UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Akustická komunikace a varovné signály dvou druhů syslů *Spermophilus citellus* a *S. taurensis* (Sciuridae; Rodentia)

Acoustic communication and alarm calls in two species of ground squirrels *Spermophilus citellus* and *S. taurensis* (Sciuridae; Rodentia)

Irena SCHNEIDEROVÁ

Vedoucí práce: RNDR. Vladimír VOHRALÍK, CSc.
Konzultant: Mgr. Richard POLICHT

Praha 2008

Prohlašuji, že tato diplomová práce byla vypracována samostatně pouze s použitím citované literatury a pod vedením školitele práce a konzultanta.

Za veškerou práci a pomoc při vedení diplomové práce a také podporu ve výzkumu bych ráda poděkovala panu RNDr. Vladimíru Vohralíkovi, CSc. Práce by asi těžko vznikla bez pomoci Mgr. Richarda Polichta, kterému za tuto pomoc velice děkuji. Za zapůjčení programu Avisoft moc děkuji Mgr. Zuzaně Musilové a RNDr. Petrovi Musilovi, CSc. Poděkovat bych také chtěla Mgr. Janu Matějů, který mě k výzkumu syslů přivedl a poskytnul mi některé fotografie, které jsem v této diplomové práci použila. Za povolení k výzkumu kriticky ohroženého druhu děkuji Správě CHKO Český kras. Za umožnění práce na golfovém hřišti v Letňanech děkuji Ing. Jakubovi Čepelákovi. Dále děkuji všem lidem, kteří mi při zpracovávání této diplomové práce jakkoliv pomohli, své rodině a také všem člověčím a zvířátkovým kamarádům, kteří sami dobře vědí, za co jim patří můj dík.

Dokončení práce bylo podpořeno grantem Ministerstva životního prostředí VaV: SP/2d4/61/08.

OBSAH

ABSTRAKT ... 5
ABSTRACT ... 6
1. ÚVOD ... 7
2. CÍLE PRÁCE ... 8
3. PŘEHLED LITERATURY ... 9
3.1 Hlasový repertoár rodu *Spermophilus* ... 9
3.2 Varovné signály rodu *Spermophilus* ... 13
3.2.1 Varovné signály u řádu hlodavců (Rodentia) ... 13
3.2.2 Typy varovných signálů ... 13
3.2.3 Systematika a varovné signály u rodu *Spermophilus* ... 16
3.2.4 Vnitrodruhová variabilita akustických varovných signálů ... 16
3.2.5 Reakce na varovné signály a role učení ... 17
3.2.6 Vliv antropogenního hluku na strukturu varovných signálů ... 18
3.3 Hlasový repertoár a varovné signály sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*) ... 19
4. MATERIÁL A METODIKA ... 22
4.1 Lokality a studované populace ... 22
4.2 Nahrávací zařízení ... 22
4.3 Metodika nahrávání ... 22
4.4 Metodika odchytu a značení ... 24
4.5 Akustická analýza ... 24
4.5.1 Akustická analýza hlasových projevů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) ... 25
4.5.2 Akustická analýza varovných signálů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*) ... 26
4.6 Statistické zpracování ... 29
4.6.1 Deskriptivní statistika ... 29
4.6.2 Párová srovnání ... 29
4.6.3 Diskriminační analýza ... 29
5. VÝSLEDKY ... 33
5.1 Hlasový repertoár sysla obecného ... 33
5.1.1 Popis hlasového repertoáru ... 33
5.1.2 Ověření použité klasifikace ... 50
5.2 Akustické varovné signály sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*) ... 53
5.2.1 Porovnání varovných signálů sysla obecného a sysla taurského ... 53
5.2.2 Rozdíly v akustické struktuře varovných signálů jednotlivých jedinců sysla obecného (*Spermophilus citellus*) ... 58
5.2.3 Rozdíly v akustické struktuře varovných signálů jednotlivých jedinců sysla taurského (*Spermophilus taurensis*) ... 69
5.2.4 Porovnání varovných signálů samců a samic sysla taurského ... 80
6. DISKUZE ... 82
6.1 Hlasový repertoár sysla obecného (*Spermophilus citellus*) ... 82
6.2 Varovné signály sysla obecného (*S. citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*) ... 83
7. SOUHRN ... 87
8. LITERATURA ... 89

ABSTRAKT

Akustická komunikace a varovné signály sysla obecného a nedávno popsaného sysla taurského byly v minulosti jen velmi málo zkoumány. Cílem této práce proto bylo získat základní informace o akustické komunikaci uvedených druhů hlodavců. Bylo zjištěno, že sysel obecný vydává 6 vokálních (*growl, rapid growl, scream, squeak, chirp, whistle*) a 1 nevokální (*tooth chatter*) zvuk. Tyto zvuky jsou vydávány při bezprostředním ohrožení života, během vzájemných kontaktů a po zaregistrování predátora. Varovným signálem obou druhů je tonální harmonický hlasový projev *whistle*. Nejčastěji se skládá ze dvou odlišných elementů, které mohou splývat, mohou se překrývat v čase nebo mohou být odděleny intervalem. První element se vyznačuje konstantní frekvencí, zatímco druhý element je o něco více frekvenčně modulován. Někteří jedinci obou druhů vydávají varovné signály tvořené jen jedním elementem. Na základě rozdílů v akustické struktuře varovných signálů je u obou druhů možné rozlišovat různé jedince. U sysla taurského byly nalezeny rozdíly mezi varovnými signály samců a samic.

Klíčová slova: *Spermophilus citellus, Spermophilus taurensis*, Sciuridae, sysel, antipredační chování, akustická komunikace, vokalizace, hlasový repertoár, varovný signál.

ABSTRACT

Since now, acoustic communication and alarm calls of European ground squirrel and the recently described *S. taurensis* have been poorly studied. Aim of this study is to make first steps in studying and understanding their acoustic communication and alarm calls. It was found, that the European ground squirrel produces 6 vocal (*growl, rapid growl, scream, squeak, chirp, whistle*) and 1 nonvocal (*tooth chatter*) sounds. These sounds are produced when sousliks are directly threatened by predator or during their social contacts. The alarm call of European ground squirrel as well as of *S. taurensis* is the *whistle*. It usually consists of two different elements, which can be fused, overlapped in time or separated by short interval. The first element has a constant frequency, while the second one has little frequency modulation. In some cases, one of these elements can be missing. The study reveals individual variation in the alarm calls in both species. Sexual differences in alarm calls of *S. taurensis* were found.

Keywords: *Spermophilus citellus*, *Spermophilus taurensis*, Sciuridae, ground squirrel, antipredator behaviour, acoustic communication, vocalization, vocal repertoire, alarm call.

1. ÚVOD

Sysel obecný, *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766) je zástupcem početné skupiny tzv. zemních veverek z tribu Marmotini, kam kromě rodu *Spermophilus* patří také rody *Ammospermophilus*, *Cynomys* a *Marmota*. Pro tuto skupinu hlodavců je charakteristické vydávání akustických varovných signálů v přítomnosti predátora. Problematika těchto varovných signálů byla u mnoha severoamerických a některých euroasijských druhů poměrně intenzivně studována. Varovným signálům těchto druhů byla věnována pozornost nejen z hlediska popisu jejich akustické struktury, ale také v kontextu evoluce, ontogeneze, ekologie a etologie. Většině Palearktických druhů však v tomto ohledu nebyla věnována příliš velká pozornost a výzkum jejich akustické komunikace se nachází ve svých počátcích. Mezi takové druhy patří i náš sysel obecný.

Sysel obecný se v minulosti těšil značnému zájmu zoologů, zprvu v roli významného polního škůdce, později v roli kriticky ohroženého druhu jak naší, tak i evropské fauny (podrobný přehled podávají GRULICH 1960, RUŽIČ 1978 a MATĚJŮ et al. 2007). Studiu jeho hlasových projevů se však věnovalo pouze několik autorů (NIKOL´SKII 1979, KOSHEV & PANDOURSKI 2008). Z klasické zoologické literatury se o akustické komunikaci a varovných signálech sysla obecného dozvídáme jen velmi málo. Většinou se jedná pouze o slovní popisy jeho hlasových projevů (GRULICH 1960, RUŽIČ 1978).

Sysel taurský, *Spermophilus taurensis* Gündüz et al., 2007 byl popsán teprve nedávno jako nový druh na základě morfologických a molekulárních dat. Tento druh, dříve neodlišovaný od sousedních populací sysla maloasijského (*S. xanthoprymnus*), obývá malý areál v západní části pohoří Taurus v jižním Turecku. Zatím je znám pouze z 8 lokalit rozprostřených na ploše cca 150 x 100 km (GÜNDÜZ et al. 2007). O jeho hlasových projevech a varovných signálech tedy prozatím nebylo známo vůbec nic.

2. CÍLE PRÁCE

Cílem této práce je učinit první kroky v zatím poměrně neprobádané oblasti života dvou druhů syslů. Práce je zaměřena především na dva základní problémy, jimiž jsou:

- Hlasový repertoár sysla obecného (*S. citellus*)
- Varovné signály sysla obecného (*S. citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

Problematika hlasového repertoáru je zaměřena na:

- Rozlišení typů hlasů, které jsou součástí hlasového repertoáru
- Detailnější popis těchto typů hlasů

Problematika varovných signálů je zaměřena na:

- Detailnější popis varovných signálů
- Mezidruhové srovnání varovných signálů
- Vnitrodruhovou variabilitu varovných signálů

Podkladem pro tuto práci byla téměř tříletá pozorování a nahrávání sysla obecného na lokalitě Letňany v Praze a několikadenní pozorování a nahrávání sysla taurského na lokalitě Yarpuz poblíž města Akseki v Turecku.

3. PŘEHLED LITERATURY

3.1 Hlasový repertoár rodu *Spermophilus*

Studiem celého hlasového repertoáru zástupců rodu *Spermophilus* se podrobněji zabývalo jen několik autorů:

● BALPH & BALPH (1966): *Spermophilus armatus*
● MATOCHA (1977): *Spermophilus tridecemlineatus*
● KOEPPL et al. (1978): *Spermophilus armatus, S. columbianus, S. elegans, S. richardsonii*, hybridi *S. elegans* x *S. richardsonii*
● FAGERSTONE (1987): *Spermophilus elegans, S. richardsonii*
● MATROSOVA et al. (2006): *Spermophilus suslicus*

Většina prací je zaměřena na širokou problematiku varovných signálů a v mnoha případech poskytuje jejich podrobnější popisy a spektrogramy:

● MELCHIOR (1971): *Spermophilus undulatus*
● OWINGS & VIRGINIA (1978): *Spermophilus beecheyi*
● OWINGS & LEGER (1980): *Spermophilus beecheyi*
● LEGER et al. (1980): *Spermophilus beecheyi*
● ROBINSON (1981): *Spermophilus beldingi*
● LEGER et al. (1984): *Spermophilus beldingi*
● DAVIS (1984): *Spermophilus richardsonii*
● WILSON & HARE (2004): *Spermophilus richardsonii*
● EILER & BANACK (2004): *Spermophilus lateralis, S. saturatus*
● SLOAN et al. (2005): *Spermophilus richardsonii*
● VOLODIN (2005): *Spermophilus suslicus*

Ze shrnutí dosavadních poznatků obsažených ve výše uvedených pracích vyplývá, že u rodu *Spermophilus* bylo dosud popsáno kolem osmnácti vokálních projevů (*chirp, churr, trill, chatter a chat, long purr, whiste, whisper call, purr, squeal, squeak, squawk, growl, chitter, grunt, short grunt, chirr, sharp, pant*) a jeden projev nevokální (*tooth chatter*). Jejich přehled

je uveden společně s jejich základními charakteristikami v tabulce (viz tab. č. 3-1). Je však třeba vzít v úvahu, že se jedná o výčet všech dosud popsaných a různě pojmenovaných zvuků bez ohledu na to, že v některých případech se může jednat o jeden a ten samý hlasový projev, který byl pouze odlišně pojmenován různými autory. Např. ROBINSON (1981) uvádí, že *trill* sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*) je shodný s hlasovým projevem *churr*, jak jej dříve u tohoto druhu popsal a pojmenoval TURNER (1973). I u dalších druhů syslů nacházíme nápadné shody ve struktuře těchto dvou zvuků, které by mohly naznačovat, že se jedná o tentýž hlasový projev.

Obecně platí, že součástí hlasového repertoáru všech druhů jsou:

- varovné signály (*alarm calls*)
- úzkostné hlasy (*distress calls*)
- kontaktní (sociální) hlasy (*social calls*)

Přiřazení určitého zvuku do jedné z těchto kategorií není vždy jednoznačné. Některé zvuky se uplatňují nejen jako varovné signály, ale jsou vydávány i během páření nebo bývají zakomponovány do sérií úzkostných volání, která zvířata vydávají jak při bezprostředním ohrožení života tak i při vzájemných kontaktech. Samci sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*) a sysla kolumbijského (*S. columbianus*) se po kopulaci ozývají hlasovým projevem (*chirp*), který je u těchto druhů jinak užíván také jako varovný signál (LEGER et al. 1984, MANNO et al. 2007).

Tab. č. 3-1: Přehled hlasových projevů popsaných u rodu *Spermophilus*.

Vokalizace	Český název	Druhy	Základní charakteristika	Význam/funkce	Zdroje
Chirp	cvrlikání štěbetání	*S. armatus, S. columbianus, S. beldingi, S. elegans, S. richardsonii*	nejčastěji v sériích tonální zvuk někdy harmonické tóny vyšší počáteční a nižší konečná frekvence	varovný signál agresivní chování pokopulační hlas	BALPH & BALPH 1966, KOEPPL et al. 1978, MANNO et al. 2007, ROBINSON 1981, LEGER et al. 1984, FAGERSTONE 1987, SLOAN et al. 2005, DAVIS 1984
Churr	cvrkání cvrlikání	*S. armatus, S. columbianus, S. elegans, S. richardsonii*	v sériích se slábnoucí intenzitou tonální zvuk někdy harmonické tóny	varovný signál agresivní chování	BALPH & BALPH 1966, KOEPPL et al. 1978, FAGERSTONE 1987
Trill	trylek	*S. tridecemlineatus , S. beldingi, S. lateralis, S. saturatus*	v sériích čistý zvuk někdy harmonické tóny	varovný signál agresivní chování pokopulační hlas	MATOCHA 1977, LEGER et al. 1984, ROBINSON 1981, EILER & BANACK 2004
Chat a Chatter	štěbetání švitoření	*S. undulatus, S. beecheyi, S. suslicus*	v sériích tonální zvuk (někdy s podílem šumu) někdy harmonické tóny	varovný signál ohrožení života	MELCHIOR 1971, OWINGS & VIRGINIA 1978, OWINGS & LEGER 1980, MATROSOVA et al. 2006
Long purr	táhlé vrnění	*S. tridecemlineatus*	v sériích	varovný signál	MATOCHA 1977
Whistle	hvizd	*S. beecheyi, S. undulatus, S. beldingi, S. richardsonii, S. columbianus, S. suslicus*	jeden element tonální a harmonický zvuk minimální frekvenční modulace	varovný signál	LEGER et al. 1980, OWINGS & VIRGINIA 1978, MELCHIOR 1971, LEGER et al. 1984, DAVIS 1984, SLOAN et al. 2004, KOEPPL et al. 1978, MATROSOVA et al. 2006
Whisper call	šepot ultrazvukový hvizd	*S. richardsonii*	jeden tonální element minimální frekvenční modulace dominantní frekvence 50 kHz	varovný signál	WILSON & HARE 2004, 2006
Purr	vrnění	*S. tridecemlineatus*	v sériích o nízké intenzitě	rozrušení	MATOCHA 1977

Vokalizace	Český název	Druhy	Základní charakteristika	Význam/funkce	Zdroje
Squeal	kňučení	*S. armatur, S. richardsonii, S. elegans*	velmi variabilní harmonický zvuk bez šumu	agresivní chování ohrožení života	BALPH & BALPH 1966, FAGERSTONE 1987, KOEPPL et al. 1978
Squeak	kvičení	*S tridecemlineatus*	délka trvání 0,29 ± 0,02 s dominantní frekvence 5415 ± 140 Hz	agresivní chování ohrožení života	MATOCHA 1977
Squawk	vřeštění	*S. armatus*	chraptivý zvuk	agresivní chování	BALPH & BALPH 1966
Growl	vrčení	*S. armatus, S. columbianus, S. elegans, S. richardsonii, S. tridecemlineatus*	širokospektrální zvuk hluková charakteristika	agresivní chování ohrožení života	BALPH & BALPH 1966, KOEPPL et al. 1978, MATOCHA 1977, FAGERSTONE 1987
Chitter	štěbetání	*S. columbianus*	v sériích jednotlivé elementy s klesající frekvencí	stres	KOEPPL et al. 1978
Grunt	vrčení	*S. suslicus*	širokospektrální zvuk hluková charakteristika	ohrožení života	MATROSOVA et al. 2006
Short grunt	chrochtání	*S. suslicus*	v sériích jednotlivé elementy se širokospektrální a hlukovou charakteristikou	ohrožení života	MATROSOVA et al. 2006
Chirr	cvrlikání	*S. suslicus*	širokospektrální zvuk hluková charakteristika	ohrožení života	MATROSOVA et al. 2006
Snarl	vrčení bručení	*S. suslicus*	dlouhý zvuk hluková charakteritika	ohrožení života	MATROSOVA et al. 2006
Pant	funění	*S. suslicus*	série hlasitých výdechů	ohrožení života	MATROSOVA et al. 2006
Tooth chatter	cvakání zubů	*S. armatus, S. columbianus, S. elegans, S. richardsonii, S. tridecemlineatus*	nevokální zvuk v sériích velký frekvenční rozsah	agresivní chování ohrožení života	BALPH & BALPH 1966, FAGERSTONE 1987, KOEPPL et al. 1978, MATOCHA 1977

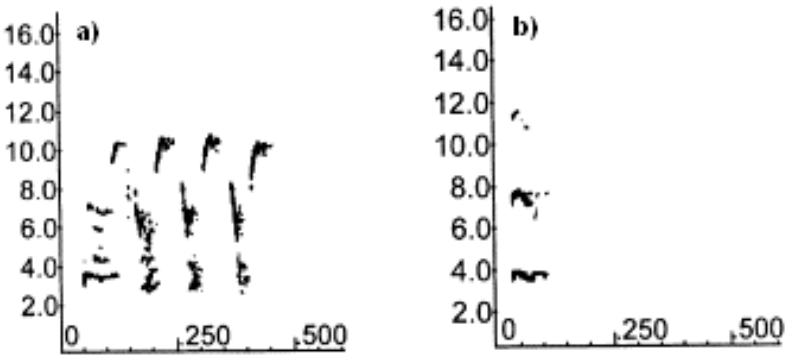
3.2 Varovné signály rodu *Spermophilus*

3.2.1 Varovné signály u řádu hlodavců (Rodentia)

Vydávání akustických varovných signálů v přítomnosti predátora je mezi hlodavci rozšířené především u tzv. zemních veverek z tribu Marmotini, kam patří rody *Marmota*, *Cynomys*, *Ammospermophilus* a také rod *Spermophilus* (WARING 1970, MELCHIOR 1971, OWINGS & VIRGINIA 1978, ROBINSON 1981, DAVIS 1984, BOLLES 1988, GANNON & LAWLOR 1989, BLUMSTEIN 1995, BLUMSTEIN & ARMITAGE 1997). Z čeledi veverkovitých (Sciuridae) se tímto chováním dále vyznačují například rody *Tamias, Eutamias*, *Tamiasciurus a Callosciurus* (SMITH 1978, TAMURA & YONG 1993, BURKE DA SILVA et al. 1994, GREENE & MEAGHER 1998). Kromě bubnování zadními končetinami, tzv. footdrumming, vydává v přítomnosti predátorů vokální varovné signály pískomil velký *(Rhombomys opimus)*, který je jediným zástupcem podčeledi pískomilů (Gerbilinae), u něhož je takové chování známo (RANDALL et al. 2000, RANDALL & ROGOVIN 2002, RANDALL et al. 2005). Akustické varovné signály vydávají i oba druhy myší rodu *Parotomys* (Muridae, Rodentia), které jsou díky tomu známy také pod pojmem tzv. *whistling rats* (LE ROUX et al. 2001).

3.2.2 Typy varovných signálů

Podrobný popis a charakteristika všech typů varovných signálů rodu *Spermophilus* jsou uvedeny v kapitole 3.1 a v tabulce č. 3-1. Shrnutím informací obsažených v dostupné literatuře lze dospět k závěru, že některé druhy rodu *Spermophilus*, především ty severoamerické, mají ve svém hlasovém repertoáru dva typy varovných signálů (viz obr. č. 3-1). Jednoslabičné tonální, krátce trvající signály (např. *chirp* a *whistle*) bývají vydávány hlavně při setkání s rychle letícím dravcem. Tyto často vysokofrekvenční signály jsou díky své krátké době trvání, ale i díky malé frekvenční modulaci pro predátory velice těžce lokalizovatelné a představují proto vhodný varovný prostředek při vysoce nebezpečných a riskantních situacích. Naopak víceslabičné dlouhotrvající signály (*churr*, *chatter* a *trill*) jsou nejčastěji vydávány při setkání s pozemními predátory, které lze zaregistrovat již na velkou vzdálenost a kde není zapotřebí okamžitý únik do bezpečí (KOEPPL et al. 1978, OWINGS & VIRGINIA 1978, ROBINSON 1981, LEGER et al. 1984).



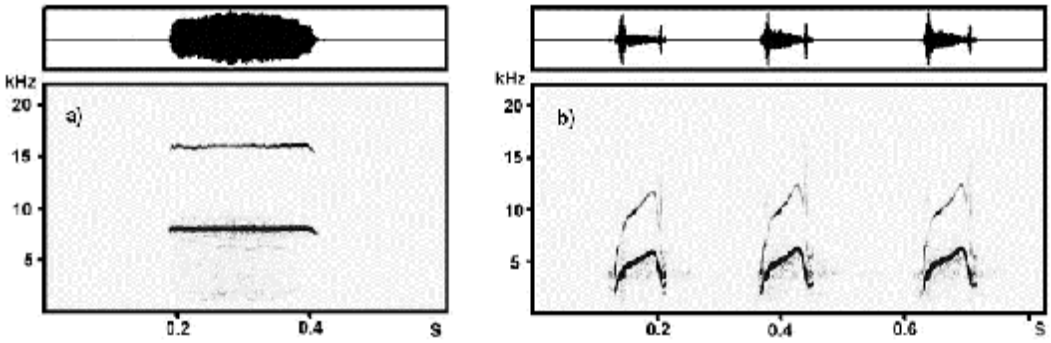
Obr. 3-1: Spektrogramy akustických varovných signálů *chatter* (a) a *whistle* (b) vydávaných syslem skalním (*Spermophilus beecheyi*). Převzato z HANSON & COSS 2001.

Rozdílné varovné signály rodu *Spermophilus* i mnoha dalších hlodavců však zřejmě nejsou vydávány přímo v závislosti na typu predátora, jako tomu je u některých primátů (SEYFARTH et al. 1980), ale spíše v závislosti na momentální míře rizika, které setkání s ním přináší. Například šelma, která se připlíží na velmi malou vzdálenost, vyvolá u zvířete, které ji zaregistrovalo, varovný signál, jež je obvykle vydáván v přítomnosti dravce (LEGER et al. 1980, 1984). Výjimkou by mohli být zástupci rodu *Cynomys*, u nichž je známo, že jsou schopni prostřednictvím velké variability v jediném typu varovného signálu sdělovat velké množství informací nejen o druhu, ale i velikosti, tvaru a barvě predátora. Jejich varovné signály by tedy mohly být nositeli sémantické informace (SLOBODCHIKOFF et al. 1991, ACKERS & SLOBODCHIKOFF 1999, FREDERIKSEN & SLOBODCHIKOFF 2007). Velkou variabilitu v rámci jednoho varovného signálu odvíjející se od typu predátora známe v rodě *Spermophilus* zatím jen u sysla skalního (*Spermophilus beecheyi*) (OWINGS & LEGER 1980). Naopak v závislosti na typu predátora a nikoliv na míře rizika vydává zřejmě své rozdílné varovné signály severoamerický čikarí červený (*Tamiasciurus hudsonicus*). K výše zmíněným záměnám varovných signálů při různých setkáních se stejným typem predátora u něj totiž dochází jen zcela výjimečně. Určitý typ varovného signálu je zde tedy velmi úzce spjat s typem predátora (GREENE & MEAGHER 1998).

Zástupci rodu *Spermophilus* stejně jako většina dalších druhů hlodavců tedy sděluje prostřednictvím svých varovných signálů informaci o riskantnosti situace, zatímco jen několik druhů hlodavců sděluje informaci o typu predátora. Jako jedno z vysvětlení toho, proč se u různých skupin živočichů vyvinuly rozdílné způsoby komunikace a jiné typy signálů

(„*externally referential*“ nebo „*urgency-based*“) by mohla být skutečnost, že obývají rozdílná prostředí, která se významně podílela na rozvoji jejich komunikace. Druhy obývající prostředí bez hustší vegetace, pohybující se převážně po zemi volí v případě nebezpečí nejúčinnější strategii úniku, kterou je útěk do nory. Naopak druhy obývající zalesněná prostředí a pohybující se ve větvích stromů mohou často volit z několika různých strategií úniku. Tyto strategie úniku mohou být odlišné a záviset na typu predátora. Proto pro ně může být informace o typu predátora ve varovných signálech mnohem užitečnější než pro druhy obývající otevřené biotopy (MORTON 1975).

Většina druhů rodu *Spermophilus* obývajících hlavně Eurasii má ve svém hlasovém repertoáru jen jeden varovný signál (*whistle*) užívaný při setkání jak s pozemními predátory tak s dravci (viz obr. č. 3-2) (NIKOĽSKII & RUMYANTSEV 2004, VOLODIN 2005, MATROSOVA et al. 2006, KOSHEV & PANDOURSKI 2008). Výjimku z této kategorie představují sysel Parryův (*Spermophilus parryi*) a sysel dlouhoocasý (*S. undulatus*), kteří se v minulosti zřejmě rozšířili do Eurasie ze Severní Ameriky přes Beringovu úžinu a mají tedy mnoho společného se severoamerickými druhy včetně dvou typů varovných signálů ve svém repertoáru (HARRISON et al. 2003, MATROSOVA et al. 2006).



Obr. 3-2: Spektrogramy a amplitudní křivky akustických varovných signálů sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*) (a) a sysla žlutého (*Spermophilus fulvus*) (b). Převzato z MATROSOVA et al. 2007.

3.2.3 Systematika a varovné signály u rodu *Spermophilus*

Během evolučního procesu akustické varovné signály bezpochyby procházejí změnami a u jednotlivých druhů se vytvářejí rozdíly v jejich struktuře (NIKOĽSKII & RUMYANTSEV 2004). Mohou se proto uplatňovat i jako důležitý znak při řešení některých systematických otázek. Např. BOLLES (1980) porovnávala akustické varovné signály pěti druhů syslů rodu *Ammospermophilus* a na základě těchto signálů vypracovala jejich kladogram. SMITH (1978) se zabýval strukturou akustických varovných signálů u dvou druhů čikarí (*Tamiasciurus*) a zjistil, že se výrazně liší a uvedené druhy mohou být na jejich základě spolehlivě odlišeny. U čipmanků rodu *Eutamias* byly rozdíly v těchto signálech natolik odlišné, že bylo možné pouze na jejich základě spolehlivě rozlišovat sympatrické druhy (MILLER 1944, BRAND 1976). Také WARING (1970) poukazuje na to, že u zástupců rodu *Cynomys* jsou akustické varovné signály vhodným znakem pro identifikaci druhů v terénu.

Vzhledem k velké morfologické podobnosti některých zástupců rodu *Spermophilus* mohou být tyto někdy i velice nápadné rozdíly v akustických varovných signálech taktéž užitečné při řešení systematických otázek a při určování jednotlivých druhů (FAGERSTONE 1987). FAGERSTONE (1987) na základě rozdílů ve varovných signálech (*chirp* a *churr*) potvrzuje genetické rozdíly mezi syslem Richardsonovým (*Spermophilus richardsonii*) a syslem wyomingským (*S. elegans*). KOEPPL et al. (1978) se věnují popisu hlasového repertoáru hybridů těchto dvou druhů. Varovné signály hybridů (*chirp* a *churr*) jsou odlišné od varovných signálů obou rodičovských druhů. K podobným závěrům dospěl SMITH (1978), který studoval strukturu akustických varovných signálů u hybridů čikarí červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*) a čikarí Douglasova (*T. douglasii*). Tito hybridi vydávali tři typy varovných signálů a struktura každého typu měla něco ze struktury varovných signálů obou rodičovských druhů. Struktura varovných signálů je tedy do značné míry dědičná, což je výhoda pro studium systematiky. Rozdíly ve varovných signálech (*trill*) sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) a sysla zlatopruhého (*S. saturatus*) se zabývaly EILER & BANACK (2004). Zjištěné mezidruhové rozdíly byly větší než rozdíly mezi poddruhy *S. l. bernardinus*, *S. l. trepidus* a *S. l. chrysodeirus*.

3.2.4 Vnitrodruhová variabilita akustických varovných signálů

Struktura v rámci jednoho typu varovného signálu je do značné míry otázkou dědičnosti a je tedy pro každý druh charakteristická. Přesto však lze i v rámci jednoho druhu nalézt poměrně zásadní rozdíly ve struktuře těchto signálů mezi různými skupinami zvířat

nebo dokonce mezi různými jedinci. BALPH & BALPH (1966) popisují rozdíly ve varovných signálech (*chirp*) samců a samic sysla horského (*Spermophilus armatus*). U samic jsou tyto signály kratší a jejich frekvence je vyšší než u samců. Tyto rozdíly mohou být vysvětleny rozdílnou velikostí samců a samic. OWINGS & LEGER (1980) podobné rozdíly ve varovných signálech (*chatter*) samců a samic sysla skalního (*Spermophilus beecheyi*) nezachytili. Stejně tak ani VOLODIN (2005) u sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*). Obecný předpoklad, že tělesná velikost u savců koreluje se základní frekvencí hlasových projevů (MORTON 1977, OWINGS & MORTON 1998) se při srovnání varovných signálů mláďat a dospělých jedinců sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*) a sysla žlutého (*S. lateralis*) nepotvrdil. Základní frekvence varovných signálů mláďat obou druhů se zásadně nelišila od základní frekvence varovných signálů dospělých zvířat (MATROSOVA et al. 2007). MATROSOVA et al. (2007) podporují hypotézu, že tento jev lze vysvětlit jako „vokální mimikry“, kdy mláďata imitují hlasový projev dospělých, aby se vyhnula infanticidě a zvýšenému riziku predace. Existenci rozdílů ve struktuře varovných signálů dospělých jedinců a mláďat však nelze vyloučit, protože u některých druhů byly zjištěny rozdílné reakce dospělých jedinců na varovné signály mláďat a dospělých zvířat (HANSON & COSS 2001, BLUMSTEIN & DANIEL 2004).

V hlasových projevech mnoha druhů savců byla zaznamenána také individuální variabilita (SOUSA-LIMA et al. 2002, DARDEN et al. 2003, YIN & MCCOWAN 2004, JANIK et al. 2005, SOLTIS et al. 2005, SPROUL et al. 2006, VOLODINA et al. 2006). MCCOWAN & HOOPER (2002) zjistily, že struktura varovných signálů (*chirp*) sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*) je u každého jedince jiná a uvádějí, že tyto individuální rozdíly by mohly být užitečné během dalších studií při identifikaci jedinců, výzkumu disperze a populační dynamiky. Individuální variabilita ve struktuře varovných signálů byla popsána i u sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*) (VOLODIN 2005). Existence individuálních rozdílů ve varovných signálech a z toho plynoucí možnost rozpoznávat jejich původce jsou pro zvířata užitečné. Mohou tak odlišovat spolehlivé varovné signály od falešných poplachů nebo rozeznávat, zda byl varovný signál vydán blízkým sousedem či příbuzným (BLUMSTEIN et al. 2004). Jedinci sysla Richardsonova (*Spermophilus richardsonii*) jsou schopni rozlišovat varovné signály různých jedinců a reagují méně urgentně na ty „nespolehlivé“ (HARE 1998, HARE & ATKINS 2001).

3.2.5 Reakce na varovné signály a role učení

Ačkoliv vydávání akustických varovných signálů je bezpochyby do značné míry záležitostí dědičnosti, v osvojování vhodných odpovědí a reakcí na tyto signály hraje určitou

roli učení. Mláďata sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*) nedokázala bezprostředně po opuštění své mateřské nory rozeznávat akustické varovné signály od jiných akustických signálů a patřičně na ně odpovídat. Naučila se tomu však během následujících pěti dní (MATEO 1996a). Experimentálně bylo zjištěno, že nepřítomnost matky má na rozvoj tohoto chování mláďat vliv nanejvýš v tom, že jej zpomalí (MATEO & HOLMES 1997). Při porovnávání mláďat žijících ve volné přírodě a mláďat žijících v chovných zařízeních v péči člověka bylo zjištěno, že mláďata z volné přírody se naučila rozeznávat akustické varovné signály od jiných akustických signálů o něco rychleji než mláďata z chovných zařízení. Reakce mláďat z chovných zařízení na akustické varovné signály lze označit za „přehnané“ (MATEO & HOLMES 1999b). Jistá plasticita v reakcích na varovné signály, kterým se mláďata teprve učí krátce po opuštění své mateřské nory by mohla mít své opodstatnění v tom, že antipredační chování může být „ušito na míru“ prostředí, v němž zvířata žijí a predátorům, se kterými se setkávají (MATEO & HOLMES 1999b).

Ostražitostí a reakcemi na varovné signály u mláďat se zabývali i LOUGHRY & MCDONOUGH (1989). U jimi studovaného sysla skalního (*Spermophilus beecheyi*) se reakce na varovné signály u mláďat a dospělých jedinců příliš nelišily. Chování mláďat se lišilo pouze v tom, že byla celkově méně ostražitá než dospělí jedinci.

Roli učení v osvojování si reakcí na varovné signály prokázal experimentálně i SHRINER (1999). U sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) prokázal schopnost naučit se vnímat zcela neznámý akustický signál jako signál varovný. Podobný jev lze také pozorovat přímo ve volné přírodě. Soužití dvou vzájemně nekonkurujících si druhů, sysla zlatavého (*Spermophilus lateralis*) a sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*), kteří jsou vystaveni útokům stejných predátorů, zejména orlů (*Aquila chrysaetos*) a kojotů (*Canis latrans*), vedlo u obou těchto druhů ke schopnosti vzájemně rozeznávat své akustické varovné signály a reagovat na ně (SHRINER 1998).

3.2.6 Vliv antropogenního hluku na strukturu varovných signálů

Struktura varovných signálů je z velké části ovlivněna i prostředím, v němž zvířata žijí. V současné době žijí některé druhy zemních veverkovitých hlodavců v oblastech silného zalidnění, které s sebou přináší i nežádoucí hluk. Domovem několika kolonií sysla obecného (*Spermophilus citellus*) jsou sportovní letiště (CEPÁKOVÁ & HULOVÁ 2002). Známy jsou také kolonie sysla skalního (*Spermophilus beecheyi*), které žijí poblíž větrných turbín a dálnic

(RABIN et al. 2003, RABIN et al. 2006). V kolonii žijící poblíž dálnice, která produkovala hluk o intenzitě 82-86 dB a frekvenci kolem 4 kHz byly prokázány změny ve varovných signálech (*chatter*). Frekvence prvního harmonického tónu zůstala nezměněna (2,8-5,1 kHz), ale frekvence s maximální amplitudou se posunula na druhý až třetí harmonický tón, kde nedocházelo k překrývání s okolním hlukem (RABIN et al. 2003).

3.3 Hlasový repertoár a varovné signály sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

O hlasovém repertoáru a akustických varovných signálech těchto dvou druhů se v dostupné literatuře dozvídáme jen okrajově. GRULICH (1960) ve své rozsáhlé práci o syslu obecném (*Spermophilus citellus*) uvádí, že se sysli ozývají pronikavým hvizdem, který zvyšuje ostražitost v kolonii. Dále zmiňuje, že mláďata držící se poblíž mateřských nor si mezi sebou hrají a pohvizdují. Bylo také popsáno, že v případě bezprostředního ohrožení života nebo během rvaček vydávají sysli pronikavý křik (RUŽIČ 1978).

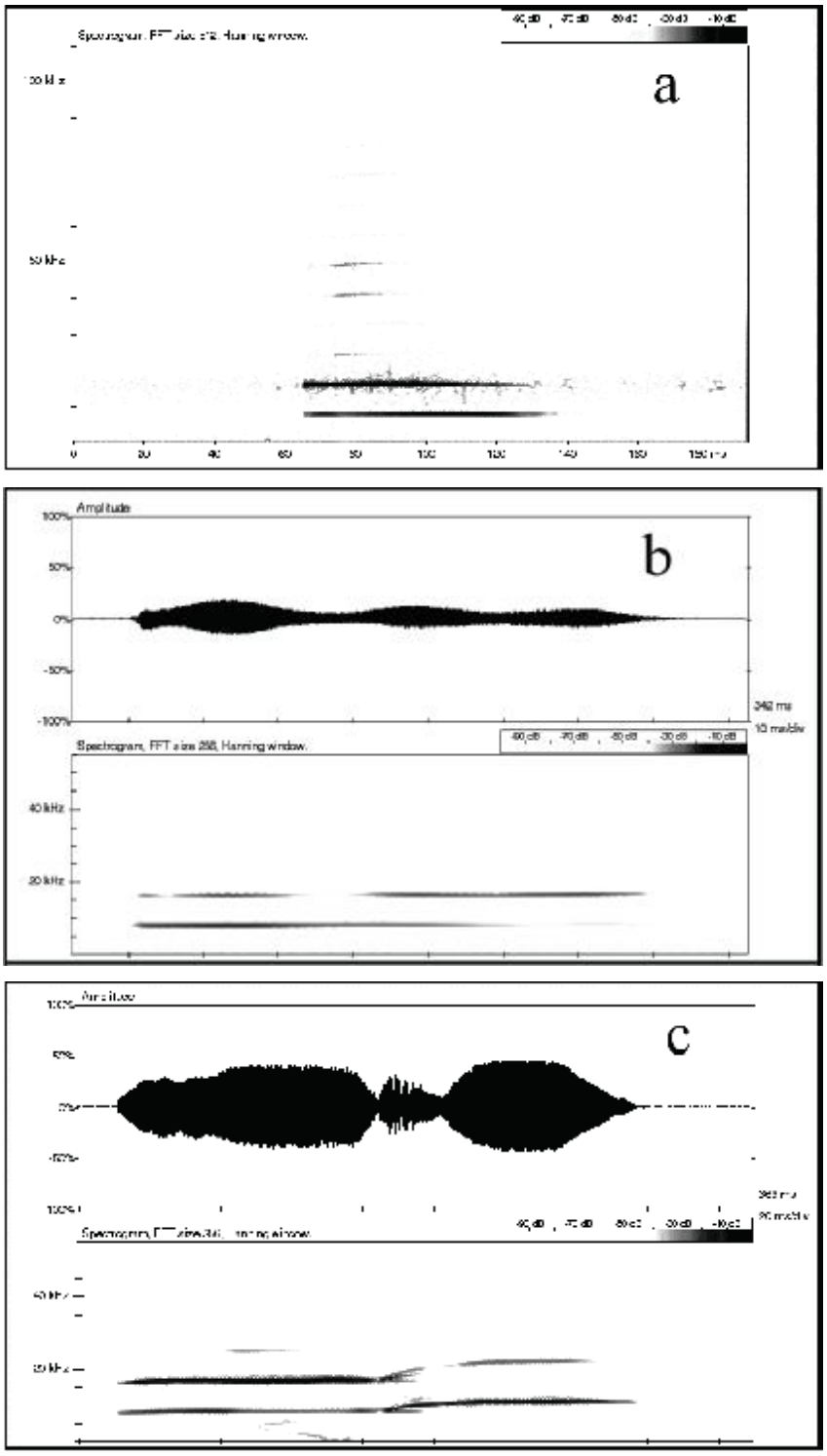
Zdokonalení nahrávacích zařízení a počítačových softwarů s sebou přineslo nové možnosti v oblasti výzkumu akustických projevů živočichů. Zpočátku převažovaly deskriptivní práce popisující detailní strukturu akustických signálů, avšak v současné době je kladen důraz především na výzkum akustické komunikace v kontextu evoluce, ontogeneze, ekologie a etologie. Nicméně možná vzhledem k rozšíření sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*), které je omezeno jen na část střední a východní Evropy, resp. na pohoří Taurus v Malé Asii, nebyla studiu jejich akustických projevů věnována dostatečná pozornost a výzkum této problematiky se nachází ve svých počátcích.

První spektrogramy varovného signálu sysla obecného (*S. citellus*) získané od dvou jedinců z Moldávie (jednoho z volné přírody a jednoho chovaného v zajetí) publikoval NIKOĽSKII (1979). GEORGIEV et al. (2004) studovali 16 varovných signálů jednoho jedince sysla obecného (*S. citellus*) z severovýchodního Bulharska. Jednalo se o krátké tonální zvuky bez frekvenční modulace a harmonických tónů. Frekvence se pohybuje kolem 8 kHz. Ve studované populaci autoři nezaznamenali produkci ultrazvukových varovných signálů. První rozsáhlejší práci o struktuře a variabilitě varovných signálů syslů obecných žijících v západním Bulharsku (*S. citellus*) publikovali KOSHEV & PANDOURSKI (2008). Varovný signál se skládá ze dvou slabik o frekvencích 8 kHz a 12 kHz. Obě slabiky se mohou

překrývat v čase, mohou splývat dohromady nebo být odděleny maximálním intervalem 32,9 ms a jsou pravděpodobně produkovány dvěma odlišnými zdroji akustické energie. Některé signály však mohou být tvořeny jen jednou slabikou. Maximální energie leží na druhém harmonickém tónu. Doba trvání jednotlivých slabik je variabilní, doba trvání celé vokalizace nikoliv. Minimální doba trvání je 100 ms a maximální 200 ms (viz obr. č. 3-4). Frekvenční charakteristiky mají malou variabilitu, avšak u obou populací, které autoři studovali se zřetelně liší. Středem vědeckého zájmu jsou tedy zatím především varovné signály, spektrogramy jiných hlasových projevů tohoto druhu dosud nebyly publikovány.

Obr. 3-3: Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) (vlevo) a sysel taurský (*S. taurensis*) (vpravo).

Vůbec nic pak není známo o hlasových projevech sysla taurského (*S. taurensis*). Jedná se o teprve nedávno popsaný druh (GÜNDÜZ et al. 2007), který byl na základě genetických a morfologických dat odlišen od sysla maloasijského (*S. xanthoprymnus*). NIKOĽSKII (1979) popisuje ve své práci, že varovný signál tohoto druhu se skládá ze dvou odlišných elementů.



Obr. 3-4: Spektrogramy a amplitudní křivky akustických varovných signálů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) tvořené pouze první fází (a,b) a tvořené oběma vzájemně splývajícími fázemi (c). Převzato z KOSHEV & PANDOURSKI 2008.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Lokality a studované populace

Studium hlasových projevů a varovných signálů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) probíhalo na lokalitě NPP Letňany v Praze (N 50°07´, E 14°31´, 270 m n.m.). Jedná se o cca 70 ha velkou travnatou plochu, která je z větší části užívána jako sportovní letiště. Menší část na východním okraji lokality slouží jako cvičná golfová plocha. Lokalita byla vyhlášena národní přírodní památkou vyhláškou MŽP č. 184/2005 Sb. s platností od 1.6. 2005. Odhadovaná početnost populace v roce 2006 se pohybovala kolem 600 jedinců a lze ji hodnotit jako stabilní. Zdá se, že v posledních letech dosáhla tato lokalita své nosné kapacity (MATĚJŮ et al. 2007). Nahrávky byly pořízovány v průběhu klidných slunných dní od března do srpna v letech 2006, 2007 a 2008.

Studium varovných signálů sysla taurského (*Spermophilus taurensis*) probíhalo na typové lokalitě tohoto druhu - Yarpuz, Akseki, distr. Antalya (N 37°08´, E 31°53´, 1542 m n.m.), která leží v pohoří Taurus v jižním Turecku. Lokalita slouží přes letní měsíce jako pastviny pro stáda dobytka. V dostupné literatuře chybí informace o velikosti zde žijící populace. Nahrávky byly pořízeny během šesti dní (8.-13.8.) v roce 2007.

4.2 Nahrávací zařízení

Nahrávky byly pořízeny za pomoci směrových mikrofonů RODE NTG-2 (frekvenční odezva 20-20 000 Hz), Audio-Technica ATR55 Telemike (frekvenční odezva 70-18 000 Hz) a digitálního nahrávače SONY MZ-RH10 se samplovací frekvencí 44,1 kHz (16 bitů).

4.3 Metodika nahrávání

Pro studium hlasového repertoáru sysla obecného byly nahrávky pořizovány následujícími způsoby:

1. Někteří jedinci, kteří byli odchyceni do živolovných pastí a s nimiž bylo následně manipulováno za účely sběru morfometrických dat (např. vážení, určení pohlaví a pohlavní

aktivity) vydávali během tohoto procesu pestrou škálu zvuků. Tyto zvuky byly pravidelně nahrávány.

2. Na přítomnost člověka na lokalitě reagovali někteří jedinci vydáváním varovných signálů. Tyto signály byly nahrávány za pomoci směrového mikrofonu z co nejmenší možné vzdálenosti, na kterou zvířata ještě tolerovala přítomnost člověka držícího nahrávací zařízení a neprchala do nory. Jednalo se většinou o vzdálenost 3-5 metrů.

3. V jednom případě byly nahrávány zvuky vydávané dvěma jedinci, kteří se nechtěně setkali v jedné noře, kam se v rychlosti skryli po vyplašení.

4. V období rozmnožování, kdy docházelo k četným setkáním jednotlivých zvířat byl k několika norám umístěn směrový mikrofon propojený s nahrávačem na větší vzdálenost, aby byli sysli co nejméně rušeni přítomností člověka a bylo možné nahrát hlasové projevy doprovázející jejich setkání.

V prvním a druhém případě byla metoda nahrávání úspěšná a v kombinaci s vhodným nahrávacím zařízením bylo pořízeno mnoho kvalitních nahrávek. Ve třetím případě se jednalo spíše o náhodný jev, byly však pořízeny kvalitní nahrávky zvuků, vydávaných během vzájemného kontaktu dvou jedinců v noře. Poslední metoda nebyla příliš úspěšná především z hlediska časové náročnosti a také pro nízkou kvalitu nahrávek, která byla nejspíš způsobena volbou nevhodného typu mikrofonu.

Pro detailnější studium struktury a variability varovných signálů u sysla obecného a sysla taurského bylo nezbytné pořídit dostatečné množství nahrávek těchto signálů a zjistit pohlaví a přibližný věk nahrávaných jedinců. Za tímto účelem bylo na lokalitě Letňany odchyceno a rozdílně označeno několik zvířat. Následné pokusy o vyhledání těchto jedinců a nahrání jejich varovných signálů byly sice nakonec úspěšné, avšak časově velmi náročné. Někteří varovné signály v přítomnosti člověka vůbec nevydávali.

Jako mnohem účinnější se ukázala metoda, kdy byly nejprve nahrány varovné signály náhodně vybraných „spolupracujících“ jedinců a ti byli následně odchyceni, identifikováni a jednoduše označeni, aby se zabránilo jejich opakovanému nahrání. Tato metoda spočívala u obou zkoumaných druhů ve vyhledání vhodného jedince, který se po přiblížení člověka na malou vzdálenost schoval ve své noře. Často však již po velmi krátké době vylézal ven a na přítomnost člověka sedícího v blízkosti své nory (3-5 m) s nahrávacím zařízením reagoval vydáváním varovných signálů v dlouhých sériích. Takto bylo od každého z 9 nahrávaných jedinců sysla obecného a 10 nahrávaných jedinců sysla taurského získáno dostatečné množství varovných signálů pro následnou akustickou analýzu.

4.4 Metodika odchytu a značení

Bezprostředně po nahrání dostatečného množství varovných signálů byli jejich původci odchyceni přímo v noře, odkud vokalizovali. K odchytu byla použita smyčka z pevného tenkého provázku, která byla nastražena u vchodu do nory a ukotvena kolíčkem (MATĚJŮ 2004). Po úspěšném odchytu bylo u syslů určeno pohlaví a byli zváženi s přesností na 5g pružinovou váhou Pesola (max. 600g). Malé místo na hřbetě bylo označeno černou barvou na vlasy značky Pallete, aby byli již nahraní jedinci v budoucnu rozpoznatelní a zamezilo se jejich opětovnému nahrávání. Takto označená zvířata jsou rozeznatelná déle než jeden měsíc (viz tab. č. 4-1).

Tab. 4-1: Přehled odchycených a označených jedinců na lokalitě Letňany a jejich další pozorování během sezóny 2007. *****) Samice byly pozorovány u nor s mláďaty.

Jedinec	Pohlaví	Hmotnost (g)	Datum odchytu	Pozorování
1	♂	278	16.4.	30.4.
2	♂	250	3.5.	14.5., 25.5., 13.6., 20.6.
3	♂	310	3.5.	14.5.
4	♀	215	3.5.	14.5., 25.5., 13.6.*****, 14.6., 18.6.
5	♀	225	3.5.	14.5., 25.5., 13.6.*****, 19.6.
6	♂	290	18.6.	26.7., 27.7.
7	♀	200	19.6.	16.7., 17.7., 19.7., 26.7.
8	♀	175	19.7.	-
9	♀	170	19.7.	16.8.

Odchyt a značení sysla obecného na lokalitě NPP Letňany bylo povoleno výjimkou ze zákona č. 114/1992 (číslo rozhodnutí 00052/CK/SR/06).

4.5 Akustická analýza

Nahrávky byly analyzovány pomocí počítačového programu Avisoft SASLab Pro 4.38 (SPECHT 2006). Samplovací frekvence všech souborů byla 44,1 kHz.

Vizualizace a měření časových a frekvenčních parametrů jednotlivých zvuků proběhlo prostřednictvím spektrogramů, u nichž byly zvoleny následující parametry: FFT-lenght 512, frame size 50%, overlap 93.75%, Hamming window. Toto nastavení vedlo k frekvenčnímu rozlišení 86 Hz, časovému rozlišení 0.73 ms a frekvenční šířce pásma 224 Hz.

Byly provedeny dvě akustické analýzy:

1. analýza hlasového repertoáru sysla obecného (*S. citellus*)
2. analýza varovných signálů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

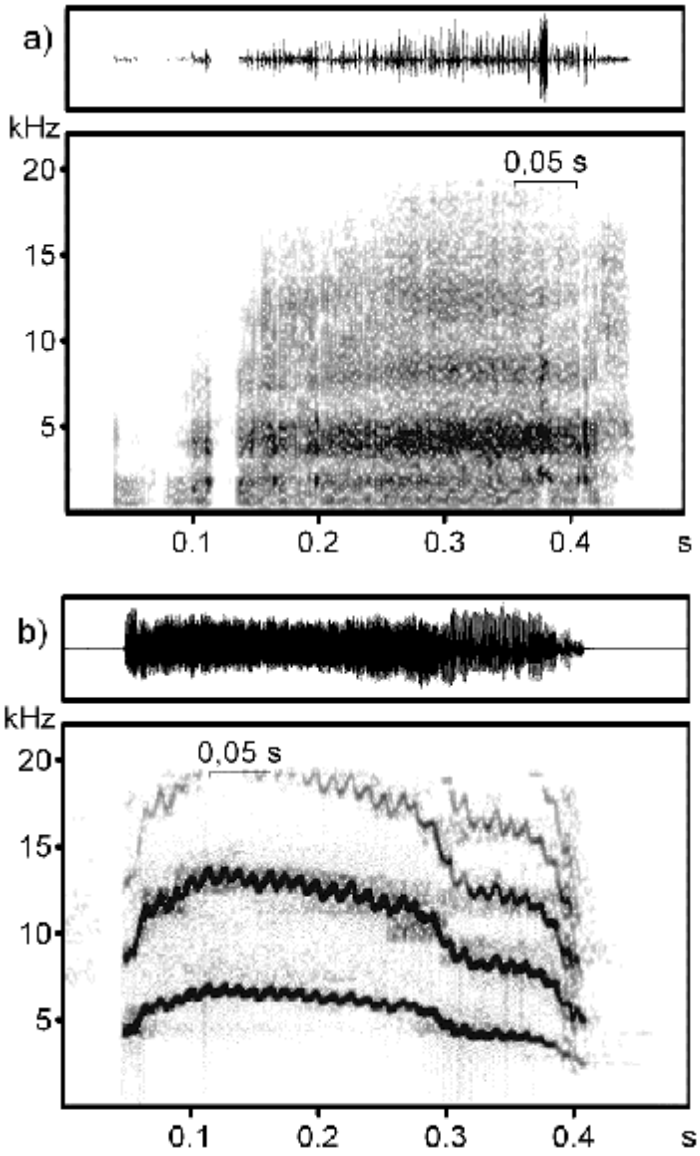
4.5.1 Akustická analýza hlasových projevů sysla obecného (*Spermophilus citellus*)

Hlasový repertoár sysla obecného zahrnuje jak tónické harmonické hlasy, tak celou řadu širokospektrálních hlasů. Do analýzy jeho hlasového repertoáru byly tedy zahrnuty jen ty parametry, které se vyskytovaly u obou typů hlasů. Celkem byly měřeny dva časové a sedm spektrálních parametrů. Měřenými časovými parametry byla celková délka zvuku (DUR) a úsek do maximální amplitudy (DISTTOMAX). Měřenými spektrálními parametry byly frekvence maximální amplitudy (PEAKF), minimální frekvence (MINF), maximální frekvence (MAXF), frekvenční rozsah (BDWTH), 25%, 50% a 75% kvartil (25%Q, 50%Q a 75%Q). Tyto spektrální parametry byly měřeny za pomoci funkce Spectral Characteristics a měření se řídila následujícími pravidly:

1. U širokospektrálních zvuků byly parametry měřeny z 0.05 s trvajícího úseku v místě maximální amplitudy (viz obr. 4-3a).
2. U tonálních zvuků s výraznou frekvenční modulací byly parametry měřeny v 0.05 s trvajícím úseku v místě maximální frekvence, kde se nalézalo frekvenční plató s minimální frekvenční modulací (viz obr. 4-3b).

V případě, že byly zvuky kratší než 0.05 s, byly spektrální parametry měřeny z celého zvuku.

Pro potřeby deskriptivní statistiky byl u zvuků, které byly vydávány v sériích automaticky měřen i časový interval mezi jednotlivými zvuky (INT) a u varovných signálů počáteční a konečná frekvence obou elementů (STARTF1, ENDF1, STARTF2, ENDF2).



Obr. 4-3: Spektrogramy a amplitudní křivky širokospektrálních zvuků hlukové charakteristiky (a) a harmonických zvuků (b) s vyznačením 0.05 s trvajících úseků měřených pomocí funkce Spectral Characteristics.

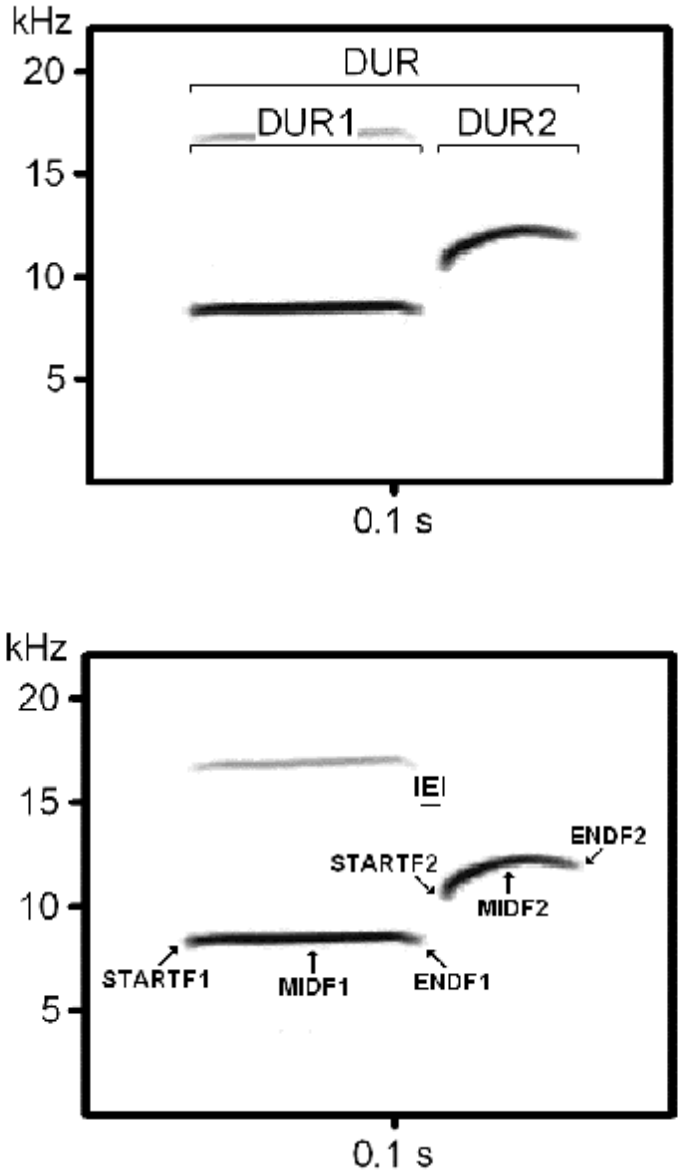
4.5.2 Akustická analýza varovných signálů sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

Jednotlivé varovné signály i oba elementy, z nichž se tyto varovné signály ve většině případů skládaly byly vyčleněny za pomoci amplitudní křivky a spektrogramu. Poté byly označeny a očíslovány. Toto označení umožnilo automatické měření následujících časových a frekvenčních parametrů: délka trvání, časový úsek do maximální amplitudy celého varovného signálu (DUR, DISTTOMAX) a interval mezi jednotlivými varovnými signály (INT). Dále

byla automaticky měřena délka trvání, časový úsek do maximální amplitudy, počáteční, centrální a konečná frekvence prvního elementu s konstantní nemodulovanou frekvencí (DUR1, DISTTOMAX1, STARTF1, MIDF1, ENDF1), a délka trvání, časový úsek do maximální amplitudy, počáteční, centrální a konečná frekvence druhého frekvenčně modulovaného elementu (DUR2, DISTTOMAX2, STARTF2, MIDF2, ENDF2). Dále byl měřen časový interval mezi jednotlivými elementy (IEI) (viz obr. 4-2).

Následující parametry byly měřeny vždy z celého elementu za pomoci funkce Spectral Characteristics: frekvence s maximální amplitudou, minimální frekvence, maximální frekvence, frekvenční rozsah, 25%, 50% a 75% kvartil prvního elementu s konstantní nemodulovanou frekvencí (PEAKF1, MINF1, MAXF1, BDWTH1, 25%Q, 50%Q, 75%Q) a frekvence s maximální amplitudou, minimální frekvence, maximální frekvence, frekvenční rozsah, 25%, 50% a 75% kvartil druhého frekvenčně modulovaného elementu (PEAKF2, MINF2, MAXF2, BDWTH2, 25%Q2, 50%Q2, 75%Q2).

Celkem bylo měřeno 28 parametrů.



Obr. 4-2: Spektrogramy varovného signálu sysla obecného skládajícího se ze dvou elementů s vyznačením některých měřených parametrů. DUR – celková doba trvání, DUR1 – doba trvání prvního elementu, DUR2 – doba trvání druhého elementu, IEI – interval mezi elementy, STARTF1 – počáteční frekvence prvního elementu, MIDF1 – centrální frekvence prvního elementu, ENDF1 – konečná frekvence prvního elementu , STARTF2 – počáteční frekvence druhého elementu, MIDF2 – centrální frekvence druhého elementu, ENDF2 – konečná frekvence druhého elementu.

4.6 Statistické zpracování

Ke statistickému zpracování dat a výpočtům byl použit program STATISTICA (release 6.0).

4.6.1 Deskriptivní statistika

Veškerá deskriptivní statistika byla počítána za pomoci funkce Descriptive Statistics.

4.6.2 Párová srovnání

Protože většina naměřených dat postrádala normální rozdělení, byl k párovým srovnáním použit neparametrický Mann-Whitney U test. K eliminaci chyby I. druhu byla použita Bonferroniho korekce.

Porovnávány byly varovné signály sedmi jedinců sysla obecného a osmi jedinců sysla taurského, které se skládaly z obou elementů. Jedinci, jejichž varovné signály se skládaly jen z jednoho elementu nebyli do tohoto srovnání zařazeni.

Porovnány byly také varovné signály pěti samců a tří samic sysla taurského. 2 samice byly z tohoto porovnání vyřazeny, protože jejich varovné signály se skládaly pouze z jednoho elementu.

V párových srovnáních bylo testováno osm následujících parametrů: délka trvání celé vokalizace (DUR), délka trvání prvního elementu (DUR1), délka trvání druhého elementu (DUR2), interval mezi emelenty (IEI), frekvence s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1), frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2), frekvenční rozsah prvního elementu (BDWTH1) a frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2).

Výsledky byly považovány za signifikantní, když $p < 0.05$.

4.6.3 Diskriminační analýza

Před vlastní analýzou byla data vždy nejprve transformována, aby se vylepšilo jejich normální rozdělení. Použita byla logaritmická (log, log10) a odmocninová (sqrt) transformace.

Standardní diskriminační analýza (DFA) byla použita pro redukci výsledného počtu proměnných a otestování navržené klasifikace, jejíž kategorie byly určeny *a priori* na základě vizuálního posouzení spektrogramů a doprovodného behaviorálního kontextu. Kategoriálními proměnnými byly jadnak kategorie signálů v rámci hlasového repertoáru a jednak individuální identita zvířat vydávájících varovné signály.

Analýza hlasového repertoáru sysla obecného

Parametry vstupujícími do této analýzy byly celková délka trvání (DUR), časový úsek do maximální amplitudy (DISTTOMAX), 50% kvartil (50%Q), minimální frekvence (MINF) a frekvenční rozsah (BDWTH). Dále to byl časový úsek do maximální amplitudy vztažený na délku trvání zvuku (DISTTOMAX/DUR) a interkvartil (75-25%Q). Zbylé parametry byly z analýzy vyřazeny, protože nebylo možné ve všech případech spolehlivě naměřit jejich hodnoty a protože byly vysoce korelovány s ostatními parametry ($r > 0.8$).

Analýza varovných signálů sysla obecného

V případě sysla obecného bylo k dispozici 30 varovných signálů od každého z devíti testovaných jedinců. Byly provedeny dvě diskriminační analýzy. První se účastnili pouze jedinci, jejichž varovné signály se skládály z obou elementů, druhé se účastnili i jedinci, jejichž varovné signály se skládaly pouze z jednoho elementu.

Do první analýzy vstoupilo 12 proměnných. Jednalo se o celkovou dobu trvání (DUR), časový úsek do maximální amplitudy (DISTTOMAX), časový úsek do maximální amplitudy prvního elementu (DISTTOMAX1), dobu trvání druhého elementu (DUR2), časový úsek do maximální amplitudy druhého elementu (DISTTOMAX2), interval mezi elementy (IEI), maximální frekvenci prvního elementu (MAXF1), frekvenční rozsah prvního elementu (BDWTH1), frekvenci s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2), minimální frekvenci druhého elementu (MINF2), frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2) a konečnou frekvenci druhého elementu (ENDF2).

Do druhé analýzy vstoupilo osm proměnných, kterými byly časový úsek do maximální amplitudy (DISTTOMAX), doba trvání prvního elementu (DUR1), časový úsek do maximální amplitudy prvního elemetu (DISTTOMAX1), interval mezi elementy (IEI), frekvence s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1), frekvenční rozsah prvního

elementu (BDWTH1) frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2), frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2).

Zbylé proměnné byly z analýz vyřazeny ze stejných důvodů, jako u předchozí analýzy hlasového reperotáru sysla obecného.

Analýza varovných signálů sysla taurského

U sysla taurského vstoupilo do první diskriminační analýzy 13 proměnných. Byly jimi celková doba trvání (DUR), časový úsek do maximální amplitudy (DISTTOMAX), doba trvání druhého elementu (DUR2), časový úsek do maximální amplitudy druhého elementu (DISTTOMAX2), interval mezi elementy (IEI), frekvence s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1), frekvenční rozsah prvního elementu (BDWTH1), frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2), minimální frekvence druhého elementu (MINF2), frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2), počáteční frekvence prvního elementu (STARTF1), konečná frekvence druhého elementu (ENDF2) a centrální frekvence druhého elementu (MIDF2).

Do druhé diskriminační analýzy vstoupilo 10 proměnných. Jednalo se o dobu trvání prvního elementu (DUR1), časový úsek do maximální amplitudy prvního elementu (DISTTOMAX1), dobu trvání druhého elementu (DUR2), časový úsek do maximální amplitudy druhého elementu (DISTTOMAX2), interval mezi elementy (IEI), minimální frekvenci prvního elementu (MINF1), frekvenční rozsah prvního elementu (BDWTH1), minimální frekvenci druhého elementu (MINF2), frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2) a počáteční frekvenci prvního elementu (STARTF1).

Zbylé proměnné byly z analýz vyřazeny ze stejných důvodů, jako u předchozí analýzy hlasového reperotáru sysla obecného.

Výsledky byly považovány za signifikantní, když $p < 0.05$.

Ověření DFA

Pro validaci DFA byla provedena testovací procedura, při které byl celý vzorek rozdělen na dvě části, soubor trénovací a soubor testovací (KLECKA 1980). Principem ověřovací procedury je, že vlastní model je tvořen z jiného souboru vzorků než těch, které jsou předmětem vlastního testování. Výsledkem procedury ja pak míra úspěšnosti zařazení

nových vzorků, které nebyly součástí modelu do správné kategorie. Trénovací soubor vznikl náhodným výběrem 13 vzorků z každé hlasové kategorie (hlasový repertoár sysla obecného) a 15 vzorků od každého jedince (rozdíly v akustické struktuře varovných signálů jednotlivých jedinců sysla obecného a sysla taurského). Zbývající vzorky byly zahrnuty do testovacího souboru. Z trénovacího souboru byl spočítán model stejným postupem jako ověřovaná DFA. Následně byla provedena DFA zahrnující vedle trénovacího souboru i soubor testovací a spočítána úspěšnost zařazení trénovacích vzorků do správné kategorie.

5. VÝSLEDKY

5.1 Hlasový repertoár sysla obecného

5.1.1 Popis hlasového repertoáru

Předmětem akustické analýzy zabývající se hlasovým repertoárem sysla obecného bylo 499 zvuků. Mezi těmito zvuky se vyskytovaly zvuky jak tonální a harmonické, tak zvuky hlukové charakteristiky. Na základě vizuálního posouzení spektrogramů byly tyto zvuky rozděleny do šesti vokálních a jedné nevokální kategorie. Vokální kategorie představují hlasové projevy *growl* (vrčení), *rapid growl* (repetitivní vrčení), *scream* (křik), *squeak* (vypísknutí), *chirp* (štěbetání), *whistle* (hvízdnutí). Cvakáním řezáků sysli vydávají nevokální zvuk *tooth chatter* (cvakání zuby). *Whistle* lze dělit na dva odlišné elementy. První element má konstantní frekvenci (*constant frequency whistle*), zatímco druhý element je o něco více frekvenčně modulován (*frequency modulated whistle*). Deskriptivní statistika byla tedy počítána nejen pro celý hlasový projev *whistle*, ale také pro každý z těchto elementů zvlášť. Také v diskriminační analýze byly tyto dva elementy považovány za dvě odlišné vokální kategorie *constant frequency whistle* a *frequency modulated whistle*.

Během odchytu vydávala některá zvířata série úzkostných volání, jejichž součástí bylo několik hlasových projevů. Nejčastěji se v nahrávkách vyskytovali *growl*, *scream* a také *tooth chatter*. Byl zaznamenán i *squeak* a *whistle*. Bylo pořízeno i menší množství nahrávek, na nichž byly zachyceny hlasové projevy doprovázející vzájemné střety zvířat. Mezi tyto hlasové projevy patří *rapid growl*, *squeak*, *chirp* a někdy také *whistle*. Varovným signálem tohoto druhu, který je vydáván v přítomnosti predátora, je hlasový projev *whistle*.

Tab. 5-1: Deskriptivní statistika vybraných akustických projevů sysla obecného. Hodnoty časových parametrů (DUR, DISTTOMAX,) jsou uvedeny v ms, hodnoty spektrálních parametrů (PEAKF, 25%Q, 50%Q, 75%Q, 75-25%Q, MINF, MAXF, BDWTH) v Hz.

	Tooth chatter (N = 13, n = 25)				**Growl** (N = 8, n = 145)				**Rapid growl** (N = 2, n = 71)			
	Mean	Min	Max	SD	Mean	Min	Max	SD	Mean	Min	Max	SD
DUR	4.9	2.1	8.7	1.8	188.8	23.9	542.0	118.7	47.2	16.6	15.4	28.1
DISTTOMAX	2.7	0.7	5.0	1.1	0.1	2.1	473.1	85.1	17.4	5.8	68.2	13.9
PEAKF	5688	1370	12100	1946	3973	430	12360	2760	866	320	4110	1011
25%Q	4960	1630	7060	1300	3494	600	7700	1803	970	490	3830	789
50%Q	6520	2490	9990	1723	5281	820	11120	2345	1737	770	4400	1086
75%Q	9038	3700	12660	2595	7659	1200	15220	3020	3715	1240	7070	1369
75 - 25%Q	4078	1890	6980	1818	4164	340	10300	2104	2745	600	4830	1110
MINF	1716	250	4470	1265	311	150	750	88	137	20	300	82
MAXF	15088	9040	19550	2873	14775	1610	21650	4985	11847	4730	18990	3362
BDWTH	13366	6020	18600	3216	14458	1340	21180	4964	11705	4500	18790	3378

	Scream (N = 7, n = 115)				**Squeak** (N = 3, n = 29)				**Chirp** (N = 1, n = 13)			
	Mean	Min	Max	SD	Mean	Min	Max	SD	Mean	Min	Max	SD
DUR	339.7	146.5	732.8	116.0	38.4	18.1	113.1	24.5	19.0	3.6	28.2	6.7
DISTTOMAX	173.6	10.8	488.3	90.8	23.2	4.3	72.5	17.9	7.6	1.4	15.9	3.7
PEAKF	7626	4180	13220	2419	3826	510	7870	1680	4052	3350	7190	1028
25%Q	6983	4250	12500	1981	3339	640	6160	1368	3728	3270	4730	409
50%Q	9168	4430	13100	2064	4282	2080	7790	1182	4235	3420	6580	975
75%Q	11521	4650	16520	1967	5485	3740	11270	1881	5024	3480	9840	1946
75 - 25%Q	4538	260	9180	2093	2146	490	5240	1458	1296	90	6490	1953
MINF	4495	1180	6630	1050	130	40	460	88	3299	2840	4040	357
MAXF	19276	12930	22050	2076	14994	5170	19160	3536	5236	3500	8200	1868
BDWTH	14776	7270	18560	2408	14859	4930	19060	3560	1931	340	4820	1719

Tab. 5-2: Deskriptivní statistika časových parametrů hlasového projevu whistle. Celková délka trvání (DUR) a interval mezi elementy byla měřena pouze u varovných signálů, které se skládaly ze dvou elementů. Hodnoty těchto parametrů jsou uvedeny v ms. Interval (INT) byl měřen pro varovné signály skládající se z obou i pouze jednoho elementu. Hodnoty tohoto parametru jsou uvedeny v s.

	Whistle					
	N	n	Mean	Min	Max	SD
DUR	8	33	114.4	79.0	142.9	15.0
IEI	8	33	6.2	0.7	16.6	3.4
INT	13	50	9.5	5.9	27.4	3.6

Tab. 5-3: Deskriptivní statistika časových a frekvenčních parametrů jednotlivých elementů hlasového projevu whistle. Hodnoty časových parametrů (DUR, DISTTOMAX) jsou uvedeny v ms, hodnoty spektrálních parametrů (PEAKF, 25%Q, 50%Q, 75%Q, 75-25%Q, MINF, MAXF a BDWTH) jsou uvedeny v Hz.

	Constant frequency whistle (N = 12, n = 55)				**Frequency modulated whistle** (N = 10, n = 46)			
	Mean	Min	Max	SD	Mean	Min	Max	SD
DUR	65.4	31.2	93.6	13.6	43.7	20.3	72.5	12.3
DISTTOMAX	36.3	11.6	61.6	15.1	9.5	3.6	26.8	5.0
PEAKF	8131	7430	9080	462	12291	10280	14360	1086
25%Q	8094	7310	9070	484	11579	8750	14090	1320
50%Q	8145	7420	9090	466	12004	9300	14190	1208
75%Q	8605	7530	11980	1095	12280	9990	14330	1108
75 - 25%Q	512	40	3450	905	701	70	1530	391
MINF	7787	6710	8800	562	10495	7590	13820	1649
MAXF	15823	7980	18210	2274	12565	10400	14470	1067
BDWTH	8031	210	9410	2223	2065	310	5710	1194

***Growl* (vrčení)**

(N = 8 jedinců, n = 145 hlasů)

Tento hlas byl zaznamenán u dospělých samic i samců a mláďat jak samčího, tak samičího pohlaví. Některá zvířata jej vydávala během odchytu, kdy byla chycena v živolovných pastích nebo s nimi bylo manipulováno (např. byla vážena). Vydávání tohoto zvuku doprovází obranné chování a kousání.

Jedná se o zvuk hlukové charakteristiky. Doba trvání se pohybovala od 23.9 do 542.0 ms (188.8 ± 118.7 ms) (v závorkách je vždy uveden průměr a směrodatná odchylka) a frekvenční rozsah se pohyboval od 1340 do 21180 Hz (14458 ± 4964 Hz). Frekvence s maximální amplitudou se pohybovala od 430 do 12360 Hz (3973 ± 2760 Hz). Na spektrogramech bylo patrné, že nejvíce energie se soustřeďuje do jednoho nebo více frekvenčních pásů. U zvuků s menším frekvenčním rozsahem byla energie soustředěna do jednoho pásu a tyto zvuky se vyznačovaly menší intenzitou (viz obr. č. 5-1a). Naopak zvuky s velkým frekvenčním rozsahem, u nichž bylo největší množství energie nahromaděno ve více pásech, se vyznačovaly velkou intenzitou (viz obr. č. 5-1b). Tyto zvuky lze označit za jakýsi přechodný typ mezi *growl* a *scream*, kdy oba tyto hlasové projevy na sebe v některých případech plynule navazují (viz obr. č. 5-1c a 5-2a). Z některých spektrogramů bylo patrné, že během vydávání tohoto zvuku zvířata někdy současně cvakají svými řezáky a vydávají tak nevokální zvuk *tooth chatter*. *Growl* je vydáván buď jednotlivě nebo v sériích s nepravidelnými intervaly. Součástí těchto sérií jsou i další typy zvuků (např. *scream*, *tooth chatter*).

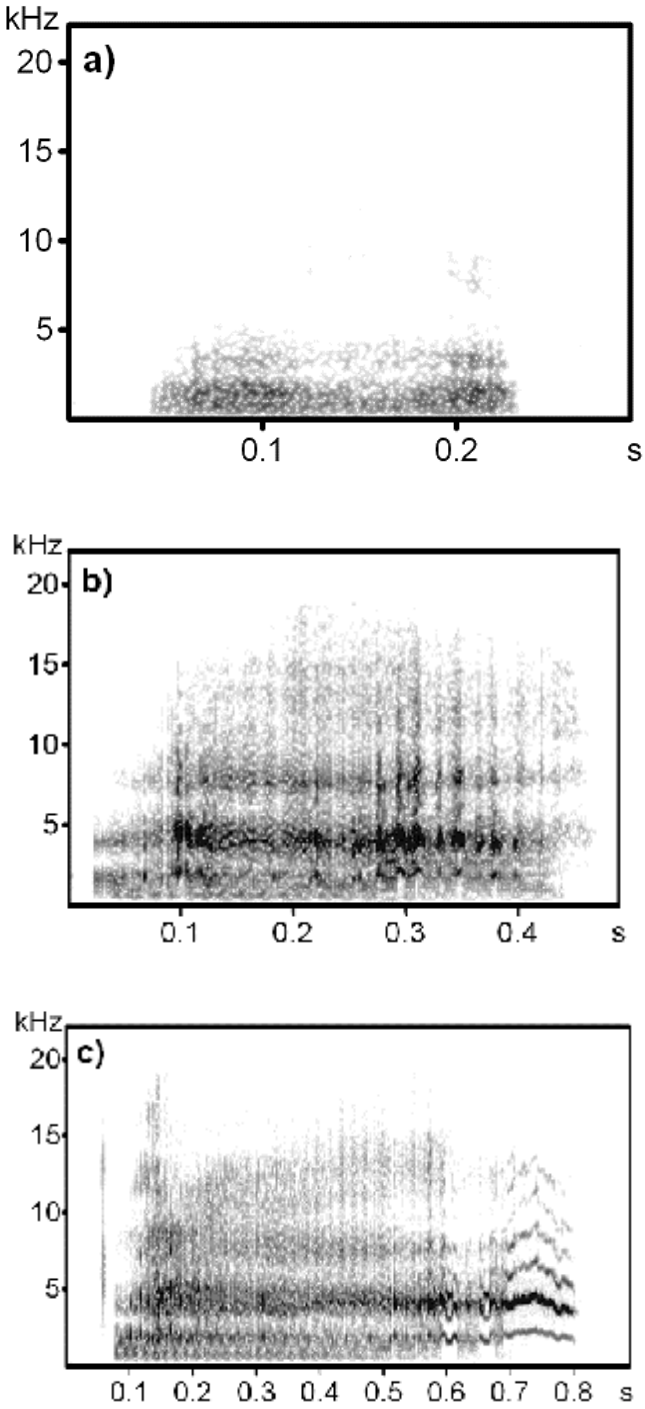
***Rapid growl* (repetitivní vrčení)**

(N = 2 jedinci, n = 71 hlasů)

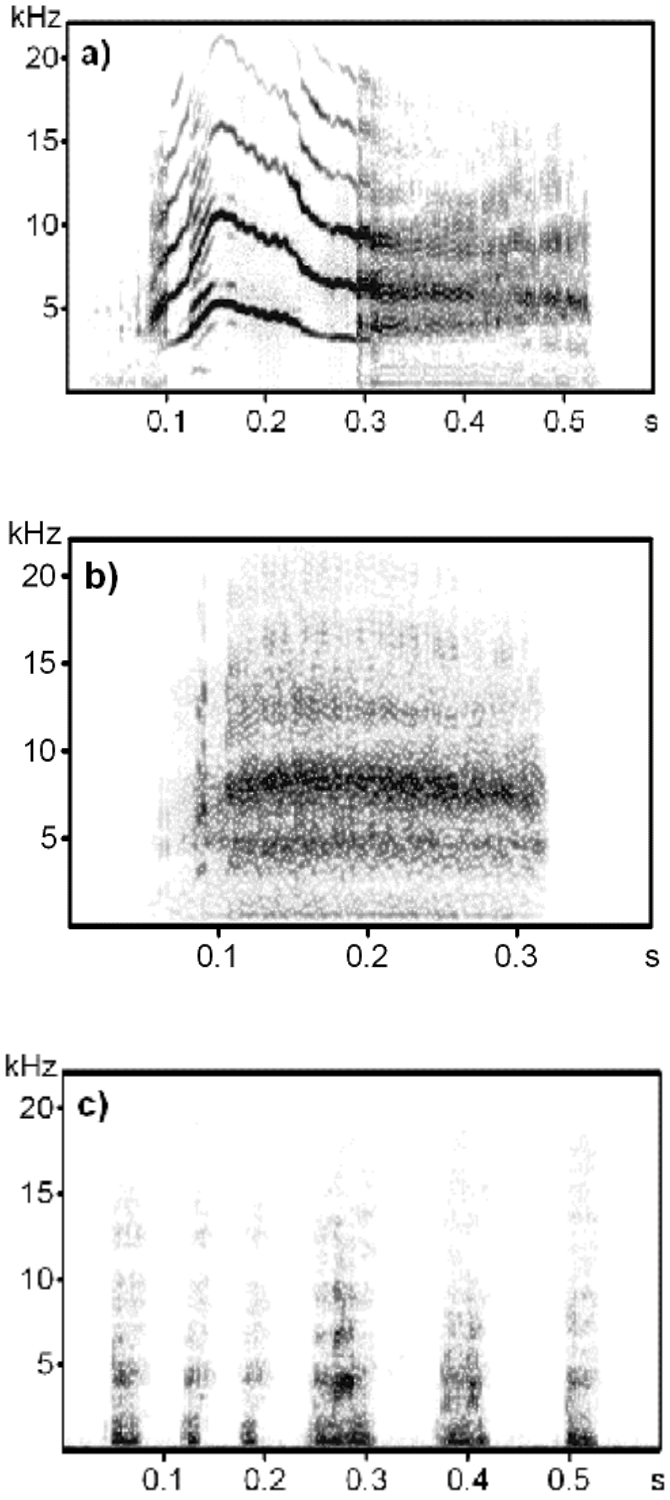
Tento hlas byl zaznamenán u dvou jedinců, kteří poté co byli zaplašeni člověkem, zaběhli do jedné nory, uvnitř které se střetli. Chování doprovázející tento hlasový projev nebylo z pochopitelných důvodů pozorováno.

Jedná se o širokospektrální zvuk hlukové charakteristiky s průměrným frekvenčním rozsahem 11705 ± 3378 Hz (za průměrem je vždy uvedena směrodatná odchylka),

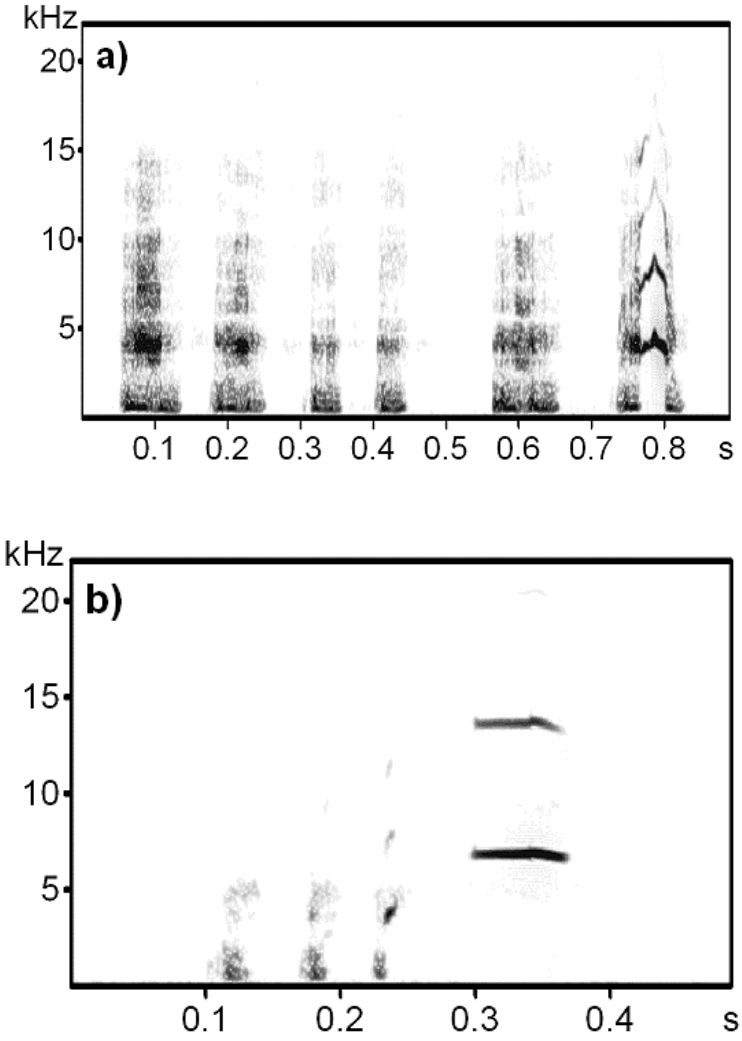
trvající v průměru 47.2 ± 28.1 ms**.** Průměrná frekvence s maximální amplitudou je 866 ± 1011 Hz. Energie bývá soustředěna do jednoho nebo více pásů. Tento poměrně intenzivní zvuk je vydáván buď jednotlivě a nebo častěji v sériích od dvou do osmi zvuků v jedné sérii (viz obr. č. 5-2c). Průměrný interval mezi těmito zvuky je 97.9 ± 36.5 ms (n = 50). Součástí sérií může být hlasový projev *squeak* a celá série může být někdy zakončena *whistle* postrádající druhý frekvenčně modulovaný element (viz obr. č. 5-3).



Obr. 5-1: Spektrogramy různých typů hlasového projevu *growl* sysla obecného. Nízkofrekvenční *growl* s malým frekvenčním rozsahem vyznačující se slabou intenzitou (a), *growl* s velkým frekvenčním rozsahem a energií soustředěnou do několika pásů vyznačujícíc se velkou intenzitou (b), *growl* přecházející ve *scream* (c).



Obr. 5-2: Spektrogramy některých širokospektrálních hlasový hlasových projevů sysla obecného. S*cream* přecházející v *growl* (a), growl s velkým frekvenčním rozsahem, kde je energie soustředěna do několika pásů (b) a série *rapid growl* (c).



Obr. 5-3: Spektrogramy některých hlasových projevů sysla obecného vydávaných během vzájemných kontaktů. Série *rapid growl* ukončená *squeak* (a), série rapid *growl* a *squeak* ukončená *whistle* (b).

Scream (křik)

(N = 7 jedinců, n = 115 hlasů)

Scream byl zaznamenán u dospělých samic i samců a mláďat obou pohlaví. Některá zvířata jej vydávala během odchytu, kdy byla chycena v živolovných pastích nebo s nimi bylo manipulováno (např. byla vážena). Doprovází jej obranné chování a kousání. Zajímavé je, že *scream* mláďat často vyvolává reakce okolních jedinců, kteří vylézají a vykukují z nor a někteří (mohlo by se jednat o matky mláďat či jiné samice) přibíhají blíže. Někdy přitom vydávají varovné signály.

Jedná se o harmonický a frekvenčně modulovaný zvuk s velkým frekvenčním rozsahem (14776 ± 2408 Hz). Maximální frekvence dosahovala i nad 22000 Hz. Doba trvání tohoto zvuku se pohybovala od 146.5 do 732.8 ms (339.7 ± 116.0 ms). Frekvence s maximální amplitudou se pohybovala od 4180 do 13220 Hz (7626 ± 2419 Hz) a ležela na prvním nebo druhém harmonickém tónu. Obsahuje buď zcela minimální nebo větší množství šumu, především ve svých počátečních či koncových částech (viz obr. č. 5-4). V některých případech může následovat a nebo předcházet *growl* (viz obr. č. 5-1c a 5-2a). Průběh tohoto hlasového projevu lze dělit do tří fází, kdy první fáze je charakteristická stoupající frekvencí, ve druhé fázi zůstává frekvence relativně neměnná a v poslední fázi klesá. Doba trvání těchto fází je variabilní, stejně tak jako počáteční a konečná frekvence dominantního i všech ostatních harmonických tónů. Konečná frekvence může být přibližně stejná, vyšší a nebo nižší než počáteční frekvence. Pro tento zvuk jsou charakteristické undulace harmonických tónů. Je to velice intenzivní zvuk. Je vydáván v sériích úzkostných zvuků, jejichž součástí bývají často také *growl* a *tooth chatter*.

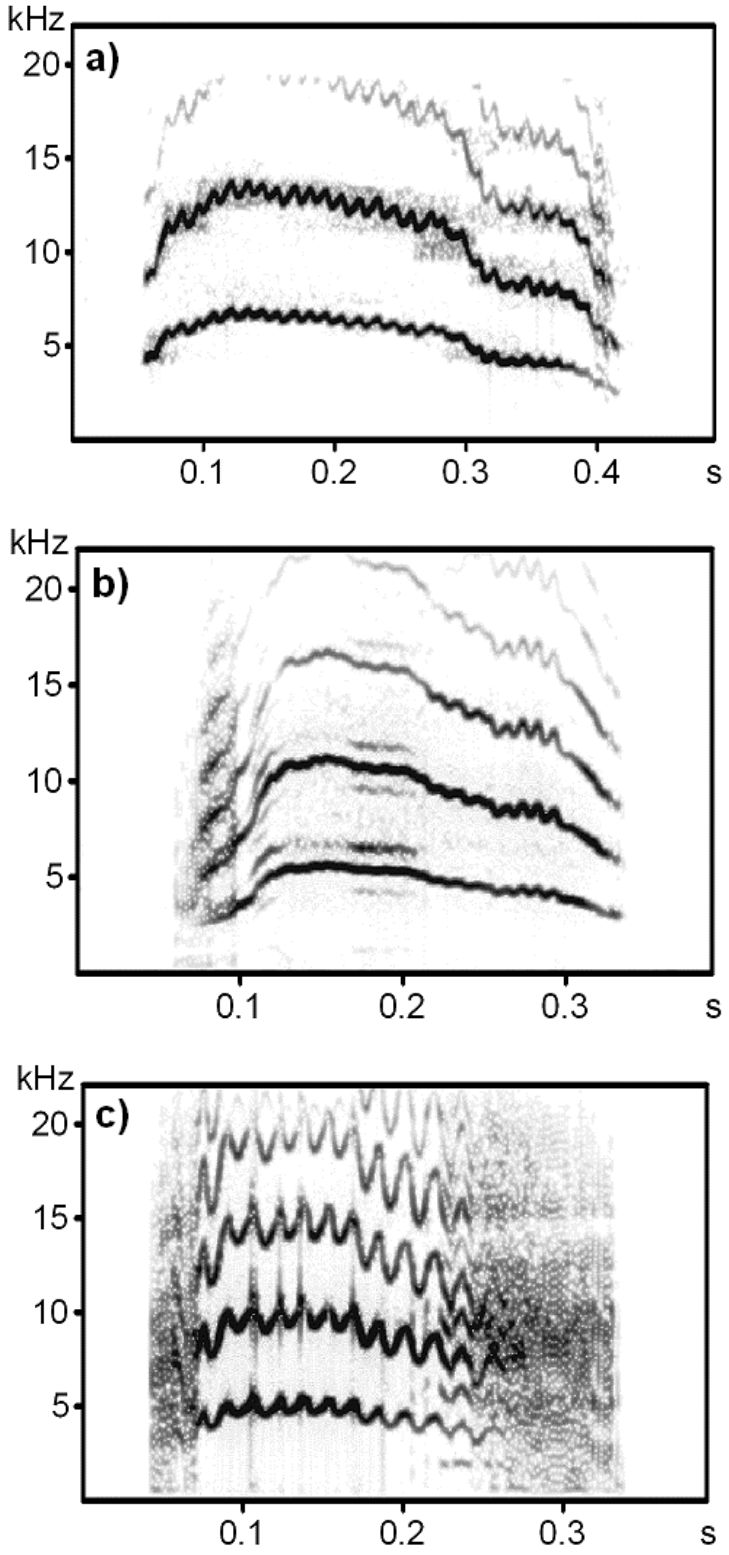
***Squeak* (vypísknutí)**

(N = 3 jedinci, n = 29 hlasů)

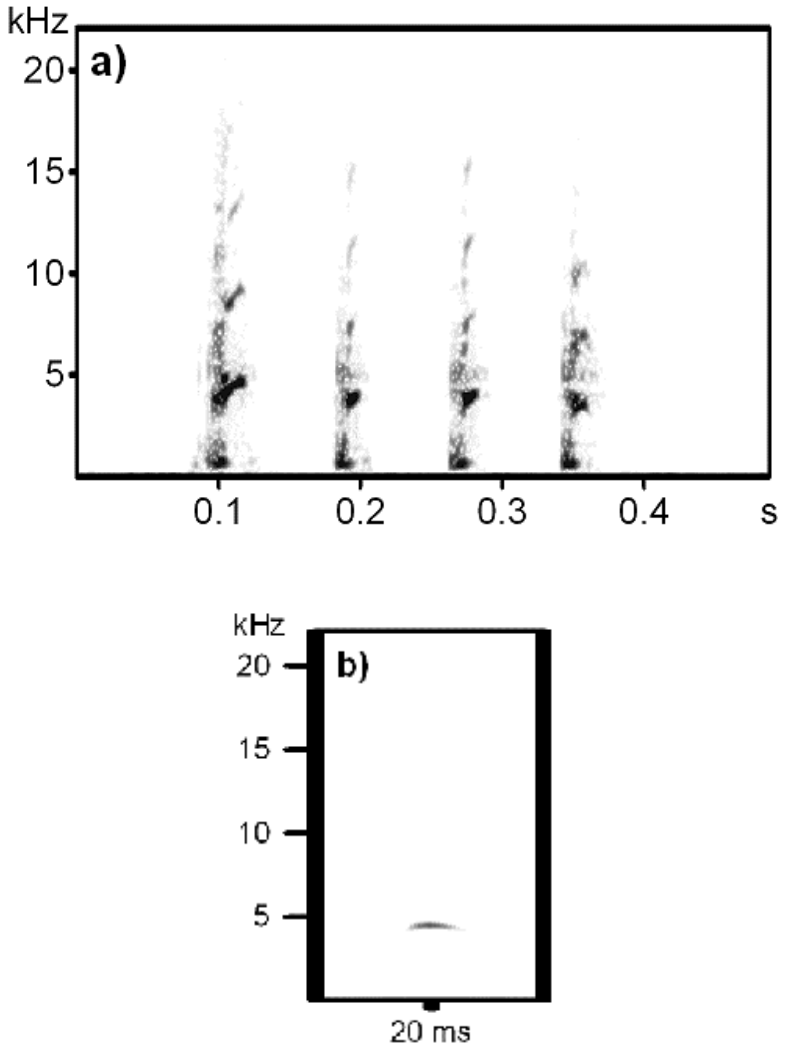
Tento hlas byl zaznamenán u dvou jedinců, kteří se po vyplašení člověkem střetli v jedné noře. Dále jej vydávala jedna samice během odchytu a manipulace.

Jedná se o harmonický lehce frekvenčně modulovaný zvuk s malým či větším množstvím šumu trvající v průměru 38.4 ± 24.5 ms. Frekvence stoupá a konečná

frekvence je vyšší než počáteční frekvence. V některých případech frekvence zprvu stoupá a poté klesá a počáteční frekvence je přibližně stejná jako konečná frekvence. Frekvence s maximální amplitudou (3826 ± 1680 Hz) leží na prvním harmonickém tónu. Od podobných hlasových projevů, zejména velice krátkých *scream* a *chirp* se liší krátkými nízkofrekvenčními komponentami vyskytujícími se v počátečních a konečných fázích signálu. Tento poměrně intenzivní zvuk může být vydáván samostatně a nebo v sériích od dvou do čtyř zvuků (viz obr. č. 5-5a). Průměrný interval mezi jednotlivými zvuky je 94.4 ± 43.6 ms (n = 7). Součástí sérií může být hlasový projev *rapid growl* a celá série může být někdy zakončena *whistle* postrádající druhý frekvenčně modulovaný element (viz obr. č. 5-3a,b).



Obr. 5-4: Spektrogramy hlasového projevu *scream*. *Scream* s malým podílem šumu s vyšší počáteční a nižší konečnou frekvencí (a) a přibližně stejnou počáteční a konečnou frekvencí (b) a *scream* s velkým podílem šumu na počátku a na konci (c).



Obr. 5-5: Spektrogramy některých hlasových projevů sysla obecného vydávané během vzájemných kontaktů. Série *squeak* (a) a *chirp* (b).

***Chirp* (štěbetání)**

(N = 2 jedinci, n = 13 hlasů)

Tento zvuk je vydáván během vzájemných kontaktů a rvaček a byl zaznamenán u jednoho jedince, který tak reagoval na opakované přibližování dalšího jedince. Z pozorovaných okolností, lze usuzovat, že se nejspíš jednalo o samici odrážející nežádoucí pozornost samce v době rozmnožování.

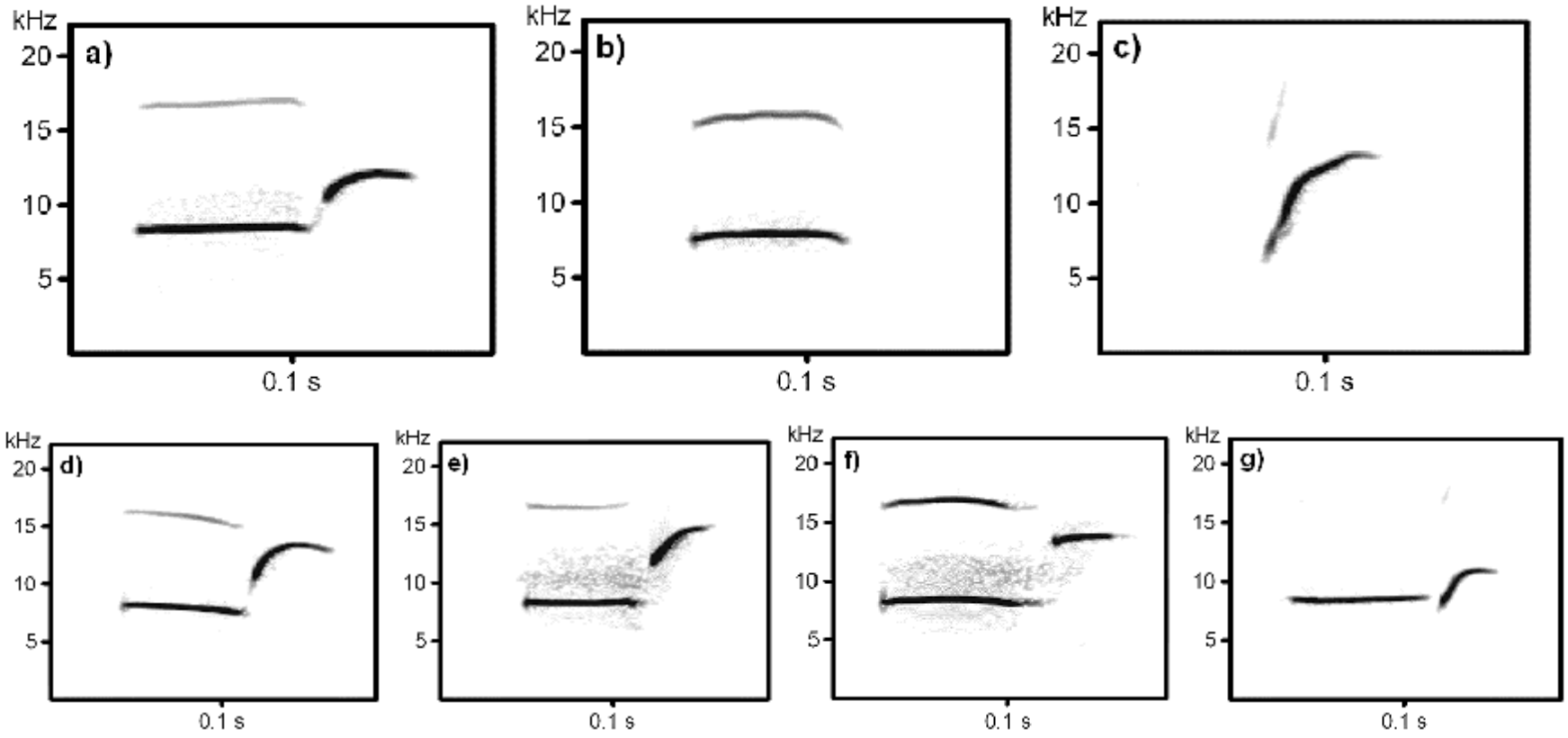
Je to tonální lehce frekvenčně modulovaný zvuk trvající v průměru 19.0 ± 6.7 ms. Průměrná frekvence s maximální amplitudou je 4052 ± 1028 Hz. Frekvence zprvu stoupá a poté klesá. Počáteční frekvence je přibližně stejná jako frekvence konečná. Oproti podobné vokalizaci *squeak* postrádá krátké nízkofrekvenční komponenty (viz obr. č. 5-5b). Je to nepříliš intenzivní zvuk a je nejčastěji vydáván v sériích.

***Whistle* (hvízdnutí)**

(N = 13 jedinců, n = 63 hlasů)

Tento zvuk byl na lokalitě zaznamenán u velkého množství jedinců. Jednalo se o dospělce i mláďata obou pohlaví. Slouží jako varovný signál při setkání s různými typy predátorů. Na studované lokalitě byly nejčastěji vydávány za přítomnosti lidí a jejich psů. Byly též vydávány jako reakce na přítomnost poštolek (*Falco tinnunculus*) a káňat (*Buteo buteo*). Někdy jejich vydávání vyvolal i zajíc (*Lepus europaeus*) přebíhající přes lokalitu. V některých případech zůstal důvod vydávání varovných signálů neznámý. Zaznamenané varovné signály použité v analýze hlasového projevu sysla obecného byly převážně vydávány jako reakce na přítomnost člověka na lokalitě. Varovné signály byly také vydávány jako reakce na hlasový projev *scream* u mláďat, která byla odchycena. Zvířata jej vydávala také během samotného odchytu a následné manipulace. Vzácně byl *whistle* vydáván i během vzájemných konfliktů. Během jeho vydávání zvířata buďto leží přitisknutá k zemi, stojí na všech čtyřech nebo na zadních a panáčkují. Lze pozorovat otevírání tlamy a pohyby těla při vydechování. Vokalizaci též někdy doprovází kmitání ocáskem.

Jedná se o tonální harmonický zvuk. Dominantním harmonickým tónem je první harmonický tón. Ve většině případů se skládá ze dvou po sobě jdoucích elementů (viz obr. č. 5-6a). První nebo častěji druhý element však může chybět (viz obr. č. 5-6b,c). V případě, že je tvořen oběma elementy je to zvuk trvající v průměru 114.4 ± 15.0 ms. První element má konstantní frekvenci, průměrnou dobu trvání 65.4 ± 13.6 ms a průměrnou frekvenci s maximální amplitudou 8131 ± 462 Hz. Počáteční frekvence je přibližně stejná jako frekvence konečná. Druhý element je o něco více frekvenčně modulován s průměrnou dobou trvání 43.7 ± 12.3 ms a průměrnou frekvencí s maximální amplitudou 12291 ±1086 Hz. Počáteční frekvence tohoto druhého elementu může být vyšší, stejná nebo nižší než konečná frekvence předchozího elementu. Frekvence zpočátku stoupá, poté může zůstat neměnná až do konce či klesat. Konečná frekvence může být vyšší, přibližně stejná či nižší než počáteční frekvence. Tento druhý element je do značné míry variabilní a jeho struktura se mezi jednotlivými jedinci liší, avšak u konkretního jedince zůstává víceméně stejná. Oba dva elementy mohou vzájemně splývat, překrývat se v čase a nebo mezi nimi může být pauza trvající maximálně 16.6 ms. *Whistle* lze charakterizovat jako nepříliš hlasité hvízdnutí. Může být vydáván buď samostatně a nebo opakovaně v sériích. Průměrný interval mezi jednotlivými zvuky v těchto sériích je 9.5 ± 3.6 s.



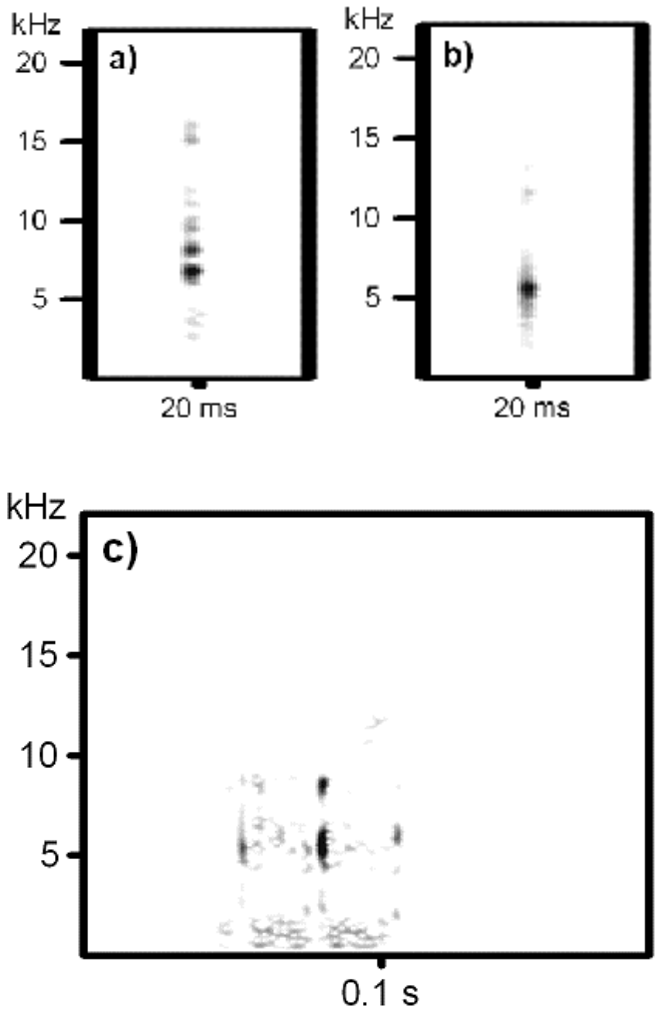
Obr. 5-6: Spektrogramy různých typů varovného signálu *whistle* sysla obecného. *Whistle* tvořený oběma elementy (a), *whistle* tvořený jen s prvním elementem s konstantní frekvencí (b), *whistle* tvořený jen druhým frekvenčně modulovaným elementem (c) a *whistle* tvořený oběma elementy různých jedinců (d, e, f, g).

Tooth chatter (cvakání zuby)

(N = 13 jedinců, n = 25 zvuků)

Tento zvuk byl zaznamenán u dospělých samců a samic a také u mláďat obou pohlaví. Zvířata jej vydávala během odchytu, kdy byla chycena v živolovných pastích nebo s nimi bylo manipulováno. Doprovází jej obranné chování a kousání.

Tento nevokální zvuk zvířata vydávají scvaknutím svých řezáků. Je to velice krátký a spíše širokospektrální zvuk o průměrné délce 4.9 ± 1.8 ms (viz obr. č. 5-7a,b). Frekvenční rozsah se pohybuje od 6020 do 18600 Hz (13366 ± 3216 Hz) a průměrná frekvence s maximální amplitudou je 5688 ± 1946 Hz. Díky své krátké době trvání a malé intenzitě je to pouhým uchem velice těžko postřehnutelný zvuk a jeho existenci odhalila až vizualizace nahrávek pomocí spektrogramů. Je vydáván jednotlivě či rychle po sobě s nepravidelnými intervaly a bývá vydáván společně s jinými typy hlasů (*growl, scream*). Z některých spektrogramů je patrné, že zvířata někdy cvakají svými řezáky simultánně s vydáváním výše uvedených hlasů (viz obr. č. 5-7c).



Obr. 5-7: Spektrogramy zvuku *tooth chatter*, který je vydáván scvaknutím řezáků. Samotný *tooth chatter* (a, b) a *tooth chatter* doprovázený slabým vrčením (c).

5.1.2 Ověření použité klasifikace

Všech 499 analyzovaných akustických projevů sysla obecného bylo na základě vizuálního posouzení spektrogramů rozděleno do osmi kategorií (*growl, rapid growl, scream, squeak, chirp, constant frequency whistle, frequency modulated whistle* a *tooth chatter*). K ověření této klasifikace byla použita standardní diskriminační analýza. Účastnilo se jí celkem 7 parametrů (viz kapitola 4.6.3).

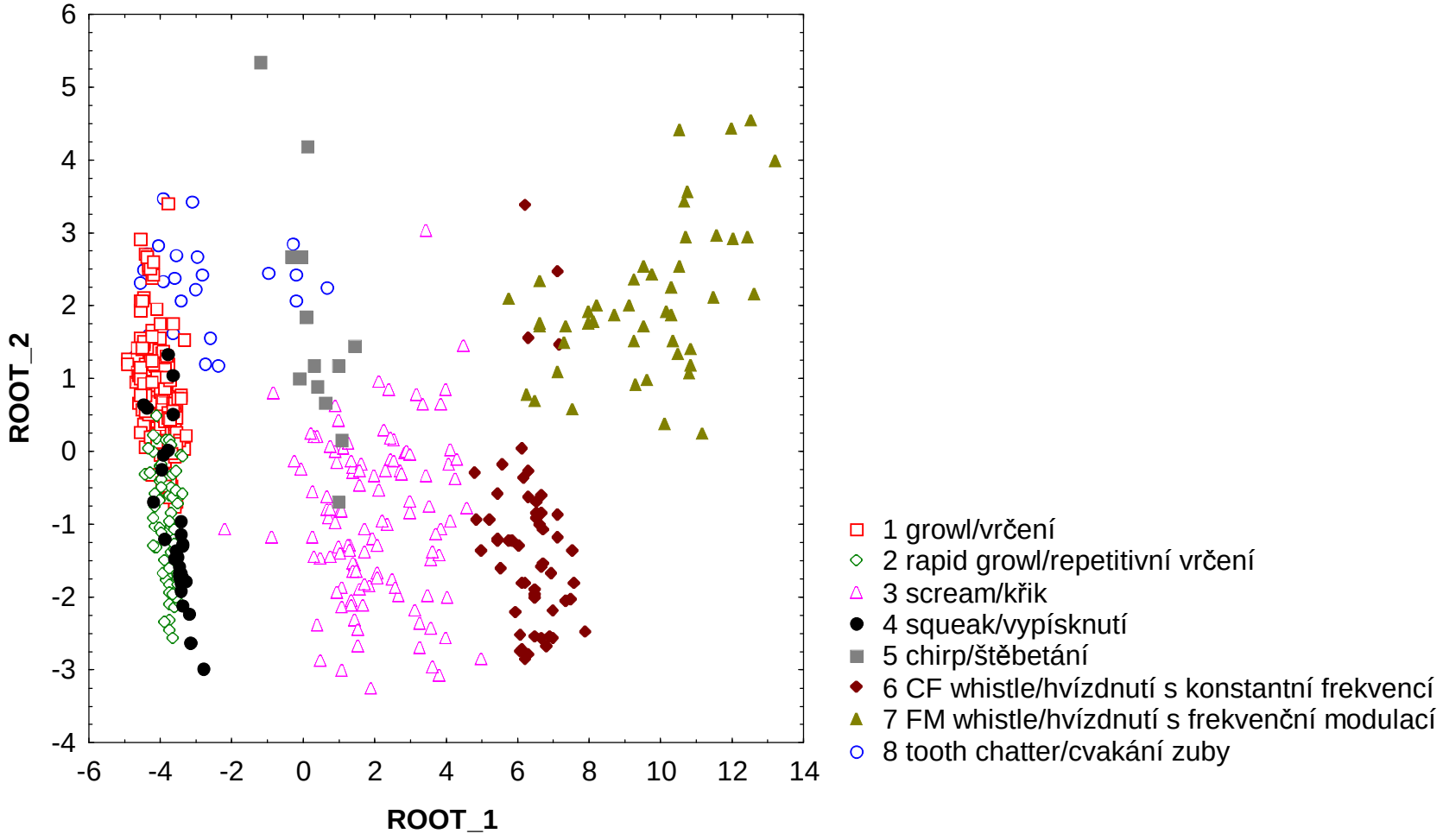
Pět signifikantních kanonických kořenů vysvětlilo více než 99% variability. První tři kanonické kořeny s eigenvalue >1 a vysvětlily více než 95% variability. S prvním kořenem byla nejvíce korelována minimální frekvence (r = 0.94), s druhým kořenem časový úsek do maximální amlitudy (r = - 0.54) a se třetím kořenem 50% kvartil (r = 0.77) (viz tab. č. 5-5). Diskriminační analýza odhalila vysokou úspěšnost použité klasifikace (91%, Wilks´lambda = 0.0040429, p < 0,001) a následné ověření diskriminační analýzy prokázalo její 79% správnost. Pouze 44 ze 499 (8.8%) jednotlivých hlasů bylo klasifikováno chybně (viz tab. č. 5-4).

Tab. 5-4: Klasifikační matice standardní diskriminační analýzy s 91% úspěšností klasifikace. 44 ze 499 zvuků bylo klasifikováno chybně.

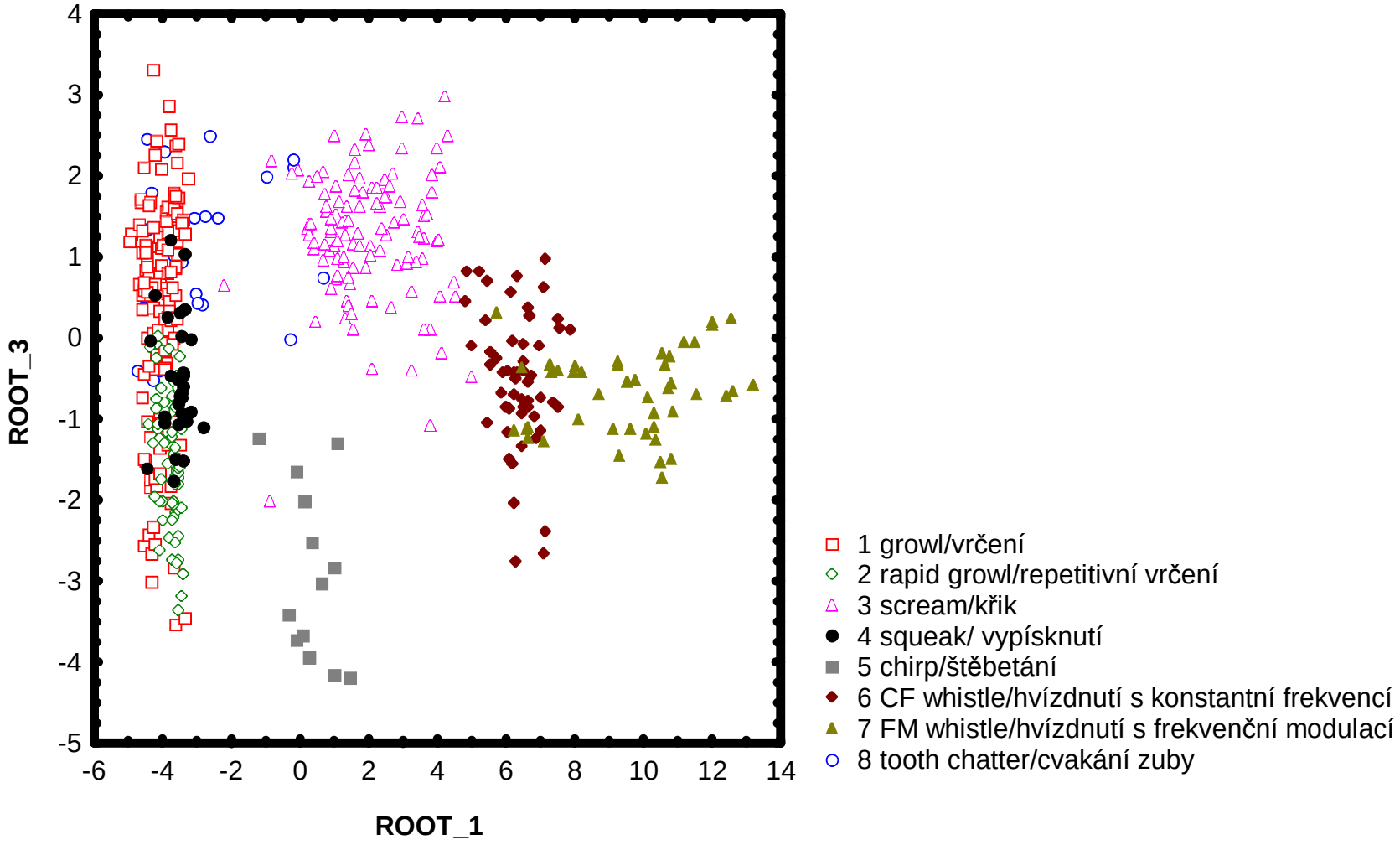
	%	tooth chatter	growl	rapid growl	scream	squeak	chirp	CF whistle	FM whistle
tooth chatter	72	18	7	0	0	0	0	0	0
growl	92	0	133	11	0	0	1	0	0
rapid growl	92	0	5	65	0	1	0	0	0
scream	95	0	1	1	109	0	0	4	0
squeak	69	0	6	3	0	20	0	0	0
chirp	100	0	0	0	0	0	13	0	0
CF whistle	93	0	0	0	0	0	0	51	4
FM whistle	100	0	0	0	0	0	0	0	46
Celkem	**91**	18	152	80	109	21	14	55	50

Tab. 5-5: Korelace tří kanonických kořenů s eigenvalue >1 a jednotlivých akustických parametrů.

	Root 1	**Root 2**	**Root 3**
DUR	0.15	-0.44	-0.15
DISTTOMAX	0.09	**-0.54**	-0.06
DISTTOMAX/DUR	-0.04	-0.15	0.30
50%Q	0.30	0.26	**0.77**
75 – 25%Q	-0.15	0.01	0.63
MINF	**0.94**	0.22	0.08
BDWTH	-0.20	-0.47	0.76



Obr. 5-8: Zobrazení akustických projevů sysla obecného v prostoru os představovaných prvními dvěma kanonickými kořeny diskriminační analýzy.

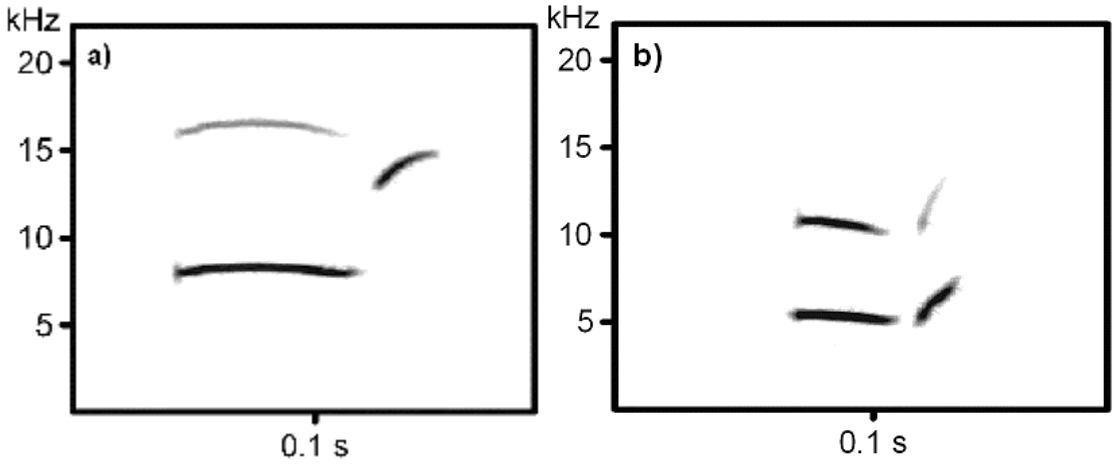


Obr. 5-9: Zobrazení akustických projevů sysla obecného v prostoru os představovaných prvním a třetím kanonickým kořenem diskriminační analýzy.

5.2 Akustické varovné signály sysla obecného (*Spermophilus citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

5.2.1 Porovnání varovných signálů sysla obecného a sysla taurského

Obecná struktura varovných signálů sysla obecného a sysla taurského je v základě shodná (viz obr. č. 5-10). U obou druhů se jedná o tonální harmonický zvuk skládající se nejčastěji ze dvou odlišných elementů. První element se vyznačuje konstantní frekvencí a na spektrogramu se jeví jako rovná horizontální čára. Druhý element se vyznačuje o něco větší frekvenční modulací. U obou druhů mohou být jednotlivé elementy odděleny krátkým intervalem, mohou se překrývat v čase nebo mohou vzájemně splývat. Druhý element může někdy chybět u sysla obecného (dva jedinci z devíti testovaných) i sysla taurského (dva jedinci z deseti testovaných), absence prvního elementu byla zaznamenána u jednoho z devíti testovaných jedinců sysla obecného. Dominantním harmonickým tónem je první harmonický tón.



Obr. 5-10: Spektrogram varovného signálu *whistle* sysla obecného (a) a sysla taurského (b).

Tab. 5-6: Deskriptivní statistika varovných signálů počítná pro sedm jedinců sysla obecného a osm jedinců sysla taurského. Zahrnuti byli jen ti jedinci, jejichž varovné signály se skládaly z obou elementů. Hodnoty časových parametrů (DUR, DUR1, DUR2 a IEI) jsou uvedeny v ms. Hodnoty spektrálních parametrů (PEAKF1, MINF1, MAXF1, BDWTH1, PEAKF2, MINF2, MAXF2, BDWTH2) jsou uvedeny v Hz.

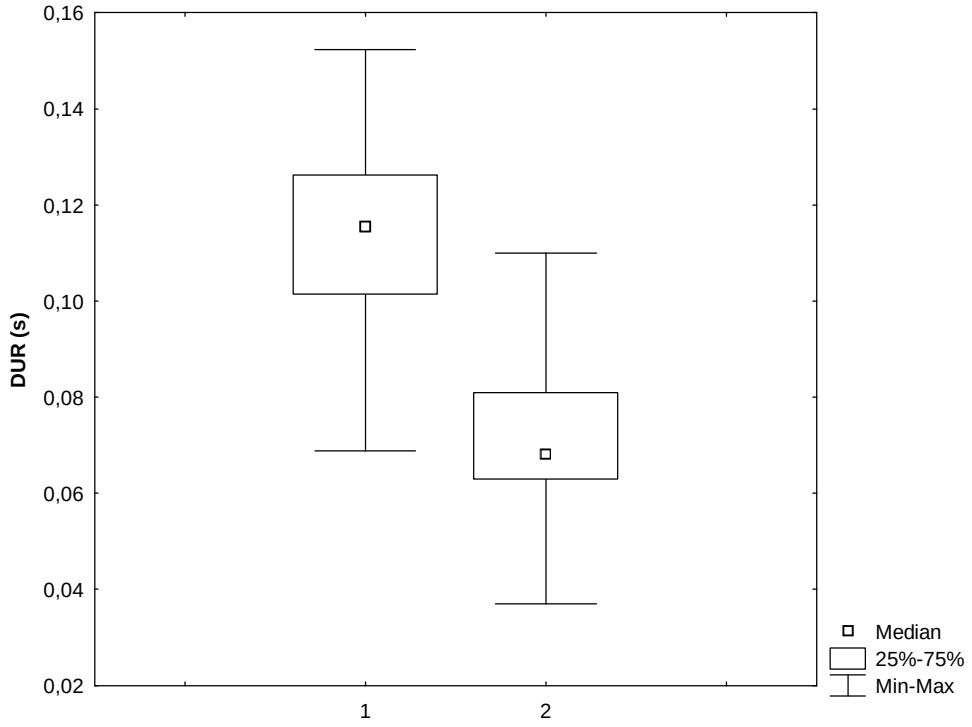
	Sysel obecný (*Spermophilus citellus*)						**Sysel taurský (*S. taurus*)**					
	N	n	Mean	Min	Max	SD	N	n	Mean	Min	Max	SD
DUR	7	210	112.2	68.9	152.3	19.1	8	240	73.2	37.0	110.0	15.7
DUR1	7	210	69.7	42.8	95.0	11.4	8	240	53.3	29.0	79.0	11.8
DUR2	7	210	36.5	10.1	66.7	13.2	8	240	19.1	5.0	98.0	10.5
IEI	7	210	5.1	0.7	50.7	4.6	8	240	2.0	0.7	72.0	4.9
PEAKF1	7	210	8333	7410	9230	454	8	240	5697	5180	6330	313
MINF1	7	210	8024	6810	8960	569	8	240	5305	4860	5960	286
MAXF1	7	210	8489	7550	9350	454	8	240	5933	5400	6540	318
BDWTH1	7	210	460	150	1020	164	8	240	622	290	1040	142
PEAKF2	7	210	12861	11450	14810	770	8	240	6186	4690	9150	825
MINF2	7	210	11043	8300	13560	1344	8	240	4829	3960	6450	475
MAXF2	7	210	13317	11920	15050	763	8	240	8137	6410	10290	950
BDWTH2	7	210	2268	380	4720	1072	8	240	3304	1290	5380	969

Varovné signály obou druhů se však signifikantně lišily ve všech testovaných parametrech (viz kapitola 4.6.2) (Mann-Whitney U test: $p<0,001$).

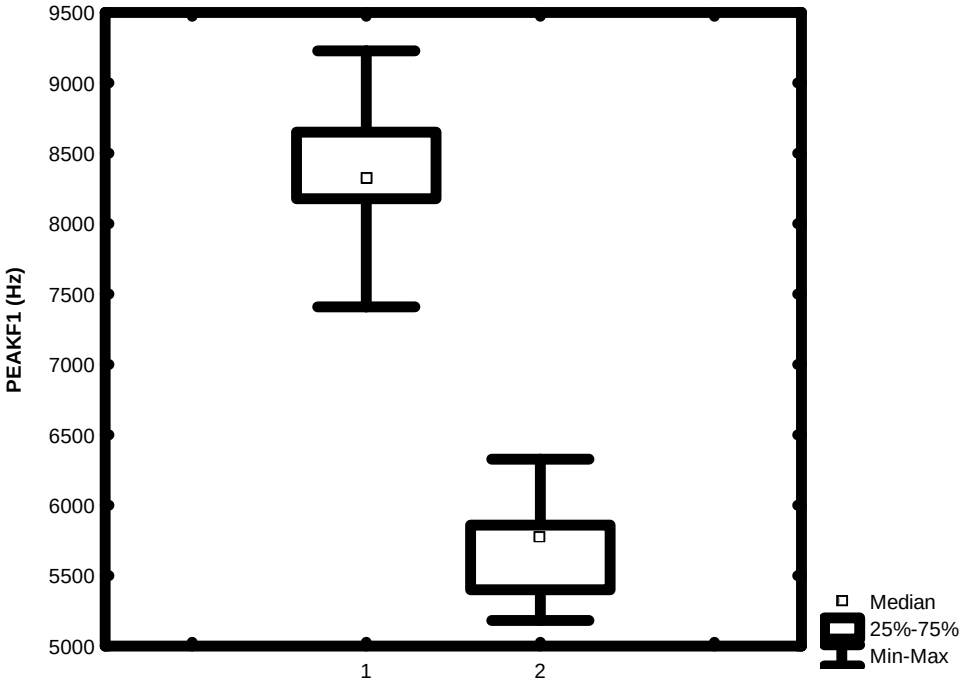
Průměrná celková délka trvání je u sysla obecného (112.2 ± 19.1 ms) delší než u sysla taurského (73.2 ± 15.7 ms) (viz obr. č. 5-11). Stejně tak tomu je i s délkou trvání prvního i druhého elementu (viz tab. č. 5-6).

Varovné signály sysla obecného se od varovných signálů sysla taurského liší i vyšší frekvencí s maximální amplitudou obou elementů. Průměrná frekvence s maximální amplitudou prvního elementu je u sysla obecného 8333 ± 454 Hz, zatímco u sysla taurského je jen 5697 ± 313 Hz (viz obr. č. 5-12). Průměrná frekvence s maximální amplitudou druhého elementu sysla obecného je 12861 ± 770 Hz. U sysla taurského je pouze 6186 ± 825 Hz (viz obr. č. 5-13).

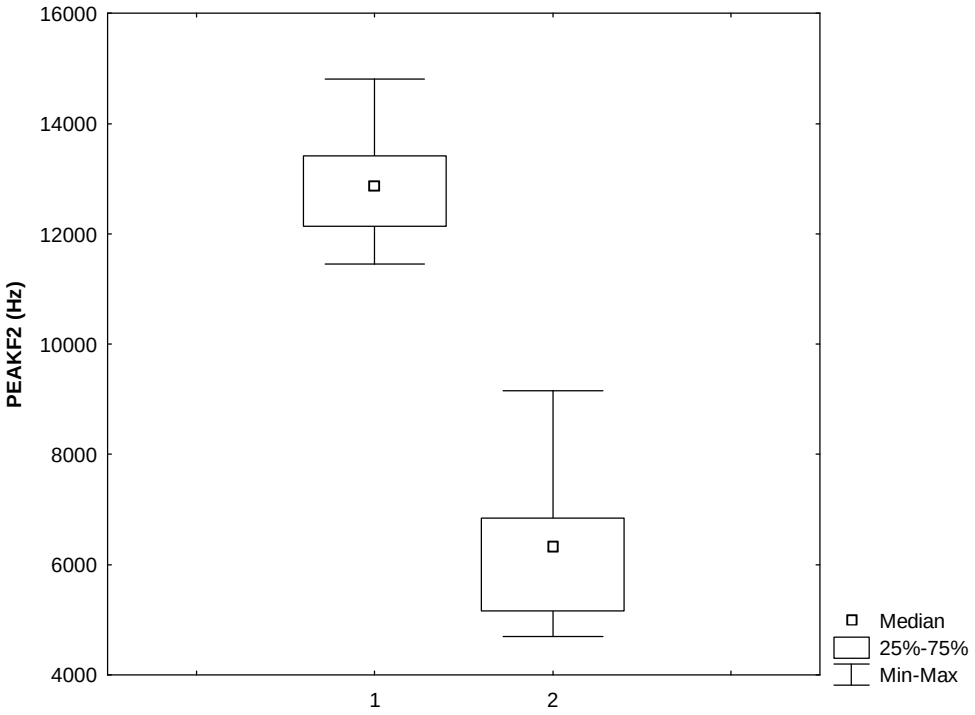
Opačný jev lze sledovat v případě frekvenčního rozsahu obou elementů. Sysel taurský má větší průměrný frekvenční rozsah obou elementů než sysel obecný (obr. č. 5-14 a 5-15).



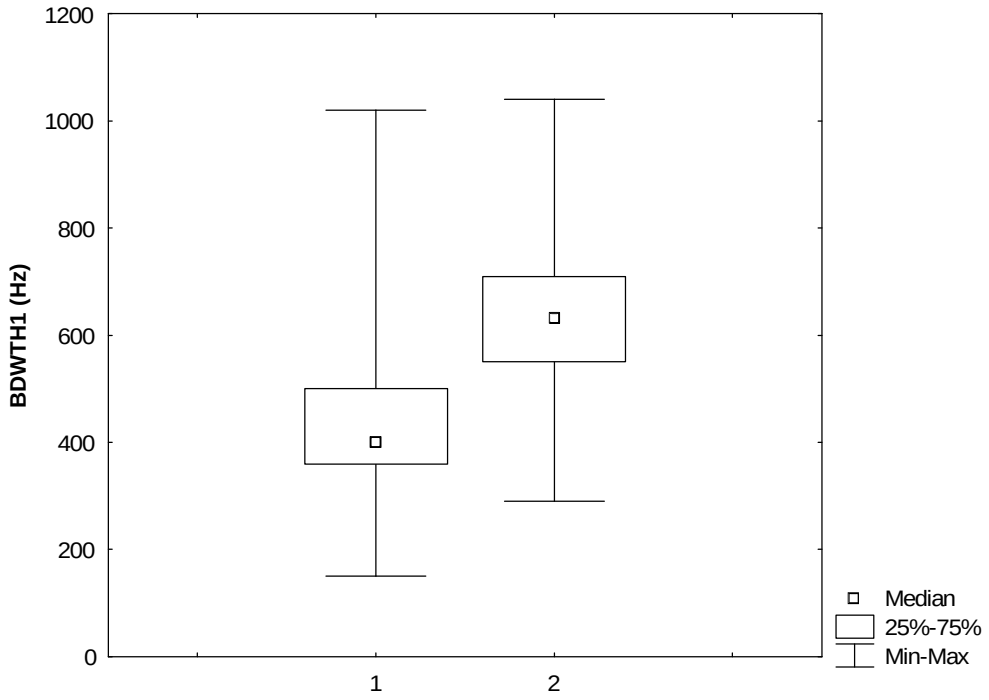
Obr. 5-11: Porovnání průměrné celkové délky varovného signálu sysla obecného (1) a sysla taurského (2).



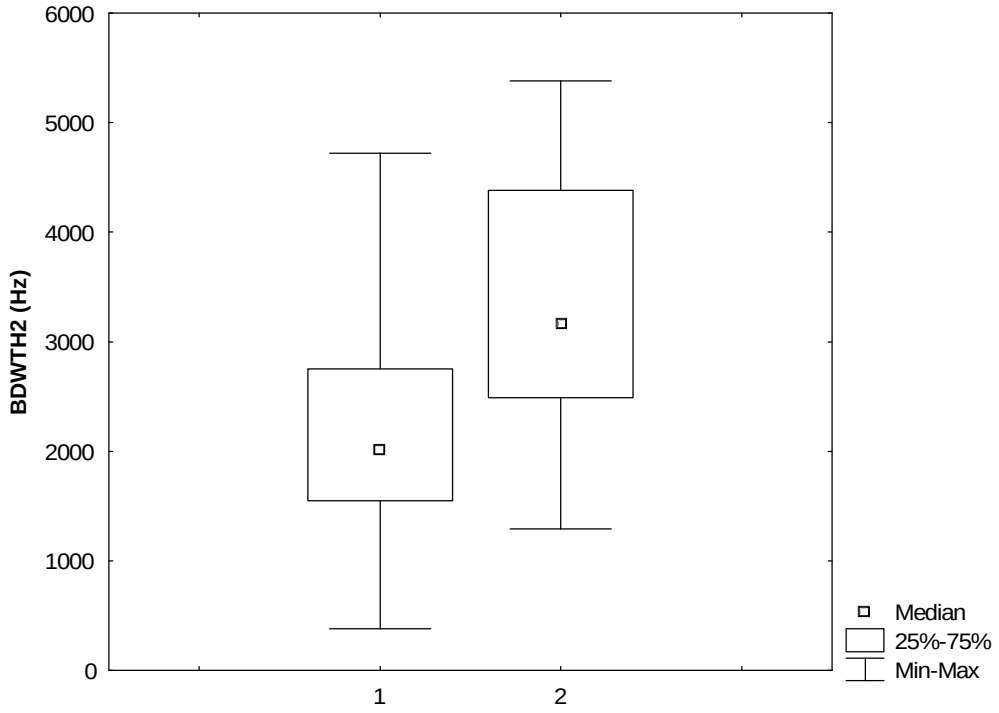
Obr. 5-12: Porovnání frekvence s maximální amplitudou prvního elementu s konstantní frekvencí (PEAKF1) sysla obecného (1) a sysla taurského (2).



Obr. 5-13: Porovnání frekvence s maximální amplitudou druhého frekvenčně modulovaného elementu (PEAKF2) sysla obecného (1) a sysla taurského (2).



Obr. 5-14: Porovnání frekvenčního rozsahu prvního elementu s konstantní frekvencí (BDWTH1) sysla obecného (1) a sysla taurského (2).



Obr. 5-15: Porovnání frekvenčního rozsahu druhého frekvenčně modulovaného elementu (BDWTH2) sysla obecného (1) a sysla taurského (2).

5.2.2 Rozdíly v akustické struktuře varovných signálů jednotlivých jedinců sysla obecného (*Spermophilus citellus*)

Většina jedinců sysla obecného (sedm jedinců z devíti testovaných) vydávala série varovných signálů, které se skládaly z prvního elementu s konstantní frekvencí i z druhého frekvenčně modulovaného elementu. Právě struktura tohoto druhého frekvenčně modulovaného elementu se může mezi jedinci výrazně lišit, u jednoho konkrétního jedince však zůstává víceméně neměnná. Díky tomu lze jednotlivé jedince od sebe rozeznávat již při vizuálním posouzení spektrogramů.

V případě jednoho samce bylo zaznamenáno, že vydával varovné signály, které se skládaly jen z prvního elementu s konstantní frekvencí. Druhý element pak většinou chyběl úplně nebo měl velice slabou intenzitu. Někdy měl také velice krátkou dobu trvání. Jedna samice vydávala varovné signály tvořené jen druhým frekvenčně modulovaným elementem. První element i v tomto případě buď zcela chyběl nebo měl velice slabou intenzitu či krátkou dobu trvání.

Zda je skutečně možné jednotlivé jedince rozlišovat na základě rozdílů v akustické struktuře jejich varovných signálů bylo testováno za pomoci standardní diskriminační analýzy. Tyto analýzy byly provedeny dvě. Do první diskriminační analýzy byli zahrnuti pouze jedinci, jejichž varovné signály se skládaly z obou elementů. Do druhé analýzy byl navíc zahrnut jeden samec, jehož varovný signál se skládal pouze z prvního elementu a jedna samice, jejíž signál se skládal pouze z druhého elementu.

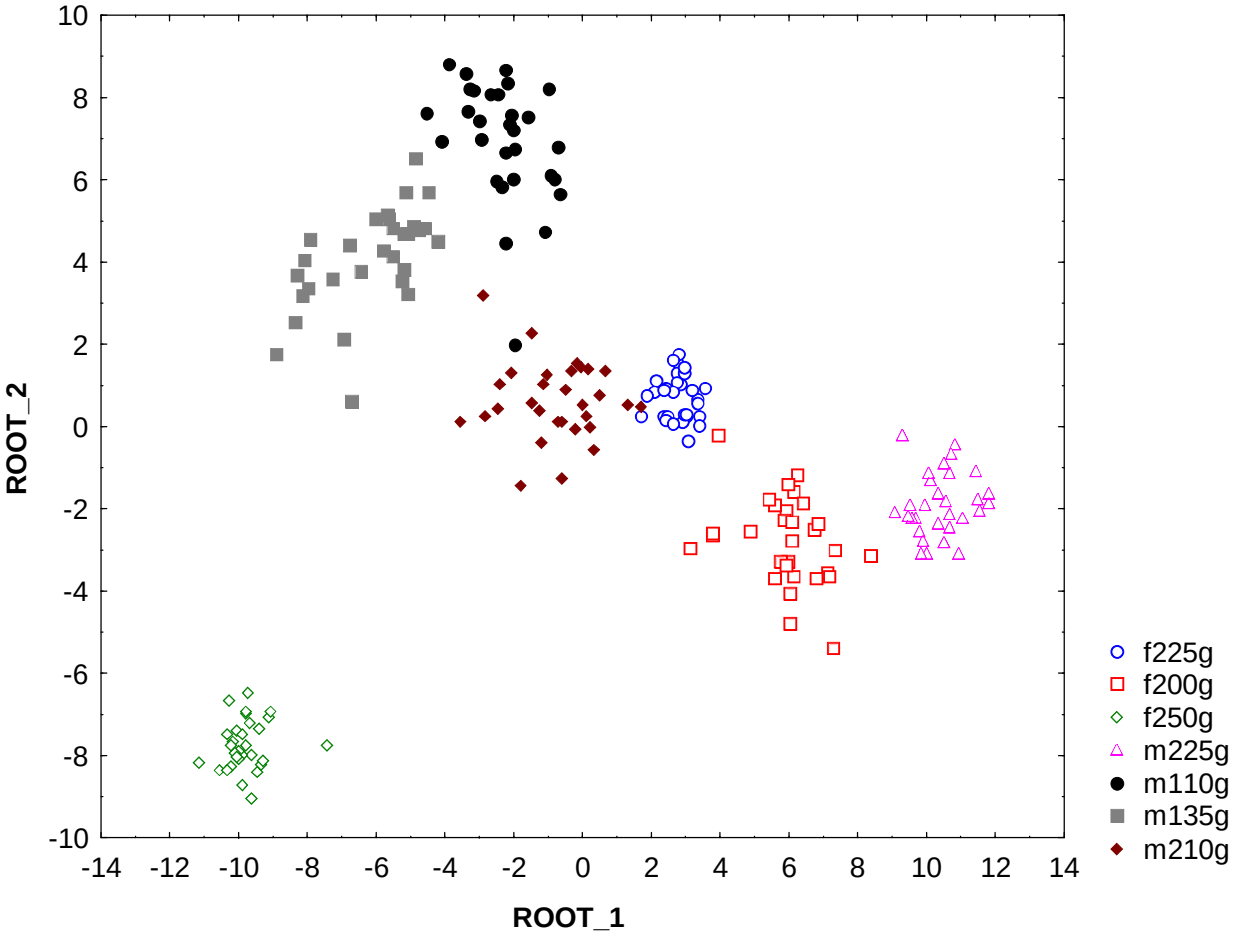
Do první diskriminační analýzy (zahrnující jedince, jejichž varovné signály se skládaly z obou elementů) vstoupilo 12 proměnných (viz kapitola 4.6.3). Šest signifikantních kořenů vysvětlilo 100% variabilitu. První čtyři kanonické kořeny s eigenvalue >1 a vysvětlily více než 98% variability. S prvním kořenem byla nejvíce korelována maximální frekvence prvního elementu (MAXF1) ($r = 0.7$), s druhým kořenem minimální frekvence druhého elementu (MINF1) ($r = 0.56$) a se třetím kořenem pak délka trvání celé vokalizace (DUR) ($r = -0.53$) (viz tab. č. 5-8). Diskriminační analýza rozlišila varovné signály sedmi jedinců s vysokou úspěšností (99%, Wilks' Lambda = 0.0000114, $p < 0,001$) a následné ověření diskriminační analýzy prokázalo její 95% správnost. Pouze 2 z 210 (0.9%) varovných signálů bylo přiřazeno k nesprávnému jedinci (viz tab. č. 5-7).

Tab. 5-7: Klasifikační matice standardní diskriminační analýzy s 99% úspěšností klasifikace. Pouze 2 ze 210 varovných signálů sysla obecného byly přiřazeny k nesprávnému jedinci.

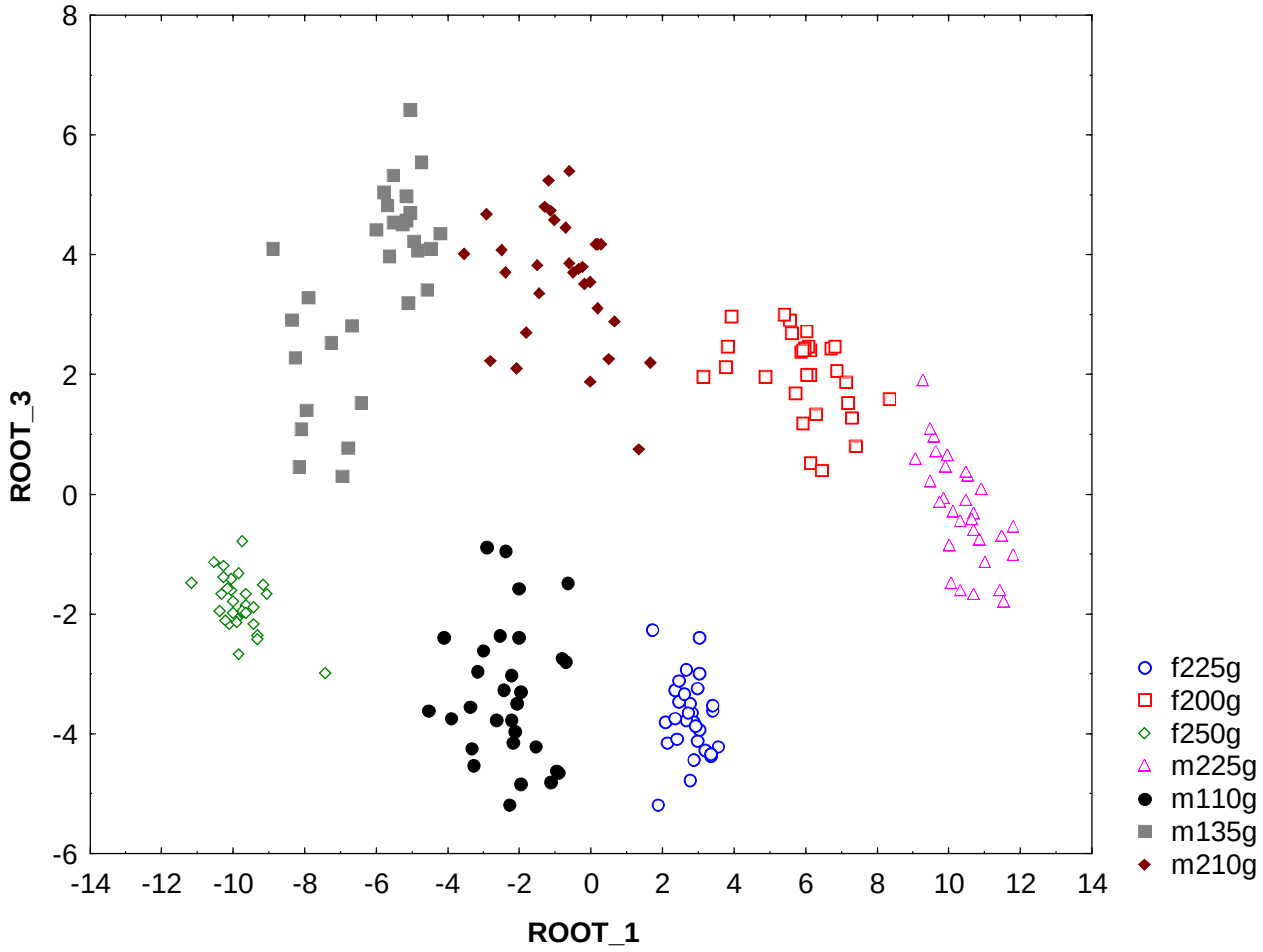
	%	f225g	f200g	f150g	m225g	m110g	m135g	m210g
f225g	100	30	0	0	0	0	0	0
f200g	97	0	29	0	1	0	0	0
f150g	100	0	0	30	0	0	0	0
m225g	100	0	0	0	30	0	0	0
m110g	97	1	0	0	0	29	0	0
m135g	100	0	0	0	0	0	30	0
m210g	100	0	0	0	0	0	0	30
Celkem	**99**	31	29	30	31	29	30	30

Tab. 5-8: Korelace tří kanonických kořenů s eigenvalue >1 a jednotlivých akustických parametrů varovných signálů 7 jedinců sysla obecného.

	Root 1	**Root 2**	**Root 3**
DUR	-0.14	0.18	**-0.53**
DISTTOMAX	0.02	-0.07	-0.09
DISTTOMAX1	-0.07	-0.01	-0.12
DUR2	-0.09	-0.14	-0.37
DISTTOMAX2	-0.02	0.03	-0.14
IEI	0.03	0.11	0.03
MAXF1	**0.70**	0.15	0.13
BDWTH1	-0.17	-0.12	-0.19
PEAKF2	-0.12	0.21	0.17
MINF2	0.04	**0.56**	0.32
BDWTH2	-0.05	-0.32	0.10
ENDF2	-0.11	0.26	0.40



Obr. 5-16: Zobrazení varovných signálů sedmi různých jedinců sysla obecného v prostoru os představovaných prvními dvěma kanonickými kořeny diskriminační analýzy.



Obr. 5-17: Zobrazení varovných signálů sedmi různých jedinců sysla obecného v prostoru os představovaných prvním a třetím kanonickým kořenem diskriminační analýzy.

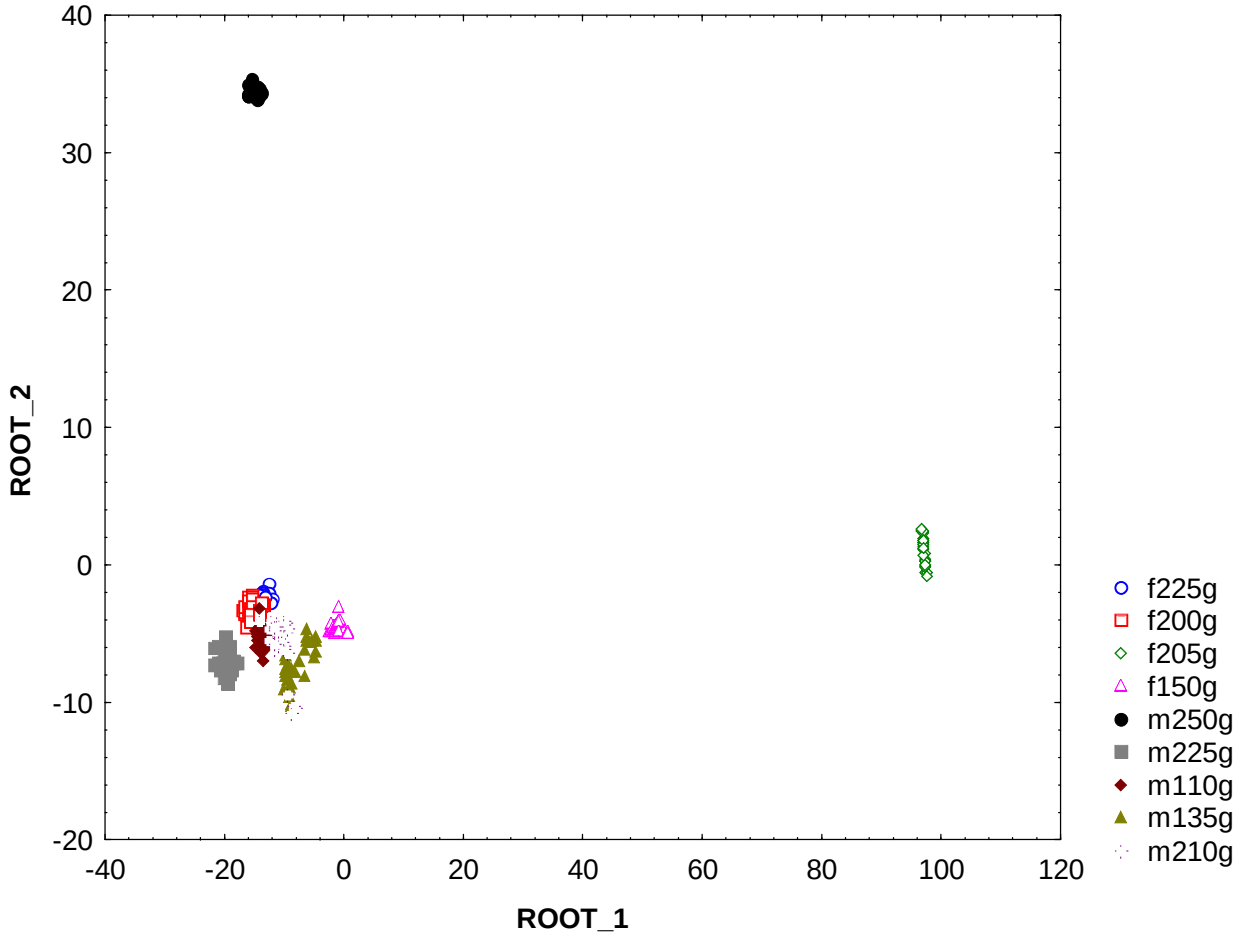
Do druhé diskriminační analýzy (zahrnující i jedince, jejichž signály se skládaly jen z prvního nebo jen druhého elementu) vstoupilo 8 proměnných (viz kapitola 4.6.3). Sedm signifikantních kanonických kořenů vysvětlilo téměř 100% variabilitu. První čtyři kořeny s eigenvalue >1 vysvětlily více než 99% variability. S prvním kořenem byla nejvíce korelována frekvence s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1) (r = -0.89), s druhým kořenem pak frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2) (r = -0.94) a se třetím kořenem doba trvání prvního elementu (DUR1) (r = 0.66) (viz tab. č. 5-10). I v tomto případě rozlišila diskriminační analýza varovné signály devíti jedinců sysla obecného s vysokou úspěšností (99%, Wilks´lambda = 0.0000000, p < 0,001) a následné ověření diskriminační analýzy prokázalo její 97% správnost. Pouze 2 z 270 (0.7%) varovných signálů byly přiřazeny k nesprávnému jedinci (viz tab. č. 5-9).

Tab. 5-9: Klasifikační matice standardní diskriminační analýzy s 99% úspěšností klasifikace. Pouze 2 z 270 varovných signálů sysla obecného byly přiřazeny k nesprávnému jedinci.

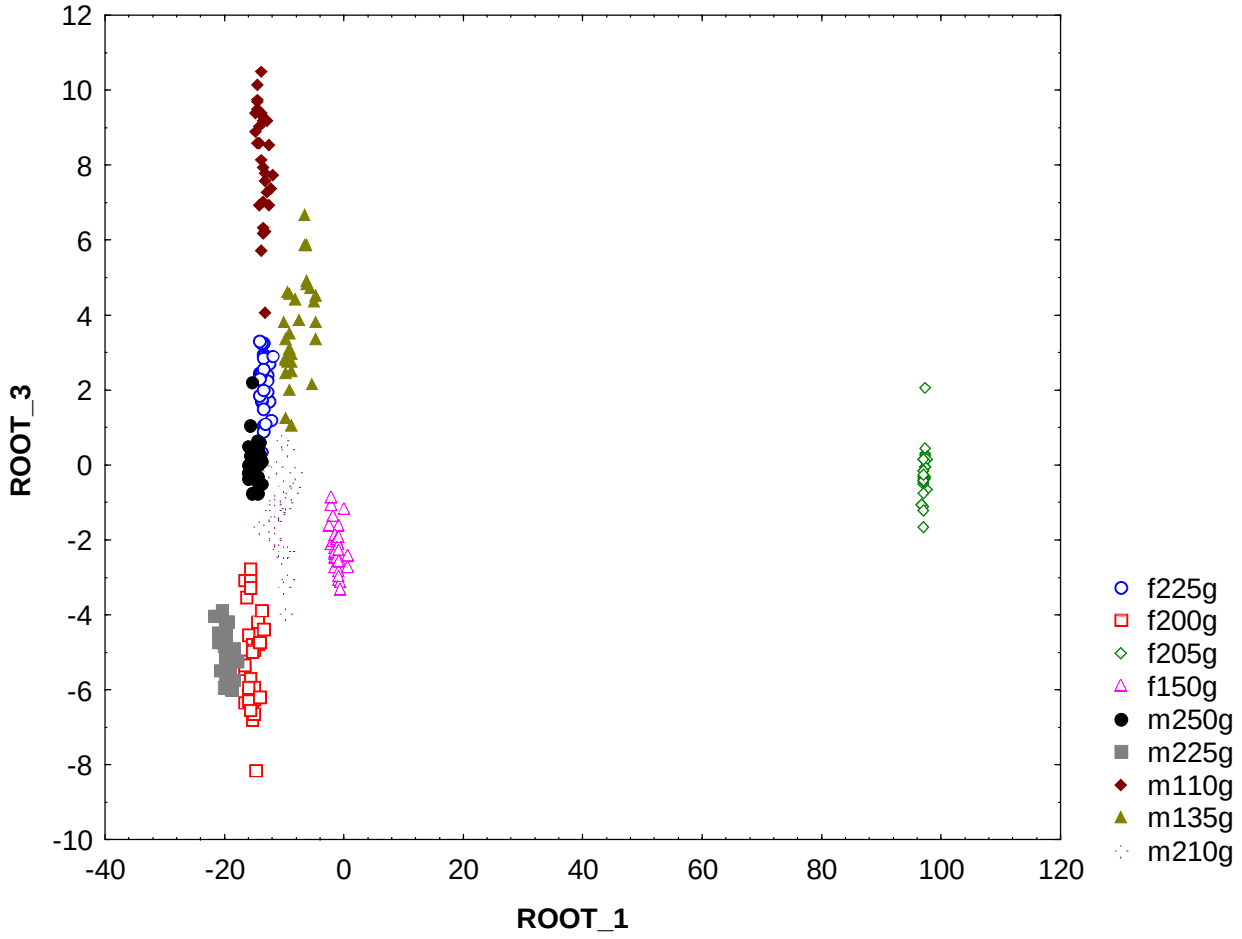
	%	f225g	f200g	f205g	f150g	m250g	m225g	m110g	m135g	m210g
f225g	100	30	0	0	0	0	0	0	0	0
f200g	100	0	30	0	0	0	0	0	0	0
f205g	100	0	0	30	0	0	0	0	0	0
f150g	100	0	0	0	30	0	0	0	0	0
m250g	100	0	0	0	0	30	0	0	0	0
m225g	100	0	0	0	0	0	30	0	0	0
m110g	97	1	0	0	0	0	0	29	0	0
m135g	100	0	0	0	0	0	0	0	30	0
m210g	97	0	0	0	0	0	0	0	1	29
Celkem	**99**	31	30	30	30	30	30	29	31	29

Tab. 5-10: Korelace tří kanonických kořenů s eigenvalue >1 a jednotlivých akustických parametrů varovných signálů 9 jedinců sysla obecného.

	Root 1	**Root 2**	**Root 3**
DISTTOMAX	-0.03	-0.05	-0.05
DUR1	-0.17	-0.01	**0.66**
DISTTOMAX1	-0.03	-0.02	0.08
IEI	-0.01	-0.04	0.07
PEAKF1	**-0.89**	-0.22	-0.23
BDWTH1	-0.04	0.06	0.05
PEAKF2	0.03	**-0.94**	0.18
BDWTH2	0.08	-0.22	-0.29



Obr. 5-18: Zobrazení varovných signálů devíti různých jedinců sysla obecného v prostoru os představovaných prvními dvěma kanonickými kořeny diskriminační analýzy.



Obr. 5-19: Zobrazení varovných signálů devíti různých jedinců sysla obecného v prostoru os představovaných prvním a třetím kanonickým kořenem diskriminační analýzy.

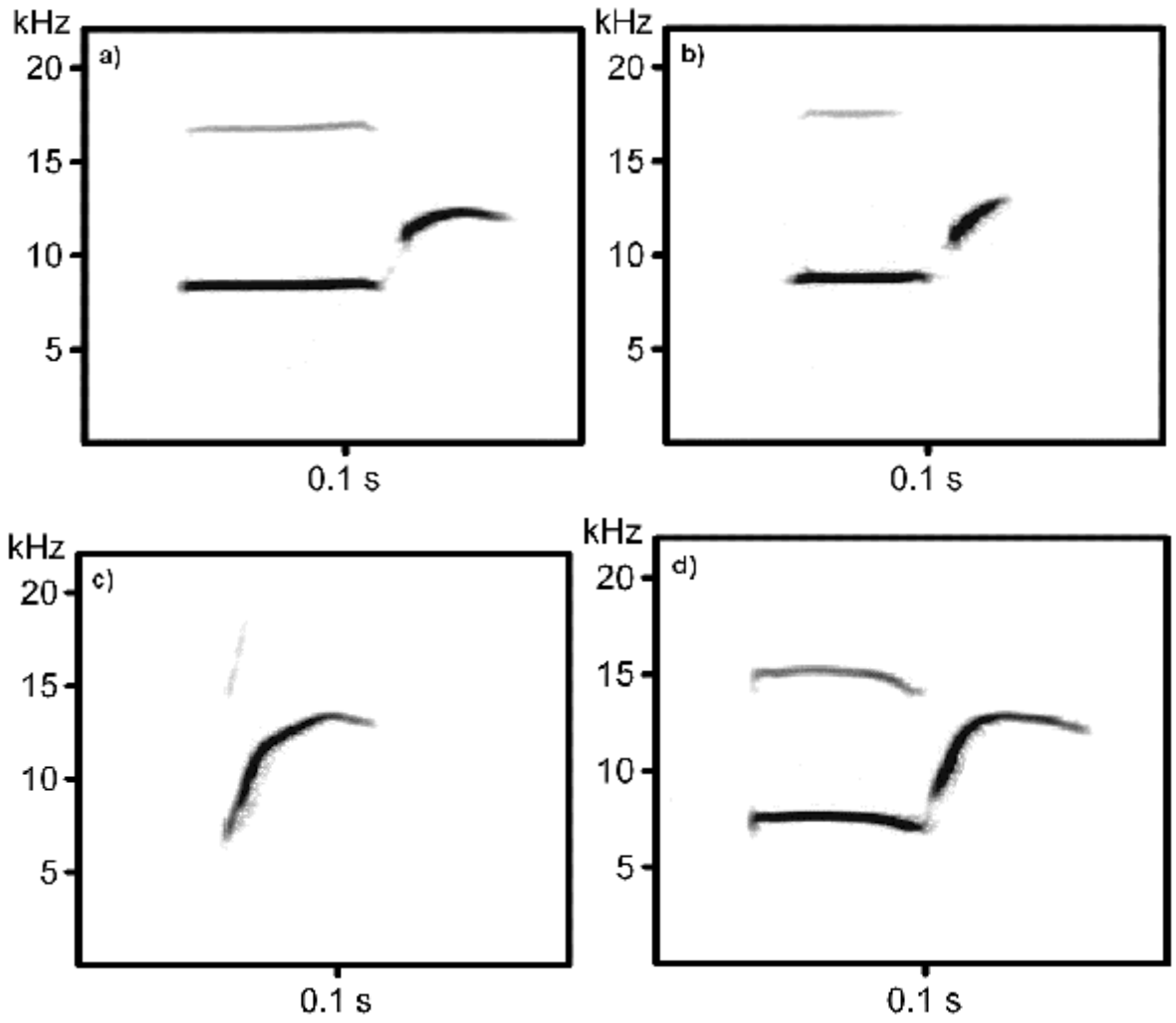
Tab. 5-11: Deskriptivní statistika časových parametrů varovných signálů devíti jedinců sysla obecného. Hodnoty jsou uvedeny v ms.

		DUR		**INT**		**DUR1**		**DUR2**		**IPI**	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
f225g	30	124.1	7.3	7470.1	1303.4	77.5	3.4	40.6	5.8	5.3	1.6
f200g	30	79.8	7.0	8001.3	1998.8	54.2	5.0	18.6	5.2	7.3	2.9
f205g	30	51.2	4.3	8613.1	2487.3	-	-	51.2	4.3	-	-
f150g	30	121.8	3.7	4105.4	877.1	65.8	1.9	56.6	3.5	-	-
m250g	30	70.0	2.1	9559.5	1239.8	70.0	2.1	-	-	-	-
m225g	30	109.9	5.0	8352.1	2692.1	60.9	3.3	43.4	4.0	4.3	1.7
m110	30	137.1	5.8	10301.9	3412.9	88.7	4.9	38.0	7.4	8.0	4.1
m135	30	114.3	9.7	10098.8	8478.6	75.1	3.8	31.3	7.4	6.7	8.6
m210g	30	98.6	14.1	10833.5	2707.8	66.0	5.4	27.2	11.6	4.4	2.5

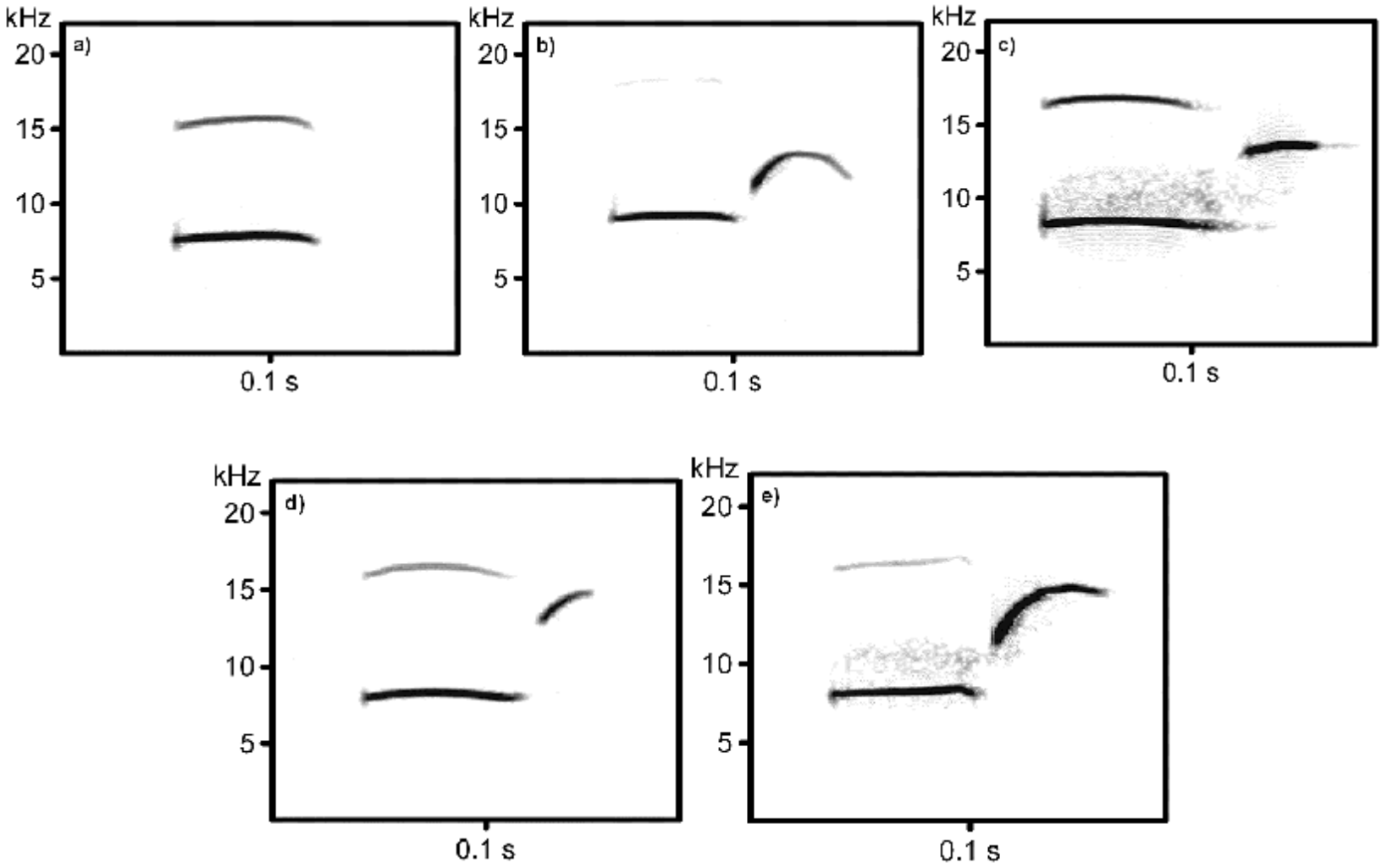
Tab. 5-12: Deskriptivní statistika frekvenčních parametrů jednotlivých elementů varovných signálů devíti jedinců sysla obecného. Hodnoty jsou uvedeny v Hz.

		PEAKF1		MINF1		MAXF1		BDWTH1		STARTF1		ENDF1	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
f225g	30	8336	39	8173	45	8556	43	378	53	8250	35	8353	58
f200g	30	8699	75	8505	88	8869	97	357	65	8538	247	8663	96
f205g	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
f150g	30	7557	57	6936	57	7714	75	774	118	7194	93	-	-
m250g	30	7836	55	7319	130	8039	88	715	172	7472	80	7416	54
m225g	30	9079	67	8824	61	9207	76	377	72	8858	70	8834	110
m110	30	8329	62	7917	97	8435	70	517	97	8072	144	8038	123
m135	30	8046	190	7727	202	8170	174	437	102	7785	222	7832	203
m210g	30	8282	81	8088	111	8473	90	380	98	8179	89	8260	140

		PEAKF2		MINF2		MAXF2		BDWTH2		STARTF2		ENDF2	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
f225g	30	11978	143	10282	222	12184	129	1897	262	10006	377	11908	144
f200g	30	11896	217	10973	367	12814	305	1837	560	10722	456	12654	584
f205g	30	11927	369	6770	523	13193	175	6417	484	6436	620	12936	241
f150g	30	12796	151	8661	219	12958	154	4292	248	-	-	12208	246
m250g	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
m225g	30	13081	283	10822	331	13289	265	2464	372	10768	565	12118	415
m110	30	13404	311	12581	895	13625	237	1039	729	12657	942	13426	255
m135	30	13940	453	12565	471	14319	504	1750	239	12563	646	13966	416
m210g	30	12931	680	11420	381	14026	548	2600	740	11033	605	13901	614



Obr. 5-20: Spektrogramy varovných signálů čtyř samic sysla obecného. f225g (a), f200g (b), f205g (c), f150g (d).



Obr. 5-21: Spektrogramy varovných signálů pěti samců sysla obecného. m250g (a), m225g (b), m110g (c), m135g (d), m210g (e).

5.2.3 Rozdíly v akustické struktuře varovných signálů jednotlivých jedinců sysla taurského (*Spermophilus taurensis*)

Většina jedinců sysla taurského (osm jedinců z desíti testovaných) vydávala varovné signály skládající se z prvního elementu s konstantní frekvencí i z druhého frekvenčně modulovaného elementu. Stejně tak jako u sysla obecného se může struktura druhého elementu mezi různými jedinci tohoto druhu do značné míry lišit, avšak u jednoho konkrétního jedince se příliš nemění. Jednotlivé jedince lze proto často odlišit již při pouhém vizuálním posouzení spektrogramů.

V případě dvou samic bylo zaznamenáno, že vydávaly varovné signály, které byly tvořeny jen prvním elementem.

Možnost rozlišování jednotlivých jedinců na základě rozdílů v akustické struktuře jejich signálů byla testována za pomoci standardní diskriminační analýzy. Stejně jako u sysla obecného byly provedeny dvě diskriminační analýzy. Do první diskriminační analýzy byli zahrnuti pouze jedinci, jejichž varovné signály se skládaly z obou elementů. Do druhé analýzy byly navíc zahrnuty i dvě samice, jejichž varovné signály se skládaly pouze z prvního elementu.

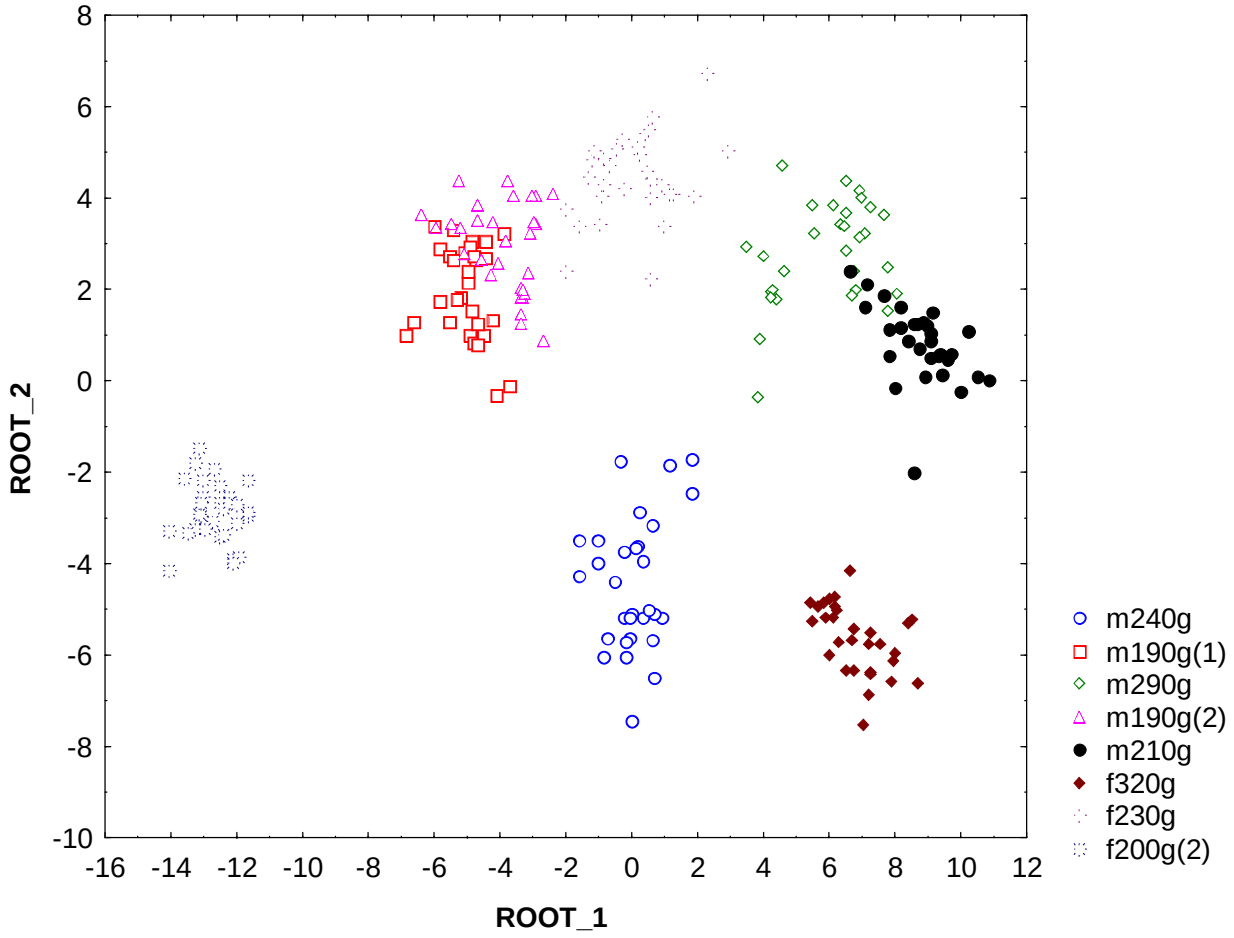
Do první diskriminační analýzy (zahrnující jedince, jejichž varovné signály se skládaly z obou elementů) vstoupilo 13 proměnných (viz kapitola 4.6.3). Sedm signifikantních kanonických kořenů vysvětlilo 100% variabilitu. Pět kořenů s eigenvalue >1 vysvětlilo více než 99% variability. S prvním kořenem byla nejvíce korelována minimální frekvence prvního elementu (MINF1) ($r = -0.60$), s druhým kořenem byla nejvíce korelována délka trvání druhého elementu (DUR2), ($r = -0.54$) a se třetím kořenem byla nejvíce korelována konečná frekvence druhého elementu (ENDF2) ($r = 0.53$) (viz tab č. 5-14). Diskriminační analýza rozlišila osm testovaných jedinců s velkou úspěšností (97%, Wilks´lambda = 0.0000091, $p < 0.001$). Následné ověření diskriminační analýzy potvrdilo její 91% správnost. Pouze 7 z 240 (3%) varovných signálů bylo přiřazeno k nesprávnému původci (viz tab. č. 5-13).

Tab. 5-13: Klasifikační matice standardní diskriminační analýzy s 97% úspěšností klasifikace. Pouze 7 z 240 varovných signálů sysla obecného bylo přiřazeno k nesprávnému jedinci.

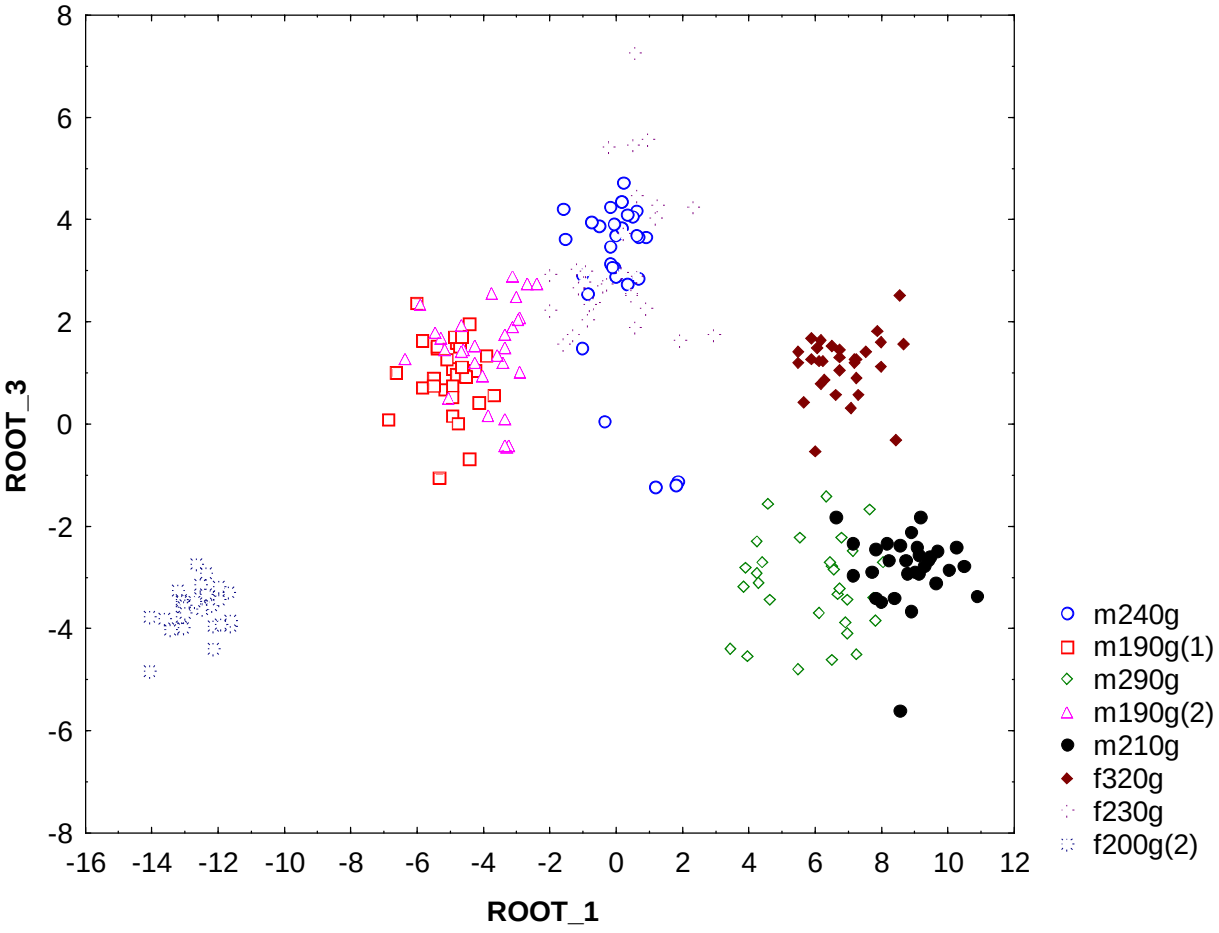
	%	m240g	m190g(1)	m290g	m190g(2)	m210g	f320g	f230g	f200g(2)
m240g	100	30	0	0	0	0	0	0	0
m190g(1)	90	0	27	0	3	0	0	0	0
m290g	100	0	0	30	0	0	0	0	0
m190g(2)	87	0	4	0	26	0	0	0	0
m210g	100	0	0	0	0	30	0	0	0
f320g	100	0	0	0	0	0	30	0	0
f230g	100	0	0	0	0	0	0	30	0
f200g(2)	100	0	0	0	0	0	0	0	30
Celkem	**97**	30	31	30	29	30	30	30	30

Tab. 5-14: Korelace tří kanonických kořenů s eigenvalue >1 a jednotlivých akustických parametrů varovných signálů 8 jedinců sysla taurského.

	Root 1	**Root 2**	**Root 3**
DUR	0.08	-0.43	0.40
DISTTOMAX	0.003	0.04	0.29
DUR2	0.05	**-0.54**	0.08
DISTTOMAX2	0.06	0.04	-0.13
IEI	0.03	0.05	-0.12
MINF1	**-0.60**	-0.37	-0.09
BDWTH1	-0.09	0.27	0.24
PEAK2	-0.09	-0.11	0.10
MINF2	-0.01	-0.04	0.22
BDWTH2	-0.01	-0.29	0.37
STARTF1	-0.16	0.01	0.01
ENDF2	0.05	-0.37	**0.53**
MIDF2	-0.03	-0.41	0.32



Obr. 5-22: Zobrazení varovných signálů osmi různých jedinců sysla taurského v prostoru os představovaných prvními dvěma kanonickými kořeny diskriminační analýzy.



Obr. 5-23: Zobrazení varovných signálů osmi různých jedinců sysla taurského v prostoru os představovaných prvním a třetím kanonickým kořenem diskriminační analýzy.

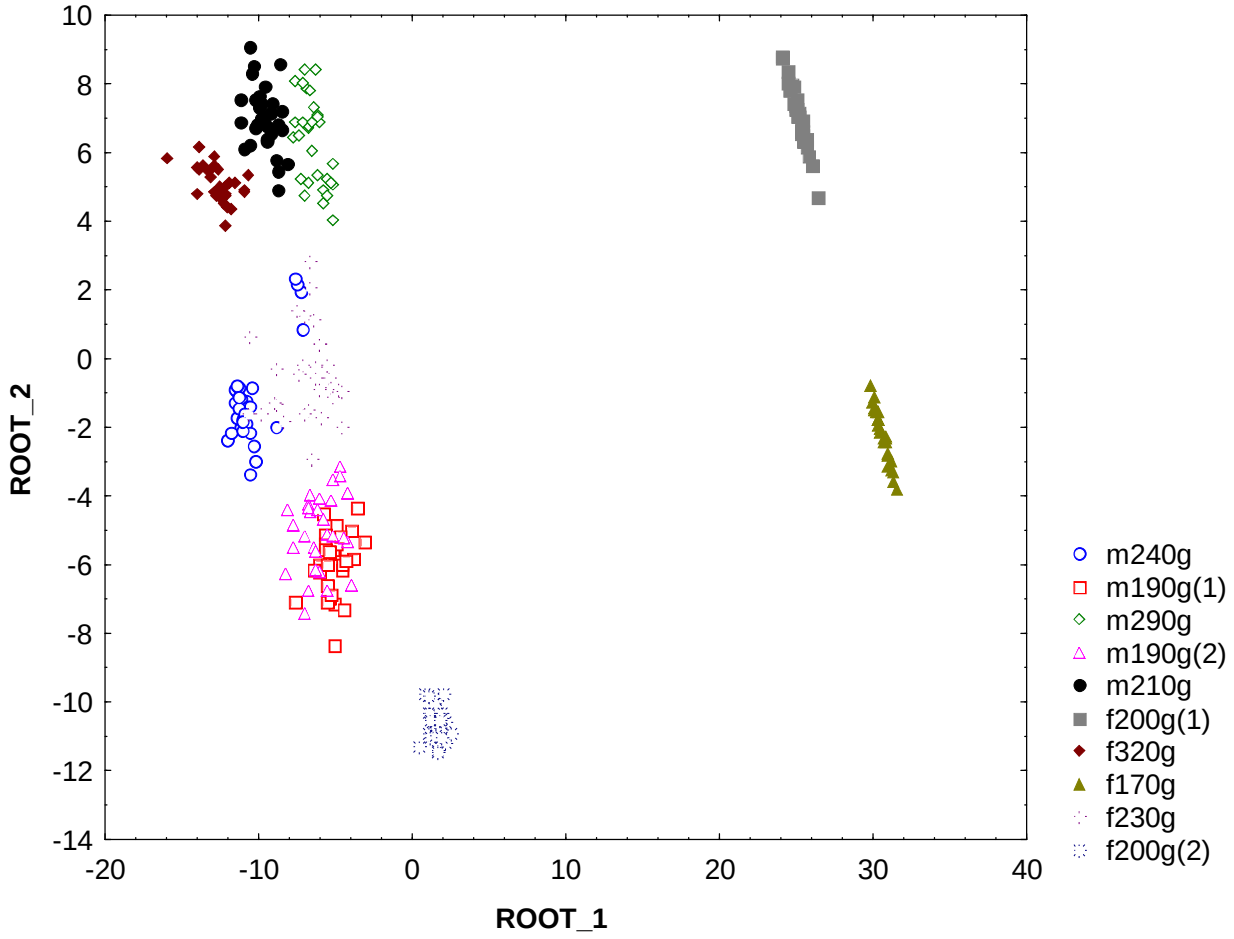
Do druhé diskriminační analýzy (zahrnující i dvě samice, jejichž varovné signály se skládály jen z prvního elementu) vstoupilo 10 proměnných (viz kapitola 4.6.3). Devět signifikantních kořenů vysvětlilo 100% variabilitu. Pět kořenů s eigenvalue >1 vysvětlilo více než 99% variability. S prvním kořenem byla nejvíce korelována minimální frekvence druhého elementu (MINF2) (r = -0.53), s druhým kořenem minimální frekvence prvního elementu (MINF1) (r = -0.52) a se třetím kořenem délka trvání prvního elementu (r = -0.58) (viz tab. č. 5-16). Diskriminační analýza rozlišila varovné signály desíti jedinců s vysokou úspěšností (97%, Wilks´lambda = 0.0000002, p < 0,001) a následné ověření diskriminační analýzy prokázalo její 96% správnost. Pouze 8 z 300 (2.7%) varovných signálů byla přiřazeno k nesprávnému jedinci (viz tab. č. 5-15).

Tab. 5-15: Klasifikační matice standardní diskriminační analýzy s 97% úspěšností klasifikace. Pouze 8 z 300 varovných signálů sysla obecného bylo přiřazeno k nesprávnému jedinci.

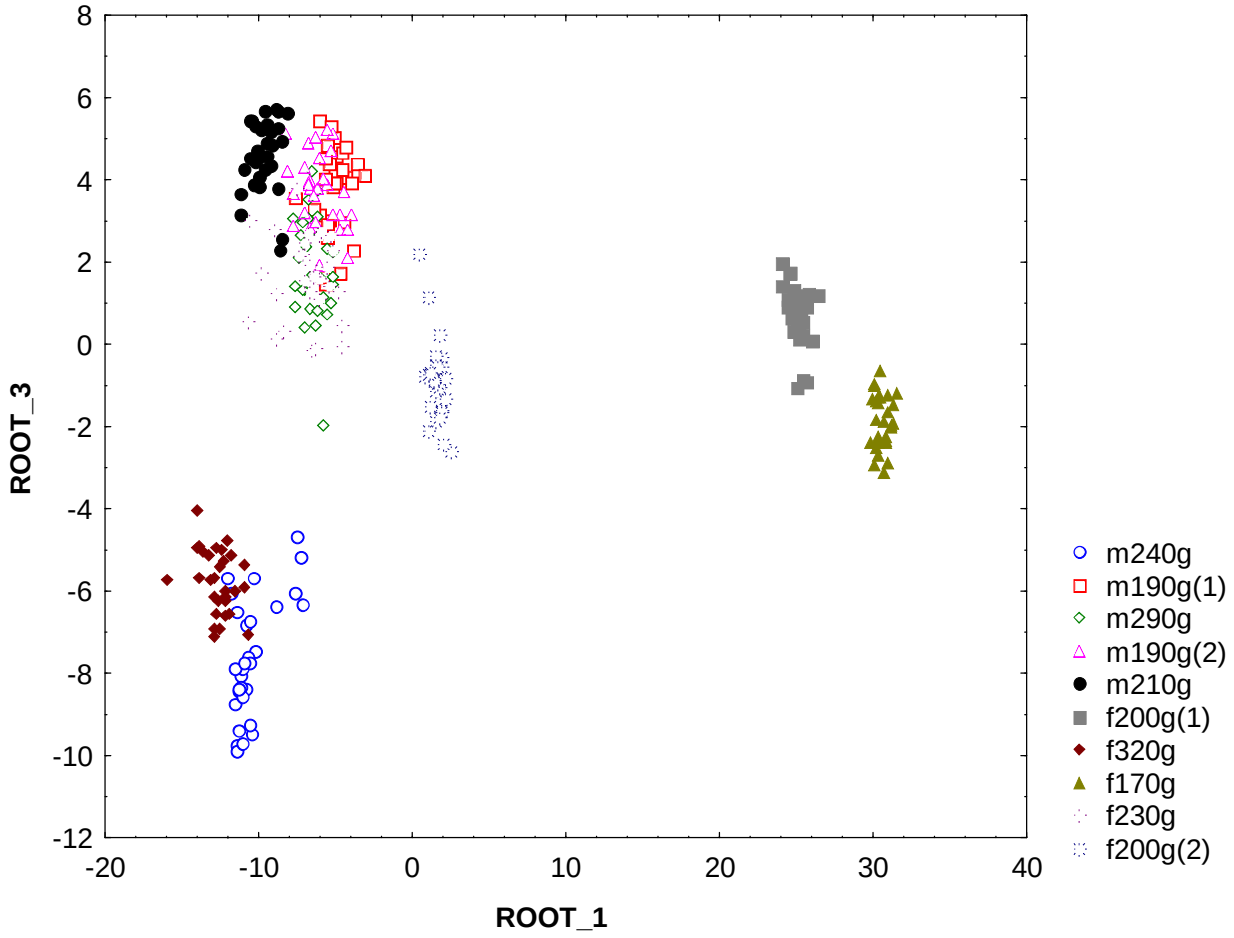
	%	m240g	m190g(1)	m290g	m190g(2)	m210g	f200g(1)	f320g	f170g	f230g	f200g(2)
m240g	100	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0
m190g(1)	93	0	28	0	2	0	0	0	0	0	0
m290g	97	0	0	29	0	1	0	0	0	0	0
m190g(2)	83	0	5	0	25	0	0	0	0	0	0
m210g	100	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0
f200g(1)	100	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0
f320g	100	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0
f170g	100	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0
f230g	100	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0
f200g(2)	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30
Celkem	97	30	33	29	27	31	30	30	30	30	30

Tab. 5-16: Korelace tří kanonických kořenů s eigenvalue >1 a jednotlivých akustických parametrů varovných signálů 10 jedinců sysla taurského.

	Root 1	**Root 2**	**Root 3**
DUR1	-0.15	0.04	**-0.58**
DISTTOMAX1	-0.05	-0.02	-0.03
DUR2	-0.23	-0.07	-0.38
DISTTOMAX2	-0.05	0.03	0.06
IEI	-0.01	0.03	0.05
MINF1	0.23	**-0.52**	-0.27
BDWTH1	-0.02	-0.15	0.13
MINF2	**-0.53**	-0.32	0.17
BDWTH2	-0.23	-0.11	-0.33
STARTF1	0.07	-0.21	0.01



Obr. 5-24: Zobrazení varovných signálů deseti různých jedinců sysla taurského v prostoru os představovaných prvními dvěma kanonickými kořeny diskriminační analýzy.



Obr. 5-25: Zobrazení varovných signálů deseti různých jedinců sysla taurského v prostoru os představovaných prvním a třetím kanonickým kořenem diskriminační analýzy.

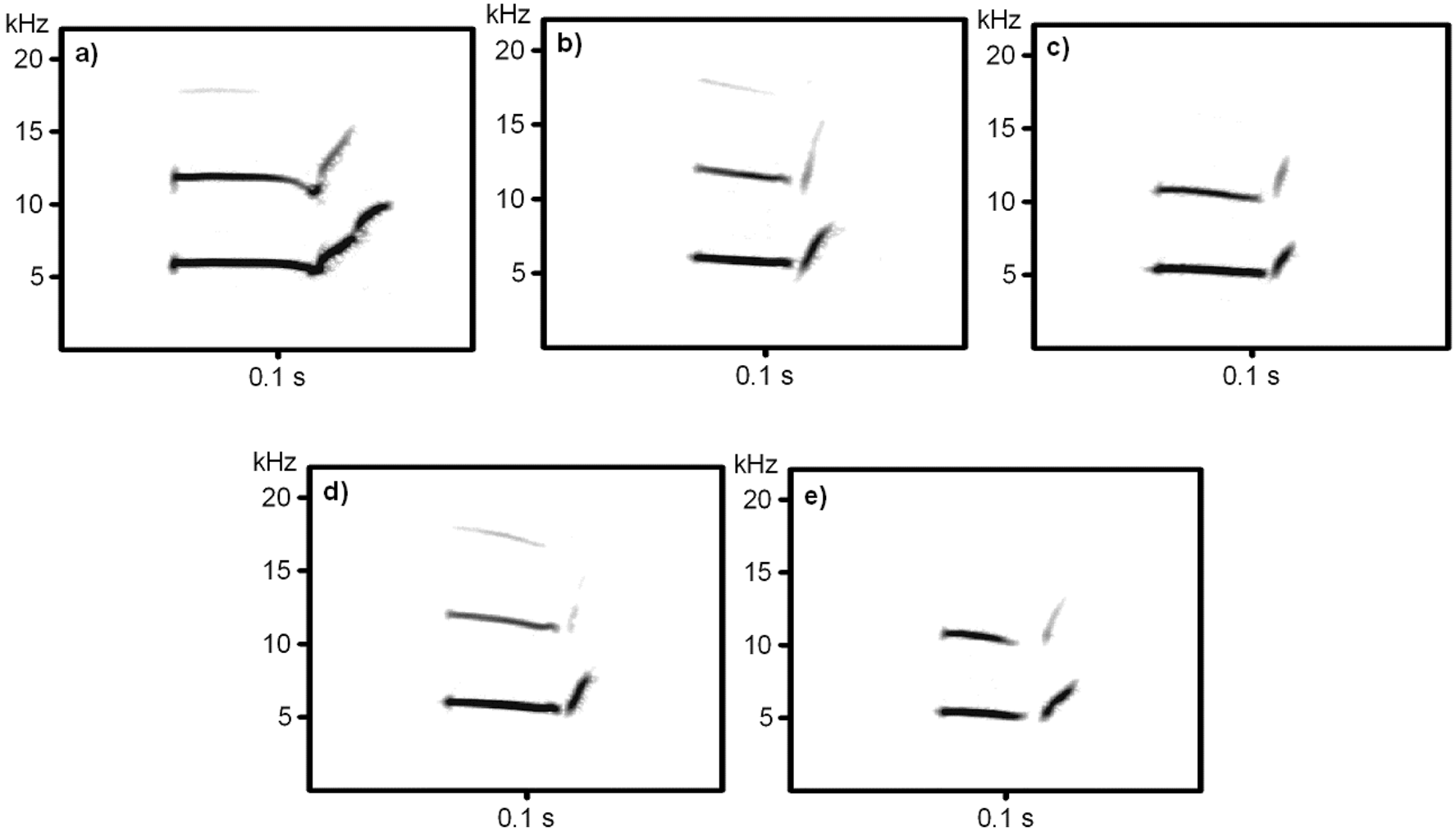
Tab. 5-17: Deskriptivní statistika časových parametrů varovných signálů deseti jedinců sysla taurského. Hodnoty jsou uvedeny v ms.

		DUR		**INT**		**DUR1**		**DUR2**		**IPI**	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
m240g	30	99.3	7.6	6684.9	2969.3	74.4	2.6	29.5	6.2	-	-
m190g(1)	30	60.3	2.9	9782.3	7264.4	44.2	2.6	11.6	2.3	1.5	1.0
m290g	30	63.3	11.5	4979.0	2436.4	50.8	5.6	12.1	2.8	6.9	19.6
m190g(2)	30	62.0	3.2	13916.7	8424.9	49.3	3.2	10.5	2.5	1.1	0.3
m210g	30	65.1	2.5	8981.9	2130.9	42.4	2.7	16.7	5.8	3.5	1.6
f200g(1)	30	35.9	4.2	10430.4	5060.6	35.9	4.2	-	-	-	-
f320g	30	96.2	3.0	10703.6	5477.5	65.3	2.7	36.5	12.2	-	-
f170g	30	41.4	3.0	4916.7	1462.1	41.4	3.0	-	-	-	-
f230g	30	73.5	5.0	14729.6	11383.6	59.7	3.4	13.8	2.5	1.0	0.0
f200g(2)	30	66.3	4.3	5462.2	1825.5	40.7	3.3	21.8	1.9	1.8	0.9

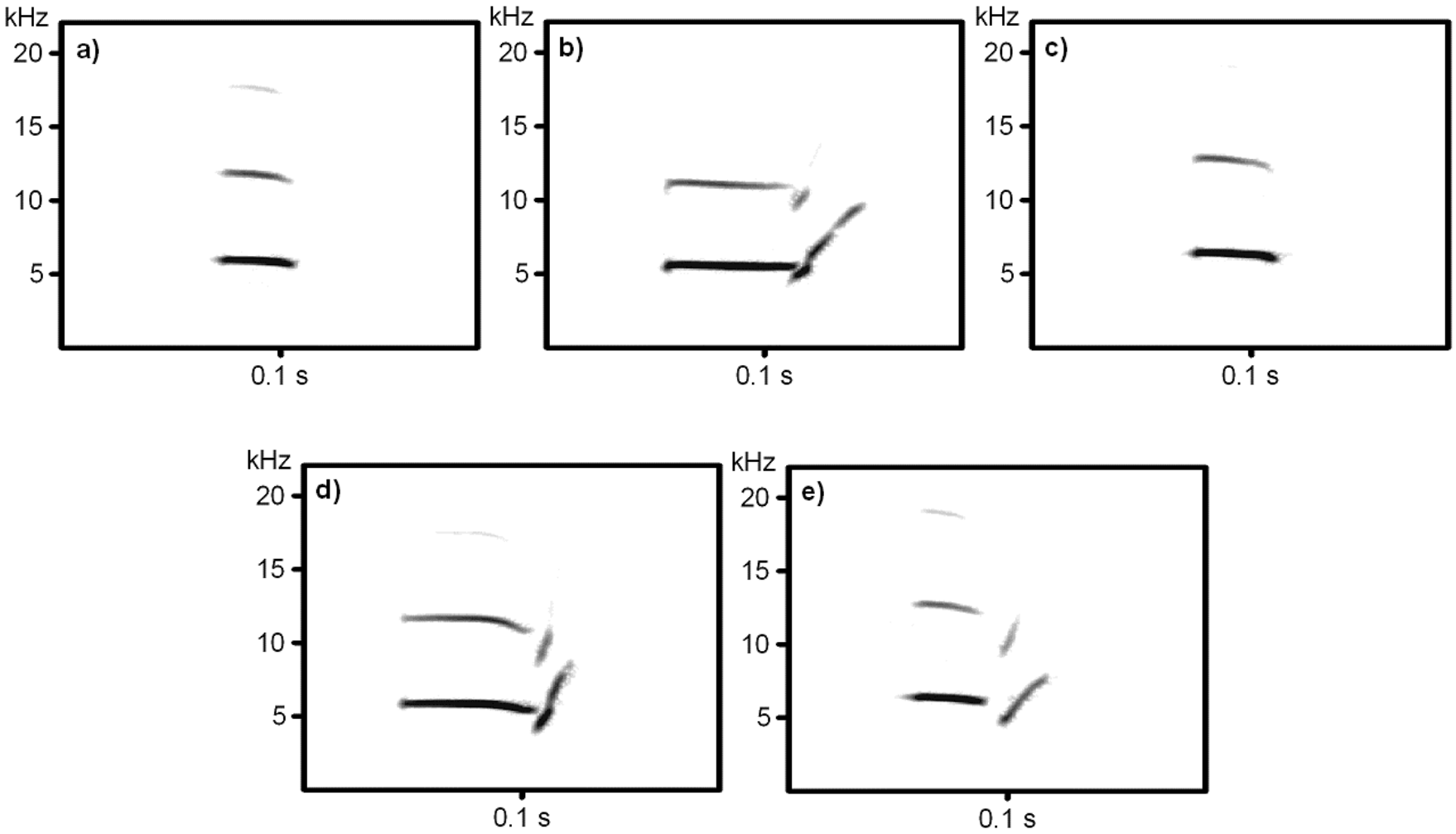
Tab: 5-18: Deskriptivní statistika frekvenčních parametrů jednotlivých elementů varovných signálů deseti jedinců sysla taurského. Hodnoty jsou uvedeny v Hz.

		PEAKF1		**MINF1**		**MAXF1**		**BDWTH1**		**STARTF1**		**ENDF1**	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
m240g	30	5889	69	5308	69	6012	66	698	76	5718	840	-	-
m190g(1)	30	5820	41	5485	54	6158	44	668	70	6029	24	5614	64
m290g	30	5341	84	5020	105	5602	57	576	79	5387	59	5109	119
m190g(2)	30	5803	27	5384	52	6127	85	737	122	5973	41	5483	140
m210g	30	5286	35	4931	32	5509	55	573	57	5348	41	5060	37
f200g(1)	30	5803	34	5543	79	5994	51	447	75	5902	64	5674	103
f320g	30	5412	33	5244	60	5619	36	368	59	5376	52	-	-
f170g	30	6338	41	5910	60	6544	39	628	59	6333	36	6055	95
f230g	30	5761	46	5183	82	5955	76	767	91	5689	51	5228	101
f200g(2)	30	6261	31	5887	36	6478	33	588	49	6315	29	5962	71

		PEAKF2		**MINF2**		**MAXF2**		**BDWTH2**		**STARTF2**		**ENDF2**	
	n	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
m240g	30	7078	433	5254	55	9501	761	4243	751	-	-	9427	786
m190g(1)	30	6867	158	5150	426	8004	130	2848	464	5366	502	7788	193
m290g	30	5306	467	4449	228	6872	223	2420	355	-	-	6661	264
m190g(2)	30	6845	296	5416	472	7918	183	2497	503	5955	386	7618	270
m210g	30	6269	121	4902	288	7286	80	2379	287	4887	296	7173	435
f200g(1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
f320g	30	5671	936	4706	138	9402	272	4689	201	-	-	9522	205
f170g	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
f230g	30	5168	414	4350	225	8416	601	4060	641	-	-	7876	822
f200g(2)	30	6281	404	4402	120	7698	70	3290	141	4872	672	7075	647



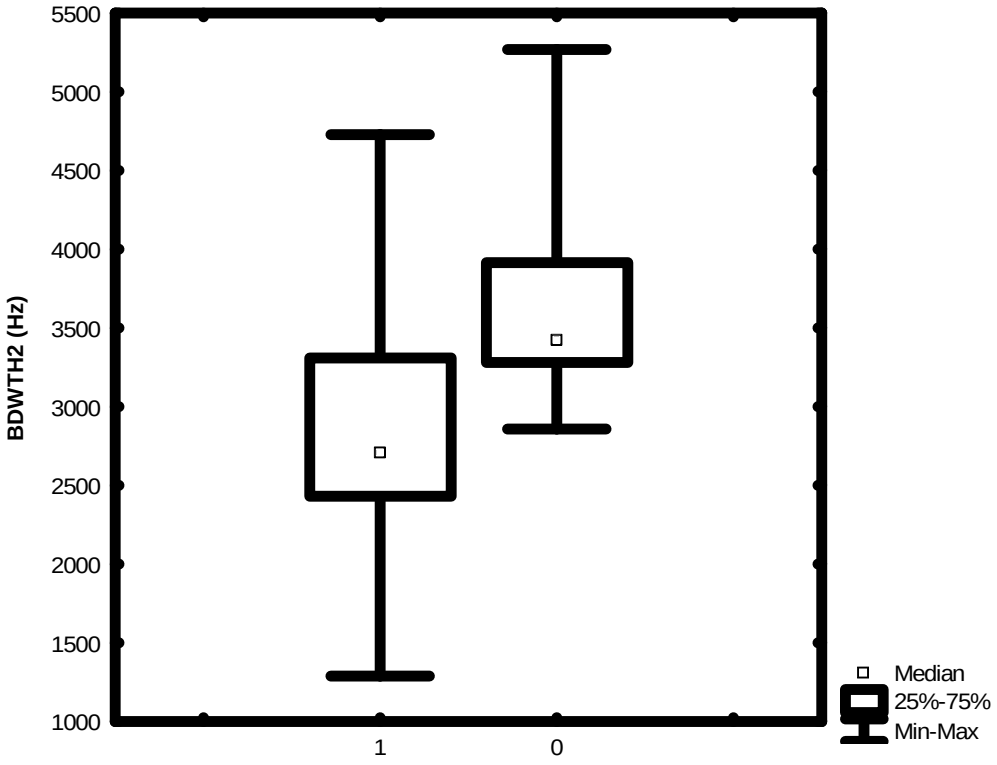
Obr. 5-26: Spektrogramy varovných signálů pěti samců sysla taurského. m240g (a), m190g(1) (b), m290g (c), m190g(2) (d), m210g (e).



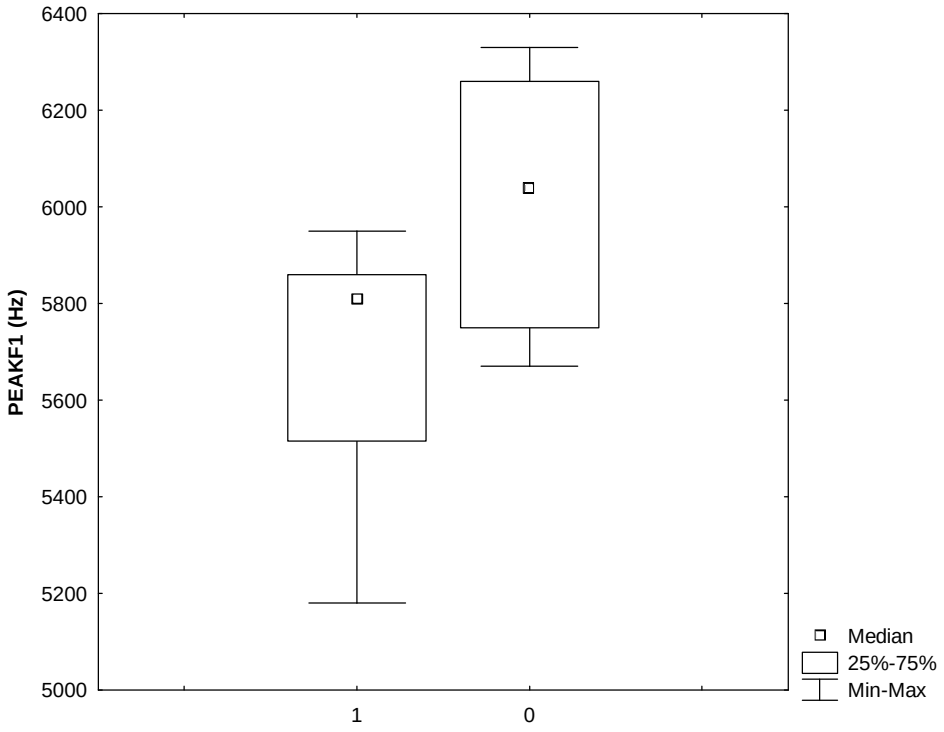
Obr. 5-27: Spektrogramy varovných signálů pěti samic sysla taurského. f200g(1) (a), f320g (b), f170g (c), f230g (d), f200g(2) (e).

5.2.4 Porovnání varovných signálů samců a samic sysla taurského

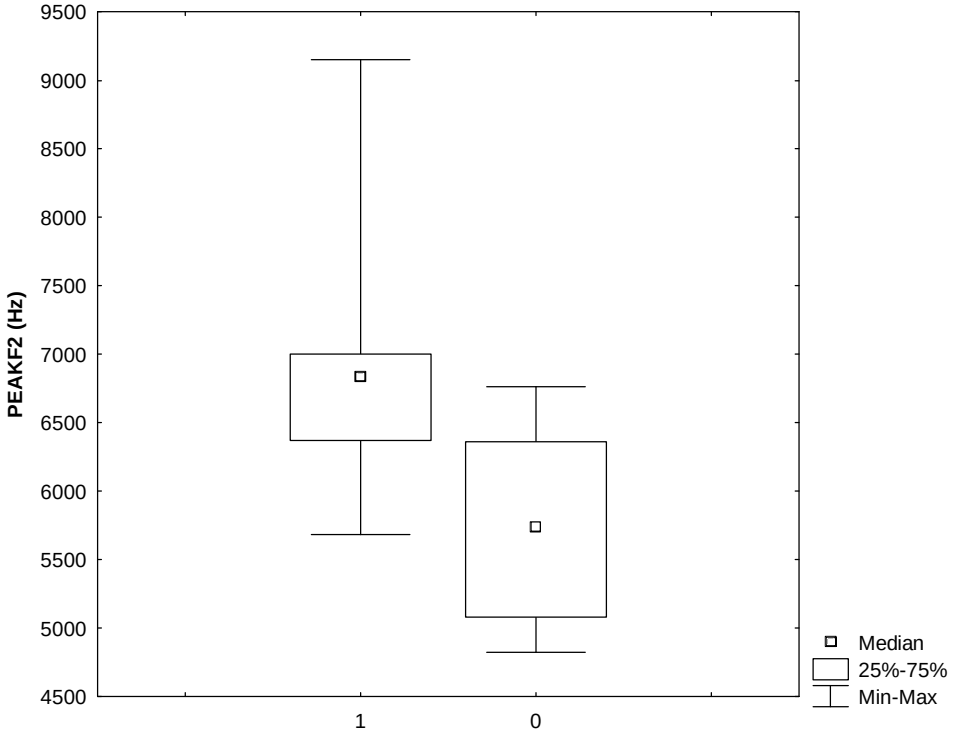
Varovné signály samců a samic se signifikantně lišily ve čtařech z osmi testovaných parametrú (viz kapitola 4.6.2). Jednalo se o celkovou dobu trvání (DUR), frekvenci s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1), frekvenci s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2) a frekvenční rozsah druhéh elementu (BDWTH2). Nejvíce se varovné signály lišily právě s posledních třech zmíněných parametrech. Celková doba trvání (DUR) je u samců kratší než u samic. Frekvence s maximální amplitudou prvního elementu (PEAKF1) je vyšší u samic, zatímco frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2) je vyšší u samců. Frekvenční rozsah druhého elementu (BDWTH2) je u samic větší.



Obr. 5-28: Porovnání frekvenčního rozsahu druhého elementu (BDWTH2) u samců (1) a samic (0) sysla taurského.



Obr. 5-29: Porovnání frekvence s maximální amplitudou (PEAKF1) u samců (1) a samic (0) sysla taurského.



Obr. 5-30: Porovnání frekvence s maximální amplitudou druhého elementu (PEAKF2) samců (1) a samic (0) sysla taurského.

6. DISKUZE

6.1 Hlasový repertoár sysla obecného (*Spermophilus citellus*)

Během odchytu syslů a následné manipulace s nimi jsem zaznamenala, že někteří sysli vydávají série úzkostných hlasů (*growl, scream, tooth chatter, whistle*). Vydávání úzkostných hlasů při bezprostředním ohrožení života je charakteristické pro celou řadu živočichů. Vydává je nejen mnoho druhů savců, ale i někteří obojživelníci, plazi a ptáci (VENUTO et al. 2001, PADIAL et al. 2006). Tyto zvuky bývají málo druhově specifické, protože se uplatňují i v mezidruhové komunikaci (OWINGS & MORTON 1998). Úzkostné hlasy sysla obecného, které jsou v této práci popsány proto nalézáme v jen málo pozměněné podobě u celé řady dalších druhů z čeledi Sciuridae i zástupců mnoha dalších čeledí hlodavců. Hlasové projevy odpovídající svou strukturou hlasovým projevům *whistle, squeak, growl* a *rapid growl*, které jsem zaznamenala u sysla obecného, zaznamenali během odchytů u sysla perličkového (*S. suslicus*) MATROSOVA et al. (2006). Nezaznamenali však žádné hlasové projevy odpovídající svou strukturou hlasovým projevům *scream* a *tooth chatter*.

MATROSOVA et al. (2007) studovali úzkostné hlasy sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*) jen z hlediska jejich akustické struktury. Stejně tak jsou v této práci studovány pouze z hlediska akustické struktury i úzkostné hlasy sysla obecného. Během odchytů sysla obecného probíhajících po několik sezón od března do srpna jsem však zaznamenala, že někteří jedinci vydávali tyto úzkostné hlasy velice ochotně, zatímco jiní je vydávali až po delší době nebo je nevydávali vůbec. Jakékoliv souvislost mezi ochotou vydávat tyto úzkostné hlasy a mezi nejrůznějšími faktory, které by to mohly ovlivňovat nebyla dosud u žádného druhu sysla zkoumána. Ochota vydávat tyto hlasy by mohla být ovlivněna například pohlavím, velikostí nebo věkem odchyceného zvířete. Mláďata mnoha druhů mají větší tendence vydávat tyto hlasy než dospělí a tyto hlasy někdy vyvolávají silnou odezvu u dospělých zvířat, především samotných rodičů (KLUMP & SHALTER 1984). U sysla obecného bylo několikrát pozorováno, že křičící mláďata vzbuzují velkou pozornost v blízké části kolonie a okolní sysli vydávají varovné signály. Křik mláďat často přinutí jejich matku, aby se k člověku přiblížila na velmi malou vzdálenost (MATĚJŮ in verb.). Ochota vydávat úzkostné hlasy by mohla být ovlivněna i obdobím roku a vnitřními fyziologickými změnami, kterými sysli procházejí. U sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) bylo prokázáno, že

ochotu vydávat varovné signály ovlivňuje hladina glukokortikoidů v těle (BLUMSTEIN et al. 2006).

Na lokalitě Letňany jsem dále zaznamenala, že během vzájemných střetů sysli vydávali hlasové projevy *rapid growl, squeak, chirp* a také *whistle*. Stejně jako v případě úzkostných hlasů se jednalo o směs zvuků hlukové charakteristiky a tonálních zvuků. Všeobecně se má za to, že nízkofrekvenční zvuky hlukové charakteristiky bývají vydávány spíše agresivními a dominantními jedinci, zatímco vysokofrekvenční a tonální zvuky bývají vydávány spíše vyděšenými a podřízenými jedinci (OWINGS & MORTON 1998). BALPH & BALPH (1966) popsali u sysla horského (*Spermophilus armatus*), že podřízení a slabší jedinci napadaní dominantními a silnějšími jedinci vydávají hlasové projevy *squawk* a *squeal*. Mnou pozorovaných vzájemných střetů syslů obecných bylo velice málo a v jednom případě se střet dokonce odehrával v noře. Nemohla jsem proto dostatečně zaznamenat chování doprovázející tyto hlasové projevy a proto zatím není možné u tohoto druhu dělat podobné závěry.

Dokonale zachytit a popsat celý hlasový repertoár sysla obecného je ve volné přírodě prakticky nemožné. Velmi obtížně se získávají nahrávky hlasů vydávaných během sociálních kontaktů, protože musí být často nahrávány na velkou vzdálenost a jejich vydávání je také velice nepředvídatelné. Bez chovu v péči člověka nám také asi zatím zůstanou utajeny zvuky, kterými sysli komunikují ve svých podzemních norách. Jedná se například o zvuky vydávané matkou a mláďaty.

6.2 Varovné signály sysla obecného (*S. citellus*) a sysla taurského (*S. taurensis*)

Jak bylo zjištěno v této diplomové práci, varovný signál sysla obecného i sysla taurského představuje hlasový projev *whistle*. Základní struktura tohoto varovného signálu je u obou druhů přibližně stejná. Je to tonální harmonický zvuk skládající se nejčastěji ze dvou elementů, kdy první element má konstantní frekvenci, zatímco druhý element je o něco více frekvenčně modulován. NIKOL´SKII (1979) popsal podobnou strukturu varovných signálů u sysla maloasijského (*Spermophilus xanthoprymnus*) a sysla malého (*S. pygmaeus*). Varovný signál těmto druhům blízce příbuzného sysla perličkového (*S. suslicus*) je tvořen jen jedním tonálním zvukem s konstantní frekvencí (VOLODIN 2005).

KOSHEV & PANDOURSKI (2008) ve své práci o varovných signálech sysla obecného uvádějí, že varovný signál sysla obecného je tvuk trvající přes 100 ms a že frekvence s maximální amplitudou prvního elementu se pohybuje kolem 8 kHz, u druhého elementu pak kolem 12 kHz. To je v souladu s výsledky této diplomové práce. Stejně tak se obě práce shodují ve zjištění, že některé varovné signály mohou být tvořeny jen jedním elementem. KOSHEV & PANDOURSKI (2008) dále zaznamenali, že u jimi zkoumaných varovných signálů se maximum energie nacházelo na druhém harmonickém tónu. Výsledky mé práce tento jev nepotvrdily, protože maximální energie ležela vždy na prvním harmonickém tónu. Tyto rozdílné výsledky však mohly být ovlivněny volbou jiného nahrávacího zařízení s jiným frekvenčním rozsahem (směrový mikrofon x detektor).

Varovnými signály sysla obecného se dále zabývali také GEORGIEV et al. (2004). Podle jejich výsledků představuje varovný signál tohoto druhu jeden tonální zvuk tvořený pouze jedním elementem s konstantní frekvencí bez harmonických tónů. Tito autoři však studovali pouze 16 varovných signálů jednoho jediného jedince.

Ačkoliv základní struktura varovných signálů sysla obecného a sysla taurského je v zásadě shodná, při párovém srovnání varovných signálů obou druhů jsem zjistila, že se tyto signály signifikantně lišily ve všech testovaných parametrech. Varovné signály sysla taurského jsou výrazně kratší než varovné signály sysla obecného. Frekvence s maximální amplitudou prvního elementu se pohybuje kolem 5.5 kHz, u druhého pak kolem 6 kHz. U obou elementů je tedy nižší než u sysla obecného. Akustická struktura signálů může být ovlivněna fyzickými predispozicemi k vydávání hlasových projevů samotných zvířat (FITCH & HAUSER 2002) i prostředím, které zvířata obývají (MORTON 1975, PERLA & SLOBODCHIKOFF 2002). Sysel taurský dosahuje větší tělesné velikosti než sysel obecný (GÜNDÜZ et al. 2007) a obývá taktéž odlišný biotop (ÖZKURT et al. 2007). Rozdíly ve struktuře varovných signálů mohou být způsobeny také rozdílnou evoluční historií obou druhů, neboť sysel taurský se vyvíjel v průběhu posledních 2.5 milionů let izolovaně od sysla obecného (GÜNDÜZ et al. 2007).

Varovné signály byly v této práci testovány i z hlediska vnitrodruhové variability. Výsledky ukazují, že varovné signály různých jedinců obou druhů lze odlišit na základě jejich akustické struktury. Mezi testovanými jedinci sysla obecného i sysla taurského se však současně vyskytovali jedinci různého věku a pohlaví a nelze tedy zatím mluvit o individuální variabilitě v těchto varovných signálech. Je také třeba vzít v úvahu skutečnost, že veškeré analyzované

signály byly u každého jedince nahrány pouze jednou a nemohlo být tedy zaznamenáno, zda se varovné signály konkretních jedinců v průběhu sezóny nějak nemění.

Individuální rozdíly ve struktuře varovných signálů byly již prokázány u sysla Beldingova (*S. beldingi*) (LEGER et al. 1984, MCCOWAN & HOOPER 2001) a sysla perličkového (*S. suslicus*) (VOLODIN 2005). U sysla Richardsonova (*S. richardsonii*) bylo zaznamenáno, že zástupci tohoto druhu jsou schopni rozpoznávat a rozdílně reagovat na varovné signály různých konspecifických jedinců (HARE 1998, HARE & ATKINS 2001). Individuální rozdíly ve varovných signálech sysla obecného a jeho schopnost na základě takovýchto rozdílů rozpoznat jejich původce by mohla být v budoucnu předmětem intenzivnějšího výzkumu.

Tato práce také předkládá výsledky párového srovnání varovných signálů samců a samic stejné věkové kategorie sysla taurského. Jejich varovné signály se nejvíce lišily ve frekvenci s maximální amplitudou obou elementů. Zatímco u prvního elementu byla vyšší u samic, v případě druhého elementu tomu bylo naopak. Druhý element je co do struktury a frekvenční modulace mnohem variabilnější než první element a u samců byla jeho počáteční frekvence na nebo nad úrovní frekvenčního rozsahu prvního elementu, zatímco u samic byla jeho počáteční frekvence pod úrovní frekvenčního rozsahu prvního elementu. U samců byla tudíž o něco výše položena nejen frekvence s maximální amplitudou, ale celý tento element. Samci měli také menší frekvenční rozsah tohoto druhého elementu.

Rozdíly ve varovných signálech samců a samic popisují také BALPH & BALPH (1966) u sysla horského (*S. armatus*). VOLODIN (2005) výrazné rozdíly ve varovných signálech u samců a samic sysla perličkového (*S. suslicus*) nezaznamenal, stejně tak je nezaznamenaly ani OWINGS & LEGER (1980) u sysla skalního (*S. beecheyi*).

Varovné signály v této práci byly zkoumány jen z hlediska jejich akustické struktury a variability. Do budoucna zbývá celá řada nevyřešených otázek. Nic není například známo o tom, zda má vynechávání jednoho z elementů ve varovných signálech pro zvířata nějaký význam. Nikdo se též nezabýval tím, proč a kteří jedinci při spatření predátora vydávají varovné signály a jiní nikoliv. O hormonálních změnách v těle svišťů, které ovlivňují ochotu vydávat varovné signály již byla pojednáno výše . DAVIS (1984) uvádí, že sysel Richardsonův (*S. richardsonii*) vydává varovné signály nejvíce, pokud jsou v jeho blízkosti přítomni potomci či příbuzní jedinci. Dále uvádí, že v období laktace vydávali varovné signály nejčastěji dospělí samci. Naopak u sysla Beldingova (*S. beldingi*), sysla hladkoocasého (*S.*

tereticaudatus) a sysla páskovaného (*S. tridecemlineatus*) došli autoři k opačným výsledkům. Varovné signály nejčastěji vydávaly dospělé samice (DUNFORD 1977a, SHERMAN 1980, SCHWAGMEYER 1980). Také HOOGLAND (1996) uvádí, že u psouna Gunnisonova (*Cynomys gunnisoni*) vydávají varovné signály nejčastěji samice, které mají ve svém teritoriu příbuzné jedince. U sysla obecného (*S. citellus*) se podobnou problematikou zabývali jen KATONA et al. (2002). Zjistili, že vydávání varovných signálů u tohoto druhu vrcholí v červnu, kdy mláďata poprvé opouštějí své mateřské nory. Informace tohoto druhu nám mohly pomoci pochopit, za jakým účelem a proč jsou varovné signály vydávány.

7. SOUHRN

- U sysla obecného (*S. citellus*) bylo zaznamenáno šest vokálních (*growl, rapid growl, scream, squeak, chirp, whistle*) a jeden nevokální (*tooth chatter*) hlasový projev. Tyto zvuky jsou buďto širokospektrální hlukové charakteristiky (*growl, rapid growl, tooth chatter*) a nebo tonální a harmonické charakteristiky (*squeak, chirp, whistle*). Hlasové projevy *growl, scream, tooth chatter* a *whistle* byly zaznamenány u samců i samic a vydávali je jak dospělí jedinci, tak mláďata. V případě hlasových projevů *rapid growl, squeak* a *chirp* nebylo možné určit pohlaví a věk jejich původců.

- Hlasové projevy, jež byly součástí hlasového repertoáru sysla obecného mohou být vydávány při bezprostředním ohrožení života (*growl, scream, squeak, tooth chatter, whistle*), během vzájemných kontaktů (*rapid growl, squeak, chirp, whistle*) nebo při zaregistrování predátora (*whistle*).

- Varovný signál sysla obecného představuje hlasový projev *whistle*. Je to jediný varovný signál tohoto druhu a je vydáván při setkání jak s pozemními, tak s létajícími predátory. V případě přetrvávajícího nebezpečí může být opakován s různě dlouhými intervaly. Je vydáván samci i samicemi. Vydávají ho nejen dospělí jedinci, ale také mláďata těsně po opuštění své mateřské nory.

- Whistle se skládá ve většině případů ze dvou odlišných elementů, které mohou buď splývat dohromady, překrývat se v čase nebo být odděleny krátkým intervalem. První element má konstantní frekvenci, zatímco druhý je o něco více frekvenčně modulován. U obou elementů jsou přítomny harmonické tóny. Frekvence s maximální amplitudou se u prvního elementu pohybuje kolem 8 kHz, u druhého pak kolem 12 kHz. Průměrná celková délka trvání varovných signálů skládajících se z obou elementů je přes 100 ms. Někteří jedinci vydávali varovné signály skládající se jen z prvního nebo jen z druhého elementu.

- Varovný signál sysla taurského (*S. taurensis*) představuje taktéž hlasový projev *whistle*. Jeho obecná struktura je v zásadě shodná se strukturou tohoto hlasového projevu sysla obecného. Tvoří jej taktéž dva odlišné elementy, kdy první element má konstantní frekvenci a druhý je o něco více frekvenčně modulován. Stejně jako u sysla obecného mohou tyto elementy vzájemně splývat, překrývat se v čase a nebo být

odděleny intervalem. Harmonické tóny jsou přítomny. U tohoto druhu vydávali někteří jedinci varovné signály tvořené jen prvním elementem.

- Ačkoliv je obecná struktura varovných signálů u obou druhů v zásadě shodná, lišily se od sebe tyto varovné signály ve všech testovaných parametrech. U sysla taurského není průměrná celková doba trvání delší než 100 ms. Frekvence s maximální amplitudou prvního elementu se u sysla taurského pohybuje kolem 5.5 kHz a u druhého elementu kolem 6 kHz.

- U sysla obecného i sysla taurského byla v akustické struktuře varovných signálů zaznamenána velká vnitrodruhová variabilita, na základě níž lze od sebe dobře odlišovat jednotlivé jedince.

- Frekvence s maximální amplitudou u obou elementů varovného signálu se mezi samci a samicemi sysla taurského liší.

8. LITERATURA

ACKERS, S. H. & SLOBODCHIKOFF, C. N. (1999). Communication of stimulus size and shape in alarm calls of Gunnison´s prairie dogs, *Cynomys gunnisoni*. *Ethology*, **105**, 149-162.

BALPH, D. M. & BALPH, D, F. (1966). Sound communication of Uinta ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **47**, 440-450.

BLUMSTEIN, D. T. (1995a). Golden-marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology*, **100**, 113-125.

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. & DANIEL, J. C. (2004). Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls of juveniles. *Animal Behaviour*, **68**, 1257-1265.

BLUMSTEIN, D. T., PATTON, M. L., SALTZMAN, W. (2006). Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmots. *Biology Letters*, **22**, 29-32.

BLUMSTEIN, D. T., VERNEYERE, L. & DANIEL, J. C. (2007). Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society-Ser. B*, **271**, 1851-1857.

BOLLES, K. (1988). Evolution and variation of antipredator vocalizations of Antelope squirrels, *Ammospermophilus* (Rodentia: Sciuridae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **53**, 129-147.

BRAND, L. R. (1976). The vocal repertoire of chipmunks (genus *Eutamias*) in California. *Animal Behaviour*, **24**, 319-335. (ex. BOLLES 1988)

BURKE DA SILVA, K., KAMER, D. L. & WEARY, D. M. (1994). Context-specific calls of the eastern chipmunk, *Tamias stratus*. *Canadial Journal Of Zoology*, **72**, 1087-1092. (ex. BURKE DA SILVA et al. 2002)

CEPÁKOVÁ, E. & HULOVÁ, Š. (2002). Current distribution of the European souslik (*Spermophilus citellus*) in the Czech Republic. *Lynx (Praha), n. s.*, **33**, 89-103.

DARDEN, S. K., DABELSTEEN, T. & PEDERSEN S. B. (2003). A potential tool for swift fox (*Vulpes velox*) conservation: Individuality of long-range barking sequences. *Journal Of Mammalogy*, **84**, 1417-1427.

DAVIS, L. S. (1984). Alarm calling in Richardson´s ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66**, 152-164.

DUNFORD, C. (1977a). Kin selection for ground squirrel alarm calls. *American Naturalist*, **111**, 782-785. (ex. DAVIS 1984)

EILER, K. C. & BANACK S. A. (2004). Variability in the alarm call of golden-mantled ground squirrels (*Spermophilus lateralis* and *S. saturatus*). *Journal of Mammalogy*, **85**, 43-50.

FAGERSTONE, K. A. (1987). Comparison of vocalizations between and within *Spermophilus elegans elegans* and *S. richardsonii*. *Journal of Mammalogy*, **68**, 853-857.

FITCH, W. T. & HAUSER, M. D. (2002). Unpacking „honesty“: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: Simmons, A, Fay, R. R. & Popper, A. N. (eds.). *Acoustic communication*, springer handbook of auditory research. Springer, Berlin, pp 65-137.

FREDERIKSEN, J. K. & SLOBODCHIKOFF, C. N. (2007). Referential specifity in the alarm calls of the black-tailed prairie dog. *Ethology Ecology And Evolution*, **19**, 87-99.

GANNON, W. L. & LAWLOR, T. E. (1989). Variation of the chip vocalization of three species of townsend chipmunks (genus *Eutamias*). *Journal of Mammalogy*, **70**, 740-753.

GEORGIEV, A., KEPPLER, S. & HAAS, H. (2004). A preliminary investigation into the alarm-calling behaviour of European sousliks (*Spermophilus citellus*). In: Behavioural Ecology excursion to Bulgaria 2004. Project report on the European souslik working group. Online: http://www.geocities.com/thesousliks.

GREENE, E. & MEAGHER, T. (1998). Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls. *Animal Behaviour*, **55**, 511-518.

GRULICH, I. (1960). Sysel obecný *Citellus citellus* L. v ČSSR. *Acta Academie Scientarum Čechoslovenicae Basis Brunensis*, **32**, 473-561.

GÜNDÜZ, İ., JAAROLA, M., TEZ, C., YENIYURT, C., POLLY, P. D. & SEARLE, J. B. (2007). Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics And Evolution*, **43**, 916-935.

HANSON, M. T. & COSS, R. G. (2001). Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. *Ethology*, **107**, 259-275.

HARE, J. F. (1998). Juvenile Richardson´s ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*, discriminate among individual alarm callers. *Animal Behaviour*, **55**, 451-460.

HARE, J. F. & ATKINS, B, A. (2001). The squirrel that cried a wolf: reliability detection by juvenile Richardson´s ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and sociobiology*, **51**, 108-112.

HARRISON, R. G., BOGDANOWICZ, S. M., HOFFMAN, R. S., YENSEN, E. & SHERMAN, P. W. (2003). Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae). *Journal Of Mammalian Evolution*, **10**, 249-276.

HOOGLAND, J. L. (1996). Why do Gunnison´s prairie dogs give anti-predator calls? *Animal Behaviour*, **51**, 871-880.

JANIK, V. M., SAYIGH, L. S. & WELLS, R. S. (2005). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *PNAS*, **103**, 8293-8297.

KATONA, K., VÁCZI, O. & ALTBÄCKER, V. (2002). Topographic distribution and daily activity of the European ground squirrel population in Bugacpuszta, Hungary. *Acta Theriologica*, **47**, 45-54.

KLECKA, W. R. (1980): Discriminant Analysis series: Quantitative Applications in the Social Science. London: Sage.

KLUMP, G. M & SHALTER, M. D. (1984). Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator kontext. I. Factors affecting the structure of alarm signále. II. The functional significance and evolution of alarm signále. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66**, *189-226*.

KOEPPL, J. W., HOFFMAN, R.S. & NADLER, C. F. (1978). Pattern analysis of acoustical behavior in four species of ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, **59**, 677-696.

KOSHEV, Y. & PANDOURSKI, I. (2008). Structure and variability of alarm calls of European ground squirrel (Rodentia: *Spermophilus citellus* L. 1766) from Western Bulgaria. *Acta Zoologova Bulgarica*, **60**, 99-105.

LEGER, D. W., BERNEY-KEY, S. D. & SHERMAN, P.W. (1984). Vocalizations of Belding´s ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Animal Behaviour*, **32**, 753-764.

LEGER, D. W., OWINGS, D. H & GELFAND, D. L. (1980). Single-note vocalizations of California ground squirrels: Graded signals and situation-specifity of predator and socially evoked calls. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **52**, 227-246.

LE ROUX, A., JACKSON, T. P. & CHERRY, M. I. (2001). Does Brants´ whistling rat (*Parotomys brantsii*) use an urgency-based alarm system in reaction to aerial and terrestrial predators? *Behaviour*, **138**, 757-773.

LE ROUX, A., JACKSON, T. P. & CHERRY, M. I. (2001). The effect of changing call duration and calling bouts on vigilance in Brants´ whistling rat (*Parotomys brantsii*). *Behaviour*, **138**, 1287-1302.

LOUGHRY, W. J. & MCDONOUGH, C. M. (1989). Calling and vigilance in California ground squirrels: Age, sex and seasonal differences in responses to calls. *American Midland Naturalist*, **121**, 312-321.

MANNO, T. G., NESTEROVA, A. P., DEBARBIERI, L.M., KENNEDY, S. E., WRIGHT, K. S. & DOBSON F. S. (2007). Why do male Columbian ground squirreks give a mating call? *Animal Behaviour*, **74**, 1319-1327.

MATĚJŮ, J. (2004). Ekologická studie zbytkové populace sysla obecného (*Spermophilus citellus*). Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UK, Praha, 97 str. (nepubl.)

MATĚJŮ, J., HULOVÁ, Š., NOVÁ, P., CEPÁKOVÁ, E., MARHOUL, P. & UHLÍKOVÁ, J. (2007). Záchranný program sysla obecného v České republice. (nepubl.)

MATEO, J. M. (1996a). The development of alarm-call response behaviour in free-living juvenile Belding´s ground squirrels. *Animal Behaviour*, **52**, 489-505.

MATEO, J. M. & HOLMES, W. G. (1997). Development of alarm-call responses in Belding´s ground squirrels: the role of dams. *Animal Behaviour*, **54**, 509-524.

MATEO, J. M. & HOLMES, W. G. (1999b). How rearing history affects alarm call responses of Belding´s ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology*, **105**, 207-222.

MATOCHA, K. G. (1977). The vocal repertoire of *Spermophilus tridecemlineatus. American Midland Naturalist*, **98**, 482-487.

MATROSOVA, V. A., VOLODIN, I. A. & VOLODINA, E.V. (2006). The diversity of calls produced by live-trapped speckled ground squirrels *Spermophilus suslicus* (Rodentia, Sciuridae). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*, **111**, 84-87.

MATROSOVA, V. A., VOLODIN, I. A., VOLODINA, E. V. & BABITSKY, A. F. (2007). Pups crying bass: vocal adaptation for avoidance of age-dependent predation risk in ground squirrels? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 181-191.

MCCOWAN, B. & HOOPER, S. L. (2002). Individual acoustic variation in Belding´s ground squirrel alarm chirps in the High Sierra Nevada. *Journal of the Acoustical Society of America*, **111**, 1157-1160.

MELCHIOR, H. R. (1971). Characteristics of arctic ground squirrel alarm calls. *Oecologia*, **7**, 184-190.

MORTON, E. S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist*, **109**, 17-34. (ex. OWINGS & MORTON 1998).

MORTON, E. S. (1977). On the occurrence and significance of motivation – structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist*, **111**, 855-869. (ex. MATROSOVA et al. 2007).

NIKOL´SKII, A. A. (1979). Species specifity of alarm call in sousliks (Citellus, Sciuridae) of Eurasia. *Zoologicheskii Zhurnal*, **58**, 1183-1194. (ex. KOSHEV & PADOURSKI 2008)

NIKOL´SKII, A. A. & RUMYANTSEV, V. YU. (2004). Variability of alarm call in ground squirrels of major group (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus*) as a model of geographic species formation. *Zoologicheskii Zhurnal*, **83**, 1008-1017.

OWINGS, D. H. & LEGER, D. W. (1980). Chatter vocalizations of California ground squirrels: Predator- and social-role specifity. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **54**, 163-184.

OWINGS, D. H. & VIRGINIA, R. A. (1978). Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **46**, 58-70.

OWINGS, D. H. & MORTON, E. S. (1998). Animal vocal communication: a new approach. Cambridge University Press, Cambridge. 284 pp.

ÖZKURT, S. Ö., SÖZEN, M., YIĞIT, N., KANDEMIR, I., ÇOLAK, R., GHARKHELOO, M. M. & ÇOLAK, E. (2005). Taxonomic status of the genus *Spermophilus* (Mammalia: Rodentia) in Turkey and Iran with description of a new species. *Zootaxa*, **1529**, 1-15.

PADIAL, J. M., DE SÁ, R. & DE LA RIVA, I. (2006). The distress calls of *Leptodactylus chaquensis* Cei, 1950 and *Leptodactylus elenae* Heyer, 1978 (Anura: Leptodactylidae). *Salamandra*, **42**, 57-60.

PERLA, B. S. & SLOBODCHIKOFF, C. N. (2002). Habitat structure and alarm call dialects in Gunnison´s prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Behavioral Ecology*, **13**, 844-850.

RABIN, L. A., MCCOWAN, B., HOOPER, S. L. & OWINGS, D. H. (2003). Anthropogenic noise and its effect on animal communication: An interface between comparative psychology and conservation biology. *International Journal of Comparatice Psychology*, **16**, 172-192.

RABIN, L. A., COSS, R. G. & OWINGS, D. H. (2006). The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Biological Conservation*, **131**, 410-420.

RANDALL, J. A., ROGOVIN, K. A. & SHIER, D. M. (2000). Antipredator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**, 110-118.

RANDALL, J. A., MCCOWAN, B., COLLINS, K. C., HOOPER, S. L. & ROGOVIN, K. (2005). Alarm signals of the great gerbil: Acoustic variation by predator context, sex, age, individual, and family group. *Journal of Acoustical Society of America*, **118**, 2706-2714.

RANDALL, J. A. & ROGOVIN, K. (2002). Variation in and meaning of alarm calls in a social desert rodent *Rhombomys opimus*. *Ethology*, **108**, 513-527.

ROBINSON, S. R. (1981). Alarm communication in Belding´s ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**, 150-168.

RUŽIČ, A. (1978). *Citellus citellus* (Linnaeus, 1766) Der oder das Europäische Ziesel. In: Niethammer, J. & Krapp, F., (eds.) Handbuch der Säugertiere Europas Band 1. Rodentia I. (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). *Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*, pp.: 122-144.

SEYFARTH, R. M., CHENEY, D. L. & MARLER, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in free-ranging primate. *Animal Behaviour*, **28**, 1070-1094.

(ex. GREENE & MEAGHER 1998).

SCHWAGMEYER, P. L. (1980). Alarm calling behaviour of the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 195-200. (ex. BURKE DA SILVA et al. 2002)

SHERMAN, , P. W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, **197**, 1246-1253.

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

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

SLOAN, J. L., WILSON, D. R. & HARE, J. F. (2005). Functional morfology of Richardson´s ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*, alarm calls: the meaning of chirps, whistles and chucks. *Animal Behaviour*, **70**, 937-944.

SLOBODCHIKOFF, C. N., KIRIAZIS, J., FISCHER, C. & CREEF, E. (1991). Semantic information distinguishing individual predators in the alarm calls of Gunnison´s prairie dogs. *Animal Behaviour*, **42**, 713-719.

SMITH, C. C. (1978). Structure and function of the vocalizations in the genus of tree squirrels (*Tamiasciurus*). *Journal Of Mammalogy*, **59**, 793-808.

SMITH, C. C. (1978). Alarm calls, their origin and use in Eutamias sonomae. *Journal of Mammalogy*, **59**, 888-893.

SOLTIS, J., LEONG, K. & SAVAGE, A. (2005). African elephant vocal communication II: rumble variation reflects the individual identity and emotional state of callers. *Animal Behaviour*, **70**, 589-599.

SOUSA-LIMA, R. S., PAGLIA, A. P. & DA FONSECA, G. A. B. (2002). Signature information and individual recognition in the isolation calls of Amazonian manatees, *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). *Animal Behaviour*, **63**, 301-310.

SPECHT, R. (2006). Avisoft-SASLab Pro Sound Analysis and Synthesi Laboratory. R. Specht, Berlin, Germany.

SPROUL, C., PALLERONI, A. & HAUSER, M. D. (2006). Cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, alarm calls contain sufficient information for recognition of individual identity. *Animal Behaviour*, **72**, 1379-1385.

TAMURA, N. & YONG, H. (1993). Vocalizations in response to predators in three species of Malaysian *Callosciurus* (Sciuridae). *Journal of Mammalogy*, **74**, 703-714.

TURNER, L. W. (1973). Vocal and escape responses of *Spermophilus beldingi* to predators.

Journal of Mammalogy, **54**, 990-993.

VENUTO, V., FERRAIUOLO, V., BOTTONI, L. & MASSA, R. (2001). Distress call in six species of African *Poicephalus* parrots. *Ethology Ecology and Evolution*, **13**, 49-68.

VOLODIN, I. A. (2005). Individuality of alarm calls in the spotted suslik (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **84**, 228-235.

VOLODINA, E. V., VOLODIN, I. A. ISAEVA, I. V. & UNCK, C. (2006). Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology*, **112**, 815-825.

WARING, G. H. (1970). Sound communications of black-tailed, white-tailed, and Gunnison´s prairie dogs. *American Midland Naturalist*, **83**, 167-185.

WILSON, D. R. & HARE, J. F. (2004). Ground squirrel uses ultrasonic alarms. *Nature*, **430**, 523.

WILSON, D. R. & HARE, J. F. (2006). The adaptive utility of Richardson´s ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) short-range ultrasonic alarm signals. *Canadial Journal of Zoology*, **84**, 1322-1330.

YIN, S. & MCCOWAN, B. (2004). Barking in domestic dogs: context specifity and individual identification. *Animal Behaviour*, **68**, 343-355.