

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie



## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**Hlasová komunikace nepěvců se zaměřením na koloniálně hnízdící druhy**

Jiří Šindelář

**Školitelka: Mgr. Zuzana Musilová**

**Konzultant: RNDr. Petr Musil, Ph.D.**

Praha 2008

Tímto prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, s použitím uvedené citované literatury.

V Libčicích nad Vltavou

Jiří Šindelář

# OBSAH

ABSTRAKT .....	3
1. ÚVOD .....	4
2. Upozornění na nebezpečí: .....	5
2.1 Problémy při zkoumání reakcí na poplašné signály .....	6
2.2 Typy poplašných signálů u kura domácího ( <i>Gallus gallus</i> ) .....	6
2.3 Tvorba hejna .....	9
2.4 Strategie varovných signálů u bahňáků .....	12
2.5 Mlád'ata a varovné signály .....	13
3. Komunikace mezi rodiči a mlád'aty .....	14
3.1 Žadonění o potravu („begging calls“) a konkurence mezi mlád'aty .....	15
4. Hlasová identifikace jedince .....	17
4.1 Hlasová identifikace jedince ve ztížených podmínkách .....	17
4.2 Ontogeneze schopnosti rozeznávat hlasový projev rodičů .....	19
4.3 Vokalizace samců a samic .....	22
4.4 Multifunkční volání s individuálně-rozpoznávacím účelem .....	23
5. „Food calls“ .....	26
5.1 „Information-centre hypothesis“ .....	28
6. Hlasová komunikace u koloniálně hnízdících nepěvců .....	29
6. ZÁVĚR .....	31
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....	32

## ABSTRAKT

Cílem této práce je shrnutí dosavadních poznatků z oblasti hlasové komunikace nepěvců. Práce je rozčleněna na kapitoly obsahující tématické okruhy, kterým byla dosud v literatuře věnována největší pozornost. První kapitola pojednává o příčinách vytváření varovných signálů a o reakcích jedinců téhož druhu na ně (např. tvorba hejna). Zabývá se několika druhy poplašných signálů, způsobených zejména vzdušnými a pozemními predátory. Druhá kapitola se zaměřuje na hlasovou komunikaci mezi rodiči a mláďaty, na pozorování a experimentech popisuje „begging calls“ mláďat a spojitost těchto signálů se vzájemnou konkurencí mezi mláďaty. Ve třetí kapitole jsou popsány výsledky několika prací zabývajících se hlasovou identifikací jednotlivců. Zde se jedná o několik druhů identifikace – rozpoznávání vlastních mláďat rodiči (a naopak) a vývoj této schopnosti u mláďat, vokální rozpoznávání partnera ve ztížených podmínkách apod. Pátá kapitola zahrnuje několik výzkumů signálů souvisejících s potravou. Jsou to jednak „food calls“ používané jako součást rituálu dvoření se samici, ale také pro svolávání ostatních členů kolonie ke zdroji potravy. Nastíněná je tu i čistě koloniální „information-centre hypothesis“, pojednávající o následování úspěšných nálezců zdroje potravy ostatními jedinci kolonie. A konečně poslední kapitola slouží jako přehled literatury, zabývajících se hlasovou komunikací koloniálně hnízdících druhů ptáků.

**Klíčová slova:** Varovné signály, vokální komunikace, hlasová identifikace, „food calls“, nepěvci, koloniálně hnízdící druhy

## ABSTRACT

This study is aimed at summary knowledge about voice communication in non-passeriformes. The study is divided into following topics (chapters), on which the researchers were focused the most. The first chapter deals with the reasons, why birds give alarm calls, and describes the responses on alarm call in several non-passeriformes species (e.g. formation of a flock). It also engages in a few types of alarm calls (particularly aerial and ground alarm calls). The second chapter concentrates on vocal communication between parents and young, there is a description of „begging calls“ in offsprings based on several observations and experiments. In the third chapter are shown some results of works occupying with vocal individual recognition. There are few types of identification – recognition of parent's own pups (and

reversely) and evolution of distinguishing parent's voice in pups; vocal recognition of mate in difficult conditions and the like. The last chapter includes several researches of the vocal signals related to food, such as „food calls“ used as a part of the courtship, but also used to call down the other members of the colony to the food source. There is also described strictly colonial „information-centre hypothesis“, which discusses following of successful foragers by the others members of a colony. And finally, the last chapter contents a overview of voice communication in colonially nesting birds.

**Key words:** Alarm calls, vocal communication, vocal individual recognition, food calls, non-passeriformes, colonially nesting birds

## 1. ÚVOD

Dorozumívání se za pomoci vydávání zvuků je obecně u ptáků nejdůležitějším způsobem komunikace mezi jedinci, ať už se jedná o zvuky generované specializovaným hlasovým aparátem (syrinx), nebo o zvuky vytvářené jinak, např. klapání zobákem u čápů (Eda-Fujiwara et al. 2004), vibrací ocasních per u bekasiny sibiřské (*Gallinago stenura*) (Byrkjedal 1990), bubnování do dutých větví u strakapoudů (Dodenhoff et al. 2001) apod. V této rešerši se však zabývám pouze hlasovou komunikací.

Zvukem ptáci dovedou vyjádřit širokou škálu informací. Přestože nepěvci nedokáží vytvořit tak složité melodie jako pěvci, jejich hlasová produkce je zajímavá a pestrá.

Hlasovou komunikaci lze třídit na několik skupin podle účelu, a to na: upozornění na nebezpečí, upozornění ostatních členů kolonie na zdroj potravy, námluvná vokalizace, komunikace mezi rodiči a mláďaty, komunikace mezi partnery, mechanismy sloužící k identifikaci hlasu jednotlivců, teritoriální vokalizace.

## 2. Upozornění na nebezpečí:

U mnoha druhů živočichů je vyvinuta schopnost při zaregistrování predátora vydat poplašný signál. Zatím se nepodařilo přesně zjistit, proč tak zvířata jednají, proč jednoduše neutěchou nebo se neskryjí. Existují celkem tři teorie, které vysvětlují důvod vzniku poplašných signálů.

První z nich předpokládá, že poplašný signál je určen ostatním jedincům téhož druhu (popř. i jiných druhů) a obsahuje pravdivou a obsáhlou informaci o blížícím se predátorovi. Přináší tak oboustranný užitek – jak příjemcům signálu (mají šanci se ukrýt), tak vysílateli signálu - např. zachráněním jeho budoucího partnera, což mu následně může zvýšit fitness. Jedná se o tzv. „information hypothesis“, nebo také „kin selection hypothesis“ (Smith 1965; Greenwood et al. 1979; Foster et al. 2006).

Druhá teorie podporuje hypotézu, že signál je sice také určen ostatním jedincům daného druhu, ale výhodu přináší pouze vysílateli signálu („selfish hypothesis“ nebo „manipulative hypothesis“) (Charnov & Krebs 1975). Tato hypotéza předpokládá, že poplašný signál bude neúplný a pro ostatní jedince matoucí.

Se třetí, vcelku revoluční, teorií přišel D. J. Woodland. Autor se v ní domnívá, že poplašné signály jsou určeny predátorovi. Případná kořist tak dává predátorovi najevo, že o něm ví a ten tak ztrácí výhodu momentu překvapení. Tato teorie se označuje jako „pursuit-deterrent“ a byla testována na slípkách modrých (*Porphyrio porphyrio*) z čeledi chřástalovitých (*Rallidae*) (Woodland et al. 1980; Bergstrom & Lachmann 2001).

Velmi zajímavé výsledky přinesl nedávný výzkum vlivu frekvence varovných signálů samců kura domácího (*Gallus gallus*) na úspěšnost páření. Výsledky naznačují, že s větší frekvencí varovných volání roste i šance na páření a tím i reprodukivita jedince. Autoři se domnívají, že vydávání nákladných varovných signálů (které jsou nákladné v tom smyslu, že na jejich producenta poutají pozornost predátorů a tím si teoreticky snižuje šanci k přežití) dokazuje kvalitu samce před samicemi (Wilson et al. 2008).

## 2.1 Problémy při zkoumání reakcí na poplašné signály

Zvířata obecně dokáží pomocí specifického varovného zvuku poskytnout informace o stupni nebezpečí, avšak tuto schopnost se ukázalo velice těžké testovat. Právě informace o stupni nebezpečí bývá vysílána primárně, případné informace o typu predátora slouží většinou jako doplněk. Přestože existuje několik pozorování naznačujících, že mnoho ptáků má rozdílné výstražné zvuky pro pozemní a vzdušné predátory, schopnost určit typ predátora byla oficiálně prokázána pouze u domácího kura (*Gallus gallus*) (Evans et al. 1993).

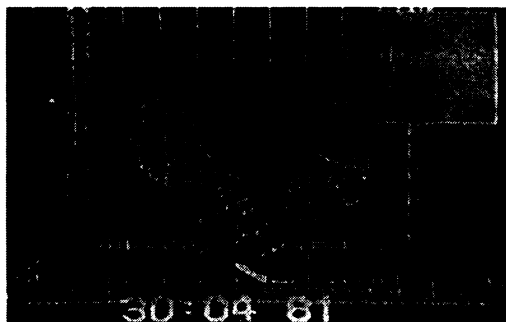
Při pozorování se vyskytují dva hlavní problémy. Prvním z nich je fakt, že interakce mezi predátorem a možnou kořistí jsou poměrně vzácné, tudíž je velice obtížné získat dostatečný počet pozorování stejného jevu (v tomto případě např. vyslání poplašného signálu na jednoho a toho samého predátora) (Blumstein & Armitage 1997). Toto úskalí je často řešeno pomocí experimentu s využitím atrapy predátora (Curio 1975; Curio 1978; Shalter 1978).

Druhým problémem bývá nedokonale prozkoumaný hlasový repertoár druhu. K prokázání významu zvuku jako poplašného signálu je zapotřebí prokázat, zda se produkce signálu nějakým způsobem vztahuje k přítomnosti predátora, a zda na tento signál adekvátně reagují ostatní varovaní jedinci (Evans 1997; Blumstein 1999b).

## 2.2 Typy poplašných signálů u kura domácího (*Gallus gallus*)

Jak jsem již zmínil, jediným ptačím druhem s prokázanou diferenciací poplašného signálu pro pozemní a létající predátory je kur domácí (*Gallus gallus*). Tato studie byla prováděna v experimentálních podmínkách, kde byly poplašné signály u kohoutů vyvolávány pomocí počítačem generovaných animací pozemních (mýval) a létajících (kroužící jestřáb) predátorů. Celý test byl snímán kamerou a poté analyzován. Následovala reprodukce nahraných zvuků ostatním slepicím. Při přehrávání signálu upozorňujícího na vzdušný útok („aerial alarm“) měly slepice větší tendenci běžet do úkrytu než u signálu upozorňujícího na pozemního predátora („ground alarm“). Vzdušný poplach vybízel slepice k přihrčení se (Obr. 1a), zatímco při pozemním poplachu slepice udržovaly ostražitý vzpřímený postoj (Obr. 1b).

Při obou typech výstražných signálů se u pozorovaných ptáků zvýšila frekvence, se kterou se rozhlíželi po okolí. Frekvence vzhlížení směrem vzhůru se však zvýšila pouze při přehrávání aerial alarmu. Tento test demonstruje, že kur domácí je schopen do poplašného signálu zakódovat o predátorovi tolik informací, aby byli ostatní členové skupiny schopni se správně zachovat (Evans et al. 1993).



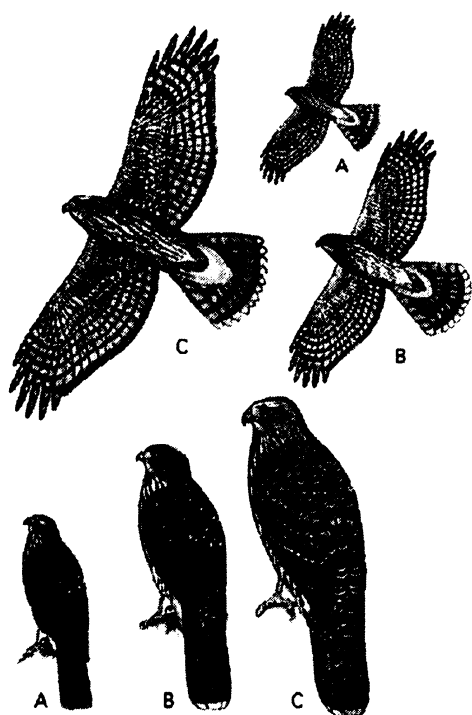
**Obr. 1a:** Kur domácí (*Gallus gallus*) v typické pozici při vzdušném poplachu.



**Obr. 1b:** Kur domácí při pozemním poplachu. (převzeto z Evans 1993)

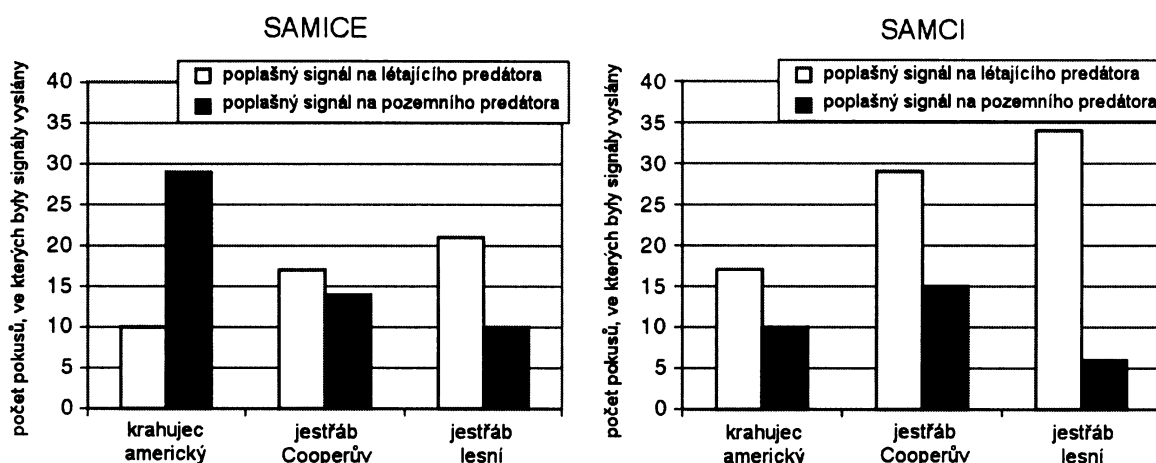
Související výzkum se zabýval reakcemi jedinců druhu *Gallus gallus* na poplašné signály evokované různě velkými létavými predátory. K dispozici byli tyto dravci: menší - krahujec americký (*Accipiter striatus*), středně velký – jestřáb Cooperův (*Accipiter cooperii*) a větší - jestřáb lesní (*Accipiter gentilis*), viz Obr. 2. Tito dravci byli vypouštěni jednotlivě do velké klece ke dvojicím kurů (samec + samice). Byly sledovány jak vokální tak non-vokální odezvy. Non-vokální odezvy se v závislosti na predátorovi lišily. Na velké predátory reagovaly slepice přikrčením a uhlazením peří, zatímco v přítomnosti menšího predátora (krahujce amerického) se postavily do vzpřímeného postoje a načepýřily se, aby vypadaly větší. V případě vokální odezvy, byly zachyceny významné rozdíly mezi poplašnými signály vydávanými samci a samicemi. Samice reagovaly na malého sedícího predátora více „ground alarmy“ a méně „aerial alarmy“ ve srovnání se středním a velkým predátorem. Mezi reakcemi na středního a velkého predátora nebyl významný rozdíl. U samců byly reakce podobné jako u samic, ale u samců vždy převládaly „aerial alarmy“, což pouze potvrdilo dřívější výzkumy (např. Gyger et al. 1988). Celkově pro obě pohlaví ale platilo, že čím menší je predátor, tím méně vydávaly „aerial alarmů“ a zároveň více „ground alarmů“ (Palleroni et al. 2005) (viz Obr. 3). Příčinou rozdílů v poměru vzdušných a pozemních poplachů mezi samci a samicemi je podle další studie hladina testosteronu v krvi. Ukázalo se, že čím měl jedinec vyšší hladinu testosteronu, tím častěji vydával vzdušný poplach (Gyger et al. 1988).





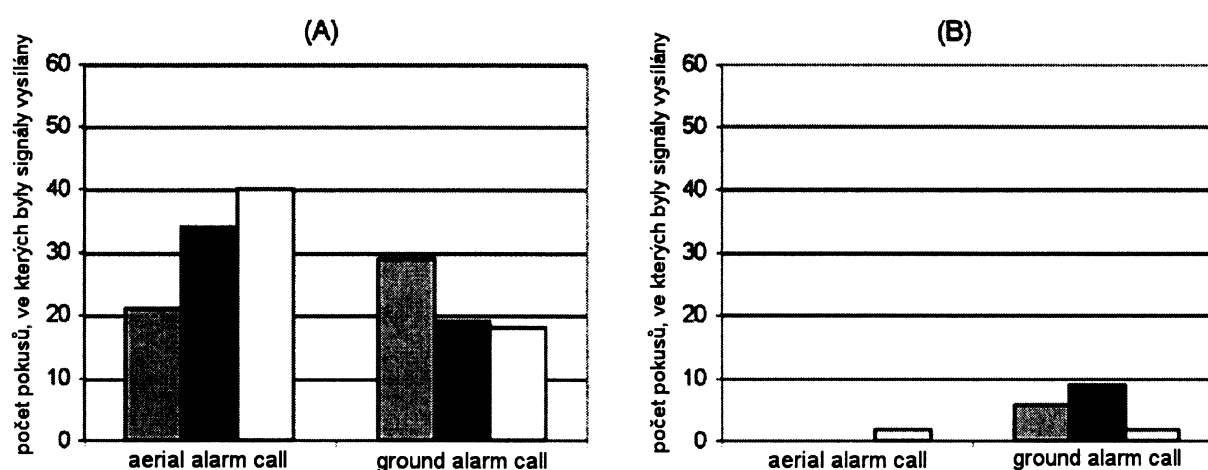
**Obr. 2:** Tři dravci použiti při experimentu: A – samec krahujce amerického (*Accipiter striatus*); B – samice jestřába Cooperova (*Accipiter cooperii*); C – samice jestřába lesního (*Accipiter gentilis*). (převzato z Palleroni et al. 2005)

Při testech bylo také prokázáno, že při tvorbě vzdušných poplachů záleží na velikosti predátora, jak ho poskytovatel signálu vidí (úhlová velikost), a ne na jeho skutečné vzdálenosti. Testovaní ptáci reagovali vzdušnými poplachy na predátory i na neškodné ptáky. Struktura volání se však u těchto dvou skupin lišila (Gyger et al. 1987).



**Obr. 3:** Hlasové odezvy na jednotlivé druhy predátorů (n = 9 subjektů, graf sestaven na základě výsledků ze 135 pokusů). (převzato z Palleroni et al. 2005)

Současně proběhly také testy závislosti vysílání poplašných signálů na tom, zda samice sedí nebo nesedí na vejcích. V době, kdy slepice sedí na vejcích (nebo jsou kuřata čerstvě vylíhlá), vydává samice znatelně více vzdušných poplachů v přítomnosti středního a velkého predátora, než v přítomnosti malého predátora. Ale v době, kdy je kuřatům více než 3 týdny, drasticky poklesne počet vzdušných poplachů téměř na nulu (viz Obr. 4). Prokázalo se tak, že samičí vzdušné poplachy jsou vázány na fázi, kdy samice sedí na vejcích (Palleroni et al. 2005).

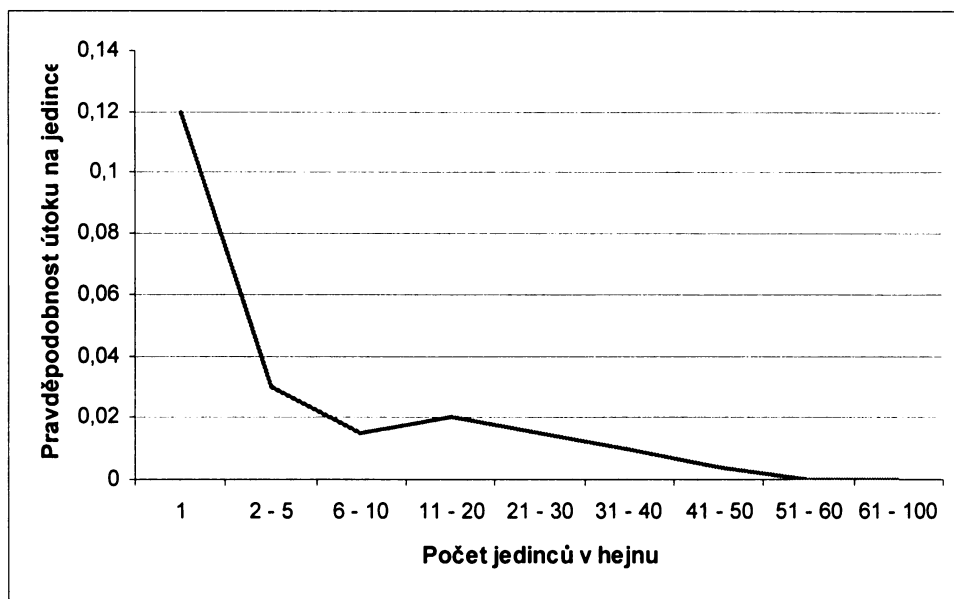


**Obr. 4:** Graf A zobrazuje hlasové odezvy během doby, kdy slepice seděly na vejcích, zatímco graf B zobrazuje hlasové odezvy během experimentů, kdy byla kuřata ve věku více než 3 týdny. (převzato z Palleroni 2005)

### 2.3 Tvorba hejna

Výzkum varovných signálů vodouše rudonohého (*Tringa totanus*), byl zaměřen na jejich funkce v hejnech, která vodouši tvoří jako součást antipredační strategie. Hejna mají tři antipredační výhody. Jednak je to „efekt zředění“, kdy se sníží pravděpodobnost, že se daný jedinec stane obětí útoku (viz Obr. 5). Druhou výhodou je „efekt zmatení“ predátora, který se hůř soustřeďuje na jednotlivce, když vidí v jeho okolí další potenciální cíle. Třetí výhodou hejna je „efekt ostražitosti“ - zlepšená ostražitost hejna jako celku oproti jednotlivým ptákům. (Cresswell 1994a).

Hypotéza pro vznik poplašných signálů je taková, že kdyby varovný signál podpořil utvoření hejna, byly by varovné signály přínosné pro všechny členy skupiny. Základem pro funkci varovných signálů je předpoklad, že signály jsou určeny ostatním jedincům téhož druhu, kteří na signál reagují seskupováním se do hejna. Vzhledem k tomu, že jsou varovné signály vodoušů hlasité, naskytá se také možnost, že slouží jako signál predátorům. V tom případě by měl ale predátor po zaslechnutí takového signálu s větší pravděpodobností ustoupit, což se neděje (Cresswell 1994b).



**Obr. 5:** Graf pravděpodobnosti útoku krahujce nebo sokola na jedince v hejnu, pravděpodobnost s rostoucí velikostí hejna prudce klesá. Data jsou získaná ze dvou pozorování na slatinách. (data převzata z Cresswell 1994a)

Nejčastěji atakovanými ptáky byli během pozorování opozdilci za hejnem nebo ptáci, kteří se do hejna nepřidali a zůstali na zemi. Jedinci vydávající poplašný signál těží z „efektu zmatení“, neboť díky jeho volání se do hejna přidávají další jednotlivci a predátorovi se útok ztěžuje. Proto ptáci, kteří se ocitnou nejvíce ohroženi predátorem, vydávají poplašné signály (povzbuzující ostatní ptáky ke shlukování) s největší frekvencí. Při útoku krahujce jsou ptáci na zemi mnohem zranitelnější, než ve vzduchu. Naopak při útoku sokola vysílají vodouši mnohem méně poplašných signálů povzbuzujících k tvorbě hejna, neboť při takovém útoku je nejbezpečnější zůstat na zemi (Cresswell 1993), viz Obr. 6.

Typ odpovědi	Příkrčení	Potopení	Odlet
<b>Útoky krahujce</b>			
Uchvácení	19 (3,8 %)	10 (2 %)	32 (6,4 %)
Útěky	2 (0,4 %)	41 (8,2 %)	396 (79,2 %)
Celkový počet odpovědí	21 (4,2 %)	51 (10,2 %)	428 (85,6 %)
Procento odpovědí, které vyústily v ukořisťení	90,5	19,6	7,5
<b>Útoky sokola</b>			
Uchvácení	1 (0,7 %)	1 (0,7 %)	8 (5,4 %)
Útěky	40 (26,9 %)	51 (34,2 %)	48 (32,2 %)
Celkový počet odpovědí	41 (27,5 %)	52 (34,9 %)	56 (37,6 %)
Procento odpovědí, které vyústily v ukořisťení	2,4	1,9	14,3
<b>Útoky ostříže</b>			
Uchvácení	2 (4,3 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
Útěky	7 (14,9 %)	6 (12,8 %)	32 (68,1 %)
Celkový počet odpovědí	9 (19,1 %)	6 (12,8 %)	32 (68,1 %)
Procento odpovědí, které vyústily v ukořisťení	22,2	0	0

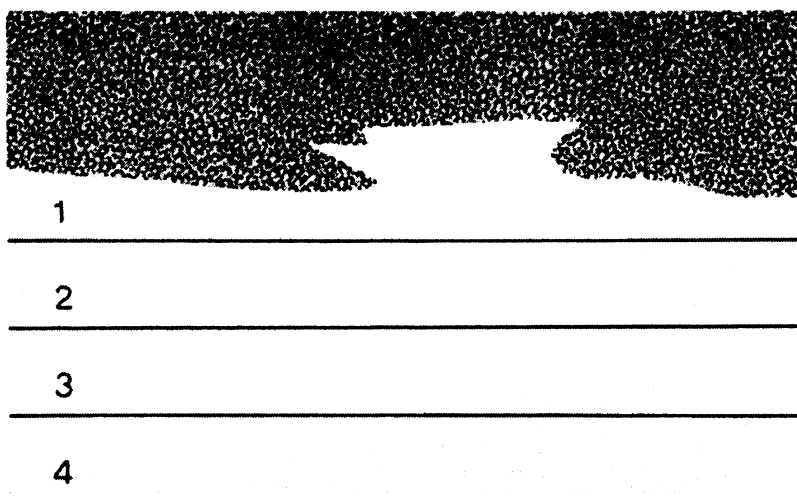
**Obr. 6:** Procentuální vyjádření útěkových reakcí vodoušů na útok, který vyústil v uchvácení nebo útěk vodouše. Celkově bylo pozorováno 696 útoků vzdušných dravců a 73 uchvácení kořisti. (data převzata z Cresswell 1993)

Použití klasické teorie „pursuit-deterrent“ (pronásledování-zastrašování) (Woodland et al. 1980; Hasson 1991) není zřejmě v tomto případě příliš vhodné, neboť vodouši vysílají poplašné signály i v nepřítomnosti predátora, nebo také poté, co v hejnu opustí zem a nelétavý predátor je už dál nemůže pronásledovat. Vodouši poplašně volají i v případě, že jsou ve vzduchu v hejnu a krahujec (jako hlavní predátor vodoušů) už pro ně nepředstavuje takovou hrozbu. Proto se má za to, že účelem poplašného volání vodoušů je také varování ostatních živočichů, kteří by mohli padnout přítomnému predátorovi za kořist. Krahujec se totiž často opakovaně vrací na místo svého úspěšného lovu (Wilson & Weir 1989). Podobně se chovají i vodouši šedí (*Tringa nebularia*), ústřičníci velcí (*Haematopus ostralegus*), koliha velká (*Numenius arquata*) nebo koliha malá (*Numenius phaeopus*) (Owens & Goss-Custard 1976).

## 2.4 Strategie varovných signálů u bahňáků

Bahňáci (studován byl konkrétně jespák aljašský (*Calidris mauri*) a jespák obecný (*Calidris alpina*)), živící se malými živočichy v mělčinách a na okrajích mokřadních biotopů, mají zvláštní strategii reakcí na poplašné signály. Každý jedinec se při sběru potravy občas rozhlédne po okolí a v případě spatření predátora vydá varovný signál. Vzhledem k tomu, že na tyto pobřežní ptáky může predátor nejsnadněji zaútočit z mokřadů na břehu, dalo by se čekat, že ptáci nejbližší těmto mokřadům budou nejvíce ohroženi. Překvapující je zjištění, že jedinci, kteří jsou dál od zdroje poplašného signálu, ale blíže k mokřadům, reagují mnohem energičtěji než ptáci v opačné situaci. Potvrzuje se tak domněnka, že tito ptáci vnímají přilehlé mokřadní biotopy jako potenciální zdroj nebezpečí. Pokaždé, když se ozval poplašný signál, ptáci letěli směrem od těchto mokřadů, nikdy naopak (Leger & Nelson 1982).

Autoři srovnávají toto chování s chováním pěvce strnadce žlutookého (*Junco phaeonotus*), který naopak při zaslechnutí poplašného signálu letí na strom, který používá jako útočiště (Caraco et al. 1980). Svou roli v reakci na poplašný signál hraje vzdálenost od vegetace na okraji mokřin (viz Obr. 7). Jespáci nejbližší vegetace po zaslechnutí poplašného signálu hned uletí, zatímco ptáci dále od vegetace spíše jen zvednou hlavu a rozhlédnou se. Tato vzdálenost je ovšem závislá na několika faktorech – na vzrůstu vegetace, na velikosti ptáka a na rychlosti blížícího se predátora (Leger & Nelson 1982).



**Obr. 7:** Náčrtek oblasti snímané kamerou. Světlá plocha je přílivová zóna, tmavá plocha je vegetace mokřadů. Oblast je rozdělena paralelními liniemi vzdálenými od sebe asi 0,5 metru. Linie pomáhaly během pozorování určovat vzdálenost jednotlivých ptáků od mokřin. (převzato z Leger & Nelson 1982)

## 2.5 Mlád'ata a varovné signály

V případě ontogenetického vzniku reakce na poplašný signál, byl uskutečněn pokus s mlád'aty kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) různého věku, která byla vystavována přeletům makety jestřába. Reakce kachňat byly zaznamenávány a vyhodnoceny. Zjistilo se, že kachňata do věku jednoho týdne nijak na maketu jestřába nereagují, nemají tedy ještě naučený potřebnou reakci. U starších kachňat vždy zareagovalo jedno mládě na maketu poplašným vypísknutím, načež se ostatní starší mlád'ata přikrčila a znehybněla (Starkey & Starkey 1973).

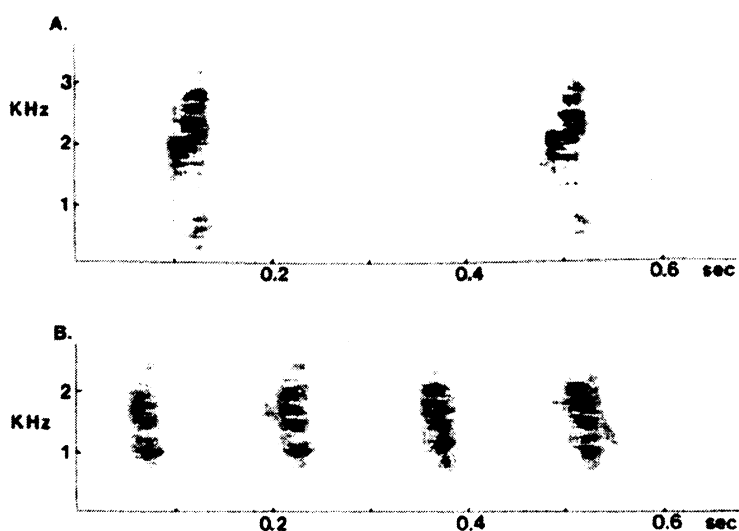
Věk, kdy mlád'ata začínají reagovat na varovné signály je ovšem velmi různý. Kupříkladu mlád'ata potápky černokrké (*Podiceps nigricollis*) se již během tří dnů naučila reagovat na varovný signál rodičů i ostatních členů vlastního druhu schováním hlavy pod peří rodiče (Buitron & Nuechterlein 1993).

Zajímavý je také fakt, že mlád'ata ptáků obecně reagují na varovné signály rozdílně než dospělí ptáci. Pro tuto skutečnost existují dva hlavní důvody: a) nedokonalý stupeň vývoje „dospělého chování“ mlád'at a b) adaptace na rozdílnou zranitelnost. Postupný vývoj chování a reakcí je pro mládě velice důležitý, neboť kdyby se například samec už jako velmi mladý choval jako dospělec, byl by tak i ostatními teritoriálními samci brán a doplácel by na to. Rozdílná zranitelnost zde znamená, že mlád'ata jsou zranitelná jinému spektru predátorů než dospělci. Například jestřáb nepředstavuje hrozbu pro mládě v hnízdě, ale pro jedince opouštějícího hnízdo již ano (Magrath et al. 2007).

### 3. Komunikace mezi rodiči a mlád'aty

Porozumění tomu, co se snaží rodič pomocí zvuků vyjádřit, je důležité nejen v ptačí říši. Rodiče dávají mlád'atům na vědomí, že se blíží s potravou, varují je před možným nebezpečím a vydávají speciální zvuky, sloužící mlád'atům k tomu, aby své rodiče poznala. Naopak mlád'ata používají svůj hlasový projev především k odpovídání na rodičovské signály a k žadonění o potravu. Jak je tato vzájemná komunikace důležitá dokazuje rychlost, s jakou se mlád'ata tyto signály naučí rozeznávat a reagovat na ně. Není překvapením, že čím více jsou mlád'ata prekociální, tím méně potřebují komunikovat se svými rodiči (viz tabon lesní (Göth & Evans 2004)).

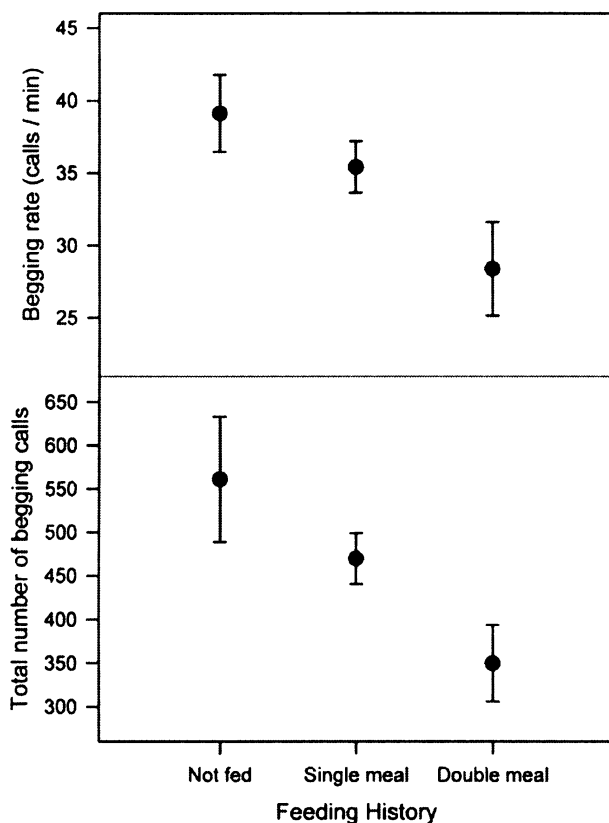
Rodiče téměř všech druhů ptáků používají ke komunikaci s mlád'aty několika rozdílných zvuků s různým významem. Příkladem může být vokalizace potápky západní (*Aechmophorus occidentalis*), která používá dva hlavní zvuky: „ticking“ (tikání) a „clucking“ (kvokání) viz Obr. 8. Přehrávání „tikání“ měla při experimentu na mlád'ata ten efekt, že schovala hlavy pod peří na zádech svých rodičů a zůstala potichu. Podle autora se jedná zřejmě o varovný signál rodičů určený pouze vlastním potomkům. Při reprodukci „kvokání“ naopak mlád'ata vykroukla a dožadovala se jídla (Nuechterlein 1988).



**Obr. 8:** Spektrogram hlasových projevů rodiče potápky západní (*Aechmophorus occidentalis*). A - tikání (ticking), B - kvokání (clucking). (převzato z Nuechterlein 1988)

### 3.1 Žadonění o potravu („begging calls“) a konkurence mezi mlád'aty

U ptáků obecně bývá velká sourozenecká konkurence o potravu. Mlád'ata žadoní („begging“) a zároveň otevírají zaobák. Většinou platí, že čím více mládě žadoní, tím více potravy od rodičů dostane. Žadonění bylo zkoumáno například u mlád'at buňňáků šedých (*Calonectris diomedea*). Zde mlád'ata podávala informace o svém fyzickém stavu formou žadonění o potravu (Obr. 9). Rodiče na tyto signály reagovali a podle intenzity žadonění každé mládě krmili. Mlád'ata, která se nasytila, nežadonila, tudíž nedostávala další potravu. Plně nasycená mlád'ata se však objevují jen během sezóny s nadbytkem dostupné potravy (jako například v té sezóně, ve které bylo prováděno toto pozorování) (Quillfeldt & Masello 2004).



**Obr. 9:** Vliv množství podané potravy na frekvenci žadonění mlád'at buňňáků šedých (*Calonectris diomedea*). Je zřejmé, že čím jsou mlád'ata sytější, tím méně vydávají žadonících signálů. (převzato z Quillfeldt & Masello 2004)

Zajímavá odchylka od tohoto běžného chování se nachází u některých druhů papoušků (např. papouška žltoramenného (*Psephotus chrysopterygius*)). Rodiče totiž aktivně kontrolují rozdělování potravy všem mlád'atům, takže žadonění mlád'at téměř ztrácí smysl a konkurence mezi mlád'aty také slábne, neboť k ní již není důvod. Toto chování dospělých vzniklo z důvodu, že rovnoměrná distribuce potravy mlád'atům je fyzicky nenáročná, zato ale přináší



velký užitek. Na druhou stranu, kvůli delšímu přerozdělování potravy zvládne rodič nasbírat méně potravy, než druhy s běžnou strategií (Krebs 2002).

Opačná situace nastává u několika druhů terejů (studován byl zejména terej modronohý (*Sula nebouxii*) a terej žlutohý (*Sula leucogaster*)), u kterých sourozenecká konkurence o potravu přechází až v prudkou agresi. Avšak agresivní mlád'ata těchto ptáků nezanechávají žadonění o potravu, čímž naznačují, že mají užitek z rozdělení svých sil mezi stěžování si rodičům na nedostatek potravy a zdolávání svých konkurentů. Podřízení jedinci sice žadoní průměrně stejně často a stejně intenzivně jako dominantní jedinci, ale potravy dostávají méně. Vystává tedy teorie, že agresivitou mlád'ata snižují efektivitu žadonění ostatních sourozenců (Drummond 2002).

U některých druhů kormoránů (např. kormorán pestrý (*Phalacrocorax varius*)), začínají mladé samice ztrácet svůj hlas během 5-6 týdnů po vylíhnutí. Samcům hlas zůstává nastálo. Samice zřejmě již vokální vyjadřování nepotřebují od doby, kdy musí v hnízdě žebrať o potravu. Ale potom se naskýtá otázka, jak komunikuje s mlád'aty nebo partnerem? Jak ji potom ostatní jedinci rozpoznávají? Existuje možnost, že si ostatní jedinci dokážou zapamatovat a rozeznat volání jejího partnera nebo sousedů, s kterými si danou samici asociují (Nelson 2005).

## 4. Hlasová identifikace jedince

Schopnost nalezení a rozeznání konkrétního jedince je samozřejmě jednou ze základních schopností téměř všech zvířat, bez které by populace nepřežila. Tím více je tato schopnost důležitá ve velkých koloniích, kde je k nalezení určitého jedince zapotřebí specifických signálů (ať už akustických, nebo vizuálních). U koloniálně hnízdících ptáků s podobným vzhledem je často rychlejší a spolehlivější zvuková identifikace, která se využije zvláště v přeplněných koloniích, kdy se například ke hnízdu přibližuje jedinec a je třeba rychle zjistit jeho totožnost (Moseley 1979).

### 4.1 Hlasová identifikace jedince ve ztížených podmínkách

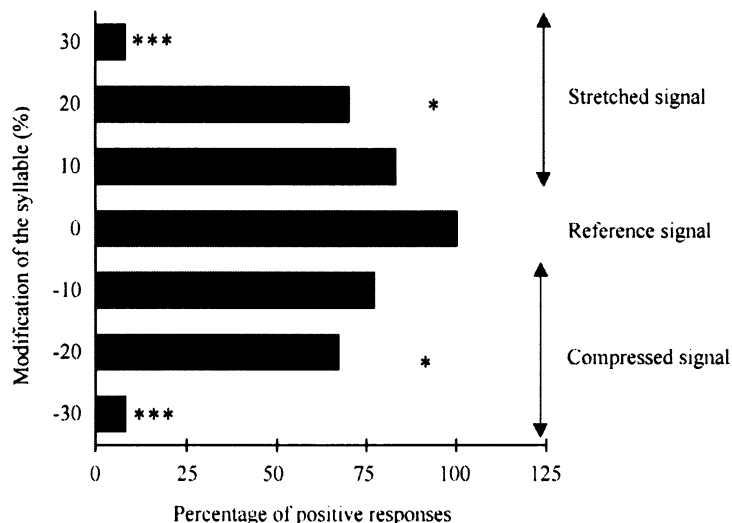
Velmi důležitou se stává vokální komunikace ve velkých koloniích, kde by bylo vyhledání konkrétního jedince (partnera, mlád'at nebo rodiče) vizuálně velice náročné a zdlouhavé. Koloniálně hnízdící ptáci musí být proto pro tento způsob dorozumívání náležitě vybaveni.

V koloniích tučňáků patagonských (*Aptenodytes patagonicus*) se vyskytuje silný nepřetržitý hluk. Mlád'ata, která chtějí být nakrmena musí vyhledat rodiče za pomoci zvuků, které vydávají rodiče. Tyto zvuky musí být vysoce specifické, neboť kolonie se skládají z několika tisíc členů. Studie těchto signálů zjistila, že mlád'ata rozpoznávala i malé úseky volání svých rodičů. Celé volání je složeno z opakujících se slabik oddělených mezerami se sníženou amplitudovou modulací. Rozpoznány byly dokonce i reprodukováné signály posunuté o 75 Hz nahoru nebo 100 Hz dolů. Rozpoznávána je tak hlavně frekvenční modulace signálu. S její změnou se vzájemné rozpoznávání mezi rodiči a mlád'aty zhoršuje (viz Obr. 10) (Lengagne et al. 2001).

Vzhledem k velmi malé části signálu potřebné k rozpoznání hlasu (díky použití frekvenční modulace), nadbytečné délce signálu (slabiky se opakují) a odolnosti vůči zkreslení, existují téměř nekonečné možnosti kódování signálu (Jouventin et al. 1999).

Dalším důležitým diferenciacním systémem je tzv. „dvojhlas“ (two-voice system). U mnoha druhů ptáků je syrinx dvojdílný a je umístěn v místě rozdělení průdušek. Většina ptáků však obě části najednou nepoužívá, tučňáci ano. Dokáží tak vydávat dvě harmonie najednou (Aubin et al. 2000; Lengagne et al. 2001).

Tyto poznatky pomáhají objasnit komplexnost zvukových projevů několika druhů tučňáků, kteří si nestaví hnízdo. Obecně mají totiž sofistikovanější systém zvukového kódování ty druhy ptáků, kteří si nestaví hnízda (mláďata mají u sebe, např. tučňák patagonský (*Aptenodytes patagonicus*)). Druhy stavící si hnízda (např. tučňák nejmenší (*Eudyptula minor*), který si hloubí nory) mohou najít mláďata nebo partnera podle topografických prvků v krajině, nepotřebují tedy tak složité signály (Evans 1970; Jouventin et al. 1999; Mathevon et al. 2003).



**Obr. 10:** Graf znázorňuje procentuální zastoupení pozitivních odpovědí na modifikovanou původní volání rodičů. Frekvenční modulace reprodukováného signálu byla pozměněna od -30 do +30 %. (\*  $P < 0,05$ ; \*\*\*  $P < 0,001$ ). Z grafu je jasně patrné, že tato modifikace značně snížila rozpoznávací schopnost tučňáků. (převzato z Lengagne et al 2001)

Stejně jako u tučňáků patagonských, mláďata racků chechtavých (*Larus ridibundus*) rozlišují v signálu vysílaném rodiči (tzv. „long call“) přednostně frekvenční modulaci zvuku. Při posunu frekvenčního spektra zvuku o více než 20 Hz dolů nebo nahoru však již hlas nepoznávají (oproti 100 Hz / 75 Hz tučňáků patagonských). Volání rodičů je i v tomto případě více než dostatečně dlouhé na to, aby z něho mláďata zachytila alespoň nezbytné čtyři slabiky potřebné k rozeznání hlasu rodiče. Tento druh racka má (z výše zmíněných důvodů)

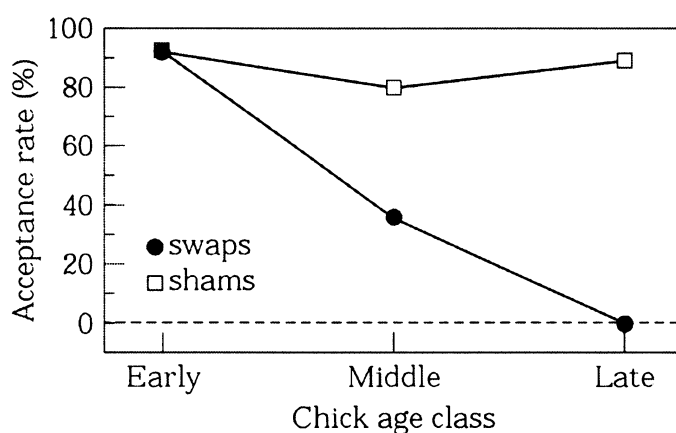
ve srovnání s rackem tenkozobým (*Larus genei*), jehož mlád'ata hned po vylíhnutí opouští hnízdo a formují „jesle“ („crèche“), méně složité volání, určené k rozpoznání jedince. Volání racka chechtavého obsahuje průměrně 4-6 různých slabik, zatímco volání racka tenkozobého obsahovalo při pozorování vždy více než 7 slabik. Stejně tak délka vokálního projevu byla u racka tenkozobého kratší, než u racka chechtavého (Charrier et al. 2001). Ještě jednodušší „long call“ má racek stříbřitý (*Larus argentatus*), užívající pouze 3 slabiky. U každé z nich zaujímá jiný postoj (Constantine 2006).

Rodinné skupiny alkounů černohrdlých (*Synthliboramphus antiquus*) každou noc hromadně odlétají z kolonie na moře a nechávají mlád'ata v hnízdě. Společně se poté ještě v noci vracejí ke svým potomkům. Toto chování předpokládá dobrou schopnost rozpoznání jeden druhého za pomoci vokalizace. Díky experimentu se prokázalo, že mlád'ata dokáží dobře rozeznat hlasy svých rodičů od hlasů cizích ptáků na základě předchozích zkušeností. Pokaždé, když se rodič vrátí z lovu, tak s mlád'aty a partnerem komunikuje a mlád'ata tak mají možnost si jeho hlas zapamatovat (Jones et al. 1987).

## 4.2 Ontogeneze schopnosti rozeznávat hlasový projev rodičů

Mlád'ata krátce po vylíhnutí zřejmě po vokální stránce nerozpoznávají své rodiče, ani sourozence. To, že se pravděpodobnost rozpoznání vlastních mlád'at podle hlasu s věkem potomků zvyšuje, dokázal experiment, při kterém se páru alkounů tlustozobých (*Uria lomvia*) přidělovala mlád'ata stejného druhu (vlastní i cizí) a sledovalo se, zda-li je dospělý pár přijme. Čerstvě vylíhlá mlád'ata byla přijímána v podstatě všechna (i cizí), ale se vzrůstajícím věkem mlád'at přijímání cizích mlád'at klesalo (Obr. 11). Velká pravděpodobnost přijetí i cizích mlád'at v raném věku může být způsobena i jistým přehlížením rozpoznávacích znaků. Pro rodiče jsou všechna mlád'ata v jejich hnízdě automaticky jejich (Lefevre et al. 1998). Cizí vetřelci v hnízdě jsou v tomto věku vzácní (Beecher 1991). U starších mlád'at však dospělci berou zřejmě více v potaz identifikační znaky mlád'at (Lefevre et al. 1998). Tím se potvrdily předchozí studie rodičovského vokálního rozpoznávání mlád'at na příbuzném druhu - alkounu

úzkozobém (*Uria aalge*), u kterého se poprvé potvrdilo vzájemné hlasové rozpoznávání konkrétních jedinců (Birkhead et al. 1980; Birkhead & Nettleship 1984).



**Obr. 11:** Graf vývoje přijímání vlastních mlád'at (shams) a cizích mlád'at (swaps) dospělým párem alkounů tlustozobých (*Uria lomvia*) při experimentu. Je zřejmý prudký pokles příjmu cizích mlád'at s vývinem jejich hlasového projevu. Starší mlád'ata (late) byla zcela odvrhována. (převzato z Lefevre et al. 1998)

Mlád'ata racka chechtavého (*Larus ridibundus*) rozlišují hlas svých rodičů po dosažení 6 dní věku. V této době se po zaslechnutí volání rodiče pohybují směrem ke zdroji zvuku a vokalizují v odpověď. Naopak když zaslechnou stejný typ volání cizích dospělých členů kolonie, snaží se dostat od zdroje zvuku dál a ukrýt se nebo se přikrčit (Beer 1969).

Při experimentu s mladými rybáky obecnými (*Sterna hirundo*) se na základě analýzy odpovědí jednotlivců zjistilo, že jedinci staří 8 a 9 dní nerozeznají podle žadonění své sourozence od cizích mlád'at. Rozlišit sourozence od cizích mlád'at dokáží až od věku 12 dní. Je však možné, že sourozence dovedou rozeznat již dříve, ale neodpovídají na jejich a cizí volání rozdílně. Z výsledku experimentu lze vyčíst, že vznik rozdílných odpovědí na volání sourozenců je podmíněn zkušenostmi a pro jejich vznik bylo zapotřebí zvukových podnětů (Burger et al. 1988).

Při rozlišování druhově specifických signálů a chování se většina ptáků spoléhá na imprinting a reakce naučené od ostatních členů populace. U některých druhů ptáků to tak ale nefunguje. Příkladem může být australský tabon lesní (*Alectura lathamii*) z řádu hrabavých. Jeho mlád'ata neformují žádné vazby s rodiči a ani imprinting u nich nefunguje. Líhnou se velmi prekociální, takže se téměř hned po vyklubání libovolně pohybují. Jejich líhnutí je navíc

asynchronní, tím pádem mlád'ata potkávají mladé jedince různého stáří. V zajetí však mlád'ata odpovídají na volání ostatních mlád'at. Během experimentu se zjistilo, že se mlád'ata pohybují směrem k monitorům, zobrazujícím obraz dospělých jedinců (Göth & Evans 2004).

Bylo proto nasnadě uskutečnit experiment, který měl prokázat také interakci mlád'at s vysíláním signálů zvukových. Při samotném testu však mlád'ata (ve věku 2 a 9 dní po vylíhnutí) neprokázala tendenci k pohybu směrem k robotům produkujícím nahraný zvuk kuřat. V tomto věku již mnoho jiných druhů ptáků reaguje na hlasy svých vrstevníků. Mladý tabon zřejmě vzhledem ke své vyspělosti nemá potřebu ani v takto nízkém věku komunikovat s ostatními, neboť k přežití nepotřebuje podporu ostatních (Barry & Göth 2005).

U alky malé (*Alca torda*) se vyskytuje biparentální péče o mlád'ata, když jsou ještě v hnízdě. Po opuštění hnízda se mlád'ata vydají na lov na moře s otcem, který se o ně od té doby stará. Díky tomu také mlád'ata rozpoznávají hlas svého otce od ostatních dospělých samců, stejně tak samci dobře rozlišují hlasy svých potomků. Naopak samice odpovídají netečně jak k volání svých potomků, tak i ostatních mlád'at (Insley et al. 2003).

Pravděpodobnost, se kterou je daný signál použitelný k individuálnímu rozpoznávání, se dá vyjádřit za pomoci tzv. PIC („potencial of individuality coding“), který je složen z několika parametrů, jako je amplitudová a frekvenční modulace, spektrální hustota apod. Tento systém byl použit například pro rozbor tří základních druhů volání chaludy antarktické (*Catharacta maccormicki*), a to varovného volání, volání při námluvách a kontaktního volání. Nízké hodnoty PIC naznačují, že signál zřejmě neslouží pro rozpoznávání jedince (např. varovné signály), naopak komplikovaná volání s vysokým PIC pravděpodobně kóduje nějaké osobní informace (např. volání při námluvách a kontaktní volání) (Charrier et al. 2001).

Druhy terejů, u kterých se v dospělosti vyskytuje hlasový pohlavní dimorfismus (např. terej maskový (*Sula dactylatra*), terej modronohý (*Sula nebouxii*) nebo terej žlutohý (*Sula leucogaster*)), se vyznačují tím, že všechna jejich mlád'ata mají samičí, výše položený typ hlasu. Ten mlád'atům vydrží dva až tři roky - zřejmě do té doby, než se mladým samcům modifikuje syrinx a hlas se stane hlubším (Murphy 1936). Podle Nelsona (2005) se možná jedná o prevenci pokusů fyzicky nedospělých ptáků o rozmnožování.

Samčí i samičí mlád'ata kormorána chocholatého (*Phalacrocorax aristotelis*) mají v raném věku sice také nerozeznatelný hlas, ale jim se narozdíl od terejů s vývojem zvyšuje. Samčí a

samičí hlasy se ve věku 5-6 týdnů stanou rozlišitelnými, neboť mladé samice začnou ztrácet svůj hluboký hlas. Samcům zůstane téměř nezměněn (Nelson 2005).

### 4.3 Rozdílná vokalizace samců a samic

Hlasový pohlavní dimorfismus byl prokázán u některých druhů buřňáků (např. buřňák menší (*Puffinus assimilis*)), kteří svým voláním ihned prozradí, jakého pohlaví jsou. U jiných druhů buřňáků (např. buřňák bělobradý (*Procellaria aequinoctialis*)) sdílí obě pohlaví dvě různá volání – jedno na lákání partnera a druhé slouží pravděpodobně na zahánění vetřelců od hnízda (Brooke 1988). Pohlavní dimorfismus v hlasovém projevu může být také závislý na tom, jestli daný druh vokalizuje ve vzduchu. Kupříkladu buřňák velký (*Puffinus gravis*) má mnohem méně znatelný hlasový pohlavní dimorfismus než buřňák menší (*Puffinus assimilis*) (Brooke 1978; James & Robertson 1985) a ve vzduchu vokalizuje méně než buřňák menší. Ale přesvědčivá data z výzkumů zde zatím nejsou. Souvisejícím důvodem pro menší význam hlasového pohlavního dimorfismu u buřňáka velkého může být jeho odlišné denní chování. Aktivita tohoto druhu (narozdíl od některých jiných druhů buřňáků) není striktně vázána na noc, neboť velikost těla zajišťuje buřňáku velkému jistou ochranu proti chaluham jižním (*Catharacta antarctica*), které často buřňáky ohrožují. Díky tomu nepotřebuje samec a samice tak rozdílnou hlasovou výbavu – je pravděpodobné, že ve dne kladou větší důraz na vizuální rozpoznávání (Brooke 1988).

Výrazný hlasový pohlavní dimorfismus se vyskytuje také u většiny kormoránů (*Phalacrocoracidae*). Samci bývají v kolonii hluční – krákají a kloktají (při lovu jsou většinou tiší), samice se vokálně téměř neprojevují, občas pouze syčí. Zde se naskytá otázka, jak ji ostatní jedinci rozpoznávají? Pravděpodobné je, že si ostatní jedinci dokáží zapamatovat a rozeznat volání jejího partnera a sousedů, se kterými si danou samici asociují (Nelson 2005).

Zvláštní vokalizaci se projevují zástupci čeledi čápoovitých (*Ciconiidae*), pelikánovitých (*Pelecanidae*) a fregatkovití (*Fregatidae*), kteří se dorozumívají za pomoci rychlého klapání zobáku. Při pozorování čápa východního (*Ciconia boyciana*) se zjistilo, že zvuková struktura

tohoto zvuku je pohlavně dimorfní. Samičky vytváří klapání s větší frekvencí než samci. Frekvence klapání koreluje s délkou zobáku – čím kratší zobák, tím vyšší frekvence klapání. Díky tomu se dá samec od samice snadno na určitou vzdálenost rozpoznat (Eda-Fujiwara et al. 2004). Některé druhy pelikánů a většina fregatek využívají také klapání zobákem jako způsob dorozumívání. Pelikáni mají při tomto aktu charakteristicky zakloněnou hlavu. Tato vokalizace slouží většinou jako pozdrav partnerovi na hnízdě (Nelson 2005).

#### **4.4 Multifunkční volání s individuálně-rozpoznávacím účelem**

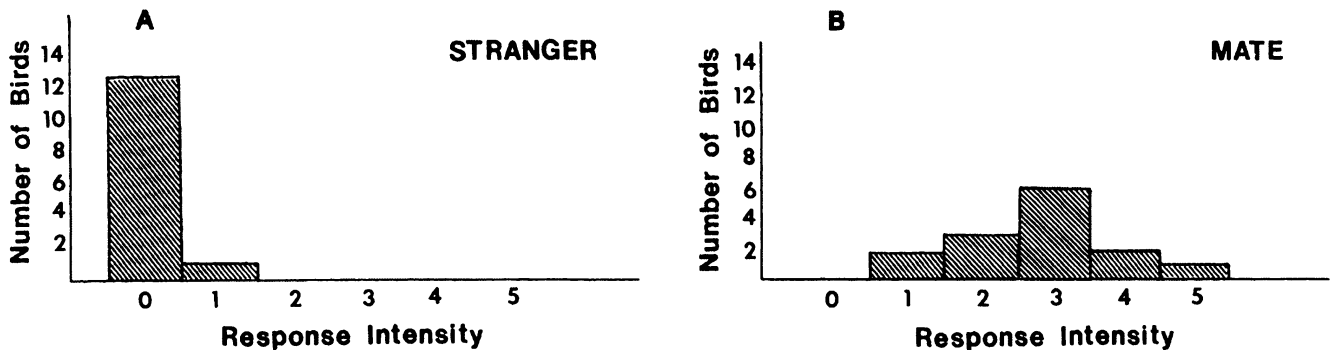
Zvuk používaný jako identifikační však nemívá pouze identifikační účel. Například samci potápky západní (*Aechmophorus occidentalis*) tento typ volání používají při námluvách - jako první kontakt se samicí, poté ke komunikaci s mláďaty a nadále jako identifikační signál. V jednotlivých obdobích se liší vokální projev ptáků pouze počtem volání za sebou (Nuechterlein & Buitron 2006). V předhnízdním období vydávají osamocení ptáci sérii 3-5 volání, zatímco spárovaní ptáci používají série pouze 1-2 volání. Avšak pták sedící v hnízdě odpovídá blížícímu se partnerovi delšími sériemi – 2-3 volání za sebou. Pomocí delšího volání se pravděpodobně snaží navigovat partnera na hnízdo a zajistit tak, aby se tam dostal (Nuechterlein & Buitron 2006).

Rozpoznání jednotlivce nebo nalezení svého rodiče může být ztíženo různými faktory, jako například hluk, tma apod. To, že mláďata dokáží rozpoznat své rodiče podle hlasu, bylo pozorováno u mladých racků chechtavých (*Larus ridibundus*), kteří začali vokalizovat ještě předtím, než rodiče viděli přilétat (Beer 1970a; Beer 1970b).

Dospělý rybák malý (*Sterna albifrons*) svého druha identifikuje podle volání nazývaného „Purrit-tit-tit“, používaného při přibližování se k partnerovi. Nejdůležitější částí tohoto volání je jeho první část, která se podstatně liší u každého jedince, má tedy identifikační rysy. Zbytek zprávy bývá u všech jedinců bez zřetelných odlišností a obsahuje pravděpodobně obecná sdělení (např. když se chce samec přiblížit k partnerce, nebo chce provést námluvné krmení samice („courtship feeding“)). Podle výzkumů stačí pouze jeden nebo dva prvky z úvodní



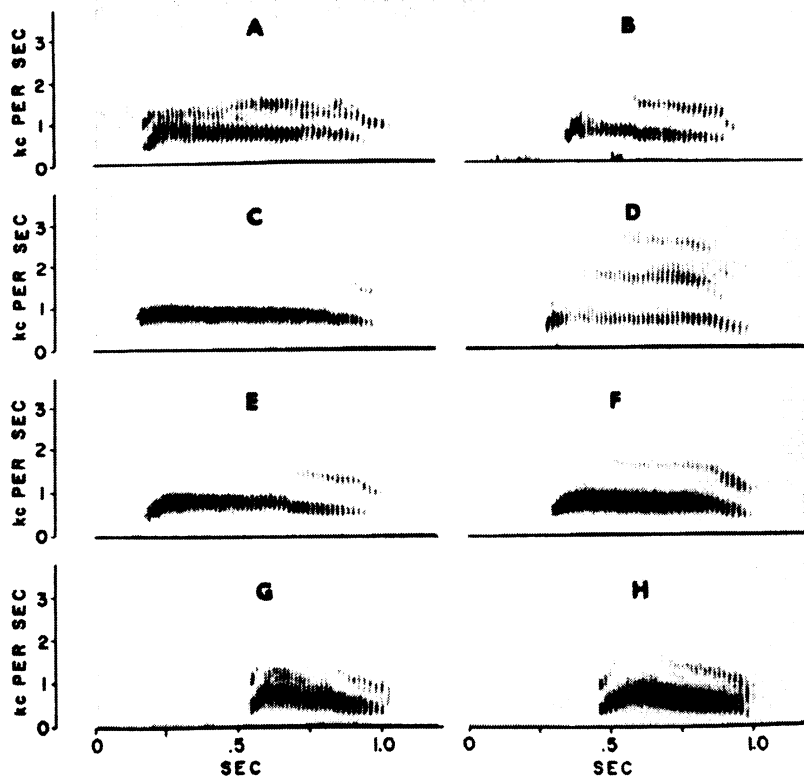
části zprávy k rozlišení jedince. Podle výzkumu tedy dokáží rybáci bezpečně rozlišit partnera od jiného jedince (Moseley 1979), viz Obr. 12.



**Obr. 12:** Hlasové reakce 14 testovaných rybáků malých (*Sterna albifrons*) na volání cizích jedinců (A) a na volání svých partnerů (B). (převzato z Moseley 1979)

Zejména u dospělých racků (*Larus* sp.) se velmi často objevuje tzv. „mew call“ (viz Obr. 13). Jeho název vychází z anglického pojmenování kočičího mňoukání, kterému je toto volání podobné. Při produkci tohoto zvuku se krk racka obloukovitě prohne a částečně otevřený zobák tak směřuje k zemi, což má podle Evanse (1970) napodobovat pozici, při které rodič předává potravu mláďatům (postoj se však u různých druhů racků liší). Podle Stronga (1914) tento signál racci používají během přibližování se ke svým mláďatům, aby je potomci poznali.

Jiné výzkumy však ukazují na skutečnost, že někteří jedinci vydávají dlouhotrvající „mew call“ i když v okolí není žádný jedinec stejného druhu (Frings et al. 1955), nebo že je „mew call“ používáno v případě racka černožobého (*Larus bulleri*) i při námluvém krmení („courtship feeding“), kopulaci, inkubaci vajec a odpočinku na hníždě (Evans 1970). Jedná se tedy o multifunkční zvukový signál. Odpověď na toto volání nebyla dosud od ostatních členů kolonie racka černožobého zaznamenána. Vzhledem k tomu, že zvukový spektrogram tohoto volání ukázal určité rozdíly mezi hlasy jednotlivců, je podle autora volání používáno jako prostředek k rozpoznávání vlastními mláďaty a partnerem. Mew call zůstává u každého jedince při použití v rozdílných situacích stále stejný. Mláďata se učí rozpoznávat tento zvuk velmi rychle, např. alkoun úzkozobý (*Uria aalge*) je schopen rozeznat „mew call“ svých rodičů už po jednom dni od vylíhnutí (Evans 1970). Z toho vyplývá, že je tento zvuk důležitou složkou vokální komunikace mezi rodiči a mláďaty racků.



**Obr. 13:** Spektrogramy speciálního zvuku, tzv. „mew call“ racka chechtavého (*Larus bulleri*) při použití v několika rozdílných situacích: A, B – při zpětném dávení vývržků; C – během námluvného krmení samice; D, E – během odpočinku v hnízdě; F, G – během krmení mládřat (s potravou ve špičce zobáku); H - během krmení mládřat (bez potravu ve špičce zobáku). (převzato z Evans 1970)

## 5. „Food calls“

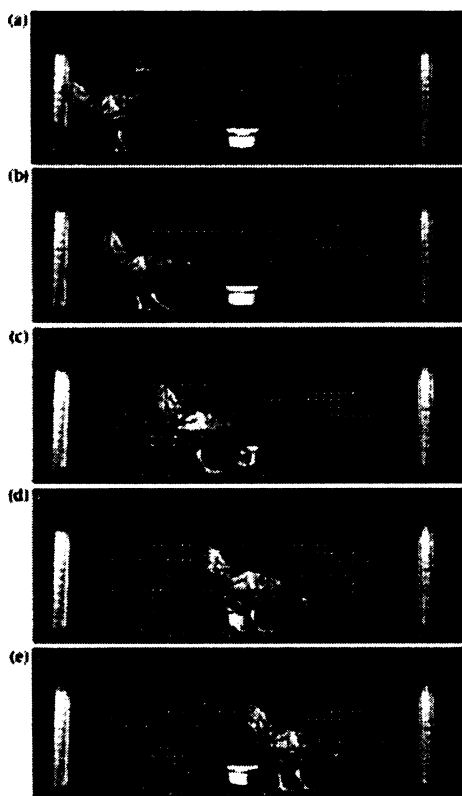
U mnoha zvířecích druhů se často objevují různé formy sociálního chování. Nejinak je tomu i u koloniálně žijících druhů ptáků. Jednou z těchto forem je i upozornění ostatních členů kolonie na zdroj potravy („food calls“). Toto upozornění může mít za následek posílení celé kolonie, z čehož bude profitovat i vysílatel signálu - možnost celkového zlepšení fitness, zvýšení ostražitosti před predátorem díky přítomnosti ostatních členů skupiny na nalezišti potravy - čím více jedinců, tím větší je pravděpodobnost, že bude případný predátor včas odhalen (Elgar 1986) apod. Pojem „food calls“ však zahrnuje i volání při námluvách (courtship feeding) nebo upozornění mlád'at, že se rodič vrátil s potravou a mlád'ata tedy můžou začít žadonit o potravu. Poslední zmíněná funkce volání „food call“ je důležitá, neboť kdyby mlád'ata žadonila neustále, vystavovala by se nebezpečí predátora (Magrath et al. 2007).

Kohouti kura domácího *Gallus gallus domesticus* upozorňují na nalezený zdroj potravy charakteristickými zvuky („food calls“). Nejčastěji tak činí v přítomnosti samic. Hypotézou je, že vydávání těchto zvuků je závislé na přítomnosti potravy a navíc je ovlivňováno i sociálním kontextem (přítomností samic). Předpokládá se, že samice odpovídají na „food calls“ proto, že očekávají příležitost ke krmení (Evans & Evans 1999).

Alternativní model navrhuje, že chování slepic nemá příčinu v očekávání zdroje potravy, ale v sociální informaci dodané v onom signálu. Takovou informací může být např. nízká agresivita samce, který vysílá signál. Experiment s reprodukováným zvukem prokázal, že když slepice zaregistrovala „food call“, její hlava začala směřovat k zemi, slepice hledala potravu v půdě a blížila se ke zdroji akustického signálu (Obr. 14). V tomto případě slepice změnila zrakový systém na binokulární, který tito ptáci jinak téměř nepoužívají. Obvykle totiž používají monokulární zrakový systém, který dovoluje ptákovi zachycovat dva na sobě nezávislé obrazy - z každého oka zvlášť (pokryjí tak větší zorné pole) (Evans & Evans 1999). Zjistila se tak souvislost mezi signály upozorňujícími na potravu a změnou zrakového systému.

Speciální „food call“ se objevuje u hrabavých v době námluv, kdy se samec snaží tímto zvukem nalákat samici. Samec drží nějakou neobvyklou potravu (nebo pseudo-potravu, která pouze symbolizuje potravu) a přitom vydává zvláštní vábící volání. Toto volání přiláká jakoukoliv samici v okolí, která přijde k samci a potravu od něj převezme (Stokes & Williams

1972). Kombinace speciálního volání a s ním spojeného předváděcího chování bývá v anglicky psané literatuře nazýváno jako „tidbitting“. Samotné volání je však opravdu „food call“, neboť stejné volání používají samci i samice v průběhu celého roku. Zjistilo se, že během období rozmnožování začne samec okamžitě reagovat a vydávat „food call“, kdykoliv narazí na potravu (a některá samice je v dohledu). V této chvíli nemá dokonce zábrany vůči dominantnímu samci (Domm & Davis 1948). V případě monogamních druhů volá samec po celou dobu trvání svazku s družkou (například křepel virginský (*Colinus virginianus*) (Williams et al. 1968)). Naopak u polygamních druhů trvá samčí volání jen v období námluv a dominantní samci se snaží potlačit volání ostatních samců (Domm & Davis 1948).



**Obr. 14:** Fotografie z experimentu, ve kterém byl přehráván „food call“ samici druhu *Gallus gallus*. Reprodukční reproduktor byl umístěn v pravém rohu klece. Na snímku (a) je slepice při první reprodukci signálu. Snímky (b-e) znázorňují chování slepice během 60s zvukové reprodukce. Je zřetelné, že testovaný jedinec se zaměřuje na prozkoumávání povrchu a hledá potravu. (převzato z Evans & Evans 1999)

## 5.1 „Information-centre hypothesis“

V 70. letech byla vytvořena dnes již tradiční „information-centre hypothesis“, předpokládající, že ptačí kolonie slouží jako zdroj informací o kvalitních nalezištích potravy. Do těchto nalezišť mohou neúspěšní jedinci v kolonii následovat ty jedince, kteří jsou v hledání potravy úspěšnější. Neúspěšní hledači mohou být informováni o nových zdrojích potravy hlasovým signálem nebo pouze vizuálně – sledováním úspěšnějších ptáků (Ward & Zahavi 1973).

Ovšem při snaze o testování této teorie se nedospělo k potvrzení její platnosti. V pozorované kolonii racků chechtavých (*Larus ridibundus*) bylo několik rodičů, krmících své potomky kvalitní potravou ze zbytků lidské potravy. Při jejich návratech na naleziště této potravy je ani jeden další jedinec nenásledoval. Přesto byli ostatní členové kolonie těmito úspěšnými sběrači přitahováni. Teorie by podle autora mohla platit v podmínkách obzvláště chudých na zdroje potravy, kdy rackové nedokáží najít dostatek ani méně kvalitní potravy. Tyto situace jsou však podle autora vzácné. Tím se navíc teorie stává téměř netestovatelnou (Andersson et al. 1981).

Navazující teorie nabízí domněnku, že „food calls“ slouží také jako informace o množství a kvalitě zdroje potravy („patch quality“). Tyto poskytnuté informace zabraňují tomu, aby ostatní členové skupiny opustili oblast s potravou příliš brzy (bylo by to neefektivní). Teorie předpokládá, že s největší pravděpodobností upozorní na zdroj potravy ten jedinec, který: 1) není ve vizuálním styku s ostatními členy skupiny, 2) nezahajuje přesun skupiny na jiné místo a 3) je hladový (Valone 1996). Empirické zkušenosti potvrzující tuto teorii jsou však malé.

Upozornění na nalezení zdroje potravy bylo popsáno u racka stříbřitého (*Larus argentatus*). Na pobřeží bývá mnoho míst, kde se raci shromažďují ke krmení – skládky, továrny na zpracování ryb, lodní doky, kde se ryby nakládají. Zejména skládky obsahují vždy něco k jídlu. Tam se raci zdržují po celý den. Podle vzhledu již poznají přijíždějící nákladní auta přivázející další odpadky, motor továrního pásu posunující rybí vnitřnosti zase poznají podle zvuku. Tyto vjemy dokáží asociovat s potravou. Při nalezení potravy dokáže racek stříbřitý přivolat pomocí speciálního volání další jedince ze vzdálenosti 3 – 5 km (Frings et al. 1955).

## 6. Hlasová komunikace u koloniálně hnízdících nepěvců

Ptáci žijící v koloniích jsou nuceni hlasovou komunikaci přizpůsobit nepříznivým podmínkám, jako je nepřetržitý zvukový šum, a velké množství jedinců v kolonii. Je proto nutné značně diferenciovat hlas každého jedince (aby bylo možné rozlišit každého jednotlivce v kolonii), ale zároveň zajistit, aby byli ostatní jedinci v okolním šumu schopni signál dešifrovat. Spoléhají proto hlavně na frekvenční modulaci hlasu, se kterou lépe prolomí bariéru okolního ruchu. Toto přizpůsobení se komunikaci v kolonii bylo studováno především u tučňáků (Evans 1970; Jouventin et al. 1999; Aubin et al. 2000; Lengagne et al. 2001; Mathevon et al. 2003). Podobně se vyvinula komunikace i u racků (např. Charrier et al. 2001). Schopnost rozeznávání hlasových projevů rodičů se u mlád'at vyvíjí poměrně brzy (například racek chechtavý (*Larus ridibundus*) zhruba po šesti dnech od vylíhnutí), jak pomocí pozorování dokázal Beer (1969). Mlád'ata jsou schopna reagovat na příchod rodiče a začít žadonit o potravu. Dovednost rozpoznávat druhově specifické vokální signály je většinou založena na imprintingu.

Podobně jako rozpoznávání hlasu rodičů se vyvíjí i opačná vazba – rozlišování vlastních mlád'at podle vokalizace. Na příkladě alkounů tlustozobých (*Uria lomvia*) bylo ukázáno, že jakákoliv mlád'ata téhož druhu do určitého věku ve vlastním hnízdě považují rodiče za vlastní (Lefevre et al. 1997). Zhruba po deseti dnech jsou však již rodiče schopni podle vokalizace poznat své vlastní potomky.

Další důležitou součástí vokální komunikace koloniálně hnízdících ptáků jsou tzv. „begging calls“, neboli žadonění o potravu. To se však nijak zvlášť neliší od ostatních druhů ptáků. Frekvence žadonění klesá se sytostí mláděte (např. buňáci šedí (*Calonectris diomedea*) (Quillfeldt & Masello 2004)). Žadonění bývá spojeno i se soupeřením o potravu mezi mlád'aty. Velice silná konkurence spojená s vysokou agresivitou byla zaznamenána u čeledi terejovitých (Drummond 2002).

Často se u koloniálně hnízdících nepěvců vyskytuje hlasový pohlavní dimorfismus. Jeho vznik má několik důvodů. Jedním z nich je noční aktivita ptáků (např. někteří buňáci), která vyžaduje možnost rozpoznání samce od samice nejen vizuálně, ale i zvukově. U některých druhů ptáků samice téměř postrádají schopnost vydávat zvuky (většina samic kormoránů vydává pouze syčivé zvuky) a ostatní jedinci ji vokálně rozpoznávají pouze podle sousedících vokalizujících samců (Nelson 2005).

Zejména v koloniích se uplatňuje přenos informací o zdrojích potravy (jak vizuální, tak vokální) mezi členy kolonie (např. u racků stříbřitých (*Larus argentatus*) - Frings et al. 1955).

Kromě specializovaných zvuků sloužících jednomu účelu („begging calls“ - signály informující o zdroji potravy apod.) existují například u racků volání, tzv „mew calls“, která slouží u některých druhů ke krmení samice při námluvách, při přibližování se k mlád'atům, při kopulaci i při odpočinku na hnízdě (Evans 1970). Některé funkce tohoto volání ještě ani nebyly objasněny. Zaujímají však zřejmě důležitou funkci ve vokální komunikaci mezi rodiči a mlád'aty, neboť mlád'ata jsou schopna tuto vokalizaci rozpoznávat již krátce po vylíhnutí.

Celkově by se tedy dalo říci, že výzkum vokální komunikace v rámci kolonií ptáků má ještě velký potenciál a mnoho zajímavých informací by ještě stálo za zjištění.

## 6. ZÁVĚR

Na základě poznatků shrnutých v této práci lze říci, že výzkumu hlasové komunikace nepěvců je věnována poměrně velká pozornost. Největší množství článků se týkalo výzkumu hlasové identifikace a diferenciací jedinců (jak z etologického, tak fyzikálního hlediska). Nemálo prací se také zabývalo zkoumáním různých typů varovných signálů u koloniálně hnízdících nepěvců, žádný z nalezených se ovšem nezaměřoval na koloniálně hnízdící druhy ptáků.

V literatuře, kterou jsem měl možnost prostudovat, jsem postrádal větší množství studií zabývajících se poskytováním informací o zdroji potravy ostatním členům skupiny pomocí zvukové komunikace. O této problematice jsem našel několik článků („information centre hypothesis“), většina jich však postrádala vokalizační složku výzkumu. V této oblasti je tedy jistě prostor pro další bádání.

Na tuto práci bude mít částečnou návaznost i má diplomová práce, která bude pojednávat o hlasovém repertoáru kormorána velkého (*Phalacrocorax carbo*). Jako podklad pro diplomovou práci budou sloužit zvukové nahrávky hlasů kolonie kormoránů na nocovišti (uvažuje se také o nahrávání na hnízdišti). Výsledné nahrávky budu posléze vyhodnocovat a posuzovat, v jaké situaci vydal jaký jedinec daný signál. Podle mých informací obdobná práce analyzující funkci hlasového repertoáru tohoto (ani jiného příbuzného) ptačího druhu nebyla dosud publikována.



## 7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Andersson, M., Götmark, F. & Wiklund, C. G. (1981).** Food information in the black-headed gull, *Larus ridibundus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9, 199-202.
- Aubin, T., Jouventin, P. & Hildebrand, C. (2000).** Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society*, 267 (1448), 1081-1087.
- Barry, K. L. & Göth, A. (2005).** Call recognition in chicks of the Australian brush-turkey (*Alectura lathami*). *Animal cognition*, 9, 47-54.
- Beecher, M. D. (1991).** Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. *Kin Recognition*, 94-124.
- Beer, C. G. (1969).** Laughing gull chicks: recognition of their parent's voices. *Science*, New series, Vol. 166, No. 3908, 1030-1032.
- Beer, C. G. (1970a).** On the responses of laughing gull chicks, *Larus atricilla*, to the calls of adults. I. Recognition of voice of the parents. *Animal Behaviour*, 18, 652-660.
- Beer, C. G. (1970b).** On the responses of laughing gull chicks, *Larus atricilla*, to the calls of adults. II. Age changes and responses to different types of call. *Animal Behaviour*, 18, 661-667.
- Bergstorm, C. T. & Lachmann, M. (2001).** Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. *Animal Behaviour*, 61, 535-543.
- Birkhead, T. R. & Nettleship, D. N. (1984).** Alloparental care in the common murre (*Uria aalge*). *Canadian Journal of Zoology*, 62, 2121-2124.
- Birkhead, T. R., Biggins, J. D. & Nettleship, D. N. (1980).** Non-random, intra-colony distribution of bridled guillemots *Uria aalge*. *J. Zool.*, 192, 9-16.
- Blumstein, D. T. (1999b).** The evolution of functionally referential alarm communication: Multiple adaptations; multiple constraints. *Evolution fo Communication*, 3:2, 135-147.
- 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.
- Brooke, M. de L. (1978).** Sexual differences in the voice and individual recognition in the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. *Animal Behaviour*, 26:622-629.
- Brooke, M. de L. (1988).** Sexual dimorphism in the voice of greater shearwater. *The Wilson Bulletin*, Vol. 100, No. 2, 319-323.
- Buitron, D & Nuechterlein, G. L. (1993).** Parent-Young Vocal Communication in Eared Grebes. *Behaviour*, 127, 1-20.

- Burger, J., Gochfeld, M. & Boarman, W. I. (1988).** Experimental evidence for sibling recognition in common terns (*Sterna hirundo*). *The Auk*, Vol. 105, No. 1, 142-148.
- Byrkjedal, I. (1990).** Song flight of the pintail snipe *Gallinago stenura* on the breeding grounds. *Ornis Scandinavica*, Vol. 21, No. 4, 239-247.
- Charnov, E. L. & Krebs, J. R. (1975).** The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *American Naturalist*, 109, 107-112.
- Charrier, I., Jouventin, P., Mathevon, N. & Aubin, T. (2001).** Individual identity coding depends on call type in the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Polar Biology*, 24, 378-382.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P. & Aubin, T. (2001).** Acoustic communication in a black-headed gull colony: how do chicks identify their parents? *Ethology*, 107, 961-974.
- Constantine, M. (2006).** The sound approach to birding – A guide to understanding bird sound. *The sound approach*, 40.
- Cresswell, W. (1993).** Escape responses by redshanks, *Tringa totanus*, on attack by avian predators. *Animal Behaviour*, 46, 609-611.
- Cresswell, W. (1994a).** The function of alarm calls in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 47, 736-738.
- Cresswell, W. (1994b).** Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 47, 433-442.
- Curio E. 1975:** The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Anim. Behav.* 23: 1 – 115.
- Curio E. 1978:** Cultural Transmission of Enemy Recognition: One Function of Mobbing. *Science* 202: 899 - 901.
- Davies, N. B., Madden, J. R. & Butchart, S. H. M. (2004).** Learning fine-tunes a specific response of nestlings to the parental alarm calls of their own species. *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 271, No. 1554, 2297-2304.
- Dodenhoff, D. J., Stark, R. D. & Johnson, E. V. (2001).** Do woodpecker drums encode information for species recognition? *The Condor*, Vol. 103, No. 1, 143-150.
- Domm, L. V. & Davis, D. E. (1948).** The sexual behaviour of intersexual domestic fowl. *Physiological Zoology*, 21, 14-31.
- Drummond, H. (2002).** Begging versus aggression in avian broodmate competition. *The Evolution of Begging*, 337-360.

- Eda-Fujiwara, H., Yamamoto, A., Sugita, H., Takahashi, I., Kojima, Y., Sakashita, R., Ogawa, H., Miyamoto, H. & Kimura, T. (2004).** *Zoological Science*, Vol. 21, Issue 8, 817-821.
- Elgar, M. A. (1986).** House sparrows establish foraging flock by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*, 34, 167-174.
- Evans, C. S. (1997).** Referential signals. *Perspectives in Ethology*, 12, 99-143.
- Evans, C. S., Evans, L. & Marler, P. (1993).** On the meaning of alarm calls: functional reference in an avian vocal system. *Animal Behaviour*, 46, 23-38.
- Evans, C. S., Macedonia, J. M. & Marler, P. (1993).** Effects of apparent size and speed on the response of chickens, *Gallus gallus* to computer-generated simulations of aerial predators. *Animal Behaviour*, 46, 1-11.
- Evans, R. M. (1970).** Parental recognition and the "mew call" in black-billed gulls (*Larus bulleri*). *The Auk*, Vol. 87, No. 3, 53-513.
- Foster, K. R., Wenseleers, T. & Ratnieks, F. L. W. (2006).** Kin selection is the key to altruism. *Trends in ecology and evolution*, Vol. 21, No. 2, 57-60.
- Frings, H., Frings, M., Cox, B. & Peissner, L. (1955).** Auditory and visual mechanisms in food-finding behaviour of the herring gull. *The Wilson Bulletin*, Vol. 67, No. 3, 155-170.
- Göth, A. (2002).** Young turks. *Ecos*, 113, 31-33.
- Göth, A. & Evans, C. S. (2004).** Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics. *The Journal of Experimental Biology*, 207, 2199-2208.
- Greenwood, P. J., Harvey, P. H. & Perrins, C. M. (1979).** Kin selection and territoriality in birds? A test. *Animal Behaviour*, Vol. 27, Part 3, 645-651.
- Gyger, M., Karakashian, S. J., Dufty, A. M. & Marler, P. (1988).** Alarm signals in birds: The role of testosterone. *Hormones and Behaviour*, Vol. 22, Issue 3, 305-314.
- Gyger, M., Marler, P. & Pickert, R. (1987).** Semantics of an avian alarm call system: the male domestic fowl, *Gallus domesticus*. *Behaviour*, Vol. 102, No. 1-2, 15-39(25).
- Hasson, O. (1991).** Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends Ecol. Evol.*, 6, 325-329.
- Insley, S. J., Parades, J. & Jones, I. L. (2003).** Sex differences in razorbill *Alca torda* parent-offspring vocal recognition. *The Journal of Experimental Biology*, 206, 25-31.
- James, P. C. & Robertson, P. A. (1985).** Sexual dimorphism in the voice of the Little Shearwater *Puffinus assimilis*. *Ibis*, 127:388-390.

- Jones, I. L., Falls, J. B. & Gaston, A. J. (1987).** Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, 35, 1405-1415.
- Jouventin, P., Aubin, T. & Lengagne, T. (1999).** Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour*, 57, 1175-1183.
- Krebs, E. A. (2002).** Sibling competition and parental control: patterns of begging in perrots. *The evolution of begging*, 319-336.
- Leavesley, A. J. & Magrath, R. D. (2005).** Communicating about danger: urgency alarm calling in bird. *Animal Behaviour*, 70, 365-373.
- Lefevre, K., Montgomerie, R. & Gaston, A. J. (1998).** Parent-offspring recognition in thick-billed murrets (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, 55, 925-938.
- Leger, D. W. & Nelson, J. L. (1982).** Effects of contextual information on behavior of calidris sandpipers following alarm calls. *The Wilson Bulletin*, Vol. 94, No. 3, 322-328.
- Lengagne, T., Lauga, J. & Aubin, T. (2001).** Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 663-672.
- Magrath, R. D., Pitcher, B. J. & Dalziell, A. H. (2007).** How to be fed but not eaten: nestling responses to parental food calls and the sound of a predator's footsteps. *Animal Behaviour*, Vol. 74, Issue 5, 1117-1129.
- Magrath, R. D., Platzen, D. & Kondo, J. (2007).** From nestling calls to fledgling silence: adaptive timing of change in response to aerial alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, Vol. 273, No. 1559, 2335-2341.
- Mathevon, N., Charrier, I & Jouventin, P. (2003).** Potential for individual recognition in acoustic signals: a comparative study of two gulls with different nesting patterns. *C. R. Biologies*, 326, 329-337.
- Moseley, L. J. (1979).** Individual auditory recognition in the least tern (*Sterna albifrons*). *The Auk*, Vol. 96, No. 1, 31-39.
- Murphy, R. C. (1936).** Oceanic birds of South America. MacMillan, New York.
- Nelson, J. B. (2005).** Pelicans, Cormorants and their relatives. *Oxford university press*, 109; 129-130; 159.
- Nuechterlain, G. L. (1988).** Parent-young vocal communication in western grebes. *The Condor*, Vol. 90, No. 3, 632-636.

- Neuchterlein, G. L. & Buitron, D. (2006).** Advertising by western grebes: bout-length variability and signal confusion in multiple-use call. *Behaviour*, Vol. 143, No. 12, 1547-1562.
- Owens, N. W. & Goss-Gustard, J. D. (1976).** The adaptive significance of alarm calls given by shorebirds on their winter feeding grounds. *Evolution*, 30, 397-398.
- Palleroni, A., Hauser, M. & Marler, P. (2005).** Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal cognition*, 8, 200-210.
- Quillfeldt, P. & Masello, J. F. (2004).** Context-dependent honest begging in Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*): influence of food availability. *Acta ethologica*, 7, 73-80.
- Shalter M. D. 1978:** Effect of spatial context on the mobbing reaction of Pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) to a predator model. *Animal Behaviour* 26: 1219-1221.
- Smith, J. M. (1965).** The evolution of alarm calls. *American Naturalist*, 99, 59-63.
- Starkey, E. E. & Starkey, J. F. (1973).** Description of an aerial-predator alarm call for mallard (*Anas platyrhynchos*) ducklings. *The Condor*, Vol. 75, No. 3, 364-366.
- Stokes, A. W. & Williams, H. W. (1972).** Courtship feeding calls in gallinaceous birds. *The Auk*, Vol. 89, No. 1, 177-190.
- Strong, R. M. (1914).** On the habits of the herring gull, *Larus argentatus pont.* *The Auk*, Vol. 31, No. 1, 22-49.
- Valone, T. J. (1996).** Food-associated calls as public information about patch quality. *Oikos*, Vol. 77, No. 1, 153-157.
- Ward, P. & Zahavi, A. (1973).** The importance of certain assemblages of birds as „information-centres“ for food-finding. *Ibis*, 115, 517-534.
- Wilson, J. & Weir, A. G. (1989).** Hunting behaviour and hunting success of a female sparrowhawk between October 1987 and April 1988. *Scot. Birds*, 15, 126-130.
- Wilson, D. R., Bayly, K. L, Nelson, X. J., Gillings, M. & Evans, C. (2008).** Alarm calling best predicts mating and reproductive success in ornamented fowl, *Gallus gallus*. *Animal Behaviour*, DOI:10.1016/j.anbehav.2008.03.026.
- Woodland, D. J., Jaafer, Z. & Knight, M. L. (1980).** The “pursuit deterrent” function of alarm signals. *American Naturalist*, 115, 748-753.