

**Funkcje „cichego śpiewu” w agresywnych interakcjach między
samcami ortolana (*Emberiza hortulana*)**

Aleksandra Jakubowska

Rozprawa Doktorska

Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza
2017, Poznań

Rozprawa doktorska została wykonana
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej
© ZEB 2017



Praca powstała w wyniku realizacji projektu
badawczego nr 2013/09/B/NZ8/03275
(Opus-5) finansowanego ze środków
Narodowego Centrum Nauki



Promotor:

prof. dr hab. Tomasz Stanisław Osiejuk

*Zakład Ekologii Behawioralnej, Instytut Biologii Środowiska, Wydział Biologii,
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu*

Recenzenci:

dr hab. Marta Borowiec, prof. nadzw. UW

*Zakład Ekologii Ptaków, Instytut Zoologiczny, Wydział Nauk Biologicznych,
Uniwersytet Wrocławski*

dr hab. Artur Gołowski, prof. nadzw. UPH

*Katedra Zoologii, Wydział Przyrodniczy, Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w
Siedlcach*

Spis treści

Streszczenie.....	1
Abstract	4
Wstęp ogólny.....	7
Komunikacja zwierząt.....	7
Wokalizacje ptaków	8
Ciche sygnały – występowanie i funkcje	10
Paradoks używania cichych śpiewów w kontekście agresywnym.....	11
Przegląd dotychczasowych hipotez na temat roli cichych śpiewów w kontekście agresywnym i kosztów wynikających z ich produkcji.....	13
Obiekt badań	18
Teren badań.....	21
Cele rozprawy	21
Rozdział I: Znaczenie cichego śpiewu u ortolana w unikaniu wykrycia przez drapieżnika	24
Wstęp.....	25
Metody	28
<i>Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentów E1 i E2</i>	28
<i>Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana</i>	28
<i>Próbki dźwiękowe głosów pustułki wykorzystanych w eksperymentcie E1</i>	29
<i>Próbki dźwiękowe głosów alarmowych ortolana i kontrolnych głosów zięby w eksperymencie E2</i>	30
<i>Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E1</i>	32
<i>Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E2.....</i>	33
<i>Procedury przeprowadzania eksperymentów</i>	33
<i>Eksperyment E1</i>	33

<i>Eksperyment E2</i>	35
<i>Procedury pomiaru amplitudy śpiewu ortolana</i>	36
<i>Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentów</i>	37
<i>Analiza statystyczna</i>	37
Wyniki.....	39
<i>Ogólna odpowiedź na playback</i>	39
<i>Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów</i>	42
Dyskusja.....	44
Rozdział II: Znaczenie cichego śpiewu u ortolana jako agresywnego sygnału eskalacji konfliktu	50
Wstęp.....	51
Metody	55
<i>Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentów E3 i E4</i>	55
<i>Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana</i>	55
<i>Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E3 i E4</i>	56
<i>Procedury przeprowadzania eksperymentów</i>	57
<i>Eksperyment E3</i>	57
<i>Eksperyment E4</i>	58
<i>Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentów</i>	60
<i>Analiza statystyczna</i>	61
Wyniki.....	62
<i>Eksperyment E3</i>	62
<i>Ogólna odpowiedź na playback</i>	62
<i>Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów</i>	65
<i>Eksperyment E4</i>	66
<i>Ogólna odpowiedź na playback</i>	66
<i>Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów</i>	72

Dyskusja.....	73
Rozdział III: Znaczenie cichego śpiewu u ortolana jako narzędzia do lokalizowania rywala.	78
Wstęp.....	79
Metody	82
<i>Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentu E5</i>	<i>82</i>
<i>Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana</i>	<i>82</i>
<i>Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E5.....</i>	<i>83</i>
<i>Procedury przeprowadzania eksperymentu E5</i>	<i>83</i>
<i>Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentu</i>	<i>84</i>
<i>Analiza statystyczna</i>	<i>85</i>
Wyniki.....	86
<i>Ogólna odpowiedź na playback.....</i>	<i>86</i>
<i>Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów.....</i>	<i>89</i>
Dyskusja.....	91
Podsumowanie	99
Podziękowania	101
Literatura	102

STRESZCZENIE

Ciche sygnały są wydawane przez zwierzęta z bardzo różnych taksonów. Pomimo powszechności ich znaczenie w strategiach komunikacji jest jednak wciąż niedostatecznie poznane. Po części stan ten wynika właśnie z powodu ich niskiej amplitudy, która utrudnia ich rejestrację w warunkach naturalnych. Dotychczasowe badania na temat cichych wokalizacji wskazują na to, że sygnały te pełnią m. in. funkcje w krótkodystansowych interakcjach między samcem a samicą oraz w agonistycznych interakcjach między rywalami. Ten drugi z kontekstów występowania cichych wokalizacji jest dość zaskakujący, ponieważ, zgodnie z teorią komunikacji i wynikami wielu dotychczasowych badań, podczas agresywnych interakcji samce o lepszej jakości powinny, i rzeczywiście najczęściej śpiewają głośno. Głośne wokalizacje są bardziej kosztowne energetycznie od cichych, przez co bezpośrednio wskazują na dobrą jakość bądź wyższą motywację nadawcy sygnału. Im jakość samca wyższa, tym prawdopodobieństwo wygrania w agresywnej interakcji większe. Jednakże w pewnych przypadkach to właśnie ciche wokalizacje okazują się być wiarygodnym wskaźnikiem i najlepszym predyktorem motywacji samca do ataku. To paradoksalne zachowanie przyciągnęło ostatnio uwagę wielu badaczy i trwa intensywna dyskusja na temat funkcji i kosztów związanych z produkcją cichych sygnałów. Mimo zwiększającej się liczby publikacji na ten temat, sygnały takie były badane wciąż u niewielkiej liczby gatunków, w przypadku ptaków większość badań dotyczy zaledwie trzech gatunków.

Celem moich badań było sprawdzenie czy i jaką rolę pełnią ciche śpiewy w agonistycznych interakcjach między terytorialnymi samcami ortolana (*Emberiza hortulana*), u którego takie sygnały były obserwowane podczas eksperymentów i naturalnych interakcji. W szczególności zamierzałam przetestować wszystkie zaprezentowane do tej pory w literaturze hipotezy pretendujące do wyjaśnienia fenomenu cichego śpiewu. Istotne jest, by zrozumieć, że hipotezy te nie zawsze wykluczają się wzajemnie. Często dotyczą bowiem różnych aspektów tego zjawiska, jedne odnoszą się do funkcji, inne do kosztów czy wreszcie do mechanizmów powstawania. W literaturze naukowej pojawiły się dotychczas następujące próby wyjaśnienia zjawiska cichych śpiewów w kontekście agresywnym:

- 1) *Eavesdropping avoidance hypothesis* (H1) mówiąca o tym, że ciche śpiewy służą uniknięciu podsłuchania nadawcy sygnału przez drapieżniki bądź rywali, z którymi nie chcą się angażować w konflikt;

- 2) *Vulnerability handicap hypothesis* (H2) sugerująca, że koszty cichych sygnałów wynikają ze wzrostu prawdopodobieństwa odniesienia rany w rezultacie bezpośredniej reakcji odbiorcy (który musi być blisko jeśli słyszy cichy sygnał); koszty generowane są tu poprzez zmienne prawdopodobieństwo uszkodzenia ciała (czy wręcz śmierci) w wyniku nadania sygnału;
- 3) *Receiver-retaliation rule hypothesis* (H3) wskazująca na koszty związane z odwetową reakcją odbiorcy na sygnał, gdzie koszty wynikają ze zróżnicowanego prawdopodobieństwa ataku odbiorcy w odpowiedzi na sygnał;
- 4) *Competing functions cost hypothesis* (H4) sugerująca, że zmiany w sygnale wynikające z maksymalizowania skuteczności jakiejś jego funkcji powodują spadek funkcjonalności innej cechy, stąd kosztem obniżonej amplitudy może być np. zmniejszenie aktywnego zasięgu;
- 5) *Readiness hypothesis* (H5), zgodnie z którą amplituda cichych śpiewów jest jedynie efektem ubocznym przygotowywania się osobnika do ataku.

W ramach rozprawy doktorskiej przeprowadziłam w sumie pięć eksperymentów, w których testowałam wymienione hipotezy. Część z nich (H4 i H5) została przetestowana jedynie pośrednio i została odrzucona ze względu na wyniki otrzymane podczas wcześniejszych eksperymentów. Uzyskane wyniki doprowadziły do sformułowania przeze mnie nowej hipotezy (akustycznego lokalizowania rywala), którą sprawdziłam w ostatnim eksperymencie.

Podczas pierwszego eksperymentu prezentowałam wypchanego drapieżnika (pustułkę *Falco tinnunculus*) oraz odtwarzałam jego głosy i sprawdzałam wpływ tej prezentacji na następującą później symulowaną interakcję z rywalem. Z kolei podczas eksperymentu drugiego odtwarzałam głosy alarmowe ortolana w celu symulacji zagrożenia drapieżnikiem. Wyniki obu eksperymentów nie wykazały, by ciche śpiewy wykorzystywane były przez samce ortolana do uniknięcia podsłuchania przez drapieżnika. Sygnały te występowały niezależnie od obecności bądź braku drapieżnika i zawsze razem ze śpiewem głośnym. Jednak ze względu na to, że pojawiały się podczas symulowanych agresywnych interakcji, założyłam, że pełnią one jakąś funkcję w komunikacji z rywalem. Dwa kolejne eksperymenty miały na celu przetestowanie, czy, jak podaje literatura, funkcja ta związana jest z eskalacją konfliktu oraz, czy wiarygodność tego sygnału jest stabilizowana kosztami wynikającymi z reakcji odbiorcy sygnału. Otrzymane wyniki wykazały, że ciche śpiewy nie są związane z poziomem agresji czy motywacji do ataku i są u ortolana mniej agresywnym sygnałem niż

śpiew głośny. Ze względu na to, że pojawiały się one przede wszystkim pod koniec symulowanej interakcji z rywalem oraz w momencie, gdy symulowany intruz przestawał śpiewać (był trudniejszy do zlokalizowania), zaproponowałam nową hipotezę wyjaśniającą funkcjonalność cichych wokalizacji. Zgodnie z nią ciche śpiewy, ze względu na ograniczony zasięg, służą do wykrycia lokalizacji rywala, który wtargnął w terytorium. Mechanizm ich działania polegałby na wymuszeniu odpowiedzi na sygnał skierowany wyłącznie do konkretnego rywala poprzez ograniczenie aktywnego zasięgu sygnału. Wyniki ostatniego eksperymentu potwierdziły takie wyjaśnienie. Podczas doświadczenia z symulacją przemieszczającego się (trudnego do zlokalizowania) rywala, ptaki produkowały istotnie więcej cichych śpiewów w porównaniu z kontrolą, gdzie symulacja śpiewu rywala odbywała się z jednego miejsca. Zgodnie z przewidywaniami, między zabiegiem i kontrolą nie stwierdzono różnic w ogólnej sile odpowiedzi na playback. Zdecydowanie większa liczba cichych śpiewów w ostatnim eksperymencie w porównaniu z poprzednimi potwierdza, że na produkcję cichego śpiewu u ortolana ma wpływ przede wszystkim to, czy lokalizacja rywala jest znana, czy nie.

ABSTRACT

Animals from different taxa produce so called soft signals characterized by lowered amplitude in comparison to typical broadcast songs or calls used for mate attraction or rival deterrence. Despite such signals seem to be common, they remain poorly known due to difficulties in recording them in natural condition. Earlier studies on soft signals revealed that they are important, among others, in close range interactions between male and female and in agonistic interactions between rivals. The second context is quite unexpected as acoustic soft signals are less costly in terms of energy expenditure. According to signalling theory and results of many studies, high quality males should and do sing loudly during aggressive interactions with rivals. However, in some bird species soft signals were found to be the best and reliable predictor of physical attack of the sender. Recently this phenomenon attracted attention of many researchers and led to intensive debate on functions and costs maintaining reliability of soft signals. Nonetheless, until now studies on this issue concerned only a few species (mostly three species in birds) and we are far from generalization of these findings.

The aim of my study was to test if soft songs play any role during agonistic interactions between territorial males of the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*). Soft songs were earlier observed in this species during playback experiments and natural territorial conflicts, but never were studied in details. My original research plan was designed to test all earlier suggested hypotheses trying to explain the soft song phenomenon. It is important to mention that at least some of those hypotheses are not mutually exclusive because they were formulated from different perspectives (e.g. function, mechanism, cost). Below I briefly present each of them:

1. *Eavesdropping avoidance hypothesis* (H1) assumes that soft songs are produced to avoid eavesdropping of the signal by predators or conspecifics.
2. *Vulnerability handicap hypothesis* (H2) assumes that soft song costs are related to the higher risk of injury for sender signalling softly close to receiver.
3. *Receiver-retaliation rule hypothesis* (H3) assumes that cost of singing softly results from increased probability of retaliation of signal receiver. Consequently, cheaters signalling higher aggressiveness would pay high retaliation cost from truly stronger receiver.

4. *Competing cost hypothesis* (H4) suggests that cost of soft signals may be a result of difficulties in maintaining efficacy of all signal functions at the same time. Thus the decrease of signal amplitude could be good for avoiding conflict with distant males while less efficient for attracting females.
5. *Readiness to fight hypothesis* (H5) assumes that the low amplitude of soft songs is only a by-product of sender's preparation to fight.

I have conducted five experiments in which I verified all the mentioned hypotheses. In the experiment E1, the presence of predator was simulated by presenting taxi-dermic common kestrel (*Falco tinnunculus*) and playback of its calls. After predator presentation, I simulated intrusion of rival male into subject bird territory. In control, I only simulated intrusion, without predator presentation. Ortolan bunting males did use soft calls, but rarely and clearly not as a result of predator presentation. Hence, I did not find any support for the H1 hypothesis. In the second experiment, I simulated the presence of predator by playback of conspecific alarm calls before simulated intrusion into focal male territory. In control, I used (neutral) contact calls of the common chaffinch (*Fringilla coelebs*). The experiment E2 did not confirm the H1 hypothesis, too. Results of both experiments show that males of the ortolan bunting did not use soft songs as a strategy to avoid eavesdropping by predators. However, in both experiments birds sang soft songs during agonistic interaction with simulated rivals, which means that soft songs are used in aggressive context in the ortolan bunting. The main question addressed in the next two experiments (E3-E4) was if soft songs are signal of increased aggressive motivation in the study species. In practice they were design to verify predictions of H2-H4 hypotheses. In these experiments, I simulated rival intrusion into focal male territory with playback of loud and soft songs. Firstly, I tested if males who were attracted to short distance to the loudspeaker respond stronger or weaker to songs of different amplitude. Secondly, I simulated a potential increase of aggressiveness by switch from loud to soft songs playback. I found that males responded stronger to loud than to soft songs, and I found no support that switch from loud to soft singing indicates conflict escalation. However, I again observed that focal males used soft songs in their response, especially during playback and just after it was stopped. The conclusions are that soft songs occur in the study species during interactions with rivals, but do not elicit stronger response of signal receiver. Results of these experiment did not support the H2 and the H3 hypotheses. During these experiments I also monitored the number of interactions between focal males and their neighbours and behaviour during soft song production. I found no clear pattern of soft song used supporting H4 hypothesis. The video recordings during these experiments did

not indicate also that softly singing males were directly preparing to fight (lack of support for the H5 hypothesis). The results obtained revealed that soft songs occur in a specific context during aggressive interactions, at a time were I stopped playback especially, suggesting that soft songs are used to elicit response from a rival within short distance. Therefore, I proposed a new hypothesis to explain functions and costs of soft song in birds – the acoustic localizing of rivals. I suggested, that ortolan bunting males use soft songs when during interactions with rivals are not able to localise their positions and try to elicit response from a particular rival. In the last experiment E5 I tested this new hypothesis with double-speaker playback experimental approach, in which I simulated an intruder who changed position of singing (i.e. was harder to localize). I found that males responded with significantly more soft songs during such simulation and just after it, in comparison to control, where all songs were played back from single place. In conclusion, ortolan bunting males use soft songs during territorial interactions but such songs do not signalize increased aggressive motivation and seem to by a tool use to evoke response from close but invisible intruder.

WSTĘP OGÓLNY

Komunikacja zwierząt

Komunikacja zwierząt, ze względu na swoją złożoność, jest zjawiskiem trudnym do zdefiniowania. W literaturze można znaleźć dwa nieco odmienne podejścia do tego zagadnienia. W swojej książce pt. „*Animal Signals*” John Maynard Smith i David Harper (2003) definiują komunikację z adaptacyjnego punktu widzenia. Zgodnie z nim komunikacja to „wszelkie działania lub struktury zmieniające zachowanie innych organizmów, które wyewoluowały z powodu tego efektu i są skuteczne, ponieważ z ich powodu wyewoluowała również odpowiedź odbiorcy” (Maynard Smith & Harper 2003). Drugim podejściem do zdefiniowania zjawiska komunikacji jest podejście informacyjne. Zgodnie z nim komunikacja jest „zachowaniem, które umożliwia dzielenie się informacją między wzajemnie oddziałującymi na siebie osobnikami” (Smith 1977), „przekazywaniem informacji za pomocą sygnałów przesyłanych w kanale komunikacyjnym między nadawcą a odbiorcą (Hailman 1977) i „zachowaniami, dzięki którym jeden osobnik danego gatunku przekazuje informację drugiemu osobnikowi tego gatunku” (Kimura 1993). Bez względu na filozofię wyjaśniania tego zjawiska, komunikacja dotyczy interakcji między osobnikami opartej na przekazywaniu i odbieraniu informacji zawartej w danym zachowaniu bądź strukturze ciała. W przyrodzie obserwuje się wiele różnorodnych kanałów komunikacyjnych: chemiczny (Bossert & Wilson 1963, Wyatt 2008), wizualny (de Waal 2003, Osorio & Vorobyev 2008, Kleisner & Maran 2014), dotykowy (Weber 1973, Hill 2008), elektromagnetyczny (Shashar et al. 1996, Sweeney et al. 2002) i dźwiękowy (Catchpole 1979, Kroodsma et al. 1982, Forrest et al. 1993, Owings & Morton 1998, Sales 2012), które charakteryzują się odmiennymi właściwościami, takimi jak zasięg działania, rodzaj medium przez który przekazywany jest sygnał, możliwości modulacji sygnału w czasie itd.

Niniejsza rozprawa jest ściśle związana z ostatnim z wymienionych kanałów komunikacyjnych. Komunikacja dźwiękowa u zwierząt może dotyczyć produkcji wibracji w wyniku drgania danych struktur ciała (np. pęcherza pławnego u niektórych ryb (Tavolga 1971, Demski & Popper 1973, Hawkins 1986, Bass 1990, Ladich 1997), u żab (Dudley & Rand 1992, Narins 1992)), wibracji powstałych poprzez pocieranie o siebie części ciała zwierzęcia (stridulacja u owadów (Masters 1980), pajaków (Stratton & Uetz 1983, Jocqué 2005, Hrušková-Martišová et al. 2008), ryb (Ladich 1997) czy węży (Pringle 1944)).

Kolejnymi przykładami sygnałów dźwiękowych są drgania powstałe w wyniku uderzania częścią ciała w ciało stałe, czyli tzw. komunikacja perkusyjna (np. bębnienie odnóżami o podłoże u niektórych pająków (Elias et al. 2003) czy płazów (Narins 1990), a także bębnienie dzięcioła – rytmiczne uderzanie dziobem w drzewo (Kilham 1958, 1959)). Do komunikacji dźwiękowej zalicza się też komunikację wokalną ptaków, która jest możliwa dzięki dobrze rozwiniętym strukturom związanym z układem oddechowym odpowiedzialnym za produkcję wokalizacji.

Wokalizacje ptaków

Wokalizacje ptaków to podstawowa strategia komunikacji w tej grupie zwierząt. Składają się na nią sygnały opisywane najczęściej jako głosy i śpiew. Głosy charakteryzują się tym, że zwykle są krótsze, prostsze w strukturze od śpiewu, i produkowane przez obie płcie przez cały rok. Ponadto, w przeciwieństwie do śpiewu, są produkowane najczęściej w dość łatwym do określenia kontekście, związanym z ich funkcjami (np. głosy kontaktowe, alarmowe, żebrzące itp.; Catchpole & Slater 2008). Śpiew z kolei ma bardziej złożoną strukturę, jest zwykle dłuższy od głosów, produkowany zazwyczaj przez samce w sezonie lęgowym, a jego funkcja jest ściśle związana z rywalizacją o terytorium i partnera do rozrodu (Catchpole & Slater 2008). Od tego wzorca typowego dla gatunków umiarkowanych i okołobiegunowych stref klimatycznych, odbiegają niektóre gatunki tropików i strefy podzwrotnikowej, gdzie częściej śpiewają również samice, bądź samce z samicami w duetach (Thorpe et al. 1972, Farabaugh 1982, Beletsky 1983, Ritchison 1983, Sonnenschein & Reyer 1983, Hobson & Sealy 1990, Kriner & Schwabl 1991, Baptista et al. 1993, Cooney & Cockburn 1995, Langmore et al. 1996, Levin 1996, Langmore & Davies 1997, Logue & Gammon 2004). Śpiew składa się z piosenek (nazywanych też strofami) czyli sekwencji elementów o takiej samej lub podobnej strukturze, oddzielonych od siebie w czasie pauzami. Piosenki z kolei składają się z sylab, czyli powtarzających się podstawowych i krótkich elementów „słyszalnych” dla człowieka jako oddzielne dźwięki (choć mogą być tu pewne odstępstwa, np. śpiew kulczyka – *Serinus serinus*). Śpiew służy do przekazywania różnorodnych, nierzadko kluczowych do funkcjonowania osobnika informacji (Bhattacharya et al. 2007). Ptaki mogą informować o swoim stanie zdrowia (Bischoff et al. 2009), wieku (Galeotti et al. 2001), czy poziomie agresywnej motywacji (Hof & Hazlett 2010). Śpiew służy też przekazywaniu informacji między płciami (Nolan & Hill 2004) i wzmacnianiu więzi

między partnerskich (Hall 2000). Ponadto niesie ze sobą informacje o tożsamości nadawcy sygnału (Emlen 1972, Brooks & Falls 1975, Godard 1991, Stoddard et al. 1991, Skierczyński et al. 2007).

Na strukturę śpiewu wpływają także czynniki zewnętrzne, takie jak struktura środowiska czy stopień zanieczyszczenia hałasem. W utrudniającym transmisję dźwięku środowisku leśnym, sprzyjającym pojawianiu się pogłosu, ptaki produkują śpiew o niższej częstotliwości, składający się często ze słabo modulowanych gwizdów (Morton 1975). Dźwięki takie są w środowisku pełnym pni, gałęzi, liści i tym podobnych przeszkód mniej degradowane, a tym samym mają szansę dotrzeć do potencjalnego odbiorcy znajdującego się w dużej odległości od nadawcy. Z kolei w środowisku miejskim, o wysokim poziomie zanieczyszczenia hałasem, ptaki podnoszą amplitudę swojego śpiewu, by był on mniej zagłuszany przez dźwięki miejskie (Brumm 2004).

Śpiew odgrywa kluczową rolę w zajmowaniu terytoriów i ich obronie (Sorjonen & Merilä 2000). Bardzo różnorodnie międzygatunkowo strategie śpiewu pozwalają na rozwiązywanie konfliktów terytorialnych niskim nakładem kosztów, ponieważ w większości kończą się jedynie wymianą sygnałów, a nie bezpośrednią walką. Do strategii tych należą: dopasowywanie własnego śpiewu do śpiewu rywala (Peake et al. 2005, Vehrencamp et al. 2007), przełączanie różnych typów śpiewu na inne zawarte w repertuarze danego samca (Peake et al. 2005, Vehrencamp et al. 2007) oraz pokrywanie, czyli śpiewanie w tym samym momencie, co rywal, tak by zagłuszyć jego śpiew (Osiejuk et al. 2004, 2007, Vehrencamp et al. 2007). Pokrywanie śpiewu jest najmniej oczywistą strategią wokalną spośród wyżej wymienionych, ponieważ często jego znaczenie jako sygnału nie jest jednoznaczne (Searcy & Beecher 2009).

Poza wyżej wymienionymi strategiami wokalnymi, ptaki w tym samym celu modyfikują również inne parametry śpiewu. I tak, poprzez modyfikacje częstotliwości (DuBois et al. 2009), długości (Sorjonen & Merilä 2000), tempa śpiewu i liczby piosenek (Nolan & Hill 2004), zmiany w czasie trwania piosenek (zmiany w liczbie sylab śpiewanej piosenki) oraz modyfikacje amplitudy (Hof & Hazlett 2010, Nelson & Poesel 2011) ptaki informują siebie nawzajem o motywacji do ataku lub obrony. Modyfikacje w strukturze śpiewu, a także wielkości repertuaru, czyli liczbie różnych rodzajów piosenek, które dany ptak jest w stanie zaśpiewać, wskazują jednocześnie na jakość nadawcy sygnału (Catchpole & Slater 2008).

Ciche sygnały – występowanie i funkcje

Różnice w amplitudzie sygnałów dźwiękowych pozwalają na rozróżnienie sygnałów o wysokiej i o niskiej amplitudzie. Te pierwsze, ze względu na to, że są głośnie, charakteryzują się dużymi możliwościami transmisyjnymi. W związku z tym mogą docierać do odbiorców znajdujących się daleko od źródła dźwięku (Bradbury & Vehrencamp 2011). Pojawiają się zwykle w kontekście agresywnym oraz związanym z wabieniem partnerki i zalotami (Bradbury & Vehrencamp 2011). Z kolei sygnały o niskiej amplitudzie, tzw. ciche sygnały, pojawiają się w wielu różnych kontekstach behawioralnych i, ze względu na to że są ciche, mają ograniczone właściwości transmisyjne. W związku z tym mogą dotrzeć tylko do odbiorcy sygnału znajdującego się blisko źródła dźwięku. Są więc wykorzystywane w komunikacji krótkodystansowej. Ze względu na swój charakter, wymagają podczas nagrywania bliskiego podejścia do nadawcy sygnału, co często jest dużym utrudnieniem w prowadzeniu badań terenowych.

Mimo trudności w badaniu cichych sygnałów, ich występowanie potwierdzono do tej pory u wielu grup zwierząt, co wskazuje na powszechne występowanie tej strategii komunikacji. Sygnały te wykryto u żab (np. *Leptopelis viridis* (Grafe et al. 2000) i *Eleutherodactylus varleyi* (Diaz et al. 2003), owadów z rodziny szarańczowatych *Acrididae* (np. skoczek zielony *Omocestus viridulus* (Michelsen & Elsner 1999), pluskwiaków z rodziny cykadowatych *Cicadidae* (np. z rodzaju *Tibicina* (Sueur & Aubin 2004), ryb (np. ciche głosy samic skrzeczyka pręgowanego *Trichopsis vittata* (Ladich 2007), u waleni (np. ciche głosy socjalne u orki *Orcinus orca* (Saulitis et al. 2005) i innych gatunków ssaków, takich jak szczekuszka amerykańska *Ochotona princeps* (Conner 1985), tupaja północna *Tupaia belangeri* (Binz & Zimmermann 1989, lemur katta *Lemur catta* (Macedonia 1993), susłów z rodzaju *Spermophilus* (Matrosova et al. 2012), jelenia iberyjskiego *Cervus elaphus hispanicus* (Passilongo et al. 2013), ryjówki domowej *Suncus murinus* (Schneiderová 2014) czy ariranii amazońskiej *Pteronura brasiliensis* (Leuchtenberger et al. 2014). Ciche sygnały występują powszechnie również wśród ptaków, stwierdzono je u przedstawicieli 22 rzędów tej gromady (Reichard & Welklin 2014). Spośród nich ciche śpiewy zostały do tej pory zaobserwowane wśród przedstawicieli 8 rzędów, natomiast w pozostałych 14 odnotowano ciche głosy. Mimo, że ciche sygnały obserwowane są u gatunków z tak wielu grup

taksonomicznych, jedynie w niewielu przypadkach były dotąd zbadane pod kątem funkcjonalności bądź charakteru ewolucyjnych kosztów gwarantujących ich rzetelność.

W pracy przeglądowej z 2014 roku Reichard i Welklin zebrali informacje na temat występowania i funkcji cichych sygnałów wśród gatunków ptaków z Ameryki Północnej. Oprócz tego, że podzielili je pod względem struktury na głosy i śpiewy, to dodatkowo przypisali je do czterech różnych kategorii kontekstów behawioralnych, w których były obserwowane. Sygnały, które pojawiały się w trakcie agresywnych interakcji między osobnikami tej samej płci określano jako występujące w kontekście terytorialnym. Te, które obserwowane były w sytuacji zagrożenia ze strony drapieżnika przypisane zostały do kontekstu alarmowego. Sygnały występujące podczas interakcji między osobnikami z pary lub grupy socjalnej w trakcie przemieszczania się osobników i żerowania przypisano do kontekstu kontaktowego. Ostatnia grupa, to sygnały pojawiające się w kontekście związanym z zalotami, czyli dotyczącym interakcji między osobnikami obu płci i występującym podczas kopulacji lub formowania się par. Ciche głosy występowały we wszystkich wymienionych kontekstach, najczęściej w kontekście kontaktowym i w trakcie zalotów. Z kolei ciche śpiewy przypisane zostały przede wszystkim do kontekstu związanego z zalotami, a w drugiej kolejności do kontekstu terytorialnego. Podobny podział pod względem funkcjonalności zastosowali Gustison i Townsend (2015) w swojej pracy przeglądowej dotyczącej występowania cichych głosów wśród ssaków. Stwierdzili występowanie cichych głosów w kontekście agonistycznym, alarmowym, kontaktowym, związanym z zalotami, socjalnym oraz nieznanym, czyli trudnym do zweryfikowania. Z kolei wśród płazów i owadów ciche sygnały obserwowane były do tej pory w kontekście agonistycznym (ciche głosy u *Eleutherodactylus coqui* (Stewart & Rand 1991) czy u *Leptopelis viridis* (Grafe et al. 2000) oraz u pasikonika *Sphingonotus rubescens* (Bland 1985)) i związanym z zalotami (ciche głosy u *Rana blythi* (Emerson 1992), *R. tigerina* (Roy & Elepfandt 1993), *Colostethus caeruleodactylus* (Lima et al. 2002) czy u pluskwiaka z rodziny *Tibicina* (Sueur & Aubin 2004)).

Paradoks używania cichych śpiewów w kontekście agresywnym

Za sygnał agresywny uznaje się taki, którego intensywność wzrasta wraz z agresywnym kontekstem zachowania, który przewiduje eskalację agresji oraz, który pojawia się w odpowiedzi na bodziec agresywny, a nie występuje przy braku tego bodźca (Searcy &

Beecher 2009). Występowanie cichych śpiewów w kontekście agresywnym jest zjawiskiem intrygującym. W kontekście tym produkowane są sygnały, które niosą informacje o potencjale do posiadania i utrzymywania zasobów (Riede & Fitch 1999, Bee et al. 2000, Reby & McComb 2003) lub o agresywnych intencjach (Wagner 1989, Waas 1991a, Hurd 2004, Laidre 2005, Searcy et al. 2006). Na ich produkcję wpływają różnego rodzaju koszty, dzięki którym sygnały te są wiarygodnym wskaźnikiem jakości nadawcy (Pomiankowski 1987, Grafen 1990a, Maynard Smith & Harper 2003). Istnieją trzy alternatywne wyjaśnienia dla zjawiska wiarygodności sygnałów: wyjaśnienie oparte na zasadzie upośledzenia (ang. *handicap*), wspólnych interesach odbiorcy i nadawcy oraz wskaźnika jakości nadawcy sygnału. Zahavi w swojej pracy z 1975 roku przedstawił model zasady upośledzenia, mówiący o tym, że sygnał jest wiarygodny, ponieważ jest kosztowny w produkcji, ale jest tylko na tyle kosztowny, na ile jest to konieczne do przekazania niezbędnej informacji dla odbiorcy. Zasada upośledzenia związana jest z kosztami mogącymi wynikać z różnych przyczyn. Po pierwsze, sygnał może być kosztowny ze względu na swoją strukturę, która jest wymagająca pod względem zużycia zasobów niezbędnych do jego produkcji. Sygnał może być kosztowny też dlatego, że jego wytworzenie naraża nadawcę na większe ryzyko wykrycia przez drapieżnika lub utrudnia ucieczkę przed nim (Zahavi 1975), ale też może powodować większą podatność na zranienie w wyniku ataku oponenta (Enquist et al. 1985). Dodatkowo sygnał może być wiarygodnym wskaźnikiem jakości nadawcy, ponieważ nadawca nie może oszukiwać, by nie narazić się na zranienie (Maynard Smith & Parker 1976). Analizując ciche śpiewy w kontekście agresywnym pod kątem kosztów nakładanych na ich nadawcę, należy odrzucić wpływ kosztów energetycznych związanych z procesem produkcji takich sygnałów. Zgodnie z dotychczasową wiedzą ciche sygnały wymagają mniejszych nakładów energetycznych niż sygnały o wysokiej amplitudzie (Oberweger & Goller 2001). W związku z tym to sygnały o wysokiej amplitudzie powinny wskazywać na wysoką jakość nadawcy. Za wnioskiem takim przemawiają również badania nad preferencjami samic w doborze partnera, w których autorzy udowadniają, że samice preferują samce śpiewające głośniejsze piosenki (Searcy 1996, Ritschard et al. 2010) oraz badania nad znaczeniem głośnych sygnałów w agresywnych interakcjach między rywalami, w których samce reagują intensywniej na głośny śpiew rywala (Brumm 2004, Brumm & Todt 2004, Ritschard et al. 2012, Luther et al. 2016). Śpiewanie cicho w kontekście agresywnym musi więc nieść ze sobą koszty wynikające z innych czynników, aby ciche śpiewy, mimo mniejszych wymagań energetycznych były specyficzne dla osobników o wysokiej jakości, mogących stanowić realne zagrożenie dla odbiorcy sygnału. Skutkiem tego potencjalnych kosztów należy szukać w relacji między

nadawcą a odbiorcą sygnału. O kosztach związanych z odbiorcą sygnału pisał Enquist już w 1985 roku. Koszty takie są zależne od tego, czy i jak odbiorca odpowie na nadany sygnał (Guilford & Dawkins 1995). O tym, że koszty związane z odpowiedzią odbiorcy sygnału wpływają na wiarygodność tego sygnału pisali z teoretycznego punktu widzenia Enquist (1985) i Maynard Smith & Harper (1988). Model takiej zależności potwierdziły z kolei liczne badania empiryczne na: pasówce czarnogardłej *Zonotrichia querula* (Rohwer 1977), czyżu złotawym *Carduelis tristis* (Popp 1987), pręgostrzyżyku czarnoplamym *Thryophilus pleurostictus* (Molles & Vehrencamp 2001), pasówce śpiewnej *Melospiza melodia* (Vehrencamp 2001, Anderson et al. 2012), ortolanie *Emberiza hortulana* (Osiejuk et al. 2007) czy gatunku ptaka nie należącego do podrzędu śpiewających – derkaczu *Crex crex* (Ręk & Osiejuk 2011).

Przegląd dotychczasowych hipotez na temat roli cichych śpiewów w kontekście agresywnym i kosztów wynikających z ich produkcji

W literaturze znaleźć można kilka hipotez pretendujących do wyjaśnienia fenomenu cichego śpiewu z punktu widzenia jego funkcji i kosztów. Pierwszą, która się pojawiła była hipoteza unikania podsłuchania (*eavesdropping avoidance hypothesis*). Podsłuchiwanie to zachowanie, w którym jakiś osobnik odbiera informację zawartą w sygnale przekazywanym między dwoma innymi osobnikami (Dabelsteen & McGregor 1996). Hipoteza ta, postawiona przez Dabelsteen et al. (1998), wyjaśniała funkcje cichego śpiewu w interakcjach agresywnych między rywalami oraz w trakcie zalotów i kopulacji. Dabelsteen et al. (1998) zebrali informacje dotyczące siedmiu gatunków względnie dobrze poznanych pod kątem występowania cichych śpiewów. Należały do nich kos *Turdus merula*, drożdżik *Turdus iliacus*, kwiczoł *Turdus pilaris*, rudzik *Erithacus rubecula*, pokrzywnica *Prunella modularis*, płochacz halny *P. collaris* i bogatka *Parus major*. U wszystkich tych gatunków obserwowane były ciche śpiewy, u większości zarówno w kontekście agonistycznym, jak i podczas zalotów czy kopulacji. Autorzy zasugerowali, że kontekst, w jakim występuje taka komunikacja jest ściśle związany z potrzebą pewnej prywatności – według nich ciche śpiewy są dlatego ciche, by ograniczyć zasięg ich transmisji, a tym samym liczbę odbiorców sygnału. Założenie takie potwierdzili badaniami nad pokrzywnicą i płochaczem halnym, które wykazały, że próby kopulacji są często zakłócane przez samce rywalizujące o dostęp do samicy (Davies 1992, Davies et al. 1995). Kolejnym, poza potrzebą prywatności, argumentem za funkcją cichego

śpiewu w unikaniu podsłuchania przez rywala jest występowanie tego sygnału w sezonie lęgowym – ściśle związanym z konkurencją o partnerkę do rozrodu. Zasadność hipotezy unikania podsłuchania potwierdzają badania stwierdzające powszechność podsłuchiwanie między rywalami. I tak, różni badacze zaobserwowali, że bogatka (Peake et al. 2001, Peake et al. 2002), słowik rdzawy *Luscinia megarhynchos* (Naguib et al. 1999) czy pasówka śpiewna (Akçay et al. 2010) kierują się podsłuchanymi interakcjami między samcami w decyzji o ataku i strategii tego ataku. Poza kosztem wynikającym z podsłuchania przez rywala, samce mogą również ponosić koszty związane z podsłuchaniem przez samicę, czyli hipotetyczną partnerkę. Taki koszt wynikać może z selektywnego wyboru przez samice tych samców, które wygrywały w interakcjach z rywalami, o czym samice mogą dowiadywać się podsłuchując interakcje samców (samice bogatki (Otter et al. 1999), sikory jasnoskrzydłej *Poecile atricapilla* (Mennill et al. 2002) czy kanarka *Serinus canaria* (Garcia-Fernandez et al. 2010)).

Hipoteza unikania podsłuchania jest również rozpatrywana w kontekście interakcji drapieżnik-ofiara (Akçay & Beecher 2012). Związek między produkowaniem wokalizacji a wykryciem przez drapieżnika jest obserwowany u wielu gatunków ptaków i jednoznacznie wskazuje na większą wykrywalność przez drapieżniki osobników wokalizujących głośniej (Mougeot & Bretagnolle 2000, Krams 2001, Hale 2004, Lima 2009, Schmidt & Belinsky 2013). Za Akçay et al. (2015), sygnały o wysokiej amplitudzie mogą być wyjątkowo ryzykowne w tym kontekście podczas agresywnych interakcji między rywalami, ponieważ uwaga nadawcy sygnału jest wtedy skupiona przede wszystkim na zamierzonym odbiorcy, nie zaś na odbiorcach niezamierzonych.

W związku z powszechnymi obserwacjami cichych śpiewów w kontekście agresywnym (Reichard & Anderson 2015, Reichard & Welklin 2014), w literaturze pojawiły się kolejne hipotezy skupiające się na kwestii kosztów, jakie ponosi nadawca sygnału ze strony odbiorcy, czyli rywala. Są to: hipoteza wpływu odwetu odbiorcy sygnału (*receiver-retaliation rule hypothesis*) (Laidre & Vehrencamp 2008) oraz ściśle z nią związana hipoteza podatności na zranienie (*vulnerability handicap hypothesis*) (Vehrencamp 2000, Laidre & Vehrencamp 2008). Obie te hipotezy próbują wyjaśnić, dlaczego sygnał agresywny jest cichy, skoro to sygnały głośne wskazują na lepszą kondycję nadawcy, a zatem teoretycznie, większą motywację do ataku. Autorzy tych hipotez sugerują, że ciche śpiewy są wiarygodnym wskaźnikiem agresywnych intencji, ponieważ ich nadawcy śpiewając cicho narażają się na odwet odbiorcy sygnału lub po prostu upośledzają swoje zdolności obronienia się przed oponentem. Pojawienie się hipotezy o funkcji cichego śpiewu w agresywnych interakcjach

między rywalami ma swoje źródła w badaniach przeprowadzonych przez Searcy & Nowicki w 2006 roku. Były to pierwsze badania dotyczące funkcji śpiewu jako sygnału agresywnych intencji, w których, oprócz playbacku z nagraniami śpiewu rywala, użyto również modelu ptaka. Dzięki temu uzupełnione zostało brakujące ogniwo w badaniu zachowań podczas agonistycznej interakcji. Dotychczas brak modelu rywala uniemożliwiał badanie zachowań związanych z atakiem fizycznym, bo w eksperymentach nie było obiektu, który mógł zostać zaatakowany. Interakcje takie opierały się w związku z tym na komunikacji wokalne na dystans. W badaniach Searcy & Nowicki (2006) po raz pierwszy była możliwość obserwowania, jak odnoszą się dane zachowania ptaków do rzeczywistego zagrożenia atakiem – czy są wiarygodnym jego wskaźnikiem, czy też nie. Naukowcy przeprowadzali swoje badania na pasówce śpiewnej i brali w nich pod uwagę strategie wokalne znane do tej pory ze swojego znaczenia w interakcjach między rywalami. Należały do nich: dopasowywanie typów piosenek do tych wykorzystywanych w playbacku, śpiewanie cichych piosenek, całkowita liczba piosenek, przełączanie typów piosenek, liczba typów piosenek, na które przełączał się dany ptak oraz – charakterystyczne dla tego gatunku zachowanie w agresywnym kontekście – trzepotanie skrzydłami. Spośród wszystkich wziętych do analizy zachowań tylko ciche śpiewy okazały się wiarygodnie wskazywać na zbliżający się atak fizyczny. W swojej publikacji z 2009 roku Searcy & Beecher podsumowali powyższe wyniki przedstawiając prawdopodobny rozkład poszczególnych zachowań w trakcie konfliktu zgodnie z jego eskalacją. Schemat takiej agresywnej interakcji wyglądać miał następująco: śpiewanie odpowiednich dla repertuaru danego samca typów śpiewu → dopasowywanie typów śpiewu do śpiewu rywala → zbliżenie się i wydawanie cichych śpiewów → pozostawanie w bliskim dystansie i wydawanie cichych śpiewów → atak fizyczny. W związku z tymi wynikami Laidre & Vehrencamp (2008) założyli, że ciche śpiewy niosą ze sobą istotne koszty dla nadawcy powodujące, że sygnał jest wiarygodnym wskaźnikiem motywacji do ataku, ponieważ jeśli na tę strategię zdecyduje się samiec o niskiej jakości (mało zmotywowany do ataku), to może narazić się na atak ze strony odbiorcy sygnału. Cichy śpiew powinien być zatem produkowany tylko przez osobniki w dobrej kondycji, które są zmotywowane do ataku fizycznego. Niebezpieczeństwo odwetu nie dotyczy jednak tylko samców słabych, ale wszystkich, które decydują się na wejście w konflikt (Enquist 1985, Hurd 1997). Różnica polega na tym, że jeśli w bezpośrednią interakcję agonistyczną (atak fizyczny) wejdzie osobnik słaby, to ma on mniejsze szanse na wygraną, a większe na odniesienie ran, niż osobnik silny, ponieważ silnie agresywny sygnał warunkuje silnie agresywną odpowiedź (Molles & Vehrencamp 2001, Laidre & Vehrencamp 2008).

Między hipotezą wpływu odwetu odbiorcy a hipotezą podatności na zranienie istnieje różnica dotycząca źródła kosztów jakie ponosi nadawca sygnału. W przypadku pierwszej z hipotez, koszty poniesione przez nadawcę cichego sygnału zależą od tego, jak na sygnał odpowie jego odbiorca (Vehrencamp 2000, Laidre & Vehrencamp 2008). W związku z tym, oszukiwanie odbiorcy sygnału odnośnie rzeczywistych intencji nadawcy może być zdecydowanie nieopłacalne dla nadawcy, ponieważ nadając sygnał cichy – silnie agresywny – naraża się on na silnie agresywną odpowiedź, która może okazać się tragiczna w skutkach (Enquist 1985, Vehrencamp 2000, Akçay et al. 2015). W przypadku drugiej hipotezy, koszty wynikają bezpośrednio z pewnych cech sygnału lub behawioru z nim związanego. Do cech sygnału cichego, które mogą powodować koszty w agresywnej interakcji należy podstawowa cecha odróżniająca je od innych sygnałów wokalnych – niska amplituda. Ze względu na to, że ciche sygnały mają ograniczoną propagację, mogą być wykryte tylko z relatywnie małego dystansu, w którym odwet jest bardziej prawdopodobny (Laidre & Vehrencamp 2008). Ponadto nadawanie cichego sygnału może wiązać się z przyjmowaniem postury i pozycji ułatwiającej zaatakowanie przez znajdującego się blisko oponenta (Adams & Mesterton-Gibbons 1995, Vehrencamp 2000). Znaczenie cichego śpiewu jako wiarygodnego wskaźnika motywacji nadawcy sygnału do ataku potwierdzają badania przeprowadzone na pasówce śpiewnej, której samce zachowują się ostrożniej w interakcji z rywalem śpiewającym cicho, niż śpiewającym głośno (Anderson et al. 2007).

W roku 2007 pojawiła się kolejna hipoteza, której celem było wyjaśnienie kosztów, jakie ponosi osobnik nadający cichy sygnał. Była to hipoteza kosztów konkurencyjnych funkcji (*competing functions cost hypothesis*), która sugeruje, że zmiany w sygnale wynikające z maksymalizowania skuteczności jakiejś jego funkcji mogą powodować spadek jego funkcjonalności w kwestii innej, konkurującej cechy (Anderson et al. 2007, Searcy et al. 2008). Koszty tego typu mogą pojawić się w sytuacji, gdy dany sygnał, niesie ze sobą wiele informacji pełniąc tym samym kilka różnych funkcji. Takim sygnałem jest śpiew ptaków, a modulacje w jego amplitudzie niosą informacje zarówno dla potencjalnych partnerek (Searcy 1996, Ritschard et al. 2010), jak i rywali (Reichard & Welklin 2014). Niska amplituda cichego śpiewu powoduje, że może on zostać usłyszany przez ograniczoną liczbę odbiorców. Informacja w nim zawarta dociera tylko do osobników znajdujących się w bliskiej odległości od nadawcy. Jednocześnie odbiorca takiego sygnału może mieć pewność, że jest to komunikat skierowany tylko do niego. Wynikiem tego jest ograniczenie funkcjonalności tego sygnału do określonego komunikatu przeznaczonego dla określonego odbiorcy. Hipoteza

kosztów konkurencyjnych funkcji pojawiła się w odpowiedzi na wyniki otrzymane przez Searcy & Nowicki (2006) w badaniach nad występowaniem cichych śpiewów w agresywnym kontekście u pasówki śpiewnej. Otrzymane przez badaczy rezultaty wykazały, że samce śpiewające cicho musiały zmierzyć się z większą liczbą intruzów w swoim terytorium, niż samce śpiewające głośno. Efekt taki występował prawdopodobnie dlatego, że samce spoza terytorium nie były w stanie usłyszeć cicho śpiewających właścicieli terytoriów, więc nie mogły stwierdzić ich obecności w terytorium (Searcy & Nowicki 2006). Zgodnie z tym, właściciel terytorium, który produkuje ciche sygnały w celu odparcia jednego intruza ponosi koszty wynikające z wkroczenia na jego terytorium innych intruzów, którzy nie są w stanie usłyszeć jego cichego śpiewu (Searcy et al. 2008). Mimo badań zdających się wskazywać na taki koszt śpiewania cicho, jest kilka kwestii, które przeczą takiemu wyjaśnieniu fenomenu wiarygodności cichego sygnału. Ciche śpiewy występują wspólnie z głośnymi, tzn. przeplatają się z nimi (Searcy & Nowicki 2006, Anderson et al. 2007). W związku z tym możliwe, że tych kilka głośnych piosenek wystarcza do utrzymania większej liczby intruzów z daleka od terytorium, a jednocześnie piosenki te mogą docierać do potencjalnych partnerek (Anderson et al. 2008, Akçay et al. 2011). Ponadto, czas spędzony na śpiewaniu cicho jest na tyle krótki, że może mieć niewielkie skutki negatywne dla jakości komunikacji z większą liczbą intruzów i samicami (Akçay et al. 2015).

W pracy Akçay et al. (2011) została zaproponowana jeszcze jedna hipoteza, w odpowiedzi na brak jednoznacznego potwierdzenia wszystkich pozostałych hipotez w przeprowadzonych przez tych badaczy badaniach nad cichym śpiewem w agresywnym kontekście u pasówki śpiewnej. Mowa o hipotezie gotowości (*readiness hypothesis*), która próbuje wyjaśnić zjawisko cichych sygnałów z punktu widzenia nie ich kosztowności, ale mechanizmu powstawania. Zgodnie z tą hipotezą ciche śpiewy są produktem ubocznym szykowania się nadawcy do ataku (Akçay et al. 2011). Oznacza to, że ich produkcja jest uzależniona od wszelkich czynności, które nadawca podejmuje, by śledzić oponenta, zaatakować go lub uniknąć ataku. Śpiewanie piosenek głośnych wiąże się z odchyleniem głowy do tyłu i zaangażowaniem całego ciała, w związku z czym obniżają się zdolności nadawcy sygnału do obserwacji odbiorcy, a także do uniknięcia zranienia. Z tego punktu widzenia lepiej jest śpiewać z zamkniętym dziobem, trzymać głowę w takiej pozycji, by móc patrzeć przed siebie i utrzymywać ciało w gotowości do ataku czy odparcia ataku (Akçay et al. 2011). Piosenki śpiewane z bardziej zamkniętym dziobem charakteryzują się niższą

amplitudą (Hoese et al. 2000, Williams 2001, Goller et al. 2004), co może tłumaczyć mechanizm powstawania cichych wokalizacji (Akçay et al. 2011).

Obiekt badań

W niniejszej pracy badałam ortolana (*Emberiza hortulana*) (Ryc. 1). Ptak ten posłużył jako modelowy gatunek ptaka śpiewającego, którego strategię obrony terytorium są dobrze poznane (Osiejuk et al. 2007a, Osiejuk et al. 2007b, Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010) i u którego było wcześniej obserwowane używanie cichych śpiewów w kontekście obrony terytorialnej. Ortolan to drobny ptak wróblowy z rodziny Trznadlowych *Emberizidae*, który gniazduje na znacznych obszarach Eurazji, na zimę zaś migruje do subsaharyjskiej Afryki (Cramp & Perrins 1994, Glutz von Blotzheim & Bauer 1997, Fry et al. 2004, Bairlein et al. 2009). Do Polski przylatuje na przełomie kwietnia i maja i pozostaje na sezon lęgowy do września.



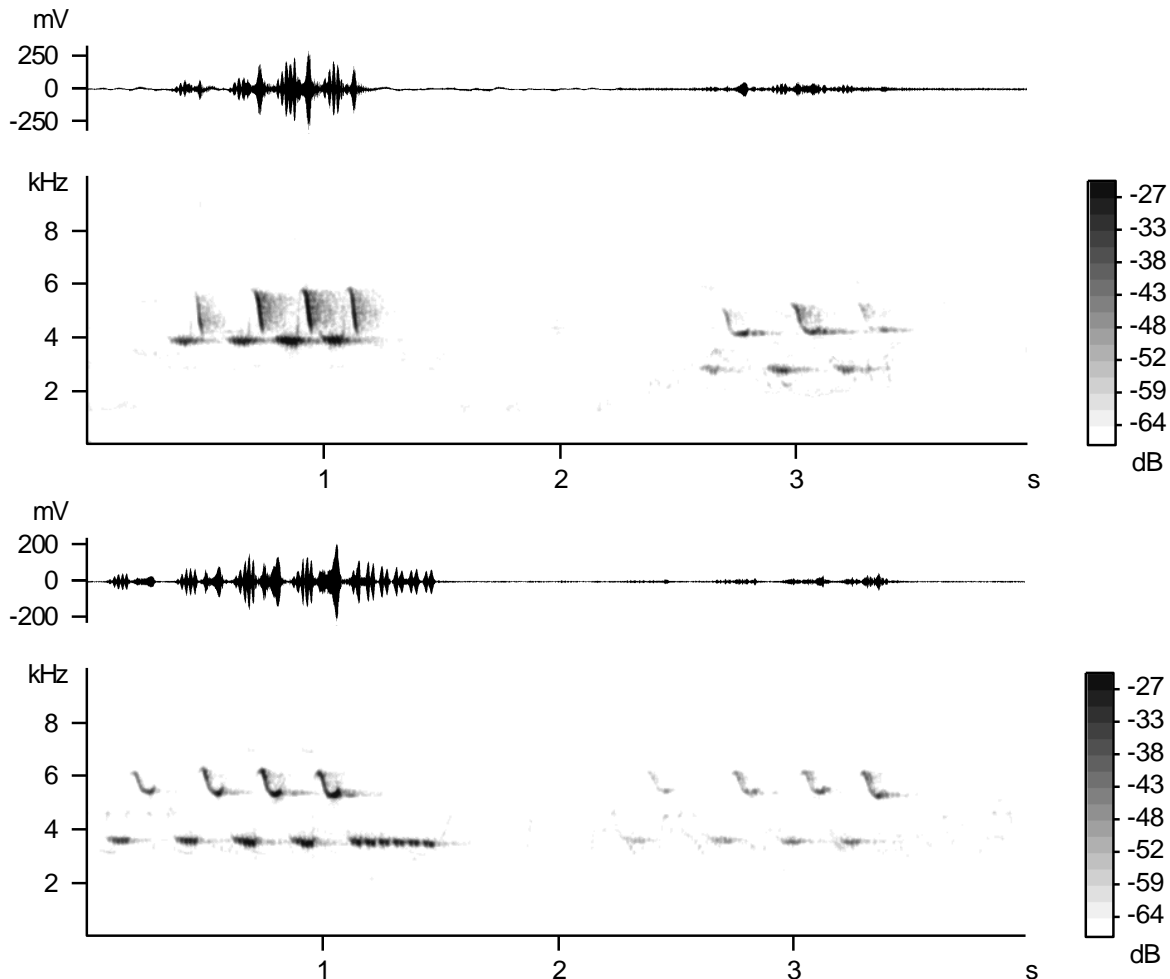
Ryc. 1. Samiec ortolana sfotografowany na terenie badań
(fot. Tomasz S. Osiejuk).

Zasiedla tereny otwarte, w Polsce głównie środowiska związane z krajobrazem rolniczym. Rywalizacja samców o terytoria zaczyna się wkrótce po przylocie ptaków z zimowisk (zazwyczaj po 1-2 dniach) i trwa przez około dwa tygodnie. W tym czasie samce intensywnie śpiewają – każdy zwykle z kilku preferowanych w obrębie terytorium miejsc. Miejsca śpiewu to zazwyczaj wysokie drzewa bądź inne wyższe stanowiska, na przykład linie telefoniczne. Charakterystyczne jest to, że w przeciwieństwie do blisko spokrewnionego

trznadla (*Emberiza citrinella*), mimo śpiewu z eksponowanych miejsc, pozycja śpiewu często nie jest taka aby maksymalizować widoczność ptaka. Ostateczne terytorium obejmuje 1-3 ha powierzchni lub nawet mniej (Cramp & Perrins 1994). Z aktywnością terytorialną samców ściśle związana jest aktywność wokalna. Ptaki śpiewają najintensywniej w okresie poprzedzającym dobieranie się w pary, czyli – w warunkach Polski - w pierwszych dwóch dekadach maja. Samce śpiewają w tempie 4-8 strof na minutę, najintensywniej przez pierwsze 4 godziny od świtu. Po sparowaniu aktywność wokalna samców znacznie spada, czasem zupełnie przestają śpiewać, natomiast wydają więcej głosów.

Ortolan jest dobrym gatunkiem modelowym w badaniach bioakustycznych ze względu na prostą i powtarzalną strukturę strof składających się na jego śpiew, co ułatwia ich klasyfikację do typów. Każdy śpiewający samiec używa zazwyczaj 2-3 typów strof, które w większości są współdzielone przez pozostałe samce z danej populacji (Cramp & Perrins 1994). Wszystkie typy strof używane przez danego samca składają się na tzw. repertuar śpiewu. Strofy śpiewu ortolana trwają ok 1,5 sekundy i przy typowym śpiewie rozdzielone są 10-15-sekundowymi pauzami. Zazwyczaj śpiewanych jest kilka strof tego samego typu, po czym ptak przełącza się na inny typ ze swojego repertuaru (ang. *eventual variety*). Każda strofa śpiewu ortolana składa się najczęściej z dwóch fraz zbudowanych z powtarzających się sylab w obrębie każdej frazy. Obie frazy (inicjalne i terminalne) składają się z odmiennych zestawów sylab o różnej częstotliwości i zmiennym czasie trwania. Również ten sam typ sylab może różnić się częstotliwością między samcami (Osiejuk et al. 2005b), co umożliwia ptakom odróżnianie sąsiadów od obcych osobników z tej samej populacji (Osiejuk 2014). U wszystkich osobników z badanej populacji fraza terminalna śpiewu składała się z sylab jednego, tego samego typu, poza wyjątkowymi osobnikami z innych populacji, które pojawiają się sporadycznie i zwykle są obserwowane krótko w sezonie lęgowym (Łosak 2007, Jakubowska et al. 2015). Śpiewy różnych osobników różnią się więc głównie frazą inicjalną. Liczba fraz inicjalnych w większości populacji ogranicza się do kilkunastu wersji w przeliczeniu na 100 nagranych osobników (Łosak 2007, T. Osiejuk dane niepublikowane). Frazy strof mogą się różnić między sobą również czasem trwania zależnym od liczby sylab (w każdej z nich) śpiewanych przez ptaki (Jakubowska & Osiejuk 2017). Z kolei amplituda śpiewu terytorialnego charakteryzuje się niewielką zmiennością i wynosi średnio 86 dB SPL w odległości 1 m. Poza śpiewem terytorialnym obserwowane były do tej pory wokalizacje o niskiej amplitudzie (mniejszej niż 70 dB SPL przy pomiarze z odległości 1 m) i często krótszym czasie trwania, pojawiające się zazwyczaj podczas bezpośrednich agresywnych

interakcji między rywalami (Ryc. 2). Ze względu na swoje parametry, adekwatne do cech cichych sygnałów u innych gatunków ptaków, wokalizacje te można uznać za ciche śpiewy (Anderson et al. 2008, Nelson & Poesel 2011, 2012).



Ryc. 2. Dwa przykłady śpiewu głośnego i cichego ortolana nagranych z tej samej odległości od samca. Zarówno na spektrogramie jak i oscylogramie wyraźnie widać obniżoną amplitudę piosenek cichych.

Poza nieskomplikowanym śpiewem i łatwością wykrywania w terenie dzięki intensywnej aktywności wokalne, kolejną cechą sprawiającą, że ortolan to dobry gatunek modelowy jest łatwa do obserwacji i analiza reakcja na rywala. Na tę reakcję składają się takie zachowania, jak zbliżanie się do rywala oraz przełączanie się z trybu śpiewania na tryb wydawania głosów (Osiejuk et al. 2007a, 2007b). Następstwem tych zachowań może być atak fizyczny, który pojawia się najczęściej w okresie kilku dni od przylotu na teren lęgowy, zwłaszcza w odpowiedzi na obcego samca (Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010).

Teren badań

Badania były prowadzone na terenach otwartych o charakterze rolniczym, położonych około 15 km na południe od miasta Poznania – na obszarze Wielkopolskiego Parku Narodowego i jego okolic. Całkowity teren badań wynosił około 2550 ha (skrajne punkty powierzchni to 52,32° i 52,23° szerokości geograficznej N, oraz 16,74° i 16,98° długości geograficznej E). Obszar ten posiada cechy preferowane przez ortolana: jest bogaty w pola uprawne poprzecinane alejami śródpolnymi z często starymi drzewami, a tereny otwarte sąsiadują z lasami z domieszką dębów *Quercus* sp. Populacja ortolana jest monitorowana na tym terenie od 1997 roku. W ramach badań behawioralnych co roku nagrywane są śpiewające samce, w związku z czym repertuar śpiewu tej populacji został dobrze poznany.

Cele rozprawy

Podstawowy celem niniejszej rozprawy było sprawdzenie, jakie są funkcje cichego śpiewu ortolana, wydawanego w kontekście obrony terytorium. Początkowy plan badawczy zakładał przetestowanie wszystkich wymienionych wcześniej hipotez pretendujących do wyjaśnienia mechanizmów powstawania, funkcji i kosztów cichego śpiewu. W tym kontekście miałyby więc to być pierwsze badania, które w tak kompleksowy sposób, u jednego gatunku, próbują wyjaśnić to zjawisko. Pierwotny plan badań zakładał przeprowadzenie odrębnych eksperymentów z playbackiem dla przetestowania kolejno każdej z wymienionych hipotez. Jednak wyniki uzyskiwane podczas kolejnych sezonów pozwoliły na odrzucenie części hipotez już wcześniej, przez co ostateczny zestaw i plan eksperymentów różni się od planowanego. W szczególności należy tu wspomnieć, że obserwacje zachowania ptaków podczas eksperymentów pozwoliły na sformułowanie nowej hipotezy, która została przetestowana w ostatnim roku badań.

Niniejsza rozprawa składa się z trzech części, w których zostały przedstawione wyniki badań eksperymentalnych. W pierwszym rozdziale przedstawione są badania przeprowadzone w celu weryfikacji hipotezy unikania podsłuchania (H1). Testowano w nich funkcje cichego śpiewu w kontekście unikania podsłuchania przez drapieżnika. Założono, że jeśli ciche śpiewy pełnią u ortolana funkcję w unikaniu podsłuchania sygnału przez niepożądanego odbiorcę, to badane samce będą śpiewać więcej cichych piosenek w sytuacji ryzyka

spowodowanego obecnością drapieżnika. Jeśli natomiast strategia taka nie występuje u badanego gatunku, wtedy występowanie cichych śpiewów nie będzie zależało od wystąpienia zagrożenia. Hipoteza unikania podsłuchania testowana była w ramach dwóch eksperymentów przeprowadzanych w trakcie dwóch sezonów lęgowych. Eksperyment pierwszy opierał się na prezentacji modelu drapieżnika, jako bezpośredniego wskaźnika zagrożenia drapieżnictwem. Z kolei eksperyment drugi testował tę hipotezę przy zastosowaniu pośredniego wskaźnika zagrożenia drapieżnictwem, to jest głosów alarmowych ortolana.

Drugi rozdział poświęcony jest prezentacji wyników dwóch eksperymentów przeprowadzonych w drugim roku badań. Ich celem była weryfikacja hipotezy wpływu odwetu odbiorcy sygnału (H2) i hipotezy podatności na zranienie (H3). Obie hipotezy dotyczą kosztów, jakie ponosi nadawca cichego sygnału w trakcie agonistycznej interakcji z rywalem. Istotą testów, było więc w zasadzie sprawdzenie tego, czy cichy śpiew jest rzeczywiście agresywnym sygnałem, czy też jest wydawany w kontekście agresywnej interakcji, ale może np. sygnalizować uległość bądź pełnić inną funkcję. Oba przeprowadzone eksperymenty opierały się na playbacku z nagraniami śpiewu rywala jako agresywnego bodźca mającego wpłynąć na zachowanie badanych samców. Eksperyment drugi różnił się od pierwszego poziomem agresji symulowanego rywala. Miało to na celu przetestowanie znaczenia cichego śpiewu w eskalacji konfliktu między samcami ortolana. Przewidywano, że jeżeli ciche śpiewy są sygnałem agresywnych intencji, to reakcja na nie będzie bardziej dwubiegunowa, tzn. samce będą na nie odpowiadać albo bardzo agresywnie, albo bardzo ustępująco, zwłaszcza w drugim z eksperymentów. Taka dwubiegunowość reakcji miałyby wskazywać na silnie agresywną informację zawartą w cichym sygnale, która powoduje bardziej agresywną reakcję u samców o wysokim poziomie dominacji oraz bardziej defensywną u samców słabych.

W rozdziale trzecim prezentowana jest nowa hipoteza, będąca rezultatem eksperymentów przeprowadzonych w celu przetestowania hipotez H1, H2 i H3 – hipoteza akustycznego lokalizowania rywala. Zakłada ona, że ciche śpiewy, ze względu na to, że mają ograniczony zasięg transmisji, są dobrym narzędziem do swego rodzaju penetrowania środowiska w poszukiwaniu specyficznego odbiorcy sygnału, który znajduje się w pobliżu nadawcy. Odbiorca może odpowiedzieć na komunikat zawarty w takim sygnale tylko, jeżeli znajduje się odpowiednio blisko nadawcy sygnału. Dzięki temu nadawca sygnału może z dużą dokładnością zlokalizować odbiorcę w przestrzeni. W ramach eksperymentu testującego nową hipotezę założono, że jeżeli ciche śpiewy służą do lokalizowania rywala, to będą produkowane przede wszystkim w sytuacji, w której odbiorcę sygnału trudno zlokalizować, w

przeciwieństwie do sytuacji, w której lokalizacja odbiorcy jest znana. Jeżeli jednak ciche sygnały nie pełniłyby funkcji w namierzaniu odbiorcy, wtedy będą śpiewane niezależnie od tego, czy lokalizacja odbiorcy sygnału jest znana nadawcy czy nie.

Rozdział I

Znaczenie cichego śpiewu u ortolana w unikaniu wykrycia przez drapieżnika

Wstęp

Zwierzęta wykształciły różnorodne strategie zachowań, by uniknąć drapieżnictwa (Robinson 1980, Arnold & Bennett 1984, Giles & Huntingford 1984, Hogstad 1988, Fitzgibbon 1990, Magurran et al. 1993, Caro 1994, Caro et al. 1995, Stanford 1995, Laurila et al. 1997, Zuberbühler et al. 1997, Abrahams & Sutterlin 1999, Laurila 2000, Johnsson et al. 2001, Webb et al. 2001, Fichtel & Kappeler 2002, Lingle & Pellis 2002, Sih et al. 2003, Vanhooydonck & Damme 2003, Jacobsen & Stabell 2004, Rastogi et al. 2006, Bongi et al. 2008). U ptaków obrona przed drapieżnikiem i jego unikanie może także przybierać różne formy. W wielu typach środowisk, rozumianych nawet bardzo szeroko, jak strefa klimatu borealnego czy też środowiska otwarte, krajobraz rolniczy czy środowiska miejskie, stwierdzono że drobne ptaki unikają w sezonie lęgowym terenów stanowiących terytoria lęgowe drapieżników (Lima 2009). Z kolei bardzo wyspecjalizowanym w tym względzie gatunkiem jest kwiczoł *Turdus pilaris*, którego osobniki bronią swoich gniazd przed drapieżnikami obrzucając je odchodami (Hogstad 2004). Ponadto ptaki mogą modyfikować swoje zachowanie w zależności od warunków środowiskowych: zwiększać częstość obserwacji terytorium w celu wykrycia drapieżnika, częściej zmieniać miejsce przebywania czy też wybierać bardziej osłonięte miejsca żerowania w sytuacji większego zagrożenia drapieżnictwem, jak na przykład czarnogłówka *Poecile montanus* i czubatka *Lophophanes cristatus* (Suhonen 1993), czy kowalik *Sitta europaea* i sosnowka *Periparus ater* (Mozetich & Carrascal 1995).

Strategie unikania i obrony przed drapieżnikiem opierają się u ptaków w dużej mierze na odpowiedniej komunikacji wokalne. Istotne znaczenie mają tu sygnały alarmowe, które wykorzystywane są przez ptaki podczas tzw. mobbingu drapieżników i informowaniu o ich obecności (Forsman & Mönkkönen 2001, Desrochers et al. 2002, Leavesley & Magrath 2005, Templeton et al. 2005, Griesser 2008, 2009, Soard & Ritchison 2009). Informacje te mogą być dekodowane przez inne gatunki ofiar (Hurd 1996, Goodale & Kotagama 2008, Fallow & Magrath 2010), ale też przez drapieżniki (Mougeot & Bretagnolle 2000, Schmidt & Belinsky 2013) i mogą pochodzić nie tylko z podsłuchiwanie głosów alarmowych, ale i wokalizacji wykorzystywanych w okresie zalotów (Krams 2001, Peake 2005). Może to prowadzić do częstszych ataków na osobniki częściej się odzywające, niż na ofiary nie wydające głosów lub wydające ich mniej (Krams 2001). Møller et al. (2007) zaobserwowali, że śpiewające ptaki trzymają się w większym oddaleniu od drapieżnika w porównaniu do ptaków nieśpiewających. Oznacza to, że ryzyko podsłuchania przez drapieżnika jest istotnym

kosztem dotyczącym sygnalizacji i behawioru z nią związanego (Searcy & Nowicki 2005, Catchpole & Slater 2008). W związku z tym ptaki powinny dążyć do uniknięcia bycia podsłuchanym.

Do strategii zachowań mających na celu uniknięcie wykrycia przez drapieżnika odnosi się hipoteza unikania podsłuchania (*eavesdropping avoidance hypothesis*) postawiona przez Dabelsteen et al. w 1998 roku oraz rozwinięta w 2011 roku przez Akçay & Beecher (2011). Mówi ona o tym, że w celu uniknięcia podsłuchania nadawca obniża amplitudę sygnału, dzięki czemu jest trudniejszy do zlokalizowania przez niepożądanego odbiorcę sygnału. Hipoteza ta ma w swoim założeniu wyjaśniać zmiany w amplitudzie sygnału podczas agonistycznych interakcji między rywalami. Logika takiego wyjaśnienia opiera się na tym, że samce w trakcie konfliktu bezpośredniego znajdują się na tyle blisko siebie, że są w stanie usłyszeć nawet bardzo ciche sygnały wokalne. Jednocześnie sygnały takie zmniejszają szansę na wykrycie przez drapieżnika (Mougeot & Bretagnolle 2000, Schmidt & Belinsky 2013) lub rywala, do którego informacja zawarta w sygnale nie była adresowana (Akçay et al. 2015). Mimo, że przeprowadzono stosunkowo dużo badań na temat znaczenia podsłuchiwanie, zarówno między osobnikami tego samego gatunku, jak i między gatunkami (McGregor 2005), wciąż niewiele wiadomo o występowaniu w tym kontekście cichych sygnałów.

Ryzyko drapieżnictwa wśród gatunków małych ptaków wróblowych jest często dość wysokie, jednak nie wiadomo jak na razie, czy i jak wpływa to na produkcję cichych sygnałów w trakcie agresywnych interakcji między rywalami. Jedynym zbadanym pod tym kątem gatunkiem jest jak do tej pory pasówka śpiewna. Ten niewielki gatunek z rzędu wróblowych (*Passeriformes*) zamieszkujący zarośla i obrzeża zadrzewień Ameryki Północnej został dobrze poznany pod kątem komunikacji wokalne i jest jednym z najczęstszych gatunków modelowych w badaniach nad cichym śpiewem u ptaków (Searcy & Nowicki 2006, Searcy et al. 2006, Anderson et al. 2007, 2008, 2012, Akçay et al. 2011, 2015, Maddison et al. 2012, Templeton et al. 2012). Liczne publikacje wykazały, że ciche śpiewy pojawiają się u tego gatunku w kontekście agresywnym, jednak tylko w dwóch przypadkach zjawisko to było badane pod kątem weryfikacji hipotezy unikania podsłuchania (Searcy & Nowicki 2006, Akçay et al. 2015). Searcy & Nowicki (2006) symulowali zwiększone ryzyko drapieżnictwa wykorzystując pośredni wskaźnik zagrożenia drapieżnikiem. Zastosowali playback z głosami alarmowymi pasówki śpiewnej i sprawdzali czy taka stymulacja wpływa na liczbę cichych śpiewów produkowanych w odpowiedzi przez samce pasówki śpiewnej. Wyniki ich badań nie potwierdziły hipotezy unikania podsłuchania. Mało tego, podczas przeprowadzonych przez

nich eksperymentów pasówki śpiewne śpiewały mniej cichych piosenek w odpowiedzi na pośredni wskaźnik zagrożenia drapieżnictwem, niż gdy zagrożenie drapieżnictwem nie występowało. Z kolei Akçay et al. (2015) w swoich badaniach eksperymentalnie zwiększali ryzyko drapieżnictwa wykorzystując do tego celu bezpośredni wskaźnik zagrożenia. Odtwarzali głosy drapieżnika podczas symulowanej interakcji z rywalem i porównywali reakcję samców pasówki śpiewnej na tę stymulację z reakcją na kontrolne głosy gatunku ptaka nie będącego drapieżnikiem pasówki. Badania te wykazały, że samce pasówki odróżniły drapieżnika od gatunku neutralnego, ale ich reakcja nie była związana z produkcją cichych śpiewów. Tak więc również te badania nie dały wsparcia dla hipotezy unikania podsłuchania. Oba przedstawione eksperymenty były przeprowadzone w przekonujący sposób, jednak ze względu na to, że dotyczyły tylko jednego gatunku, nie sposób ich wyników generalizować na wszystkie gatunki ptaków wydających ciche śpiewy lub głosy.

Celem niniejszych badań było eksperymentalne sprawdzenie czy produkowanie cichych śpiewów podczas agresywnych interakcji między samcami ortolana jest związane z wystąpieniem zwiększonego ryzyka drapieżnictwa. W ramach eksperymentów symulowano zwiększone ryzyko drapieżnictwa na dwa sposoby. Eksperyment pierwszy opierał się na bezpośrednim wskaźniku zagrożenia drapieżnictwem. W ramach niego prezentowano potencjalnego drapieżnika ortolana i odtwarzano jego głosy samcom terytorialnym na krótko przed symulacją wtargnięcia obcego intruza na terytorium. W eksperymencie drugim symulowano wyższe zagrożenie drapieżnictwem w sposób pośredni, poprzez odtwarzanie playbacku z głosami alarmowymi ortolana, po którym następowała symulacja wtargnięcia obcego samca na terytorium. Zgodnie z hipotezą unikania podsłuchania przewidywano, że ciche śpiewy w obu eksperymentach powinny być produkowane przede wszystkim podczas symulacji zwiększonego zagrożenia drapieżnictwem w porównaniu z kontrolami, które nie prezentowały żadnego zagrożenia. Ptaki powinny też w sytuacji zagrożenia całkowicie przełączyć się na używanie cichych sygnałów. Dodatkowo przewidywano, że podczas zabiegów z symulacją zwiększonego zagrożenia drapieżnictwem ogólna odpowiedź samców ortolana będzie słabsza w porównaniu z kontrolami, ponieważ ptaki powinny starać się zachowywać bardziej ostrożnie, by uniknąć wykrycia przez drapieżnika.

Metody

Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentów E1 i E2

Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana

Na potrzeby przedstawionych w tym rozdziale badań przed przeprowadzeniem eksperymentów nagrano i przeanalizowano repertuar śpiewu 47 samców, z czego nagrania 27 samców wykorzystano podczas pierwszego eksperymentu, a pozostałe 20 nagrań podczas drugiego. Pełne repertuary każdego z samców nagrywano przy użyciu mikrofonów Sennheiser MKH 70 z osłoną przeciwwiatrową MZH-60 osadzoną na koszu MZW 60-1 (Sennheiser Electronic GmbH & Co. KG, Wedemark, Germany), oraz Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden) i magnetofonów Marantz PMD 661 (D&M Professional). Nagrania te były później użyte do przygotowania próbek dźwięków do playbacków wykorzystywanych w eksperymentach. Wszystkie piosenki, które posłużyły do przygotowania playbacków, charakteryzowały się dobrą jakością, zostały nagrane z niewielkiej odległości podczas bezwietrznych poranków i pozbawione były szumów bądź innych zakłóceń (np. głosów innych zwierząt) w zakresie częstotliwości piosenek. Różnice w amplitudzie między piosenkami wykorzystywanymi do tworzenia playbacków były niewielkie i nie wpływały na strukturę odtwarzanych piosenek. Pozycja każdego nagrywanego samca została określona przy użyciu odbiorników GPS GPSMAP 76CSx (Garmin Ltd.). Nagrania zostały pozyskane pod koniec kwietnia i na początku maja 2014 r., kiedy niesparowane samce rywalizowały o terytoria o niestabilnych jeszcze granicach. Teren badań był w tym czasie kontrolowany codziennie, niezależnie przez dwie osoby, aby wychwycić wszystkie pojawiające się samce i dobrze oznaczyć granice tworzących się terytoriów.

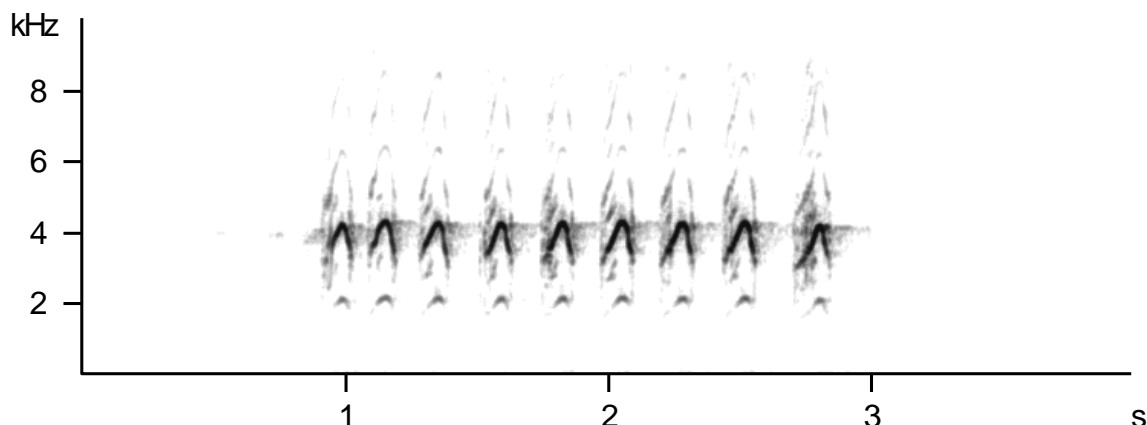
Piosenki wykorzystane w playbackach były modyfikowane w bieżącej wersji programu bioakustycznego Avisoft SASLab Pro 5.x (Specht 2014). Z nagrań usuwano szumy za pomocą filtra górno-przepustowego FIR (ang. *Finite Impulse Response time domain filter*) na poziomie 500 Hz. Amplituda próbek śpiewu została ujednolicona przy użyciu funkcji *Change volume* do poziomu 86 dB SPL mierzonej w odległości 1 m (korekcja częstotliwości A, szybkość reakcji miernika FAST = 200 ms; pomiar wykonany miernikiem CHY 650 Sound Level Meter (Firemate Co., Ningbo, China). Dobrane wartości odzwierciedlały naturalną, przeciętną amplitudę śpiewu terytorialnego samców ortolana zmierzoną w terenie (Skierczyński et al. 2007). Każdy playback śpiewu ortolana składał się z 12 piosenek o tej

samej amplitudzie, najpierw odtwarzano sześć piosenek pierwszego losowo wybranego typu śpiewu, a następnie sześć kolejnych drugiego typu. Repertuary wszystkich nagranych samców składały się z przynajmniej dwóch typów śpiewu, jeśli było ich więcej to do przygotowania playbacków użyto dwóch najczęściej występujących typów z repertuaru samca. Zastosowany w playbackach sposób prezentacji typów śpiewu w czasie jest typowy dla samców śpiewających w terytoriach (Cramp & Perrins 1994).

Próbki dźwiękowe głosów pustułki wykorzystanych w eksperymencie E1

Głosy pustulek wykorzystane w eksperymencie pochodziły z nagrań dostępnych komercyjnie, z których wybrano dobre jakościowo fragmenty i przygotowano 15-to minutowy playback symulujący naturalną aktywność ptaków (Ryc. 3). Playback składał się z okresu odtwarzania głosów przedzielonych odstępami ciszy. Podstawowy powtarzany fragment trwał ok. 185 s i składał się z sekwencji: 30 s głosów, 39 s ciszy, 24 s głosów, 40 s ciszy, 16 s głosów i ciszy 36 s. Fragment ten w ciągu 15 minut został powtórzony 6-o krotnie, z tym że w ostatnim powtórzeniu pominięto ostatni, 36-o sekundowy fragment (co daje sumarycznie $6 \times 185 - 36 \approx 900$ s ≈ 15 minut; dla uproszczenia pominięto dziesiątne części powtarzanych fragmentów). Amplituda odtwarzanych głosów utrzymana była na naturalnym poziomie (88 – 91 dB SPL w odległości 1 m).

W eksperymencie E1 do odtworzenia głosów pustułki (*Falco tinnunculus*) użyto odtwarzacza Apple iPod Nano 5th generation player (Shenzhen, China) i głośnika UE BOOM (Logitech International).



Ryc. 3. Spektrogram głosów pustułki użytych do playbacku głosów drapieżnika w eksperymencie E1.

E2

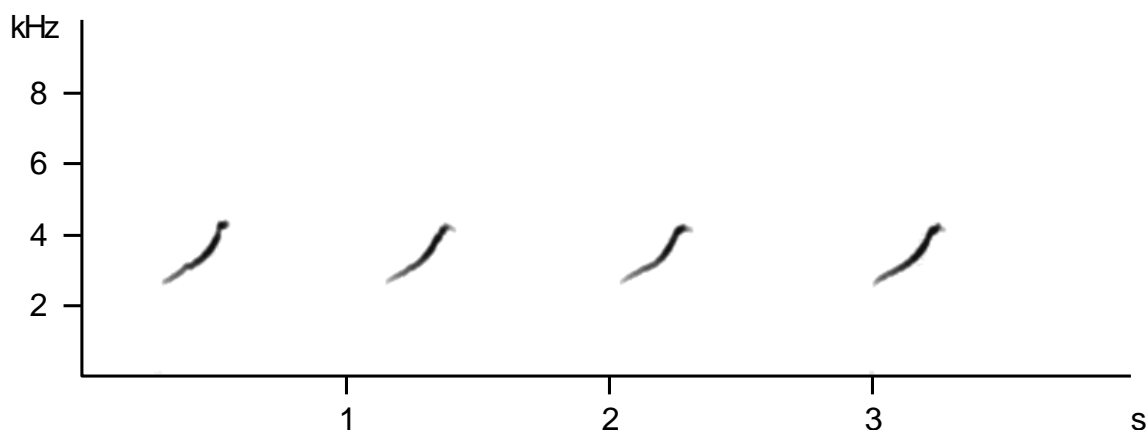
Do playbacków głosów alarmowych ortolana użyto głosów nagranych podczas wcześniejszych eksperymentów na tym gatunku. W pierwszym rzędzie dokonano selekcji nagrań koncentrując się na znalezieniu jak najlepszych jakościowo próbek głosów. W tym celu przeszukano 56 nagrań własnych z wcześniejszych eksperymentów, zawierających od kilkunastu do ponad 200 głosów. Głosy ortolana są, podobnie jak w wypadku wielu innych gatunków ptaków śpiewających, bardzo stereotypowe. Ponieważ jednak nie został do tej pory formalnie opisany poziom indywidualności cech takich głosów, to w eksperymentach zdecydowano się użyć pozbawionych cech indywidualnych głosów syntetycznych, które utworzono na bazie próbek naturalnych. Na bazie 26 głosów naturalnych *Tseep Tju* pochodzących od 26 samców utworzono jeden plik o naturalnych odstępach między głosami (Ryc. 4). Następnie utworzono sonogram w programie Avisoft SASLab Pro, przeskanowano go używając funkcji *Scan of frequency contour and amplitude envelope*, oraz zapisano wynik w postaci pliku dźwiękowego PCM WAV (próbkowanie 48 kHz, jakość 16 bit). W funkcji skanowania sonogramu zastosowano automatyczną, trzypoziomą funkcję wyróżniania oddzielnych elementów sygnału i odpowiedni poziom wyróżniania dźwięków w stosunku do maksymalnej amplitudy. Bazując na wcześniejszych doświadczeniach w przygotowywaniu takich próbek, ustalono pewne parametry początkowe, które następnie optymalizowano tak, aby uzyskane głosy syntetyczne zarówno w brzmieniu, jak i na sonogramie nie wyróżniały się od naturalnych i aby w pliku nie pojawiały się żadne artefakty akustyczne. Uzyskane głosy zarówno w próbach testowych z ptakami, jak i w późniejszych eksperymentach wywoływały reakcję ortolanów. W czasie pierwszej minuty zabiegu w eksperymencie E2 odtwarzano 26 głosów *Tseep* i 26 głosów *Tju* w kolejności naprzemiennej *Tseep – Tju*, tak jak najczęściej występują one w naturalnym kontekście. Amplituda odtwarzanych głosów oscylowała w granicach naturalnych i była w naturalny sposób zmienna w obrębie minuty (78 – 88 dB SPL w odległości 1 m).



Ryc. 4. Spektrogram głosów *Tseep-Tjut* ortolana użytych do playbacku z głosami alarmowymi w eksperymencie E2.

Głosy kontaktowe zięby *Weet* do kontroli poszczególnych eksperymentów przygotowano w analogiczny sposób (Ryc. 5). Bazując na licznych własnych nagraniach gatunku (Deoniziak & Osiejuk 2016) utworzono bazę dobrych jakościowo głosów typu *Weet*, które następnie posłużyły do syntezy głosów. Odtwarzano 59 głosów zięby w czasie 1 minuty kontroli w eksperymencie E2 naśladując naturalne tempo ich wydawania oraz amplitudę (82 – 86 dB SPL w odległości 1 m). Głosy kontaktowe zięby zostały wykorzystane jako kontrola, ponieważ praktycznie w każdym terytorium badanych ortolanów gatunek ten występował i od czasu do czasu wydawał głosy. Jednocześnie głosy te nie niosą, według mojej wiedzy, informacji o żadnym potencjalnym zagrożeniu drapieżnictwem bądź konkurencją dla ortolana. Użyte głosy syntetyczne niejednokrotnie wywoływały odpowiedź zięb, zarówno głosową jak i ruchową (zbliżanie się do głośnika), należy więc założyć, że dobrze imitowały naturalne.

W eksperymencie E2, do odtwarzania playbacków z piosenkami i głosami ortolana oraz głosami zięby użyto dyktafonów Olympus LS-12 (Olympus, Tokyo) i głośników UE BOOM (Logitech International).



Ryc. 5. Spektrogram głosów *Weet* zięby użytych do playbacku z głosami kontaktowymi w eksperymencie E2.

Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E1

Podczas eksperymentu E1 nagrywano reakcję wokalną samców ortolana przy zastosowaniu macierzy mikrofonowej składającej się z magnetofonu Edirol R-4 Pro 4-channel Portable Recorder and Wave Editor (Roland Co., Hamamatsu, Japan) i czterech mikrofonów o dookólnej charakterystyce (Sennheiser ME 62 z zasilaczami K6, osadzonych wewnątrz osłony przeciwwiatrowej MZW20-1 na tłumiącym drgania uchwycie MZS20-1; Sennheiser Electronic GmbH & Co. KG, Wademark, Germany). Mikrofony połączone były z nadajnikami Sennheiser SKP 3000, które przekazywały sygnał do dystrybutora sygnału Sennheiser QP 3041 z zasilaczem NT 3-XLR 4, z którego sygnał przekazywany był do czterokanałowego magnetofonu Edirol R4-Pro poprzez odbiorniki Sennheiser EK 3241. Odpowiedni poziom sygnału zapewniała antena kierunkowa Sennheiser A 2003 UHF z dwoma wzmacniaczami antenowymi Sennheiser AB 3 o mocy 10 dB. Dzięki temu macierz działała w układzie nie wymagającym zastosowania kabli, co ułatwiało i przyspieszało jej rozstawienie w terenie. Mikrofony były rozmieszczone na tyczkach, na planie czworoboku, w jego kątach. Każdy mikrofon w macierzy był oddalony od pozostałych o kilka-kilkanaście metrów. Odległości między nimi mierzono po każdym eksperymencie przy użyciu dalmierza laserowego Yardage Pro Sport 450 (Bushnell Outdoor Products, USA) z dokładnością 1 m. Pomiar te były niezbędne dla przeprowadzenia późniejszej analizy miejsc z których śpiewały reagujące ptaki, oraz amplitudy ich śpiewu. Do namierzania pozycji ptaków w przestrzeni używano programu XBAT v. 0.6.1.1 (Cornell Lab Ornithology) pracującego w środowisku MatLab (Mathworks Co). Niezależnie od nagrywania macierzą mikrofonową, jeden z obserwatorów nagrywał ptaka przy pomocy magnetofonu Marantz PMD 661 (D&M

Professional) i mikrofonu Telinga Pro 8 (Telinga Microphones). Ze względu na wysoką kierunkowość użytego mikrofonu, takie nagrania szczególnie dobrze nadawały się do zliczania wszelkich cichszych sygnałów i weryfikacji nagrań z macierzy mikrofonowej.

Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E2

Podczas drugiego eksperymentu reakcję wokalną samców na playback nagrywano przy użyciu magnetofonu Marantz PMD 661 (D&M Professional) i mikrofonu Telinga Pro 8 (Telinga Microphones). Dodatkowo rozmieszczano macierz mikrofonową złożoną z trzech dyktafonów Olympus LS-12 (mikrofony z dedykowanymi przeciwwietrznymi osłonami mikrofonowymi Rycote) rozmieszczonych na statywach na planie trójkąta, gdzie dyktafony stanowiły jego wierzchołki. Nagrania z dyktafonów były synchronizowane akustycznie przed ich rozstawieniem, i posłużyły, podobnie jak w eksperymencie *E1*, do wspomagania określania przemieszczeń reagującego ptaka i amplitudy jego piosenek.

Niezależnie od nagrań mikrofonem kierunkowym i macierzą, jeden z eksperymentatorów dyktował na rejestrator Olympus Ls-11 zachowanie ptaka poprzez zewnętrzny mikrofon podpięty w odległości 10 cm od ust. Umożliwiło to śledzenie zachowania ptaków z użyciem lornetki przez cały eksperyment.

Procedury przeprowadzania eksperymentów

Eksperyment E1

Eksperyment E1 był przeprowadzany w dniach 30 kwietnia – 12 maja 2014 roku w godzinach 5:00 – 10:00 w Wielkopolskim Parku Narodowym i okolicach (koordynaty środka powierzchni badawczej 52° 17' N i 16° 56' E).

Każdy samiec został poddany procedurze zabiegu i kontroli, które wykonywane były w losowej kolejności. Każdy zabieg i kontrola składał się z czterech etapów (Tabela 1). W pierwszym etapie w trakcie zabiegu (PREDATOR PRESENTATION), przez 15 minut prezentowano w terytorium ortolana wypchaną pustułkę i odtwarzano jej głosy (patrz opis próbek do playbacku powyżej). Ptak był przymocowany do tyczki na wysokości około 2 m w pozycji siedzącej, pod nim zamocowany był głośnik UE BOOM w neutralnym kolorze, z

którego odtwarzano głosy. Głosy odtwarzano cyklicznie, w sposób imitujący naturalną wokalizację, zgodnie z zaprezentowanym wcześniej schematem. W czasie mocowania tyczki do ziemi pustułka była zakryta czarnym workiem, dopiero tuż przed rozpoczęciem playbacku worek zdejmowano i drapieżnik mógł być zaobserwowany przez ortolana. Drapieżnika montowano tak, aby znajdował się około 30 m od śpiewającego ortolana i mógł być przez niego zauważony. Po 15 minutach prezentacji ptaka zakrywano, a playback wyłączał się automatycznie. Prezentacja drapieżnika miała za zadanie wywołanie wrażenia podniesionego poziomu zagrożenia drapieżnictwem, poprzez symulację obecności potencjalnego drapieżnika, choć nie chodziło o to, aby drastycznie wystraszyć samca i sprowokować go do ucieczki. Następnie przystępowano do kolejnych faz eksperymentu. W trakcie kontroli, w analogicznej fazie eksperymentu E1, z głośnika nie odtwarzano dźwięków i nie prezentowano wypchanego drapieżnika.

Tabela 1. Schemat planu eksperymentu E1.

Eksperyment	Wielkość próby	Doświadczenie	Faza eksperymentu			
			PREDATOR- PRESENTATION	PRE- PLAYBACK	PLAYBACK	POST-PLAYBACK
E1 (macierz 4 mikrofonów)	N = 27	Zabieg	Prezentacja wypchanej pustułki i jej głosów	-	Prezentacja wypchanego samca ortolana + 12 głośnych piosenek z 2 typów	Prezentacja wypchanego samca ortolana
		Kontrola	-	-	Prezentacja wypchanego samca ortolana + 12 głośnych piosenek z 2 typów	Prezentacja wypchanego samca ortolana

W fazie drugiej (PRE-PLAYBACK), trwającej 2 minuty, nagrywano śpiewającego ortolana, aby uzyskać informację o jego naturalnej aktywności wokalne. W fazie trzeciej (PLAYBACK) prezentowano wypchanego samca ortolana (okaz udostępniony z kolekcji Muzeum i Instytutu Zoologii PAN w Warszawie) na tyczce i odtwarzano przez 2 minuty 12 piosenek należących do 2 różnych typów śpiewu (patrz opisany wyżej sposób przygotowywania próbek do playbacku). Podobnie jak w przypadku prezentacji drapieżnika, wypchany ortolan zasłonięty był workiem i prezentowany dopiero tuż przed rozpoczęciem playbacku śpiewu. Ortolan był prezentowany w innym miejscu niż pustułka i w takiej odległości od śpiewającego samca, aby dobrze symulować wkroczenie w jego terytorium (20-

40 m, w zależności od konfiguracji terenu). Po zakończeniu playbacku śpiewu ortolana, samca ponownie zakrywano i rozpoczynał się czwarty etap eksperymentu (POST-PLAYBACK), kiedy to przez kolejne 2 minuty nagrywano samca i rejestrowano jego zachowanie.

Podsumowując, kontrola w eksperymencie wyglądała identycznie jak zabieg, z tą różnicą, że w fazie pierwszej nie prezentowano wypchanego drapieznika i nie odtwarzano jego głosów. Rozstawiano jedynie sprzęt do eksperymentu i odczekiwano taki sam czas bez ingerencji. Kolejność doświadczeń przeprowadzanych z kolejnymi samcami była losowa dla wykluczenia jej wpływu na zachowanie ptaków.

Eksperyment E2

Eksperyment E2 był przeprowadzany w dniach 3-19 maja 2016 roku w godzinach porannych między 5:00 a 10:00 na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego i okolic – tym samym obszarze, na którym przeprowadzano eksperyment E1.

Tabela 2. Schemat planu eksperymentu E2.

Eksperyment	Wielkość próby	Doświadczenie	Faza eksperymentu				
			PRE-PLAYBACK	CALLS-PLAYBACK	GAP	PLAYBACK	POST-PLAYBACK
E2 (macierz z 3 mikrofonów)	N = 20	Zabieg	-	Syntetyczne głosy alarmowe	-	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	-
		Kontrola	-	Syntetyczne głosy kontaktowe zięby	-	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	-

Każdy eksperyment składał się z dwóch doświadczeń przeprowadzanych na tych samych osobnikach: zabiegu i kontroli. Te z kolei składały się z pięciu etapów (Tabela 2): 2 minut przed playbackiem (PRE-PLAYBACK), 1 minuty playbacku z głosami alarmowymi (ALARM-ORTOLAN lub odpowiednio CONTROL-CHAFFINCH), 30 sekund przerwy w odtwarzaniu nagrań (GAP), 2 minut playbacku ze śpiewem ortolana (PLAYBACK) i dwóch minut obserwacji po playbacku (POST-PLAYBACK). Do przeprowadzenia eksperymentu użyto opisaną wcześniej macierzy mikrofonowej składającej się z trzech mikrofonów ustawionych w terytorium danego samca oraz standardowych mikrofonów i rekorderów.

Playbacki odtwarzano przy zastosowaniu głośnika UE BOOM (Logitech International) umiejscowionego w granicach terytorium. Eksperyment przeprowadzano tylko wtedy, jeśli dany samiec śpiewał w obrębie własnego terytorium.

Każdy z 20 samców był testowany dwukrotnie (podczas kontroli i podczas zabiegu) w odstępach jedno- dwudniowych. Do eksperymentu na każdym samcu użyto innych nagrań (tj. od innych samców) i dodatkowo nagrania te były również inne od tych wykorzystanych do eksperymentu E1.

Kontrola w eksperymencie E2 różniła się od zabiegu jedynie tym, iż w fazie pierwszej zamiast głosów alarmowych ortolana odtwarzano głosy kontaktowe zięby. Do obserwacji i nagrania reakcji samców użyto sprzętu wykorzystanego w eksperymencie E1.

Procedury pomiaru amplitudy śpiewu ortolana

Zliczanie i kategoryzacja piosenek zaśpiewanych przez samce jako głośne bądź ciche była wykonywana z dużą rozwagą. Wcześniejsze eksperymenty na ortolanie (własne obserwacje niepublikowane) i na wróblu śpiewnym (Searcy & Nowicki 2006) pokazały, że gdy ptaki śpiewają ze stałego dystansu do obserwatora i zmieniają natężenie sygnału, jest to łatwe do wychwycenia przez doświadczonego obserwatora. Porównanie głośnych i cichych piosenek pokazało również, iż w przypadku ortolana różnice w amplitudzie wynoszą co najmniej 12-15 dB). W celu obiektywnej kategoryzacji początkowo zastosowano dwuetapową procedurę. Po pierwsze, w każdym eksperymencie obie nagrywające osoby dyktowały do rekorderów, gdy według nich dana piosenka zaśpiewała była ciszej niż standardowa głośna piosenka. Choć główny ciężar spoczywał tutaj na notowaniu tego przez osobę, która zajmowała się rejestracją zachowania ptaków, ponieważ w sensie technicznym było to dla niej łatwiejsze (lepsza obserwacja sceny eksperymentu, brak słuchawek na uszach itp.). Po drugie, nagrania z macierzy mikrofonowych zostały wykorzystane do określenia pozycji nadawcy śpiewu z pomocą algorytmów lokalizacyjnych programu XBAT (v. 0.6.1, Cornell Lab of Ornithology), podobnie jak we wcześniejszych badaniach nad derkaczem *Crex crex* (Ręć & Osiejuk 2010). Zlokalizowane w przestrzeni piosenki posłużyły do pomiarów względnej amplitudy, która była wyskalowana na podstawie specjalnie przygotowanych nagrań. Nagrania do kalibracji składały się z 64 piosenek ortolana o różnej amplitudzie, których rzeczywista amplituda została zmierzona bezpośrednio decybelomierzem CHY650 sound level meter. Następnie nagranie to było odtwarzane w terenie na różnych odległościach

i dla uzyskanych w ten sposób nagrań zmierzono amplitudę względną za pomocą funkcji *Inband Power* (dB) w programie Raven Pro 1.4 (Cornell Lab of Ornithology). Stwierdzono, iż korelacja między rzeczywistą amplitudą i pomiarem w programie Raven Pro jest bardzo wysoka ($r = 0,92$, $P < 0,001$). W oparciu o te pomiary porównywano amplitudę względną piosenek odnotowanych jako ciche z wynikiem pomiaru w Raven Pro skorygowanym do standardowego dystansu pomiarowego bazując na zasadzie 6 dB spadku natężenia wraz z podwojeniem odległości między nadawcą a miejscem pomiaru. Założono, iż ciche piosenki to takie, których amplituda jest ≤ 12 dB w porównaniu do przeciętnej amplitudy 86 dB w odległości 1 m. Bazując na tych pomiarach, stwierdzono iż określanie natężenia śpiewu przez obserwatora jest zgodne z pomiarami i w 95% przypadków kategoryzacja piosenek jako ciche bądź głośne była taka sama. Dlatego też w następnych eksperymentach metody pomiarowej używano wyłącznie w przypadku piosenek, co do których były wątpliwości co do klasyfikacji przez obserwatora.

Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentów

W analizach uwzględniono następujące typy zachowań obserwowanych podczas przeprowadzania eksperymentu: opóźnienie do pierwszego przelotu (s), opóźnienie do przybycia na odległość ≤ 5 m do głośnika, z którego odtwarzano playback (s), opóźnienie do pierwszego przelotu mierzone od rozpoczęcia odtwarzania nagrań głosów (s), opóźnienie do pierwszego przelotu po rozpoczęciu odtwarzania nagrań śpiewu ortolana (s), najmniejszy dystans do głośnika (m), sumaryczny czas spędzony w odległości ≤ 5 m od głośnika (s), liczba lotów, piosenek głośnych (typowych), piosenek cichych i głosów podczas wszystkich pięciu etapów eksperymentu.

Analiza statystyczna

W eksperymencie E1 przeanalizowano wyniki dla 27 samców, a w eksperymencie E2 dla 20 samców, w obu przypadkach każdy ptak był testowany dwukrotnie. Do analizy sparowanych doświadczeń z wypchanym ptakiem i/lub playbackiem zastosowano uogólnione modele liniowe mieszane (GLMM), w których czynnikiem losowym były osobniki, na których wykonywano eksperymenty. Dla każdego eksperymentu przeprowadzono dwa typy

analiz. W pierwszej analizie starano się ocenić ogólne różnice w odpowiedzi na zabieg i kontrolę. W tym celu w pierwszej kolejności wykonano analizę składowych głównych (PCA) na bazie zmiennych oryginalnych. Następnie odpowiednimi modelami przeanalizowano ocenę różnic w odpowiedzi mierzonej składowymi głównymi, przy uwzględnieniu tożsamości samców.

Drugi typ analiz koncentrował się natomiast na badaniu wpływu zmiennych niezależnych na pojawianie się i liczbę cichych piosenek w poszczególnych eksperymentach (zabieg / kontrola) i etapach tych eksperymentów. Podejście takie zastosowano, ponieważ pojawianie się cichych śpiewów było zjawiskiem stosunkowo rzadkim, którego analiza jedynie wraz z szeregiem innych zmiennych nie oddawałaby dobrze jego specyficznej charakterystyki. W tych analizach zastosowano również analogiczne modele GLMM, z tym że oparte o procedurę ‘*mepoisson*’ lub ‘*menbreg*’ (*multilevel mixed-effects models*) w programie STATA, które umożliwia analizę danych o rozkładzie Poisson’a i ujemnym dwumianowym.

Procedura wyboru najlepszego modelu GLMM polegała na, w pierwszej kolejności, sprawdzeniu wpływu czynnika podstawowego: typu doświadczenia – zabieg lub kontrola, na poszczególne zmienne zależne, a następnie dodawaniu kolejnych czynników i współzmiennych oraz interpretowaniu wyników z uzyskanych modeli. Wybór najlepiej dopasowanego bądź dopasowanych modeli był podejmowany na podstawie wartości kryteriów informacyjnych AIC w wersji skorygowanej dla niewielkiej wielkości próby, tj. AICc. Niższe wartości AICc wskazują na lepsze dopasowanie modelu do danych w analizowanej próbie (Kukier et al. 2009). Dla porównania, o ile najlepiej dopasowany model jest lepszy od pozostałych obliczalam różnice (Δ AIC) między AICc najlepszego modelu i AICc każdego kolejnego uwzględnionego w analizacji (Symonds & Moussalli 2011). Różnica ta była wykorzystana do obliczania dwóch miar służących ocenie względnej mocy każdego z testowanych modeli: ER oraz w_i . ER to miara informująca o tym, o ile lepiej dopasowany jest najlepszy model w porównaniu z każdym kolejnym – im mniejsza wartość ER, tym dany model jest lepszy. Natomiast w_i to tak zwana waga Akaikego (Symonds & Moussalli 2011). Miara ta przyjmuje wartości od 0 do 1 i jest analogiczna do prawdopodobieństwa, że dany model jest modelem najlepszym – im jej wartość jest większa, tym dany model jest lepiej dopasowany (Symonds & Moussalli 2011). W pracy skupiam się głównie na modelach najlepiej dopasowanych o Δ AIC_C < 2 (Arnold 2010, Burnham & Anderson 2002, Burnham et al. 2011, Symonds & Moussalli 2011). Analizy statystyczne były przeprowadzane w programie IBM SPSS Statistics v. 22 i v. 23 oraz STATA 14.2.

Wyniki

Ogólna odpowiedź na playback

Wyniki obu eksperymentów wykazały, że samce reagowały na playback obcego rywala zbliżając się do głośnika i przełączając się z trybu śpiewania na wydawanie głosów. Samce, typowo dla gatunku, po zakończeniu playbacku stopniowo zaczynały z powrotem śpiewać. Oba zachowania zostały opisane za pomocą składowych głównych (Tabela 3): PC1 odzwierciedlała zbliżanie się do głośnika, natomiast PC2 – odpowiedź wokalna. Składowa PC1 wyjaśniała 40,10% wariancji całkowitej zmiennych oryginalnych, a składowa PC2 – 28,51%. Obie składowe wyjaśniały w sumie 68,61% wariancji całkowitej. Test sferyczności Bartletta'a wynosił $\chi^2 = 306,196$, $df = 21$, $P < 0,001$, miara Kaiser-Meier-Olkin'a adekwatności doboru próby wyniosła 0,776.

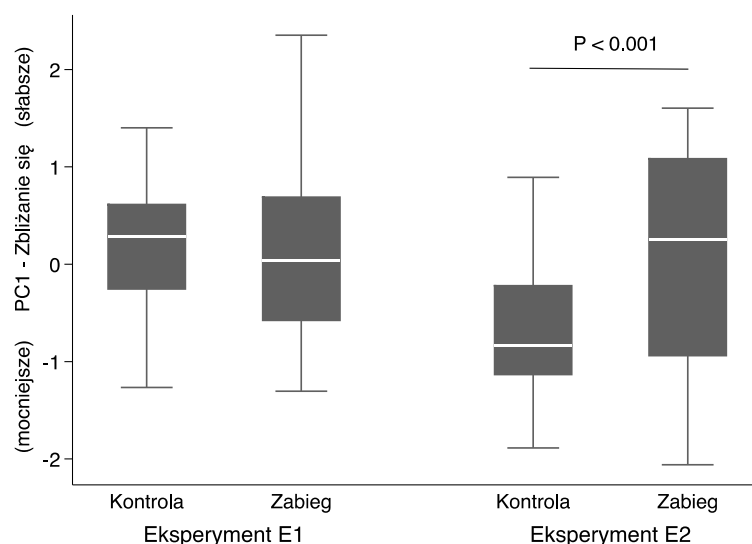
Tabela 3. Wartości własne, % wyjaśnionej wariancji całkowitej i wagi zmiennych oryginalnych pierwszych dwóch składowych głównych wyodrębnionych z siedmiu zmiennych oryginalnych charakteryzujących odpowiedź na playback podczas obu eksperymentów. Miary decydujące o przyporządkowaniu do odpowiedniej składowej zaznaczono pogrubioną czcionką.

Statystyki i zmienne oryginalne	Składowa główna	
	PC1 dystans	PC2 odpowiedź wokalna
Ogółem	3,614	1,189
% wariancji	51,622	16,991
% skumulowany	51,622	68,612
Opóźnienie do przelotu	0,73	-0,04
Opóźnienie do przylotu na odległość < 5m	0,78	0,37
Czas spędzony w odległości < 5m	-0,64	-0,52
Najmniejszy dystans	0,79	0,32
Przeloty	-0,73	-0,08
Piosenki	-0,01	0,91
Głosy	-0,31	-0,81

Eksperyment E1 nie wykazał istotnych statystycznie różnic w ogólnej odpowiedzi samców ortolana na playback ze śpiewem rywala. Ptaki reagowały podczas playbacku podobnie, bez względu na to, czy wcześniej prezentowano im wypchanego drapieżnika i jego głosy (w zabiegu), czy też nie (w kontroli) (Ryc. 5-6). Mimo podlatywania bardzo blisko do prezentowanego wypchanego samca ortolana nie zaobserwowano ani razu bezpośredniego ataku na model. Przeprowadzone analizy GLMM dla obu składowych głównych wykazały, że najlepszymi przetestowanymi modelami były modele zerowe, dla których kryterium informacyjne Akaikiego osiągnęło najniższe wartości. Poza tym, żaden z testowanych czynników (włączając rodzaj zabiegu) nie wpływał istotnie na odpowiedź związaną ze zbliżaniem się do głośnika i reakcją wokalną. W przypadku wpływu rodzaju doświadczenia, istotność tego czynnika w modelach z PC1-dystans jako zmienną zależną wynosiła $P \geq 0,91$, a w modelach z PC2-odpowiedź wokalna – $P \geq 0,07$.

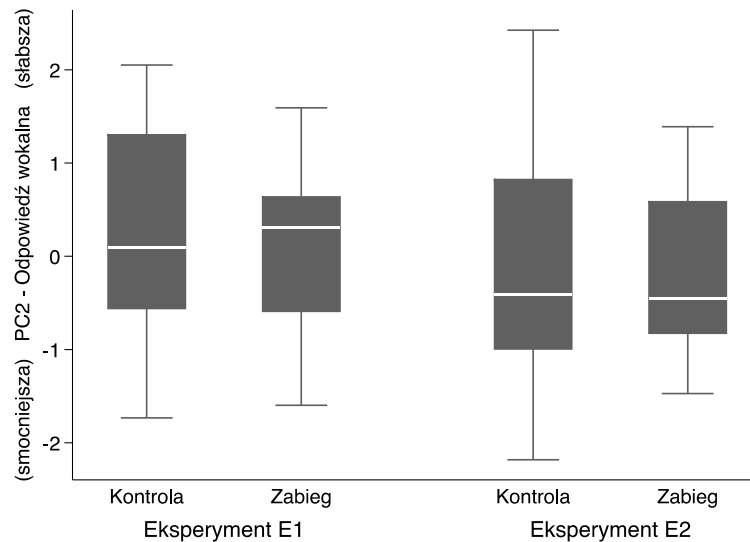
Wyniki eksperymentu E2 pozwoliły na stwierdzenie istotnych różnic w reakcji samców związanej ze zbliżaniem się do głośnika (PC1-dystans) podczas zabiegu (z głosami alarmowymi własnego gatunku) i kontroli (z głosami kontaktowymi zięby) (Ryc. 6). Najlepszy model zawierał cztery czynniki: rodzaj zabiegu, kolejność przeprowadzania eksperymentu, dystans do głośnika przed rozpoczęciem eksperymentu i liczbę piosenek śpiewanych przed playbackiem (względna siła modelu mierzona wagami Akaikiego: $w_i = 0,87$). Samce przylatywały do głośnika zdecydowanie szybciej, latały więcej i pozostawały dłużej blisko głośnika w odpowiedzi na playback z głosami kontaktowymi zięby w porównaniu z playbackiem z głosami alarmowymi własnego gatunku (efekt rodzaju zabiegu: $\beta \pm SE 0,88 \pm 0,215$, $P < 0,001$).

Stwierdzono także istotny wpływ kolejności przeprowadzania eksperymentu: samce mniej zbliżały się do głośnika, jeśli były poddawane najpierw zabiegowi, a w drugiej kolejności kontroli (efekt kolejności: $\beta \pm SE 0,63 \pm 0,270$, $P = 0,019$). Dodatkowo, stwierdzono istotne, choć w sensie wielkości wpływu niezbyt duże, wpływy dystansu początkowego i liczby piosenek śpiewanych przed playbackiem na reakcję ptaków. Samce reagowały silniej, jeśli ich dystans początkowy do głośnika był mniejszy ($\beta \pm SE 0,01 \pm 0,005$, $P = 0,007$) i jeśli śpiewały przed playbackiem więcej piosenek ($\beta \pm SE -0,05 \pm 0,018$, $P = 0,004$).



Ryc. 6. Porównanie odpowiedzi związanej z dystansem do głośnika w trakcie kontroli i zabiegu w eksperymentach E1 i E2. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

Wszystkie pozostałe modele wykazały istotny wpływ rodzaju zabiegu na zachowanie samców, ale ich $\Delta AIC_C > 2$. W eksperymencie drugim nie stwierdzono istotnego wpływu rodzaju zabiegu na odpowiedź wokalną samców (PC2-odpowiedź wokalna) (Ryc. 7). Wyróżniono dwa najlepiej dopasowane modele z $\Delta AIC_C < 2$. Pierwszy z nich, najlepiej dopasowany, zawierał w sobie takie czynniki, jak rodzaj zabiegu, kolejność przeprowadzania eksperymentu i początkowy dystans do głośnika (względna siła modelu mierzona wagami Akaikego: $w_i = 0,43$). Z kolei drugi najlepiej dopasowany model zawierał w sobie dwa czynniki: rodzaj zabiegu i kolejność przeprowadzania eksperymentu (względna siła modelu mierzona wagami Akaikego: $w_i = 0,32$). Modele te wykazały, że tylko kolejność przeprowadzania eksperymentu i dystans początkowy miały istotny statystycznie wpływ na zachowanie samców. Ptaki reagowały intensywniej, jeśli najpierw były poddawane kontroli ($\beta \pm SE 1,05 \pm 0,348$, $P = 0,003$), a w drugiej kolejności zabiegowi. Odpowiedź wokalna była również negatywnie związana z dystansem początkowym do głośnika, ale efekt ten był niewielki ($\beta \pm SE 0,01 \pm 0,006$, $P = 0,037$).

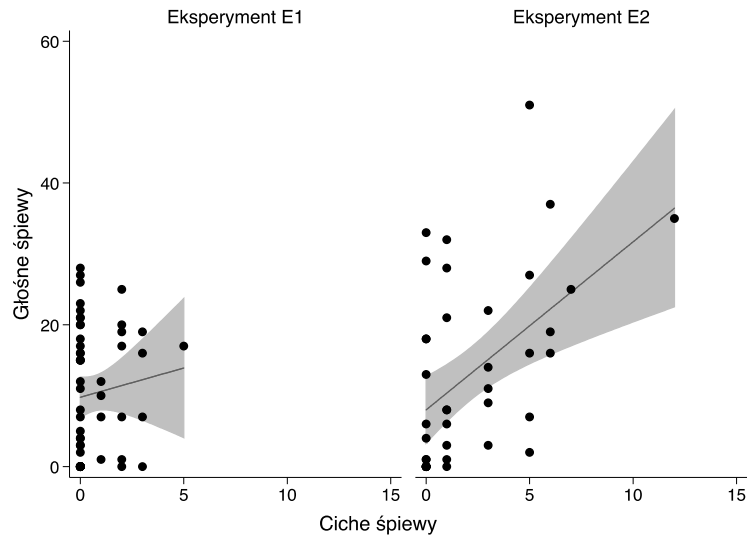


Ryc. 7. Porównanie odpowiedzi wokalne w trakcie kontroli i zabiegu w eksperymentach E1 i E2. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów

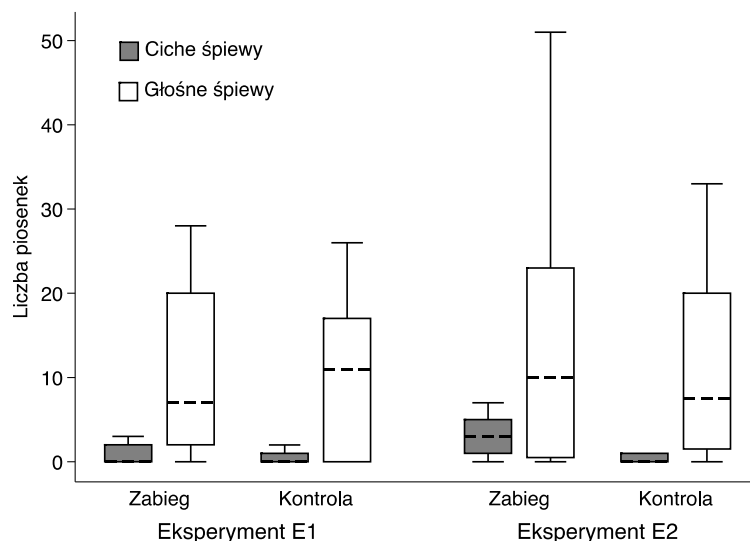
W eksperymencie pierwszym stwierdzono występowanie cichych śpiewów w trakcie 11 zabiegów (41%) i 12 kontroli (44%) podczas doświadczeń przeprowadzanych na 27 samcach testowanych dwukrotnie (Ryc. 8-9). W przeważającej większości eksperymentów obserwowano występowanie tylko jednego cichego sygnału w trakcie całego doświadczenia (zabiegu lub kontroli). Samce produkowały średnio $0,7 \pm 0,20$ cichych śpiewów w trakcie kontroli i $0,6 \pm 0,24$ w trakcie zabiegu. Liczba cichych piosenek była znacznie niższa niż piosenek głośnych produkowanych w trakcie zabiegu i kontroli (odpowiednio: $11,2 \pm 1,85$ i $9,4 \pm 1,64$).

Żaden z przetestowanych modeli mieszanych, zawierających wszystkie potencjalne czynniki mogące wpływać na reakcję samców, nie wykazał istotnego wpływu rodzaju zabiegu. Ponadto najlepszym modelem okazał się model zerowy, dla którego wartości kryterium informacyjnego Akaikego były najmniejsze. Nie stwierdzono również, by poszczególne samce wykazywały indywidualne preferencje do produkowania cichego śpiewu podczas zabiegu i kontroli (dokładny test Fishera: $P = 1,0$).



Ryc. 8. Porównanie zależności między produkcją głośnych i cichych śpiewów w eksperymentach E1 i E2 (proste regresji i 95% przedziały ufności).

W eksperymencie drugim samce produkowały ciche śpiewy podczas 16 zabiegów (80%) i 9 kontroli (45%). Samce śpiewały od 0 do 12 cichych piosenek w trakcie przeprowadzanych doświadczeń – średnio $3,1 \pm 0,69$ w trakcie zabiegu i $1,1 \pm 0,44$ w trakcie kontroli. Wartości te były niewielkie w porównaniu z liczbą śpiewanych głośnych piosenek ($12,2 \pm 2,57$ w trakcie zabiegu i $14,0 \pm 3,31$ w trakcie kontroli; Ryc. 8 i 9). Nie stwierdzono, żeby poszczególne samce wykazywały indywidualne predyspozycje do wydawania cichych śpiewów w doświadczeniach (dokładny test Fishera: $P = 0,569$). Najlepszy uogólniony model mieszany (jedyne z $\Delta AIC_C < 2$; $w_i = 0,61$) zawierał w sobie tylko jeden czynnik: rodzaj zabiegu. Wykazał istotny wpływ rodzaju zabiegu na produkcję cichych śpiewów (w kontekście występowania lub nie występowania cichych sygnałów, a nie ich liczby). Samce częściej produkowały ciche śpiewy w ramach zabiegu w porównaniu z kontrolą ($\beta \pm SE -2,19 \pm 1,05$, $P = 0,037$) (Ryc. 9).



Ryc. 9. Porównanie liczby cichych i głośnych piosenek śpiewanych przez samce podczas zabiegów i kontroli w eksperymentach E1 i E2. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

Dyskusja

Wyniki otrzymane w obu przeprowadzonych eksperymentach wykazały, że samce ortolana reagowały na symulowanego obcego intruza w terytorium poprzez zbliżanie się do niego i wydawanie głosów zamiast śpiewu. Nie stwierdzono żadnych istotnych różnic między zabiegami w odpowiedzi samców testowanych w ramach eksperymentu pierwszego, co wskazuje na to, że prezentacja wypchanego drapieżnika i odtwarzanie jego głosów nie wpływało na zachowanie badanych ptaków. Samce testowane w ramach tego eksperymentu śpiewały ogólnie niewiele cichych piosenek. Nie stwierdzono też istotnych różnic w produkcji tych sygnałów między zabiegiem a kontrolą. Tym samym wyniki te nie poparły hipotezy unikania podsłuchania przez drapieżnika. W przypadku eksperymentu drugiego stwierdzono istotne różnice w odpowiedzi samców na zabieg i na kontrolę. Samce reagowały silniej (szybciej i bliżej podlatywały do głośnika) podczas kontroli niż podczas zabiegu. Wyniki te sugerują, że ich odpowiedź po playbacku z głosami kontaktowymi zięby była bardziej bezpośrednia niż po playbacku z głosami alarmowymi ortolana. Ponadto, badane samce produkowały więcej cichych śpiewów podczas zabiegu w porównaniu z kontrolą. Tak więc głosy alarmowe odtwarzane przed symulowanym wtargnięciem rywala na terytorium miały dwójaki wpływ na zachowanie samców: po pierwsze, opóźniały przylot blisko

głośnika, z którego odtwarzano playback, a po drugie powodowały zwiększenie produkcji cichych śpiewów.

Zagadnienie potencjalnej funkcji cichego śpiewu w kontekście unikania podsłuchania przez drapieżnika w trakcie agonistycznej interakcji z rywalem zostało do tej pory zbadane jedynie u pasówki śpiewnej (*Melospiza melodia*) (Searcy & Nowicki 2006, Akçay et al. 2015) w ramach dwóch niezależnych eksperymentów o nieco odmiennej metodyce. Searcy & Nowicki (2006) testowali tę kwestię wykorzystując playback z głosami alarmowymi pasówki śpiewnej. Głosy alarmowe stanowiły tu pośredni wskaźnik obecności drapieżnika. Z kolei Akçay et al. (2015) wykorzystali playback z głosami drapieżnika, jako bezpośredni wskaźnik obecności drapieżnika. Wyniki obu tych badań wykazały, że ciche śpiewy nie pełnią roli w unikaniu podsłuchania przez drapieżnika w trakcie agresywnej interakcji z rywalem. W przypadku badania pierwszego, Searcy & Nowicki (2006) zaobserwowali zależność odwrotną od oczekiwanej. W odpowiedzi na głosy alarmowe pasówki śpiewnej, samce tego gatunku wydawały mniej cichych śpiewów, niż w odpowiedzi na, stanowiący kontrolę, śpiew lasówki złotawej (*Dendroica petechia*) współdzielącej z pasówką środowisko. Natomiast Akçay et al. (2015) nie zaobserwowali istotnej różnicy między produkcją cichych śpiewów przez pasówkę w odpowiedzi na playback z głosami alarmowymi drapieżnika i głosami gatunku kontrolnego – dzięcioła różowoszyjnego (*Colaptes auratus*). Jednak w tym przypadku badacze odnotowali, że pasówki produkowały mniej piosenek w odpowiedzi na playback obcego gatunku, czy to drapieżnika, czy dzięcioła. Mimo to odróżniały drapieżnika od gatunku kontrolnego: pozostałe zachowania samców pasówki śpiewnej (machanie skrzydłami, wydawanie głosów alarmowych) pojawiały się istotnie częściej w odpowiedzi na drapieżnika niż na dzięcioła. Oba przedstawione badania nie wsparły hipotezy unikania podsłuchania przez drapieżnika. Samce pasówki śpiewnej nie zmieniały śpiewu z głośnego na cichy w odpowiedzi na zagrożenie drapieżnictwem, mimo że drapieżnik był przez nie postrzegany jako zagrożenie.

Wyniki otrzymane w przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie pierwszym wykazały, że samce ortolana nie zmieniały swojego zachowania w sytuacji zagrożenia potencjalnym drapieżnikiem prezentowanym jako wypchany ptak wraz z odtwarzanymi głosami. Możliwe, że pomimo starań w wyborze odpowiedniego modelu drapieżnika, wybór ten był niewłaściwy. Obserwacje behawioralne badanej populacji ortolana są prowadzone już od dwudziestu lat i podczas tego okresu nie obserwowano ani jednego ataku drapieżnika na dorosłego samca ortolana. W związku z tym trudno jest ocenić, jaki gatunek jest drapieżnikiem ortolana i na ile jest groźny dla dorosłego osobnika. Również w literaturze nie

ma żadnych informacji na ten temat, poza obserwacjami tendencji do zasiedlania przez ortolana terenów bardziej oddalonych od gniazd pustułki (Suhonen et al. 1994). W związku z tym, wybór drapieznika do prezentowanych tu badań opierał się na selekcji pod kątem gatunków współwystępujących z ortolanem w środowisku o danej charakterystyce, obserwowanych na terenie badań i preferujących ofiary podobne do ortolana pod względem rozmiaru i pokrewieństwa gatunkowego. Kolejnym wyjaśnieniem braku reakcji ortolana na wypchanego drapieznika może być to, że samce ortolana mogły nie traktować nieruchomego, siedzącego i wydającego głosy modelu jako zagrożenie. W związku z powyższym, należy bardzo ostrożnie podchodzić do interpretacji wyników otrzymanych w eksperymencie pierwszym i nie traktować ich jako potwierdzenie lub negację hipotezy unikania podsłuchania przez drapieznika.

Wyniki eksperymentu drugiego na pierwszy rzut oka zdają się potwierdzać hipotezę unikania podsłuchiwania: nagrywane samce słabiej reagowały na wtargnięcie rywala do terytorium i używały cichych śpiewów w odpowiedzi na głosy alarmowe swojego gatunku. Jednak taka interpretacja wyników może być myląca. Zbliżanie się do głośnika (rywala) jest stosunkowo łatwe w interpretacji. Jest to też typowa reakcja samców ortolana badanych eksperymentalnie w różnych kontekstach. Samce podlatują do głośnika wcześniej, jeśli odpowiadają na silniejszy bodziec, np. na wtargnięcie obcego samca w porównaniu z wtargnięciem sąsiada (Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010), na znane typy śpiewu rywala w porównaniu z typami obcymi, z innego dialektu (Osiejuk et al. 2007a, Osiejuk et al. 2012), czy wydłużone piosenki w porównaniu ze strofami przeciętnej długości oraz na piosenki przeciętnej długości w porównaniu z krótkimi (Osiejuk & Jakubowska 2017). Siła odpowiedzi u tego gatunku jest również zależna od wieku – młode, niedoświadczone samce w drugim roku kalendarzowym są bardziej ostrożne w zbliżaniu się do silnie grożącego bodźca, w porównaniu z samcami starszymi (Osiejuk et al. 2007b). Ze względu na to, że w prezentowanych badaniach do symulowania wtargnięcia intruza na terytorium wykorzystano playbacki z nagraniami obcego śpiewu z lokalnej populacji (zarówno w zabiegu, jak i w kontroli), wolniejsze zbliżanie się do bodźca w trakcie zabiegu może być interpretowane jako bardziej ostrożna odpowiedź wynikająca z usłyszanych wcześniej głosów alarmowych. Kluczowym pytaniem w przypadku takiej interpretacji jest to, czy użyte do stymulacji samców głosy alarmowe były głosami pełniącymi funkcję w kontekście związanym z zagrożeniem drapieżnictwem. Użyte do playbacku głosy alarmowe (*Tseep-Tju*) są najczęściej wykorzystywanymi w kontekście alarmowym głosami

wydawanymi przez obie płcie u ortolana (Andrew 1957a, Andrew 1957b, Cramp & Perrins 1994). Mogą być jednak wykorzystywane też w innych kontekstach (Conrads 1971). Podczas wieloletnich obserwacji tego gatunku były obserwowane również w sytuacji wtargnięcia człowieka na terytorium, zwłaszcza gdy człowiek podchodził blisko do gniazda (też Cramp & Perrins 1994). oraz podczas agresywnych interakcji między samcami (m.in. Skierczyński et al. 2007, Osiejuk & Jakubowska 2017).

Zgodnie z hipotezą unikania podsłuchania przez drapieżnika przewidywano, że samce będą śpiewać ciche piosenki częściej w sytuacji dużego ryzyka drapieżnictwem, niż gdy tego ryzyka nie będzie. Rzeczywiście, stwierdzono używanie przez samce większej liczby cichych śpiewów podczas zabiegu w porównaniu z kontrolą w trakcie eksperymentu drugiego. Jednak, jeżeli ciche śpiewy mają służyć uniknięciu podsłuchania przez drapieżnika, to w sytuacji zagrożenia drapieżnictwem ptaki powinny całkowicie przełączać się z trybu śpiewania głośno na śpiewanie cicho, ponieważ nawet kilka głośnych piosenek może grozić wykryciem przez drapieżnika. W przedstawionych badaniach nie stwierdzono takiego efektu. Samce ortolana produkowały więcej cichych śpiewów w trakcie zabiegu w porównaniu z kontrolą, ale ich liczba była mimo wszystko mniejsza niż produkowanych piosenek głośnych. Ponadto, mimo istotnych różnic w eksperymencie drugim między produkcją cichych śpiewów w zabiegu i w kontroli, u 45% badanych samców obserwowano ciche śpiewy również w trakcie kontroli. Z kolei w eksperymencie pierwszym, w którym stymulacja drapieżnikiem nie powiodła się, obserwowano ciche śpiewy u 40% badanych samców podczas zabiegu. Wyniki takie kontrastują też z przełączaniem się mocno reagujących samców z trybu śpiewu na głosy, taka sytuacja zdarza się podczas eksperymentów bardzo często (praktycznie zawsze). Ptaki podczas reagowania na rywala z jakichś względów rezygnują z wydawania głośnych śpiewów i wydają głosy, podczas gdy bardzo rzadko przełączają się całkowicie na używanie cichych piosenek.

W związku z powyższym, ciche śpiewy wydają się pełnić u ortolana jakąś funkcję w kontekście alarmowym. Jednak wydaje się mało prawdopodobne, żeby były one strategią unikania podsłuchania przez drapieżnika. Niska regularność występowania w kontekście związanym z drapieżnikiem, a duża w trakcie interakcji z intruzem w terytorium sugeruje, że ciche śpiewy są wykorzystywane raczej w kontekście agresywnym, w którym pojawiają się razem z piosenkami głośnymi i innymi rodzajami głosów. Z kolei wyniki informujące o braku indywidualnych predyspozycji do produkowania cichego śpiewu w ogóle wskazują, że ich produkowanie jest zależne raczej od specyficznego kontekstu (np. konfiguracji terenu czy

możliwości obserwowania rywala) niż od osobowości poszczególnych osobników. Wyniki te są sprzeczne z otrzymanymi przez Searcy i Nowickiego (2006), w których badacze wykazali, że różnice w produkcji cichych śpiewów były związane przede wszystkim z tym, który samiec je śpiewał, a nie z rodzajem stymulacji, której osobniki zostały poddane w ramach eksperymentu (korelacja wydawania cichych śpiewów dla samców między zabiegami była na poziomie $r > 0,8$).

Kontekst unikania podsłuchania przez drapieżnika jest tylko jednym z kilku, których dotyczą hipotezy pretendujące do wyjaśnienia funkcji cichego śpiewu (Akçay et al. 2015 – praca przeglądowa). Wyniki moich badań, mimo że nie potwierdzają hipotezy unikania podsłuchania, dostarczają pewnych wskazówek dla innego hipotetycznego wyjaśnienia ich fenomenu. Prezentowane przeze mnie badania nie potwierdzają również hipotezy unikania podsłuchania przez rywali (Dabelsteen et al. 1998). Hipoteza unikania podsłuchania przez rywala zakłada, że ptaki produkują ciche śpiewy, by uniknąć podsłuchania przez rywali danej interakcji, w której biorą udział. Gdyby tak było u ortolana, wyniki powinny wykazać, że samce całkowicie zastępują głośny śpiew śpiewem cichym, czego nie obserwowałam. Alternatywnie można założyć, że ptaki używają cichego śpiewu „punktowo”, by ograniczyć w pewnym momencie zasięg sygnału, a tym samym uzyskać odpowiedź tylko od jednego odbiorcy, znajdującego się w niewielkiej odległości. Takie wyjaśnienie bardziej pasuje do prezentowanych tu wyników. Zakłada ono, że ptaki śpiewają cicho nie po to, by uniemożliwić podsłuchanie przez rywala, ale po to, by ich sygnał dotarł tylko do konkretnego odbiorcy. Samce ortolana charakteryzują się specyficznymi zachowaniami związanymi ze śpiewem. Miejsca ich śpiewu nie zawsze są odsłonięte, jak na przykład wierzchołki drzew czy linie telekomunikacyjne. Ptaki te często śpiewają z korony drzewa, przez co są trudne do zlokalizowania. Podczas naturalnej interakcji na małym dystansie samce często ścigają się wzajemnie i szybko zmieniają miejsca śpiewu. Często można też zaobserwować sytuacje, w których samce lądują na ziemi bardzo blisko siebie, ale nie mogą się nawzajem zobaczyć ze względu na gęstą roślinność. W takich momentach wyprostowują sylwetkę, wyciągają szyję do góry i podskakują, by poznać lokalizację rywala. Wtedy też wydają głosy i ciche śpiewy. Takie zachowanie wydaje się popierać w jakimś stopniu hipotezę produktu ubocznego szykowania się do ataku (Akçay and Beecher 2012, Akçay et al. 2011). Przeprowadzone przez mnie badania nie wykluczają takiego wyjaśnienia fenomenu cichego śpiewu. Wykorzystanie odpowiednich narzędzi metodycznych oraz uzyskane z ich pomocą obserwacje mogą być utrudnione przede wszystkim ze względu na ekologię i behavior

ortolana. Samce tego gatunku często śpiewają z ukrycia, np. z korony drzewa, a czasem nawet z pola uprawnego (T. Osiejuk, A. Jakubowska – obserwacje własne), co momentami bardzo utrudnia ich obserwację.

Pozostałe trzy hipotezy – hipoteza kosztów konkurencyjnych funkcji, hipoteza roli odwetu odbiorcy i hipoteza podatności na zranienie – dotyczą wyjaśnienia występowania cichych śpiewów w kontekście agonistycznym z punktu widzenia kosztowności takiego sygnału. Zgodnie z nimi koszty te wynikać mogą albo z odpowiedzi odbiorcy sygnału albo z kompromisu między utrzymaniem wiarygodności sygnału a jego skutecznością w komunikacji z rywalem lub partnerką. Wyniki otrzymane z prezentowanych badań częściowo potwierdzają te hipotezy. To, że samce ortolana nie przełączają się całkowicie z trybu śpiewania piosenek głośnych na piosenki ciche może stwarzać warunki wykorzystywania obu typów śpiewu w rozwiązywaniu konfliktu z rywalem (Akçay et al. 2015). Należy podkreślić, że, przytoczone hipotezy dotyczą różnych aspektów cichego śpiewu (mechanizmów powstawania, funkcji, kosztów), przez co nie wykluczają się wzajemnie (Akçay et al. 2015). Oznacza to, że funkcje wyjaśniane przez hipotezę unikania podsłuchania mogą współistnieć z kosztami i mechanizmami powstawania tłumaczonymi przez którąś z pozostałych hipotez.

Podsumowując, nie stwierdzono w przypadku ortolana klarownego wsparcia dla hipotezy unikania podsłuchania przez drapieżnika. Przedstawione w niniejszym rozdziale wyniki wskazują, że samce ortolana wykorzystują ciche śpiewy w kontekście związanym z wtargnięciem rywala w terytorium oraz, że produkują je zwłaszcza po usłyszeniu głosów alarmowych swojego gatunku. Jednak nigdy nie śpiewają wyłącznie cichych śpiewów – zawsze przeplatają się one ze śpiewem głośnym. Najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem występowania cichych śpiewów jest to, że są one kierowane do konkretnego odbiorcy znajdującego się w bliskiej odległości lub, alternatywnie, wynikają z szykowania się do ataku fizycznego.

Rozdział II

Znaczenie cichego śpiewu u ortolana jako agresywnego sygnału w eskalacji konfliktu

Wstęp

Eksperymentalne dowody na to, że śpiew pełni kluczową rolę w obronie terytorium pojawiły się już w roku 1972 w pracy Peek'a. Wykazał on, że samce epoletnika krasnoskrzydłego (*Agelaius phoeniceus*), nie będące w stanie śpiewać (manipulacja eksperymentalna polegająca na unieczynnieniu jednego z nerwów krtani), spotykały się z częstszymi próbami przejęcia ich terytoriów przez rywali, niż samce, które śpiewały. Kolejne badania eksperymentalne potwierdziły tę zależność u bogatki (Krebs 1976, Krebs 1977), pasówki białogardłej (*Zonotrichia albicollis*) (Falls 1988) czy pasówki śpiewnej (Nowicki et al. 1998b). Przyczyną ogromnej roli śpiewu w agresywnych interakcjach między samcami jest to, że może on zawierać w sobie informacje na temat różnych aspektów jakości nadawcy sygnału (Cardoso 2010, Nemeth et al. 2012), agresywnej motywacji nadawcy (Vehrencamp 2001, Ripmeester et al. 2007, Hof & Hazlett 2010, Linhart et al. 2013), lub na temat tego, co nadawca zamierza zrobić, na przykład, czy zamierza atakować (Hauser & Nelson 1991, Laidre 2005). Wskazują na to liczne badania potwierdzające, że osobniki różnych gatunków ptaków śpiewające w niższych częstotliwościach, dysponujące większym repertuarem śpiewu czy bardziej złożonymi piosenkami są mniej chętnie niepokojone przez rywali i mają większe szanse na zwycięstwo w pojedynku (Krebs et al. 1978, Yasukawa 1981, Ryan & Brenowitz 1985, Mountjoy & Lemon 1991, Ballintijn & ten Cate 1997, Eens 1997). Taki pojedynek między rywalami u ptaków może się składać z kilku swego rodzaju etapów o wzrastającym poziomie agresji i ostatecznie może prowadzić do ataku fizycznego (Searcy & Beecher 2009). Do tej pory różni badacze stwierdzili występowanie w trakcie konfliktu między rywalami takich strategii wokalnych, jak śpiewanie tego samego typu piosenek, co rywal (ang. *song type matching*), śpiewanie typu piosenki z repertuaru rywala, którego ten akurat nie wykorzystuje (ang. *repertoire matching*), albo typu spoza repertuaru rywala (McGregor et al. 1992, Burt et al. 2001, Vehrencamp 2001, Mennill & Ratcliffe 2004b, Fitzsimmons et al. 2008, Akçay et al. 2013), pokrywanie swoim śpiewem śpiewu rywala w czasie (ang. *song overlapping*) (Dabelsteen & McGregor 1996, McGregor & Peake 2000, Todt & Naguib 2000, Naguib & Kipper 2006, Mennill & Otter 2007) lub, przeciwnie, śpiewanie tak, by piosenki nie nakładały się na siebie (ang. *alternating singing*); zmienianie typu śpiewu – „przełączenie się” z jednego na inny (Kramer et al. 1985, Peake et al. 2005), wydłużanie długości piosenek (Lampe 1991) oraz produkowanie sygnałów o niskiej amplitudzie (Searcy et al. 2006, Ballentine et al. 2008). Badania Searcy et al. (2006) i Ballentine et al. (2008) wykazały, że

występowanie sygnałów o niskiej amplitudzie jest związane z wysokim poziomem agresywności interakcji i stanowi końcowy etap eskalacji konfliktu, po którym następuje już tylko ucieczka albo atak.

Sygnały mogą różnić się między sobą stopniem wiarygodności przekazywanych informacji, zależnie od presji ewolucyjnej, jaka wpływała na ich powstanie. Im wartość bronionych zasobów większa, tym presja ta jest silniejsza. W związku z tym, że różne zasoby mają różną wartość, ewolucja sygnałów może przebiegać w różnych kierunkach (Vehrencamp 2000, Gil & Gahr 2002, Maynard Smith & Harper 2003). Z jednej strony, jeżeli ze zdobycia lub utrzymania zasobów wynikają duże korzyści, wtedy nadawca sygnału powinien mieć dużą motywację do walki o te zasoby. Sygnały wykorzystywane w takich sytuacjach powinny być wiarygodnym wskaźnikiem jakości i motywacji nadawcy ze względu na to, że ich wiarygodność niesie dużo korzyści osobnikom biorącym udział w interakcji, natomiast oszukiwanie może doprowadzić do dużych strat (Searcy & Nowicki 2005, Fitch & Hauser 2003). Z drugiej strony, w kontekście, w którym oczekiwane korzyści są niewielkie, sygnały powinny być tanie w produkcji (Tibbetts 2008). W związku z tym, że osobniki biorące udział w takiej interakcji mają niewiele do zyskania, ale i do stracenia, sygnały takie poddane są mniejszej presji selekcyjnej i mogą być mniej wiarygodne. Aby jednak sygnały w takich kontekstach niosły ze sobą jakąś istotną dla nadawcy informację, oszukiwanie może być tu utrzymywane na niskim poziomie poprzez okazjonalne sprawdzanie wiarygodności sygnału przez jego odbiorcę (Rohwer 1975, Bywater & Wilson 2012). Burt et al. (2001) i Vehrencamp (2001) w swoich badaniach nad agresywną komunikacją wokalną pasówki śpiewnej i Molles & Vehrencamp (2001) i Vehrencamp et al. (2007) w badaniach nad komunikacją pręgostrzyżyka czarnopłamego (*Thryothorus pleurostictus*) potwierdzili, że w kontekście agresywnym istotnym czynnikiem generującym koszty dla nadawcy jest reakcja odbiorcy sygnału. Jest tak dlatego, że sygnały agresywne niosą ze sobą konsekwencje dla nadawcy w postaci agresywnej odpowiedzi odbiorcy sygnału (Zahavi 1977, Enquist 1985, Popp 1987, Waas 1991a, Laidre 2007). Wiarygodność sygnałów informujących o intencjach nadawcy w kontekście agresywnym jest bardzo problematyczna. Jak wykazał Ręć (2014) w swoich badaniach nad komunikacją agresywną u derkacza, w kontekście agresywnym większą rolę pełnią sygnały tańsze w produkcji, ale podatne na koszty związane z oszustwem, niż sygnały kosztowne i przez to w pełni wiarygodne.

Ciche śpiewy były do tej pory badane przede wszystkim pod kątem występowania i funkcji podczas konfliktu między rywalami. Na to, że ich produkcja wzrasta wraz ze

wzrostem agresywności interakcji wskazywały anegdotyczne doniesienia już z połowy XX wieku, dotyczące m.in. pasówki śpiewnej (Nice 1943), kosa (*Turdus merula*) (Snow 1958), drożdżika (Lampe & Espmark 1987) i różnych gatunków z rodzaju *Phylloscopus* (Morton 2000). Późniejsze badania empiryczne potwierdziły tę zależność. Eksperymenty z wykorzystaniem playbacku przeprowadzone na pasówce śpiewnej (Searcy et al. 2006, Anderson et al. 2007, 2008, 2012, Akçay et al. 2011, Templeton et al. 2012), pasówce bagiennej (*Melospiza georgiana*) (Ballentine et al. 2008), lasówce granatowej (*Dendroica caerulescens*) (Hof & Hazlett 2010), wierzbowniku płowym (*Cettia fortipes*) (Xia et al. 2013), junko zwyczajnym (*Junco hyemalis*) (Reichard et al. 2011), strzyżyku śpiewnym (*Troglodytes Aedon*) (Krieg & Burnett 2017), ziębie (*Fringilla coelebs*) (Brumm & Ritschards 2011) oraz nie należącym do podrzędu śpiewających, produkującym ciche głosy derkaczu (*Crex crex*) (Ręk & Osiejuk 2011) wykazały, że ptaki produkują ciche wokalizacje w kontekście agresywnym i sygnały te są ściśle związane z eskalacją konfliktu, tj. ptaki wydają ciche sygnały bezpośrednio przed atakiem fizycznym. Sygnały te są zatem wiarygodnym predyktorem ataku fizycznego. Zgodnie z dotychczasową wiedzą, sygnały o niskiej amplitudzie są mało kosztowne pod względem energetycznym (Oberweger & Goller 2001), w związku z czym nadawać je, przynajmniej teoretycznie, może każdy osobnik, nawet charakteryzujący się słabą jakością. Dlatego też są one idealnym narzędziem do ewentualnego oszukiwania, czyli sygnalizowania cech osobnika niezgodnych ze stanem faktycznym. Jednak z drugiej strony, pozostawanie w agresywnej interakcji aż do momentu grożącego realnym atakiem fizycznym nie jest oczywiście dla słabych osobników opłacalne, ponieważ są one bardziej narażone na przegraną, która może wiązać się z uszkodzeniem ciała (Molles & Vehrencamp 2001). Występowanie cichych wokalizacji w silnie agresywnym kontekście powinno być zatem podyktowane jakimiś innymi kosztami, na przykład kosztami związanymi z odpowiedzią odbiorcy.

Koszty wynikające z reakcji odbiorcy na cichy sygnał próbują wyjaśnić dwie hipotezy postawione przez Laidre & Vehrencamp w 2008 roku: hipoteza wpływu odwetu odbiorcy sygnału (ang. *receiver-retaliation rule hypothesis*) i hipoteza podatności na zranienie (ang. *vulnerability handicap hypothesis*). Założenia obu opierają się na tym, że oszukiwanie jest nieopłacalne ze względu na koszty, jakie może ponieść nadawca sygnału, który sygnalizuje nierzetelnie swą motywację czy zdolność do walki. Koszty oszukiwania mogą być szczególnie wysokie ze względu na to, że ciche sygnały kierowane są do odbiorcy znajdującego się w bliskiej odległości od nadawcy, a więc zwiększają prawdopodobieństwo

reakcji ze strony konkretnego rywala (Molles & Vehrencamp 2001). Pierwsza z hipotez mówi o tym, że ponieważ ciche śpiewy występują w interakcjach krótkodystansowych i w założeniu są silnie agresywnym komunikatem, to mogą spotkać się z odwetem silnie zmotywowanego odbiorcy sygnału. Druga z kolei opiera się głównie na znaczeniu krótkiego dystansu między nadawcą a odbiorcą sygnału. Laidre & Vehrencamp (2008) założyli w ramach niej, że zmiany pozycji ciała związane ze śpiewem upośledzają możliwości obrony przed atakiem zwłaszcza na krótkim dystansie. Reakcję odbiorcy sygnału cichego na jego nadawcę testowali Anderson et al. (2012) i Templeton et al. (2012) u pasówki śpiewnej, Xia et al. (2013) u wierzbownika płowego, Krieg et al. (2017) u samic strzyżyka śpiewnego oraz Ręć & Osiejuk (2011) u derkacza. Badania te wykazały, że ciche sygnały wywołują bardziej agresywną reakcję odbiorcy, a więc zwiększają koszty związane z odwetem. Jednak nie wszystkie dotychczasowe badania na ten temat potwierdzają hipotezy związane z kosztem zależnym od odbiorcy sygnału. Dabelsteen & Pedersen (1990) zaobserwowali zależność odwrotną. Badane przez nich samce kosa reagowały bardziej agresywnie na piosenki głośne niż na ciche. Podobną zależność stwierdzili Anderson et al. (2007) w przypadku reakcji odbiorcy na jeden z dwóch typów cichych śpiewów pasówki śpiewnej. Przypadek pasówki śpiewnej wskazuje na to, że nie wszystkie rodzaje cichych wokalizacji mają znaczenie w eskalacji konfliktu (Anderson et al. 2007, Anderson et al. 2012). Te niejednoznaczne wyniki dotychczasowych badań skłaniają do przetestowania obu hipotez na kolejnych gatunkach ptaków.

Przedstawione w tym rozdziale badania miały dwa cele. Pierwszym było eksperymentalne sprawdzenie czy ciche śpiewy występują u ortolana w kontekście agresywnym i czy wywołują bardziej agresywną reakcję odbiorcy sygnału niż śpiew głośny. W tym celu przeprowadzono eksperyment (E3), w ramach którego symulowano wtargnięcie obcego intruza na terytorium, odtwarzając nagrania cichego (w zabiegu) lub głośnego (w kontroli) śpiewu rywala. Drugim celem było sprawdzenie czy ciche śpiewy sygnalizują zwiększenie poziomu agresji, a więc czy są wiarygodnym predyktorem fizycznego ataku. W tym przypadku przeprowadzono eksperyment (E4), w którym symulowano interakcję o, w założeniu, wzrastającym poziomie agresywności. W ramach tego eksperymentu odtwarzano nagrania głośnego śpiewu rywala, a następnie śpiewu cichego i porównywano reakcję na taką stymulację z reakcją na odtwarzany w ramach kontroli playback z nagraniami wyłącznie głośnego śpiewu. W przypadku eksperymentu pierwszego przewidywano, że, zgodnie z hipotezami wpływu odwetu odbiorcy i podatności na zranienie, ciche śpiewy będą wywoływały bardziej agresywną reakcję u odbiorcy. Oznaczałoby to, że śpiewanie cicho

wiąże się ze wzrostem zagrożenia odwetem odbiorcy. W przypadku eksperymentu drugiego, spodziewano się przede wszystkim zróżnicowania reakcji między zabiegiem a kontrolą w czasie kiedy symulowano (bądź nie) przełączenie się z używania głośnych na ciche śpiewy. Jeśli ciche śpiewy sygnalizują podwyższoną agresję i sugerują zbliżający się atak, należałoby w zabiegu obserwować zróżnicowanie odpowiedzi, odpowiednio więcej odpowiedzi bardziej i mniej agresywnych, które zależałyby od tego, jak eksperymentalny osobnik ocenia własne możliwości obrony terytorium (de Kort 2009, Ręć & Osiejuk 2011).

Metody

Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentów E3 i E4

Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana

Na potrzeby przedstawionych eksperymentów nagrano i przeanalizowano repertuar śpiewu 47 samców ortolana, z czego nagrania 21 samców wykorzystano podczas trzeciego eksperymentu, a pozostałe 26 nagrań podczas eksperymentu czwartego. Pełne repertuary każdego samca nagrywano przy użyciu mikrofonów Sennheiser MKH 70 z osłoną przeciwwiatrową MZH-60 osadzoną na koszu MZW 60-1 (Sennheiser Electronic GmbH & Co. KG, Wademark, Germany), oraz Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden) i magnetofonów Marantz PMD 661 (D&M Professional). Nagrania zostały później wykorzystane do przygotowania próbek dźwięków do playbacków wykorzystanych w eksperymentach. Wszystkie piosenki wykorzystane do przygotowania playbacków zostały nagrane z małej odległości podczas bezwietrznych poranków i pozbawione były szumów w zakresie częstotliwości piosenek, a więc charakteryzowały się dobrą jakością. Różnice w amplitudzie między piosenkami głośnymi oraz cichymi wykorzystywanymi do tworzenia playbacków były niewielkie i nie wpływały na strukturę odtwarzanych piosenek. Lokalizacja każdego samca została określona przy użyciu odbiorników GPS GPSMAP 76CSx (Garmin Ltd.). Nagrania te przeprowadzono pod koniec kwietnia i na początku maja 2015 r., kiedy niesparowane samce rywalizowały o terytoria o niestabilnych jeszcze granicach. Teren badań był w tym czasie kontrolowany codziennie niezależnie przez dwie osoby, aby wykryć wszystkie pojawiające się samce i dobrze oznaczyć granice tworzących się terytoriów.

Piosenki wykorzystane w playbackach były modyfikowane w bieżącej wersji programu Avisoft SASLab Pro. Z nagrań usuwano szumy przy użyciu filtra górno-

przepustowego FIR (ang. *Finite Impulse Response time domain filter*) na poziomie 500 Hz. Amplituda próbek śpiewu została ujednolicona za pomocą funkcji *Change volume* do poziomu 86 dB (w przypadku piosenek wykorzystanych w playbacku ze śpiewem głośnym) i 74 dB (w przypadku piosenek wykorzystanych w playbacku ze śpiewem cichym) SPL mierzonej w odległości 1 m (korekcja częstotliwości A, szybkość reakcji miernika FAST = 200 ms; pomiar wykonany miernikiem CHY 650 Sound Level Meter (Firemate Co., Ningbo, China). Dobrane wartości odzwierciedlały naturalną, przeciętną amplitudę śpiewu terytorialnego, bądź cichego, samców ortolana zmierzoną w terenie (Skierczyński et al. 2007; dane własne niepublikowane). Playback śpiewu ortolana wykorzystany w eksperymencie trzecim składał się z 12 piosenek w granicach tej samej amplitudy w przypadku playbacków ze śpiewem głośnym i ze śpiewem cichym. Z kolei w eksperymencie czwartym zastosowano dwa playbacki odtwarzane jeden po drugim: pierwszy składał się z 18 piosenek głośnych o zbliżonej amplitudzie, a drugi z 6 piosenek głośnych lub cichych. Najpierw odtwarzano sześć piosenek pierwszego losowo wybranego typu śpiewu, a następnie sześć kolejnych drugiego typu itd. Repertuary wszystkich nagranych samców składały się z przynajmniej dwóch typów śpiewu, jeśli było ich więcej to do przygotowania playbacków użyto dwóch najczęściej występujących typów z repertuaru samca. Zastosowany w playbackach sposób prezentacji typów śpiewu w czasie był typowy (*eventual variety*) dla samców śpiewających w terytoriach (m. in. Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010).

Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E3 i E4

Playbacki ze śpiewem ortolana odtwarzano bezprzewodowo z iPhone'a 6 (Apple) i głośnika UE BOOM (Logitech International) poprzez kanał Bluetooth. Podczas obu eksperymentów jeden z eksperymentatorów nagrywał reakcję wokalną samców przy zastosowaniu magnetofonu Marantz PMD 661 (D&M Professional) i mikrofonu Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden). Ze względu na wysoką kierunkowość użytego mikrofonu takie nagrania szczególnie dobrze nadawały się do zliczania wszelkich cichszych sygnałów. Drugi z eksperymentatorów rejestrował zachowanie ptaków kamerą Canon Legria HF G30 (Canon) dyktując jednocześnie do jej mikrofonu obserwowane zachowania (przeloty itd.).

Procedury przeprowadzania eksperymentów

Eksperyment E3

Eksperyment E3 był przeprowadzany w dniach 3-10 maja 2015 roku w godzinach porannych 5:00-10:00 na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego i okolic (koordynaty środka powierzchni badawczej 52° 17' N i 16° 56' E).

Każdy samiec został poddany procedurze zabiegu i kontroli, które wykonywane były w losowej kolejności. Każdy zabieg i kontrola składał się z czterech etapów (Tabela 4). W pierwszej fazie (PRE-PLAYBACK), trwającej 2 minuty, nagrywano śpiewającego ortolana, aby uzyskać informację o jego naturalnej aktywności wokalne. W fazie drugiej (LURING) wabiono samca przy pomocy odtwarzania piosenek rywala w terytorium do momentu, aż wabiony ptak przyleciał na odległość ≤ 10 metrów od głośnika. Czas trwania tej fazy był zależny od tego, jak szybko dany samiec przylatywał na wyznaczoną odległość i ograniczał się do odtworzenia kilku głośnych piosenek ortolana. Podczas fazy trzeciej (PLAYBACK) odtwarzano przez 2 minuty 12 piosenek z różnych typów śpiewu (patrz opisany wyżej sposób przygotowywania próbek do playbacku) i o amplitudzie wysokiej (podczas kontroli) lub niskiej (podczas zabiegu). Po zakończeniu playbacku śpiewu ortolana rozpoczynał się czwarty etap eksperymentu (POST-PLAYBACK), podczas którego przez kolejne 2 minuty nagrywano samca i rejestrowano jego zachowania. Szczególnie istotna w tym eksperymencie była faza wstępnego wabienia samca na standardową odległość do głośnika, zapewniająca iż niezależnie od tego czy następnie z playbacku słyszał ciche czy głośne piosenki, na pewno były one dla niego słyszalne. Taki układ eksperymentalny spowodował również nieco inne podejście do analiz danych, w których nie uwzględniano szybkości reakcji samców na wstępne wabienie, a jedynie zachowanie które następowało później.

Playback odtwarzano z głośnika UE BOOM (Logitech International) umiejscowionego przed rozpoczęciem eksperymentu na drzewie lub krzewie w terytorium danego samca, w pobliżu drzew lub krzewów – w takim miejscu, by nadlatujący ptak miał możliwość usiąść w bezpośrednim sąsiedztwie głośnika. Eksperyment przeprowadzano tylko wtedy, jeśli dany samiec śpiewał w obrębie własnego terytorium.

Podsumowując, kontrola różniła się od zabiegu jedynie rodzajem playbacku śpiewu ortolana. Podczas zabiegu był to playback śpiewu cichego, natomiast podczas kontroli –

śpiewu głośnego. Kolejność doświadczeń przeprowadzanych z kolejnymi samcami była losowa dla wykluczenia jej wpływu na zachowanie ptaków.

Tabela 4. Schemat planu eksperymentu E3.

Eksperyment	Wielkość próby	Doświadczenie	Faza eksperymentu			
			PRE-PLAYBACK	LURING	PLAYBACK	POST-PLAYBACK
E3 (nagrania wideo)	N = 21	Zabieg	-	Kilka głośnych piosenek dla zwabienia samca na odległość 10 m od głośnika	Ciche piosenki (12 piosenek z 2 typów)	-
		Kontrola	-	Kilka głośnych piosenek dla zwabienia samca na odległość 10 m od głośnika	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	-

Eksperyment E4

Eksperyment E4 przeprowadzono w dniach 11-16 maja 2015 roku w godzinach porannych 5:00-10:00 na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego i okolic – tym samym terenie, w którym przeprowadzano eksperyment E3.

Każdy eksperyment składał się z dwóch doświadczeń wykonywanych na tych samych osobnikach: zabiegu i kontroli. Te z kolei złożone były z czterech etapów (Tabela 5): 2 minut obserwacji i nagrywania przed playbackiem (PRE-PLAYBACK), 3 minut playbacku piosenek głośnych (PLAYBACK3), 1 minuty playbacku piosenek głośnych, w ramach kontroli, lub cichych, w ramach zabiegu (PLAYBACK1), oraz dwuminutowego etapu nagrywania i obserwacji po playbacku (POST-PLAYBACK).

Podczas wszystkich etapów zachowanie badanych ptaków było rejestrowane na zasadzie opisu zachowania nagrywanego ptaka na dyktafon (obserwator dyktował to, co ptak robi, obserwując go przez lornetkę), a reakcja wokalna była nagrywana przy użyciu magnetofonu Marantz PMD 661 (D&M Professional) i mikrofonu Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden). Ostatni etap eksperymentu był relatywnie krótki, aby uniknąć zarejestrowania reakcji nie wynikających z wcześniejszej stymulacji.

Tabela 5. Schemat planu eksperymentu E4.

Eksperyment	Wielkość próby	Doświadczenie	Faza eksperymentu			
			PRE-PLAYBACK	PLAYBACK3	PLAYBACK1	POST-PLAYBACK
E4	N = 26	Zabieg	-	Głośne piosenki (18 piosenek z 2 typów)	Ciche piosenki (6 piosenek z 1 typu)	-
		Kontrola	-	Głośne piosenki (18 piosenek z 2 typów)	Głośne piosenki (6 piosenek z 1 typu)	-

Kontrola charakteryzowała się tym, że w trakcie trzeciego etapu doświadczenia – PLAYBACK1 – odtwarzano piosenki głośne o amplitudzie odpowiadającej amplitudzie spontanicznego śpiewu ortolana (86 dB SPL w odległości 1 m). W zabiegu natomiast w trakcie etapu PLAYBACK1 odtwarzano playback z cichym śpiewem ortolana o amplitudzie ok. 74 dB SPL w odległości 1 m.

Zastosowana procedura miała na celu symulację bardzo intensywnego wkroczenie w terytorium rywala, 3 minuty głośnego śpiewu, co praktycznie zawsze wywołuje silną odpowiedź terytorialnego osobnika, po której następowało bądź nie następowało przełączenie się rywala (symulowanego śpiewem z głośnika) na tryb cichego śpiewu. W trakcie naturalnych interakcji między rywalami tego gatunku samce zwykle zaczynają od śpiewania głośno i dopiero po chwili przełączają się na głosy i/lub cichy śpiew (T. Osiejuk i A. Jakubowska – obserwacje własne). Eksperyment miał więc za zadanie możliwie dobrze zasymulować taką sytuację, a wynikiem najbardziej interesującym w tym podejściu była różnica w odpowiedzi, jaka mogłaby wystąpić między zabiegiem i kontrolą w etapie PLAYBACK1. Jeśli ciche śpiewy są sygnałem stricte agresywnym należy się spodziewać, iż ptaki w zabiegu będą w fazie PLAYBACK1 (a być może również w POST-PLAYBACK, jeśli efekt będzie trwał dłużej) wykazywać zachowania bardziej agresywne, tj. wydawać więcej głosów, wykonywać więcej przelotów i cichych śpiewów (jeśli są one sygnałem agresywnym). Dlatego też w analizie statystycznej skupiono się głównie na porównaniu zachowania w ostatniej minucie fazy PLAYBACK3 z minutą fazy PLAYBACK1. Dodatkowo przeanalizowano oddzielnie zachowania w fazie POST-PLAYBACK.

Playback był odtwarzany z głośnika UE BOOM (Logitech International) zawieszono na drzewie lub krzewie w terytorium danego samca na wysokości 1,5-2,0 m nad ziemią. Głośnik ten umiejscowiony był za każdym razem tak, by nadlatujący ptak miał możliwość usiąść w jego bezpośrednim sąsiedztwie na jakimś naturalnym elemencie środowiska. Do obserwacji i nagrania reakcji samców użyto sprzętu wykorzystanego w eksperymencie E3.

Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentów

Wokalizacje ptaków nagrane podczas eksperymentu były analizowane w programie Raven Pro 1.4. Zliczano w nim wszystkie piosenki i głosy wydawane przez danego samca podczas przeprowadzania eksperymentu. W tym samym programie analizowano również nagrywane na dyktafon obserwacje zachowania samców (informacje o przelotach, dystansie od głośnika itd.), które synchronizowano z informacją o odpowiedzi wokalne. Dźwięk nagrany z kamery również przekonwertowano do formatu WAV i bazując na dyktowanych obserwacjach zachowania określono czas przemieszczeń, dystans do głośnika i inne zmienne dotyczące przemieszczeń. Nagrania wideo posłużyły głównie do późniejszej analizy postawy odpowiadających samców w celu sprawdzenia czy wydawanie cichych śpiewów wiąże się z jakimiś innymi specyficznymi zachowaniami. Jednak ze względu na bardzo dynamiczny charakter odpowiedzi samców, nie było możliwości uzyskania dobrego zapisu wideo dla wszystkich eksperymentów i materiał filmowy traktowany był głównie jako ewentualna wskazówka do dalszych badań.

W ramach eksperymentu E3 przeanalizowano 5 typów reakcji samców na stymulację: najkrótszy dystans do głośnika, z którego odtwarzany był playback (m), liczbę lotów, piosenek i głosów w kolejnych fazach eksperymentu oraz liczbę cichych śpiewów w trakcie całego eksperymentu. Ze względu na zastosowane wstępne wabienie zrezygnowano z analizy szybkości reakcji czy liczby przelotów obejmujących tę fazę. Z kolei w ramach eksperymentu E4 przeanalizowano 8 typów reakcji samców na stymulację: najkrótszy dystans do głośnika, z którego odtwarzany był playback (m), czas spędzony w odległości ≤ 5 m od głośnika (s), liczbę piosenek głośnych, głosów oraz lotów podczas poszczególnych etapów eksperymentu, liczbę cichych śpiewów podczas fazy PLAYBACK i POST-PLAYBACK. Dodatkowo uwzględniono w analizach obecność samicy w terytorium danego samca i obecność w pobliżu rywali. Ponieważ te bazowe informacje o reakcji były w różnym stopniu ze sobą skorelowane,

w dalszej analizie dokonano redukcji zmiennych za pomocą analizy składowych głównych. Różnice w analizowanych zmiennych wynikały głównie z progresu w sezonie, i konieczności uwzględniania faktu, iż w eksperymencie E4 część samców była już sparowana (choć wciąż na etapie intensywnego śpiewu i interakcji z innymi samcami).

Oba doświadczenia przeprowadzano na każdym samcu w odstępach jedno- lub dwudniowych (pojedyncze przypadki związane z warunkami pogodowymi). Eksperymenty rozpoczynano jedynie w sytuacji, gdy dany samiec przed rozpoczęciem playbacku regularnie śpiewał z własnego terytorium. Do każdego playbacku użyto innego zestawu piosenek tak, że nie zdarzyło się, żeby więcej niż jeden samiec był stymulowany takim samym zestawem piosenek.

Analiza statystyczna

Wielkość prób wykorzystanych w analizie wynosiła 21 dla eksperymentu E3 i 26 dla eksperymentu E4. Do analizy sparowanych eksperymentów zastosowano ogólne mieszane modele liniowe (GLMM). W analizach dotyczących reakcji związanej z produkcją cichych śpiewów zastosowano również analogiczne modele GLMM, z tym że oparte o procedurę 'mepoisson' lub 'menbreg' (*multilevel mixed-effects models*) w programie STATA, które umożliwia analizę danych o rozkładzie Poisson'a i ujemnym dwumianowym. Dla eksperymentu E3 przeprowadzono dwa rodzaje analizy. Pierwszy opierał się na analizie składowych głównych (PCA) w celu zredukowania liczby zmiennych. W tej analizie składowe główne były traktowane jako zmienne zależne. Istotą tej analizy było skupienie się na uzyskaniu odpowiedzi na to czy samce odpowiadają istotnie silniej na zabieg bądź kontrolę. Drugi rodzaj analizy skupiał się na analizie czynników wpływających na liczbę cichych śpiewów w całym eksperymencie. Analizy w eksperymencie E3 były więc zbliżone do tych z eksperymentów E1 i E2.

W eksperymencie E4 skupiałam się na porównaniu zachowań ptaków w momencie potencjalnej eskalacji konfliktu, tj. przejścia z odtwarzania głośnych na ciche śpiewy w zabiegu oraz tym co się dzieje po zakończeniu playbacku. W tym celu porównałam zachowania takie jak minimalny dystans do głośnika, przeloty, śpiewy głośne i głosy, które weszły w skład analizy składowych głównych, oraz niezależnie ciche śpiewy. Porównanie zawsze dotyczyło minuty przed fazą przełączania playbacku na ciche śpiewy i minuty gdy

przełączenie nastąpiło (w zabiegu) bądź nie w kontroli. Jeśli przełączenie się na ciche śpiewy sygnalizuje eskalację konfliktu, spodziewać się należało, że reagujące samce będą odpowiadały silniej w zabiegu niż w kontroli, co powinno uwidaczniać się w większej liczbie głosów, przelotów, cichych śpiewów i mniejszym minimalnym dystansie do głośnika. Analogicznie postąpiłam ze zmiennymi z okresu POST-PLAYBACK, ale wykonana została dla nich oddzielna analiza składowych głównych. Wybór najlepiej dopasowanego bądź dopasowanych modeli był podejmowany na podstawie wartości kryteriów informacyjnych AIC i skorygowany dla wielkości próby AIC_c, których niższe wartości wskazują na lepszy model. W pracy skupiam się głównie na modelach najlepiej dopasowanych o $\Delta AIC_c < 2$ (Arnold 2010, Burnham & Anderson 2002, Burnham et al. 2011, Symonds & Moussalli 2011). Analizy statystyczne były przeprowadzane w programie IBM SPSS Statistics v. 22 i v. 23 oraz STATA 14.2.

Wyniki

Eksperyment E3

Ogólna odpowiedź na playback

Playbacki w eksperymencie E3 wywoływały u badanych samców ortolana reakcje typowe dla tego gatunku dla kontekstu agresywnego. Ptaki w odpowiedzi na playback ze śpiewem obcego rywala zbliżały się do głośnika, z którego dochodził śpiew, przełączały się z trybu śpiewania na wydawanie głosów oraz więcej się przemieszczały. Zachowania związane ze zbliżaniem się do głośnika i wokalizacjami opisano przy pomocy składowych głównych: w przypadku eksperymentu E3 była to jedna składowa (PC1-siła odpowiedzi). PC1 wyjaśniała 70% wariancji całkowitej zmiennych oryginalnych. Dla analizy czynnikowej przeprowadzonej dla eksperymentu E3 test sferyczności Bartletta'a wynosił $\chi^2 = 91,33$, $df = 6$, $p < 0,001$, miara Kaiser-Meier-Olkin'a adekwatności doboru próby wyniosła 0,680.

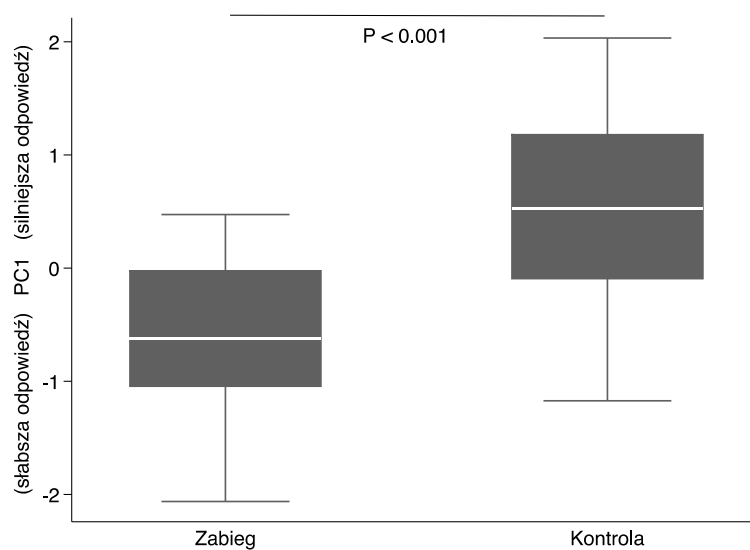
Tabela 6. Wartości własne, % wyjaśnionej wariancji całkowitej i wagi zmiennych oryginalnych składowej głównej wyodrębnionej z czterech zmiennych oryginalnych charakteryzujących odpowiedź na playback podczas eksperymentu E3.

Statystyki i zmienne oryginalne	Składowa
	PC1 – siła odpowiedzi
Ogółem	2,80
% wariancji	70,00
Najmniejszy dystans	-0,70
Liczba przelotów po rozpoczęciu playbacku	0,88
Liczba piosenek po rozpoczęciu playbacku	-0,81
Liczba głosów po rozpoczęciu playbacku	0,94

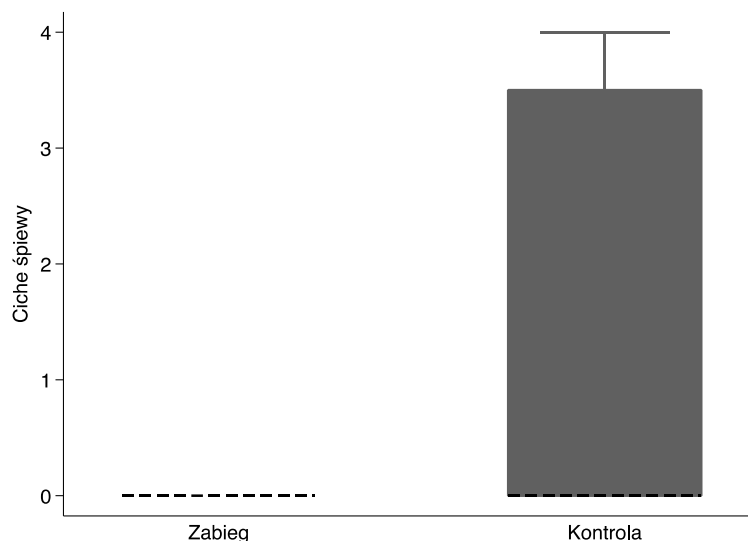
Eksperyment E3 wykazał istotne statystycznie różnice w sile odpowiedzi samców na playback między zabiegiem i kontrolą. Ptaki podlatywały bliżej głośnika, więcej latały, mniej śpiewały i wydawały więcej głosów w odpowiedzi na obcego intruza śpiewającego piosenki głośne (w ramach kontroli) niż śpiewającego piosenki ciche (w zabiegu). Rodzaj zabiegu pozostawał istotnym czynnikiem dla reakcji samców we wszystkich przetestowanych modelach GLMM, z tym że jedynie dwa modele miały wartości $\Delta AIC_C < 2$ (Tabela 9). Najlepiej dopasowany model zawierał zabieg, kolejność przeprowadzania zabiegu i kontroli, oraz liczbę piosenek zaśpiewanych przez samca przed rozpoczęciem playbacku. Względna siła najlepszego modelu mierzona wagami Akaikego wynosiła $w_i = 0,58$. W modelu tym istotny dla reakcji ptaków był rodzaj zabiegu (efekt rodzaju zabiegu: $\beta \pm SE 0,89 \pm 0,213$, $P < 0,001$; Ryc. 10) oraz kolejność przeprowadzania eksperymentu (efekt kolejności: $\beta \pm SE -0,59 \pm 0,253$, $P = 0,020$). Ptaki reagowały silniej, jeśli były poddawane najpierw zabiegowi, a w drugiej kolejności kontroli. Ptaki reagowały również słabiej jeśli przed eksperymentem śpiewały z większym tempem (efekt kolejności: $\beta \pm SE -0,06 \pm 0,020$, $P = 0,020$).

Tabela 9. Zestawienie modeli GLMM o $\Delta AIC_c < 2$ dla składowych głównych z eksperymentów E3 i jako zmiennych zależnych. Czcionką *pochyłą* zaznaczono model z ΔAIC_c *nieznacznie przekraczającym 2*. Objaśnienia skrótów: T – zabieg, O – kolejność zabiegu i kontroli, SP – liczba piosenek zaśpiewanych przez samca w fazie przed playbackiem.

Model	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	ER
Eksperyment E3				
PC1 siła odpowiedzi				
T + O + SP	98,73	0,00	0,58	
T + O	100,73	2,00	0,21	2,72
Eksperyment E3				
Ciche śpiewy				
T	89,83	0,00	0,68	
T + O	91,87	2,04	0,24	2,77



Ryc. 10. Porównanie odpowiedzi opisanej składową PC1-siła odpowiedzi w trakcie kontroli i zabiegu eksperymentu E3. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.



Ryc. 11. Liczba cichych śpiewów wydawanych przez samce w trakcie kontroli i zabiegu eksperymentu E3. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwantyl oraz zakres nieodstający.

Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów

W eksperymencie E3 stwierdzono występowanie cichych śpiewów w trakcie 2 zabiegów (10%) i 9 kontroli (45%) podczas doświadczeń przeprowadzonych na 20 samcach testowanych dwukrotnie. Samce śpiewały w przeważającej większości od 1 do 4 cichych śpiewów podczas całego doświadczenia (kontroli lub zabiegu). W jednym przypadku odnotowano aż 14 cichych śpiewów – podczas kontroli. Samce śpiewały średnio $1,9 \pm 3,31$ cichych piosenek w trakcie kontroli i średnio $0,1 \pm 0,31$ w trakcie zabiegu. Liczby te były zdecydowanie mniejsze niż piosenek głośnych, których samce produkowały średnio $17,3 \pm 14,25$ podczas kontroli i $26,4 \pm 12,03$ podczas zabiegu.

Jeśli chodzi o ciche śpiewy wydawane przez ptaki w trakcie eksperymentu E3, to istotnie więcej wydawały je ptaki poddane kontroli niż zabiegowi, co więcej ciche śpiewy były stwierdzone niemal wyłącznie w kontroli (efekt zabiegu: $\beta \pm SE 2,94 \pm 0,725$, $P < 0,001$; Ryc. 11). Jedyne najlepiej dopasowany model z $\Delta AIC_C < 2$ zawierał wyłącznie zabieg jako predyktor (Tabela 9).

Eksperyment E4

Ogólna odpowiedź na playback

Playbacki w eksperymencie E4 wywoływały u badanych samców ortolana reakcje typowe dla tego gatunku dla kontekstu agresywnego, tj. zbliżanie się i przełączenie z trybu śpiewu na wydawanie głosów. W związku ze specyfiką planu eksperymentu E4 przeprowadziłam dwie oddzielne analizy składowych głównych, które odpowiednio koncentrowały się na momencie kiedy w zabiegu przełączano się z głośnych na ciche śpiewy (analiza 1), oraz na zachowaniu samców po zakończeniu playbacku (analiza 2).

Składowe wyodrębnione w pierwszej analizie PCA do eksperymentu E4 dotyczyły odpowiednio odpowiedzi wokalne i odpowiedzi odzwierciedlającej zbliżanie się do głośnika (odpowiedź dystansowa). Uwzględnione zostały zmienne oryginalne jedynie dla ostatniej minuty fazy PLAYBACK3 i dla minuty fazy PLAYBACK1, co umożliwiło następnie bezpośrednie porównania zachowania ptaka przed przełączeniem się na cichy śpiew w zabiegu, z tym jak zachowywał się w ciągu minuty po przełączeniu. Procedura taka miała na celu umożliwić wychwycenie ewentualnej eskalacji konfliktu w zabiegu w wyniku przejścia z głośnych na ciche śpiewy. W analizie składowych głównych udało się wyodrębnić dwie składowe główne, z których PC1 dotyczyła reakcji wokalne, wyższe wartości oznaczały bardziej agresywną odpowiedź. Składowa PC2 związana była z przelotami i najbliższym dystansem do głośnika, w tym przypadku również wyższe wartości oznaczały silniejszą odpowiedź samców. W przypadku analizy składowych głównych dla eksperymentu E4 test sferyczności Bartletta'a wynosił $\chi^2 = 57,431$, $df = 6$, $p < 0,001$, miara Kaiser-Meier-Olkin'a adekwatności doboru próby wyniosła 0,501 (Tabela 7).

Druga analiza składowych głównych w eksperymencie E4 została przeprowadzona dla zmiennych oryginalnych z fazy POST-PLAYBACK (Tabela 8). Uzyskane zmienne można było bezpośrednio porównywać dla tej fazy i analogicznie, w przypadku silniejszej odpowiedzi na zabieg po zaprzestaniu playbacku, należałoby taki wynik interpretować w ten sposób iż ciche śpiewy rzeczywiście są sygnałem eskalacji agresji w porównaniu ze śpiewem głośnym. Ponieważ w tej fazie ptaki zwykle zachowują się w taki sposób jakby oczekiwały na ewentualne dalsze śpiewy rywala, który przed chwilą się jeszcze odzywał, i są w początkowym momencie bardzo blisko głośnika, to w analizie użyto jedynie zmiennych dotyczących liczby piosenek, głosów oraz przelotów. Przy czym najważniejsza informacja zawarta jest w odpowiedzi wokalne, jeśli ptaki dużo śpiewają to znaczy że uznały ryzyko za

niewielkie i wróciły do normalnej sygnalizacji zajętości terytorium. Jeśli w fazie po playbacku używają dużo głosów, to znaczy że nadal są poważnie zaniepokojone wtargnięciem. Liczba przelotów może ma znaczenie drugorzędne, ponieważ ptaki zwykle przelatują po usłyszanej piosence rywala a w fazie POST-PLAYBACK playbacku już nie ma. Przeloty w tej fazie mogą więc być związane zarówno z próbą lokalizacji rywala jak też z oddalaniem się od głośnika, trudno je więc je interpretować jednoznacznie jako zachowania agresywne (Tabela 8).

Tabela 7. Wartości własne, % wyjaśnionej wariancji całkowitej i wagi zmiennych oryginalnych pierwszych dwóch składowych głównych wyodrębnionych z czterech zmiennych oryginalnych charakteryzujących odpowiedź na playback podczas ostatniej minuty fazy PLAYBACK3 i fazy PLAYBACK1 eksperymentu E4. Miary decydujące o przyporządkowaniu do odpowiedniej składowej zaznaczono pogrubioną czcionką.

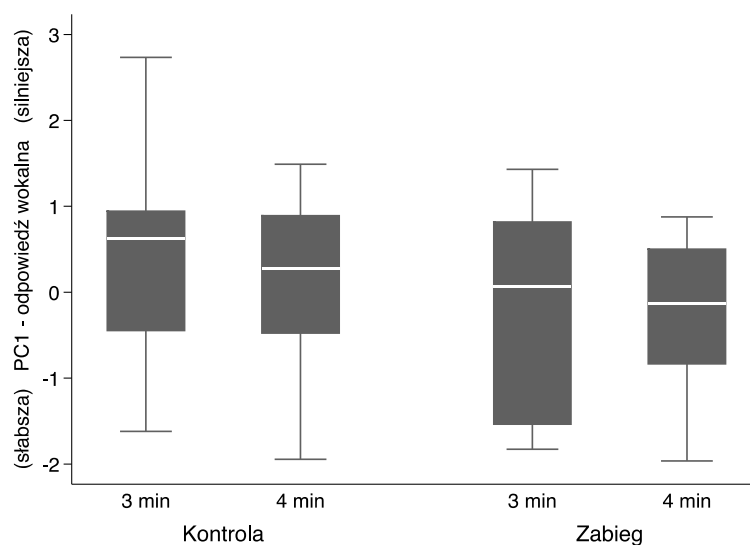
Statystyki i zmienne oryginalne	Składowa	
	PC1 odpowiedź wokalna	PC2 odpowiedź zbliżeniowa
Ogółem	1,651	1,286
% wariancji	41,28	32,15
% skumulowany	41,28	73,43
Najmniejszy dystans	0,15	-0,79
Przeloty	0,11	0,81
Piosenki	-0,89	0,05
Głosy	0,90	0,01

W przypadku analizy 1 dla eksperymentu E4 test sferyczności Bartletta'a wynosił $\chi^2 = 31,39$, $df = 3$, $p < 0,001$, miara Kaiser-Meier-Olkin'a adekwatności doboru próby wyniosła 0,511 (Tabela 8).

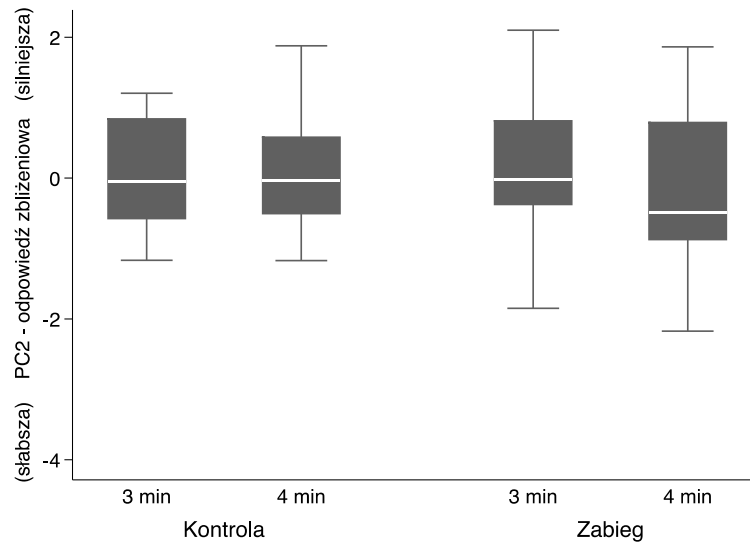
Wyniki eksperymentu E4 w części gdzie porównywałam różnice w odpowiedzi samców w momencie przełączenia playbacku na cichy śpiew (zabieg) bądź nie (kontrola), wykazały, że żaden z branych do analizy czynników nie wpływał istotnie na siłę reakcji samców na śpiew obcego rywala. Ptaki zachowywały się dość podobnie zarówno w odpowiedzi na obcego intruza śpiewającego tylko głośno, jak i na intruza, który „eskalował” swoją agresję śpiewając najpierw głośno, a potem cicho (Ryc. 12 i 13).

Tabela 8. Wartości własne, % wyjaśnionej wariancji całkowitej i wagi zmiennych oryginalnych składowej głównej wyodrębnionej z czterech zmiennych oryginalnych charakteryzujących odpowiedź na playback podczas eksperymentu E4.

Statystyki i zmienne oryginalne	Składowa
	PC1 – siła odpowiedzi
Ogółem	1,76
% wariancji	59,55
Liczba przelotów po zakończeniu playbacku	0,48
Liczba piosenek po zakończeniu playbacku	-0,85
Liczba głosów po zakończeniu playbacku	0,91



Ryc. 12. Porównanie odpowiedzi opisanej składową PC1 (odpowiedź wokalna) w trakcie kontroli i zabiegu eksperymentu E4. Wykres zawiera porównanie zachowania samców na minutę przed przełączeniem playbacku na cichy śpiew w zabiegu (3 min), oraz w trakcie przełączenia (4 min). Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.



Ryc. 13. Porównanie odpowiedzi opisanej składową PC2 (odpowiedź zbliżeniowa) w trakcie kontroli i zabiegu eksperymentu E4. Wykres zawiera porównanie zachowania samców na minutę przed przełączeniem playbacku na cichy śpiew w zabiegu (3 min), oraz w trakcie przełączenia (4 min). Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

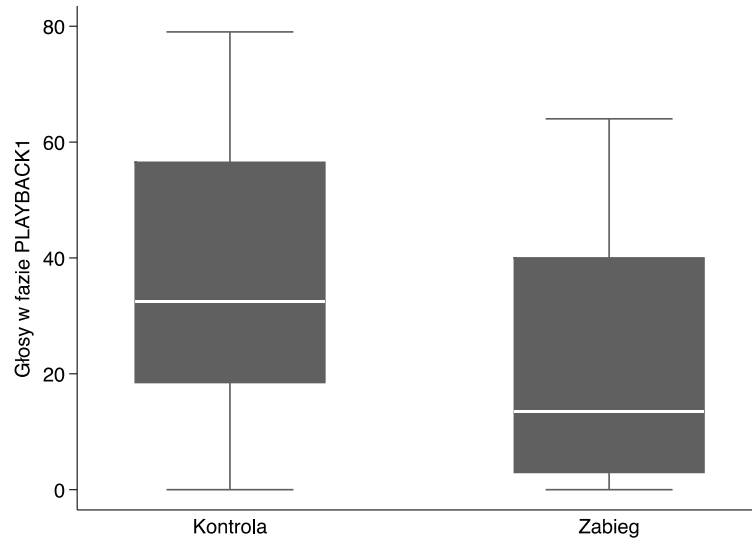
Przeprowadzone analizy GLMM dla obu składowych głównych jako zmiennych zależnych wykazały, że najlepszym modelem w przypadku składowej PC1-odpowiedź wokalna, jest model z pojedynczym czynnikiem w postaci rodzaju zabiegu, natomiast model ten był nieistotny ($P = 0,092$) a odpowiedź wokalna samców jedynie nieco wyższa (nieistotnie) w kontroli w porównaniu do zabiegu ($\beta \pm SE -0,35 \pm 0,210$, $P = 0,092$; Tabela 9; Ryc. 12). W przypadku zmiennej PC2-odpowiedź zbliżeniowa, najlepszy okazał się model zerowy, a we wszystkich testowanych modelach wpływ zabiegu była nieistotny na poziomie $P \geq 0,174$ (Ryc. 13; Tabela 9).

Podsumowując, porównując ogólną odpowiedź samców w momencie przełączenia się na ciche śpiewy w playbacku, nie udało się wykazać żadnych istotnych różnic między zabiegiem a kontrolą, jedynie w przypadku odpowiedzi wokalnej marginalnie istotnie mocniej ptaki odpowiadały na kontrolę.

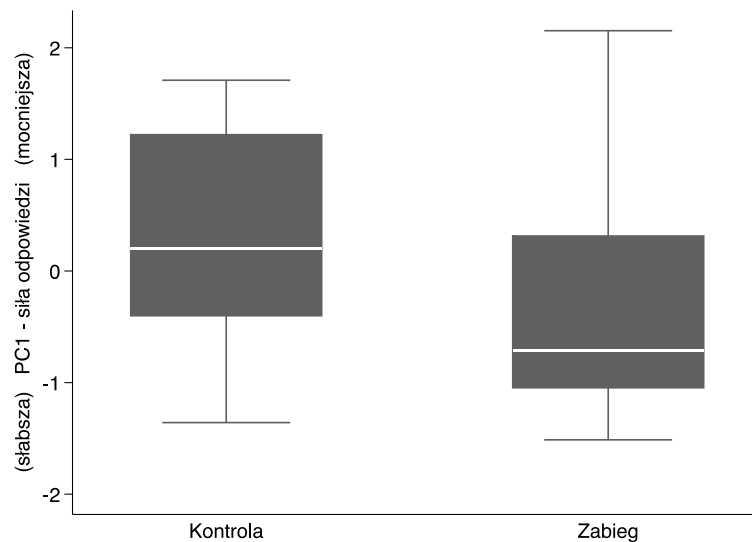
Tabela 9. Zestawienie modeli GLMM o $\Delta AIC_c < 2$ dla składowych głównych analizy 1 z eksperymentu E4 jako zmiennych zależnych. Analiza dotyczy wpływu zabiegu na odpowiedź samców w minucie w której nastąpiło (zabieg) bądź nie (kontrola) przełączenie się na ciche śpiewy w playbacku. T – zabieg, O – kolejność zabiegu i kontroli, SP – liczba piosenek zaśpiewanych przez samca w fazie przed playbackiem.

Model	AIC _c	ΔAIC_c	w_i	ER
Eksperyment E4 – analiza 1				
porównanie reakcji w 4 min (PLAYBACK1)				
PC1-reakcja wokalna				
T	127,29	0,00	0,39	
T + O	127,70	0,41	0,315	1,22
Model zerowy	127,80	0,50	0,30	1,29
Eksperyment E4 – analiza 1				
porównanie reakcji w 4 min (PLAYBACK1)				
PC2-reakcja zbliżeniowa				
Model zerowy	143,03	0	0,46	
T	143,42	0,40	0,38	1,22
Eksperyment E4 – analiza 2				
porównanie reakcji w fazie POST-PLAYBACK				
PC1- siła odpowiedzi				
T	137,89	0	0,73	
T + O	139,85	1,96	0,27	2,66

Warto natomiast zwrócić uwagę, iż analiza składowych głównych dla analiz 1 i 2 miała stosunkowo niską miarę adekwatności próby KMO. W związku z powyższym znaczna część informacji zawartych w zmiennych oryginalnych była utracona. Ponieważ porównywano bardzo krótkie przedziały czasowe odpowiedzi samców – choć adekwatne do tego, jak takie interakcje przebiegają w naturze – to najlepszą zmienną oryginalną odzwierciedlającą poziom agresji powinna być liczba wydanych głosów. Ptaki potrafią wydać nawet > 100 głosów w ciągu minuty, podczas gdy liczba przelotów czy piosenek zwykle nie przekracza wartości < 10. Dlatego też dodatkowo porównano bezpośrednio liczbę głosów jakie ptaki wydawały na minutę przed i w trakcie minuty gdy przełączono się w zabiegu z odtwarzania głośnych na ciche piosenki. Samce wydawały w trakcie 4 minuty playbacku więcej głosów w kontroli (średnio $34,9 \pm 4,74$, 95% CI 25,3 – 44,4) w porównaniu z zabiegiem (średnio $20,7 \pm 4,12$, 95% CI 12,4 – 29,4). Różnice te były istotne statystycznie (GLMM, $\beta \pm SE -14,21 \pm 5,61$, $P = 0,011$; Ryc. 14).



Ryc. 14. Porównanie liczby głosów wydawanych przez samce w trakcie fazy PLAYBACK1 eksperymentu E4. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.



Ryc. 15. Porównanie siły odpowiedzi po playbacku w E4. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

Druga analiza składowych została przeprowadzona dla kolejnej fazy eksperymentu, którą można było porównać oczekując efektu zróżnicowanej odpowiedzi w efekcie zabiegu, dotyczyła fazy POST-PLAYBACK. Porównano modele GLMM ze zmienną PC1-siła odpowiedzi i uzyskano dwa modele z $\Delta AIC_C < 2$ (Tabela 9). W obu jedynym istotnym

czynnikiem był zabieg i stwierdzono, iż w fazie po playbacku samce odpowiadały silniej na kontrolę niż na zabieg ($\beta \pm SE -0,65 \pm 0,269$, $P = 0,015$; Ryc. 15).

Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów

W eksperymencie E4 odnotowano ciche śpiewy w trakcie odtwarzania playbacku podczas 10 zabiegów (41,7%) i 11 kontroli (45,8%). Ciche śpiewy po zakończeniu odtwarzania playbacku odnotowano podczas 7 zabiegów (29,2%) i 7 kontroli (29,2%). Samce produkowały od 0 do 13 cichych śpiewów w trakcie przeprowadzanych doświadczeń – średnio $2,5 \pm 3,40$ podczas zabiegu i $2,2 \pm 3,15$ podczas kontroli. Liczby te były niewielkie w porównaniu z liczbą produkowanych głośnych śpiewów ($23,8 \pm 22,04$ podczas zabiegu i $27,3 \pm 19,94$ dla kontroli). Jeśli skupić się na najbardziej interesującej nas fazie PLAYBACK1, to w ciągu tej minuty gdy z playbacku odtwarzano ciche (zabieg) bądź głośne śpiewy (kontrola) reagujące samce wydawały zaledwie od 0 do 5 cichych śpiewów, średnio $0,79 \pm 0,282$ w kontroli i $0,46 \pm 0,225$ w zabiegu. Spośród wszystkich przeanalizowanych modeli najlepiej dopasowany był model zerowy, kolejny model z $\Delta AIC_C < 2$ zawierał zabieg, jednak jego efekt był oczywiście nieistotny ($\beta \pm SE -0,54 \pm 0,379$, $P = 0,149$; Tabela 10).

Tabela 10. Zestawienie modeli GLMM o $\Delta AIC_C < 2$ dla liczby cichych śpiewów produkowanych podczas eksperymentów E3 i E4 jako zmiennych zależnych. Objaśnienie skrótów: T – zabieg.

Model	AIC _C	ΔAIC_C	w_i	ER
Eksperyment E3				
Całkowita liczba cichych piosenek				
T	89,83	0,00	0,59	
Eksperyment E4				
Liczba cichych piosenek w fazie PLAYBACK1				
Zerowy	108,70	0	0,40	0
T	108,72	0,02	0,396	1,01
Liczba cichych piosenek po playbacku				
Zerowy	134,9492	0	0,75	

Analogiczna sytuacja została stwierdzona dla liczby cichych śpiewów wykonywanych przez samce w fazie POST-PLAYBACK. Liczby zaśpiewanych cichych piosenek były bardzo

niskie zarówno w zabiegu (średni $0,75 \pm 0,391$) jak i kontroli (średnio $0,79 \pm 0,361$) najlepszy okazał się model zerowy (Tabela 10).

Dyskusja

Wyniki obu przeprowadzonych eksperymentów (E3, E4) zgodne były z obserwacjami z eksperymentów przedstawionych w rozdziale I oraz wcześniejszymi badaniami nad behawiorem ortolana (m. in. Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010). Wykazały, że samce ortolana reagowały na symulowanego obcego samca w terytorium przede wszystkim poprzez wydawanie głosów w miejsce piosenek. Spośród wszystkich czynników, których wpływ na reakcję samców analizowano, jedynie intensywność wydawania głosów różniła się między zabiegiem (z cichym śpiewem) a kontrolą (ze śpiewem głośnym). Różnice te zaobserwowano w obu eksperymentach. Nagrywane samce produkowały więcej głosów w odpowiedzi na rywala śpiewającego tylko głośno, niż na rywala śpiewającego cicho, lub przełączającego się z trybu śpiewania głośno na śpiewanie cicho. Ze względu na to, że intensywność wydawania głosów wzrasta u ortolana wraz ze wzrostem poziomu agresji osobnika, otrzymane wyniki nie popierają założenia, że ciche śpiewy związane są z eskalacją konfliktu i wskazują na wysoki poziom agresywności nadawcy sygnału. Otrzymane w eksperymencie E4 wyniki wskazały na wręcz odwrotną zależność. Ze względu na to, że samce wydawały istotnie więcej głosów w odpowiedzi na rywala śpiewającego głośno niż cicho można przypuszczać, że u tego gatunku to śpiew o większej amplitudzie jest sygnałem bardziej agresywnym. Intensywność śpiewania cichych piosenek przez badane samce potwierdziła te wnioski. To, czy samce śpiewały cicho, nie było istotnie zależne od poziomu amplitudy śpiewu obcego intruza w przypadku eksperymentu E4, w którym symulowano eskalujący poziom agresji obcego intruza. Z kolei w przypadku eksperymentu E3, w którym symulowany intruz nie eskalował w swojej agresywności, ale śpiewał albo ciche (zabieg) albo głośne (kontrola) piosenki, całkowita liczba cichych piosenek śpiewanych podczas całego eksperymentu przeprowadzanego na poszczególnych samcach wskazała na to, że ciche śpiewy pojawiały się przede wszystkim w odpowiedzi na obcego intruza śpiewającego piosenki głośne, w przeciwieństwie do reakcji na piosenki o niskiej amplitudzie.

Dotychczasowe badania nad cichymi wokalizacjami u ptaków w kontekście agresywnym dotyczyły sygnałów o różnych cechach strukturalnych, które łączyła niska

amplituda. Anderson et al. w 2007 roku przeprowadzili badania eksperymentalne z użyciem playbacku, w których porównali reakcję samców pasówki śpiewnej na trzy rodzaje śpiewu: śpiew głośny, produkowany przez samce spontanicznie podczas sezonu lęgowego, śpiew cichy, tzw. „*crystallized soft song*”, różniący się od głośnego tylko amplitudą oraz drugi rodzaj cichego śpiewu, tzw. „*warbled soft song*”, charakteryzujący się niską amplitudą oraz zupełnie inną strukturą niż śpiew głośny. Wyniki otrzymane z przeprowadzonych przez badaczy eksperymentów wykazały, że tylko ciche śpiewy o odmiennej strukturze niż śpiew głośny wywoływały silniejszą, bardziej agresywną reakcję, natomiast ciche śpiewy różniące się od głośnych tylko amplitudą powodowały reakcję o podobnym poziomie agresji, jak śpiew głośny. Badanie to, po pierwsze, potwierdziło hipotezę o znaczeniu odwetu odbiorcy dla kosztów, jakie ponosi nadawca sygnału, ponieważ śpiewanie cicho wiązało się z bardziej agresywną reakcją odbiorcy sygnału. Po drugie, wykazało, że różne typy cichego śpiewu mogą pełnić różne funkcje. Późniejsze badania Anderson et al. (2012) potwierdziły istotne znaczenie cichych śpiewów o odmiennej strukturze niż śpiew głośny w eskalacji konfliktu u pasówki śpiewnej. Z kolei badania Templeton et al. (2012) na tym gatunku wykazały na pierwszy rzut oka, że oba typy cichego śpiewu pełnią rolę w eskalacji agresji oraz obarczone są kosztami wynikającymi z reakcji odbiorcy. W przypadku tego eksperymentu badacze odtwarzali nagrania cichego śpiewu w taki sposób, że oba jego typy występowały wspólnie, adekwatnie do naturalnych interakcji między rywalami. Reakcja na taki playback porównywana była z reakcją na śpiew głośny. W związku z zastosowaną przez badaczy metodyką nie można było jednak stwierdzić, który typ cichego śpiewu wywoływał agresywną reakcję, a niewykluczone, że był to właśnie cichy śpiew różniący się strukturą od śpiewu głośnego (Templeton et al. 2012).

Wyniki innych badań nad cichym śpiewem przeprowadzonych dużo wcześniej, bo w latach 90. XX wieku zaprezentowali Dabelsteen & Pederson (1990). W tym przypadku testowana była reakcja kosa na rywala śpiewającego cicho albo głośno. Śpiew głośny, produkowany przez samce kosa spontanicznie podczas sezonu lęgowego składa się z dwóch części: pierwszej, głośniejszej i o niskiej częstotliwości oraz końcowego świergotu o niższej amplitudzie i wyższej częstotliwości (Dabelsteen 1984). Samce kosa śpiewają także krótkie piosenki złożone tylko z drugiej frazy piosenek głośnych (Snow 1958). Charakteryzują się one niską amplitudą i wysoką częstotliwością i są określane jako cichy śpiew. Ten cichy śpiew jest śpiewany przez samce kosa podczas agresywnych interakcji oraz w trakcie zalotów (Dabelsteen et al. 1998). Eksperyment z playbackiem, przeprowadzony na tym gatunku nie

wykazał jednak istotnych różnic w reakcji na ciche i głośne piosenki w kontekście agresywnym – ptaki reagowały podobnie na piosenki głośne i ciche (Dabelsteen & Pederson 1990).

Pozostałe badania eksperymentalne nad występowaniem i funkcją cichych śpiewów w trakcie agonistycznych interakcji z rywalem dotyczyły tylko gatunków, u których cichy śpiew (lub ciche głosy), poza różnicami w amplitudzie, różnił się od śpiewu głośnego także strukturą sygnału (Ręć & Osiejuk 2011, Xia et al. 2013). U jednego z badanych do tej pory gatunków, strzyżyka śpiewnego, odnotowano wręcz inny rodzaj wokalizacji – samice tego gatunku produkują w trakcie agresywnych interakcji ciche głosy zamiast śpiewu (Krieg et al. 2017). Choć oczywiście klasyfikacja sygnałów jako śpiew bądź głos może zależeć od przyjętych założeń metodycznych. Wyniki tych badań, w których porównywano sygnały o odmiennej strukturze wykazały jednoznacznie, że takie odmienne od głośnych śpiewy ciche są sygnałem agresywnym pojawiającym się wraz z eskalacją agresji i obciążonym kosztem związanym z odwetem odbiorcy (Ręć & Osiejuk 2011, Xia et al. 2013, Krieg et al. 2017).

Różnice w reakcji na ciche wokalizacje o strukturze podobnej lub różniącej się od głośnego śpiewu mogą stanowić wytłumaczenie dla reakcji samców ortolana na cichy śpiew obcego intruza. Cichy śpiew ortolana jest bardzo podobny pod względem struktury do śpiewu głośnego. Różni się jedynie amplitudą oraz niekiedy czasem trwania, natomiast pod względem strukturalnym jest identyczny: te same rodzaje sylab mogą tworzyć zarówno piosenki głośne, jak i ciche. Śpiew ten jest zatem zbliżony charakterem do jednego z rodzajów cichego śpiewu pasówki śpiewnej. I wokalizacje takie zarówno u samców ortolana (niniejsze eksperymenty) jak i u samców pasówki śpiewnej (Anderson et al. 2007) nie wywoływały silniejszej reakcji niż śpiew głośny. Mało tego, samce ortolana reagowały na cichy śpiew słabiej niż na śpiew głośny (wydawały mniej głosów), co może świadczyć nawet o tym, że sygnał ten niesie w przypadku tego gatunku mniej agresywną informację niż śpiew głośny, a tym samym na jego wiarygodność nie wpływa to, jak na nadawcę takiego sygnału zareaguje jego odbiorca. Dodatkowo, piosenki o krótszym czasie trwania są u ortolana sygnałem niższego poziomu agresji niż piosenki o długim czasie trwania (Osiejuk & Jakubowska 2017). Jedną z cech cichego śpiewu u tego gatunku jest właśnie krótszy czas trwania, co może wpływać na to, że sygnał ten jest nośnikiem mniej agresywnej informacji. To, że samce ortolana nie reagowały silniej na ciche śpiewy w porównaniu z głośnymi nie znaczy jednak, że wokalizacje o niskiej amplitudzie nie pełnią jakiejś funkcji u tego gatunku w kontekście agonistycznym.

Ciche śpiewy były obserwowane w trakcie symulowanych interakcji zarówno podczas playbacku ze śpiewem głośnym, jak i cichym, występując wraz ze śpiewem o wysokiej amplitudzie. Ich liczba była największa podczas playbacku, natomiast praktycznie nie występowały przed rozpoczęciem symulowania wtargnięcia obcego intruza w terytorium, niezależnie od tego, czy intruz ten śpiewał głośno czy cicho. Oznacza to, że ciche śpiewy mają znaczenie w kontekście agresywnym i z jakichś powodów są używane prawie wyłącznie w momencie wkroczenia rywala w terytorium. Wyniki wskazują, że u ortolana ciche śpiewy nie są związane z eskalacją konfliktu. Świadczy o tym brak istotnych różnic w produkcji cichego śpiewu między kontrolą a zabiegiem w eksperymencie z symulowaną eskalacją poziomu agresji. Zastanawiające jest to, że podczas eksperymentu E3, w ramach którego nie symulowano eskalacji konfliktu, a jedynie monitorowano reakcję na śpiew cichy (zabieg) lub głośny (kontrola), samce wydawały istotnie więcej cichych śpiewów w odpowiedzi na intruza śpiewającego głośno niż śpiewającego cicho.

Dla wyjaśnienia tych obserwacji należy zwrócić uwagę na metodykę zastosowaną w eksperymentach. W celu symulacji wtargnięcia intruza odtwarzano jego śpiew, głośny lub cichy, z głośnika. Stwarzało to sytuację, w których badane samce nie mogły znaleźć symulowanego rywala, bo zastępował go głośnik. Problem, przed jakim stawały nagrywane ptaki był związany z trudnościami w zlokalizowaniu rywala. Sytuacja ta pojawiała się również podczas eksperymentu E4, jednak w tym przypadku zarówno podczas kontroli, jak i zabiegu odtwarzano śpiew głośny, z tą tylko różnicą, że w zabiegu w ostatniej minucie playbacku zastępowano go śpiewem cichym. Zasadniczą większość czasu, w którym symulowany obcy intruz śpiewał, produkował on piosenki głośne. W trakcie obu doświadczeń w eksperymencie E4 badane samce śpiewały cicho, przede wszystkim podczas playbacku. Zgodnie z tym tokiem rozumowania, ciche śpiewy pojawiały się więc w trakcie agresywnej interakcji z rywalem, którego nie sposób było zlokalizować. Z kolei niewielka liczba cichych śpiewów (oraz głosów) produkowanych w odpowiedzi na intruza śpiewającego cały czas cicho potwierdza tylko, że wokalizacje te prawdopodobnie nie niosą ze sobą silnie agresywnej informacji. Uzyskane wyniki z obu eksperymentów tej części pracy tj. E3 i E4, wskazują zatem, że występowanie cichych śpiewów u ortolana nie jest stabilizowane przez koszty związane z agresywną odpowiedzią odbiorcy sygnału. W związku z tym, że nie zaobserwowano u ortolana, by śpiew taki związany był z silnie agresywną reakcją, otrzymane wyniki nie wskazują także na to, by niska amplituda sygnału wynikała z szykowania się nadawcy do ataku, jak próbuje wyjaśnić występowanie cichych sygnałów hipoteza produktu

ubocznego (ang. *readiness hypothesis*) (Akçay et al. 2011, Akçay & Beecher 2012). Wskazują na to również nagrania wideo uzyskane dla niektórych samców w eksperymencie E3.

Podsumowując, eksperymenty przeprowadzone na ortolanie nie potwierdzają hipotezy wpływu odwetu odbiorcy sygnału i hipotezy podatności na zranienie, zaproponowanych przez Laidre & Vehrencamp (2008). Wyniki otrzymane z dwóch przedstawionych eksperymentów wskazują, że ciche śpiewy pojawiają się w kontekście agresywnym, jednak nie są związane z agresywniejszą reakcją odbiorcy sygnału, a więc nie służą do eskalacji konfliktu. Zastosowana metodyka pozwala na zinterpretowanie śpiewu o niskiej amplitudzie u ortolana jako narzędzia do lokalizowania rywala poprzez dynamiczną zmianę aktywnego zasięgu wydawanych sygnałów. Istotne jest jednak, by pamiętać, że cichy śpiew może przyjmować u niektórych gatunków różne formy i każda z nich może pełnić różne funkcje i występować w różnych kontekstach. Brak potwierdzenia dla hipotez wyjaśniających fenomen tego sygnału z punktu widzenia roli odbiorcy sygnału na przykładzie cichego śpiewu ortolana różniącego się od śpiewu głośnego tylko amplitudą i czasem trwania nie wyklucza, że hipotezy te mogą zostać poparte badaniami przeprowadzonymi na innych gatunkach o różnych formach cichego śpiewu.

Rozdział III

Znaczenie cichego śpiewu u ortolana jako narzędzia do lokalizowania rywala

Wstęp

Do komunikacji wokalne dochodzi, gdy sygnał akustyczny nadawany przez nadawcę dociera do odbiorcy. Wokalizacje, które są efektywnie transmitowane przez środowisko, czyli przekazują odbiorcy zamierzony komunikat, są faworyzowane przez selekcję naturalną. Mówi o tym hipoteza adaptacji akustycznej (ang. *acoustic adaptation hypothesis*) (Morton 1975, Wiley & Richards 1978, Richards & Wiley 1980, Ryan & Brenowitz 1985). Przekazanie sygnału do odbiorcy jest ułatwione, jeśli nadawca zna jego lokalizację. Wiedza na temat miejsca przebywania odbiorcy sygnału pozwala na nadanie sygnału w odpowiednim kierunku i o odpowiednich właściwościach transmisyjnych, dzięki którym sygnał może dotrzeć do odbiorcy znajdującego się w określonej odległości. Dla przykładu, malachicik ciemny (*Lampornis clemenciae*) modyfikuje amplitudę śpiewu w zależności od poziomu hałasu środowiska tak, by sygnał dotarł do odbiorcy (Pytte et al. 2003). Modyfikowanie parametrów śpiewu w zależności od stopnia degradacji dźwięku w środowisku zostało zaobserwowane również m.in. u epoletnika krasnoskrzydłego (Hanna et al. 2011) czy szlarnika rdzawobocznego (*Zosterops lateralis*) (Potvin & Mulder 2013). Jednocześnie dzięki stopniowi degradacji sygnału w środowisku odbiorca może określić swoją odległość od nadawcy (Wiley & Richards 1982). Pewne zwierzęta, które mają ograniczone zdolności wizualnej lokalizacji odbiorcy sygnału lub potencjalnej ofiary, czy to ze względu na swoje cechy anatomiczne, fizjologiczne czy ze względu na utrudnienia stawiane przez środowisko, zdobywają informacje o lokalizacji wykorzystując do tego zdolność echolokacji (Lawrence & Simmons 1982, Simmons et al. 1993, Bel'kovich et al. 1970, Renaud & Popper 1975). Echolokacja działa jak swego rodzaju sonar: sygnał produkowany przez nadawcę, po osiągnięciu jakichś przeszkód w środowisku, odbija się od nich i w różnym stopniu zdegradowany wraca do nadawcy. Taki sygnał sonarowy charakteryzuje się szerokim pasmem częstotliwości, krótkim czasem trwania i dużą kierunkowością (Au 2004).

Kierunkowość sygnału pojawia się wtedy, gdy jego natężenie nie jest takie samo we wszystkich kierunkach rozchodzenia się dźwięku. Sygnał taki kierowany jest zwykle do konkretnego odbiorcy (Brumm & Todt 2003, Patricelli et al. 2008), którego lokalizacja jest znana nadawcy. W przypadku, gdy lokalizacja odbiorcy sygnału nie jest znana, wtedy nadawca wydaje sygnały mało ukierunkowane, których amplituda jest podobna we wszystkich kierunkach rozchodzenia się dźwięku (Brumm & Todt 2003). Badania nad kierunkowością sygnału wśród wielu grup zwierząt wykazały, że sygnały wokalne nietoperzy i waleni są silnie kierunkowe (Hartley & Suthers 1987, Dantzker et al. 1999, Madsen 2005),

ptaków i psów średnio ukierunkowane (Witkin 1977, Hunter et al. 1986, Larsen & Dabelsteen 1990, Brumm 2002, Frommolt & Gebler 2004, Nelson et al. 2005, Patricelli et al. 2007), płazów wielokierunkowe (Gerhardt 1975), a owadów zarówno kierunkowe, jak i nie (Forrest 1991, Michelsen & Elsner 1999, Michelsen & Fonseca 2000, Sueur et al. 2005). Badania Brumm & Todt (2003) na słowiku rdzawym (*Luscinia megarhynchos*) wykazały, że ptaki te produkują głośne piosenki w interakcjach z rywalami. Jeśli lokalizacja odbiorcy sygnału jest im znana, wtedy podczas śpiewu pozostają zwrócone w jego kierunku, zwiększając tym kierunkowość sygnału. Jeśli natomiast nie znają lokalizacji rywala, wtedy często odwracają głowę w różne kierunki, by tym samym sprawić, że ich śpiew będzie w dłuższej sekwencji mniej ukierunkowany. Podobne wyniki otrzymali Patricelli et al. (2008). Zaobserwowali oni, że samce epoletnika krasnoskrzydłego (*Agelaius phoeniceus*) zmieniały kierunek, w jakim siedziały, by zmniejszyć kierunkowość nadawanego sygnału, a śpiewały piosenki o wysokiej amplitudzie, by tę kierunkowość zwiększyć. Badania Patricelli et al. (2007) wskazują na to, że zależnie od kontekstu produkowane sygnały mogą być bardziej lub mniej kierunkowe.

Ciche wokalizacje, pojawiające się w kontekście agresywnym (Searcy et al. 2006, Ballentine et al. 2008, Hof & Hazlett 2010, Brumm & Ritschards 2011, Reichard et al. 2011, Ręk & Osiejuk 2011, Templeton et al. 2012, Xia et al. 2013, Krieg & Burnett 2017) mają cechy sygnału wielokierunkowego. Ich niska amplituda sprawia, że są sygnałem trudnym do usłyszenia z dużej odległości od nadawcy, co sprawia, że ich zasięg jest silnie ograniczony. Wyniki przeprowadzonych przeze mnie badań przedstawionych w rozdziale I i II wskazują dodatkowo na to, że ciche wokalizacje są związane z konkretną sytuacją podczas agresywnej interakcji z rywalem. Przeprowadzone wcześniej eksperymenty z zastosowaniem playbacku przebiegały zasadniczo zgodnie ze schematem: 2 minuty nagrywania samca przed odtwarzaniem nagrań ze śpiewem rywala – zależna od eksperymentu długość czasu odtwarzania nagrań ze śpiewem rywala – 2 minuty nagrywania samca po zakończeniu odtwarzania nagrań. Podczas takich eksperymentów nagrywane samce śpiewały ciche śpiewy zwykle na przełomie etapu odtwarzania nagrań i etapu po odtwarzaniu playbacku, a więc w momencie, gdy symulowany intruz przestawał śpiewać. Jest to moment w interakcji, w którym odbiorca sygnału traci możliwość lokalizowania nadawcy poprzez miejsce, z którego dochodzą jego wokalizacje. By uniknąć sytuacji, w której nie będzie wiedział gdzie znajduje się intruz (czy znajduje się blisko niego i grozi atakiem fizycznym, czy przebywa jeszcze w ogóle w jego terytorium) samiec powinien tak zmodyfikować swoje zachowanie, by być w stanie zlokalizować rywala.

Ze względu na moment w trakcie agresywnej interakcji między samcami ortolana, w którym pojawiają się ciche śpiewy i ze względu na to, że ich niska amplituda sprawia, że są to sygnały o niewielkim zasięgu transmisji, zaproponowałam nową hipotezę pretendującą do wyjaśnienia funkcji cichego śpiewu w kontekście agresywnym. Postawiona przez mnie hipoteza akustycznego lokalizowania rywala opiera się na znaczeniu cichego śpiewu jako swego rodzaju „sonaru” do wykrywania obecności rywala na danym obszarze. Ze względu na to, że cichy sygnał może być usłyszany tylko z niewielkiej odległości, stwarza to możliwość do dokładnej penetracji ograniczonego terenu w celu wykrycia miejsca przebywania rywala. Oczywiście zamiast informacji zawartej w odbitym dźwięku, zakładam że funkcjonalność tego zachowania ma wynikać z uzyskania wokalne bądź ruchowej odpowiedzi rywala, ale wyłącznie tego który znajduje się w niewielkiej odległości.

Celem badań przedstawionych w niniejszym rozdziale było przetestowanie hipotezy akustycznego lokalizowania rywala. W tym celu przeprowadzono eksperyment, w którym symulowano przemieszczanie się intruza po terytorium gospodarza. Założono, że jest to sytuacja, w której trudniej jest wykryć miejsce przebywania rywala ze względu na ciągłe zmiany jego lokalizacji. Symulacji przemieszczenia dokonano poprzez naprzemienne odtwarzanie śpiewu intruza z dwóch oddalonych od siebie o kilka metrów głośników. Reakcję na przemieszczającego się rywala porównano z reakcją na rywala statycznego, czyli takiego, którego symulowano przy użyciu tylko jednego głośnika o stałej lokalizacji. Taki plan eksperymentu dobrze oddaje to co obserwuje się podczas naturalnych interakcji samców na bliskich dystansach, tj. częste przemieszczanie się i wydawanie śpiewów o różnej amplitudzie. Zgodnie z hipotezą akustycznego lokalizowania rywala przewidywano, że nagrywane samce ortolana będą produkować więcej cichych śpiewów w odpowiedzi na nagrania z symulowanymi przemieszczeniami niż bez przemieszczeń w fazie eksperymentu, gdy te przemieszczenia są symulowane i być może także tuż po. Założyłam też, zgodnie z wynikami eksperymentów E3 i E4, że ogólna odpowiedź samców na zabieg i kontrolę powinna być silna i nie różnić się istotnie między zabiegiem a kontrolą. W analizie wyników eksperymentu E5 skupiłam się ściśle na sprawdzeniu wymienionych przewidywań wynikających z hipotezy akustycznego lokalizowania rywala.

Metody

Procedury przygotowania próbek dźwiękowych do eksperymentu E5

Próbki dźwiękowe śpiewu ortolana

Na potrzeby eksperymentu nagrano i przeanalizowano repertuar 17 samców ortolana. Pełne repertuary każdego samca nagrywano magnetofonem Sennheiser MKH 70 z osłoną przeciwwiatrową MZH-60 osadzoną na koszu MZW 60-1 (Sennheiser Electronic GmbH & Co. KG, Wademark, Germany), oraz Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden) i mikrofonem Marantz PMD 661 (D&M Professional). Nagrania te zostały wykorzystane później do przygotowania próbek dźwięków do playbacków użytych następnie w eksperymentach. Wszystkie piosenki wykorzystane do przygotowania playbacków zostały nagrane pod koniec kwietnia i na początku maja 2016 r., kiedy niesparowane samce rywalizowały o terytoria o niestabilnych jeszcze granicach. Piosenki były nagrywane z małej odległości podczas bezwietrznych poranków i pozbawione były szumów w zakresie częstotliwości śpiewu ortolana, a więc charakteryzowały się dobrą jakością. Różnice w amplitudzie między piosenkami wykorzystywanymi do playbacków były niewielkie i nie wpływały na strukturę piosenek. Każdy samiec został zlokalizowany przy użyciu urządzenia GPSMAP 76CSx (Garmin Ltd.). Teren badań był w czasie przeprowadzania nagrań kontrolowany codziennie niezależnie przez dwie osoby, aby wykryć wszystkie pojawiające się samce i prawidłowo oznaczyć granice tworzących się terytoriów.

Piosenki wykorzystane w playbackach zostały przygotowane w aktualnej wersji programu Avisoft SasLab Pro. Z nagrań usunięto szumy za pomocą filtra górno-przepustowego FIR (ang. *Finite Impulse Response time domain filter*) na poziomie 500 Hz. Amplitudę próbek śpiewu ujednolicono przy użyciu funkcji *Change volume* do poziomu 86 dB SPL mierzonej w odległości 1 m (korekcja częstotliwości A, szybkość reakcji miernika FAST = 200 ms; pomiar wykonany miernikiem CHY 650 Sound Level Meter (Firemate Co., Ningbo, China). Wartość ta odzwierciedlała naturalną, przeciętną amplitudę śpiewu terytorialnego samców ortolana zmierzoną w terenie (Skierczyński et al. 2007). Playbacki śpiewu ortolana wykorzystane w eksperymencie składały się z 12 głośnych piosenek o tej samej amplitudzie. Repertuary wszystkich nagranych samców składały się z przynajmniej dwóch typów śpiewu, jeśli było ich więcej to do przygotowania playbacków użyto dwóch najczęściej występujących typów z repertuaru samca. Zastosowany w playbackach sposób

prezentacji typów śpiewu w czasie jest typowy dla samców śpiewających w terytoriach (m. in. Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010).

Sprzęt wykorzystywany do rejestracji eksperymentu E5

Playbacki śpiewu ortolana odtwarzano bezprzewodowo z iPhone'a 6 (Apple) i głośników UE BOOM (Logitech International) poprzez Bluetooth. Podczas eksperymentu jeden z eksperymentatorów nagrywał reakcję wokalną samców przy zastosowaniu magnetofonu Marantz PMD 661 (D&M Professional) i mikrofonu Telinga Pro 8 (Telinga Microphones, Botarbo, Tobo, Sweden). Ze względu na wysoką kierunkowość użytego mikrofonu takie nagrania szczególnie dobrze nadawały się do zliczania wszelkich cichszych wokalizacji. Drugi eksperymentator rejestrował zachowanie ptaków dyktując do dyktafonu Olympus Ls-11 obserwowane zachowania (przeloty itp.).

Procedury przeprowadzania eksperymentu E5

Przedstawiony eksperyment był przeprowadzany w dniach 6-19 maja 2016 w godzinach porannych 5:00-10:00 na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego i okolic (koordynaty środka powierzchni badawczej 52° 17' N i 16° 56' E).

Każdy samiec został poddany procedurze zabiegu i kontroli, które wykonywane były w losowej kolejności. Każdy zabieg i kontrola składał się z czterech etapów (Tabela 11). Podczas pierwszej fazy (PRE-PLAYBACK), trwającej 2 minuty, nagrywano śpiewającego samca ortolana, aby uzyskać informację o jego naturalnej aktywności wokalnej. W czasie drugiej fazy (PLAYBACK) przez dwie minuty odtwarzano 12 piosenek z różnych typów śpiewu (patrz opisany wyżej sposób przygotowywania próbek do playbacku). Następnie, w fazie trzeciej (MOVEMENTS-PLAYBACK), również przez 2 minuty odtwarzano 12 piosenek różnych typów śpiewu i dodatkowo podczas zabiegu symulowano przemieszczenia rywala. Symulację przemieszczeń osiągnięto poprzez odtwarzanie piosenek z dwóch głośników oddalonych od siebie o 6-10 metrów – raz z jednego, raz z drugiego. Po zakończeniu playbacku śpiewu ortolana rozpoczynał się czwarty, ostatni etap eksperymentu (POST-PLAYBACK), podczas którego przez kolejne 2 minuty nagrywano samca i rejestrowano jego zachowania.

Tabela 11. Schemat planu eksperymentu E5.

Eksperyment	Wielkość próby	Doświadczenie	Faza eksperymentu			
			PRE-PLAYBACK	PLAYBACK	MOVEMENTS-PLAYBACK	POST-PLAYBACK
E5 (macierz 3 mikrofonów)	N = 17	Zabieg	-	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów) z symulacją 6 10-cio m przelotów	-
		Kontrola	-	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	Głośne piosenki (12 piosenek z 2 typów)	-

Playback odtwarzano z głośnika lub dwóch głośników UE BOOM (Logitech International) umiejscowionych przed rozpoczęciem eksperymentu na drzewie lub krzewie w terytorium danego samca na wysokości około 1,5 metra, w takim miejscu, by nadlatujący ptak miał możliwość usiąść w bezpośrednim jego sąsiedztwie. Dystans w jakim znajdowały się głośniki w zabiegu zależał od konfiguracji terenu w danym miejscu, głównie struktury roślinności. Głośniki rozmieszczano w takich miejscach w jakich typowo mogą śpiewać ortolany, starając się aby między głośnikami występowała roślinność, która mogłaby utrudniać zauważenie przelatującego (symulowanego) samca osobnikowi z którym był wykonywany eksperyment. Eksperyment przeprowadzano tylko wtedy, jeśli dany samiec śpiewał w obrębie własnego terytorium.

Podsumowując, kontrola różniła się od zabiegu jedynie tym, że podczas niej w fazie trzeciej eksperymentu odtwarzano nagrania śpiewu ortolana tylko z jednego głośnika – bez symulacji przemieszczeń. Podczas zabiegu w fazie tej odtwarzano nagrania z dwóch głośników naprzemiennie, co miało symulować przemieszczanie się rywala. Kolejność doświadczeń przeprowadzanych z kolejnymi samcami była losowa dla wykluczenia jej wpływu na zachowanie ptaków.

Zachowania ortolana obserwowane w trakcie eksperymentu

Wokalizacje nagrane podczas eksperymentu były analizowane w programie Raven Pro 1.4. Zliczano w nim wszystkie piosenki i głosy wydawane przez danego samca podczas przeprowadzania eksperymentu. W tym samym programie analizowano również nagrywane na dyktafon obserwacje zachowania samców (informacje o przelotach, dystansie do głośnika itd.), które synchronizowano z informacją o odpowiedzi wokalne.

W ramach eksperymentu przeanalizowano 9 typów reakcji samców na symulacje: najmniejszy dystans do głośnika (m), czas spędzony w odległości ≤ 5 metrów od (przynajmniej jednego) głośnika (s), liczba lotów, piosenek głośnych, piosenek cichych i głosów podczas wszystkich czterech etapów eksperymentu oraz obecność śpiewających sąsiadów, interakcje między nimi a danym samcem w czasie trwania eksperymentu i obecność samicy w terytorium danego samca. Ponieważ te bazowe informacje o reakcji były w różnym stopniu ze sobą skorelowane, w dalszej analizie dokonano redukcji zmiennych za pomocą analizy składowych głównych.

Doświadczenia przeprowadzano na każdym samcu w odstępach jedno- dwudniowych (pojedyncze przypadki związane z warunkami pogodowymi). Eksperymenty rozpoczynano jedynie w sytuacji, gdy dany samiec przed rozpoczęciem playbacku regularnie śpiewał z własnego terytorium. Do każdego playbacku użyto innego zestawu piosenek tak, że nie zdarzyło się, żeby więcej niż jeden samiec był stymulowany takim samym zestawem piosenek.

Analiza statystyczna

Wielkość próby wziętej do analizy wynosiła 17 samców. Do analizy sparowanych doświadczeń wykorzystano uogólne mieszane modele liniowe (GLMM). Dla każdego eksperymentu przeprowadzono dwa typy analiz. Jeden z nich opierał się na analizie składowych głównych w celu zredukowania liczby zmiennych. W tym przypadku składowe główne były traktowane jako zmienne zależne. Drugi natomiast bazował na analizie wpływu poszczególnych czynników na liczbę cichych piosenek w poszczególnych etapach eksperymentu. W tych analizach zastosowano również analogiczne modele GLMM, z tym że oparte o procedurę 'mepoisson' lub 'menbreg' (*multilevel mixed-effects models*) w programie STATA, które umożliwia analizę danych o rozkładzie Poisson'a i ujemnym dwumianowym.

Procedura wyboru najlepszego modelu GLMM polegała na w pierwszej kolejności sprawdzeniu wpływu rodzaju doświadczenia na poszczególne zmienne zależne, a następnie dodawaniu kolejnych czynników i współzmiennych i interpretowaniu wyników z uzyskanych modeli. Wybór najlepiej dopasowanego bądź dopasowanych modeli był podejmowany na podstawie wartości kryteriów informacyjnych AIC i skorygowanych dla wielkości próby AICc, których niższe wartości wskazują na lepszy model. W pracy skupiam się głównie na

modelach najlepiej dopasowanych o $\Delta AIC_C < 2$ (Arnold 2010, Burnham & Anderson 2002, Burnham et al. 2011, Symonds & Moussalli 2011). Analizy statystyczne były przeprowadzane w programie IBM SPSS Statistics v. 22 i v. 23 oraz STATA 14.2.

Wyniki

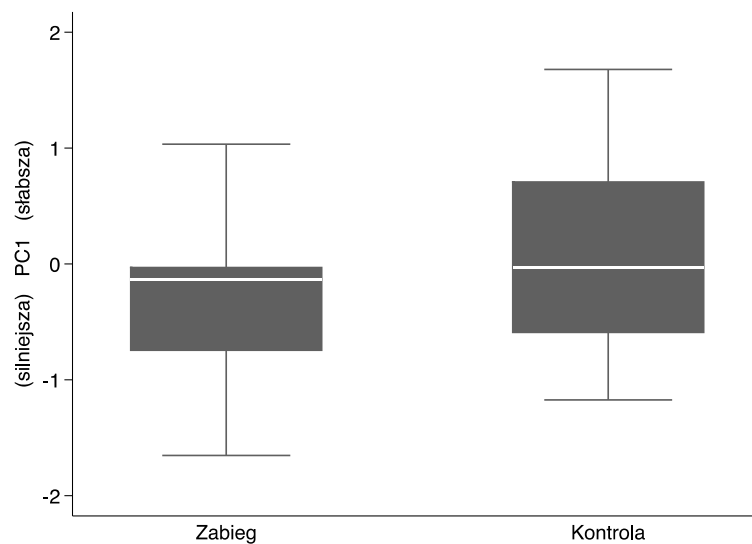
Ogólna odpowiedź na playback

Zgodnie z wynikami przeprowadzonego eksperymentu, ptaki reagowały na playback z głośnym śpiewem obcego rywala jak na sygnał agresywny: przemieszczały się w kierunku głośnika (głośników) i wydawały głosy w miejsce śpiewu. W celu weryfikacji jednej z hipotez, mówiącej o tym, iż nie powinnam zaobserwować różnic w ogólnej odpowiedzi samców na playback z oraz bez symulowanych przemieszczeń, wykonałam analizę składowych głównych dla wszystkich zmiennych oryginalnych zachowania samców rejestrowanych podczas eksperymentu od momentu rozpoczęcia playbacku. Dane oryginalne dobrze spełniały warunki analizy składowych głównych, test sferyczności Bartletta'a wynosił $\chi^2 = 120,770$, $df = 21$, $P < 0,001$, miara Kaiser-Meier-Olkin'a adekwatności doboru próby wyniosła 0,702. Uzyskałam dwie składowe główne, z których PC1 odzwierciedlała najlepiej opóźnienie do pierwszego przelotu, najmniejszy dystans na jaki podchodził ptak do głośnika i liczbę zaśpiewanych piosenek. Komponent PC2 najbardziej związany był z takimi zmiennymi oryginalnymi jak opóźnienie do podejścia na dystans ≤ 5 m i czas spędzony tak blisko głośnika oraz liczbę głosów. Analiza PCA dała dość nietypowy rozkład zmiennych oryginalnych dla komponentów, ale wynikało to zapewne z nietypowego planu eksperymentalnego wymuszającego więcej przelotów ptaków w czasie reakcji oraz zastosowania dwóch bądź jednego głośnika w zabiegu i kontroli. Komponent PC1 im wyższe osiągał wartości, tym słabsza była reakcja samca, ptaki po prostu reagowały z większym opóźnieniem. Komponent PC2 natomiast im wyższe wartości osiągał, tym szybciej i dłużej ptaki znajdowały się bardzo blisko głośników i wydawały więcej głosów.

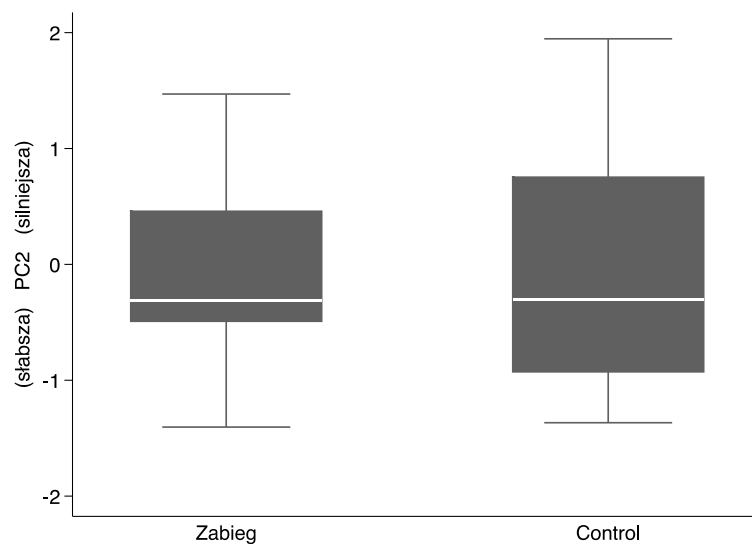
Tabela 11. Wartości własne, % wyjaśnionej wariancji całkowitej i wagi zmiennych oryginalnych pierwszych dwóch składowych głównych wyodrębnionych z pięciu zmiennych oryginalnych charakteryzujących odpowiedź na playback podczas eksperymentu E5. Miary decydujące o przyporządkowaniu do odpowiedniej składowej zaznaczono pogrubioną czcionką.

Statystyki i zmienne oryginalne	Składowa	
	PC1 opóźnienie reakcji i śpiew	PC2 przebywanie blisko głośnika i głosy
Ogółem	2,717	2,379
% wariancji	38,81	33,98
% skumulowany	38,81	72,79
Opóźnienie do 1-go przelotu	0,81	-0,20
Opóźnienie do przelotu na ≤ 5 m	0,38	-0,77
Najmniejszy dystans	0,81	-0,43
Przeloty	-0,64	0,48
Piosenki	-0,84	-0,26
Głosy	0,23	0,81

Przeprowadzony eksperyment nie wykazał istotnych statystycznie różnic w reakcji samców na przemieszczającego się rywala (zabieg) w porównaniu do rywala śpiewającego cały czas z tego samego miejsca (kontrola). Dystans do głośnika, z którego odtwarzano nagrania śpiewu rywala oraz intensywność przemieszczania się i wokalizowania nie była zależna od tego, czy rywal zmieniał lokalizację, czy nie. Wśród przetestowanych modeli dla PC1-opóźnienie reakcji i śpiew jako zmiennej zależnej, stwierdzono trzy modele z $\Delta AIC_C < 2$, zawierające zabieg, kolejność zabiegów i dystans przed eksperymentem (Tabela 12). We wszystkich tych modelach nie stwierdzono istotnego wpływu zabiegu na PC1-opóźnienie reakcji i śpiew, w najlepszym modelu efekt rodzaju zabiegu wynosił: $\beta \pm SE -0,59 \pm 0,33$, $P = 0,084$, w pozostałych nieistotny na poziomie $P \geq 0.076$.



Ryc. 16. Porównanie ogólnej odpowiedzi samców na zabieg i kontrolę wyrażony składową PC1, związaną z opóźnieniem reakcji oraz liczbą wydawanych śpiewów. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.



Ryc. 17. Porównanie ogólnej odpowiedzi samców na zabieg i kontrolę wyrażony składową PC2, związaną z liczbą wydawanych głosów oraz czasem pozostawania w pobliżu głośników. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartył oraz zakres nieodstający.

Analizy GLMM dla PC2-przebywanie blisko głośnika i głosy jako zmiennej zależnej nie wykazały żadnych istotnych różnic w zachowaniu samców między kontrolą a zabiegiem (Tabela 12). Zarówno w zabiegu jak i w kontroli ptaki wydawały podobne liczby głosów i przebywały w pobliżu głośników podobny czas od momentu rozpoczęcia playbacków. W najlepszym modelu, zawierającym rodzaj zabiegu i kolejność zabiegu efekt rodzaju zabiegu w modelu był nieistotny: $\beta \pm SE 0,09 \pm 0,559$, $P = 0,866$.

Tabela 12. Zestawienie modeli GLMM o $\Delta AIC_C < 2$ dla składowych głównych z eksperymentu E5 jako zmiennych zależnych. Opis skrótów: T – zabieg, O – kolejność zabiegu i kontroli, D – dystans początkowy samca do głośnika przed playbackiem.

Model	AIC _C	ΔAIC_C	w_i	ER
PC1 – opóźnienie reakcji i śpiew				
T	94,81	0	0,41	
T + O	94,93	0,12	0,39	1,06
T + O + D	95,73	0,92	0,26	1,59
PC2 – przebywanie blisko głośnika i głosy				
T + O	99,18	0	0,41	
T	99,76	0,59	0,39	1,34

Odpowiedź związana z produkcją cichych śpiewów

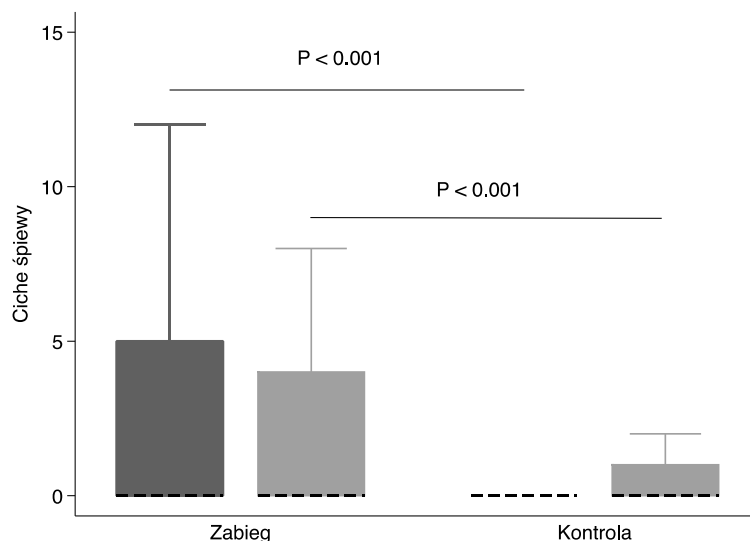
W ramach przeprowadzonego eksperymentu samce produkowały ciche śpiewy podczas 13 zabiegów (76%) i 13 kontroli (76%) podczas doświadczeń przeprowadzanych na 17 samcach testowanych dwukrotnie. Samce śpiewały od 0 do 29 cichych piosenek w trakcie przeprowadzanych doświadczeń – średnio $9,8 \pm 10,97$ podczas zabiegu i $5,7 \pm 9,03$ podczas kontroli. Liczba cichych piosenek śpiewanych przez ptaki była znacznie mniejsza niż piosenek głośnych produkowanych w trakcie zabiegu i kontroli (średnio $36,7 \pm 21,66$ podczas zabiegu i $34,5 \pm 20,26$ podczas kontroli). Natomiast najważniejsze różnice w kontekście testowanej hipotezy ujawniły się podczas sprawdzania ile cichych śpiewów było wykonywane w zabiegu i kontroli podczas poszczególnych faz eksperymentu. Ptaki nie wydawały w ogóle cichych śpiewów przed rozpoczęciem playbacku, natomiast po jego rozpoczęciu pojawiały się one z różną intensywnością. Nie stwierdziłam istotnych różnic w fazie PLAYBACK, dla której najlepszym modelem okazał się model zerowy (Tabela 13). W fazie symulowanych przemieszczeń PLAYBACK-MOVEMENTS ortolany istotnie więcej cichych śpiewów wydawały w zabiegu niż w kontroli ($\beta \pm SE -1,66 \pm 0,33$, $P < 0,001$) i znaleziono tylko jeden model z $\Delta AIC_C < 2$ (Tabela 13). Niemal identyczne wyniki uzyskano dla fazy POST-PLAYBACK, gdzie również ptaki wydawały więcej cichych piosenek w

zabiegu niż w kontroli ($\beta \pm SE -1,41 \pm 0,336, P < 0,001$). Uzyskane rezultaty jednoznacznie pokazują, iż symulowanie przemieszczeń oraz krótki okres po symulacji przemieszczeń powodują istotnie większą produkcję cichych śpiewów przez odpowiadające na playback samce ortolanów.

Analizy GLMM dla poszczególnych etapów przeprowadzonych doświadczeń wykazały, że istotna różnica w produkcji cichego śpiewu występowała tylko podczas etapu odtwarzania playbacku z przemieszczeniami (w zabiegu) lub bez (w kontroli) oraz po zakończeniu odtwarzania tego playbacku.

Tabela 13. Zestawienie modeli GLMM o $\Delta AIC_c < 2$ dla liczby cichych śpiewów produkowanych podczas eksperymentu E5 jako zmiennych zależnych. Ponieważ w fazie PRE-PLAYBACK ciche śpiewy nie występowały to faza ta została pominięta. Objasnienia skrótów: T – zabieg, O – kolejność zabiegu i kontroli.

Model	AIC _c	ΔAIC_c	w_i	ER
Ciche piosenki podczas fazy PLAYBACK				
Zerowy	96,43	0,00	0,65	
T	98,53	2,11	0,23	2,87
Ciche piosenki podczas etapu MOVEMENTS-PLAYBACK				
T	107,99	0,00	0,76	
T + O	110,32	2,33	0,23	3,21
Ciche piosenki podczas etapu POST-PLAYBACK				
T	107,50	0,00	0,76	
T + O	109,80	2,30	0,24	3,16



Ryc. 18. Porównanie liczby wydawanych cichych śpiewów w trakcie fazy i PLAYBACK-MOVEMENTS i POST-PLAYBACK. Wykres skrzynkowy pokazujący medianę, dolny i górny kwartyl oraz zakres nieodstający.

Dyskusja

Wyniki przedstawionego w tym rozdziale eksperymentu wskazują, że samce ortolana nie reagowały większym zaniepokojeniem na symulowanego intruza przemieszczającego się, w porównaniu do intruza śpiewającego z jednego miejsca. Ptaki przejawiały tendencję do większej ruchliwości podczas zabiegu, jednak nie zaobserwowano np. intensywniejszego wydawania głosów, które są bardzo wyraźnym sygnałem podwyższonej agresji w interakcji z rywalem (m. in. Osiejuk et al. 2007a, 2007b, Skierczyński & Osiejuk 2010, Osiejuk 2014). Symulowane zmienianie lokalizacji miejsca śpiewu przez intruza sprawiało jednak, że badane samce śpiewały istotnie więcej cichych piosenek w porównaniu z reakcją na rywala statycznego. Różnice były największe w czasie symulacji przemieszczeń, ale utrzymywały się również w kolejnej fazie eksperymentu. Wyniki te są zgodne z przewidywaniami postawionej przeze mnie hipotezy akustycznej lokalizacji rywala, mówiącej o tym, że ciche śpiewy są produkowane w celu uzyskania odpowiedzi od konkretnego odbiorcy, jednocześnie pełniąc istotną rolę w jego lokalizowaniu.

Występowanie cichego śpiewu w kontekście agresywnym było do tej pory tłumaczone kilkoma hipotezami. Laidre & Vehrencamp (2008) sugerowali w postawionej hipotezie wpływu odwetu odbiorcy, że sygnał taki jest stabilizowany kosztami wynikającymi z tego, jak zareaguje na niego odbiorca sygnału. W sytuacji, gdy odbiorca odpowie na cichy sygnał w sposób silnie agresywny – atakiem – nadawca takiego sygnału jest narażony na uszkodzenie ciała, jeśli jego kondycja nie pozwoli mu na odparcie ataku. W ten sposób, pozornie mniej kosztowny sygnał utrzymuje swoją wiarygodność ze względu na wysokie koszty związane z odwetem odbiorcy (Laidre & Vehrencamp 2008). Kosztowność związana z dużym prawdopodobieństwem uszkodzenia ciała wynika też, zgodnie z hipotezą podatności na zranienie, z niewielkiej odległości, jaka dzieli nadawcę od odbiorcy w sytuacji gdy cichy sygnał zostanie odebrany (Vehrencamp 2000, Laidre & Vehrencamp 2008). Hipotezy tłumaczące fenomen cichego śpiewu z punktu widzenia kosztowności związanej z interakcją z rywalem zostały poparte sporą częścią badań nad występowaniem tego rodzaju komunikacji u ptaków w kontekście agonistycznym. Znaczenia cichego śpiewu jako sygnału agresywnego wywołującego adekwatną reakcję u odbiorcy dowiedziono u pasówki śpiewnej (Anderson et al. 2008, 2012, Templeton 2012), pasówki bagiennej (Ballentine et al. 2008), lasówki granatowej (Hof & Hazlett 2010), zięby (Brumm & Reitschards 2011), junko zwyczajnego (Reichard et al. 2011), derkacza (Ręk & Osiejuk 2011), wierzbownika płowego (Xia et al. 2013) oraz strzyżyka śpiewnego (Krieg & Burnett 2017). Gatunki te reagują cichym śpiewem na mocno agresywnego rywala. Ponadto osobniki, które śpiewają cicho spotykają się z bardziej agresywną odpowiedzią odbiorcy sygnału. Ciche wokalizacje są więc u nich obarczone kosztem związanym z odwetem odbiorcy.

W przypadku kilku gatunków ptaków, które były również badane pod tym kątem, nie stwierdzono jednak takiej zależności. Mowa tutaj o kosie (Dabelsteen & Pederson 1990) i jednych z badań prowadzonych na pasówce śpiewnej (Anderson et al. 2007). Pasówka śpiewna to gatunek, u którego występują dwa rodzaje cichego śpiewu – każdy o innej funkcji. Jeden z tych typów występuje w kontekście agresywnym i pełni w nim rolę związaną z eskalacją konfliktu, natomiast drugi, mimo występowania w agresywnym kontekście, nie jest związany z poziomem agresji nadawcy czy też interakcji z rywalem (Anderson et al. 2007, 2012, Templeton et al. 2012). W przypadku ortolana, eksperymenty przedstawione w rozdziale II wykazały, że cichy śpiew tego gatunku nie jest zależny od poziomu agresji nadawcy i nie wywołuje bardziej agresywnej reakcji odbiorcy. Tym samym nie stwierdzono, by cichy sygnał w przypadku ortolana utrzymywał swoją wiarygodność w wyniku kosztów

nałożonych na nadawcę przez odbiorcę komunikatu. Eksperyment z przemieszczeniami rywala również nie wskazał na to, by ciche wokalizacje miały tu jakieś istotne znaczenie w eskalacji konfliktu. Zgodnie z dotychczasowymi badaniami nad ortolanem, agresywna reakcja samców tego gatunku skierowana na rywala, dotyczy dwóch zachowań: zbliżania się do intruza oraz zwiększonej produkcji głosów (m. ni. Skierczyński et al. 2007, Skierczyński & Osiejuk 2010, Osiejuk 2014). Wyniki jednego z eksperymentów przedstawionych w rozdziale II wykazały, że samce ortolana wydawały więcej głosów, ale nie przemieszczały się więcej w odpowiedzi na śpiew bardziej agresywnego rywala (czyli w przypadku tego gatunku takiego, który śpiewał głośniejsze piosenki). Oznacza to, że intensywność wydawania głosów jest u ortolana ściśle związana z poziomem agresji nadawcy sygnału. Z kolei wyniki eksperymentu przedstawionego w niniejszym rozdziale nie wykazały istotnej różnicy w produkcji głosów między zabiegiem i kontrolą. Może to wskazywać na to, że różnice między playbackiem zastosowanym w zabiegu i kontroli nie wpłynęły znacząco na percepcję poziomu agresji sygnalizowanego przez symulowanego intruza wkraczającego w terytorium. W związku z powyższym, nie ma przesłanek do wnioskowania iż ciche śpiewy służą do eskalacji, bądź deeskalacji konfliktu. Otrzymane wyniki wskazują na to, że czynnikiem wpływającym na badane zachowanie było głównie to czy intruz się przemieszczał, czy nie, a nie poziom agresji interakcji. Za wnioskiem takim przemawiają także wyniki pozostałych eksperymentów przeprowadzonych wcześniej (E1, E2, E3 i E4). Mimo, że ciche śpiewy pojawiały się we wszystkich pięciu eksperymentach przeprowadzonych w ramach rozprawy doktorskiej i występowały zarówno w trakcie kontroli, jak i zabiegów, to w eksperymencie E5 (jedynym z przemieszczeniami) ich liczba była zdecydowanie największa (Ryc. 9, 12, 19). Ze względu na to, że różnice w produkcji cichego śpiewu nie były związane z poziomem agresji, występowania tej strategii komunikacyjnej nie należy w tym przypadku tłumaczyć hipotezą wpływu odwetu odbiorcy czy hipotezą podatności na zranienie.

Ważną cechą występowania cichych śpiewów u ortolana jest to, że pojawiają się one zawsze razem ze śpiewem głośnym, tzn. podczas interakcji z rywalem nie było sytuacji, by dany samiec śpiewał wyłącznie cicho. Dodatkowo, ogólna liczba cichych śpiewów dla poszczególnych samców była znacznie mniejsza niż liczba głośnych piosenek. Obserwacje te dotyczyły zarówno zabiegu, jak i kontroli przedstawianego w tym rozdziale eksperymentu, ale i wszystkich eksperymentów na ortolanie przedstawionych w rozdziałach wcześniejszych. Współwystępowanie tych dwóch rodzajów śpiewu sprawia, że trudno jest rozpatrywać ten sygnał jako produkt uboczny szykowania się danego ptaka do ataku. Takie wyjaśnienie dla

niskiej amplitudy cichych wokalizacji zaproponowali Akçay et al. w 2011 roku. Podejście to spotkało się z krytyką (Osiejuk 2011, Akçay & Beecher 2012), jednak zaproponowana hipoteza nie została do tej pory eksperymentalnie przetestowana. Zaprezentowane w tym rozdziale badania na ortolanie pośrednio zaprzeczyły istnieniu takiego mechanizmu powstawania cichych śpiewów. Po pierwsze, gdyby ciche śpiewy pojawiały się w wyniku szykowania się nadawcy sygnału do ataku, atak ten powinien po nich następować przynajmniej częściej niż po śpiewie głośnym. Tymczasem, w przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie nie zaobserwowano żadnego przypadku ataku na symulowanego rywala zarówno w przypadku eksperymentów, w których pojawienie się rywala symulowano tylko wokalizacjami odtwarzanymi z głośnika, jak i w eksperymencie, w których użyto dodatkowo wypchanego modelu intruza (eksperyment E1). Obserwacje te można by uznać za wynik zastosowanej metodyki (głośnik zamiast rzeczywistego rywala i nieruchomy model rywala, nie wykazujący żadnych naturalnych dla gatunku zachowań). Jednakże inne badania z zastosowaniem playbacku bez użycia modelu rywala wskazują na to, że to czy rywal rzeczywiście występuje czy nie, nie musi uniemożliwiać ataku fizycznego na rywala. Takie ataki miały miejsce u derkacza i ukierunkowane były po prostu na głośnik z którego odtwarzano głosy (Ręć & Osiejuk 2011). Dodatkowo, dotychczasowe badania eksperymentalne z wykorzystaniem modelu rywala nie wskazują jednoznacznie, by reakcja ptaka, któremu prezentuje się model była intensywniejsza od reakcji osobników, którym takiego modelu się nie prezentuje (van der Veen 2002, Orrock 2004, Lind et al. 2005, Schmidt et al. 2008). Eksperyment przeprowadzony przeze mnie w pierwszym sezonie badań, dotyczący wpływu obecności drapieżnika na produkcję cichych śpiewów w trakcie agresywnej interakcji z rywalem kładzie trochę światła na znaczenie wykorzystania modelu rywala w eksperymentach na tym gatunku. Porównanie eksperymentu, w którym stosowano wypchany model ortolana i odtwarzano jego śpiew z eksperymentem, w którym odtwarzano jedynie śpiew, bez prezentowania modelu rywala, wykazało, że reakcja samców ortolana w niewielkim stopniu była zależna od tego, czy ptaki widzą swojego rywala czy nie. Obserwacje takie wydają się odpowiadać biologii tego gatunku. Samce ortolana śpiewają często z miejsc całkowicie osłoniętych, takich jak korony drzew, a czasem także z ziemi wśród wysokiej roślinności na polach uprawnych. W związku z tym podczas naturalnych interakcji rywale są dla siebie czasem zupełnie niewidoczni. Nie przeszkadza im to jednak we wchodzeniu w interakcje o charakterze agonistycznym. W warunkach naturalnych interakcja między samcami ortolana wygląda często tak, że z początku są one oddalone od siebie i niewidoczne dla siebie nawzajem, jednak wraz ze wzrostem eskalacji konfliktu zmniejszają dystans

między sobą. Często dochodzi wtedy do wzajemnych gonitw – interakcja na tym etapie ma dynamiczny charakter. W związku z powyższym należy z dużą ostrożnością podchodzić do interpretacji wyników pod kątem znaczenia zastosowanej metodyki.

Drugą kwestią przemawiającą przeciwko hipotezie cichego śpiewu jako produktu ubocznego jest to, że gdyby ciche śpiewy pojawiały się w wyniku szykowania się do ataku, to przed atakiem powinny być jedynym rodzajem wokalizacji produkowanej przez atakującego ptaka. Założenia hipotezy produktu ubocznego są takie, że w wyniku szykowania się do ataku dany ptak zmienia swoją posturę, a często też śpiewa z bardziej zamkniętym dziobem. Śpiewanie z bardziej zamkniętym dziobem powoduje z kolei, że produkowany śpiew ma niższą amplitudę (Hoese et al. 2000, Williams 2001, Goller et al. 2004) W takiej sytuacji produkowanie głośnego śpiewu, wymagającego szeroko otwartego dzioba byłoby znacznie utrudnione. Ze względu na to, że ciche śpiewy nie występowały samodzielnie, bez innych typów wokalizacji, trudno jest założyć, by były one wynikiem szykowania się do ataku. W eksperymencie E5 było też wyraźnie widać, iż ptaki zwiększają produkcję śpiewu ściśle w kontekście poszukiwania rywala, który przemieszcza się, bądź też jeszcze niedawno śpiewał ale zaprzestał wokalizacji.

Występowanie cichych wokalizacji wraz z głośnymi stwarza trudności w interpretowaniu otrzymanych wyników pod kątem kolejnej hipotezy wyjaśniającej kosztowność cichego śpiewu. Postawiona przez Anderson et al. (2007) i Searcy et al. (2008) hipoteza kosztów konkurencyjnych funkcji mówi o tym, że zwiększenie funkcjonalności jakiejś cechy sygnału niesie ze sobą ograniczenia w funkcjonalności innej cechy. W przypadku cichego śpiewu dwoma takimi ograniczeniami jest spadek atrakcyjności dla samic oraz trudności w przekazaniu komunikatu większej liczbie rywali. Dotychczasowe badania na różnych gatunkach ptaków wskazują, że samice preferują samców, które śpiewają głośniejsze piosenki (Searcy 1996, Ritschard et al. 2010). Z kolei piosenki głośne, ze względu na większy zasięg transmisji, mogą dotrzeć do większej liczby odbiorców. Jednak w sytuacji, gdy cichy śpiew występuje wraz ze śpiewem głośnym, ograniczenia te są prawdopodobnie minimalizowane, zwłaszcza, że tych głośnych wokalizacji w przypadku badanych samców ortolana jest więcej niż cichych. Wydaje się całkiem prawdopodobne, że w takim przypadku większa liczba piosenek głośnych niż cichych wystarczy, by zainteresować samicę lub dotrzeć do większej liczby odbiorców tej samej płci.

Otrzymane przeze mnie wyniki można próbować interpretować także posiłkując się hipotezą unikania podsłuchania postawioną przez Dabelsteen et al. (1998) i rozszerzoną o aspekt podsłuchiwanie przez rywala przez Akçay & Beecher (2012). Zgodnie z nią niska amplituda śpiewu pełni funkcję strategii utrudniającej podsłuchanie przez rywala. Dotychczasowe badania wskazują na to, że osobniki podsłuchujące mogą uzyskać informacje o tożsamości czy jakości osobników, poprzez podsłuchiwanie ich wcześniejszych interakcji z innymi osobnikami (Peake et al. 2001, 2002, Mennill & Ratcliffe 2004, Naguib et al. 2004). Informacje te wpływają na decyzję o zaatakowaniu lub nie podsłuchanego osobnika (Peake et al. 2001, 2002, Mennill & Ratcliffe 2004). Na podstawie otrzymanych z prezentowanego eksperymentu wyników nie można wykluczyć słuszności tej hipotezy, jednak nie można jej też potwierdzić. To czy samce unikały podsłuchania przez niepożądanych rywali, czy nie, nie wyjaśnia różnic w reakcji na intruza przemieszczającego się i nie zmieniającego lokalizacji. Chęci uniknięcia bycia podsłuchanym zdaje się też przeczyć liczba głośnych śpiewów produkowanych przez badane ptaki, a ściślej, brak istotnej różnicy w ich produkcji między zabiegiem a kontrolą w eksperymencie E5. Skoro ptaki śpiewały głośno z podobną intensywnością podczas interakcji z rywalem przemieszczającym się, co z rywalem nie zmieniającym lokalizacji, trudno przyjąć, by ciche śpiewy występujące w większej liczbie podczas interakcji z intruzem zmieniającym lokalizację miały na celu uniknięcie podsłuchania przez niepożądanych odbiorców tego samego gatunku. W takiej sytuacji należałoby założyć, że ptaki ograniczałyby drastycznie liczbę produkowanych głośnych wokalizacji, by utrudnić podsłuchanie.

Mimo, że nie potwierdzono jednoznacznie funkcji cichych śpiewów w unikaniu podsłuchania przez rywali, nie można zaprzeczyć, że niska amplituda tego sygnału powoduje, że jego zdolności transmisyjne są silnie ograniczone w porównaniu z sygnałem głośnym. Ta cecha oraz obserwacje poczynione podczas przeprowadzonych przez mnie wcześniej badań, przedstawionych w rozdziale I i II pozwoliły zaproponować nową hipotezę wyjaśniającą znaczenie cichego śpiewu w kontekście agresywnym. W związku z tym, że nie zaobserwowano, żeby ciche śpiewy u ortolana miały znaczenie w eskalacji konfliktu, poszukiwano innej funkcji w interakcjach o takim charakterze, która mogłaby być charakterystyczna dla tego typu wokalizacji o ograniczonym zasięgu transmisji. Zaproponowana przeze mnie hipoteza akustycznego lokalizowania rywala skłoniła do spojrzenia na występowanie cichych śpiewów niejako z przeciwnej strony niż hipoteza unikania podsłuchania. W hipotezie unikania podsłuchania zakłada się, że ptaki śpiewają

cicho, by ich sygnał nie dotarł do niepożądanych odbiorców. Z kolei hipoteza akustycznej lokalizacji rywala mówi o tym, że ptaki śpiewają cicho nie tyle po to, by ograniczyć liczbę niepożądanych odbiorców, co po to, by ich sygnał dotarł do konkretnego odbiorcy, który znajduje się blisko ale jest niewidoczny. Jeśli taki konkretny odbiorca odpowie na kierowany do niego komunikat, to tym samym nadawca sygnału dowiaduje się o jego lokalizacji. Zaprezentowany w tym rozdziale eksperyment był zaplanowany tak, by przetestować tę nową hipotezę. Otrzymane wyniki zdają się jednoznacznie wskazywać na to, że ciche śpiewy w przypadku ortolana pełnią funkcję w lokalizowaniu rywala. Za wnioskiem takim przemawia to, że występowały one przede wszystkim w sytuacji, gdy odbiorca sygnału zmieniał swoją lokalizację, przez co jego miejsce przebywania nie było cały czas znane. W przypadku takiego wyjaśnienia funkcji cichego śpiewu to, że występuje on razem ze śpiewem głośnym nie sprawia, że sygnał ten nie może pełnić funkcji w lokalizowaniu rywala. Wręcz przeciwnie, różnice w amplitudzie powodują, że produkowane sygnały docierają na różne odległości od nadawcy i dzięki temu pozwalają na bardziej kompleksową penetrację terenu w celu wykrycia rywala. Niewykluczone, że ciche śpiewy są ponadto sygnałem mniej kierunkowym niż śpiew głośny, dzięki czemu mogą być transmitowane z prawie identycznym skutkiem we wszystkich kierunkach wokół produkującego taki sygnał ptaka. Badania Jakobsen & Surlykke (2010) na dwóch gatunkach nietoperzy: nocku rudym (*Myotis daubentonii*) i mroczku późnym (*Eptesicus serotinus*) wykazały, że zwierzęta te w zależności od tego, jak blisko swej ofiary się znajdują, wydają ultradźwięki o różnej częstotliwości i kierunkowości. Gdy ich ofiara jest daleko, produkują dźwięki kierunkowe o dalekim zasięgu transmisyjnym, co umożliwia im wykrycie kierunku, w jakim przebywa ofiara. Jednak gdy znajdują się już blisko niej, wtedy zaczynają wydawać dźwięki wielokierunkowe o niewielkim zasięgu, dzięki czemu mogą zlokalizować ofiarę w bezpośrednim sąsiedztwie i jednocześnie ofiara taka nie ma drogi niespodziewanej ucieczki. Możliwe, że samce ortolana, podczas krótkodystansowych interakcji z intruzem, symulowanych podczas prezentowanego w tym rozdziale eksperymentu, stosują analogiczną strategię. Śpiewają ciche piosenki o ograniczonym zasięgu, by niezawodnie wykryć lokalizację znajdującego się blisko rywala. Klarowniejszym wyjaśnieniem dla występowania i funkcji cichego śpiewu u ortolana jest możliwe poprzez odwołanie się do prac dotyczących transmisji wokalizacji przez środowisko i cech sygnałów zależnych od odległości ich nadawcy do odbiorcy. Badania nad zeberką przeprowadzone przez Brumm & Slater (2006) wykazały, że samce zeberek produkują wokalizacje o niższej amplitudzie, gdy samice, do których kierują sygnał znajdują się blisko nich, w porównaniu z samcami, od których samice są bardziej oddalone. Adekwatne zjawisko

występuje u ludzi: ludzie również mówią głośniej, gdy komunikują się na dużej odległości (Markel et al. 1972, Healey et al. 1997, Traunmüller & Erikson 2000). Te różnice w amplitudzie zależne od dystansu dzielącego nadawcę sygnału od jego odbiorcy wynikają z właściwości cichego sygnału: jego niewielkiej, w porównaniu z sygnałem głośnym, aktywnej przestrzeni (ang. *active space*), czyli obszaru, w którym stopień degradacji sygnału nie uniemożliwia jego efektywnego dotarcia do odbiorcy (Brenowitz 1982, Brown 1989, Janik 2000, Lohr et al. 2003, Ręć 2013). Zgodnie z tym, otrzymane przeze mnie wyniki zdają się popierać wyjaśnienie, że samce śpiewają cicho podczas interakcji z niezlokalizowanym rywalem, by ograniczyć zasięg sygnału i tym samym wykryć rywala znajdującego się w bliskiej odległości.

Podsumowując, przeprowadzony eksperyment wykazał, że ciche śpiewy występują u ortolana w kontekście agresywnym i są produkowane w sytuacji, gdy lokalizacja śpiewającego intruza nie jest znana. Samce ortolana śpiewają więc cicho po to, by ich sygnał dotarł do konkretnego odbiorcy. Takie podejście do funkcji cichego śpiewu jest pokrewne z tłumaczonym hipotezą unikania podsłuchania, zgodnie z którą ptaki śpiewają cicho, by ograniczyć liczbę niepożądanych odbiorców sygnału. Należy jednak pamiętać o tym, że ciche śpiewy różnią się między sobą strukturą i funkcją (Anderson et al. 2007), w związku z czym nie powinno się generalizować wyników otrzymanych w przypadku ortolana o cichym śpiewie zbliżonym strukturą do śpiewu głośnego na pozostałe gatunki, u których podczas agresywnych interakcji występuje cichy śpiew. Niezbędne są kolejne badania i ich rozszerzenie na inne gatunki o odmiennych strategiach komunikacji. Na obecnym etapie wiedzy stwierdzić można natomiast, iż zjawisko występowania cichych sygnałów w kontekście agresywnym jest najprawdopodobniej międzygatunkowo zróżnicowane, zarówno ze względu na mechanizmy wywołujące odpowiedź odbiorcy jak i pełnione funkcje i związane z nimi koszty.

PODSUMOWANIE

Poniższe zestawienie podsumowuje najistotniejsze wyniki, wnioski i końcową konkluzję z eksperymentów, które przeprowadziłam.

1. Ciche śpiewy u samców ortolana pojawiają się w kontekście agresywnych interakcji z rywalami i były obserwowane we wszystkich eksperymentach, w których symulowano wkroczenie obcego intruza własnego gatunku w ich terytorium. Sygnały takie mają zasadniczo taką samą strukturę jak piosenki głośne, choć mogą być też nieznacznie krótsze.
2. Ciche śpiewy są wydawane z niższą intensywnością niż śpiewy głośne i nie są produkowane jako wyłączny rodzaj śpiewu podczas interakcji, tj. nie zaobserwowano w żadnym eksperymencie całkowitego przełączania się odpowiadających samców ze śpiewu głośnego na ciche.
3. Nie stwierdzono istotnych różnic w intensywności wydawania cichych śpiewów w kontekście symulowanej zwiększonej presji drapieżniczej.
4. Analiza ogólnej siły odpowiedzi na wkroczenie intruza, oraz intensywności wydawania cichych śpiewów po playbacku głosów alarmowych ortolana wskazuje, że ciche śpiewy mogą pełnić jakąś funkcję w kontekście agresywnych interakcji wewnątrzgatunkowych z rywalami.
5. Samce ortolana odpowiadają bardziej agresywnie na playback śpiewu głośnego niż cichego, i nie eskalują konfliktu podczas przełączenia playbacku z piosenek głośnych na ciche. Nie ma więc poparcia dla tezy, iż ciche śpiewy u tego gatunku są sygnałem podwyższonej agresywnej motywacji nadawcy. Wynik ten jest zgodny z badaniami na innych gatunkach, gdzie agresywny charakter cichych sygnałów występuje wtedy, gdy charakteryzują się one inną strukturą niż sygnały głośne.
6. Ciche śpiewy u ortolana obserwowane są głównie pod koniec fazy playbacku oraz po playbacku symulującym wkroczenie rywala. Obserwacje zachowania ptaków wskazują, iż wydawanie cichych śpiewów jest związane z próbą uzyskania odpowiedzi wokalne od intruza, którego nie można zlokalizować wizualnie.
7. Samce ortolana wydawały istotnie więcej cichych śpiewów podczas symulacji wkroczenia przemieszczającego się rywala w terytorium. Tego typu zabieg skutkowało produkcją największej liczby cichych śpiewów w porównaniu z kontrolą oraz wszystkimi pozostałymi eksperymentami. Dodatkowo, samce odpowiadające na

przemieszczającego się i nieruchomego rywala reagowały ze zbliżonym poziomem agresji.

8. Uzyskane w przeprowadzonych eksperymentach wyniki wskazują, iż ciche śpiewy u ortolana: (a) występują w kontekście interakcji agresywnych z rywalami własnego gatunku, (b) nie są związane z unikaniem presji drapieżniczej bądź szykowaniem się do ataku, (c) nie są sygnałem podwyższonej agresji, w związku z czym ich wiarygodność raczej nie jest stabilizowana kosztami ponoszonymi w związku z odpowiedzią rywala, (d) ich funkcjonalność jest związana z ograniczeniem aktywnego zasięgu sygnału w celu wywołania odpowiedzi od konkretnego odbiorcy znajdującego się w pobliżu.

PODZIĘKOWANIA

Tomkowi Osiejukowi dziękuję za to, że zdecydował się na współpracę ze mną. Za poświęcony czas, cierpliwość, ogromną pomoc na każdym etapie prac i wyrozumiałość w kwestii mojego miejsca zamieszkania i psa.

Dziękuję **Panu dr hab. Tadeuszowi Mizerze** (Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu) oraz **prof. dr hab. Dariuszowi Iwanowi** (Muzeum i Instytut Zoologii PAN w Warszawie) za wypożyczenie do badań wypchanych okazów pustułki i ortolana.

Kasi Kwiatkowskiej dziękuję za wykonanie lokalizacji pozycji śpiewających ptaków w programie XBAT w eksperymencie E1.

Mojej rodzinie, rodzicom i rodzeństwu, dziękuję za domowe obiady, wsparcie i pomoc, kiedy była potrzebna.

Badania zostały wykonane zgodnie z polskim prawem i na podstawie pozwoleń uzyskanych z Lokalnej Komisji Etycznej ds. Doświadczeń na Zwierzętach w Poznaniu, oraz pozwoleń wydanych przez Dyrektora Wielkopolskiego Parku Narodowego. Badania były finansowane w ramach grantu Narodowego Centrum Nauki (Opus-5) nr UMO-2013/09/B/NZ8/03275 dla Tomasza Osiejuka.

LITERATURA

- Abrahams M. V. & Sutterlin A., 1999. The foraging and antipredator behaviour of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 58: 933-942.
- Adams E. S. & Mesterton-Gibbons M., 1995. The cost of threat displays and the stability of deceptive communication. *Journal of theoretical Biology* 175: 405-421.
- Akçay Ç., Anderson R. C., Nowicki S., Beecher M. D. & Searcy W. A., 2015. Quiet threats: soft song as an aggressive signal in birds. *Animal Behaviour* 105: 267-274.
- Akçay Ç. & Beecher M. D., 2012. Signalling while fighting: further comments on soft song. *Animal Behaviour* 83: e1-e3.
- Akçay Ç., Clay A., Campbell S. E. & Beecher M. D., 2015. The sparrow and the hawk: aggressive signaling under risk of predation. *Behavioral Ecology* 27: 601-607.
- Akçay Ç., Reed V. A., Campbell S. E., Templeton C. N. & Beecher M. D., 2010. Indirect reciprocity: song sparrows distrust aggressive neighbours based on eavesdropping. *Animal Behaviour* 80: 1041-1047.
- Akçay Ç., Tom M. E., Campbell S. E. & Beecher M. D., 2013. Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280(1756): 20122517.
- Akçay Ç., Tom M. E., Holmes D., Campbell S. E. & Beecher M. D., 2011. Sing softly and carry a big stick: signals of aggressive intent in the song sparrow. *Animal Behaviour* 82: 377-382.
- Anderson R. C., Nowicki S. & Searcy W. A., 2007. Soft song in song sparrows: response of males and females to an enigmatic signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1267-1274.
- Anderson R. C., Searcy W. A., Hughes M. & Nowicki S., 2012. The receiver-dependent cost of soft song: a signal of aggressive intent in songbirds. *Animal Behaviour* 83: 1443-1448.
- Anderson R. C., Searcy W. A., Peters S. & Nowicki S., 2008. Soft song in song sparrows: acoustic structure and implications for signal function. *Ethology* 114: 662-676.

- Andrew R. J., 1957a. A comparative study of the calls of *Emberiza* spp. (buntings). *Ibis* 99: 27-42.
- Andrew R. J., 1957b. Influence of hunger on aggressive behavior in certain buntings of the genus *Emberiza*. *Physiological Zoology* 30: 177-185.
- Arnold S. J. & Bennett A. F., 1984. Behavioural variation in natural populations. III: Antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour* 32: 1108-1118.
- Arnold T.W., 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management* 74: 1175-1178.
- Au W. W., 2004. Echolocation signals of wild dolphins. *Acoustical Physics* 50: 454-462.
- Bairlein F., Fiedler W., Salewski V. & Walther B., 2009. Migration and non-breeding distribution of central and northern European Ortolans *Emberiza hortulana* – a brief overview. In Bernardy, P., Oltmanns, B. (eds.) In: *Ökologie und Schutz des Ortolans (Emberiza hortulana) in Europa - IV Internationales Ortolan-Symposium Naturschutz Landschaftspf. Niedersachs*, pp. 88-97.
- Ballentine B., Searcy W. A. & Nowicki S., 2008. Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour* 75: 693-703.
- Ballintijn M. R. & Ten Cate C., 1997. Vocal development and its differentiation in a non-songbird: the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *Behaviour* 134: 595-621.
- Baptista L. F., Trail P. W., DeWolfe B. B. & Morton M. L., 1993. Singing and its functions in female white-crowned sparrows. *Animal Behaviour* 46: 511-524.
- Bass A. H., 1990, Sounds from the intertidal zone: vocalizing fish. *Bioscience* 40: 249-258.
- Bee M. A., Perrill S. A. & Owen P. C., 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology* 11: 169-177.
- Beletsky L. D., 1983. Aggressive and Pair-bond Maintenance Songs of Female Red-winged Blackbirds (*Agelaius pboeniceus*). *Ethology* 62: 47-54.

- Bel'kovich V. M., Borisov V. I. & Gurevich V. S., 1970. Angular resolution by echolocation by *Delphinus delphis*. In Proceedings of the 23rd Scientific-Technical Conference, pp. 66-67.
- Bhattacharya H., Cirillo J., Subba B. R. & Todt, D., 2007. Song Performance Rules in the Oriental Magpie Robin (*Copsychus saularis*). *Our Nature* 5: 1-13.
- Binz H. & Zimmermann E., 1989. The vocal repertoire of adult tree shrews (*Tupaia belangeri*). *Behaviour* 109: 142-162.
- Bischoff L. L., Tschirren B. & Richner H., 2009. Long-term effects of early parasite exposure on song duration and singing strategy in great tits. *Behavioral Ecology* 20: 265-270.
- Bland R. G., 1985. Field behavior and sound production by the grasshopper *Sphingonotus rubescens* (Orthoptera: *Acrididae*) on Tenerife, Canary Islands. *Entomological News* 96: 37-42.
- Bongi P., Ciuti S., Grignolio S., Del Frate M., Simi S., Gandelli D. & Apollonio M., 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology* 276: 242-251.
- Bossert W. H. & Wilson E. O., 1963. The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of theoretical Biology* 5: 443-469.
- Bradbury J. W. & Vehrencamp S. L., 2011. Principles of animal communication. 2nd edn., Sinauer Associates.
- Brenowitz E. A., 1982. The active space of red-winged blackbird song. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 147: 511-522.
- Brooks R. J. & Falls J. B., 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers. *Canadian Journal of Zoology* 53: 879-888.
- Brown C. H., 1989. The active space of blue monkey and grey-cheeked mangabey vocalizations. *Animal Behaviour* 37: 1023-1034.

- Brumm H., 2002. Sound radiation patterns in nightingale (*Luscinia megarhynchos*) songs. *Journal für Ornithologie*. 143: 468-471.
- Brumm H., 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73: 434-440.
- Brumm H. & Ritschard M., 2011. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behavioral Ecology* 22: 310-316.
- Brumm H. & Slater P. J., 2006. Animals can vary signal amplitude with receiver distance: evidence from zebra finch song. *Animal Behaviour* 72: 699-705.
- Brumm H. & Todt D., 2003. Facing the rival: directional singing behaviour in nightingales. *Behaviour* 140: 43-53.
- Brumm H. & Todt D., 2004. Male–male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *Animal Behaviour* 67: 281-286.
- Burnham K.P. & Anderson D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edn., Springer, New York, USA
- Burnham K.P., Anderson D.R. & Huyvaert K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioural ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 23-35.
- Burt J. M., Campbell S. E. & Beecher M. D., 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour* 62: 1163-1170.
- Bywater C. L. & Wilson R. S., 2012. Is honesty the best policy? Testing signal reliability in fiddler crabs when receiver-dependent costs are high. *Functional Ecology* 26: 804-811.
- Cardoso G. C., 2010. Loudness of birdsong is related to the body size, syntax and phonology of passerine species. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 212-219.
- Caro T., 1994. *Cheetahs of the Serengeti Plains: group living in an asocial species*. University of Chicago Press.
- Caro T. M., Lombardo L., Goldizen A. W. & Kelly M., 1995. Tail-flagging and other antipredator signals in white-tailed deer: new data and synthesis. *Behavioral Ecology* 6: 442-450.

- Catchpole C. K., 1979. Vocal communication in birds. Studies in biology, Edward Arnold, London.
- Catchpole C. K. & Slater P. J., 2008. Bird Song: Biological Themes and Variation. Cambridge University Press.
- Conner D. A., 1985. Analysis of the vocal repertoire of adult pikas: ecological and evolutionary perspectives. *Animal Behaviour* 33: 124-134.
- Conrads K. & Conrads W., 1971. Regionaldialekte des ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. *Vogelwelt* 92: 81-100.
- Cooney R. & Cockburn A., 1995. Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. *Animal Behaviour* 49: 1635-1647.
- Cramp S. & Perrins C. M., 1994. The birds of the western Palearctic. Vol. IX Buntings and New World warblers. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Dabelsteen T., 1984. An analysis of the full song of the blackbird *Turdus merula* with respect to message coding and adaptations for acoustic communication. *Ornis Scandinavica* 15, 227-239.
- Dabelsteen T. & McGregor P. K., 1996. Communication networks. Ecology and Evolution of acoustic communication in birds (Kroodsma, DE, Miller, EH, eds), 409-424.
- Dabelsteen T., McGregor P. K., Lampe H. M., Langmore N. E. & Holland J. O., 1998. Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. *Bioacoustics* 9: 89-105.
- Dabelsteen T., McGregor P. K., Shepherd M., Whittaker X. & Pedersen S. B., 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in Great Tits? *Journal of Avian Biology* 26, 189-194.
- Dabelsteen T. & Pedersen S. B., 1990. Song and information about aggressive responses of blackbirds, *Turdus merula*: evidence from interactive playback experiments with territory owners. *Animal Behaviour* 40: 1158-1168.
- Dantzker M. S., G. B. Deane & Bradbury J. W., 1999. Directional acoustic radiation in the strut display of male sage grouse *Centrocercus urophasianus*. *Journal of Experimental Biology* 202: 2893-2909.

Davies N. B., 1992. Dunnock behaviour and social evolution. Oxford Series in Ecology and Evolution Vol. 3, Oxford University Press, Oxford.

Davies N. B., Hartley I. R., Hatchwell B. J., Desrochers A., Skeer J. & Nebel D., 1995. The polygynandrous mating system of the alpine accentor, *Prunella collaris*. I. Ecological causes and reproductive conflicts. *Animal Behaviour* 49: 769-788.

de Kort S. R., Eldermire E. R., Cramer E. R. & Vehrencamp S. L., 2009. The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology* 20: 200-206.

Demski L. S., Gerald J. W. & Popper A. N., 1973. Central and peripheral mechanisms of teleost sound production. *American Zoologist* 1141-1167.

Deoniziak K. & Osiejuk T. S., 2016. Disentangling Relations among Repertoire Size, Song Rate, Signal Redundancy and Ambient Noise Level in European Songbird. *Ethology* 122: 734-744.

Desrochers A., Bélisle M. & Bourque J., 2002. Do mobbing calls affect the perception of predation risk by forest birds?. *Animal Behaviour* 64: 709-714.

de Waal F., 2003. Darwin's legacy and the study of primate visual communication. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1000: 7-31.

Diaz L. M., Cádiz A. & Hedges S. B., 2003. A new grass frog from pine forests of western Cuba, and description of acoustic and pattern variation in *Eleutherodactylus varleyi* (Amphibia: *Leptodactylidae*). *Caribbean Journal of Science* 39: 176-188.

DuBois A. L., Nowicki S. & Searcy W. A., 2009. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology Letters* 5: 163-165.

Dudley R. & Rand S., 1992. Short communication underwater sound production in a neotropical anuran, *Physalaemus pustulosus* (*Leptodactylidae*). *Bioacoustics* 4: 211-216.

Eens M., 1997. Understanding the complex song of the European starling: an integrated ethological approach. *Advances in the Study of Behaviour* 26: 355-434.

Elias D. O., Mason A. C., Maddison W. P. & Hoy R. R., 2003. Seismic signals in a courting male jumping spider (*Araneae: Salticidae*). *Journal of Experimental Biology* 206: 4029-4039.

- Enquist M., Plane E. & Röed J., 1985. Aggressive communication in fulmars (*Fulmarus glacialis*) competing for food. *Animal Behaviour* 33: 1007-1020.
- Emerson S. B., 1992. Courtship and nest-building behavior of a Bornean frog, *Rana blythi*. *Copeia* 1992: 1123-1127.
- Emlen S. T., 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition *Behaviour* 41: 130-171.
- Fallow P. M. & Magrath R. D., 2010. Eavesdropping on other species: mutual interspecific understanding of urgency information in avian alarm calls. *Animal Behaviour* 79: 411-417.
- Falls J. B., 1988. Does song deter territorial intrusion in White-throated Sparrows (*Zonotrichia albicollis*)? *Canadian Journal of Zoology* 66: 206-211.
- Farabaugh S. M., 1982. The ecological and social significance of duetting. In: Kroodsma, D. E., Miller, E. H (eds.). *Acoustic communication in birds*, Vol. 2, Elsevier, pp. 85-124.
- Fichtel C. & Kappeler P. M., 2002. Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm call system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 262-275.
- Fitch W. T. & Hauser M. D., 2003. Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: Simmons, A., Fay, R. R., & Popper, A., N. (eds.). *Acoustic Communication*, Springer New York, pp. 65-137.
- Fitzgibbon C. D., 1990. Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: the antipredator benefits. *Animal Behaviour* 39: 1116-1126.
- Fitzsimmons L. P., Foote J. R., Ratcliffe L. M. & Mennill D. J., 2008. Frequency matching, overlapping and movement behaviour in diurnal countersinging interactions of black-capped chickadees. *Animal Behaviour* 75: 1913-1920.
- Forrest T. G., 1991. Power output and efficiency of sound production by crickets. *Behavioral Ecology* 2: 327-338.
- Forrest T. G., Miller G. L., & Zagar J. R., 1993. Sound propagation in shallow water: implications for acoustic communication by aquatic animals. *Bioacoustics* 4: 259-270.

- Forsman J. T. & Mönkkönen M., 2001. Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour* 62: 1067-1073.
- Frommolt K. H. & Gebler A., 2004. Directionality of dog vocalizations. *The Journal of the Acoustical Society of America* 116: 561-565.
- Fry C. H., Keith S. & Urban E. K., 2004. *The Birds of Africa*, Vols. 3, 6, 7, Christofer Helm, London.
- Galeotti P., Saino N., Perani E., Sacchi R. & Møller A. R., 2001. Age-related song variation in male barn swallows. *Italian Journal of Zoology* 68: 305-310.
- Garcia-Fernandez V., Amy M., Lacroix A., Malacarne G. & Leboucher G., 2010. Eavesdropping on male singing interactions leads to differential allocation in eggs. *Ethology* 116: 662-670.
- Gerhardt H. C., 1975. Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalizations of some North American frogs and toads. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 102: 1-12.
- Gil D. & Gahr M., 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 133-141.
- Giles N. & Huntingford F. A., 1984. Predation risk and inter-population variation in antipredator behaviour in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Animal Behaviour* 32: 264-275.
- Glutz von Blotzheim U. N. & Bauer K. M., 1997. *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. Band 14/I, Passeriformes. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Godard R., 1991. Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* 350: 228-229.
- Goller F., Mallinckrodt M. J. & Torti S. D., 2004. Beak gape dynamics during song in the zebra finch. *Developmental Neurobiology* 59: 289-303.

- Goodale E. & Kotagama S. W., 2008. Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology* 19: 887-894.
- Grafe T. U., Steffen J. O. & Stoll C., 2000. Vocal repertoire and effect of advertisement call intensity on calling behaviour in the West African tree frog, *Leptopelis viridis*. *Amphibia-Reptilia* 21: 13-23.
- Grafen A., 1990a. Biological signals as handicaps. *Journal of theoretical Biology* 144: 517-546.
- Griesser M., 2008. Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species. *Current Biology* 18: 69-73.
- Griesser M., 2009. Mobbing calls signal predator category in a kin group-living bird species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276: 2887-2892.
- Guilford T. & Dawkins M. S., 1995. What are conventional signals?. *Animal Behaviour* 49: 1689-1695.
- Gustison M. L. & Townsend S. W., 2015. A survey of the context and structure of high- and low-amplitude calls in mammals. *Animal Behaviour* 105: 281-288.
- Hailman J. P., 1977. *Optical signals: Animal communication and light*. Indiana University Press, Bloomington.
- Hale A. M., 2004. Predation risk associated with group singing in a neotropical wood-quail. *The Wilson Bulletin* 116: 167-171.
- Hall M. L., 2000. The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour* 60: 667-677.
- Hanna D., Blouin-Demers G., Wilson D. R. & Mennill D. J., 2011. Anthropogenic noise affects song structure in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Experimental Biology* 214: 3549-3556.

- Hartley D. J. & Suthers R. A., 1987. The sound emission pattern and the acoustical role of the noseleaf in the echolocating bat, *C. aroliaperspicillata*. *The Journal of the Acoustical Society of America* 82: 1892-1900.
- Hauser M. D. & Nelson D. A., 1991. Intentional signaling in animal communication. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 186-189.
- Hawkins A.D., 1986. Underwater Sound and Fish Behaviour. Pitcher T.J. (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA.
- Healey E. C., Jones R. & Berky R., 1997. Effects of perceived listeners on speakers' vocal intensity. *Journal of Voice* 11: 67-73.
- Hill P. S. M., 2008. *Vibrational communication in animals*. Harvard University Press.
- Hobson K. A. & Sealy S. G., 1990. Female song in the Yellow Warbler. *The Condor* 92: 259-261.
- Hoese W. J., Podos J., Boetticher N. C. & Nowicki S., 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *Journal of Experimental Biology* 203: 1845-1855.
- Hof D. & Hazlett N., 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North American wood warbler. *Animal Behaviour* 80: 821-828.
- Hogstad O., 1988. Social rank and antipredator behaviour of willow tits *Parus montanus* in winter flocks. *Ibis* 130: 45-56.
- Hogstad O., 2004. Nest defence strategies in the Fieldfare *Turdus pilaris*: the responses on an avian and a mammalian predator. *Ardea* 92: 79-84.
- Hrušková-Martišová M., Pekár S. & Gromov A., 2008. Analysis of the stridulation in solifuges (Arachnida: *Solifugae*). *Journal of Insect Behavior* 21: 440-449.
- Hunter Jr. M. L., Kacelnik A., Roberts J. & Vuillermoz M., 1986. Directionality of avian vocalizations: a laboratory study. *Condor* 88: 371-375.
- Hurd C. R., 1996. Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 287-292.

- Hurd P. L., 1997. Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals? *Journal of theoretical Biology* 184: 83-88.
- Hurd P. L., 2004. Conventional displays: evidence for socially mediated costs of threat displays in a lizard. *Aggressive Behavior* 30: 326-341.
- Jacobsen H. P. & Stabell O. B., 2004. Antipredator behaviour mediated by chemical cues: the role of conspecific alarm signalling and predator labelling in the avoidance response of a marine gastropod. *Oikos* 104: 43-50.
- Jakobsen L. & Surlykke A., 2010. Vespertilionid bats control the width of their biosonar sound beam dynamically during prey pursuit. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 13930-13935.
- Jakubowska A., Łosak K. & Osiejuk T. S., 2015. Nietypowo śpiewające ortolany *Emberiza hortulana* w Wielkopolsce. *Ornis Polonica* 56: 328-338.
- Janik V. M., 2000. Source levels and the estimated active space of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Moray Firth, Scotland. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186: 673-680.
- Jocqué R., 2005. Six stridulating organs on one spider (*Araneae, Zodariidae*): is this the limit? *Journal of Arachnology* 33: 597-603.
- Johnsson J. I., Höjesjö J. & Fleming I. A., 2001. Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 788-794.
- Kilham L., 1958. Territorial behavior of wintering Red-headed Woodpeckers. *The Wilson Bulletin* 70: 347-358.
- Kilham L., 1959. Behavior and methods of communication of Pileated Woodpeckers. *The Condor* 61: 377-387.
- Kimura D., 1993. *Neuromotor mechanisms in human communication*. Oxford University Press.

- Kleisner K. & Maran T., 2014. Visual communication in animals: Applying Portmannian and Uexküllian biosemiotic approach. In: Machin D., Visual Communication. De Gruyter Mouton, Berlin, pp. 659-676.
- Kramer H. G., Lemon R. E. & Morris M. J., 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. *Animal Behaviour* 33: 135-149.
- Krams I., 2001. Communication in crested tits and the risk of predation. *Animal Behaviour* 61: 1065-1068.
- Krebs J. R., 1976. Habituation and song repertoires in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 215-227.
- Krebs J. R., 1977. Song and territory in the great tit *Parus major*. In: *Evolutionary Ecology*, 47-62. Macmillan Education UK.
- Krebs J., Ashcroft R. & Webber M., 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature* 271: 539-542.
- Krieg C. A. & Burnett A. D., 2017. Female house wrens may use a low-amplitude call as an aggressive signal. *Ethology* 123: 316-327.
- Kriner E. & Schwabl H., 1991. Control of winter song and territorial aggression of female robins (*Erithacus rubecula*) by testosterone. *Ethology* 87: 37-44.
- Kroodsma D. E., Miller E. H. & Ouellet H., 1982. *Acoustic Communication in Birds: Song learning and its consequences*. Vol. 2. Academic Press.
- Kukier Ł., Szydlowski M. & Tambor P., 2009. Kryterium Akaike: prostota w języku statystyki. *Roczniki Filozoficzne* 57: 91-126
- Ladich F., 1997. Agonistic behaviour and significance of sounds in vocalizing fish. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology* 29: 87-108.
- Ladich F., 2007. Females whisper briefly during sex: context-and sex-specific differences in sounds made by croaking gouramis. *Animal Behaviour* 73: 379-387.

- Laidre M. E., 2005. Honest signaling of intentions: the importance of performance risk, receiver response, and prior knowledge of opponents in the threat displays of mandrills. *Behaviour* 142: 455-476.
- Laidre M. E., 2007. Vulnerability and reliable signaling in conflicts between hermit crabs. *Behavioral Ecology* 18: 736-741.
- Laidre M. E. & Vehrencamp S. L., 2008. Is bird song a reliable signal of aggressive intent?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1207-1211.
- Lampe H. M., 1991. The response of male redwings *Turdus iliacus* to playback of conspecific songs with or without the terminating twitter. *Ornis Scandinavica*, 137-142.
- Lampe H. M. & Espmark Y. O., 1987. Singing activity and song pattern of the Redwing *Turdus iliacus* during the breeding season. *Ornis Scandinavica* 18: 179-185.
- Langmore N. E. & Davies N. B., 1997. Female dunnocks use vocalizations to compete for males. *Animal Behaviour* 53: 881-890.
- Langmore N. E., Davies N. B., Hatchwell B. J. & Hartley I. R., 1996. Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 263: 141-146.
- Larsen O. N. & Dabelsteen T., 1990. Directionality of blackbird vocalization. Implications for vocal communication and its further study. *Ornis Scandinavica* 37-45.
- Laurila A., 2000. Behavioural responses to predator chemical cues and local variation in antipredator performance in *Rana temporaria* tadpoles. *Oikos* 88: 159-168.
- Laurila A., Kujasalo J. & Ranta E., 1997. Different antipredator behaviour in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 329-336.
- Lawrence B. D. & Simmons J. A., 1982. Echolocation in bats: the external ear and perception of the vertical positions of targets. *Science* 218: 481-483.
- Leavesley A. J. & Magrath R. D., 2005. Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal behaviour* 70: 365-373.

- Leuchtenberger C., Sousa-Lima R., Duplaix N., Magnusson W. E. & Mourão G., 2014. Vocal repertoire of the social giant otter. *The Journal of the Acoustical Society of America* 136: 2861-2875.
- Levin R. N., 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiments. *Animal Behaviour* 52: 1093-1106.
- Lima S. L., 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological reviews* 84: 485-513.
- Lima A. P., Caldwell J. P. & Biavati G. M., 2002. Territorial and reproductive behavior of an Amazonian dendrobatid frog, *Colostethus caeruleodactylus*. *Copeia* 2002: 44-51.
- Lind J., Jöngren F., Nilsson J., Alm D. S. & Strandmark A., 2005. Information, predation risk and foraging decisions during mobbing in Great Tits *Parus major*. *Ornis Fennica* 82: 89-96.
- Lingle S. & Pellis S., 2002. Fight or flight? Antipredator behavior and the escalation of coyote encounters with deer. *Oecologia* 131: 154-164.
- Linhart P., Jaška P., Petrusková T., Petrusek A. & Fuchs R., 2013. Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural Processes* 100: 139-145.
- Logue D. M. & Gammon D. E., 2004. Duet song and sex roles during territory defence in a tropical bird, the black-bellied wren, *Thryothorus fasciatoventris*. *Animal Behaviour* 68: 721-731.
- Lohr B., Wright T. F. & Dooling R. J., 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour* 65: 763-777.
- Luther D. A., Danner R., Danner J., Gentry K. & Derryberry E. P., 2016. The relative response of songbirds to shifts in song amplitude and song minimum frequency. *Behavioral Ecology* 28: 391-397.
- Łosak K., 2007. Comparative analysis of ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) song variation in two populations characterized by different condition. PhD thesis, Adam Mickiewicz University.

- Macedonia J. M., 1993. The vocal repertoire of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). *Folia Primatologica* 61: 186-217.
- Maddison C. J., Anderson R. C., Prior N. H., Taves M. D. & Soma K. K., 2012. Soft song during aggressive interactions: seasonal changes and endocrine correlates in song sparrows. *Hormones and Behavior* 62: 455-463.
- Madsen P. T., Johnson M., De Soto N. A., Zimmer W. M. X. & Tyack P., 2005. Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* 208: 181-194.
- Magurran A. E., Seghers B. H., Carvalho G. R. & Shaw P. W., 1993. Evolution of adaptive variation in antipredator behaviour. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology* 23: 29-44.
- Markel N. N., Prebor L. D. & Brandt J. F., 1972. Biosocial factors in dyadic communication: Sex and speaking intensity. *Journal of Personality and Social Psychology* 23: 11.
- Masters W. M., 1980. Insect disturbance stridulation: characterization of airborne and vibrational components of the sound. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 135: 259-268.
- Matrosova V. A., Schneiderová I., Volodin I. A. & Volodina E. V., 2012. Species-specific and shared features in vocal repertoires of three Eurasian ground squirrels (genus *Spermophilus*). *Acta Theriologica* 57: 65-78.
- Maynard Smith J. & Harper D., 2003. *Animal signals*. Oxford University Press.
- Maynard Smith J., Harper D. G. C. & Brookfield J. F. Y., 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 319: 557-570.
- Maynard Smith J. & Parker G. A., 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal behaviour* 24: 159-175.
- McGregor P. K. (ed.), 2005. *Animal communication networks*. Cambridge University Press.

- McGregor P. K., Dabelsteen T., Shepherd M. & Pedersen S. B., 1992. The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour* 43: 987-998.
- McGregor P. K. & Peake T. M., 2000. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. *Acta Ethologica* 2: 71-81.
- Mennill D. J., Ratcliffe L. M. & Boag P. T., 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science* 296: 873-873.
- Mennill D. J. & Ratcliffe L. M., 2004b. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Animal Behaviour* 67: 441-450.
- Mennill D. J. & Otter K. A., 2007. Status signaling and communication networks in chickadees: complex communication with a simple song. In: Otter K. A. (ed.) *The ecology and behavior of chickadees and titmice: an integrated approach*. Oxford University Press, New York, pp. 215-233.
- Michelsen A. & Elsner N., 1999. Sound emission and the acoustic far field of a singing acridid grasshopper (*Omocestus viridulus* L.). *Journal of Experimental Biology* 202: 1571-1577.
- Michelsen A. & Fonseca P., 2000. Spherical sound radiation patterns of singing grass cicadas, *Tympanistalna gastrica*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 186: 163-168.
- Molles L. E. & Vehrencamp S. L., 2001. Songbird cheaters pay a retaliation cost: evidence for auditory conventional signals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268: 2013-2019.
- Morton E. S., 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109: 17-34.
- Morton E. S., 2000. An evolutionary view of the origins and functions of avian vocal communication. *Japanese Journal of Ornithology* 49: 69-78.
- Mougeot F. & Bretagnolle V., 2000. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour* 60: 647-656.

- Mougeot F. & Bretagnolle V., 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology* 31: 376-386.
- Mountjoy D. J. & Lemon R. E., 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 97-100.
- Mozetich I. M. & Carrascal L. M., 1995. The influence of the foraging niche on the behavioural response to increased predation risk in tree-gleaning birds. *Ardeola* 42: 49-56.
- Møller A. P., Nielsen J. T. & Garamzegi L. Z., 2007. Risk taking by singing males. *Behavioral Ecology* 19: 41-53.
- Naguib M., Amrhein V. & Kunc H. P., 2004. Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbors: communication networks in nightingales. *Behavioral Ecology* 15: 1011-1015.
- Naguib M., Fichtel C. & Todt D., 1999. Nightingales respond more strongly to vocal leaders of simulated dyadic interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266: 537-542.
- Naguib M. & Kipper S., 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 419-426.
- Narins P. M., 1990. Seismic communication in anuran amphibians. *Bioscience* 40: 268-274.
- Narins P. M., 1992. Reduction of tympanic membrane displacement during vocalization of the arboreal frog, *Eleutherodactylus coqui*. *The Journal of the Acoustical Society of America* 91: 3551-3557.
- Nelson D. A. & Poesel A., 2011. Song length variation serves multiple functions in the white-crowned sparrow. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1103-1111.
- Nelson D. A. & Poesel A., 2012. Responses to Variation in Song Length by Male White-Crowned Sparrows. *Ethology* 118: 24-32.

- Nelson B. S., Beckers G. J. & Suthers R. A., 2005. Vocal tract filtering and sound radiation in a songbird. *Journal of Experimental Biology* 208: 297-308.
- Nemeth E., Kempnaers B., Matessi G. & Brumm H., 2012. Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS One* 7(8): e43259.
- Nice M. M., 1943. Studies in the life history of the song sparrow II: the behaviour of the song sparrow and other passerines. *Transactions of the Linnean Society of New York* 6: 1-329.
- Nolan P. M. & Hill G. E., 2004. Female choice for song characteristics in the house finch. *Animal Behaviour* 67: 403-410.
- Nowicki S., Searcy W. A. & Hughes M., 1998b. The territory defense function of song in song sparrows: a test with the speaker occupation design. *Behaviour* 135: 615-628.
- Oberweger K. & Goller F., 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204: 3379-3388.
- Orrock J. L., Danielson B. J. & Brinkerhoff R. J., 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15: 433-437.
- Osiejuk T. S., 2011. Soft song and the readiness hypothesis: comments on Akçay et al.(2011). *Animal Behaviour* 82: e1-e3.
- Osiejuk T. S., 2014. Differences in Frequency of Shared Song Types Enables Neighbour-Stranger Discrimination in a Songbird Species with Small Song Repertoire. *Ethology* 120: 893-903.
- Osiejuk T. S., Bielecka A. & Skierczyński M., 2012. What exactly is 'local song' in a population of ortolan buntings with a common dialect?. *Journal of Ethology* 30: 133-142.
- Osiejuk T. S. & Jakubowska A., 2017. Song duration mediates responses of territory owner in a songbird species with a small song repertoire. *Acta Ethologica* 20: 137.
- Osiejuk T. S., Łosak K. & Dale S., 2007a. Cautious response of inexperienced birds to conventional signal of stronger threat. *Journal of Avian Biology* 38: 644-649.

- Osiejuk T. S., Ratyńska K. & Cygan J. P., 2004. Signal value of alternating and overlapping singing in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Journal of Ethology* 22: 55-61.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K., Cygan J. P. & Dale S., 2005b. Frequency shift in homologue syllables of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana*. *Behavioural Processes* 68: 69-83.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K. & Cygan J. P., 2007. Corn bunting (*Miliaria calandra*) males respond differently to alternating and overlapping playback of song. *Journal of Ethology* 25 : 159-168.
- Osiejuk T. S., Ratyńska K. & Dale S., 2007b. What makes a 'local song' in a population of ortolan buntings without a common dialect? *Animal Behaviour* 74: 121-130.
- Osorio D. & Vorobyev M., 2008. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research* 48: 2042-2051.
- Otter K., McGregor P. K., Terry A. M., Burford F. R., Peake T. M. & Dabelsteen T., 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266: 1305-1309.
- Owings D. H. & Morton E. S., 1998. *Animal vocal communication: a new approach*. Cambridge University Press.
- Passilongo D., Reby D., Carranza J. & Apollonio M., 2013. Roaring high and low: composition and possible functions of the Iberian stag's vocal repertoire. *PLoS One* 8: e63841.
- Patricelli G. L., Dantzker M. S. & Bradbury J. W., 2007. Differences in acoustic directionality among vocalizations of the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) are related to function in communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1099-1110.
- Patricelli G. L., Dantzker M. S. & Bradbury J. W., 2008. Acoustic directionality of red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) song relates to amplitude and singing behaviours. *Animal Behaviour* 76: 1389-1401.

- Peake T. M., 2005. Eavesdropping in communication networks. *Animal communication networks*. Cambridge University Press Cambridge, 13-37.
- Peake T. M., Matessi G., McGregor P. K. & Dabelsteen, T., 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. *Animal Behaviour* 69: 1063-1068.
- Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K. & Dabelsteen T., 2001. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268: 1183-1187.
- Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K. & Dabelsteen T., 2002. Do great tits assess rivals by combining direct experience with information gathered by eavesdropping? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269: 1925-1929.
- Peck F. W., 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour* 20: 112-118.
- Pomiankowski A., 1987. Sexual selection: The handicap principle does work-sometimes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 231: 123-145.
- Popp J. W., 1987. Risk and effectiveness in the use of agonistic displays by American goldfinches. *Behaviour* 103: 141-156.
- Potvin D. A. & Mulder R. A., 2013. Immediate, independent adjustment of call pitch and amplitude in response to varying background noise by silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology* 24: 1363-1368.
- Pringle J. A., 1944. Stridulations in the South African Egg-eating Snake, *Daspeltis scaber*, Linn. *Nature* 154: 709.
- Pytte C. L., Rusch K. M. & Ficken M. S., 2003. Regulation of vocal amplitude by the blue-throated hummingbird, *Lampornis clemenciae*. *Animal Behaviour* 66: 703-710.
- Rastogi A. D., Zanette L. & Clinchy M., 2006. Food availability affects diurnal nest predation and adult antipredator behaviour in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 72: 933-940.

- Reby D. & McComb K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* 65 : 519-530.
- Reichard D. G. & Anderson R. C., 2015. Why signal softly? The structure, function and evolutionary significance of low-amplitude signals. *Animal Behaviour* 105: 253-265.
- Reichard D. G., Rice R. J., Vanderbilt C. C. & Ketterson E. D., 2011. Deciphering information encoded in birdsong: male songbirds with fertile mates respond most strongly to complex, low-amplitude songs used in courtship. *The American Naturalist* 178: 478-487.
- Reichard D. G. & Welklin J. F., 2014. On the existence and potential functions of low-amplitude vocalizations in North American birds. *The Auk* 132: 156-166.
- Renaud D. L. & Popper A. N., 1975. Sound localization by the bottlenose porpoise *Tursiops truncatus*. *Journal of Experimental Biology* 63: 569-585.
- Rek P., 2013. Soft calls and broadcast calls in the corncrake as adaptations to short and long range communication. *Behavioural Processes* 99: 121-129.
- Rek P., 2014. Acoustic location of conspecifics in a nocturnal bird: the corncrake *Crex crex*. *Acta Ethologica* 17(1): 31.
- Rek P. & Osiejuk T. S., 2010. Sophistication and simplicity: conventional communication in a rudimentary system. *Behavioral Ecology* 21(6): 1203-1210.
- Rek P. & Osiejuk T. S., 2011. Nonpasserine bird produces soft calls and pays retaliation cost. *Behavioral Ecology* 22: 657-662.
- Richards D. G. & Wiley R. H., 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American Naturalist* 115: 381-399.
- Riede T. & Fitch T., 1999. Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Journal of Experimental Biology* 202 : 2859-2867.
- Ripmeester E. A., De Vries A. M. & Slabbekoorn H., 2007. Do blackbirds signal motivation to fight with their song? *Ethology* 113: 1021-1028.

- Ritschard M., Riebel K. & Brumm H., 2010. Female zebra finches prefer high-amplitude song. *Animal Behaviour* 79 : 877-883.
- Ritschard M., van Oers K., Naguib M. & Brumm H., 2012. Song amplitude of rival males modulates the territorial behaviour of great tits during the fertile period of their mates. *Ethology* 118 : 197-202.
- Ritchison G., 1983. The function of singing in female black-headed grosbeaks (*Pheucticus melanocephalus*): family-group maintenance. *Auk* 100: 105-116.
- Robinson S. R., 1980. Antipredator behaviour and predator recognition in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 28: 840-852.
- Rohwer S., 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29: 593-610.
- Rohwer S., 1977. Status signaling in Harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour* 61: 107-129.
- Roy D. & Elepfandt A., 1993. Bioacoustic analysis of frog calls from northeast India. *Journal of Biosciences* 18: 381-393.
- Ryan M. J. & Brenowitz E. A., 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126 : 87-100.
- Sales G., 2012. Ultrasonic communication by animals. Springer Science & Business Media.
- Saulitis E. L., Matkin C. O. & Fay F. H., 2005. Vocal repertoire and acoustic behavior of the isolated AT1 killer whale subpopulation in southern Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1015-1029.
- Schmidt K. A. & Belinsky K. L., 2013. Voices in the dark: predation risk by owls influences dusk singing in a diurnal passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1837-1843.
- Schmidt K. A., Lee E., Ostfeld R. S. & Sieving K., 2008. Eastern chipmunks increase their perception of predation risk in response to titmouse alarm calls. *Behavioral Ecology* 19: 759-763.

- Schneiderová I., 2014. Vocal repertoire ontogeny of the captive Asian house shrew *Suncus murinus* suggests that the male courtship call develops from the caravanning call of the young. *Acta Theriologica* 59: 149-164.
- Searcy W. A., Anderson R. C. & Nowicki S., 2006. Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 234-241.
- Searcy W. A., 1996. Sound-pressure Levels and Song Preferences in Female Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*)(Aves, *Emberizidae*). *Ethology* 102: 187-196.
- Searcy W. A., Anderson R. C. & Nowicki S., 2008. Is bird song a reliable signal of aggressive intent? A reply. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1213-1216.
- Searcy W. A. & Beecher M. D., 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* 78: 1281-1292.
- Searcy W. A. & Nowicki S., 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press.
- Searcy W. A. & Nowicki S., 2006. Signal interception and the use of soft song in aggressive interactions. *Ethology* 112: 865-872.
- Shashar N., Rutledge P. & Cronin T., 1996. Polarization vision in cuttlefish in a concealed communication channel? *Journal of Experimental Biology* 199: 2077-2084.
- Sih A., Kats L. B. & Maurer E. F., 2003. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Animal Behaviour* 65: 29-44.
- Simmons J. A., 1993. Evidence for perception of fine echo delay and phase by the FM bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 172: 533-547.
- Skierczyński M., Czarnecka K. M. & Osiejuk T. S., 2007. Neighbour-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Journal of Avian Biology* 38: 415-420.

- Skierczyński M. S. & Osiejuk T. S., 2010. Sharing songs within a local dialect does not hinder neighbour–stranger discrimination in ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) males. *Behaviour* 147 : 333-351.
- Smith, W. J. 1977. *The Behavior of Communicating: An Ethological Approach*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- Snow D. W., 1958. The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100: 1-30.
- Soard C. M. & Ritchison G., 2009. ‘Chick-a-dee’calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour* 78: 1447-1453.
- Sonnenschein E. & Reyer HU., 1983. Mate-Guarding and other Functions of Antiphonal Duets in the Slate-coloured Boubou (*Laniarius funebris*). *Ethology* 63 : 112-140.
- Sorjonen J. & Merila J., 2000. Response of male Bluethroats *Luscinia svecica* to song playback: evidence of territorial function of song and song flights. *Ornis Fennica* 77(1): 43-47.
- Specht R., 2014. Avisoft-SASLab pro version 5.2, sound analysis and synthesis laboratory. Avisoft Bioacustics, Berlin.
- Stanford C. B., 1995. The influence of chimpanzee predation on group size and anti-predator behaviour in red colobus monkeys. *Animal Behaviour* 49: 577-587.
- Stewart M. M. & Rand A. S., 1991. Vocalizations and the defense of retreat sites by male and female frogs, *Eleutherodactylus coqui*. *Copeia* 1991: 1013-1024.
- Stoddard P. K., Beecher M. D., Horning C. L. & Campbell S. E., 1991. Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 211-215.
- Stratton G. E. & Uetz G. W., 1983. Communication via substratum-coupled stridulation and reproductive isolation in wolf spiders (*Araneae: Lycosidae*). *Animal Behaviour* 31: 164-172.

- Sueur J. & Aubin T., 2004. Acoustic signals in cicada courtship behaviour (order Hemiptera, genus Tibicina). *Journal of Zoology* 262: 217-224.
- Sueur J., Tuck E. J. & Robert D., 2005. Sound radiation around a flying fly. *The Journal of the Acoustical Society of America* 118(1), 530-538.
- Suhonen J., 1993. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74: 1197-1203.
- Suhonen J., Norrdahl K. & Korpimäki E., 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology* 75: 1626-1634.
- Sweeney A., Jiggins C. & Johnsen S., 2002. Polarized light as a butterfly mating signal. *Nature* 423: 31-32.
- Symonds M. R. E. & Moussalli A., 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 13-21.
- Tavolga W. N., 1971. 6 Sound Production and Detection. *Fish Physiology* 5: 135-205.
- Templeton C. N., Akçay Ç., Campbell S. E. & Beecher M. D., 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 1503-1509.
- Templeton C. N., Greene E. & Davis K., 2005. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308: 1934-1937.
- Thorpe W. H., Hall-Craggs J., Hooker B., Hooker T., & Hutchison R., 1972. Duetting and antiphonal song in birds: its extent and significance. *Behaviour, Supplement Vol. 18*, pp. 197.
- Tibbetts E. A., 2008. Resource value and the context dependence of receiver behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275: 2201-2206.
- Todt D. & Naguib M., 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior* 29: 247-296.
- Trautmüller H. & Eriksson A., 2000. Acoustic effects of variation in vocal effort by men, women, and children. *The Journal of the Acoustical Society of America* 107: 3438-3451.

- van der Veen I. T., 2002. Seeing is believing: information about predators influences yellowhammer behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 466-471.
- Vanhooydonck B. & Van Damme R., 2003. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology* 17: 160-169.
- Vehrencamp S. L., 2000. Handicap, index, and conventional signal elements of bird song. In: Espmark, Y, Amundsen T, Rosenqvist, G. (eds.) *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*, Tapir Academic Press, Trondheim, Norway, pp. 277-300.
- Vehrencamp S. L., 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268: 1637-1642.
- Vehrencamp S. L., Hall M. L., Bohman E. R., Depeine C. D. & Dalziell A. H., 2007. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology* 18: 849-859.
- Wagner W. E., 1989. Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size. *Animal Behaviour* 38: 1025-1038.
- Waas J. R., 1991a. Do little blue penguins signal their intentions during aggressive interactions with strangers?. *Animal Behaviour* 41: 375-382.
- Webb J. K., Brown G. P. & Shine R., 2001. Body size, locomotor speed and antipredator behaviour in a tropical snake (*Tropidonophis mairii*, *Colubridae*): the influence of incubation environments and genetic factors. *Functional Ecology* 15: 561-568.
- Weber I., 1973. Tactile communication among free-ranging langurs. *American journal of physical anthropology* 38(2): 481-486.
- Wiley R. H. & Richards D. G., 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 69-94.

- Wiley R. H. & Richards D. G., 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: Kroodsma, D. E. & Miller, H. E. Acoustic communication in birds Vol. 1, Academic Press, pp. 131-181.
- Williams H., 2001. Choreography of song, dance and beak movements in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Experimental Biology* 204: 3497-3506.
- Witkin S. R., 1977. The importance of directional sound radiation in avian vocalization. *Condor* 79: 490-493.
- Wyatt T. D., 2003. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press.
- Xia C., Liu J., Alström P., Wu Q. & Zhang Y., 2013. Is the Soft Song of the Brownish-Flanked Bush Warbler an Aggressive Signal? *Ethology* 119: 653-661.
- Yasukawa K., 1981. Song repertoires in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*): a test of the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour* 29(1): 114-125.
- Zahavi A., 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* 53 : 205-214.
- Zahavi A., 1977. The cost of honesty: further remarks on the handicap principle. *Journal of theoretical Biology* 67 : 603-605.
- Zuberbühler K., Noë R. & Seyfarth R. M., 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* 53 : 589-604.