čeledi babočkovití – *Nymphalidae*). Ale žijí zde i druhy s touto skupinou nesouvisející.

Nejvyšší vrstvu lesa (14–70 m a více) obývají motýli hlavně černo-modrého komplexu, případně druhy černo-bílo-modré, tmavě zbarvení otakárci (*Papilionidae*) nebo žlutí bělásci (*Pieridae*).

Výzkumníci pracující v terénu se nejednou nemohou shodnout na výsledcích svých pozorování. Je pochopitelné, že nejlépe jsou prozkoumány vrstvy nízké a přístupnější. Až poměrně donedávna byl pohled na výškovou strukturu deštného lesa možný převážně zespodu. Teprve když začali badatelé budovat nákladné konstrukce – pozorovací věže čnějící až nad koruny stromů, nebo používat velké sítě zavěšené v korunách na válcovitých balónech a pomocí nich pracovat s různými typy pastí a lapačů – pohled z ptačí perspektivy mnohdy korigoval dosavadní vědecké poznatky a předpoklady. V případě výškové stratifikace hmyzu můžeme např. citovat z práce o motýlech tropického lesa na ostrově Barro Colorado v Panamě (Burd 1994): „Zkoumal jsem, do jaké míry odpovídá různé zbarvení křídel motýlů jejich vyhledávané výšce létání v nížinném tropickém lese. Bylo pozorováno 8 barevných skupin, z nichž některé představují domnělé aposematické modely a mimetiky (napodobovatele), zatímco jiné obsahovaly neaposematické druhy. Pozorování probíhalo na zemi lesa a také z věže sahající až nad vrchol korunového patra. Dvě skupiny (žlutí běláskovití a otakárkovití a oranžoví *Heliconiini*) byli nejčastěji viděni v korunovém patře nebo nad ním, jiné druhy většinou v korunovém patře nebo pod ním. To naznačuje, že mezi některými skupinami existují průkazné rozdíly, ale stratifikace (rozvrstvení) se nevyskytuje mezi všemi skupinami. Zejména rozmístění letu některých komplexů mimikry se podstatně překrývá. Světelné poměry různých pater lesa jsou proměnlivé a úloze, kterou má zbarvení motýlích křídel při signalizaci nebo vyhýbání se predaci, rozumíme jen málo. Nicméně všeobecný nedostatek jemné stratifikace barevných skupin naznačuje, že letové preference nesouvisejí s barvou křídel a vzory jsou zejména kryptické proti podkladu jednotlivých vrstev pralesa.“

Fotografická příloha tohoto článku ukazuje příklady motýlů považovaných za typické příslušníky mimetických komplexů výškových pater deštného lesa tropické Ameriky. Jak bylo možné pořídit fotografie druhů z horních pater bez výškové konstrukce? Pokud se strom-gigant vyvrátí z kořenů, strhne svým pádem část okolní vegetace a vytvoří dočasnou osluněnou mýtinu, na niž se slétají motýli všech výškových stupňů – hlavně za zdroji potravy (květní nektar a kvasící plody, ale i dusíkaté látky, minerály a vitamíny např. z exkrementů) i půdní vlhkosti.

Irena Schneiderová

Akustické varovné signály syslů I. Úvod, význam, vnitrodruhová a mezidruhová variabilita

Vydávání zvukových (akustických) varovných signálů v přítomnosti predátora bylo popsáno u mnoha zástupců téměř z 20 čeledí hlodavců (*Rodentia*), přičemž nejčastěji se s ním setkáme u denních a sociálních druhů. Kromě bubnování zadními končetinami poplašně vokalizuje např. pískomil velký (*Rhombomys opimus*) z pouští a polopouští Střední Asie a Íránu, nebo jihoafrická myš hvízdavá (*Parotomys brantsii*), která kvůli tomuto zajímavému prvku chování získala své české druhové jméno. Nejhojnější je však vydávání varovných signálů u veverkovitých hlodavců (*Sciuridae*), především u těch pozemních, kam řadíme psouny (*Cynomys*), sviště (*Marmota*), několik rodů severoamerických syslů (*Ammospermophilus*, *Notocitellus*, *Otospermophilus*, *Callospermophilus*, *Ictidomys*, *Poliocitellus*, *Xerospermophilus* a *Urocitellus*) a eurasijské sysly (*Spermophilus*). Pozemní veverkovití hlodavci představují poměrně velkou skupinu, jejíž zástupci se do značné míry liší velikostí, zbarvením, nároky na prostředí i stupněm sociality. Společný výskyt tak nápadného behaviorálního znaku, jakým je vydávání akustických varovných signálů, proto nabízí jedinečnou možnost sledovat vliv nejrůznějších faktorů na jeho konečnou podobu.

Proč vlastně tito hlodavci vydávají varovné zvuky?

Existenci některých varovných signálů lze vysvětlit pomocí příbuzenské selekce – jinými slovy, vydáváním signálů upozorňují své potomky a příbuzné na hrozící nebezpečí, a tím zvyšují jejich šanci na přežití. V souladu s předchozím bylo zjištěno, že samice některých druhů syslů vydávají v přítomnosti pozemních predátorů varovné signály častěji než samci. Více je rovněž používají samice, které vychovávají potomky, než samice bez mláďat. Rozdílná ochota samců a samic vydávat tyto zvuky souvisí se sociálním uspořádáním druhu. S častějším výskytem varovných signálů u samic se můžeme setkat především u druhů, jejichž samice v dospělosti zůstávají poblíž míst, kde se narodily, zatímco mladí samci během dospívání odcházejí na vzdálenější území. U těchto syslů také samci v době rozmnožování své území neobhajují. Naproti tomu u druhů, kde samci během období rozmnožování obhajují teritoria a zdržují se na nich i po narození mláďat, vydávají samci varovné signály stejně často, ne-li ochotněji než samice.

Problém pochopení adaptivního významu varovných signálů syslů poněkud komplikuje fakt, že severoameričtí zástupci mohou mít ve svém hlasovém repertoáru dva odlišné typy varovných zvuků, přičemž jeden (zpravidla víceslabičný) se uplatňuje v případě setkání s pozemním predátorem, zatímco druhý (obvykle jednoslabičný) při setkání s dravým ptákem. Experimenty se cvičeným dravcem ukázaly, že signál sysla Beldingova (*Urocitellus beldingi*) vydávaný během setkání s dravcem zvýhodňuje své původce především tím, že zvyšuje jejich vlastní šance uniknout do bezpečí (Sherman 1985). Zdá se tedy, že různé typy varovných zvuků mohou mít pro sysly jiný adaptivní význam a že se na jejich vývoji mohly podílet odlišné selekční procesy.

Jaké informace mohou být ve varovných signálech syslů obsaženy?

Jak bylo zmíněno výše, severoameričtí syslové se ozývají dvěma typy varovných signálů. Nicméně se zdá, že tyto strukturálně odlišné zvuky pravděpodobně nevydávají přímo v závislosti na typu predátora, nýbrž spíše vyjadřují míru rizika, které setkání s predátorem obnáší. Pokud se např. sysel veveří (*Otospermophilus beecheyi*) náhle ocitne v těsné blízkosti pozemního predátora, vydá stejný varovný signál, který většinou používá při setkání s dravcem. Naopak, zaregistruje-li v dálce letícího dravce, vydá signál zaměřený pro setkání s pozemním predátorem (např. Leger a kol. 1980). Informace o míře hrozícího nebezpečí může být zakódována i v rámci jediného typu varovného signálu. Důležitou roli zde hrají především časové parametry, např. čím blíže pozemnímu predátorovi se varující jedinci sysla Richardsonova (*U. richardsonii*) nacházejí, tím rychleji po sobě vydávají jednotlivé slabiky svých víceslabičných varovných signálů (Warkentin a kol. 2001, viz obr. 5 na str. 196).









1 Vydáváním akustických varovných signálů upozorňují syslové (zde sysel obecný – *Spermophilus citellus*) své potomky a další příbuzné jedince v kolonii na hrozící nebezpečí. Po zaslechnutí varovného zvuku reagují tato zvířata často zvýšenou ostražitostí, panáčkují a rozhlížejí se po okolí. Albeř (2008). Foto J. Matějů

2 Syslové vydávají varovné signály ochotně i v přítomnosti lidí. Proto je můžeme poměrně efektivně nahrávat od jedinců chycených do živolovných pastí. Nahrávané sysly lze poté jednoduše identifikovat, určit jejich pohlaví a přibližný věk. Na obr. sysel žlutý (*S. fulvus*), z hlediska problematiky varovných signálů jeden z dobře prozkoumaných eurasijských druhů. Foto E. Volodina

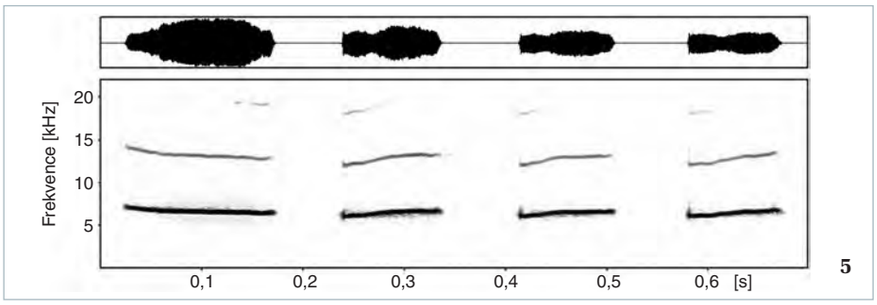
3 Sysel perličkový (*S. suslicus*) patří k eurasijským zástupcům s nejlépe prozkoumanými varovnými signály. V poměrně jednoduché struktuře jeho signálu, tvořeného jediným tonálním hvizdem s téměř konstantní základní frekvencí kolem 9 kHz, byla zjištěna značná vnitrodruhová variabilita. U mláďat se např. vyznačují kratší délkou trvání než u dospělců. Varovné signály různých dospělých jedinců lze zase poměrně dobře rozlišit na základě frekvenčních parametrů. Foto I. Volodin

4 Eurasijští syslové (rod *Spermophilus*) jsou vázáni na otevřené biotopy s krátkou vegetací, zastiženi mohou být především ve stepích, tundře nebo polopouštích. U nás žijící sysel obecný našel alternativní řešení – s oblibou vyhledává např. letiště nebo golfová hřiště. I zde má při panáčkování v udržované krátké vegetaci dokonalý přehled o svém okolí a případném ohrožení. Na obr. přirozená lokalita sysla obecného v Maďarsku. Foto I. Schneiderová

Kromě zprávy o míře hrozícího nebezpečí mohou varovné signály syslů obsahovat také informace o jedincích, kteří je vydávají. Práce porovnávající potenciál kódovat pohlaví, věk a identitu jedinců ve struktuře varovných signálů tří druhů pozemních veverkovitých hlodavců – sysla perličkového (*Spermophilus suslicus*, obr. 3), sysla žlutého (*S. fulvus*, obr. 2) a sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*), ukázala, že velmi slabě je u všech tří druhů zabudována informace o pohlaví, poněkud silněji o věku a nejsilněji o identitě jedinců (Matrosova a kol. 2011). Velké individuální rozdíly ve struktuře varovných signálů byly nalezeny i u řady dalších druhů. U sysla Richardsonova bylo navíc prokázáno pomocí playbackových experimentů, během nichž se zvířatům přehrávaly varovné signály různých jedinců, že jsou schopni individuálně rozdílné zvuky rozpoznat (Hare 1998).

K čemu je schopnost rozpoznat varovné signály různých jedinců syslům dobrá?

Dosud byly navrženy tři hypotézy snažící se vysvětlit přítomnost výrazných individuálních rozdílů ve struktuře varovných signálů těchto hlodavců. Všechny vycházejí z předpokladu, že reagovat na zvuky, které neznamenají bezprostřední ohrožení, je velkou ztrátou času, který by se mohl věnovat důležitějším aktivitám, jako např. příjmu potravy. Většina druhů syslů



5



6

5 Víceslabičný varovný hlas severoamerického sysla Richardsonova (*Urocitellus richardsonii*), vydávaný především při setkání s pozemními predátory, informuje ostatní jedince v kolonii také o vzdálenosti, kde se predátor nachází. Čím je potenciální nebezpečí blíže, tím rychleji po sobě jsou jednotlivé slabiky vydávány. Na obr. spektrogram zobrazující frekvenční spektrum v určitém čase (dole) a oscilogram ukazující amplitudu ve stejném čase (nahoře) varovného hlasu jedince chovaného v zoologické zahradě v Plzni. Orig. I. Schneiderová

6 Syslové žijí v početných koloniích, jsou aktivní přes den a dosahují dostatečné velikosti, aby mohli být poměrně dobře pozorováni. Magnetofony postupně nahrazují digitální kvalitní rekordéry, ze kterých je přenesení nahrávek do počítače otázkou několika minut. Akustické varovné signály syslů se proto staly předmětem mnoha rozličných studií. Foto V. Matrosova

v zimě hibernuje a vytvoření dostatečných tukových zásob před zahájením hibernace (zimního spánku) je důležitou podmínkou pro zdárné přežití.

První hypotéza předpokládá, že někteří jedinci, např. nezkušená mláďata nebo zvířata, která se snadněji rozruší, často vydávají varovné signály i v případě, že nehrozí žádné reálné nebezpečí. Rozdíly mezi jednotlivci tedy umožňují ostatním jedincům v kolonii falešné varovné signály ignorovat (např. Blumstein a kol. 2004). Nicméně tato hypotéza zároveň vychází z předpokladu, že individuální rozdíly ve varovných signálech zůstávají stabilní v čase. Jak bylo zjištěno, tento předpoklad však není splněn minimálně u dvou druhů eurasijských syslů – sysla perličkového a s. žlutého. Dlouhodobý výzkum ukázal, že u obou se struktura varovných signálů dospělých jedinců výrazně změní již po dvou týdnech (Matrosova a kol. 2009, 2010).

Proto byla navržena druhá hypotéza, která předpokládá, že větší počet současně varujících jedinců představuje vyšší hrozbu, než když varuje pouze jedno zvíře. Na základě individuálních rozdílů v signálech jsou tedy ostatní členové v kolonii schopni odhadnout počet varujících jedinců. Taková schopnost byla prokázána u sysla Richardsonova, který patří z hlediska problematiky varovných signálů k nejlépe prozkoumaným druhům syslů vůbec. Jedna nedávná studie ukázala, že je schopen lokalizovat varovné signály různých jedinců a díky tomu vyhodnotit, jakým směrem se v kolonii pohybuje potenciální nebezpečí. Když byly sledovaným syslům přehrávány varovné signály vydávané v přítomnosti dravce a získané od tří různých jedinců, ze tří různě vzdálených reproduktorů tak, jako by dravec přilétal směrem k nim, reagovala zvířata vyšší ostražitostí, než když byly zvuky přehrávány, jako by dravec letěl směrem od nich (Thompson a Hare 2010). Poslední navrhovaná hypotéza tedy předpokládá, že syslové jsou na základě individuálních rozdílů ve svých varovných signálech schopni zjistit směr, kterým se pohybuje potenciální nebezpečí.

Ultrazvukové varovné signály

U sysla Richardsonova byla také jako u prvního prokázána schopnost vydávat ultrazvukové varovné signály. Zoology, kteří se dlouhodobě zabývají problematikou hlasové komunikace u tohoto druhu, na existenci ultrazvukového signálu upozornilo podivné chování některých sledovaných jedinců. Ačkoli zjevné pohyby těla způsobené prudkými výdechy a otevírání tlamy naznačovaly, že tito syslové vydávají varovný signál, vědci mohli zaznamenat jen podivný sípavý zvuk. Teprve později pomocí rekordéru vhodného k zachycení ultrazvukových frekvencí odhalili, že někteří jedinci vydávají kromě varovného zvuku slyšitelného člověkem i vysokofrekvenční signál kolem 50 kHz. Zjistili také, že tento varovný signál vydávají především při setkání s predátory, kteří se pohybují ve větší vzdálenosti. Playbackové experimenty dále ukázaly, že mláďata po přehrání tohoto signálu reagují zvýšenou ostražitostí. Ultrazvukový varovný signál, který má oproti slyšitelnému kratší dosah, by se tedy mohl uplatňovat především v době, kdy se kolem matek pohybují mláďata začínající opouštět mateřskou noru (Wilson a Hare 2004, 2006).

Druhová proměnlivost ve varovných signálech

Pozemní veverkovití hlodavci představují poměrně variabilní skupinu, která v minulosti prošla hned několika systematickými revizemi. Jedna z posledních ukázala, že syslové jsou morfologicky, ekologicky a etologicky natolik různorodou skupinou (*Spermophilus* v širším pojetí), že by si zasloužili rozdělení na 8 různých rodů (Helgen a kol. 2009). Až na dvě výjimky – sysla dlouhoocasého (*Urocitellus undulatus*) a sysla Parryova (*U. parryii*) – kteří se v minulosti rozšířili ze Severní Ameriky do Eurasie, náležejí všichni eurasijští sysli k jedinému rodu (*Spermophilus*). Rozšíření ostatních rodů (*Notocitellus*, *Otospermophilus*, *Callospermophilus*, *Ictidomys*, *Poliocitellus*, *Xerospermophilus* a *Urocitellus*) se až na zmíněné dva druhy omezuje na Severní Ameriku.

Akustická struktura varovných signálů mnoha pozemních veverkovitých hlodavců, včetně syslů, bývá také často výrazně druhově specifická. Tyto mezidruhové rozdíly mohou vznikat působením různých faktorů, mezi které lze řadit např. velikost těla nebo jiný typ obývaného prostředí. U jiných veverkovitých hlodavců (čipmanků rodu *Neotamias*) bylo zjištěno, že populace vyskytující se na hranici rozšíření s jiným druhem mají varovné signály méně variabilní a více odlišné od sousedícího druhu než populace žijící blíže k centru svého areálu (Gannon a Lawlor 1989). Nabízí se vysvětlení, že sympatrické druhy obývající stejné území mohou být kořistí rozdílných predátorů. Proto by pro ně mohlo být značně nevýhodné, pokud by reagovaly na varování svých sousedů. Nicméně dosud nebyla publikována žádná studie, která by tuto domněnku potvrdila. V neposlední řadě se na formování mezidruhových rozdílů u varovných signálů izolovaných populací hlodavců mohou podílet náhodné evoluční procesy, jaké představuje např. genetický drift (Wilkins a kol. 2013). Vzhledem k velké morfologické podobnosti některých druhů syslů se proto druhově specifické varovné signály v minulosti již uplatnily a v budoucnu ještě mohou uplatnit jako vhodný znak pro určování druhů nebo poddruhů a do jisté míry k řešení některých taxonomických a systematických otázek.

Ačkoli se na první pohled může zdát, že varovné signály syslů jsou poměrně důkladně prozkoumány, je třeba mít na paměti, že většina uvedených informací byla získána studiem převážně severoamerických druhů. S výjimkou sysla perličkového a sysla žlutého máme o varovných signálech eurasijských druhů velmi málo podrobných znalostí. K takovým patřil až donedávna také sysel obecný (*Spermophilus citellus*, obr. 1), kriticky ohrožený hlodavec rozšířený na našem území. V r. 2006 jsem proto v České republice zahájila výzkum zaměřený na problematiku varovných signálů tohoto a dvou jeho blízce příbuzných druhů – sysla taurského (*S. taurensis*) a sysla anatolského (*S. xanthoprymnus*). Získané výsledky si přiblížíme v příštím dílu článku.

Článek vznikl s podporou projektů MŠMT (0021620828) a MŽP (SP/2d4/61/08).

Seznam použité a doporučené literatury najdete na webové stránce Živy.