

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Katedra zoologie**

Irena Schneiderová

**Vokalizace u veverkovitých hlodavců
rodů *Cynomys*, *Marmota* a *Spermophilus*
(*Sciuridae*)**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Vladimír Vohralík, CSc.

Praha 2006

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury.

V Praze 1.5.2006

Irena Schneiderová

OBSAH:

1. ABSTRAKT.....	1
2. ÚVOD	2
3. ÚVOD DO PROBLEMATIKY ANTIPREDAČNÍHO CHOVÁNÍ A VAROVNÝCH SIGNÁLŮ	3
3.1. Ostražitost.....	3
3.2. Varovné signály a teorie vysvětlující jejich existenci a účel	4
3.3. Účelně referenční signály („ <i>functionally referential signals</i> “)	5
4. ROD <i>CYNOMYS</i> (PSOUNI)	7
4.1. Hlasový repertoár rodu <i>Cynomys</i> – popis a charakteristika	7
4.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené	11
4.3. Evoluční vztahy rodu <i>Cynomys</i> určené na základě hlasových projevů.....	14
4.4. Varovné signály.....	14
4.4.1. Typ predátora	15
4.4.2. Velikost, tvar a barva.....	15
4.4.3. Dialekty a souvislost jejich existence se změnami habitatu.....	16
4.5. „ <i>Mating calls</i> “ u <i>C. ludovicianus</i> a proč jej samci tohoto druhu vydávají.....	17
5. ROD <i>MARMOTA</i> (SVIŠTI)	18
5.1. Hlasový repertoár rodu <i>Marmota</i> – popis a charakteristika.....	18
5.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené	23
5.3. Varovné signály.....	25
5.3.1. Informace o riskantnosti situace ve varovných signálech	25
5.3.2. Variabilita v signálech umožňující identifikaci jedinců.....	26
5.3.3. Neochota vydávat varovné signály	26
5.3.4. Geografická variabilita	27
6. ROD <i>SPERMOPHILUS</i> (SYSLI)	29
6.1. Hlasový repertoár rodu <i>Spermophilus</i> – popis a charakteristika.....	29
6.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené	36
6.3. Varovné signály.....	39
6.3.1. Informace o typu predátora a hrozcím nebezpečí ve varovných signálech	39
6.3.2. Vnitrodruhová variabilita a individualita	40
6.3.3. Mezidruhová variabilita	41
6.3.4. Rozdíly v odpovědích na varovné signály závislé na pohlaví a věku a na období roku.....	42
6.3.5. Heterospecifické signály	42
6.3.6. Vývoj reakcí na varovné signály u mláďat	43
6.3.7. Vliv antropogenního hluku na strukturu varovných signálů u <i>S. beecheyi</i>	45
7. ZÁVĚR.....	46
8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	47

1. ABSTRAKT

Předložená práce shrnuje dosavadní poznatky o vokalizaci u veverkovitých hlodavců rodů *Cynomys* (psouni), *Marmota* (svišti) a *Spermophilus* (sysli). Obsahuje stručný úvod do problematiky antipredačního chování, které sestává z ostrážitého pozorování okolí a vydávání varovných signálů po zaregistrování predátora. Tyto signály jsou snad nejcharakterističtějším projevem těchto sociálně žijících hlodavců.

U psounů bylo dosud popsáno přibližně 12 základních hlasových projevů, u svišťů je to kolem 10 a u syslů kolem 13 hlasových projevů. Každý rod má ve svém repertoáru projevy, které slouží jako varovné signály, vyjadřují znepokojení, strach, hrozbu nebo podřízenost a tyto projevy jsou doprovázeny patřičným chováním.

Ve struktuře varovných signálů psounů jsou zakódovány informace o typu predátora, jeho velikosti, tvaru a barvě. Ve struktuře signálů se odráží i rozdíly v habitatech, které zvířata obývají. Tyto rozdíly vedou k vytvoření dialektů. Rozmnožování psounů je doprovázeno hlasovými projevy, o jejichž účelu toho zatím není moc známo. Na základě porovnávání hlasových repertoárů jednotlivých druhů psounů je možné usuzovat na jejich vzájemné vztahy.

Svišti prostřednictvím varovných signálů tak podrobné informace o svých predátorech nesdělují. Varovné signály jsou spíše odrazem toho, jak velké nebezpečí vokalizujícím zvířatům hrozí. Signály se liší mezi jednotlivými zvířaty a to umožňuje ostatním členům kolonie rozpoznávat spolehlivé a nespolehlivé jedince a jejich volání. I u svišťů existují rozdíly ve vokalizaci mezi jednotlivými populacemi, jež plynou z dlouhodobé geografické izolace.

U syslů se setkáváme s dvěma typy varovných signálů, rozlišujícími létající a pozemní predátory. Toto rozlišování však není ovlivněno přímo typem predátora, nýbrž velmi často nebezpečím, které zvířata pocítují při setkání s nimi. Dále u nich nacházíme mezidruhovou a vnitrodruhovou variabilitu. Zajímavé jsou reakce syslů na varovné signály. Tyto reakce se liší u různých skupin zvířat, například u mláďat a dospělých. Na syslech byl zkoumán rozvoj reakcí mláďat na varovné signály. V místě překryvu výskytu jednoho druhu sysla a jednoho druhu sviště se tato zvířata naučila navzájem reagovat na své varovné signály. Vzhledem k rozpínání lidské civilizace je zajímavá i otázka, jak se tyto živočichové vypořádávají s hlukem antropogenního původu.

2. ÚVOD

Vokalizace je velmi důležitým prostředkem komunikace u mnoha druhů savců i dalších skupin živočichů. Její rozvoj a bohatý hlasový repertoár lze očekávat především u druhů společensky žijících. Většina zástupců veverkovitých hlodavců rodů *Cynomys* (psouni), *Marmota* (svišti) a *Spermophilus* (sysli) patří do skupiny živočichů žijících koloniálně. Vokalizace patří mezi jejich běžné projevy a uvedení hlodavci proto představují vhodný model pro její studium. Zkoumány jsou hlasové repertoáry jednotlivých druhů a velmi frekventovaným tématem mnoha prací jsou varovné signály a otázka jejich evoluce. Studium vokalizace nachází své uplatnění i v systematice a výzkumu speciálních jevů. Vzhledem k vysoké morfologické podobnosti některých zástupců těchto tří rodů může být vokalizace užívána i jako pomůcka pro rozlišování druhů v terénu.

Zatímco se některé druhy, rozšířené především na území Severní Ameriky, západní Evropy a některých oblastí Ruska, těší velkému vědeckému zájmu, rozšíření jiných druhů zatím neumožňuje solidní vědecký výzkum a tyto druhy zůstávají v pozadí zájmu. Příkladem může být i sysel obecný (*Spermophilus citellus*), jediný zástupce těchto tří rodů žijící na našem území. O vokalizaci tohoto ohroženého druhu není zatím nic známo.

Předložená práce shrnuje dosavadní poznatky o vokální komunikaci u veverkovitých hlodavců rodů *Cynomys*, *Marmota* a *Spermophilus*, které by tak mohly posloužit jako metodický a teoretický podklad pro plánovaný výzkum vokalizace u našeho sysla obecného.

3. ÚVOD DO PROBLEMATIKY ANTIPREDAČNÍHO CHOVÁNÍ A VAROVNÝCH SIGNÁLŮ

Vokalizace představuje důležitý způsob komunikace pro mnoho druhů savců. Umožňuje sdělovat velké množství informací a nachází uplatnění za nejrůznějších situací. Jako příklad lze uvést, že zvířatům pomáhá komunikovat na delší vzdálenosti, orientovat se v prostoru, získávat potravu nebo obhajovat svá teritoria. Vokální komunikace je bohatě rozvinutá především u společensky žijících druhů. Do této kategorie živočichů spadají téměř všichni zástupci rodů *Cynomys*, *Marmota* a *Spermophilus*. Představují tedy výborný model pro výzkum vokální komunikace. Převážná většina prací zabývajících se vokalizací těchto tří rodů je věnována studiu antipredačního chování, které sestává z ostražitého sledování okolí a vydávání varovných signálů po zaregistrování predátora.

3.1. Ostražitost

Zvýšenou pozornost během příjmu potravy a časté přerušování krmení sledováním a kontrolováním okolí nazýváme krátce ostražitost (Arenz & Leger 1997, 1999, 2000). Toto chování pomáhá včas zaregistrovat predátora. Míra ostražitosti se může u různých jedinců lišit. Všeobecně ji mohou ovlivňovat faktory, jako je například velikost skupiny, přítomnost predátora, vzdálenost od úkrytu a potřeba příjmu potravy. Pokusy s boxy, u kterých bylo možno libovolně měnit průhlednost stěn, prokázaly u druhu *Spermophilus tridecemlineatus* zvýšenou ostražitost při zakrytí bočních výhledů (Arenz & Leger 1997) a velký význam ostražitého chování především jako obrany proti létajícím dravcům (Arenz & Leger 1999).

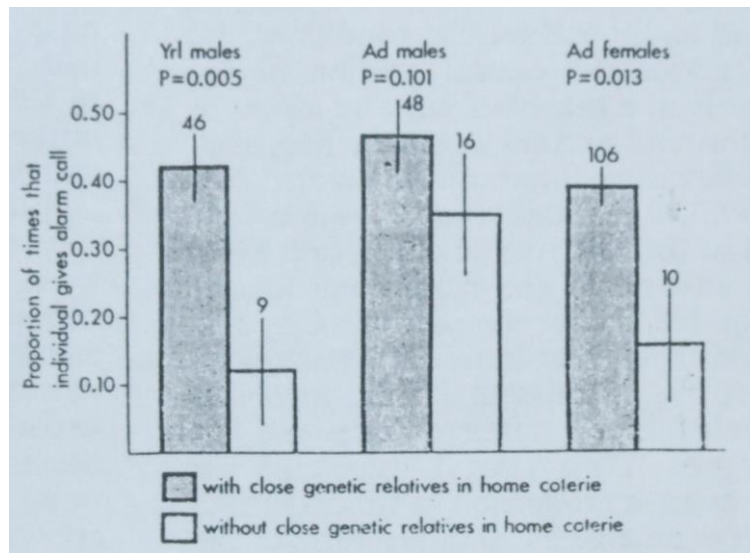
Všeobecně se předpokládá, že vyšší riziko predace u určité skupiny zvířat povede ke zvýšené ostražitosti. Avšak mláďata, jejichž vysoká mortalita je velkým dílem způsobena predací, vyšší stupeň ostražitosti nevykazují. Byly navrženy následné hypotézy, proč tomu tak u mláďat je. Mláďata se například první musí patřičnému chování naučit a nebo nemohou být tak ostražitá z důvodů výživných a energetických. (Arenz & Leger 1997). Zatímco dospělí druhu *Spermophilus tridecemlineatus* potřebují získat energii pro úspěšné překonání hibernace, mláďata se potřebují vykrmit ze stejných důvodů a navíc potřebují energii k růstu. Čas potřebný ke konzumování potravy možná získávají na úkor své ostražitosti (Arenz & Leger 2000).

3.2. Varovné signály a teorie vysvětlující jejich existenci a účel

Sledování okolí může vyústit ve spatření predátora a následné vydání varovného signálu. Naprosto uspokojující a dostatečná odpověď na otázku, proč se u zvířat vyvinula schopnost vydávat poměrně riskantní varovná volání místo toho, aby sama potichu unikla do bezpečí, ještě nebyla nalezena. Jasně je pouze jedno. Výhody plynoucí z vydávání varovných signálů musí převyšovat jejich cenu, jinak by takto se chovající zvířata mezi svými sobeckými konkurenty neuspěla.

Komu jsou tedy vlastně signály určeny? Mnoho autorů se domnívá, že svým druhům a příbuzným, jiní jsou přesvědčeni o tom, že jsou určeny predátorům. Kořist se svou vokalizací snaží dát například najevo, že svého nepřítele spatřila a případný útok tak již nebude momentem překvapení, což je oblíbená a také účelná strategie mnoha predátorů (Bergstrom & Lachmann 2001, Shelley & Blumstein 2004).

Pokud jsou signály určeny svým druhům a příbuzným, tak jakému účelu slouží? Navrženy jsou hned dvě protichůdné hypotézy. Signály jsou buď upřímným sdělením jednoho zvířete druhému, přičemž oba dva těží z výhod z této komunikace plynoucích („*information hypothesis*“ nebo také „*kin selection hypothesis*“) (Smith 1965) a nebo jimi signalizující zvíře ovlivňuje chování ostatních způsobem, který zvýhodňuje jen jeho („*manipulative hypothesis*“ nebo také „*selfish hypothesis*“) (Charnov & Krebs 1975). První hypotéza předpokládá, že signály budou upřímné a poměrně bohaté co se informací v nich obsažených týče. Druhá naopak tvrdí, že signály budou strohé a velmi matoucí. Existují důkazy pro obě dvě teorie. Některé signály jsou skutečně dobře lokalizovatelné a obsahují informaci o typu predátora i o zvířeti, které je vydává (Owings & Leger 1980, Ackers & Slobodchikoff 1999, Blumstein et al. 2004, Sloan et al. 2005). Navíc existuje úzká souvislost mezi obdobím roku, respektive dobou, kdy se na povrchu začnou objevovat mláďata, a zvýšenou intenzitou varovných volání (Davis 1984, Hoogland 1983, 1996). Jsou ale i jiné signály, vyvolávané především létajícími predátory, jež jsou lokalizovatelné velmi těžko a nejvíce zvýhodňují svého původce (Owings & Virginia 1978, Sherman 1985).



Obr. 1. Četnost varovných signálů druhu *Cynomys ludovicianus* u tohoročních samců, dospělých samců a dospělých samic. Tmavě jsou znázorněni jedinci s příbuznými zvířaty v domovské kotéřii, světle jedinci bez příbuzných v domovské kotéřii (převzato z Hoogland 1983).

Pokud přijmeme úvahu, že alarmy jsou upřímným sdělením blízkým příbuzným svého druhu, jedná se potom o nepotismus, nebo jen rodičovskou péči? Mnoho autorů vysvětluje existenci varovných signálů pomocí hypotézy, která předpokládá, že cena varovných volání je vyvážena zvýšením svého inkluzivního fitness varováním svých příbuzných před nebezpečím („*kin selection hypothesis*“) (Hoogland 1983, Davis 1984). Toto chování je podmíněno společenským způsobem života, kdy potomci zůstávají v blízkosti svých rodičů a příbuzní jedinci tak žijí vedle sebe. Samice s příbuznými a potomky ve svém okolí mají větší tendence vokalizovat než samice bez potomků (Hoogland 1996) a u druhů, kde zůstávají samci v blízkosti samic, s nimiž se pářili, také velmi často vokalizují i tito samci, jako je tomu například u *Cynomys ludovicianus* nebo *Spermophilus richardsonii* (Hoogland 1983, Davis 1984). Potom se však nabízí možnost, že takováto vokalizace představuje především péči o potomstvo (Shields 1980).

3.3. Účelně referenční signály („*functionally referential signals*“)

Jak již bylo zmíněno výše, některé druhy rodů *Cynomys*, *Marmota* a *Spermophilus* disponují vícero typy alarmů, jimiž mohou sdělovat konkrétnější informace. Takové signály jsou rozšířené i mezi jinými druhy savců i ptáků. Jestliže tedy existuje silná asociace mezi typem nebezpečí a vokalizací a tato vokalizace vyvolá u zvířat reakci, jako by se sama

s příslušným typem predátora setkala, potom tyto signály označujeme jako vysoce účelně referenční („*functionally referential*“). Evoluci těchto signálů zřejmě předcházela schopnost vydávat akusticky rozdílné typy volání a vedlo k ní hned několik předpokladů (Blumstein 1999b, Evans 1997, Seyfarth & Cheney 2003). K rozvoji takto vysoce referenčních signálů mohly vést různé strategie obrany proti odlišným predátorům. Zemní veverky volí jednoduchou strategii úniku před většinou predátorů, a to ukrytí ve své noře. Vokalizace mnoha druhů se také za účelně referenční považovat nedá a jsou spíše odrazem míry rizika hrozícího vokalizujícímu zvířeti (Blumstein & Arnold 1995). U některých druhů však nacházíme rozmanité typy alarmů, jež by takovému způsobu komunikace odpovídaly (Owings & Leger 1980). Složitější sociální uspořádání může též vést ke složitější formě vyjadřování (Blumstein & Armitage 1997).

4. ROD *CYNOMYS* (PSOUNI)

Rod *Cynomys* (psouni) zahrnuje celkem pět druhů s denní aktivitou, které si budují systém nor pro svou ochranu. Zástupci tohoto rodu obývají travnaté plochy a pláne Severní Ameriky. S výjimkou druhů *Cynomys mexicanus* a *Cynomys ludovicianus* se jedná o pravé hibernanty. Žijí v rozsáhlých koloniích, jež jsou složeny z menších skupin (tzv. kotérie). Jedna skupina představuje základní společenskou jednotku a je nejčastěji tvořena jedním dospělým samcem (výjimečně dvěma bratry), několika samicemi a mláďaty. Samice zůstávají součástí kotérie, v níž se narodily, samci si vyhledávají nový systém nor, snaží se v něm prosadit svou dominanci a založit novou kotérii. Zvířata mezi sebou udržují vzájemné vztahy pomocí takových aktivit, jakými jsou například naso-nasální kontakt, vzájemné lísání, péče o srst, hraní si a také vokální komunikace. Vysoký stupeň sociální organizace se odráží ve složitosti jejich vokálních projevů. Za zmínku zde jistě stojí, že psoun (ang.: „prairie dog“) získal svůj název právě díky jednomu ze svých hlasových projevů, který připomíná psí štěkot.

Práce, které se zabývají vokalizací u rodu *Cynomys* se zaměřují na tři z pěti dosud popsaných druhů tohoto rodu. Jsou jimi *Cynomys gunnisoni*, *Cynomys leucurus* Merriam a *Cynomys ludovicianus*. Jedná se především o systematické studie zaměřující se na kompletní popis zvukových projevů (Waring 1970; Smith et al. 1977), na evoluci, funkci, obsah a strukturu varovných signálů (Hoogland 1983, 1996, Ackers & Slobodchikoff 1999, Slobodchikoff et al. 1991) a na existenci dialektů a jejich souvislost se změnami habitatu, v němž tato společenská zvířata žijí (Slobodchikoff & Coast 1980, Perla & Slobodchikoff 2002). Otázce účelu prekopulačních a postkopulačních volání je také věnována pozornost (Grady & Hoogland 1986).

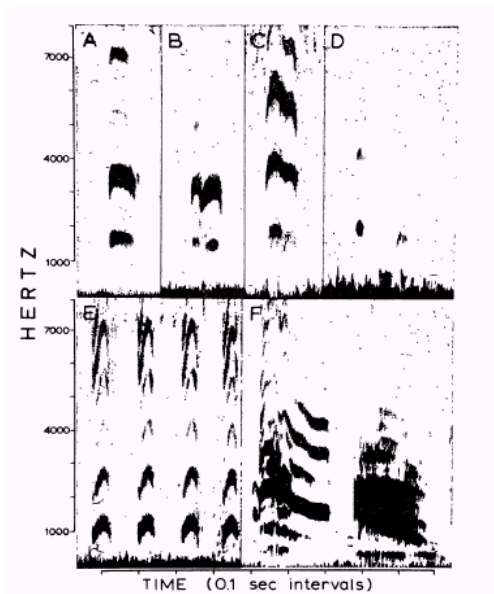
4.1. Hlasový repertoár rodu *Cynomys* – popis a charakteristika

Jednou ze stěžejních prací je práce Waringova z roku 1970, ve které se zaměřuje na kompletní popis hlasových projevů u tří již zmíněných druhů psounů. Její výhodou oproti jiným pracím je, že jednotlivé zvuky pojmenovává spíše s ohledem na jejich fyzikální aspekty a ne na funkci, které slouží. Jeden zvuk totiž může být vydáván za různým účelem za různých situací. Waring popisuje 9 vokálních projevů u druhu *C. ludovicianus*, 6 u *C. leucurus*, 8 u *C. gunnisoni* a celkem jich u nich rozlišil 12 základních („repetitious barks“, „chatter barks“,

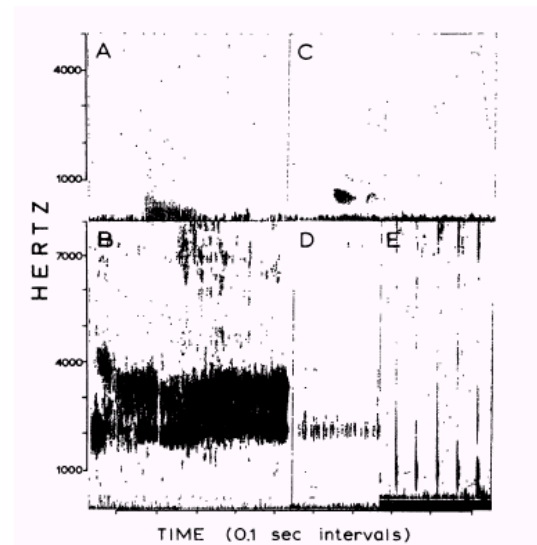
„rapid barks“, „chuckles“, „wee-oo“, „laughing barks“, „raspy chatter“, „snarl“, „growl“, „scream“, „purr“, „tooth chatter“). Vokalizace druhu *C. ludovicianus* je dále zpracována v práci Smith et al. z roku 1977, kde rozlišují pouze 5 základních zvuků („barks and barking patterns“, „rasp“, „scream“, „yip“, „tooth chatter“).

„Repetitious barks“

Patří do repertoáru všech tří druhů. Obecně se jedná o vokalizaci, kterou představuje série krátkých a opakujících se signálů. Tyto signály jsou nejkratší u *C. leucurus* (20-40 ms) a nejdelší u *C. gunnisoni* (70-180 ms). Intervaly mezi jednotlivými signály se liší druh od druhu a jejich délka se pohybuje mezi 80-1470 ms. Tato délka se obvykle zkracuje se vzrůstajícím pocitem ohrožení. Signál je tvořen harmonickými tóny, které na spektrogramu svým tvarem připomínají obrácené písmeno U. Základní frekvence prvního harmonického tónu je nejnižší u *C. gunnisoni* (900-1200 Hz) a nejvyšší u *C. leucurus* (2000-2200 Hz). Dominantní frekvence leží u *C. ludovicianus* na druhém harmonickém tónu a u *C. gunnisoni* na třetím a čtvrtém harmonickém tónu (Waring 1970).



Obr. 2. Spektrogramy hlasových projevů *C. ludovicianus* I. A. monosyllable repetitious bark, B. bisyllable repetitious bark, C. indefinitesyllable repetitious bark, D. chuckle, E. chatter barks, F. wee-oo (převzato z Waring 1970).



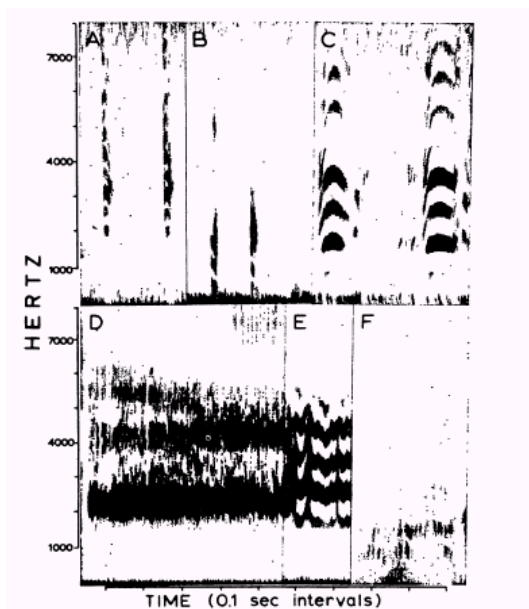
Obr. 3. Spektrogramy hlasových projevů *C. ludovicianus* II. A. raspy purr, B. snarl, C. scream, D. growl, E. tooth chatter (převzato z Waring 1970).

„Chatter barks“

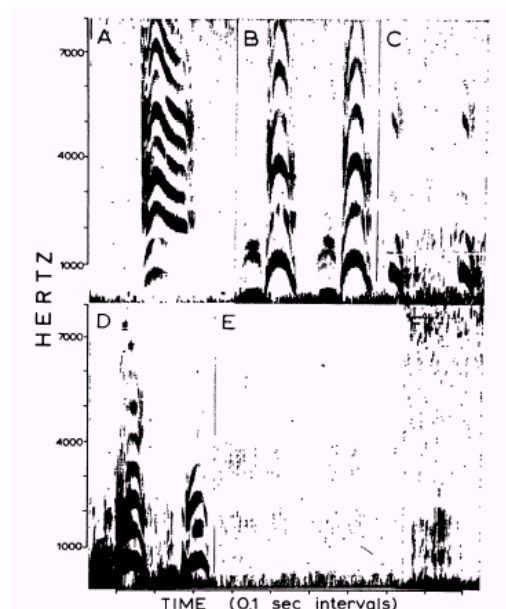
Tento vokální projev byl popsán u *C. ludovicianus*. Jednotky jsou představovány velmi krátkými zvuky (10-70 ms), mezi nimiž je interval 20-540 ms. Na spektrogramu mají tvar obráceného písmene U. Jsou vydávány v sériích. Základní frekvence prvního harmonického tónu je 900-1350 Hz (Waring 1970).

„Rapid barks“

Vokalizace popsaná u *C. gunnisoni*. Tvoří ji kratší jednotky ve tvaru obráceného písmene U o délce 20-100 ms vydávané v sériích. Interval mezi nimi se pohybuje od 80-360 ms. Základní frekvence prvního harmonického tónu je 1000-1300 Hz (Waring 1970).



Obr. 4. Spektrogramy hlasových projevů *C. leucurus*. A. repetitious barks, B. chuckle, C. laughing barks, D. snarl, E. scream, F. growl (převzato z Waring 1970).



Obr. 5. Spektrogramy hlasových projevů *C. gunnisoni*. A. repetitious barks, B. typical rapid barks, C. modified rapid barks, D. chuckle, E. raspy chatter, F. growl (převzato z Waring 1970).

„Chuckles“

U *C. ludovicianus* odpovídá tato vokalizace krátkým sériím „repetitious barks“, u *C. leucurus* se jedná také o jejich již popsané „repetitious barks“ a u *C. gunnisoni* jde o „rapid barks“. Znějí však trochu rozdílně v důsledku toho, že zvířata je vydávají, když vbíhají do svých nor a vyšší frekvence se tak v systému nor ztrácejí. Nejspodnější frekvence se pak stává dominantní slyšitelnou frekvencí (Waring 1970).

„Wee-oo“

Tento hlasový projev je charakteristický pro *C. ludovicianus*. Je to dvouslabičné volání. První slabika trvá přibližně 90-400 ms, druhá bývá o něco kratší a trvá asi 80-350 ms. Pauza mezi slabikami je 10-380 ms dlouhá. Základní frekvence první slabiky je 500-1800 Hz a druhé 400-2200 Hz (Waring 1970). Tato vokalizace je velmi úzce spjata s charakteristickým pohybem zvířete (viz kapitola 3.2.) a tyto dvě činnosti jsou od sebe zřídka odděleny. Někteří autoři je tedy popisují jako neoddělitelný celek a nazývají je „*jump-yip*“ (Smith et al. 1976).

„Laughing barks“

Vokalizace popsána u *C. leucurus*. Tento hlasový projev tvoří série opakujících se základních jednotek, kterých může být v jedné sérii 2-15. Základní jednotka je 30-310 ms dlouhý zvuk a intervaly mezi nimi jsou v rozsahu 20-910 ms. První jedna nebo dvě jednotky jsou asi o 40% delší nežli ty následující. Základní frekvence nejspodnějšího se pohybuje mezi 800-1000 Hz. Dominantní frekvence jsou na druhém, třetím a čtvrtém harmonickém tónu (Waring 1970).

„Raspy chatter“

Hlasový projev u *C. gunnisoni*. Jedná se o krátké série složené z 2-15 jednotek opakovaných s nepravidelnými intervaly. Jedna jednotka může trvat 30-140 ms a intervaly se pohybují v rozmezí od 30 do 130 ms. Je to málo intenzivní zvuk s vyšším obsahem šumu, jež se pohybuje ve frekvencích alespoň do 8000 Hz. Harmonické tóny nejsou zřetelné a mohou i chybět (Waring 1970).

„Snarl“

Patří do repertoáru všech tří druhů. Jedná se o zvuk o délce 110-650 ms bez harmonických tónů, který se na spektrogramu jeví jako široký pás šumu. Frekvenční rozsah se pohybuje od 100 do 8000 Hz (Waring 1970). U *C. ludovicianus* tento typ vokalizace odpovídá zřejmě hlasovému projevu, který byl jinými autory pojmenován „*rasp*“ (Smith et al. 1977).

„Growl“

Vyskytuje se u všech tří druhů. Tento málo intenzivní zvuk trvá v rozmezí 70-780 ms a je bez harmonických tónů. Frekvenční rozsah u *C. ludovicianus* je méně než 100 a více než 8000 Hz, u *C. gunnisoni* nepřesahuje 3000 Hz a u *C. leucurus* 4000 Hz (Waring 1970).

„Scream“

Tento vokální projev patří do repertoáru všech tří druhů. Je to spíše tišší zvuk s harmonickými tóny o délce od 50 do 150 ms. Základní frekvence se pohybuje od 300 do 1800 Hz. Dominantní frekvence mohou ležet na prvním, druhém, třetím a čtvrtém harmonickém tónu (Waring 1970).

„Purr“ („raspy purr“)

Vokalizace popsána u *C. ludovicianus*. Je to tichý zvuk trvající 80-240 ms. Frekvence nepřesahuje 700 Hz a harmonické tóny chybí. Nejvíce intenzivní je pod 500 Hz (Waring 1970).

„Tooth chatter“

U *C. ludovicianus* je to dobře slyšitelný cvakavý zvuk vydávaný ne za pomoci hlasového aparátu, ale při pohybech dolní čelisti, kdy dochází ke styku okrajů horních a dolních řezáků. Jedno cvaknutí trvá 10 ms i méně, je bez harmonických tónů a pohybuje se ve frekvenčním rozsahu nižším než je 100 Hz až vyšším než 8000 Hz. Nejvíce intenzivní je pod 1500 Hz. Interval mezi jednotlivými cvaknutími se nachází v rozmezí od 30 do 50 ms (Waring 1970). Cvakání řezáků bývá občas doprovázeno slabou vokalizací („muffled barks“ nebo „high pitched whistles“) a někdy dokonce i velmi slabou, krátkou a variabilní vokalizací podobnou „barks“ (Smith et al. 1977).

Téměř neslyšitelné „tooth chatter“ bylo zaznamenáno i u *C. gunnisoni*. (Waring 1970).

Ostatní zvuky

Další zaznamenané zvukové projevy u rodu *Cynomys* jsou například „coughing noise“, „scolding sounds“, „squeaking“, „chirping sounds“ (Waring 1970) a „mating calls“ (Grady & Hoogland 1986).

4.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené

„Repetitious barks“

Tento hlasový projev se dá označit jako projev znepokojení zvířat a je reakcí na rušivý element, jakým může být třeba jiný druh zvířete nebo člověk. Připomíná psí štěkání a to

zřejmě vedlo k pojmenování této skupiny. Vydávají je dospělí samci i samice a dokonce i mláďata po pár dnech, kdy opustila bezpečí své nory. Příležitostně psouni štěkají, aniž by k tomu měli jakýkoliv důvod (Waring 1970).

Štěkající psoun leží na břiše, sedí, stojí na všech čtyřech a nebo na zadních. Hlava je držena tak, že čenich a oči jsou v jedné horizontální rovině. Tlma *C. ludovicianus* je během vokalizace částečně otevřená, zbylé dva druhy otevírají tlamu zcela s každým vydaným zvukem a mezi nimi ji částečně zavírají. Zřetelné jsou kontrakce abdominálního svalstva při každém štěknutí u všech tří druhů. *C. ludovicianus* doprovází štěkání kmitáním ocásku. Jedno štěknutí rovná se jedno kmitnutí. Zbylé dva druhy ocáskem nekmitají (Waring 1970).

„Chatter barks“

Ozývají se tak hlavně dospělé samice, které nestojí o přízeň samce v době rozmnožování. Vokalizace je vydávána i po vzájemných honičkách. Mláďata tak mohou reagovat na blízkost dospělého samce (Waring 1970).

„Rapid barks“

C. gunnisoni je vydává při pocitu ohrožení a znepokojení. Zvuky byly zaznamenány například při převozu zvířat autem. Jedna mladá samička chovaná v zajetí takto vokalizovala několik minut během silného větru, který předcházel bouři (Waring 1970).

„Chuckles“

Ozývají se tak obě pohlaví a jedinci starší dvou měsíců všech tří druhů při vypuštění na svobodu po předchozím odchycení, kdy vbíhají do bezpečí své nory (Waring 1970).

„Contagious vocalizations“

Všechny tři druhy rodu *Cynomys* vydávají volání, kterým iniciátor nakazí ostatní zvířata v kolonii. „Wee-oo“ druhu *C. ludovicianus* vyvolá okamžitou reakci členů kolonie. U zbylých dvou druhů je volání zopakováno některým ze zvířat až po několikasekundovém odmlčení. „Wee-oo“ je dvouslabičné volání. První slabika je vydána při postavení se na zadní nohy s vyhrbeným hřbetem. Druhá při zpětném dopadání na všechny čtyři. Celý akt trvá méně než jednu sekundu. Sousedící zvířata začnou volání opakovat dříve než jeho původce vydá druhou slabiku.

Situace, v nichž jsou tyto zvuky vydávány se dost liší. Někdy se jedná o vsuvku během krmení nebo odpočinku v blízkosti nory. Zvířata se takto ozývají po prvním opuštění nory po

ránu či po ukrytí před nepřítelem nebo během vzájemných honiček. Někteří jedinci v zajetí prý tímto způsobem reagovali na lidské kašláni (Waring 1970). Samci se tak ozývají i během sporů o teritoria (Smith et al. 1977).

„*Laughing barks*“ jsou vydávány druhem *C. leucurus* pokud se cítí být v bezpečí. Vokalizující zvířata sedí, stojí nebo pomalu běhají. Ostatní členové kolonie vždy po nějakou dobu pokračují ve svých aktivitách, poté volání zopakují. „*Raspy chatter*“ *C. gunnisoni* se dá charakterizovat obdobně jako „*laughing barks*“ (Waring 1970).

„Snarl“

Představuje hrozbu cizím jedincům svého druhu. Často následuje útok. Zvířata takto vokalizují, pokud se cítí v bezprostředním ohrožení života (spáry dravce či lidská ruka). U druhu *C. leucurus* nebyl takový hlasový projev zaznamenán ve volné přírodě. Vždy byl vyvolán manipulací člověka s jedincem tohoto druhu. Vokalizující psouni sedí nebo leží, zvedají přední končetiny do výše a otevřená tlama upozorňuje na odhodlání zvířete bránit se kousáním (Waring 1970).

„Growl“

Samci i samice všech tří druhů tímto způsobem reagují na ne příliš vyhrcovanou hrozbu, kterou nepovažují za bezprostřední ohrožení svého života. Po „*growl*“ obvykle následuje „*chatter barks*“. Psouni obvykle sedí, jsou připraveni kousnout a zvedají přední končetiny (Waring 1970).

„Scream“

Následuje po „*snarl*“. Zvuk byl zaznamenán v situacích, kdy zvířata cítila bolest, například došlápla na zraněnou končetinu (Waring 1970) nebo byla neustále pronásledována a napadána agresivnějšími sousedy v populaci s extrémní hustotou žijící v zajetí (Smith et al. 1977). Manipulace člověka se zvířetem také vede ke „*scream*“.

„Purr“

Tento hlasový projev nebyl zaznamenán ve volné přírodě. Vydávají jej většinou ochočená zvířata, pokud jsou třeba drbána a hlazena člověkem. Často následuje „*wee-oo*“ (Waring 1970).

„Tooth chatter“

Doprovází především agonistické chování (Smith et al. 1977). Produkce „tooth chatter“ jsou schopna obě pohlaví u *C. ludovicianus*, nicméně nejčastěji se tak ozývali v zajetí chovaní samci v době rozmnožování. Vokalizace byla adresována chovatelům a zvířata se vůči nim chovala nepřátelsky. U druhu *C. gunnisoni* vydával velmi slabý „tooth chatter“ samec chycený v pasti (Waring 1970).

4.3. Evoluční vztahy rodu *Cynomys* určené na základě hlasových projevů

Popsané hlasové projevy rodu *Cynomys* mohou sloužit jako pomůcka k identifikaci a rozlišení druhů v terénu. Většina zvuků, ačkoliv se liší na fyzikální úrovni, slouží u všech tří druhů k podobné funkci. Každý druh vlastní repertoár zvuků pro vyjádření hrozby, ostražitosti a skupinové soudržnosti. Některé zvuky zní naopak stejně, slouží však jinému účelu. Z hlediska vokalizace se zdá, že k sobě mají k mnohem blíže druhy *C. leucurus* a *C. gunnisoni*, než oba dva tyto druhy k *C. ludovicianus*. Varovné signály *C. leucurus* a *C. gunnisoni* jsou tvořeny sériemi štěkání, tlamy jsou při tom hodně otevřené a nikdy nebylo pozorováno doprovodné kmitání ocáskem. Kontaktní signály představují série zvuků doprovázené podobnými postoji u obou druhů. *C. ludovicianus* vyjadřuje své ohrožení nepřetržitým štěkáním, při čemž má jen částečně otevřenou tlamu a kmitá ocáskem. Kontaktní signál je dvouslabičné volání doprovázené specifickými postoji. *C. ludovicianus* má, při srovnání se zbylými dvěma druhy, mnohem blíže k *C. gunnisoni*. Jen u těchto dvou druhů se vyskytuje „tooth chatter“ a jsou schopni vydávat nepřetržité série zvuků. Podobnost je nápadná hlavně u „chatter barks“ druhu *C. ludovicianus* a „rapid barks“ *C. gunnisoni*.

Ze zvukových projevů nelze usuzovat na úzké vztahy rodu *Cynomys* k rodům *Spermophilus* a *Marmota*. Varovné signály a projevy hrozby v těchto třech rodech jsou s výjimkou „tooth chatter“ zcela odlišné. Kontaktní volání se zdá být charakteristické pouze pro rod *Cynomys* (Waring 1970).

4.4. Varovné signály

Pro rod *Cynomys* není charakteristické rozlišení varovných signálů na signály upozorňující na pozemní predátory a signály upozorňující na létající predátory, jako je tomu u rodů

Spermophilus a *Marmota* (Waring 1970, Smith 1977). Varovný signál rodu *Cynomys* pro pozemní predátory představují série krátkých a opakujících se „barks“ (Waring 1970). Podrobnější studie vokalizace druhu *C. gunnisoni* ovšem odhalily, že informace skrytá ve štěkání může být mnohem variabilnější, než by se mohlo na první pohled zdát. Pro jejich varovné signály je charakteristické, (1) že obsahují informace o typu predátora (pes, člověk, kojot, dravec a další) (Slobodchikoff et al. 1986), (2) dále informace o rozdílech ve velikosti, tvaru a barvě mezi různými jedinci predátora (Slobodchikoff et al. 1991), (3) také informace o rychlosti a směru, odkud predátor přichází, (4) a že existují dialekty mezi koloniemi (Slobodchikoff & Coast 1980, Perla & Slobodchikoff 2002).

4.4.1. Typ predátora

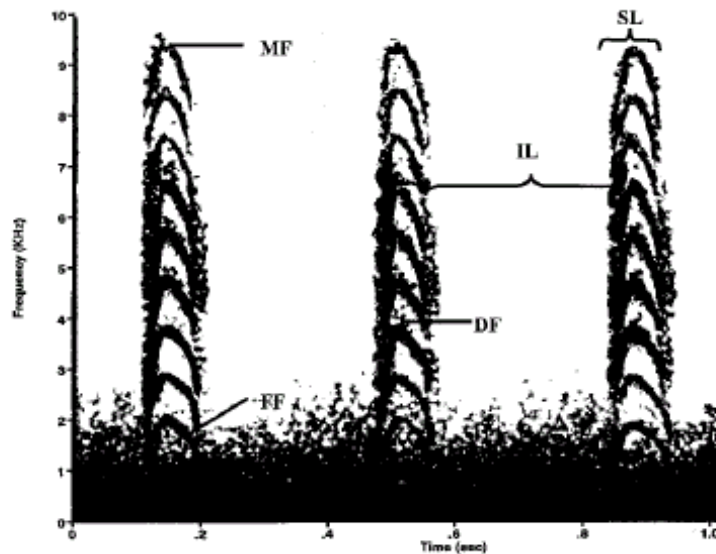
Zástupci tohoto rodu jsou schopni rozlišovat nejen pozemní predátory od dravců, ale v rámci těch pozemních rozeznávají rozdíly mezi člověkem, domácím psem nebo kojotem (Slobodchikoff et al. 1986). Člověk může být bezpochyby pokládán za jejich predátora, jelikož již původní obyvatelé jej považovali za zpestření svého jídelníčku a bílí kolonisté za zemědělského škůdce. Predátory, s nimiž se psouni ve volné přírodě nesetkávají a neznají je, klasifikují všechny jako neznámé, ať se jedná o čtyřnohé či dravce, nicméně pro každý z těchto druhů mají rozdílný signál. Taková fakta zřejmě naznačují, že *C. gunnisoni* a možná i další zástupci tohoto rodu by mohli disponovat rudimentární formou abstraktního jazyka (Slobodchikoff et al. 1986).

4.4.2. Velikost, tvar a barva

Informace o velikosti a tvaru je ve varovných signálech zakódována prostřednictvím variability ve spektrálních charakteristikách těchto signálů, a to zřejmě ve frekvenci spodního harmonického tónu a v kombinaci frekvence dominantního harmonického tónu a intervalu mezi harmonickými tóny. Změny v charakteristikách vyvolají pouze siluety predátorů a tak se zdá, že fyzikální variabilita predátora je jedním z nejdůležitějších parametrů pro vydávání specifických alarmů (Ackers & Slobodchikoff 1999). Informace o zbarvení je dalším komponentem zabudovaným do varovných signálů tohoto rodu. Tato zvířata mají dichromatické barevné vidění (Jacobs & Pulliam 1973). Během experimentů zvířata špatně rozeznávala lidi v bílém plášti, který je mátl nejen co se barvy, ale i tvaru tyče. Dobře patrné rozdíly ve tvaru a barvě však byla schopná zahrnout do své vokalizace (Slobodchikoff et al. 1991).

4.4.3. Dialekty a souvislost jejich existence se změnami habitatu

Existence dialektů byla potvrzena u druhu *C. gunnisoni* (Slobodchikoff & Coast 1980, Perla & Slobodchikoff 2002). V alarmech *C. gunnisoni zuniensis* spolu úzce korelují počet slabik, délka slabik a délka intervalu mezi nimi. Počet slabik silně koreluje s celkovou délkou vokalizace a tyto dvě charakteristiky jsou závislé na struktuře a složitosti habitatu. Složitější habitat vyžaduje větší počet slabik a delší vokalizaci. Na délku slabik a délku intervalu mezi nimi nemá však prostředí, v němž zvířata žijí, velký vliv. To by napovídalo tomu, že v evoluci dialektů u *C. gunnisoni* je změna v délce slabik a intervalů způsobena driftem v důsledku izolace, zatímco délka vokalizace a počet slabik je silně ovlivněn selekčním tlakem, jež vyvolává struktura habitatu (Slobodchikoff & Coast 1980). Ve složitém terénu se zvířata hůře orientují a lokalizovat predátora i své příbuzné je o něco těžší. Varující zvířata proto vokalizují déle, aby se ujistila, že jejich příbuzní se o přítomnosti predátora určitě dozví (Slobodchikoff & Coast 1980).



Obr. 6. Spektrogram tří varovných signálů *C. gunnisoni* (Perla & Slobodchikoff 2002). Označená místa představují proměnné důležité pro analýzu vokalizace při studiu dialektů. MF = maximální frekvence, FF = základní frekvence, DF = dominantní frekvence, IL = délka intervalu, SL = délka signálu, SB = počet signálů (převzato z Perla & Slobodchikoff 2002).

Alarmy v kolonii se mění i v průběhu roku. Tyto rozdíly jsou však stále menší než rozdíly mezi koloniemi. Začátkem léta vydávají zvířata signály nesoucí se na krátkou vzdálenost. Koncem léta je tomu naopak. Vysvětlením může být otázka ceny a zisku varovných signálů. Začátkem léta je vegetace krátká a neposkytuje zvířatům dostatečný úkryt před predátory.

Jejich mlád'ata se touto dobou pohybují ještě v teritoriích svých rodičů. Vydávají proto krátké varovné signály, jež mlád'ata určitě uslyší a nepřítelům zase neposkytnou moc možností je lokalizovat. Koncem léta, kdy vegetace rapidně vzroste a mlád'ata se vzdálí od svých domovských nor se zvuková komunikace stane jednou z nejdůležitějších a musí fungovat i na delší vzdálenosti (Perla & Slobodchikoff 2002).

4.5. „Mating calls“ u *C. ludovicianus* a proč jej samci tohoto druhu vydávají

Samci druhu *C. ludovicianus* vydávají unikátní série štěkání, která se nazývají „*mating calls*“. V pracích Waring (1970) a Smith et al.(1977) nebyl tento druh vokalizace popsán. Předcházejí páření („*pre-copulatory calls*“), a nebo následují hned po něm („*post-copulatory calls*“). Páření však velmi často doprovázejí oba dva typy hlasových projevů. Samice se tak nikdy neozývají.

K čemu „*mating call*“ slouží není dostatečně známo. Polovina pozorovaných páření se obejde bez něho. Volání může být určeno buď samicí v říji nebo kompetujícím samcům či samicím, které ještě do říje nepřišly. Samci se tak možná snaží snížit agresivitu samic vůči nim, avšak v tom případě se jeví vydávání postkopulačních signálů jako zbytečné. Postkopulační signály možná představují varování pro konkurenční samce. Jenže zjištěná data ukazují, že tyto signály pravděpodobnost páření samic s dalšími samci nesnižují. Navíc větší tendence k vokalizaci vykazují samci z kotéří, kde žije jen jeden samec, než-li z těch, kde je jich více. Pokud by vokalizace byla směřována samicím, které ještě nepřišly do říje, existovala by určitá korelace mezi frekvencí volání a dobou, kdy k vokalizaci dochází. Nic takového však nebylo prokázáno. Velmi zajímavé je odhalení pozitivní korelace mezi „*mating calls*“ a úspěšně odchovanými potomky. Samice, jež se spářily se samci vydávajícími „*mating calls*“ vykazovaly mnohem nižší tendence odstavovat mlád'ata (Grady & Hoogland 1986).

5. ROD *MARMOTA* (SVIŠTI)

Rod *Marmota* (svišti) zahrnuje 14 druhů vyskytujících se na severní polokouli. Obývají otevřené biotopy jako jsou stepi, alpské louky, pastviny a okraje lesů. Budují zde různé rozsáhlé systémy nor s několika vchody. Jsou to denní a převážně pozemní hlodavci. Některé druhy však příležitostně šplhají ve větvích stromů a keřů. Součástí jejich života je hibernace, která může trvat až devět měsíců. Chování a sociální organizace se u jednotlivých druhů liší. Ovlivněno je to převážně typem prostředí, v němž svišti žijí. Některé druhy jsou obyvateli nižších poloh a žijí tu na okrajích lesů (*M. monax*), jiné můžeme bez problémů zařadit do skupiny savců žijících v nejvyšších polohách (*M. himalayana* žije od 4000 do 5500 m.n.m.). Všeobecně se dá říci, že čím severněji a v čím větších nadmořských výškách svišti žijí, tím je kratší období jejich aktivity a mláďata zůstávají déle se svými rodiči, kteří o ně pečují. Zvětšuje se také velikost sociálních skupin. Rod *Marmota* tedy zahrnuje druhy jak solitérní (*M. monax*), tak druhy žijící ve velkých společenských skupinách (*M. olympus*, *M. flaviventris*). K rozmnožování dochází jednou v roce a to krátce po probuzení ze zimního spánku.

Obsahem prací s tematikou vokalizace u rodu *Marmota* je popis a charakteristika hlasových projevů (Waring 1966, Taulman 1977, Blumstein 1999a, Lloyd 1972) a především struktura, obsah, evoluce a funkce varovných signálů (Blumstein 1995a, 1995b, Blumstein & Daniel 2004, Hauber & Sherman 1998, Blumstein & Munos 2005, Blumstein & Armitage 1997, 1998). Studována byla i geografická variabilita a mezidruhové signály (Nikolskii 1974, Shriner 1998, 1999).

Určit, kolik hlasových projevů bylo doposud popsáno je nelehký úkol. Autoři se často rozcházejí v terminologii a hlasový repertoár tohoto rodu je bohatý a liší se druh od druhu. S jistotou se dá ale říci, že je nám dosud známo přes 10 typů vokalizace („*flat call*“, „*ascending call*“, „*descending call*“, „*accelerating call*“, „*chuck*“, „*two-part whistle*“, „*kee-aw*“, „*growl*“, „*whining*“, „*scream*“, „*tooth chatter*“).

5.1. Hlasový repertoár rodu *Marmota* – popis a charakteristika

„*Whistle*“

Je to nejčastější hlasový projev svišťů a je pro něj charakteristická nesmírná variabilita, ať již v rámci jednoho druhu, či různých druhů. Waring (1966) popisuje u *M. flaviventris* jakýsi

základní motiv „*whistle*“, který může být dále modifikován. Tento motiv představuje krátký a hlasitý výkřik o délce $0,564 \pm 0,073$ s. Tvoří jej nejméně tři harmonické tóny. První z nich začíná na 3200 Hz, vrchol má ve 4000 Hz a poté rychle klesá. Součástí signálu mohou být i harmonické tóny v ultrazvukovém spektru. Výkřik je nejintenzivnější mezi 3000 až 5000 Hz a hodnota této hlasitosti je 101,3 dB.

Od tohoto základního motivu „*whistle*“ je odvozeno šest hlasových projevů. Jednou z nejdůležitějších proměnných mezi nimi je délka intervalů mezi jednotlivými výkřiky. „**Long-interval whistle**“ (1) se skládá z několika signálů, které jsou opakovány třikrát i vícekrát za sekundu. Délka intervalu mezi nimi je 10 s. Pokud pocit ohrožení upadá, intervaly se prodlužují. Když se pocit ohrožení zvyšuje, intervaly se zkracují až postupně přecházejí v „**short-interval whistle**“ (2), jehož interval má délku kratší než 3 s. „**Quiet whistle**“ (3) představují slabé, vysoké, opakující se signály doprovázené nejasnými zvuky. Interval nepřesahuje svou délkou 10 s a není kratší než 1 s. „**Accelerado whistle**“ (4) začíná hlasitým a jasným základním motivem. Intervaly mezi několika prvními signály jsou delší než 3 s, postupně se zkracují a stejně tak kvalita signálů se mění z jasného základního „*whistle*“ ke krátkým cvakáním vydávaných během jednoho vydechnutí. Po vydechnutí často následuje „*tooth chitter*“ nebo „*short-interval whistle*“. „**Barking whistle**“ (5) vydávaný v běhu obsahuje šum a signály svou délkou přesahují základní motiv „*whistle*“. Intervaly mezi signály jsou různě dlouhé. „**Mono-emphatic whistle**“ (6) je tvořen jedním velmi hlasitým signálem (Waring 1966).

Taulman (1977) u *M. caligata* nepojmenovává žádný z hlasových projevů přímo jako „*whistle*“, ale jeho popisy zvláště definovaných „*long call*“, „*descending call*“, „*ascending call*“, „*accelerating chirp*“ a „*low frequency call*“ v mnohém připomínají nejrůznější modifikace základního „*whistle*“ Waringova (1966).

„**Flat call**“ neboli „**long call**“

Je to čistý tón o délce kolem 0,74 s s konstantní frekvencí kolem 3200 Hz obsahující harmonické tóny. Za minutu zvířata vydávají přibližně 4,4 signálů (Taulman 1977). „*Flat call*“ byl dále popsán u *M. olympus* a *M. vancouverensis* (Blumstein 1999a).

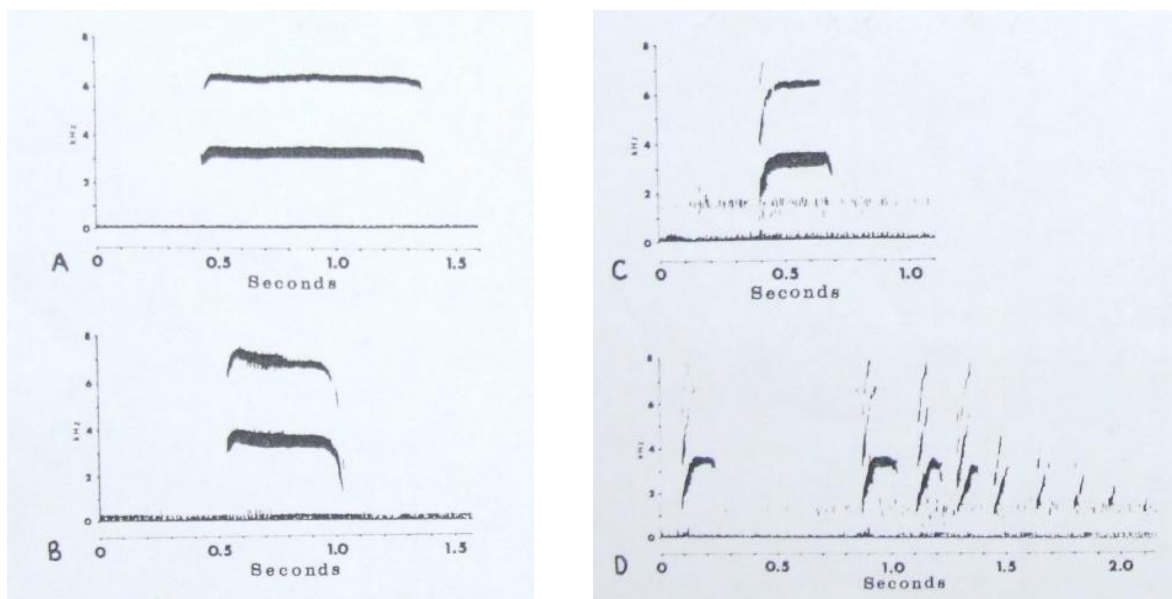
„**Ascending call**“, „**chirp**“, „**accelerating chirps**“ neboli „**trill**“

Jsou to navzájem hodně si podobné opakující se signály, které se liší především svou délkou a délkou svých intervalů. Základní společná vlastnost je rozdíl v počáteční a konečné frekvenci. Počáteční frekvence je vždy nižší než ta konečná. „*Ascending call*“ *M. caligata*

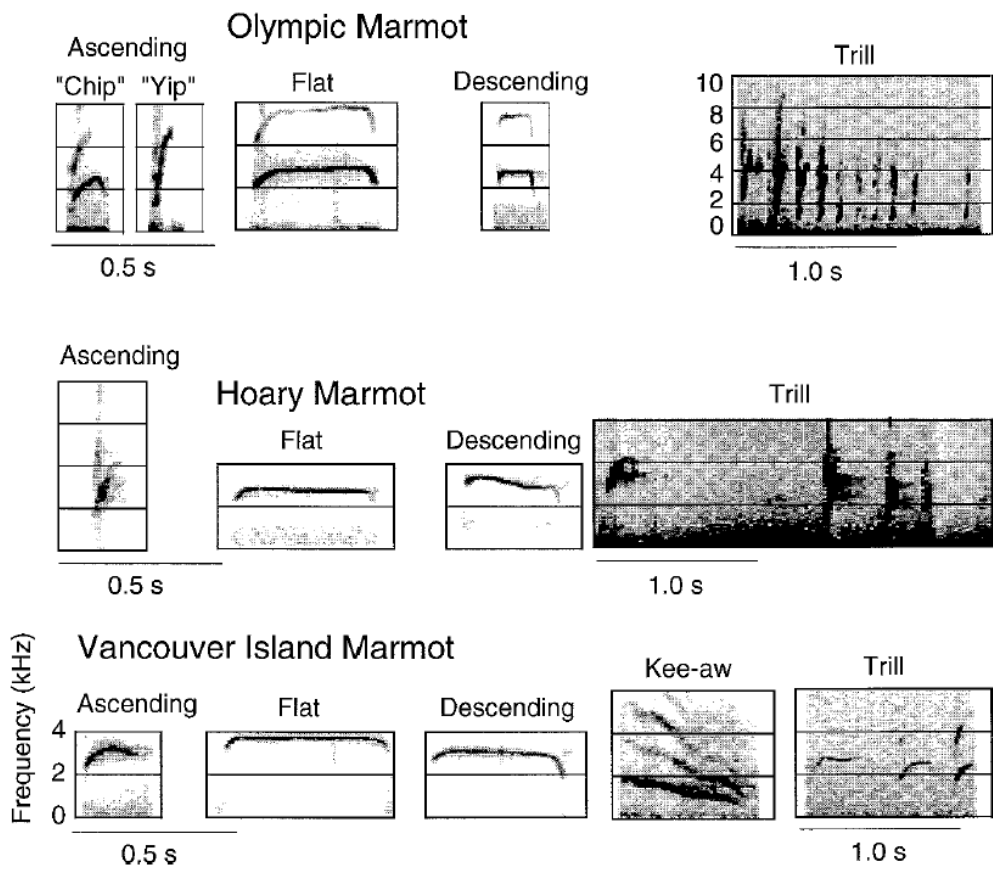
začíná na 2000 Hz a končí na 3200 Hz (Taulman 1977). Tyto signály jsou stejně tak jako „flat call“ běžné i pro ostatní druhy rodu *Marmota*, popsány byly i u *M. olympus* a *M. vancouverensis* (Blumstein 1999a).

„Descending call“

Jsou to opakující se signály popsané u druhů *M. caligata*, *M. olympus* a *M. vancouverensis* (Taulman 1977, Blumstein 1999a). Frekvence se v průběhu signálu mění, ale na rozdíl od „ascending call“ je vyšší na začátku než na konci.



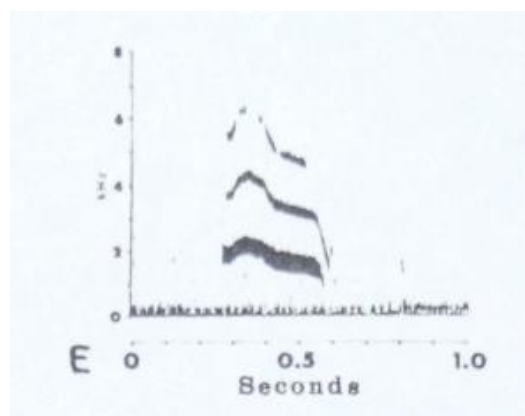
Obr. 7. Spektrogramy hlasových projevů *Marmota caligata*. A. long call, B. descending call, C. ascending call, D. accelerating chirps (převzato z Taulman 1977).



Obr. 8. Spektrogramy repertoárů varovných signálů *M. olympus*, *M. caligata* a *M. vancouverensis* (převzato z Blumstein 1999a).

„Low frequency call“ neboli „chuck“

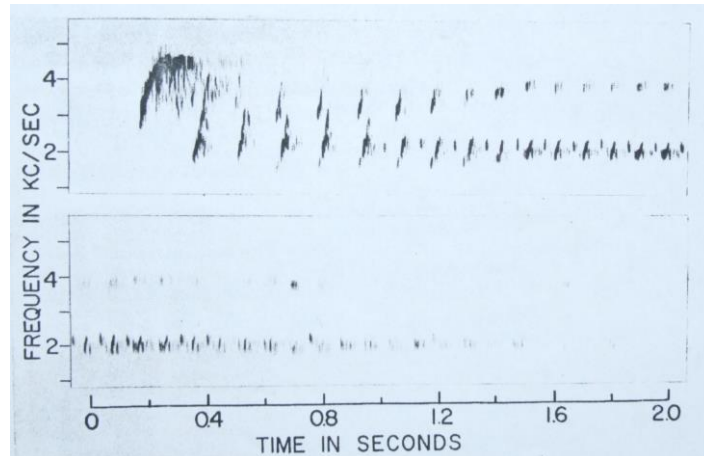
Tento hlasový projev byl popsán u několika druhů rodu *Marmota* (např. *M. caligata*, *M. olympus*). Jedná se o slabé signály o nízké měnící se frekvenci, která se na začátku rychle zvyšuje a poté postupně klesá (Taulman 1977, Blumstein 1999a).



Obr. 9. Low frequency call druhu *Marmota caligata* (převzato z Taulman 1977).

„Two-part whistle“

Je to hlasový projev charakteristický pro soliterně žijící *M. monax*. Jedná se o vokální komplex sestávající ze sedmi základních elementů. Nejvýraznějším elementem je počáteční výkřik. Po něm následuje několik méně hlasitých trylků (Lloyd 1972).



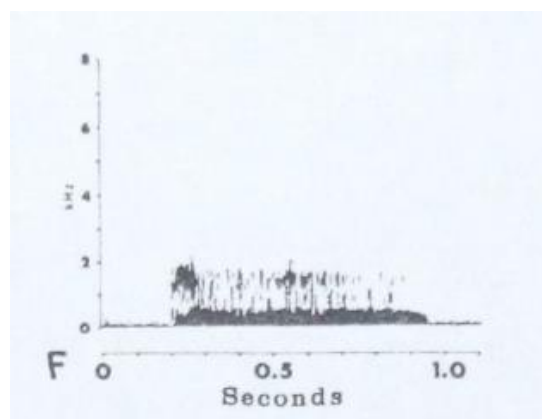
Obr. 10. Two-part whistle u *Marmota monax*. (převzato z Lloyd 1972).

„Kee-aw“

Jedná se o hlasitý projev o nízké frekvenci. Byl popsán u *M. vancouverensis* a často je zakomponován do jiného typu vokalizace, např. následuje po delších „whistle“ (Blumstein 1999a).

„Growl“

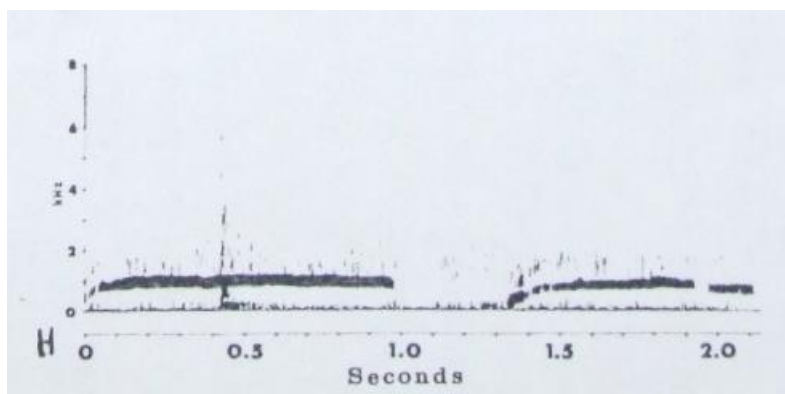
U *M. caligata* je to vokalizace o různé hlasitosti. Existují dva dobře odlišitelné typy. Na spektrogramu se jeví jako širší pás šumu bez harmonických struktur (Taulman 1977).



Obr. 11. Growl u *Marmota caligata* (převzato z Taulman 1977).

„Whining“

Tento typ vokalizace popsal Taulman (1977) u *M. caligata*. Na spektrogramu je rozeznatelný jako několik celkem čistých signálů připomínajících „whistle“ nebo „long call“ o velmi nízké frekvenci (300-900 Hz).



Obr. 12. Whining u *Marmota caligata* (převzato z Taulman 1977).

„Scream“

Zmiňuje se o něm Waring (1966) v práci o vokalizaci druhu *M. flaviventris*. Tento zvuk připomíná prodloužené „whistle“. Je variabilní ve své délce trvání a postrádá harmonické struktury. Frekvence se pohybuje mezi 1500-2500 Hz.

„Tooth-chatter“

Je to ne vokální projev vznikající pohybem čelistí a stykem řezáků. Skládá se z několika rychle po sobě jdoucích cvakání. Má velký frekvenční rozsah, zahrnuje frekvence do 8000 Hz a délka trvání jednoho cvaknutí je méně než 0,01 s (Waring 1966, Taulman 1977).

5.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené

„Whistle“

Představuje především varovný signál. „*Long interval whistle*“ je vydáván, pokud situace vyžaduje ostražitost, avšak stále není pravým alarmem. Vydávají ho svišti starší jednoho měsíce a nejčastěji při tom leží na břiše, sedí nebo stojí. „*Short interval whistle*“ je často vydáván při setkání s predátorem (např. psem nebo kojotem). Ozývají se tak kojená a roční mláďata i dospělí obou pohlaví. Všichni vydávají i „*quiet whistle*“ při přiblížení člověka k jejich noře nebo při znepokojení. Zvířata během vokalizace sedí stejně tak jako během

vydávání „*accelerado whistle*“, což je vokalizace doprovázející agonistické interakce. „*Barking whistle*“ vydávají jedinci starší jeden měsíc během útěku do bezpečí nebo do míst, kde si mohou rušivý element bezpečně prohlédnout. Podobně „*mono-emphatic whistle*“ je vydáván před návratem zvířete do bezpečí své nory nebo před útekem (Waring 1966).

„*Flat call*“ neboli „*long call*“

Představuje varovný signál. Sviští během vokalizace nejčastěji nehybně sedí na zadních a jediným postřehnutelným pohybem je široké otevírání tlamy a kontrakce abdominálního svalstva (Taulman 1977). Ostatní zvířata se většinou snaží ukrýt ve svých norách (Blumstein 1999a).

„*Ascending call*“, „*chirp*“, „*accelerating chirps*“ neboli „*trill*“ představují formy varovných signálů, stejně tak jako „*descending call*“.

„*Two-part whistle*“

Funkce této vokalizace není dosud dostatečně objasněna a možná bude jiná než varování či obhajování teritoria, jako je tomu u jiných typů „*whistle*“. Během trylkování jsou na zvířatech pozorovatelné lehké vibrace těla (Lloyd 1972).

„*Kee-aw*“

Tento signál je reakcí na ne příliš závažné ohrožení a doprovází znepokojení. Často následuje po jiném varovném signálu. Zvířata po zaznamenání této vokalizace utíkají do bezpečí nebo ji ignorují (Blumstein 1999a).

„*Growl*“

Je to hlasový projev doprovázející sociální interakce, hry a honičky mnoha druhů rodu *Marmota*.

„*Whining*“

Jeden jedinec druhu *M. caligata* se takto odpovídal ze své nory jinému zvířeti, které vydávalo „*growl*“ (Taulman 1977).

„*Scream*“

Tyto zvuky jsou součástí sociálních interakcí a vydávají je submisivní zvířata, která jsou pronásledována dominantními jedinci (Waring 1966).

„Tooth-chatter“

Tento projev byl zaznamenán pouze u zvířat ze zajetí. Je výsledkem značného znepokojení či agresivity vůči lidem (Waring 1966, Taulman 1977).

Tab. 1. Souhrn hlasových projevů druhu *Marmota flaviventris* (převzato z Waringa 1966).

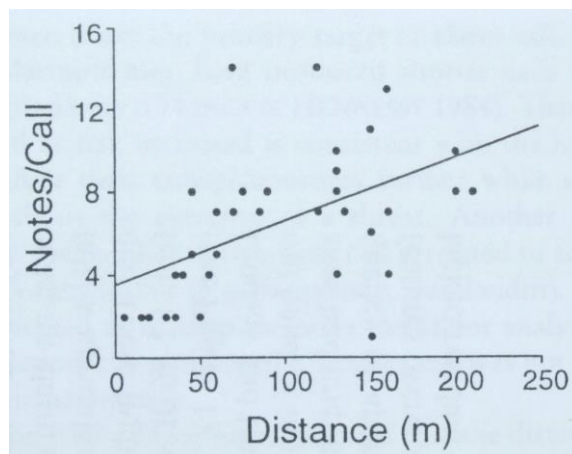
Name of sound	Characteristics	Common function
Primary whistle motif (PWM)	Formant at 4000 cycles/sec	Motif of all whistle series
Long-interval whistles	PWM series with intersound interval of 3 sec or more	Alert
Short-interval whistles	PWM series with intersound interval less than 3 sec	Alarm
Quiet whistles	Low intensity PWM series with gular noise	Alert or alarm
Accelerando whistles	PWM series with progressive decrease in inter-sound interval	Threat or alert
Barking whistles	Variable interval PWM series given while running	Threat or alert
Mono-emphatic whistle	Single loud PWM	Descending into burrow
Screams	Undulating squeals	Fear or pleasure
Tooth chatter	Clicking incisors	Threat

5.3. Varovné signály

5.3.1. Informace o riskantnosti situace ve varovných signálech

Rod *Marmota* vydává při setkání s nejrůznějšími predátory mnoho typů alarmů. Tyto alarmy se liší v mnoha akustických parametrech. Nejdůležitějším parametrem z hlediska jejich specifity je počet jednotlivých signálů v celé sérii vokalizace a její rychlost. Mezi těmito parametry a typem predátora jsou postřehnutelné vztahy. Jeden jediný signál je u *M. marmota* nejčastěji vydáván při setkání s létajícím predátorem, několik za sebou jich je vydáváno při setkání s pozemním predátorem. Neplatí to však stoprocentně a mezi oběma

typy vokalizace existuje spousta přechodných typů. Přítomnost člověka může vyvolat širokou škálu hlasových projevů a počet signálů je přímo úměrný vzdálenosti vokalizujícího zvířete a člověka (Blumstein & Arnold 1995). Zvířata tedy zřejmě nehodnotí situace podle typu predátora, ale podle toho, jak moc jsou riskantní (Blumstein & Arnold 1995, Blumstein 1995a, Blumstein & Armitage 1997). Jeden signál bývá výsledkem nebezpečné situace, kdy se predátor nachází velmi blízko, naopak několikanásobné signály jsou produkovány při setkání s pomaleji se pohybujícím a vzdáleným predátorem (Blumstein 1995a).



Obr. 13. Vztah mezi počtem signálů v jedné sérii vokalizace a vzdáleností člověka od jedince druhu *Marmota marmota* (převzato z Blumstein & Arnold 1995a).

5.3.2. Variabilita v signálech umožňující identifikaci jedinců

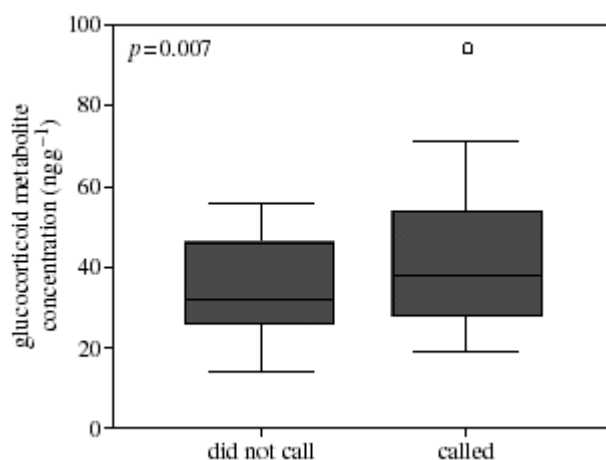
Varovné signály mohou poskytovat informace nejen o situaci, v níž se volající zvířata nacházejí, ale také v nich může být zabudována informace o jejich věku, pohlaví nebo třeba velikosti. Rychlost vokalizace u *M. flaviventris* vyjadřuje riziko situace, délka trvání a frekvence jsou naopak nástrojem k zakódování informace o identitě vokalizujícího zvířete (Blumstein & Armitage 1997). Zvířata jsou podle těchto parametrů například schopna rozeznat, jestli signál pochází od dospělého jedince nebo mláděte, přičemž jsou mnohem citlivější na alarmy mláďat než na alarmy dospělých (Blumstein & Daniel 2004), což je velmi překvapivý výsledek. U některých druhů (*S. beecheyi* a *M. bobac*) je tomu naopak (Hanson & Coss 2001, Nesterova 1996).

5.3.3. Neochota vydávat varovné signály

Vydávání alarmů není pro zvířata taková samozřejmost, jak by se mohlo zdát. Bylo pozorováno mnoho jedinců *M. flaviventris*, kteří očividně spatřili a zaregistrovali predátora, ale alarm nevydali (Blumstein & Armitage 1998). Tento fakt značně komplikuje správnou

interpretaci o funkci a účelu těchto varování. Možným vysvětlením takového chování je kompetice mezi zvířaty (Blumstein & Armitage 1998). Záležet může také na typu predátora (Owings et al. 1986) nebo na tom, jestli se zvíře samo nachází v bezpečí či ne (Blumstein & Armitage 1997). Také matky se zranitelnými mláďaty vokalizují mnohem častěji, protože tak získají mnohem více ve srovnání s jedinci, kteří nemají žádné potomky ve své blízkosti (Blumstein & Armitage 1997).

Zajímavé vysvětlení přináší práce autorů Blumstein et al. (2005), která poukazuje na to, že fyziologické změny, konkrétně hladina glukokortikoidů v těle zvířete, jsou zodpovědné za tuto variabilitu. U zvířat vydávajících varovná volání byla hladina glukokortikoidů v těle vyšší než u zvířat nevarujících. Hladina hormonů v těle může být zodpovědná také za vnitrodruhovou variabilitu ve varovných signálech a její rozlišování ostatními zvířaty, protože vyšší množství glukokortikoidů v těle pravděpodobně snižuje kritický práh pro alarmování a taková zvířata potom zbytečně varují i při poměrně málo nebezpečných situacích. Výhodou pro ostatní je, umět takové jedince a jejich volání odlišit od těch spolehlivějších (Blumstein et al. 2005).



Obr. 14. Grafické znázornění hladiny glukokortikoidů u jedinců druhu *M. flaviventris*, kteří varovné signály nevydávali a u jedinců, kteří je vydávali (převzato z Blumstein et al. 2005).

5.3.4. Geografická variabilita

Dlouhodobá izolace populací způsobená geografickými bariérami může vést k vzniku poddruhů a poté i druhů. Změny v důsledku izolace se projevují i ve vokalizaci. Varovné signály populace *M. caudata* z pohoří východního Pamíru jsou podstatně kratší než signály populace z pohoří Ťan-Šanu (Nikolskii & Orlov 1980).

Jak může geografická variabilita ovlivňovat strukturu vokalizace dokazuje i práce Nikolskiiho (1974), který prokázal souvislost mezi typem varovného signálu a vertikálním členěním terénu u *M. bobac*, *M. baibacina* a *M. sibirica*.

6. ROD *SPERMOPHILUS* (SYSLI)

Ze všech zde zmiňovaných tří rodů je rod *Spermophilus* (sysel) druhově nejpočetnější. Zahrnuje 41 druhů žijících na severní polokouli. Mezi biotopy obývané tímto rodem patří stepi, tundry, skalnaté oblasti, mírně zalesněné plochy, opuštěné farmy a pouště horského charakteru. Vyhýbají se hustým lesům. Většina druhů si buduje nory, v nichž hledá úkryt. Mohou být různě složité podle toho, který druh je vyhrabal. Stejně jako u rodu *Marmota* můžeme i v tomto rodu najít druhy, které dobře šplhají, ať již po skalách či ve větvích stromů a keřů (*S. beecheyi*). Všechny druhy jsou aktivní ve dne. Druhy obývající jižnější části areálu zůstávají aktivní po celý rok, přestože období nedostatku potravy přežívají ve svých norách. Severněji žijící druhy přečkávají zimy pomocí hibernace. Zástupci tohoto rodu žijí často v koloniích. Malé sociální jednotky jsou charakteristické například pro druhy *S. variegatus* a *S. columbianus*. Jsou složeny z jednoho dominantního samce a několika příbuzných samic. U některých druhů sdílí jednu noru více samic (*S. beecheyi*, *S. beldingi*). Mláďata se rodí jednou do roka a k páření dochází krátce po ukončení hibernace.

Práce, které se zabývají studiem vokalizace rodu *Spermophilus* se zaměřují především na následující: (1) popisují a charakterizují repertoáry jednotlivých druhů (*S. armatus* Balph & Balph 1966, *S. tridecemlineatus* Matocha 1977, *S. beldingi* Leger et al. 1984, *S. undulatus* Melchior 1971), (2) srovnávají různé druhy mezi sebou (Fagerstone 1987), (3) zabývají se širokou problematikou varovných signálů. K řešeným otázkám patří evoluce a funkce (Davis 1984, Sherman 1985), struktura a aspekty, které ovlivňují přenos prostředím (Brown & Schwagmeyer 1984), variabilita v signálech i odpovědích na ně závislá na pohlaví, věku a typu predátora (Hare 1998, Volodin 2005, McCowan & Hooper 2001, Loughry & McDonough 1989), variabilita mezi populacemi a mezidruhové varovné signály sympatrických druhů (Shriner 1998). Středem zájmu je také rozvoj antipredačního chování mláďat a učení se patřičným odpovědím na varování jiných zvířat (Mateo 1996a, 1996b, Mateo & Holmes 1997, 1999a, 1999b). Varovné signály jsou též výborným prostředkem ke studiu schopnosti učení se novým asociacím (Shriner 1999).

6.1. Hlasový repertoár rodu *Spermophilus* – popis a charakteristika

Kompletnímu popisu typů vokalizace se věnuje jen několik prací. Matocha (1977) popisuje

hlasový repertoár *S. tridecemlineatus*. Balph & Balph (1966) se zaměřují na *S. armatus*. Někteří autoři se nevěnují pouze jednomu druhu, nýbrž hned několika najednou a snaží se o jejich srovnání. Poznatky jimi získané výraznou měrou přispívají k objasnění vztahů mezi jednotlivými druhy (Koepl et al. 1978, Fagerstone 1987). Většina prací se zabývá popisem typů varovných signálů a jejich srovnáním (Melchior 1971). Celkem bylo popsáno kolem třinácti hlasových projevů (*chirp, churr, whistle, trill, chatter, chat, whisper, long purr, purr, squeal, squawk, growl, chitter, tooth-chatter*), které se mohou výrazně měnit v rámci druhů i situací, za nichž jsou vydávány. Prvních sedm může fungovat jako varovná volání, ostatní zvířata vydávají hlavně při vzájemných interakcích, jsou např. projevem hrozby či submisivního chování.

„Chirp“

Může se skládat z jednoho i více signálů, které se na spektrogramu jeví jako silnější horizontálně jdoucí čáry. Počáteční frekvence je často vyšší než konečná, její pokles je buď postupný po celé délce signálu, nebo klesá rychleji na konci, či v první polovině signálu.

Je to velmi variabilní typ vokalizace a značně se mezi druhy liší. Nejvýznamnějšími znaky, jež určují mezidruhovou variabilitu těchto signálů jsou doba trvání signálu, počet signálů a počáteční frekvence (Fagerstone 1987).

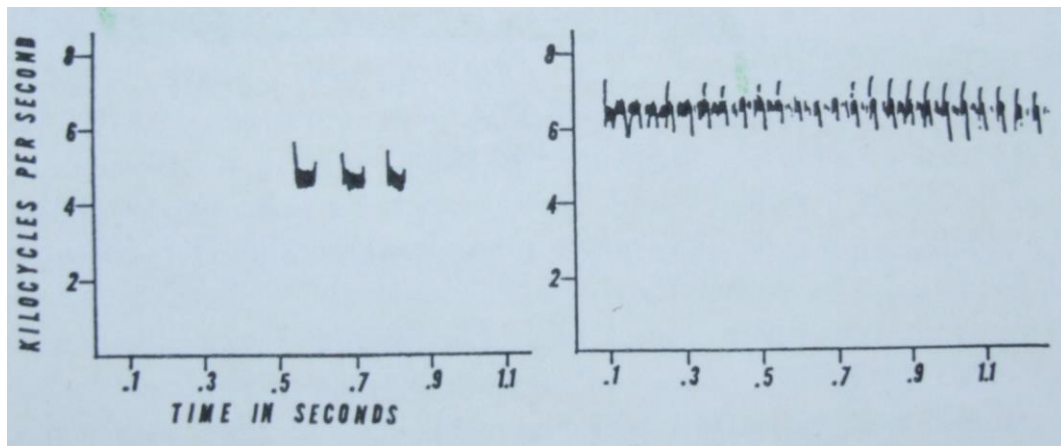
Tato vokalizace se liší nejen mezi druhy, ale i v rámci druhu jednoho. Například součástí velmi širokého hlasového repertoáru *S. columbianus* jsou tři až čtyři typy („*basic chirp*“, „*dissonant chirp*“, „*soft chirp*“, „*attenuated soft chirp*“). „*Soft chirp*“ se vyznačuje přítomností harmonických tónů (Fagerstone 1987).

Rozdíly nacházíme i mezi pohlavími (Balph & Balph 1966). Signál samce *S. armatus* má průměrnou délku trvání 0,08 s a frekvenci 4500 Hz. V jedné sérii vydá 2-5 signálů a intervaly mezi nimi mají přibližně stejnou délku jako samotné signály. U samic se délka trvání jednoho signálu pohybuje kolem 0,06 s a frekvence je 5200 Hz. Jsou tedy výrazně kratší a ve vyšší tónině.

„Churr“

Na spektrogramu se podobá „*chirp*“. Je to série několika signálů, jejichž tvar zůstává v rámci jedné vokalizace stejný, avšak mezi druhy se liší a může plynule přecházet od rovných horizontálních čar po obrácené písmeno U. Do vokalizace je často inkorporován jakýsi úvodní signál, který se svým tvarem nápadně odlišuje od následujících signálů (Koepl et al. 1978). *S. armatus* vydává přibližně 20 signálů o délce 0,4-3,0 s za sekundu. Frekvence

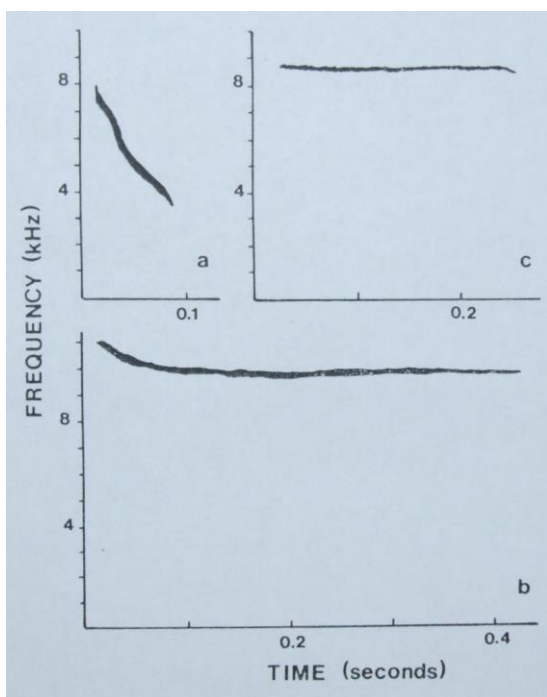
v nejvyšším bodě je 6100 Hz (Balph & Balph 1966).



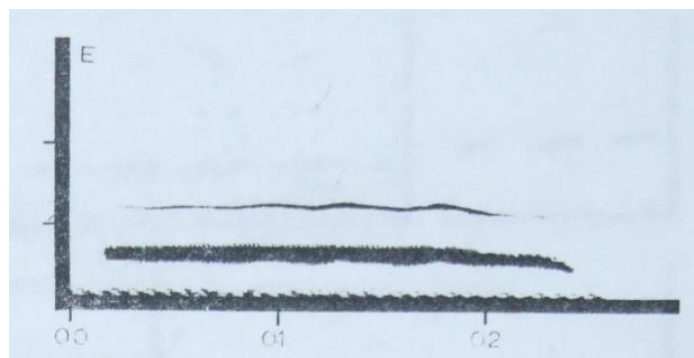
Obr. 15. Spektrogramy hlasových projevů *Spermophilus armatus*. Chirp (vlevo) a churr (vpravo). (převzato z Balph & Balph 1966).

„Whistle“

„Whistle“ připomíná „chirp“, rozdíl je však v tom, že „whistle“ tvoří ve většině případů jen jeden signál o jiné frekvenci a délce trvání. Je to čistá harmonická struktura s minimálním množstvím šumu nebo zcela bez šumu a na spektrogramu se jeví jako dlouhá horizontální čára s víceméně konstantní frekvencí. Základní frekvence u *S. beecheyi* leží obvykle někde mezi 3,5 a 4,0 kHz. Harmonické tóny dosahují až k 20 kHz (Owings & Virginia 1978).



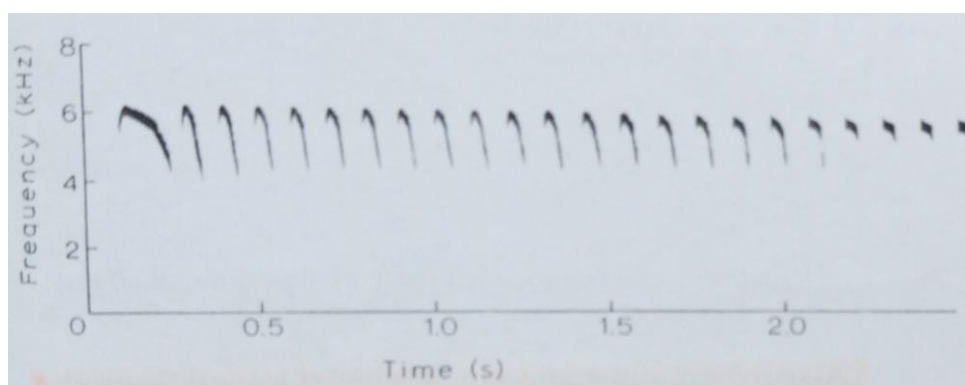
Obr. 16. Spektrogramy hlasových projevů *Spermophilus richardsonii*. a. chirp, b. whistle vyvolaný psem, c. whistle vyvolaný jezevcem. (převzato z Davis 1984).



Obr. 17. Spektrogram whistle *Spermophilus columbianus* (převzato z Koepl et al. 1978).

„Trill“

Toto volání se skládá z většího počtu opakujících se signálů (Matocha jich v průměru uvádí 16,18 pro *S. tridecemlineatus* a Robinson 15,5 pro *S. beldingii*). První signál bývá delší než druhý signál. Následující signály se již od druhého neliší. Interval mezi prvním a druhým signálem je kratší než jsou následující. Již zmíněná první slabika bývá velmi variabilní co se tvaru týče. Může mít ostrý vrchol, být širší bez výrazného ostrého vrcholu nebo mít vrcholy dva. Zdá se, že tyto rozdíly jsou v korelaci s celkovým počtem slabik tohoto hlasového projevu (Robinson 1980). Tvar následujících signálů je již stejný jako tvar signálu druhého. Mohou to být horizontální čáry nebo mohou mít víceméně tvar obráceného písmene U. Robinson (1981) uvádí, že „trill“ odpovídá „churr“, který byl popsán Turnerem (1973). Vzhledem k existenci úvodní slabiky a podobnému tvaru těch následujících se zřejmě skutečně jedná o jeden a ten samý vokální projev.



Obr. 18. Trill druhu *Spermophilus beldingii* (převzato z Robinson 1981).

„Chatter“

Zmiňuje se o něm Melchior (1971) u *S. undulatus*. Mohou se skládat ze tří, dvou nebo čtyř signálů, které se na spektrogramu jeví jako ne příliš čisté tóny. Patří i do repertoáru *S. beecheyi*. Skládá se z několika signálů, kterých může být různý počet. Mají rychle klesající a

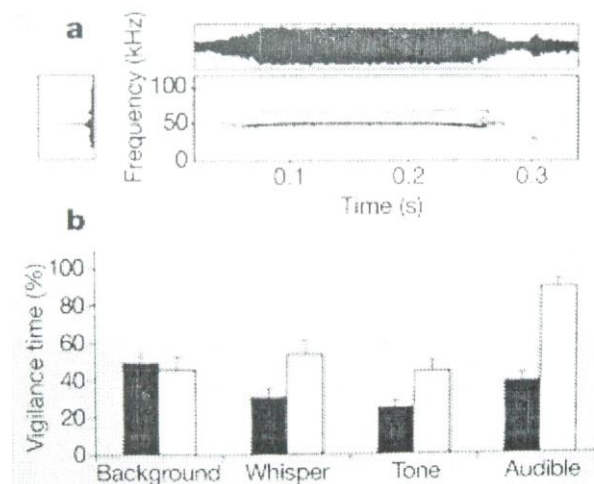
následně stoupající frekvenci (Owings & Virginia 1978).

„Chat“

Owings & Virginia (1978) jej popisují jako celkem variabilní projev. Jeho tvar se na spektrogramu může jevit jako čisté harmonické struktury, může obsahovat i trochu šumu nebo může mít extrémní množství šumu s jen nepatrným náznakem harmonických tónů. Je velmi často pouhým komponentem jiných typů volání („chatter“) nebo je vydáván opakovaně v dlouhých sériích trvajících desítky minut (Owings & Virginia 1978).

„Whisper call“ (ultrazvukové signál)

S. richardsonii produkuje signály o vysoké frekvenci kolem 50 kHz. Délka trvání první slabiky je 225 ± 8 ms a dominantní frekvence je $48,0 \pm 2,3$ kHz (Wilson & Hare 2004).



Obr. 19. Ultrazvukový whisper call u *Spermophilus richardsonii*. a. spektrogram, b. doba, během níž byla zvířata ostražitá předvydáním whisper call (černé sloupce) a během whisper call (bílé sloupce) a srovnání s jinými impulzy, jež vyvolávají ostražitost (background, tone, audible) (převzato z Wilson & Hare 2004).

"Long purr"

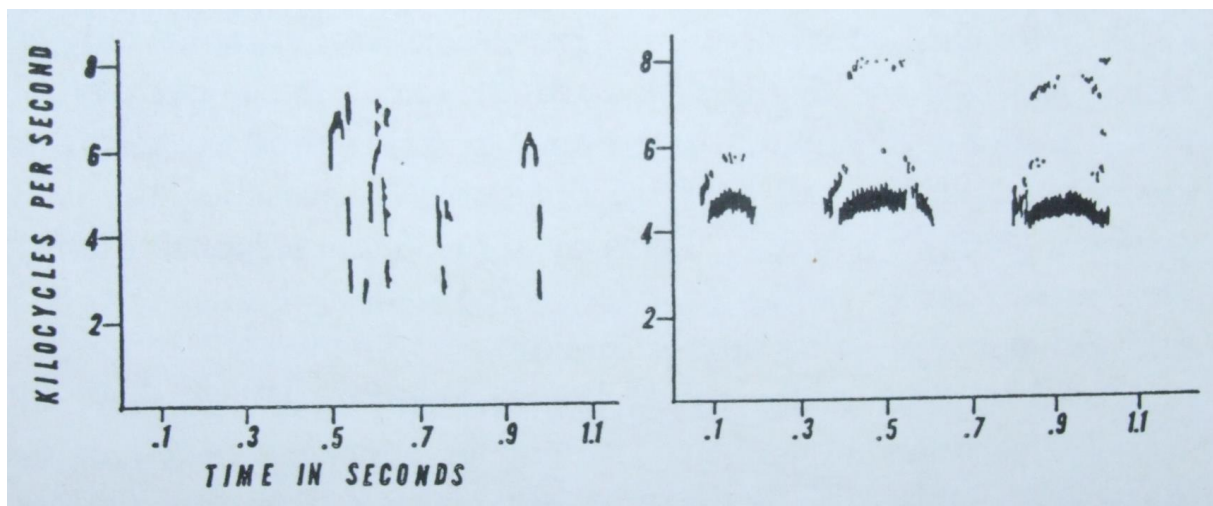
O „long purr“ a „purr“ se zmiňuje Matocha (1977) u *S. tridecemlineatus*. „Long purr“ představuje jakýsi přechod mezi „trill“ a „purr“. Skládá se ze série krátkých signálů (22,06 ms) podobných signálům „trill“, ale u „long purr“ jsou tyto signály slabší. Interval mezi nimi je $29,49 \pm 1,55$ ms. Celá vokalizace je krátká, trvá asi 0,63 s. Frekvence se pohybuje kolem 4700 Hz. Energie je nejvyšší hned na začátku, po krátkou dobu zůstává konstantní a před ukončením vokalizace rychle klesá.

„Purr“

Je to krátké a ne příliš hlasité volání. Tvoří jej série signálů, jejichž opakování je rychlejší než u „trill“ a „long purr“. Distribuce energie je podobná jako u předešlého „long purr“.

„Squeal“

O těchto vokálních projevech se mnoho nepíše a příliš toho neprozradí ani spektrogramy, kterých není v dostupné literatuře příliš. Uvádí se, že jsou to zvuky velmi variabilní ve struktuře, frekvenci a délce. Mohou je tvořit harmonické tóny s undulujícími frekvencemi nebo mohou mít ostré vrcholy, které vznikají v důsledku rychlého nárůstu a následně poklesu frekvence. Průměrná délka trvání „squeal“ u *S. tridecemlineatus* je $0,29 \pm 0,02$ s průměrná frekvence je 5414 ± 140 Hz (Matocha 1977).



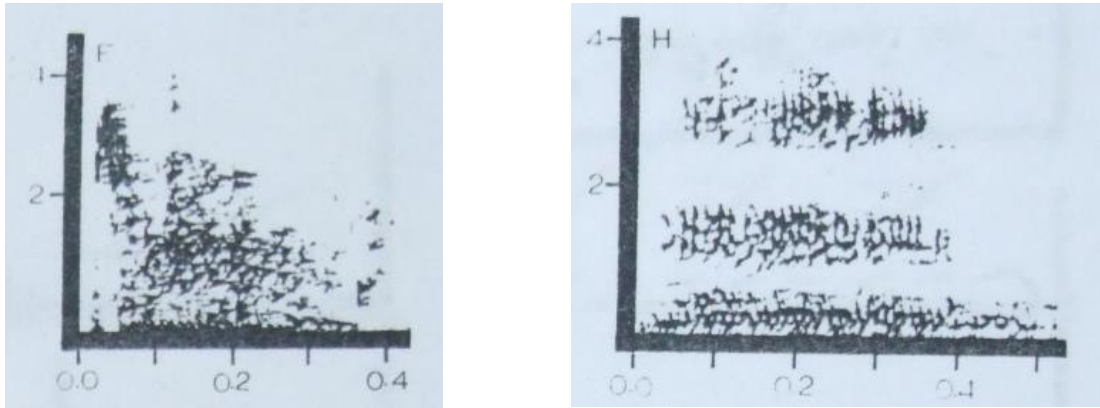
Obr. 20. Spektrogramy hlasových projevů *Spermophilus armatus*. Squel (vlevo) a squawk (vpravo) (převzato z Balph & Balph 1966).

„Squawk“

O tomto typu vokalizace se zmiňují jen Balph & Balph (1966) u *S. armatus*. Představuje jej několik chraptivých zvuků o délce asi 0,01-2,0 s a se základní frekvencí kolem 4500 Hz.

„Growl“

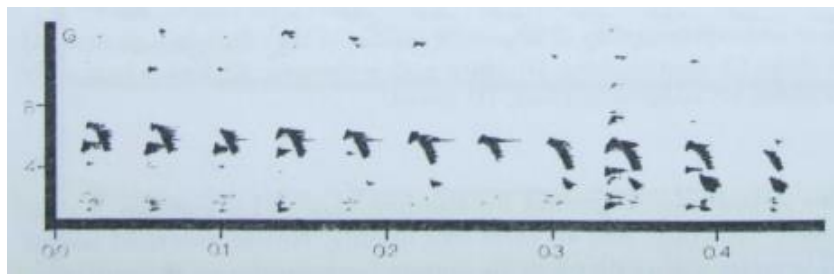
Na spektrogramu se jeví jako široký pás šumu bez určitého tvaru. Někdy mohou být pásy dva i více. Frekvenční rozsah se mění. V literatuře se objevují hodnoty od 0-4500 Hz. Délka trvání se pohybuje v desetínách sekund. Matocha (1977) uvádí pro *S. tridecemlineatus* průměrnou délku trvání $0,49 \pm 0,17$ s a průměrnou frekvenci 4557 ± 86 Hz.



Obr. 21. Spektrogramy growl u *Spermophilus armatus* (vlevo) a *Spermophilus columbianus* (vpravo) (převzato z Koepl et al. 1978).

„Chitter“

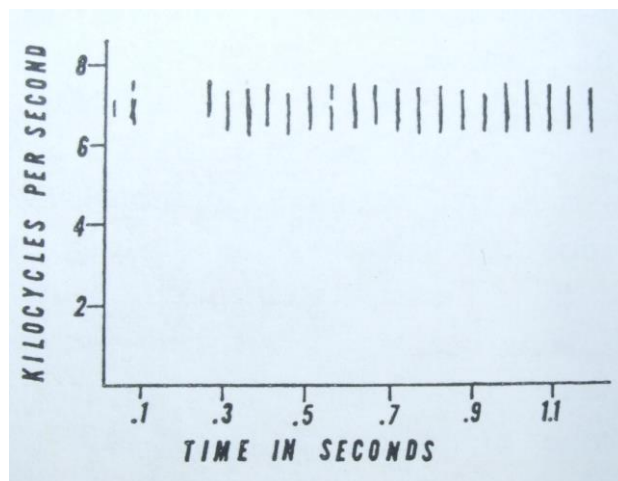
V literatuře se toho o „chitter“ mnoho nepíše. Tento hlasový projev byl zaznamenán u *S. columbianus* (Koepl et al. 1978). Tvoří jej série signálů s výrazně klesající frekvencí.



Obr. 22. Spektrogram chitter *Spermophilus columbianus* (převzato z Koepl et al. 1978).

„Tooth – chatter“

Rychlý pohyb spodní čelisti je příčinou opakovaného cvakání zubů. Jednotlivá cvaknutí (dále signály) jsou velmi krátká, bývá jich i několik za sekundu (20 jich uvádí Balph & Balph u *S. armatus*, 13 Fagerstone u *S. elegans* a *S. richardsonii*) a interval mezi nimi je konstantní. Hodnoty obou znaků, délky signálu i intervalu mezi nimi, se pohybují v setinách sekundy. Signály jsou tiché a často ne příliš dobře slyšitelné. Frekvenční rozsah je velký (160 Hz až 16 kHz podle Fagerstone u *S. elegans* a *S. richardsonii*). Většina spektrogramů ukazuje „tooth-chatter“ jako svíslé čáry ve frekvencích kolem 1-3 kHz (Koepl et al. 1978).



Obr. 23. Teeth chatter u *Spermophilus armatus* (převzato z Balph & Balph 1966).

6.2. Funkce hlasových projevů a chování s nimi spojené

„Chirp“

„Chirp“ je jedním z projevů, pomocí něhož sysli vyjadřují obavy z přítomnosti predátora. Z 89 zaznamenaných „chirp“ u *S. beldingii* bylo 52% reakcí na letícího predátora a pouhých 9% na pozemního. Zbylá procenta doprovázela níže zmíněné situace. Zdá se tedy, že se jedná o alarmy upozorňující na dravce. Volající jedinci většinou běží nebo se krčí. Nebylo pozorováno, že by vokalizaci doprovázeli kmitáním ocásku. Při setkání s dravcem se mnohem častěji ozývá více zvířat než jen jedno. Odpovědí ostatních na toto varování je útěk, krčení se či ukrytí v noře (Robinson 1981).

„Chirps“ jsou též doprovodem agonistického chování. V době rozmnožování je vydávají samci z významných míst ve svém teritoriu, například z blízkosti svých nor nebo vyvýšených míst. Jsou reakcí na přiblížení či útok jiného samce. Neobvyklým jevem není ani samec takto vokalizující bez zjevné příčiny. Vysvětlením může být, že toto chování je do velké míry ovlivněno kolováním hormonů v těle v období páření. Ostatní samci na ně reagují stejným voláním, přiblížením, či útekem. Samice se o ně většinou vůbec nezajímají nebo začnou být ostražitě. Po období rozmnožování se samci již tak často neozývají. Samice tímto voláním doprovázejí agresivní chování během své březosti (Balph & Balph 1966). „Soft chirp“ s harmonickými tóny jsou vokálním projevem samic, jejichž mláďata opustila svou domovskou noru. Harmonické tóny pomáhají lokalizovat zdroj zvuku a mláďata se zřejmě pomocí této vokalizace orientují (Koepl et al. 1978).

„Churr“

„Churr“ má podobný význam jako vokalizace předešlá. Sysli jej vydávají při setkání

s predátorem. *S. armatus* je většinou vydával při odhalení pozemního predátora (Balph & Balph 1966). Reakce sousedících zvířat bývají podobné jako u „*chirp*“.

Další možností užití „*churr*“ je pro sysly agonistické chování. Balph & Balph (1966) uvádějí, že jej v tomto směru užívaly pouze samice. Reagovaly tak na přiblížení nebo útok cizích zvířat a tímto způsobem se jim skutečně podařilo většinu takových pokusů odrazit.

Užití „*churr*“ tedy odpovídá „*chirp*“, rozdílem se zdá být pouze vzdálenost. Čím menší je totiž vzdálenost mezi zvířetem a jeho nezvaným hostem, tím spíše se snaží jej odrazit pomocí „*churr*“ (Balph & Balph 1966).

„Whistle“

Toto jedno dlouhé volání se zdá být užíváno pouze při setkání s predátorem a to hlavně nízko letícím a rychle se přibližujícím dravcem. „*Whistle*“ doprovázející jiné interakce mezi zvířaty byl pozorován jen velmi vzácně (Leger et al. 1984). K chování spojenému s touto vokalizací patří postoj na zadních, útek do úkrytu, či rovnou do nory, příkrčení (Owings & Virginia 1978).

„Trill“

Je to velmi běžný vokální projev. Situace, za jakých je vydáván se liší a stejně tak se společně s nimi liší i struktura „*trill*“. Slouží jako varovné volání, doprovází rozmnožování a velmi často je vydáván bez jakýchkoliv viditelných příčin. Obsahuje pouze základní informace o hrozcím nebezpečí. Z 320 pozorování u *S. beldingii* představovalo 17% reakce na pozemního predátora, 12% reakce na dravce, 3% vyvolala neškodná zvířata, 7% bylo součástí sociálního chování a 61% proběhlo bez jakýchkoliv příčin (Robinson 1980). „*Trill*“ málokdy vyvolá reakce, jakými jsou útek do úkrytu či nory a krčení (Robinson 1980).

„Chatter“ a „chat“

Jedná se o další typ varovného signálu, kterým sysli varují hlavně před pozemními predátory (Melchior 1971, Owings & Virginia 1978). U ostatních vyvolává ostražitost, postoj na zadních a úprk do svých nor. Občas nebyla pozorována žádná reakce (Owings & Virginia 1978).

„Whisper“

Tento ultrazvukový signál zřejmě slouží jako alarm s tou výhodou, že je určen jen těm, kteří jsou schopni jej slyšet. Pravděpodobnost, že ho detekuje predátor, je malá. Reakce na „*whisper*“ nejsou tak výrazné, jako třeba reakce na jiný slyšitelný varovný signál. Možná

tedy představují méně urgentní varování nebo se na ně zvířata snaží reagovat nenápadně (Wilson & Hare 2004).

„Long purr“

S. tridecemlineatus ho vydává pokud se cítí bezprostředně ohrožen (Matocha 1977).

„Purr“

Toto volání často produkují samice *S. tridecemlineatus*, jejíž mláďata jsou vyrušována (Matocha 1977).

„Squeal“

Představuje první hlasový projev mláďat a zachovává se po celý život (Matocha 1977). Mláďata se tak ozývají, pokud jsou napadena dospělými. U *S. armatus* je „squeal“ nejvíce slyšet dva týdny po tom, co se mláďata poprvé opustila svou domovskou noru a kdy dochází k jejich disperzi po okolí. Pokud při tom vstoupí na území některého dospělého jedince, jsou jím často napadena (Balph & Balph 1966). Dospělí jedinci vydávají „squeal“ při opakovaném napadení dominantním zvířetem a také pokud s nimi manipuluje člověk (Balph & Balph 1966, Fagerstone 1987).

„Squawk“

„Squawk“ má podobný význam jako „squeal“. Vyvolávají ho podobné příčiny a má téměř stejnou funkci. Ozývají se tak zvířata napadená dominantním jedincem. „Squawk“ však spíše doprovází konflikty, při nichž dochází i k fyzickému kontaktu.

„Growl“

Je to vokalizace doprovázející agonistické chování. Často předchází útoku (Balph & Balph 1966, Matocha 1977).

„Chitter“

Tento zvuk vydávala samice *S. columbianus* krátce po oddělení od svých mláďat (Koepl et al. 1978).

„Tooth-chatter“

Souvisí s agonistickým chováním. Ozývají se tak oba účastníci agresivních interakcí a honiček (Balph & Balph 1966). Také přibližující se člověk vyvolává takové reakce (Fagerstone 1987).

6.3. Varovné signály

6.3.1. Informace o typu predátora a hrozícím nebezpečí ve varovných signálech

Mnoho druhů rodu *Spermophilus* má ve svém hlasovém repertoáru alespoň dva odlišné typy alarmů. Mohou to být „churr“ a „chirp“ u *S. armatus* (Balph & Balph 1966), *S. columbianus* (Koepl et al. 1978), *S. elegans* (Koepl et al. 1978) a *S. richardsonii* (Koepl et al. 1978). „Chatter“ a „whistle“ vydávají *S. beecheyi* (Owings & Virginia 1978) a *S. undulatus* (Melchior 1971), „trill“ a „chirp“ jsou charakteristické pro *S. beldingi* (Turner 1973, Robinson 1981). Jejich užívání není náhodné, nýbrž závislé na situacích, které je vyvolávají. Krátce trvající varování jako „chirp“ a „whistle“ jsou vyvolány setkáním s létajícími predátory a naopak déle trvající „churr“, „chatter“ a „trill“ jsou vydávány při odhalení predátorů pozemních.

Tab. 2. Příčiny vyvolávající whistle a chatter-chat (převzato z Owings & Virginia 1978).

Kind of vocalizations	N	Apparent elicitors of vocalizations			
		Large mammal	Raptor	Social chase	Unknown
Whistle	107	0	64	7	36
Chatter-Chat	92	6	1	2	83

Rozdílnosti v užití takových signálů však zřejmě nespočívají přímo v rozlišování typu predátora, ale jsou spíše odrazem toho, jaké nebezpečí a bezprostřední ohrožení vokalizujícím systlům hrozí. Setkání s rychle létajícím dravcem proběhne většinou náhle a hrozící nebezpečí je velké, proto je rychlá odpověď nezbytná. Pozemního predátora si zvířata všimnou často mnohem dříve, než se dostane do jejich bezprostřední blízkosti a proto mají více času jak na varování ostatních, tak na vlastní únik do bezpečí. Situace však mohou být mnohem složitější. Ne všichni dravci představují přímou hrozbu nebo létají v bezprostřední blízkosti své kořisti. Taková setkání jsou zvířaty vyhodnocována jako ne příliš riskantní a jejich odpovědi potom může být například déle trvající „trill“. Naopak rychle běžící pes vyvolá krátký alarm jako „chirp“ nebo „whistle“.

Turner (1973) odhalil i vztah mezi užitým typem vokalizace a útekem do patřičné nory při setkání s predátorem u *S. beldingi*. Setkání s pozemním predátorem, u něhož se dá

předpokládat, že bude schopen svou kořist z nory vyhrabat, vydávali sysli především alarmy typu „*churr*“ a úkryt hledali ve většině případů v norách s dvěma vchody. Při setkání s létajícím dravcem použili patřičný typ vokalizace a skryli se v nejbližší noře bez ohledu na počet jejích vchodů.

Struktura varovných volání také vypovídá o asociaci s různě riskantními situacemi. „*Chirp*“ a „*whistle*“ jsou krátké a nepravidelně, či vůbec neopakované signály, které je zřejmě mnohem těžší lokalizovat než delší a pravidelně se opakující „*trill*“, „*chatter*“ nebo „*churr*“ (Owings & Virginia 1978, Koeppl et al. 1978). První typ signálů minimalizuje možnost, že už tak bezprostředně ohrožujícímu predátorovi pomohou svou kořist ještě lépe lokalizovat. Druhý typ naopak strhává pozornost ostatních na jedince, který jej vydává a pomáhá tak sdělovat další informace, například o směru, kterým se predátor přibližuje, pomocí vizuální komunikace. Jak moc je situace nebezpečná nemusí být samozřejmě vyjádřeno jen za pomoci možností „*trill*“ vs. „*chirp*“, ale také pomocí délky trvání varování nebo počtu a identity varujících jedinců.

S riskantností situace souvisí rychlost a směr pohybu predátora. Předpoklad, že by rod *Spermophilus*, konkrétně *S. richardsonii*, mohl informaci o směru pohybu predátora zabudovat do svých varovných volání se ale nepotvrdila (Wilson & Hare 2003).

Jedním z nejvariabilnějších typů vokalizace, co se informace o situaci týče, je „*chatter*“ u *S. beecheyi*. Tento druh rozlišuje pozemní predátory od létajících a v rámci těch pozemních je schopen rozlišit hady a savce. Byl odhalen i malý náznak v rozlišování jezevce od kojota a rysa (Owings & Leger 1980).

6.3.2. Vnitrodruhová variabilita a individualita

Variabilita ve vokalizaci nezávisí jen na vnějších podmínkách a situacích, které ji vyvolávají, ale je také ovlivněna mnoha faktory ze strany vokalizujících zvířat. Může být ovlivněna například rozdílem v pohlaví, věkem nebo individuálními rozdíly. Balph & Balph (1966) popisují rozdíly v „*chirps*“ samců a samic u *S. armatus*. „*Chirps*“ samiček jsou kratší a ve vyšší tónině než „*chirps*“ samců. Takové rozdíly mohou být vysvětleny rozdílnou velikostí samců a samic. Kromě těchto strukturálních odlišností zaznamenali také výrazný rozdíl v užívání této vokalizace. Samci se tak ozývali mnohem častěji a to především v době rozmnožování. Naproti tomu, „*churr*“, používaly v sociálních interakcích pouze samice (Balph & Balph 1966).

Podobné rozdíly byly pozorovány u *S. beecheyi*, kde byla porovnáována vokalizace mezi

samci a samicemi při setkání s pozemním predátorem nebo při vzájemných honičkách. Samci při pronásleování jiných samců vokalizovali mnohem častěji než samice (Owings & Leger 1980). Koepl et al. (1978) popisují individuální rozdíly v „chirp“ a „churr“ u čtyř druhů rodu *Spermophilus*. Variabilita existuje i v „chatter“ *S. beecheyi* (Owings & Leger 1980). Postkopulační „trill“ a „chirp“ *S. beldingi* vykazují též individuální variabilitu, což možná hraje roli v dominantním postavení samců a obhajování svých teritorií nebo v dokazování své úspěšnosti ostatním samicím, které mohou samce díky individualitě ve vokalizaci úspěšněji identifikovat (Leger et al. 1984).

Individuální rozdíly a příbuzenské podobnosti v „chirp“ u *S. beldingi* představují spolehlivý způsob v rozlišování jedinců a mohly by nám proto sloužit jako nástroj k individuálnímu sledování a pozorování zvířat a výzkumu disperze a populační dynamiky (McCowan & Hooper 2002). Samotným systémem existence individuální variability pomáhá získat více informací o hrozcím nebezpečí. Schopnost rozpoznat, jestli varovný signál vydává blízký soused nebo příbuzný je pro ně velmi užitečná (Hare 1998). Především pro mláďata, která nesmí plýtvat energií a musí věnovat co nejvíce času ke svému vykrmení, je velmi důležitá schopnost rozlišit spolehlivé varovné signály od falešných poplachů. Mláďata *S. richardsonii* jsou takového rozlišování skutečně schopna a dokáží si také takový nespolehlivý varovný signál spojit s jeho původcem (Hare & Atkins 2001).

6.3.3. Mezidruhová variabilita

O dialektech již bylo zmíněno v kapitole 4.4.3. Takovéto rozdíly ve vokalizaci společně se sociálním chováním, jež jsou důsledkem dlouhodobější izolace mohou vést ke speciaci, vzniku nových druhů. Vokalizace se může stát jedním z klíčových znaků k rozlišování druhů, vzhledem k morfologické podobnosti zástupců rodu *Spermophilus* (Nikolskii & Rumyantsev 2004).

Srovnávací studie hlasových projevů, především „chirps“ a „churrs“, pomohla potvrdit, že původní *S. richardsonii* je vlastně směsí dvou druhů, *S. richardsonii* a *S. elegans*. Alarmy obou druhů se výrazně odlišují v počtu jednotlivých signálů, v trvání signálů a v počáteční frekvenci (Koepl et al. 1978, Fagerstone 1987).

Varovné signály *S. lateralis* a *S. saturatus* jsou také spolehlivě rozlišitelné. V rámci jednoho druhu, *S. lateralis*, byla prokázána existence dialektů a geografická variabilita mezi jednotlivými poddruhy. Rozdíly mezi poddruhy jsou menší než rozdíly mezi druhy. Ke

vzniku dialektů může docházet velmi rychle a vokalizace je tedy částečně naučené chování, což je v souladu se zjištěním, že sysli jsou schopni se naučit novým signálům (Shriner 1998, 1999) a s výsledky plynucími ze studia rozvoje tohoto chování u mláďat (Mateo 1996a, 1996b).

6.3.4. Rozdíly v odpovědích na varovné signály závislé na pohlaví a věku a na období roku

Po zaregistrování signálu zvířaty většinou nastane jejich reakce. Tato reakce samozřejmě závisí na tom, jaké riziko ohrožení je prostřednictvím varovného signálu sdělováno a podle toho mohou odpovědi zvířat přecházet od rychlého úprku k bezstarostné činnosti, jakou je třeba krmení. Málokdy se stává, že by zvířata po ujištění, že jim již nic nehrozí ihned skokem přešla z ostražitě bdělosti k nějaké naprosto bezstarostné činnosti. Spíše ještě dlouho zůstávají ostražitá a míra této ostražitosti je jedním ze základních pozorovaných faktorů při sledování rozdílností v odpovědích na alarmy u různých skupin zvířat.

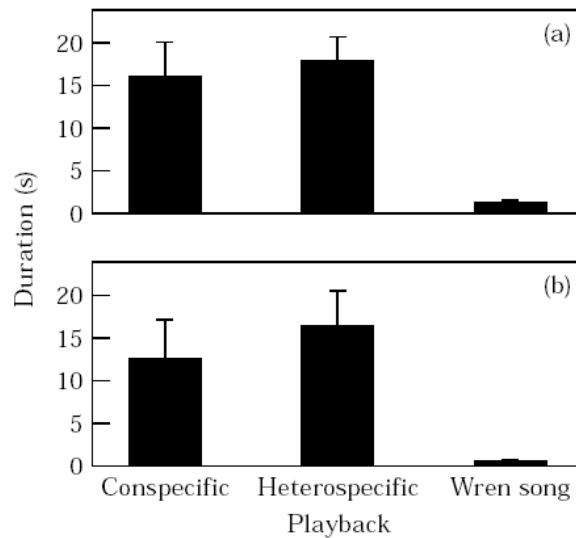
Na různé typy predátorů a varování reagují jinak samice a samci a také dospělí a mláďata. Míru, s jakou se budou zvířata signálem zabývat určuje také období roku, respektive to, jestli jsou v kolonii přítomna bezbranná mláďata. Mláďata jsou po opuštění své domovské nory snadnou kořistí pro mnoho druhů zvířat. Bývají ohrožována útoky nejen z řad jiných druhů, ale také z řad dospělých svého druhu. V práci Loughry & McDonough (1989) se nepotvrdilo očekávání, že mláďata budou při pohybu po okolí mnohem ostražitější než dospělí. Mláďata byla při krmení dokonce o něco méně pozorná než dospělí. Zřejmě využívají pozornosti ostatních, a to především své matky. Ostražitost vyvolaná varovným signálem již tak rozdílná mezi mláďaty a dospělými nebyla. V tomto případě se mláďata viditelně spoléhala sama na sebe, panáčkovala a kontrolovala okolí (Loughry & McDonough 1989). Hanson & Coss (2001) zaznamenali, že ve srovnání s dospělými mláďata reagovala mnohem urgentněji na „*chatter*“ a méně urgentně na „*whistle*“ dospělých.

Věk hraje důležitou roli i co se zdroje vokalizace týče. Dospělí reagují na varovné signály mláďat mnohem méně než na signály dospělých (Hanson & Coss 2001).

6.3.5. Heterospecifické signály

Mnoho druhů zvířat žije v těsné blízkosti jiných druhů a spousta z nich se tohoto faktu brzy naučí využívat ve svůj prospěch. Jednou z takových výhod soužití je obrana proti společným predátorům. V Kalifornii v USA vedle sebe žijí sysel *S. lateralis* a svišť *M. flaviventris*, kteří si potravně ani jiným způsobem nekonkurují. Obě skupiny jsou však

vystaveny stejným predátorům, a to především orlům (*Aquila chrysaetos*) a kojotům (*Canis latrans*). Schopnost rozeznávat varovné signály cizího druhu je proto velkou výhodou pro přežití a tyto dva druhy se tomu skutečně naučily (Shriner 1998). Je zřejmé, že v takovém chování hraje velkou roli učení, což dokazuje i chování mláďat, jež na varovná volání odpovídají jinak než dospělí (Mateo 1996a, 1996b).



Obr. 24. Délka trvání antipredačního chování u (a) *M. flaviventris* a (b) *S. lateralis* po přehrání varovného signálu svého vlastního druhu, sympatrického druhu a kontrolního zpěvu ptáka (převzato z Shriner 1998).

Při experimentu s dospělými jedinci *S. lateralis* bylo prokázáno, že jsou schopni si propojit nový signál s přítomností predátora. Sysli byli po nějakou dobu opakovaně vystavováni neznámému signálu o frekvenci 3 kHz společně s modelem káněte. Odpovědi na signál před jeho společnou prezentací s kánětem a po ní byly porovnány. Sysli na signál ze začátku vůbec neodpovídali, ale velmi rychle se naučili vnímat jej jako běžný varovný signál svého druhu a patřičně na něj reagovali (Shriner 1999).

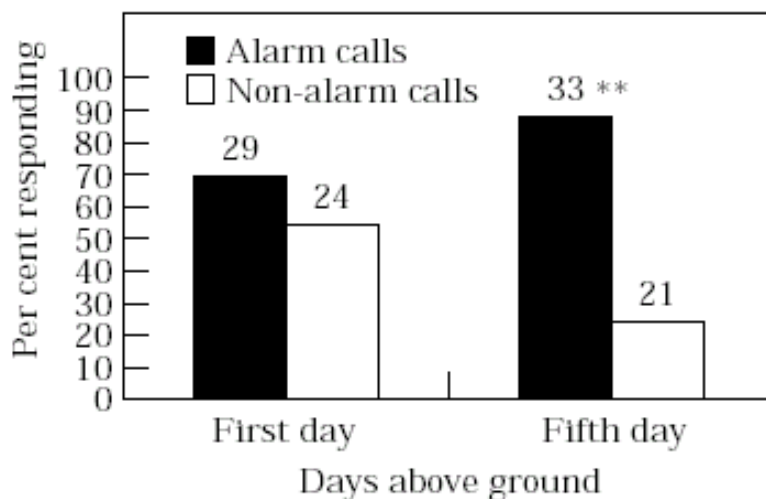
6.3.6. Vývoj reakcí na varovné signály u mláďat

Jak již bylo zmíněno v předešlých kapitolách, mláďata na varovné signály odpovídají jinak než dospělí a rozlišovat je a patřičně na ně reagovat se učí krátce po opuštění svých domovských nor. Rozvoj tohoto chování byl studován především u *S. beldingi* (Mateo 1996a, 1996b, Mateo & Holmes 1997, 1999a, 1999b).

Při srovnání volně žijících mláďat s mláďaty žijícími v chovných zařízeních v péči člověka

vyplývalo, že volně žijící mláďata jsou schopna se naučit rozpoznávat a odpovídat na signály mnohem rychleji. Reakce na varovné i jiné signály jsou u mláďat z chovných zařízení „přehnané“ a doba, po kterou zůstávají ostražitá je mnohem delší. Tento rozdíl je výrazný u reakcí na „trill“. „Whistle“ vyvolal reakce přibližně stejné u obou skupin. Rozdíl se zdá být s největší pravděpodobností způsoben odlišným způsobem života do doby před prvním opuštěním nory. Toto období se u obou skupin výrazně liší, ať již sluchovými či vizuálními podněty patřícími jejich druhu nebo majícími jiný původ (Mateo & Holmes 1999b).

Ve volné přírodě se mláďata *S. beldingi* naučila od sebe rozeznávat několik typů alarmů a vokalizaci jiného druhu během pěti dní po prvním opuštění své domovské nory, přičemž mnohem rychleji rozeznávala a odpovídala na „whistle“ než na „trill“. Reakce na varovné signály se měnily ještě během dalších čtyř týdnů, ale v období disperze již připomínaly reakce dospělých jedinců (Mateo 1996a).



Obr. 25. Počet odpovědí mláďat *S. beldingi* na varovné a nevarovné signály v prvním dni a v pěti dnech života po prvním opuštění svých domovských nor v procentech (převzato z Mateo 1996a).

V tomto směru mají na mláďata nepřímý vliv dospělí, a to především jejich matky, které jim slouží jako modely chování vlastního druhu. Nepřítomnost matky schopnost rozlišování a odpovídání na „alarm calls“ mírně zpomalí, ale jinak na něj nemá větší vliv (Mateo & Holmes 1997).

6.3.7. Vliv antropogenního hluku na strukturu varovných signálů u *S. beecheyi*

Prostředí v němž zvířata žijí formuje strukturu a podobu varovných signálů, jež vydávají (Slobodchikoff & Coast 1980). Zajímavou se proto jeví otázka vlivu antropogenního hluku na vokalizaci.

Experiment s kolonií *S. beecheyi* žijící v blízkosti dálnice, jejímž produktem byl hluk o amplitudě 82-86 dB s frekvencí kolem 4 kHz prokázal změny ve varovných signálech („*chatter*“) těchto zvířat. Frekvence prvního harmonického tónu zůstala nezměněna (2,8-5,1 kHz), ale maximální energie se posunula na druhý až třetí harmonický tón, kde se nepřekrývala s okolním hlukem (Rabin et al. 2003).

7. ZÁVĚR

V této práci jsou shrnuty základní poznatky o vokální komunikaci u veverkovitých hlodavců rodů *Cynomys* (psouni), *Marmota* (svišti) a *Spermophilus* (sysli). Práce by měla sloužit jako metodický a teoretický podklad pro studium vokalizace u našeho sysla obecného (*Spermophilus citellus*), což bude náplň mé diplomové práce.

V budoucnu bych se chtěla zabývat nahráváním vokálních projevů syslů na různých lokalitách v ČR. Mým cílem je v první řadě vypracování spektrogramů jejich hlasových projevů, především varovných signálů, a připravit tak podklady pro řešení dalších otázek týkajících se jejich vokalizace.

Sysel obecný je jedním z našich nejohroženějších druhů savců. O jeho vokalizaci není zatím nic známo. Na našem území žije již jen v malých, navzájem od sebe oddělených populacích. Některé poznatky uvedené v této práci naznačují, že takováto izolace by mohla vést k lokálním rozdílům ve struktuře varovných signálů. Toto a jistě i řada dalších otázek spojených s touto problematikou by jistě stálo za podrobnější studium.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- 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.
- Arenz, C. L. & Leger, D. W. (1997).** The antipredator vigilance of adult and juvenile thirteen-lined ground squirrels (Sciuridae: *Spermophilus tridecemlineatus*): Visual obstruction and simulated hawk attacks. *Ethology*, 103, 945-953.
- Arenz, C. L. & Leger, D. W. (1999).** Thirteen-lined ground squirrel (Sciuridae: *Spermophilus tridecemlineatus*) antipredator vigilance: Monitoring the sky for aerial predators. *Ethology*, 105, 807-816.
- Arenz, C. L. & Leger, D. W. (2000).** Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Animal Behaviour*, 59, 535-541.
- Balph, D. M. & Balph, D. F. (1966).** Sound communication of uinta ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 47, 440-450.
- Bergstrom, C. T. & Lachmann, M. (2001).** Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game. *Animal Behaviour*, 61, 535-543.
- Blumstein, D. T. (1995a).** Golden-marmot alarm calls. I. The production of situationally specific vocalizations. *Ethology*, 100, 113-125.
- Blumstein, D. T. (1995b).** Golden-marmot alarm calls. II. Asymmetrical production and perception of situationally specific vocalizations? *Ethology*, 101, 25-32.
- Blumstein, D. T. (1999a).** Alarm calling in three species of marmots. *Behaviour*, 136, 731-757.
- Blumstein, D. T. (1999b).** The evolution of functionally referential alarm communication: Multiple adaptations; multiple constraints. *Evolution of Communication*, 3:2, 135-147.
- Blumstein, D. T. & Armitage, K. B. (1997).** Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour*, 53, 143-171.
- Blumstein, D. T. & Armitage, K. B. (1998).** Why do yellow-bellied marmots call? *Animal Behaviour*, 56, 1053-1055.
- Blumstein, D. T. & Arnold, W. (1995).** Situational specificity in alpine-marmot alarm communication. *Ethology*, 100, 1-13.
- Blumstein, D. T. & Daniel, J. C. (2004).** Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*, 68, 1257-1265.

- Blumstein, D. T. & Munos, O. (2005).** Individual, age and sex-specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour*, 69, 353-361.
- Blumstein, D. T., Patton, M. L., Saltzman, W. (2005).** Faecal glucocorticoid metabolites and alarm calling in free-living yellow-bellied marmots. *Biology Letters*, DOI: 10.1098/rsbl.2005.0405.
- Blumstein, D. T., Verneyre, L., K. B. & Daniel, J. C. (2004).** Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society-Ser. B*, 271, 1851-1857.
- Brown, C. H. & Schwagmeyer, P. L. (1984).** The vocal range of alarm calls in thirteen-lined ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65, 273-288.
- Charnov, E. L. & Krebs, J. R. (1975).** The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *American Naturalist*, 109, 107-112 (ex Davis 1984).
- Davis, L. S. (1984).** Alarm calling in Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66, 152-164.
- Evans, C. S. (1997).** Referential signals. *Perspectives in Ethology*, 12, 99-143.
- Fagerstone, K. A. (1987).** Comparison of vocalizations between and within *Spermophilus elegans elegans* and *S. richardsonii*. *Journal of Mammalogy*, 68, 853-857.
- Grady, R. M. & Hoogland, J. L. (1986).** Why do male black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) give a mating call? *Animal Behaviour*, 34, 108-112.
- Hanson, M.T. & Coss, R.G. (1997).** Age differences in the response of California ground squirrels to avian and mammalian predators. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 174-184 (ex Blumstein & Daniel 2004).
- 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 wolf: reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and sociobiology*, 51, 108-112.
- Hauber, M. E. & Sherman, P. W. (1998).** Nepotism and marmot alarm calling. *Animal Behaviour*, 56, 1049-1052.
- Hoogland, J. L. (1983).** Nepotism and alarm calling in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Animal Behaviour*, 31, 472-479.
- Hoogland, J. L. (1996).** Why do Gunnison's prairie dogs give anti-predator calls? *Animal*

Behaviour, 51, 871-880.

Jacobs, G. H. & Pulliam, K. A. (1973). Vision in the prairie dog: spectral sensitivity and color vision. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 84, 240-245 (ex Slobodchikoff et al. 1991).

Koepl, J. W., Hoffman, R.S., Nadler, C. F. (1978). Pattern analysis of acoustical behavior in four species of ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 59(4), 677-696.

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. & Boal, L. M. (1979). Contextual information and differential responses to alarm whistles in California ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49, 142-155.

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

Lloyd, J. E. (1972). Vocalization in marmota monax. *Journal of Mammalogy*, 53, 214-216.

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.

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. (1996b). Early auditory experience and the ontogeny of alarm-call discrimination in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Journal of Comparative Psychology*, 110, 115-124.

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. (1999a). Plasticity of alarm-call response development in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*, Sciuridae). *Ethology*, 105, 193-206.

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.

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(3), 1157-1160.

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

Nesterova, N. L. (1996). Age-dependent alarm behaviour and response to alarm call in bobac marmots (*Marmota bobac* Müll.). In: *Biodiversity in marmots* (Ed. By M. Le Berre, R. Rmousse & L. Le Guelte), pp. 181-186. Moscow-Lyon: International Network on Marmots. (ex Blumstein & Munos 2005).

Nikolskii, A. A. (1974). Geographical variability of sound call rhythmic organization in marmots of the bobac group. *Zoologicheskii Zhurnal*, 53, 436-444.

Nikolskii, A. A. & Orlov, D. P. (1980). Specificity of calls of the long-tailed marmot (*Marmota caudata*) in the east Pamir. *Zoologicheskii Zhurnal*, 59, 892-898.

Nikolskii, A. A. & Rummyantsev, 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 specificity. *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., Hennesy, D. F., Leger, D. W. & Gladney, A. B. (1986). Different functions of „alarm“ calling for different time scales: a preliminary report on ground squirrels. *Behaviour*, 99, 101-116 (ex Blumstein et al. 2005).

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. (2004). Anthropogenic noise and its effect on animal communication: An interface between comparative psychology and conservation biology. *International Journal of Comparative Psychology*, 16, 172-192.

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

Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology*, 54, 145-173.

Shelley, E. L. & Blumstein, D. T. (2004). The evolution of vocal alarm communication in rodents. *Behavioral Ecology*, DOI: 10.1093/beheco/arh 148.

Sherman, P. W. (1985). Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators:

- nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17, 313-323.
- Shields, W. M. (1980).** Ground squirrel alarm calls: Nepotism or parental care? *The American Naturalist*, 116, 599-603.
- 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).** Antopredator responses to a previously 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 morphology of Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*, alarm calls: the meaning of chirps, whistles and chucks. *Animal Behaviour*, 70, 937-944.
- Slobodchikoff, C. N. & Coast, R. (1980).** Dialects in the alarm calls of prairie dogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7, 49-53.
- Slobodchikoff, C. N., Fischer, C., Shapiro, J. (1986).** Predator-specific alarm calls of prairie dogs. *American Zoologist*, 26, 557 (ex Slobodchikoff et al. 1991).
- 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, J. M. (1965).** The evolution of alarm calls. *American Naturalist*, 99, 59-63.
- Smith, W. J., Smith, S. L., deVilla, J. G. & Oppenheimer, E. L. (1976).** The jump-yip display of the black-tailed prairie dog *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 24, 609-621 (ex Smith et al. 1977).
- Smith, W. J., Smith, S. L., Oppenheimer, E. C. & Devilla, J. G. (1977).** Vocalizations of the black-tailed prairie dog, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 25, 152-164.
- Taulman, J. F. (1977).** Vocalizations of the hoary marmot, *Marmota caligata*. *Journal of Mammalogy*, 58, 681-683.
- Turner, L. W. (1973).** Vocal and escape responses of *Spermophilus beldingi* to predators. *Journal of Mammalogy*, 54, 990-993.
- Volodin, I. A. (2005).** Individuality of alarm calls in the spotted suslik (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae). *Zoologicheskii Zhurnal*, 84, 228-235.
- Waring, G. H. (1966).** Sounds and communications of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Animal Behaviour*, 14, 177-183.
- 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. (2003). Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) do not communicate predator movements via changes in call rate. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 2026-2031.

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