2003)** Mechanisms of heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Australian Journal of Zoology*, 51:577-585.

- Kaczensky, P., Hayes, R. D., Promberger, C. (2005)** Effect of raven *Corvus corax* scavenging on the kill rates of wolf *Canis lupus* packs. *Wildlife Biology*, 11:101-108.
- Klump, G. M., Shalter, M. D. (1984)** Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context; I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66:189-226.
- Krama, T., Krams, I., Igaune, K. (2008)** Effects of cover on loud trill-call and soft seet-call use in the Crested tit (*Parus cristatus*). *Ethology*, 114:656-661.
- Kruuk, H. (1964)** Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Behaviour Supplement*, 11:1-129.
- Langham, G. M., Contreras, T. A., Sieving, K. E. (2006)** Why pishing works: titmouse (Paridae) scolds elicit a generalized response in bird communities. *Ecoscience*, 13:485-496.
- Larsen, O. N., Dabelsteen, T. (1990)** Directionality of blackbird vocalization. Implications for vocal communication and its further study. *Ornis Scandinavica*, 21:37-45.
- Leger, D. W., Owings, D. H. (1978)** Responses to alarm calls by California ground squirrels: Effects of call structure and maternal status. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3:177-186.
- Leger, D. W., Owings, D. H., Gelfand, D. L. (2010)** Single-note vocalizations of California ground squirrels: Graded signals and situation-specificity of predator and socially evoked calls. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 52:227-246.
- Lima, S. L., Dill, L. M. (1990)** Behavioral decisions made under the risk of predation – A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68:619-640.
- Loretto, M. C., Reimann, S., Schuster, R., Graulich, D. M., Bugnyar, T. (2016)** Shared space individually used: spatial behaviour of non-breeding ravens (*Corvus corax*) close to a permanent anthropogenic food source. *J Ornithol*, 157:439-450.
- Loretto, M. C., Schuster, R., Itty, C., Marchand, P., Genero, F., Bugnyar, T. (2017)** Fission-fusion dynamics over large distances in raven non-breeders. *Scientific Reports*, 7:380.
- Loughry, W. J., McDonough, C. M. (1988)** Calling and vigilance in California ground squirrels: a test of the tonic communication hypothesis. *Animal Behaviour*, 36:1533-1540.
- Lucas, J. R., Freeberg, T. M. (2007)** Information and the chick-a-dee call: communicating with a complex vocal system. *Ecology and behavior of chickadees and titmice*. Edit. Otter, K., 199-215. Oxford: Oxford University Press.

- Macedonia, J. M., Evans, C. S. (1993)** Essay on contemporary issues in ethology: Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 93:177-197.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M., Radford, A. N. (2015)** Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews*, 90:560-586.
- Manno, T. G. (2007)** Why are Utah prairie dogs vigilant? *Journal of Mammalogy*, 88:555-563.
- Marler, P. (1957)** Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour*, 11:13-39.
- Marler, P., Slabbekoorn, H. W. (2004)** *Nature's music: the science of birdsong*. Boston: Elsevier Academic, ISBN 9780124730700.
- Marten, K., Marler, P. (1977)** Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2:271-290.
- Marten, K., Quine, D., Marler, P. (1977)** Sound transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2:291-302.
- Martens, M. J. M. (1980)** Foliage as a low-pass filter: Experiments with model forests in an anechoic chamber. *Journal of the Acoustical Society of America*, 67:66-72.
- Massen, J. J. M., Ritter, C., Bugnyar T. (2015)** Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Scientific Reports*, 5:15021.
- Nácarová, J., Veselý, P., Bugnyar, T., Tregenza, T. (2018)** Ravens adjust their antipredatory responses to con- and hetero-specific alarms to the perceived threat. *Ethology*, 124:609-616.
- Nikol'skii, A. A. (2008)** Aberrations of the alarm call of the Steppe marmot, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae). *Biology Bulletin*, 35:619-629.
- Noyes, D. H., Holmes, W. G. (1979)** Behavioral responses of free-living Hoary marmots to a model Golden eagle. *Journal of Mammalogy*, 60:408-411.
- Owing, D. H., Gladney, A. B., Hennessy, F., Leger, D. W. (1986)** Different functions of "alarm" calling for different time scales: A preliminary report on Ground squirrels. *Behaviour*, 99:101-116.
- Owing, D. H., Hennessy, F. (1984)** The importance of variation in scuirid visual and vocal communication. *The biology of ground-dwelling squirrels*. Edit. Murie, J. O, Michener, G. R., 169-200. Lincoln: University of Nebraska Press.

- Owings, D. H., Leger D. W. (1980)** Chatter vocalizations of California ground squirrels: predator – and social-role specificity. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 54:163-184.
- Owings, D. H., Virginia, R. A. (2010)** Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 46:58-70.
- Perrone, M. (1980)** Factors affecting the incidence of distress calls in passerines. *The Wilson Bulletin*, 92:404-408.
- Peterson, R. O. (1977)** *Wolf Ecology and Prey Relationships on Isle Royale* (National Park Service scientific monograph; no. 11). Washington, D. C.: U. S. Government Printing Office.
- 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. *The 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.
- Randler, C. (2012)** A possible phylogenetically conserved urgency response of great tits (*Parus major*) towards allopatric mobbing calls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66:675-681.
- Reijnen, R., Foppen, R., Ter Braak, C., Thissen, J. (1995)** The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland: III. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied Ecology*, 32:187-202.
- Reijnen, R., Foppen, R., Veenbaas, G. (1997)** Disturbance by traffic of breeding birds: Evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation*, 6:567-581.
- Ridley, A. R., Raihani, N. J. (2007)** Facultative response to a kleptoparasite by the cooperatively breeding Pied babbler. *Behavioral Ecology*, 18:324-330.
- Rohwer, S., Fretwell, S. D., Tuckfield, R. C. (1976)** Distress screams as a measure of kinship in birds. *American Midland Naturalist*, 96:418-430.
- Ruhela, A., Sinha, M. (2010)** *Recent trends in animal behaviour*. Dehli: Mehra Offset Press, ISBN: 978-93-80179-26-1.
- Searcy, W. A., Nowicki, S. (2005)** *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signalling Systems*. Princeton University Press, Princeton, ISBN: 978-0691070957.

- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, P. (1980)** Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science*, 210:801-803.
- Shalter, M. D. (1979)** Responses of nesting passerines to alarm calls. *Ibis*, 121:362-368.
- Shedd, D. H. (1982)** Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American robin (*Turdus migratorius*). *The Auk*, 99:342-346.
- Shultz, S., Faurie, C., Noe, R. (2003)** Behavioural responses of Diana monkeys to male long-distance calls: changes in ranging, association patterns and activity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53:238-245.
- Slabbekoorn, H., Peet, M. (2003)** Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424:267.
- Slaughter, E. I., Berlin, E. R., Bower, J. T., Blumstein, D. T. (2013)** A test of the nonlinearity hypothesis in great-tailed grackles (*Quiscalus mexicanus*). *Ethology*, 119:309-315.
- Sloan, J. L., Wilson, D. R., Hare, J. F. (2005)** Functional morphology of Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*, alarm calls: the meaning of chirps, whistles and chucks. *Animal Behaviour*, 70:937-944.
- Smith, E. N., Woodruff, R. A. (1980)** Fear bradycardia in free-ranging woodchucks, *Marmota monax*. *Journal of Mammalogy*, 61:750-753.
- Soard, C., Ritchison, G. (2009)** Chick-a-dee calls of Carolina chickadees conveys information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour*, 78:1447-1453.
- Stanford, C. (1998)** Predation and male bonds in primate societies. *Behaviour*, 135:513-533.
- Starkey E. E., Starkey, J. F. (1973)** Description of an aerial-predator alarm call for mallard (*Anas platyrhynchos*) ducklings. *The Condor: Ornithological Applications*, 75:364-366.
- Staton, M. A. (1978)** "Distress calls" of crocodilians – whom do they benefit? *The American Naturalist*, 112:327-332.
- Stefanski, R. A., Falls, J. B. (1972)** A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves: Fringillidae). I. Intraspecific responses and functions. II. Interspecific responses and properties used in recognition. *Canadian Journal of Zoology*, 50:1501-1512, 50:1513-1525.
- Stokes, A. W. (1967)** Behavior of the bobwhite, *Colinus virginianus*. *The Auk*, 84:1-33.
- Stone, E. (2000)** Separating the noise from the noise: A finding in support of the "niche hypothesis", that birds are influenced by human-induced noise in natural habitats. *Anthrozoös*, 13:225-231.

- Struhsaker, T. T. (1967)** Auditory communication among Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Social Communication among Primates*. Edit.: Altmann, S. A., 281-324. University of Chicago Press, Chicago.
- Sundell, J., Ylönen, H. (2004)** Behaviour and choice of refuge by voles under predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56:263-269.
- Szipl, G., Boeckle, M., Wascher, C. A. F., Spreafico, M., Bugnyar, T. (2015)**. With whom to dine? Ravens' responses to food-associated calls depend on individual characteristics of the caller. *Animal Behaviour*, 99:33-42.
- Szipl, G., Bugnyar, T. (2014)** Craving ravens: Individual 'haa' call rates at feeding sites as cues to personality and levels of fission-fusion dynamics? *Animal Behavior and Cognition*, 1:265-280.
- Szipl, G., Ringler, E., Bugnyar, T. (2018)** Attacked ravens flexibly adjust signalling behaviour according to audience composition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285:20180375.
- Szipl, G., Ringler, E., Spreafico, M., Bugnyar, T. (2017)** Calls during agonistic interactions vary with arousal and raise audience attention in ravens. *Frontiers in Zoology*, 14:57.
- Šťastný, K., Bejček, V., Němec, M. (2017)** Červený seznam ptáků České republiky. *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Obratlovci*. Edit.: Chobot, K. Němec, M., 34:107-154, Příroda, Praha.
- Templeton, C. N., Greene, E., and Davis, K. (2005)** Allometry of alarm calls: Black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308:1934-1937.
- Thompson, R. K. R., Liebreich, M. (1987)** Adult chicken alarm calls enhance tonic immobility in chicks. *Behavioural Processes*, 14:49-61.
- Tilson, R. L., Norton, P. M. (1981)** Alarm duetting and pursuit deterrence in an African antelope. *The American Naturalist*, 118:455-462.
- Townsend, S. W., Manser, M. (2011)** The function of nonlinear phenomena in meerkat alarm calls. *Biology Letters*, 7:47-49.
- Trivers, R. L. (1971)** The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46:35-57.

- Trivers, R. L. (1972)** Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man*. Edit.: Campbell, B., 136-179, Aldine, Chicago.
- Veen, J. (1977)** Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). *Behaviour Supplement*, 20:1-193.
- Vitousek, M. N., Adelman, J. S., Gregory, N. C., St Clair, J. J. H. (2007)** Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile. *Biology Letters*, 3:632-634.
- Walther, F. R. (1977)** Artiodactyla, *How Animals Communicate*. Edit.: Sebeok, T. A., 655-714. Indiana University Press, London.
- Wheeler, B. C. (2009)** Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use antipredator calls to usurp resources from conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276:3013-3018.
- Wiley, R. H., Richard, D. G. (1982)** Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection, *Acoustic Communication in Birds (Volume 1: Production, Perception, and Design Features of Sound)*. Edit.: Kroodsma, D. E., Miller, E. H., 131-181. Academic Press, New York.
- Williams, G. C. (2018)** *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press, ISBN 9780691182865.
- Wilson, E. O. (2004)** *On human nature*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, ISBN: 0-674-01638-6.
- Witkin, S. R. (1977)** The importance of directional sound radiation in avian vocalization. *Condor*, 79:490-493.
- Yorzinski, J. L., Vehrencamp, S. L. (2009)** The effect of predator type and danger level on the mob calls of the American crow. *Condor*, 111:159-168.
- Zahavi, A. (1990)** Arabian babblers: the quest for social status in a cooperative breeder, *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behaviour*. Edit. Stacey, P. B., Koenig, W. D., 105-130. New York: Cambridge University Press.
- Zuberbühler, K. (2000)** Causal knowledge of predators' behaviour in wild Diana monkeys. *Animal Behaviour*, 59:209-220.
- Zuberbühler, K., Jenny, D., Bshary, R. (1999)** The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, 10:477-490.

## 8 Přílohy



Příloha 1: Mapa s vyznačeným územím Wildpark Cumberland (60 ha; Google maps).

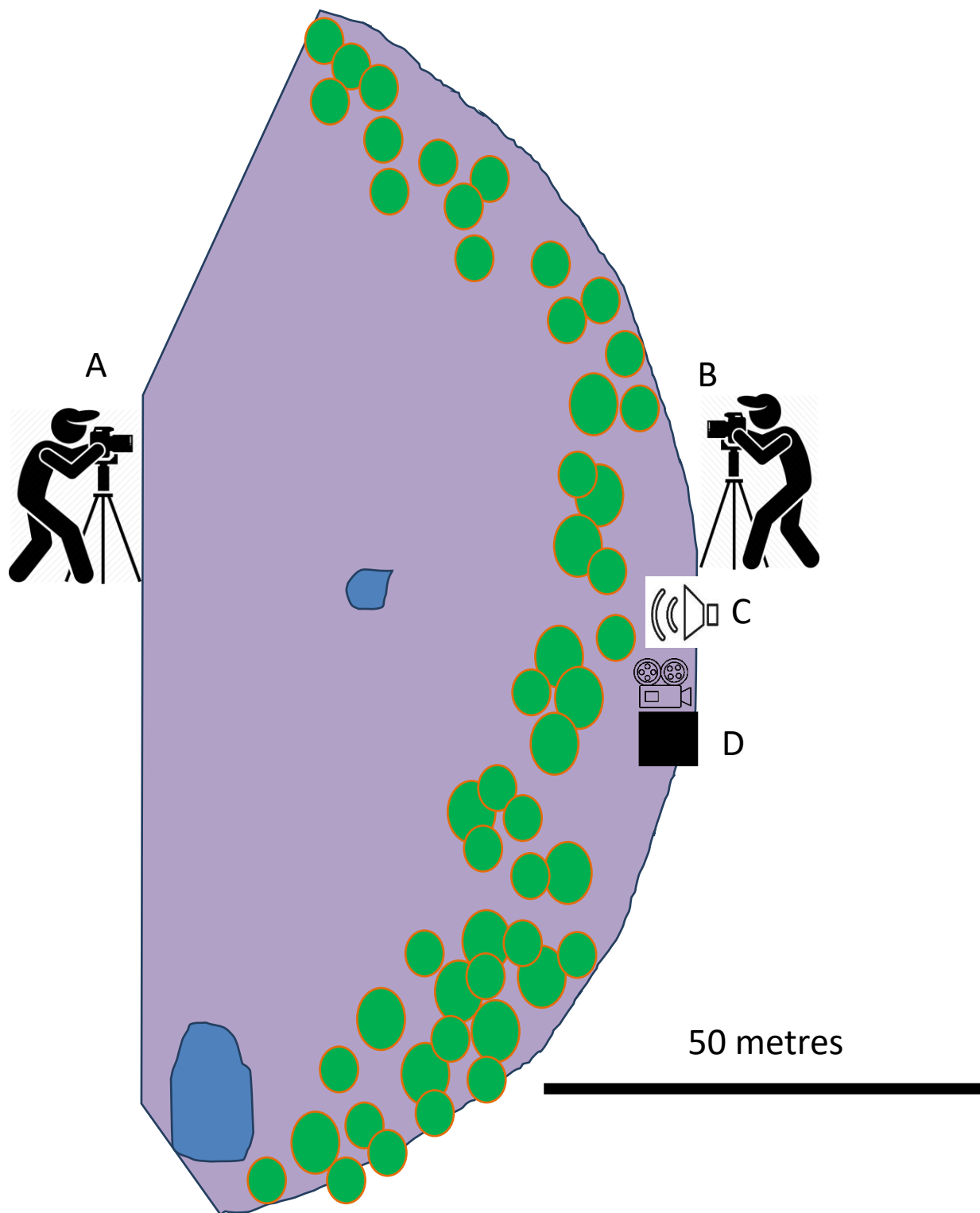


Příloha 2: Okroužkovaný krkavec velký z okolí Grünau im Almtal (Foto: Georgine Szípl)





**Příloha 3: Mapa s areálem rozšíření krkavce velkého (*Corvus corax*; BirdLife International, 2019).**



**Příloha 4: Schéma výběhu divokých prasat, Wildpark Cumberland. Dva pozorovatelé (A a B) dokumentovali průběh pokusu pomocí kamer a dalekohledů. Reprodukční (C) byl umístěn u pozorovatele B, blíže ke krmelišti (D), kde se nacházelo nejvíce jedinců krkavců a prasat (ukázka viz Příloha 5). Zelené ovály značí stromy, modré útvary vodní plochu a fialová barva vykresluje otevřený prostor.**



**Příloha 5: Fotografie části výběhu divokých prasat (Foto: Michaela Syrová).**



**Příloha 6: Fotografie krkavců účastnících se krmení divokých prasat (Foto: Michaela Syrová).**



**Příloha 7: Sojka obecná (Foto: Jan Jindra).**



**Příloha 8: Mapa s areálem rozšíření sojky obecné (*Garrulus glandarius*; BirdLife International, 2019).**



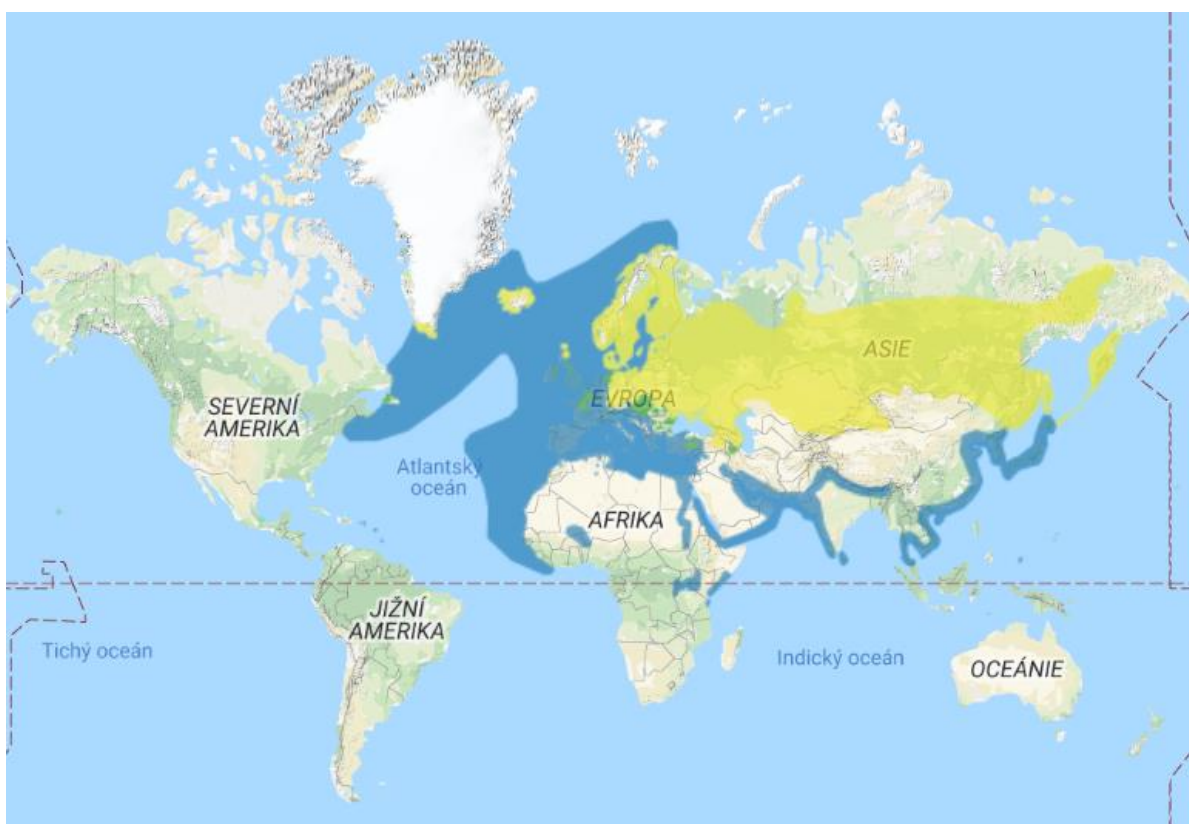
**Příloha 9: Sojka chocholá (Foto: Scott Martin).**



**Příloha 10: Mapa s areálem rozšíření sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*; BirdLife International, 2019).**



**Příloha 11: Racek chechtavý (Foto: Jan Jindra).**



**Příloha 12: Mapa s areálem rozšíření racka chechtavého (*Chroicocephalus ridibundus*; BirdLife International, 2019).**



**Příloha 13: Racek atlantický (Foto: Scott Martin).**



**Příloha 14: Mapa s areálem rozšíření racka atlantického (*Leucophaeus atricilla*; BirdLife International, 2019).**