

Komunikacja dźwiękowa u derkacza

Crex crex

Paweł Ręć

Rozprawa Doktorska

Wydział Biologii

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

2010, Poznań

Rozprawa doktorska została wykonana
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej,
© ZEB 2010, Poznań

Promotor:

prof. dr hab. Tomasz S. Osiejuk

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

Recenzenci:

prof. dr hab. Jerzy Bańbura

*Katedra Zoologii Doświadczalnej i Biologii Ewolucyjnej, Wydział Biologii i Ochrony
Środowiska, Uniwersytet Łódzki*

dr hab. Ziemowit Kosiński

Zakład Biologii i Ekologii Ptaków, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

SPIS TREŚCI

Streszczenie	5
Abstract (<i>In English</i>)	6
Wstęp ogólny	7
<i>Komunikacja</i>	7
<i>Wiarygodność</i>	8
<i>Koszt</i>	10
<i>Sygnały</i>	13
Cel badań	17
Obiekt badań	18
I. Transmisja derkania przez środowisko	22
Wprowadzenie	22
Metody	23
Wyniki	27
Dyskusja	30
II. Rytm derkania jako przykład sygnalizacji konwencjonalnej	32
Wprowadzenie	32
Metody	35
Wyniki	41
Dyskusja	45
III. Cichy sygnał jako przykład groźby	51
Wprowadzenie	51
Metody	54
Wyniki	56
Dyskusja	59

IV. Wpływ testosteronu na interakcje między samcami w okresie	63
rozrodu	
Wprowadzenie	63
Metody	66
Wyniki	69
Dyskusja	73
Podsumowanie	77
Podziękowania	79
Bibliografia	80

STRESZCZENIE

W trakcie czterech sezonów rozrodczych (2007–2010) badano komunikację głosową samców derkacza (*Crex crex*) podczas konfliktów terytorialnych. Celem pracy było kompleksowe scharakteryzowanie sygnałów dźwiękowych derkacza w oparciu o ich parametry akustyczne, zawartość informacyjną, funkcję i wiarygodność; bazując zarówno na mechanizmach ultymatywnych jak i proksymatywnych sygnalizacji. Wyniki oparto w całości o badania eksperymentalne, w których użyto m.in. playbacku interaktywnego w celu imitowania naturalnych interakcji między samcami, akustycznego systemu lokalizacji do precyzyjnego namierzania osobników w trakcie eksperymentów oraz implantów hormonalnych do badania wpływu androgenów na zachowanie osobników.

Derkacze wykorzystują w interakcjach dwa skrajnie odmienne typy głosów: chrapliwy głos (derkanie) o bardzo wysokiej amplitudzie oraz gardłowy głos (pianie) o niskiej amplitudzie. W kolejnych eksperymentach otrzymano następujące wyniki. 1) Wewnętrzna pulsacyjna struktura sylab derkania (PPD), zawierająca informacje o tożsamości samca, ulega niewielkim zmianom po przejściu przez gęste środowisko i, co ważne, zmianom mniejszym niż ponad roślinnością. Wynik ten wskazuje, że struktura PPD może pełnić funkcje w indywidualnym rozpoznawaniu się samców derkacza podczas nocnej aktywności terytorialnej. 2) Derkanie cechuje się charakterystycznym rozmieszczeniem sylab w czasie (rytmem). Wykazano, że rytm jest sygnałem konwencjonalnym agresywnej motywacji samca. Kod zawarty w rytmie derkania bazuje na składni semantycznej o zmienności przypominającej prosty kod Morse'a. 3) Ciche pianie stanowi odpowiednik cichych piosenek ptaków śpiewających. Samce pieją, gdy znajdują się w niewielkiej odległości od siebie, informując o groźbie ataku. Sposób reakcji odbiorcy na pianie i zachowanie nadawcy dowodzą, że pianie jest sygnałem wiarygodnym, stabilizowanym w skali ewolucyjnej kosztem odwetu ze strony odbiorcy. 4) Rytm derkania, częstość piania oraz poziom agresji nie zależą od stężenia testosteronu w plazmie krwi. Niemniej derkacze przestają pisać i są mniej agresywne, jeśli mają blokowane receptory androgenów. Wyniki te wskazują na jedynie permissive znaczenie androgenów dla agresji samca i produkcji sygnałów powiązanych z agresją.

ABSTRACT

During four reproductive seasons (2007–2010) I studied acoustic communication of male corncrakes (*Crex crex*) during territorial conflicts. The research aimed at complex description of vocal signals of corncrakes including their: acoustic parameters, information content, function and reliability; considering both ultimate and proximate mechanisms of signalling. The results were grounded entirely on experimental data. Among methods used were interactive playback to imitate natural interactions between males, Acoustic Location System for precise positioning of males during experiments, and hormonal implants to test the influence of androgens on individuals' behaviour.

During interactions Corncrakes use two extremely different calls: high-amplitude cracking call and low-amplitude soft call. The results of successive experiments were as follows. 1) The inner call structure of cracking calls (PPD), which contains individually specific information, was not affected by transmission within dense vegetation. Moreover, the results for sounds propagated through the vegetation compared to those transmitted above the vegetation were even better. These results support the idea that PPD structure may function in individual recognition during night territorial activity. 2) Cracking call is characterised by very specific time distribution of syllables (rhythm). It is demonstrated that rhythm is a conventional signal of aggressive motivation of the male. The code contained in rhythm is based on Morse-like semantic syntax. 3) Soft calls are signals equivalent to soft songs of singing passerines. The male produces soft calls when it is close to the receiver threatening the receiver with attack. The reactions of receivers to soft calls and the behaviour of senders subsequent to soft calling proved that soft calls are reliable signals that are stabilised in evolutionary scale by retaliation cost. 4) Rhythm of cracking calls, the intensity of soft calling, and aggressiveness of males were independent of concentration of testosterone in blood plasma. Nevertheless, corncrakes with blocked androgen receptors stopped producing soft calls and were less aggressive. These results indicate that androgens play only a permissive role in territorial aggression and aggressive signalling.

WSTĘP OGÓLNY

Komunikacja

Komunikacja zwierząt jest zjawiskiem intuicyjnie łatwym do zrozumienia, ale trudnym do jednoznacznego zdefiniowania. Istnieje cała gama definicji komunikacji, od bardzo szerokich do bardzo wąskich (Bradbury & Vehrencamp 1998; Burghardt 1970; Dusenbery 1992; Hailman 1977; Hauser 1996; Johnson-Laird 1990; Kimura 1993; Krebs & Davies 1997; Markl 1985; Marler 1977; Wiley 1994; Wilson 1975). W najszerszej perspektywie o komunikacji mówimy, kiedy działanie lub wskazówka (definicja poniżej) jednego organizmu jest odebrane i w efekcie zmienia wzorzec prawdopodobieństwa zachowania drugiego organizmu, w sposób korzystny dla jednej bądź obu stron (Wilson 1975). W znacznie węższym wymiarze komunikacja jest rozumiana jako przekaz informacji za pośrednictwem sygnałów między nadawcą i odbiorcą, przy czym potwierdzeniem zajścia aktu komunikacji jest zmiana zachowania odbiorcy po odebraniu sygnału (Hailman 1977). Jeszcze wężej komunikację definiujemy jako proces przekazania informacji przez nadawcę do odbiorcy w celu zwiększenia prawdopodobieństwa reakcji odbiorcy, korzystnej dla nadawcy, zakładając jednocześnie, że odbiorca odnosi (przeciętnie) korzyść z uzyskanej informacji (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Dla wyjaśnienia różnic między powyższymi definicjami niezbędne jest zdefiniowanie najpierw czym jest sygnał [*ang.* signal] oraz wskazówka [*ang.* cue]. Sygnał jest to behawioralna, fizjologiczna lub morfologiczna cecha, ukształtowana bądź utrzymywana przez selekcję naturalną, ponieważ przekazuje informacje do innych organizmów (Otte 1974). Sygnał jest zatem nie tylko nośnikiem informacji między nadawcą i odbiorcą, ale także środkiem do osiągnięcia określonej korzyści przez nadawcę. Dlatego wabienie niektórych owadów przez substancje chemiczne zawarte w pocie ssaków nie jest przykładem sygnalizacji, gdyż oddziaływanie tych substancji na owady nie jest celowe i nie przynosi żadnej korzyści nadawcy. Takie oddziaływania, których odbiór przez inne zwierzęta nie jest korzystny dla ich wytwórcy określa się jako wskazówki (Sealey 1989). Należy jednak zachować ostrożność w stosowaniu powyższego nazewnictwa, ponieważ wielu autorów definiuje je odmiennie (Green &

Marler 1979; Hauser 1996). Terminu wskazówka używa się na przykład w szerszym znaczeniu, jako permanentny przekaz informacji (np. wzór ubarwienia), powiązany długotrwale z fenotypem osobnika, którego ekspresja nie jest powiązana z chwilowymi zmianami kosztów (Hauser 1996). Termin sygnał natomiast może być rozumiany wąsko, jako potencjalnie krótkotrwały przekaz informacji (np. głos alarmowy), wykonywany w odpowiedzi na chwilowe zmiany w środowisku i w stanie samego nadawcy, a przez co powiązany z chwilowymi kosztami produkcji (Hauser 1996). Takie zdefiniowanie sygnałów i wskazówek jest jednak krytykowane (Bradbury & Vehrencamp 1998), gdyż zarówno nośniki informacji permanentnych jak i chwilowych wyewoluowały w celu wywarcia określonego wpływu na nadawcach (co jest zgodne z wcześniejszą definicją sygnałów) (Dawkins & Krebs 1978). Natomiast wskazówki, zgodnie z przedstawioną wcześniej definicją, przenoszą informacje, które są efektem ubocznym zachowania nadawcy a nie wynikiem działania doboru naturalnego (Hasson 2000; Maynard Smith & Harper 2003).

Wiarygodność

Wracając do przedstawionych definicji komunikacji; różnica między definicją pierwszą i drugą polega na tym, że w pierwszej uwzględniono zarówno intencjonalne jak i przypadkowe akty przekazu informacji, natomiast w drugiej uwzględniono tylko celowe przekazywanie informacji do odbiorcy. Definicja trzecia z kolei, poza celowością przekazu informacji (korzyść dla nadawcy), uwzględnia dodatkowe kryterium – celowość odbioru informacji (korzyść dla odbiorcy). Tak zdefiniowaną komunikację określa się jako prawdziwą [*ang. true communication*] dla odróżnienia jej od manipulacji (korzyść dla nadawcy, strata dla odbiorcy) (Wiley 1983). Powstaje jednak pytanie, czy oba zjawiska mogą w ogóle istnieć niezależnie, jeśli przyjąć, że rywalizacja jest podstawą działania doboru naturalnego (Dawkins & Krebs 1978). Odpowiedź na to pytanie jest ściśle powiązana z takimi elementami komunikacji jak wiarygodność i oszustwo, a w gruncie rzeczy zależy przede wszystkim od charakteru relacji między nadawcą i odbiorcą (Searcy & Nowicki 2005).

Z technicznego punktu widzenia sygnał można uznać za wiarygodny jeśli jest silnie skorelowany z pewnym parametrem nadawcy albo jego środowiska oraz jeśli odbiorca

odnosi korzyść z posiadania informacji o tym parametrze (Searcy & Nowicki 2005). Ponieważ wysokość korelacji między sygnałem i parametrem zależy nie tylko od uczciwości nadawcy, ale także od innych czynników (np. błędów odbiorcy) (Dawkins & Guilford 1991), korelacje te nigdy nie są idealne. Stąd też terminu wiarygodność używa się raczej w znaczeniu statystycznym niż ścisłym (Johnstone & Grafen 1993b; Kokko 1997). Przyjmuje się, że sygnał jest wiarygodny przeciętnie jeśli odbiorca istotnie częściej uzyskuje korzystną dla siebie informację o nadawcy niż jej nie uzyskuje, przez co opłaca mu się reagować na taki sygnał. Na przykład, u samców świerszcza domowego (*Acheta domestica*) liczba pulsów na cykniecie jest skorelowana średnio ($r \approx 0,4$) z masą samca, co jednak nie przeszkadza samicom preferować samców o większej liczbie pulsów na cykniecie (Gray 1997). Z oszustwem mamy do czynienia, kiedy odbiorca reaguje na sygnał w sposób korzystny dla nadawcy i niekorzystny dla siebie, na skutek nieprawdziwej informacji zawartej w sygnale (Searcy & Nowicki 2005). Przykładem oszustwa w komunikacji jest nadawanie fałszywych głosów alarmowych (Fitch & Hauser 2003; Maynard Smith & Harper 2003; Møller 1990). Niektórzy wyróżniają także drugi typ oszustwa, związany z zatajaniem informacji (Hauser 1997), np. z niepoinformowaniem członków grupy socjalnej o znalezionym pożywieniu (Hauser 1992; Hauser & Marler 1993). Tam gdzie cele obu stron są zbieżne tam nie powinniśmy spodziewać się oszustw ale ewolucji sygnałów o optymalnej wartości informacyjnej, gdyż oszustwo odbiorcy byłoby jednocześnie szkodliwe dla nadawcy (Bergstrom & Lachmann 1998; Charnov & Krebs 1975; Maynard Smith 1991; Sherman 1985). Tam gdzie cele obu stron nie są zbieżne powinniśmy spodziewać się ewolucyjnego wyścigu zbrojeń między wyrafinowaniem oszustw nadawców i powściągliwością reakcji odbiorców (Krebs & Dawkins 1984).

Ponieważ cele nadawcy i odbiorcy rzadko są zbieżne, nadawcy powinni mieć skłonność do nadinterpretacji rzeczywistości (Dawkins & Krebs 1978). Odbiorcy natomiast powinni być sceptyczni i ignorować sygnały, których przeciętna wiarygodność jest niska (Clutton-Brock & Albon 1979; Hinde 1981; Krebs & Dawkins 1984). Komunikacja w takim układzie może być stabilna tylko wtedy, kiedy strategie nadawcy i odbiorcy osiągną stan równowagi. O stanie równowagi w komunikacji mówimy wtedy, kiedy nadawca odnosi korzyść z sygnalizowania a odbiorca z reagowania na sygnał

(Hasson 1994; Maynard Smith & Harper 1995), ale żadna ze stron nie odnosi korzyści z jednostronnej zmiany własnej strategii na inną (Bergstrom & Lachmann 1998). Sygnały ulegną inflacji i ewentualnemu zanikowi jeśli jedna ze stron znajdzie strategię korzystniejszą dla siebie ale jednocześnie mniej korzystną dla strony przeciwnej. A zatem, by odbiorcy w ogóle reagowali na sygnały, te powinny być przeciętnie wiarygodne. Żeby jednak sygnały były wiarygodne, musi istnieć dodatkowy mechanizm równoważący pokusę manipulacji odbiorców przez nadawców.

Koszt

Postawiono hipotezę, że zrównoważenie systemów komunikacji jest wynikiem kosztowności sygnalizowania (Zahavi 1975; Zahavi 1977; Zahavi 1980; Zahavi 1987; Zahavi 1993; Zahavi & Zahavi 1997). Zasada upośledzenia [*ang.* handicap principle], bo tak nazwano tą hipotezę, w swojej pierwotnej formie zakładała, że upośledzenie jest swoistym testem przetrwania dla osobnika (Zahavi 1975). Osobnik ponoszący wysoki koszt (np. noszący duże poroże lub długi ogon) dowodziłby swojej wysokiej jakości w sposób, który byłby letalny dla osobnika niskiej jakości. Idea ta spotkała się jednak z krytyką, wynikającą z niezgodności takich założeń z modelami genetycznymi (Bell 1978; Maynard Smith 1976; Maynard Smith 1985). Problem polegał na tym, że dla samic, zysk z posiadania synów zdolnych do silnego upośledzenia się nie zrównoważyłby strat wynikających z ich niskiej przeżywalności. W kolejnych latach upośledzenie zdefiniowano bardziej ogólnie, jako koszt proporcjonalny do istotności przekazywanej informacji (Godfray 1991; Grafen 1990; Johnstone & Grafen 1992; Maynard Smith 1991; Nur & Hasson 1984; Zahavi 1977). Zmiana ta znalazła także uzasadnienie w modelach genetycznych (Anderson 1986; Iwasa et al. 1991).

Zasada upośledzenia nie jest jedyną hipotezą wyjaśniającą wiarygodność sygnałów. Zamiast pozytywnej zależności między kosztem sygnału i jego intensywnością, wiarygodność sygnału może wynikać z pozytywnej zależności między korzyścią z jego nadania i jego intensywnością, nawet jeśli sygnały o różnej intensywności obarczone są podobnymi kosztami (Johnstone 1997). Hipoteza ta bazuje na założeniu, że spodziewany zysk z reakcji odbiorcy jest różny dla różnych nadawców. Nadawcy różniący się spodziewanym zyskiem powinni więc sygnalizować z różną intensywnością. Kolejna

hipoteza odnosi się do sytuacji, w której osobniki wchodzą ze sobą w interakcje wielokrotnie (Silk et al. 2000). Odbiorca pamiętający oszustwo konkretnego nadawcy może zignorować jego sygnał w przyszłości, pomimo reagowania na identyczne sygnały od innych nadawców. Tak więc w grupach socjalnych sygnały mogą być przeciętnie wiarygodne, ponieważ oszust ryzykowałby ostracyzmem współtowarzyszy. Hipoteza upośledzenia zakładała, że sygnały muszą być kosztowne by były wiarygodne. Okazuje się jednak, że koszty nie są warunkiem koniecznym do utrzymania stanu równowagi sygnalizacyjnej tak długo jak kosztowne jest sygnalizowanie poza stanem równowagi (Lachmann et al. 2001). Innymi słowy, jeśli znaczenie sygnału i jego koszty są rozdzielone (hipoteza Zahaviego zakłada, że są one nieodłączne) oraz jeśli nadawca płaci koszt jedynie gdy oszukuje, to zysk nadawcy jest największy jeśli sygnalizuje on wiarygodnie. Hipoteza ta stanowi adaptację teorii sygnałów kosztownych na grunt sygnałów tanich (np. tworzących mowę ludzka). Poza mechanizmami równoważącymi zysk z manipulacji, postuluje się, że wiarygodność niektórych sygnałów (tzw. indeksów) może wynikać z faktu ścisłej zależności sygnału od fizycznych parametrów nadawcy (Maynard Smith & Harper 2003). Ponieważ forma indeksów jest z definicji ściśle powiązana z przekazywaną informacją, sygnały takie powinny być zawsze wiarygodne. Do indeksów zaliczono np. częstotliwość fundamentalną głosów godowych u żab i ropuch (Davies & Halliday 1978; Ramer et al. 1983; Robertson 1986), ponieważ jest ona fizjologicznie powiązana z masą nadawcy, a ta z kolei ma znaczenie epigamiczne. Okazuje się jednak, iż pewien poziom nieuczciwości jest nie do uniknięcia nawet w tym przypadku (Wagner 1989; Wagner 1992).

Powyższe hipotezy stawiają odmienne ograniczenia własnościom sygnałów. Widać, że różne mechanizmy stabilizujące sprawdzają się lepiej bądź gorzej w zależności od funkcji sygnału. Z drugiej strony widać także, że zapewnienie wiarygodności pociąga za sobą ograniczenie funkcjonalności sygnału. Ograniczenia tego typu określa się ogólnie jako koszty sygnalizacji, i mierzy w kategoriach spadku dostosowania ze wzrostem poziomu sygnalizowania, przy założeniu, że jakość nadawcy i odbiorcy pozostają stałe (Grafen 1990). Koszt w rozumieniu zasady upośledzenia stanowią zatem jedną z kategorii kosztów sygnalizacji.

Tak jak dla większości funkcji można dosyć precyzyjnie przewidzieć parametry sygnału, gdyż własności te często wynikają wprost z fizycznych właściwości sygnału i biologii gatunku (Bradbury & Vehrencamp 1998), tak przewidzenie cech sygnału niezbędnych do zapewnienia mu wiarygodności jest zadaniem o wiele trudniejszym. Istnieje spora liczba cech sygnałów mogących posłużyć do opisanie ich funkcji i budowy (Hockett & Altman 1968; Marler 1961; Otte 1974). Wszystkie sygnały można jednak opisać względnie precyzyjnie na podstawie sześciu parametrów: zasięgu, namierzalności (np. w jakim stopniu struktura sygnału pozwala na określenie położeniu nadawcy), aktywności [*ang. duty cycle*] (np. stosunek długości sygnału do czasu sygnalizowania), indywidualności (np. stosunek liczby wariantów sygnału do liczby osobników), potencjału modulacji (liczba możliwych wariantów sygnału wykonywanych przez jednego osobnika) oraz powiązania formy z zawartością (arbitralność lub powiązanie funkcji sygnału z formą) (Bradbury & Vehrencamp 1998). Liczba kombinacji tych parametrów jest znaczna, choć tylko część z nich może być funkcjonalna w danych warunkach.

Istnieje także wiele kategorii kosztów stabilizujących wiarygodność sygnałów (Searcy & Nowicki 2005). Główna linia podziału biegnie między kosztami niezależnymi i zależnymi od odbiorcy (Guilford & Dawkins 1995; Vehrencamp 2000). Te pierwsze mogą powstawać w momencie produkcji sygnału (koszt produkcji), tj. w wyniku poniesionych wydatków energetycznych, straty czasu bądź poniesionego ryzyka (Hack 1998); mogą gromadzić się w trakcie wytwarzania struktur sygnalizacyjnych lub podczas nauki (koszt rozwoju) (Anderson 1986; Nowicki et al. 1998; Nowicki et al. 2002); mogą także być ponoszone na utrzymanie struktur nadających sygnał, bez względu na to czy ten jest w danym momencie wytwarzany (koszt utrzymania [*ang. maintenance cost*]) (Evans & Thomas 1992). Koszty zależne od odbiorcy nie są bezwzględnymi atrybutami sygnałów, ale powstają 'po fakcie', na skutek reakcji odbiorcy. Dotychczas zaproponowano dwie podkategorie takich kosztów: powstające na skutek wzrostu prawdopodobieństwa odniesienia rany w wyniku bezpośredniej reakcji odbiorcy na sygnał (koszt narażenia [*ang. vulnerability cost*]) (Vehrencamp 2000; Zahavi 1987) oraz na skutek odwetowej reakcji odbiorcy na sygnał (koszt odwetu [*ang.*

retaliation cost]) (Enquist 1985). Różnica między kosztem narażenia i odwetu jest subtelna ale niewątpliwa. Miarą kosztu narażenia jest różne prawdopodobieństwo odniesienia rany w wyniku ataku odbiorcy po odebraniu sygnału natomiast miarą kosztu odwetu jest różne prawdopodobieństwo ataku odbiorcy w reakcji na sygnał.

Dopiero zastosowanie teorii gier do teorii komunikacji (Maynard Smith 1982; Parker 1984) pozwoliło na stworzenie klarownego obrazu powiązań funkcjonalności sygnałów z ich wiarygodnością. W szczególności okazało się, że czym większa rozbieżność interesów nadawcy i odbiorcy tym funkcjonalność sygnału powinna bardziej odbiegać od optymalnej (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Sygnały

Sygnały można sklasyfikować w oparciu o zawartość informacyjną, budowę i typ kosztu. W tym miejscu niezbędne jest jednak pewne uściślenie. Przekaz informacji jest z natury stratny a progi reaktywności odbiorców ustawione powyżej wartości minimalnej (Johnstone 1998; Wiley 1994). Dlatego nie ma sygnałów całkowicie darmowych, gdyż nadanie sygnału o określonej intensywności lub jakości będzie zawsze kosztowne. Taki koszt skutecznego nadania informacji określa się mianem kosztu efektywności [*ang. efficacy cost*], dla odróżnienia go od wymienionych w poprzednim akapicie kosztów strategicznych [*ang. strategic cost*], których funkcją jest zapewnienie wiarygodności sygnałom (Maynard Smith & Harper 2003). W modelach ewolucyjnej teorii gier koszty efektywności są zwykle pomijane; zamiast tego można spotkać się z mylącym terminem sygnał darmowy [*ang. cost-free signal*], który oznacza ni mniej ni więcej, że sygnał nie posiada jedynie kosztu strategicznego.

Pierwszą kategorię sygnałów stanowią indeksy (Maynard Smith & Harper 2003), czyli wspomniane wcześniej wskaźniki jakości osobników. Drugą kategorię stanowią sygnały minimalne, czyli sygnały posiadające tylko koszt efektywności. Choć istnieją teoretyczne przesłanki by sygnały takie występowały w interakcjach antagonistycznych (Számádó 2003), wydaje się, że są one (np. głosy alarmowe w grupach rodzinnych) wytwarzane głównie w układach o zbieżnych interesach nadawcy i odbiorcy (Searcy & Nowicki 2005). Trzecią grupę stanowią sygnały o ujemnym koszcie strategicznym [*ang.*

negative handicap signal] (Számádó 2003). W interakcjach agresywnych istnieją sygnały nie tylko przekazujące informację skutecznie, ale także posiadające dodatkowy element taktyczny, stawiający nadawcę albo w pozycji ułatwiającej wymuszenie określonej reakcji na odbiorcy, albo zwiększający szanse skutecznej obrony. Sygnały tego typu określane są jako groźby taktyczne bądź sygnały ryzykownego zbliżenia [*ang.* proximity-risk signal], i są to np. ruchy imitujące zamiar ataku (Számádó 2008; Vehrencamp 2000). Czwartą kategorię stanowią sygnały obarczone kosztem strategicznym. W zależności od typu kosztu (zależne, niezależne od odbiorcy) sygnały te dzieli się na kilka podkategorii. Sygnały stabilizowane kosztem niezależnym od odbiorcy określa się ogólnie jako sygnały typu obciążenia [*ang.* handicap signal], przy czym dzieli się je na dwie grupy: sygnały typu obciążenia jakościowego [*ang.* quality handicap signal] i obciążenia ogólnego [*ang.* general handicap signal] (Hasson 1997; Johnstone 1997; Vehrencamp 2000). Pierwszą grupę stanowią sygnały, których intensywność jest proporcjonalna do jakości nadawcy a forma jest wyraźnie powiązana z celem nadania sygnału. Na przykład utrzymanie wysokiego tempa śpiewu przez dłuższy czas może sygnalizować samicy kondycję samca. Kosztem jest produkcja sygnału, proporcjonalna do sygnalizowanej jakości; forma sygnału jest zaś ewidentnie powiązana z celem, którym jest zaprezentowanie swojej kondycji. Drugą grupę stanowią sygnały, których intensywność jest proporcjonalna do potrzeb nadawcy. Żebranie o pokarm przez pisklęta jest przykładem obciążenia ogólnego, gdyż bardziej głodne pisklęta muszą żebrać z większą intensywnością, płacąc za to wyższy koszt (Mondloch 1995). Sygnały stabilizowane kosztem zależnym od odbiorcy dzieli się na sygnały typu obciążenia zagrożeniem [*ang.* vulnerability handicap signal] oraz sygnały obarczone kosztem odwetu (Vehrencamp 2000). Sygnały stabilizowane kosztem narażenia mają na celu poinformowanie odbiorcy o poziomie ryzyka jakie nadawca jest w stanie ponieść. Gazela podskakująca wysoko w pobliżu geparda płaci koszt efektywności sygnału informując o swojej sprawności ale nie ponosi żadnego kosztu niezależnego od odbiorcy. Sygnał ten jest stabilizowany natomiast ryzykiem odniesienia rany (bądź śmierci) przez nadawcę w wyniku reakcji odbiorcy. Zysk nadawcy jest proporcjonalny do poniesionego ryzyka, ale ryzyko rośnie

nieproporcjonalnie szybciej dla osobników oszukujących (ryzykujących ponad swoją miarę) (Adams & Mesterton-Gibbons 1995). Sygnały obarczone kosztem odwetu, podobnie jak poprzednie, są względnie tanie w produkcji, jednakże w odróżnieniu od nich, nie wystawiają nadawcy bezwzględnie na ryzyko. Tutaj koszt jest generowany względnie, to znaczy, że zależy od różnicy między nadawcą i odbiorcą i od efektywności nadawanych przez nich sygnałów. Interakcje agresywne są często silnie zrytualizowane i samce zamiast walczyć mogą np. przybierać specyficzne pozy (Popp 1987) lub zmieniać jedną piosenkę na inną (Vehrencamp 2001), informując odbiorcę o własnej motywacji lub zdolności do walki. Odwet stanowi swoiste zabezpieczenie przed oszustami i jego siła jest tym wyższa im większe oszustwo (Enquist 1985). Dostyc specyficzną grupę sygnałów stanowią tzw. sygnały konwencjonalne [*ang. conventional signal*]. Ich nazwa wynika z arbitralnej konwencji wiążącej formę sygnału ze znaczeniem (np. słowa u ludzi) (Guilford & Dawkins 1995). Kategoria ta plasuje się niejako w poprzek powyższej klasyfikacji, ponieważ sygnały takie mogą występować w układach, w których cele obu stron są zbieżne (i wtedy mają charakter sygnałów minimalnych) (Davies 1981; Maynard Smith 1994), ale także, kiedy są sprzeczne (Vehrencamp 2001). W tym drugim przypadku ich wiarygodność jest utrzymywana przez koszt odwetu (Enquist 1985; Hurd 1997; Hurd & Enquist 1998). W związku z tym w niektórych opracowaniach zawęża się zakres sygnałów konwencjonalnych jedynie do sygnałów obarczonych kosztem odwetu (Vehrencamp 2000). Nie jest to jednak właściwe, gdyż istnieją sygnały stabilizowane przez odwet ale jednocześnie o niearbitralnym związku formy ze znaczeniem, np. oznaki statusu (plamy na upierzeniu o różnie intensywnym zabarwieniu) o rozmiarze proporcjonalnym do statusu osobnika (Lemel & Walin 1993; Møller 1987; Qvarnström 1997; Rohwer 1982).

Pomimo że komunikacja zwierząt nie jest dziedziną nauki nową, nie jest też dziedziną ustabilizowaną. Hipotezy zaproponowane kilkanaście lat temu zostały do dnia dzisiejszego w większości przypadków znacznie zmodyfikowane. Nie byłoby w tym nic szczególnego gdyby nie fakt, iż ewolucyjna teoria gier, mająca przyczynić się do uproszczenia i ściślejszego zrozumienia komunikacji, stała się źródłem sporych komplikacji. Łatwość tworzenia logicznych (przynajmniej teoretycznie) scenariuszy

zachowań, a jednocześnie brak dostatecznej liczby badań empirycznych, doprowadziła do dużego rozdźwięku między teoretycznym rozumieniem komunikacji i stanem faktycznym. Efekt tego jest taki, że pojawiające się wyniki badań empirycznych częściej dzisiaj podważają teorię, znajdując w niej mniejsze bądź większe luki, niż ją potwierdzają. W najszerszym wymiarze celem tej pracy jest właśnie interpretacja przykładowego, naturalnego systemu komunikacji w kontekście obowiązującej teorii oraz próba modyfikacji teorii w oparciu o zaprezentowane dane.

CEL BADAŃ

Ponieważ zwierzęta mogą operować 30 a nawet 40 podstawowymi kategoriami sygnałów (Moynihan 1970), nawet krótkie zestawienie sygnałów jednego gatunku wykraczałoby poza ramy tej pracy. Pytania o wiarygodność i oszustwo w sygnalizacji mają szczególne znaczenie w przypadku interakcji konfliktowych a obraz komunikacji podczas konfliktów terytorialnych między samcami chyba najpełniej odzwierciedla istotę takich interakcji. Samce mogą spierać się o partnerki, terytoria lub zasoby przyciągające samice jak np. gniazdo czy źródło pokarmu. U ptaków wszystkie te funkcje spełnia z powodzeniem sygnalizacja dźwiękowa (Collins 2004). Piosenki zniechęcają rywali przed nawiedzaniem terytoriów sąsiadów (Falls 1988; Krebs 1976; Nowicki et al. 1998), informują o kondycji (Galeotti et al. 1997; Obwenger & Goller 2001), położeniu (Dooling 1982; Wiley & Richards 1982), motywacji (Dabelsteen & Pedersen 1990) i przynależności gatunkowej nadawcy (Nuechterlein 1981) oraz umożliwiają jego indywidualne rozpoznawanie (Galeotti & Pavan 1991; Jouventin et al. 1999; Mundinger 1970). Nie jest jednak moim celem wykazywanie wyższości sygnalizacji głosowej nad alternatywnymi płaszczyznami sygnalizacji. W gruncie rzeczy ptaki „same dokonały tego wyboru”, i to pomimo faktu, że sygnały wizualne odgrywają u nich również znacząca rolę. Nie da się zaprzeczyć, że komunikacja za pomocą dźwięków jest bardziej ptasią cechą niż to z czym wszyscy zwykle je kojarzymy, czyli zdolność do latania.

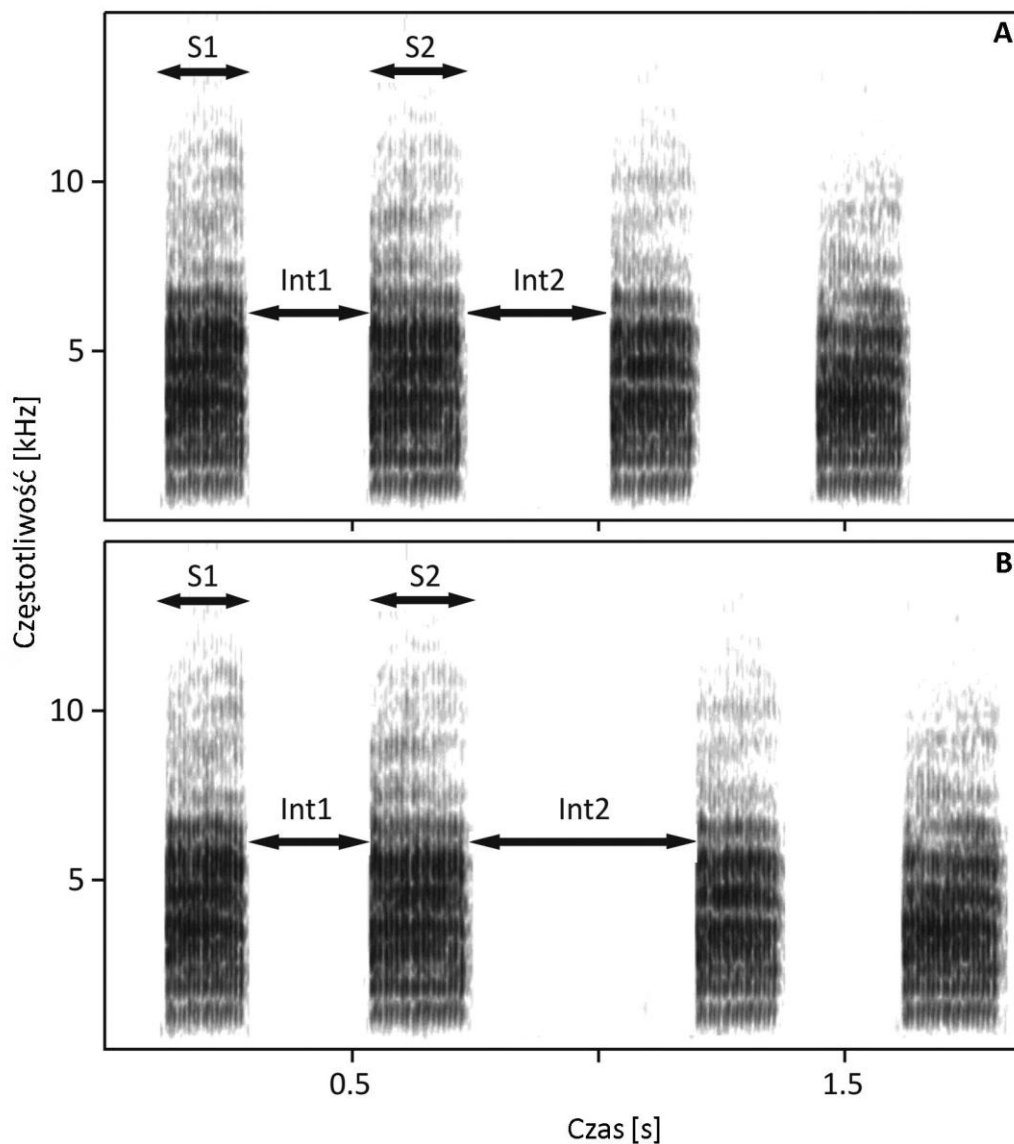
Celem tej pracy jest scharakteryzowanie sygnałów akustycznych nadawanych przez samce derkacza podczas interakcji terytorialnych. Charakterystyka ta będzie się opierać na kilku logicznie powiązanych ze sobą elementach: szczegółowym opisie głosów produkowanych przez samce, identyfikacji sygnałów oraz na analizie funkcji i wiarygodności sygnałów. Poza charakterystyką głosów derkacza praca ta w całości opiera się na danych z kilku eksperymentów terenowych, które zostaną zaprezentowane w kolejnych rozdziałach. W związku z tym, sposób prezentacji wyników będzie bliższy monografii, na którą składają się odrębne rozdziały poświęcone kolejnym zagadnieniom, niż całkowicie jednolitej pracy naukowej.

OBIEKT BADAŃ

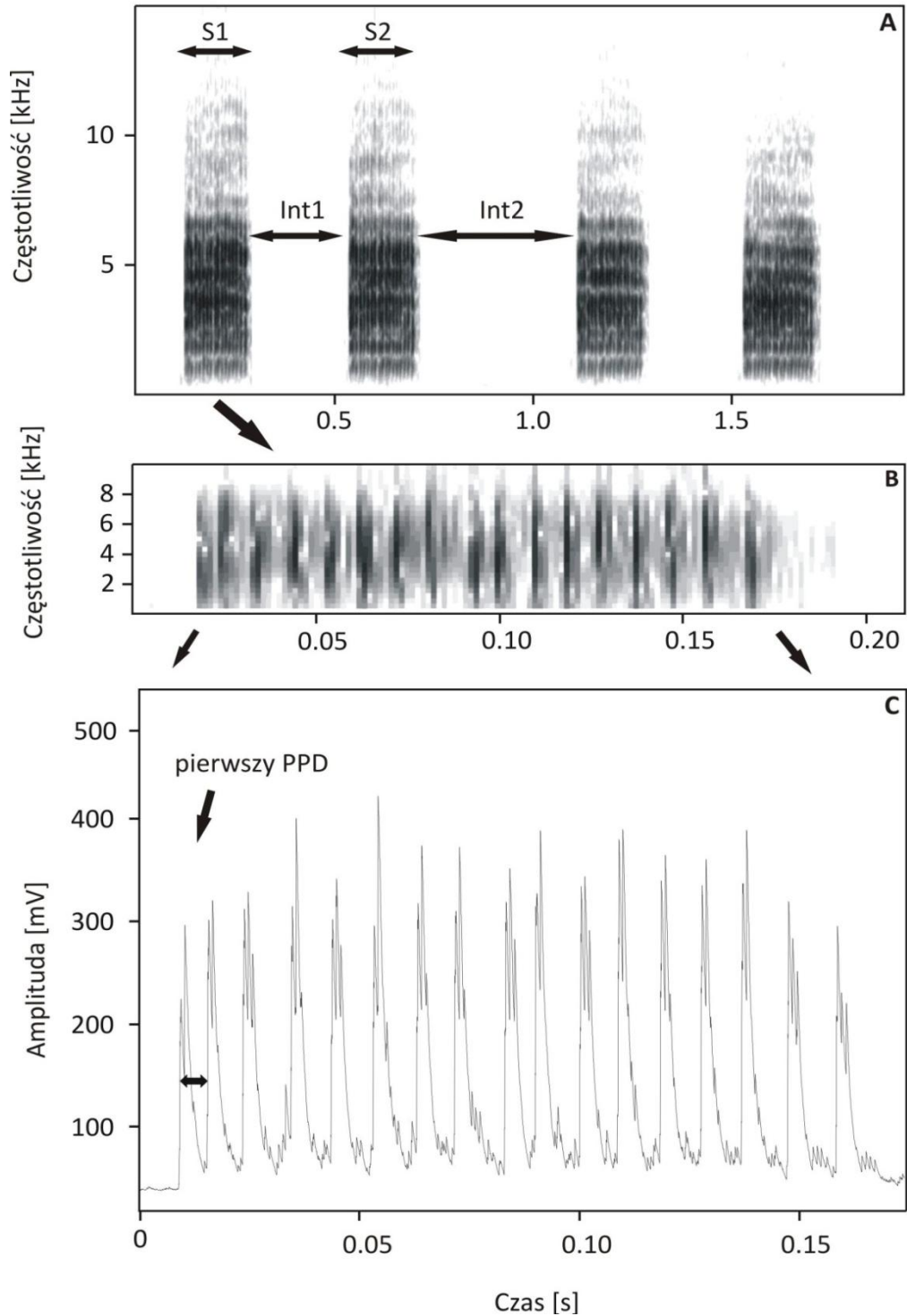
Derkacz (*Crex crex*) jest bardzo specyficznym przedstawicielem ptaków z rodziny chruścieli (Rallidae), żyjącym i rozmnażającym się na podmokłych łąkach i turzycowiskach (Cramp & Simmons 1980). W przeciwieństwie do innych chruścieli, które są zwykle monogamiczne, derkacze są sekwencyjnie poligyniczne, gdyż zarówno samce jak i samice zmieniają partnerów między lęgami, i jedynie samice opiekują się pisklętami (Green et al. 1997). Gatunek ten prowadzi skryty tryb życia i jest aktywny głównie nocą, przez co jest trudny w obserwacji. W minionych dziesięcioleciach jego liczebność zmniejszyła się znacznie, szczególnie na obszarach intensywnie użytkowanych (Green et al. 1997).

Najlepiej rozpoznawalną cechą derkacza jest jego głos. W trakcie sezonu rozrodczego samce wydają bardzo charakterystyczny chrapliwy głos (określany zwyczajowo jako derkanie; Rycina 1). Co jest dosyć znamienne dla chruścieli, głos ten jest nie tylko łatwo rozpoznawalny, ale także trudny do porównania z jakimkolwiek innym głosem ptaków. Derkanie jest bardzo donośne (nawet > 100 dB SPL), co pozwala słyszeć je nawet z odległości 1,5 km (Schäffer & Koffijberg 2004) i jest wytwarzane w długich seriach głównie nocą (nawet > 20 tys. głosów/noc) (Green et al. 1997). Głos ten składa się z dwóch sylab: nieznacznie krótszej sylaby pierwszej (S1) i dłuższej sylaby drugiej (S2), powtarzanych naprzemiennie z dwoma interwałami: krótszym (Int1) i dłuższym (Int 2). Derkanie nie posiada zmienności repertuaru, tak charakterystycznej dla ptaków śpiewających (Oscines), oraz nie jest przekazywane kulturowo (poprzez uczenie się), lecz jest uwarunkowane genetycznie. Przyjmuje się jednak, że derkanie jest funkcjonalnie równoważne piosenkom ptaków śpiewających z względnie prostymi repertuarami a sylaby są równoważne typom piosenek (Cramp & Simmons 1980; Green et al. 1997; Schäffer 1995). Wewnętrzna pulsacyjna struktura sylab (odległości między kolejnymi szczytami amplitudy – pulsami, tzw. PPD [*ang.* pulse-to-pulse duration]) jest bardzo zróżnicowana między osobnikami i stała osobniczo (May 1998; Peake & McGregor 1999; Peake et al. 1998) (Rycina 2). Dlatego strukturę PPD wykorzystuje się w terenie do indywidualnego rozpoznawania osobników. Kolejnym

parametrem derkania, o prawdopodobnie funkcjonalnym znaczeniu, jest rytm sylab (Rycina 1), mierzony stosunkiem długości sumy S1+Int1+S2 do długości Int2 (Osiejuk et al. 2004). Rytm cechuje się charakterystyczną U-kształtną zmiennością sezonową i w dłuższej skali czasu jest skorelowany pozytywnie z masą ciała (Osiejuk et al. 2004).

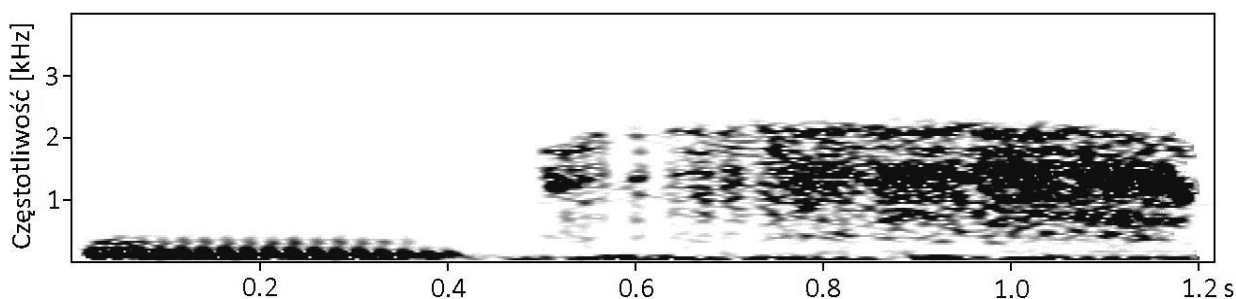


Rycina 1. Czasowa struktura derkania. W naturalnych głosach przerywanych drugie interwały (Int2) są zawsze dłuższe niż pierwsze interwały (Int1), podczas gdy w głosach monotonnych interwały mogą być nierozróżnialne. Wszystkie wartości rytmu przedstawione w pracy obliczono w ten sam sposób, uśredniając rytm z 10 kolejnych głosów.



Rycina 2. Sonogram derkania. (A) Typowa sekwencja głósów z dwoma sylabami (S1 i S2) i dwoma interwałami (Int1 i Int2). (B) Powiększona S1 z widoczną strukturą pulsów. (C) Obwiednia S1 ukazująca odstępy czasu między pulsami (pulse-to-pulse duration - PPD).

Drugim głosem wytwarzanym przez samce derkacza podczas interakcji terytorialnych jest cichy głos (określany zwyczajowo jako pianie), składający się z dwóch części: pierwszej, przypominającej mruczenie i drugiej, podobnej do cichego piania lub miałczenia (Rycina 3) (Schäffer et al. 1997). Derkacze pieją podczas kontaktów z samicami oraz podczas agresywnych interakcji z rywalami (Cramp & Simmons 1980; Schäffer & Koffijberg 2004). Najbardziej charakterystyczną cechą piania jest jego niska amplituda (około 70 dB SPL; choć wydaje się, że jest to górna granica, ponieważ amplituda szumów tła (~ 60 dB) była zwykle wyższa od amplitudy piania, co mogło skutecznie zawyżać pomiary), przez co głos ten słyszalny jest tylko z niewielkiej odległości (< 20 m, zwykle nie więcej niż 15 m) i jest wytwarzany blisko odbiorcy (średnia \pm SD = $4,5 \pm 4,4$ m).



Rycina 3. Czasowa struktura piania ukazująca charakterystyczną dwuczęściową budowę głosu.

I. Transmisja derkania przez środowisko

WPROWADZENIE

Dla ptaków terytorialnych wytwarzanie sygnałów akustycznych jest opłacalne, ponieważ pozwala na zmniejszenie kosztów obrony terytoriów. Przekaz dźwiękowy pozwala dopasowywać reakcje do przeciwników stanowiących różny poziom zagrożenia (Searcy & Beecher 2009). Na przykład pojawienie się obcego osobnika wywołuje zwykle silniejszą reakcję niż obecność dobrze znanego sąsiada (Temeles 1994; Trivers 1971). Ten tak zwany efekt dobrego sąsiada jest często przywoływaną hipotezą tłumaczącą swoistą kooperację (albo raczej nie wchodzenie sobie w drogę) między niespokrewnionymi samcami w celu minimalizacji kosztów agresywnych interakcji terytorialnych (Godard 1993). By taki efekt mógł zaistnieć niezbędne jest, by nadawcy potrafili wytworzyć specyficzne dla siebie sygnały a odbiorcy potrafili sygnały takie rozróżnić.

Rozpoznawanie indywidualne osobników na podstawie sygnałów dźwiękowych jest powszechne u ptaków (Galeotti & Pavan 1991; Jouventin et al. 1999; Mundinger 1970), choć nie ma zgody co do parametrów i mechanizmów które to umożliwiają (Stoddard 1996). Jednym z takich parametrów jest zróżnicowanie repertuarów piosenek u ptaków śpiewających (Oscines)(Stoddard et al. 1991). Parametr ten charakteryzuje się jednak niewielką zmiennością w lokalnych populacjach (Lambrechts & Dhondt 1995; Skierczyński et al. 2007; Skierczyński & Osiejuk 2010) i nie ma zastosowania do gatunków spoza Oscines, gdzie rozpoznawanie indywidualne jest także powszechne. Wykryto je zarówno u ptaków wróblowych (Passeriformes) spoza Oscines (Lovell & Lein 2004a; Lovell & Lein 2004b) jak i u gatunków spoza Passeriformes. U tych ostatnich rozpoznawanie indywidualne jest powszechne wśród gatunków kolonijnych (Aubin & Jouventin 1998; Evans 1970; Jouventin 1982; Robisson et al. 1993; White 1971), w szczególności na linii rodzic – pisklą (Lengagne et al. 2001; Seddon & VanHezik 1992). Rozpoznawanie indywidualne wykryto także u ptaków posiadających duże arealy osobnicze i kontaktujących się ze sobą przez duże odległości, np. sów (Delport et al.

2002; Dragonetti 2007; Galeotti & Pavan 1991) lub bąków (*Botaurus stellaris*) (McGregor & Byle 1992). Dużo mniej wiadomo o tym jak różne struktury dźwięków kodują różnice osobnicze oraz jak potencjał do rozpoznawania indywidualnego zmienia się wraz z odległością między nadawcą i odbiorcą.

Pomimo że wewnętrzna struktura derkania (PPD) jest charakterystyczną cechą osobnika (May 1998; Peake & McGregor 2001; Peake et al. 1998) (Rycina 2), nie wiadomo jak informacja ta zmienia się podczas transmisji przez środowisko. Pytanie to jest szczególnie zasadne zważywszy na spory zasięg derkania (Schäffer & Koffijberg 2004) i nieproporcjonalnie szybsze wytracanie wyższych częstotliwości przez dźwięki (Griffin 1971) (zwróć uwagę na schemat PPD – Rycina 2). Pytanie to jest ważne także dlatego, że derkanie, nie licząc raczej rzadkich kontaktów bezpośrednich, jest jedynym długodystansowym nośnikiem informacji między samcami (Cramp & Simmons 1980). Derkacze odzywają się przy gruncie, w gęstej roślinności, co może dodatkowo wpływać na wzorzec głosu poprzez rozpraszanie energii fali dźwiękowej (Marten & Marler 1977; Marten et al. 1977; Wiley & Richards 1982) oraz przez zjawisko interferencji (najczęściej negatywnej) fal biegnących bezpośrednio do odbiorcy z falami odbitymi od podłoża (Wiley & Richards 1978; Wiley & Richards 1982).

Celem tego rozdziału jest przetestowanie jak informacja o tożsamości ptaka, zawarta w strukturze derkania, przenosi się przez środowisko akustyczne podmokłych łąk. Jeśli samce wykorzystują strukturę PPD do rozpoznawania się, struktura ta powinna podlegać relatywnie małym zmianom po przejściu średniej odległości między sąsiadującymi osobnikami.

METODY

Teren badań

Eksperymenty z transmisją dźwięków przeprowadzono w zachodniej części Kampinoskiego Parku Narodowego (20°23'31"E, 52°19'26"N) 14 maja 2008 roku. Głośnik i mikrofony umieszczono wzdłuż 100 m transektu, przecinającego jednolity obszar porośnięty głównie turzycami (60–120 cm wysokości). Rok wcześniej na

obszarze tym nagrano 4 samce. W 2008 eksperymenty przeprowadzono przed pojawieniem się derkaczy na tym terenie.

Głosy użyte w eksperymencie

Nagrania wykorzystane w eksperymentach zebrano w 2007 roku w tej samej populacji. W celu minimalizacji strat jakości dźwięków, samce ($n = 7$) nagrywano z odległości mniejszej niż 5 metrów oraz przy niewielkim szumie tła. Od każdego samca wybrano odcinki złożone z 10 głosów (20 sylab). Analiza sonogramów przed eksperymentami wykazała, że nagrania były wolne od strat jakości pochodzenia transmisyjnego (czyli badanego podczas eksperymentu), jak np. rozciągnięcie na końcu sygnału lub rozmycie w obszarach sylab o modulowanej częstotliwości lub amplitudzie. Do nagrań wykorzystano magnetofon *Edirol R-4 Pro 4-channel Portable Recorder and Wave Editor* (Hamamatsu, Japan) i mikrofony *Sennheiser ME 62* z osłonami przeciwwietrznymi.

Eksperymenty z transmisją głosów

By ocenić modyfikacje sygnałów podczas przechodzenia przez naturalne środowisko, każdą z siedmiu serii głosów odtwarzano i nagrywano na różnych wysokościach i odległościach. Testowana sekwencja składała się z głosów siedmiu samców rozdzielonych ciszą. Sygnały odtwarzano z amplitudą 96 dB SPL mierzoną na 1 m od głośnika. Wartość ta odpowiada naturalnej amplitudzie derkania. Wartość tą zmierzono wcześniej decybelomierzem *CHY 650* (Ningbo, China) dla kilku samców derkających ze znanej i niewielkiej (<10 m) odległości.

Wykonano dwie próby eksperymentów. W pierwszej, głośnik i mikrofony umieszczono 25 cm nad podłożem, co miało imitować naturalne warunki nadawania i odbierania sygnałów przez derkacze. Trzy mikrofony umieszczono: 25 m, 50 m i 100 m od głośnika. W drugiej próbie, mikrofony umieszczono na wysokości 250 cm nad podłożem, co pozwoliło na transmisję głosów ponad roślinnością (ta nie przekraczała 120 cm). Dodatkowo podczas obu prób czwarty mikrofon umieszczono na otwartej przestrzeni 1,56 m od głośnika. Ścieżkę z tego mikrofonu użyto jako kontrolny głos nadany dla porównania z głosami odebranymi, zarejestrowanymi przez pozostałe mikrofony. Ponieważ głosy kontrolne zarejestrowane na obu wysokościach były

praktycznie identyczne, do analiz wykorzystano jedynie głosy zarejestrowane 25 cm nad podłożem.

Pomimo że derkanie jest słyszalne z dużych odległości, samce reagują na siebie tylko jeśli są stosunkowo blisko. Samce bardzo rzadko podchodzą do playbacku jeśli nadchodzi on z odległości większej niż 50 m, co sugeruje, że amplituda ma znaczenie w wabieniu potencjalnych partnerek. Ponieważ średnia liczba samców w bezpośrednim sąsiedztwie rzadko przekracza pięć odzywających się samców, w eksperymentach wykorzystano głosy siedmiu osobników oraz rejestrowano je z odległości do 100 metrów. Taki układ odzwierciedla warunki naturalne, w których samiec, pomimo odbierania sygnałów jednocześnie od kilku sąsiadów, powinien być także w stanie wychwycić obcego samca nawiedzającego jego terytorium.

Głosy odtwarzano z magnetofonu *Marantz PMD 670* podłączonego do głośnika *SEKAKU WA-320* (Taichung, ROC Taiwan) z 20 W wzmacniaczem (zakres częstotliwości 50–15000 Hz). Do nagrywania głosów nadanych i odebranych użyto czterech mikrofonów dookólnych *Sennheiser ME 62* (reakcja na częstotliwość: 150–15000 Hz, 2dB), podłączonych do magnetofonu *Edirol R-4 Pro 4-channel Portable Recorder and Wave Editor* (Hamamatsu, Japan) (częstotliwość próbkowania 48 kHz, 16 bit rozdzielczość, liniowa reakcja w przedziale 20–20000 Hz).

Warunki pogodowe (na wysokości 1 m nad podłożem) monitorowano za pomocą bezprzewodowej cyfrowej stacji pogodowej (Oregon Scientific WMR 928, dokładność pomiaru dla temperatury 0,1°C, dla wilgotności 1% RU, dla ciśnienia 100 Pa i dla prędkości wiatru 0,2 m/s). Eksperymenty wykonano między 21:45 i 22:10 czasu lokalnego (GMT+1). W tym czasie temperatura spadła z 3,5°C do 2,7°C, wilgotność wzrosła z 81% do 84% a ciśnienia (1011 hPa) i prędkość wiatru (0 m/s) nie zmieniły się.

Analiza danych

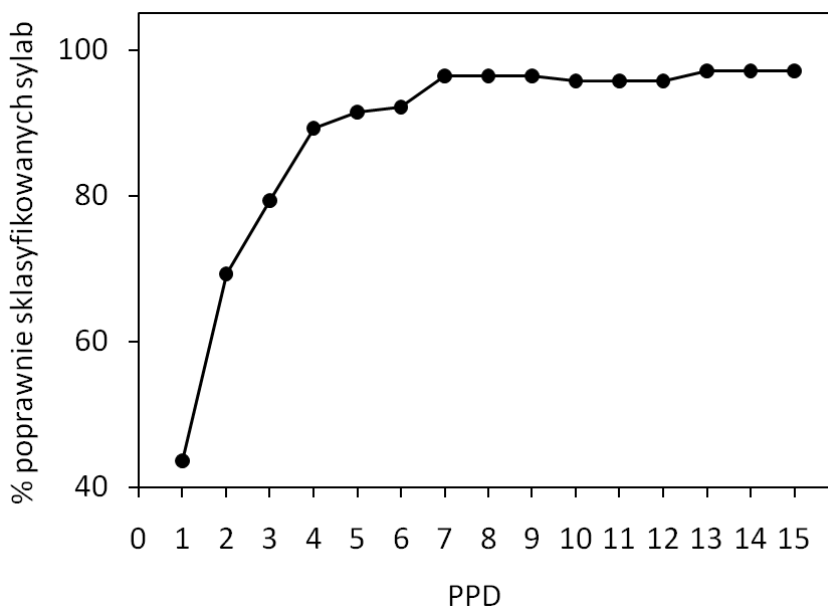
Do analizy głosów użyto program Avisoft SASLab Pro 4.52 (Specht 2007), przy czym nagrania zapisywano w formacie PCM 48 kHz/16 bit. Głównym celem analizy było porównania zmienności struktury PPD głosów nadanych i odebranych. Do uzyskania obiektywnych pomiarów PPD użyto funkcji 'Pulse Train Analysis'. Ogólne ustawienia okna sonogramu były następujące: FFT = 256, ramka % = 25, okno Hamminga, szerokość

pasma częstotliwości 975 Hz, rozdzielczość w domenie częstotliwości = 188 Hz i rozdzielczość w domenie czasu = 98,43. Przy tych ustawieniach pomiary w domenie czasu miały dokładność do 0,0833 ms. Przed analizą wszystkie nagrania przefiltrowano filtrem górnoprzepustowym (500 Hz) o skończonej odpowiedzi impulsowej (FIR Time Domain Filter). Procedura ta pozwoliła na usunięcie nieistotnych dla analizy szumów, mogących wpłynąć na jakość pomiarów obwiedni. Do wykrywania obwiedni użyto metody rektyfikacja + rozkład wykładniczy. Dodatkowo każdy pomiar rozkładu pulsów sprawdzano wizualnie w celu wykrycia pulsów pominiętych. Wstępne ustawienia funkcji *'Pulse Train Analysis'* były następujące: stała czasu = 1 ms, próg = 0,05 Pa, histereza = -14 dB, próg początek–koniec = -10 dB. W celu wykrycia pulsów w pomiarach głosów odebranych powyżej 25 metrów zmniejszono próg i manipulowano histerezą między -14 i -10 dB.

Analiza statystyczna

W celu wykrycia do jakiego poziomu pomiary PPD pozwalają na rozróżnienie między sylabami należącymi do różnych samców użyto analizy dyskryminacyjnej z procedurą trafności krzyżowej. Użyto wartości PPD z pierwszej i drugiej sylaby, ponieważ nie wykryto istotnych różnic w rozkładzie PPD między S1 i S2 u żadnego z samców. Różnica dotyczyła jedynie liczby pulsów, gdyż S2 były dłuższe niż S1. Wiadomo jednak, że powtarzalność PPD dotyczy jedynie pierwszej części sylaby. Im bliżej końca sylab tym bardziej stają się one zmienne osobniczo, co prawdopodobnie jest wynikiem mechanizmu produkcji sylab (Peake et al. 1998). W celu oszacowania przydatności PPD do rozróżniania osobników przeprowadzono serię analiz dyskryminacyjnych z wykorzystaniem różnych liczb PPD. Ponieważ najkrótsze sylaby w próbie miały 16 pulsów, w analizach użyto maksymalnie 15 PPD. W kolejnych analizach porównano zmienność PPD głosów odebranych na różnych odległościach i wysokościach. Użyto współczynnika zmienności (CV) pomiarów PPD do porównania potencjału kodowania osobniczego między różnymi odległościami rozchodzenia się dźwięków i wysokościami mikrofonów nad podłożem. Współczynniki zmienności średnich długości każdego PPD liczono dla każdej kombinacji: samca, odległości i wysokości (CV_i). Współczynniki zmienności każdego samca (CV_b) liczono używając średnich PPD dla każdego osobnika,

liczonych oddzielnie dla każdej odległości i wysokości. Następnie wyliczono CV_b /średnia CV_i . Iloraz ten, jeśli większy od 1,0, wskazuje, że pomiary PPD różnią się bardziej między osobnikami niż dla danego osobnika, a zatem, że pomiary te posiadają potencjał do kodowania osobniczego (Aubin et al. 2004). Wszystkie powyższe analizy wykonano programem SPSS (PASW statistics 18). Do analizy wpływu odległości od głośnika i wysokości mikrofonu na PPD użyto modelu mieszanego (Linear Mixed Model) z numerem samca i liczbą porządkową PPD (1 – 15) jako czynnikami losowymi.

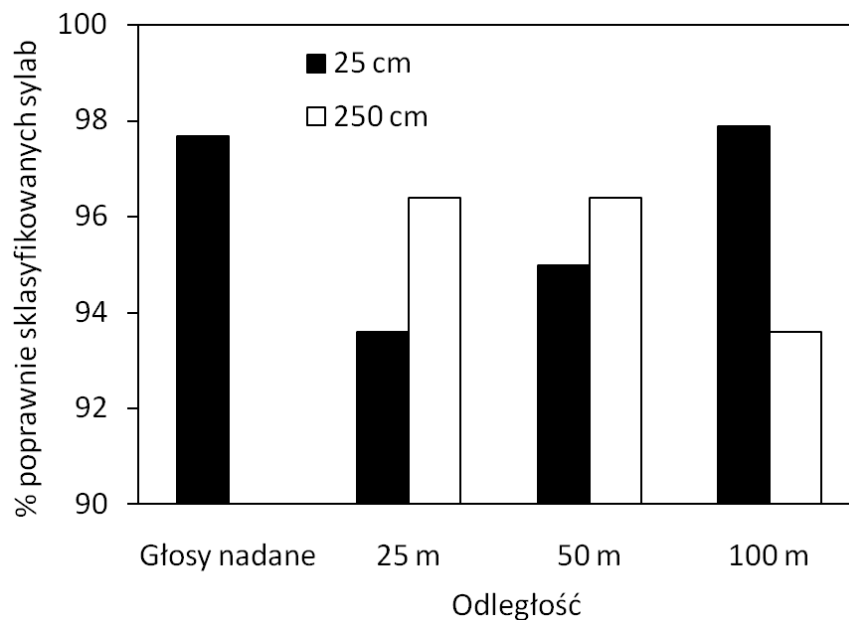


Rycina 4. Procent poprawnie sklasyfikowanych sylab w procedurze krzyżowej analizy dyskryminacyjnej. Na osi odciętych przedstawiono kolejno analizy o rosnącej liczbie pomiarów PPD (1 – 15).

WYNIKI

Pomiary struktury PPD badanych głosów pozwoliły na skuteczne rozróżnienie między samcami. Tylko pierwszy pomiar PPD pozwolił poprawnie zaklasyfikować 43,6% sylab do samców w procedurze trafności krzyżowej analizy dyskryminacyjnej. Kolejne pomiary PPD sukcesywnie zwiększały skuteczność powyższej metody (Rycina 4). Użycie 15 pomiarów PPD pozwoliło na poprawne sklasyfikowanie 97,1% sylab. Niemniej

jednak, poziom 90% osiągnięto już przy użyciu 5 pomiarów PPD (Rycina 4). Wartości CV_b /średnia CV_i były zawsze wyższe od 1,0 i wahały się między 1,41 i 8,16 w zależności od liczby użytych pomiarów PPD, odległości mikrofonu od głośnika i wysokości mikrofonu nad podłożem.

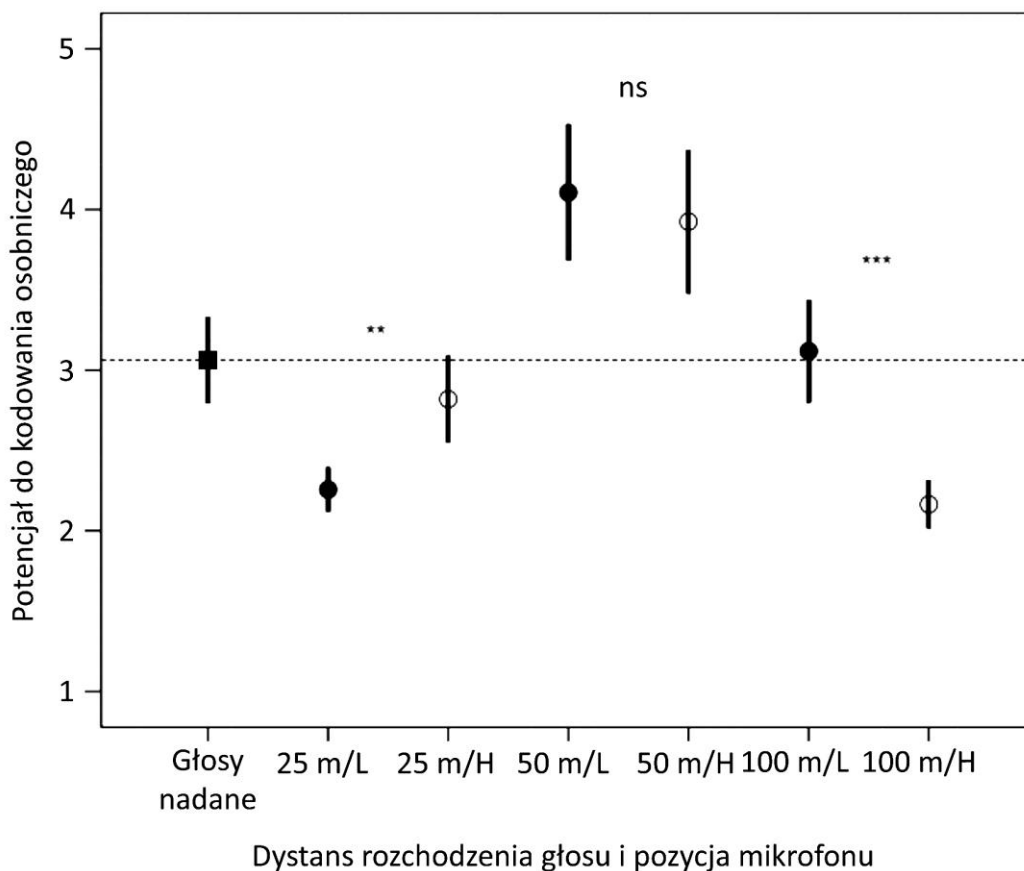


Rycina 5. Procent poprawnie sklasyfikowanych sylab w procedurze krzyżowej analizy dyskryminacyjnej. Oddzielne analizy przeprowadzono dla głosów nadanych i odebranych na 25 m, 50 m i 100 m od głośnika, na dwóch wysokościach nad podłożem (25 cm i 250 cm).

W analizach dyskryminacyjnych z użyciem pierwszych 15 PPD procent poprawnie sklasyfikowanych sylab dla odległości 25, 50 i 100 metrów wahał się między 93,6% i 97,9% (Rycina 5). Procent poprawnie sklasyfikowanych sylab na 25 m i 50 m był nieznacznie wyższy dla pomiarów wykonanych na wysokości 250 cm niż na wysokości 25 cm (1,4% – 2,8%; Rycina 5). Na 100 m klasyfikacja wypadła lepiej dla głosów nagranych na wysokości 25 cm niż na wysokości 250 cm (różnica 4,3%; Rycina 5).

Porównanie ilorazów CV_b /średnia CV_i dla każdego z 15 pomiarów PPD między obiema wysokościami nagrywania głosów wykazało, że na 25 m potencjał do kodowania osobniczego był istotnie wyższy na wysokości 250 cm niż przy gruncie (test t dla par: $t = -3,266$; $P = 0,006$; Rycina 6). Na 50 m różnice były nieistotne ($t = 0,54$; $P = 0,596$; Rycina

6). Na 100 m potencjał do kodowania osobniczego był z kolei istotnie wyższy dla głosów nagrywanych przy podłożu niż na 250 cm ($t = 4,68$; $P < 0,001$; Rycina 6). Analiza modelem mieszanym wykazała, że PPD nie zmienia się istotnie ani z odległością ($z = 0,58$, $P = 0,56$) ani z wysokością ($z = -0,30$, $P = 0,761$) mikrofonów. Wynik ten jasno wskazuje, że przynajmniej w promieniu 100 m od nadawcy czas między kolejnymi pulsami wewnątrz głosów pozostaje praktycznie niezmienny, bez względu na odległość i pozycję mikrofonu.



Rycina 6. Porównanie potencjałów do kodowania osobniczego ($CV_b/średnia CV_i$ dla 15 pomiarów PPD) głosów nadanych i odebranych na różnych odległościach od głośnika (25 m, 50 m, 100 m) i różnych wysokościach nad podłożem (25 cm – L, 250 cm – H). Testem t dla par porównano potencjały na różnych wysokościach dla każdej odległości z osobna (** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$; ns - nie istotny). Wykres zawiera średnie \pm SE.

DYSKUSJA

Powyższe wyniki potwierdzają wcześniejsze odkrycie, że struktura PPD zawiera informacje o tożsamości samca (May 1998; Peake et al. 1998). Wykazano, że struktura czasowa PPD pozostaje zasadniczo nienaruszona po przejściu 100 m przez gęste środowisko. Ponieważ struktura PPD zachowuje swój potencjał do kodowania osobniczego w sporej odległości od źródła, wydaje się, że może ona pełnić funkcje w indywidualnym rozpoznawaniu się samców derkacza podczas nocnej aktywności terytorialnej. Derkacze są aktywnie wokalnie głównie w nocy i nawet wtedy przebywają w gęstej roślinności, co znacznie ogranicza szanse zobaczenia konkurentów. W rezultacie relacje między samcami polegają głównie na wymianie sygnałów akustycznych. By móc wpływać na siebie, samce muszą być zdolne do wzajemnego lokalizowania i rozpoznawania się (Naguib & Wiley 2001). Tylko wtedy samiec będzie w stanie podjąć właściwą decyzję co do reakcji na sygnał. Wcześniejsze badania nad zmiennością w spektrum amplitudy derkania wskazywały, że ma ona na celu ułatwienie lokalizacji nadawcy (Osiejuk & Olech 2004). Wydaje się więc, że struktura derkania sygnalizuje odbiorcy zarówno położenie nadawcy jak i jego tożsamość. Warto zauważyć, że pomimo silnego terytorializmu (roz rozmieszczenie samców ma charakter luźnych tokowisk [*ang. exploded lek*]), samce derkacza mogą przemieszczać się na wiele setek metrów w ciągu doby i na jeszcze większe odległości między kolejnymi lęgami (Cramp & Simmons 1980; Green et al. 1997; Skliba & Fuchs 2004). Stąd też mechanizmy rozpoznawania i lokalizowania się samców mogą być nieodzowne u tego gatunku.

Umieszczenie mikrofonów nad roślinnością miało na celu porównanie struktur PPD głosów po przejściu przez roślinność do struktur tych samych głosów po przejściu ponad roślinnością. Eksperyment dowiódł, że struktury PPD głosów derkacza przenoszą się lepiej w roślinności niż ponad nią. Z czysto teoretycznego punktu widzenia struktura głosu, rozumiana jako rozkład energii w domenie częstotliwości, powinna ulec silnej degradacji w trakcie rozchodzenia się, w zależności od ośrodka straty te powinny być jednak różne. Ponieważ żyjące przy ziemi derkacze nie mają możliwości optymalizowana produkcji i odbioru sygnałów poprzez zmianę pozycji w pionie (Dabelsteen et al. 1993), ich głosy powinny być zaadoptowane do skutecznego przenoszenia się przez gęste

środowisko blisko podłoża. I rzeczywiście struktury PPD głosów były bardzo odporne na degradację w gęstej roślinności, nawet bardziej niż ponad nią. Różnica ta mogła wynikać z kilku przyczyn. Ponad roślinnością wiatr wieje z większą prędkością niż w roślinności, co mogło wywrzeć silniejszy efekt niż rozpraszanie i odbijanie się fal w roślinności. W trakcie eksperymentów warunki były jednak bezwietrzne. Roślinność mogła także działać jak filtr dla pulsacyjnego sygnału. Głosy po przejściu przez filtr miały w znacznym stopniu usunięte fragmenty między pulsami (o niższej amplitudzie), podczas gdy wysokoenergetyczne szczyty pulsów pozostawały niezmiennione. Ponadto, z racji niewielkiego pogłosu w środowiskach otwartych (Bradbury & Vehrencamp 1998; Brumm & Naguib 2009), odstępy czasu między kolejnymi pulsami pozostały niezmiennione. Detekcja ponad roślinnością mogła być osłabiona przez gradient temperatury, który może prowadzić do refrakcji fal dźwiękowych i wpływać na strukturę czasową dźwięków (Bradbury & Vehrencamp 1998). Efekty podłoża [*ang. ground effect*] w środowisku bagiennym powinny natomiast być nieistotne (Cosens & Falls 1984).

Interesujący jest fakt, że samce derkacza reagują na playback jedynie jeśli znajdują się stosunkowo blisko głośnika < 50 m, pomimo że derkanie jest słyszalne nawet 1,5 km od nadawcy (Schäffer & Koffijberg 2004). Najprawdopodobniej wysoka amplituda ma znaczenie w komunikowaniu się z samicami. Wysoka amplituda jest jednak także kluczowa w odczytywaniu PPD na większych odległościach. Nie da się zaprzeczyć, że wysoka jakość PPD na 100 m jest po części wynikiem wysokiej amplitudy głosów. Dla samca równie ważne co zachowanie zasięgu głosu może być przekazanie precyzyjnej informacji o swojej tożsamości konkurentom znajdującym się w pobliżu.

Podsumowując, derkacz ze swoim głosem o pulsacyjnej strukturze jest idealnym modelem do badań nad sieciami komunikacyjnymi, bazującymi wyłącznie na przekazie dźwiękowym. Gatunek ten jest szczególnie praktyczny do badań sieci komunikacyjnych, ponieważ tożsamość i położenie osobników mogą być łatwo monitorowane.

II. Rytm derkania jako przykład sygnalizacji konwencjonalnej

WPROWADZENIE

Sygnały konwencjonalne to sygnały, których znaczenie jest powiązane arbitralnie z formą i zależy tylko od umowy między nadawcą i odbiorcą (Guilford & Dawkins 1995). Sygnały takie są wiarygodne z definicji, jeśli cele nadawcy i odbiorcy są identyczne w sensie ewolucyjnym; są jednak wysoce podatne na oszustwo, jeśli cele obu stron są przeciwstawne (Searcy & Nowicki 2005). W drugim przypadku wiarygodność sygnałów konwencjonalnych musi się wiązać z poniesieniem kosztu stabilizacyjnego przez nadawcę (Lachmann et al. 2001; Maynard Smith 1994; Vehrencamp 2000; Zahavi 1975; Zahavi & Zahavi 1997). Niemniej, by arbitralność sygnału została zachowana, koszt taki nie powinien być płacony podczas produkcji sygnału, ale powinien być zależny od odbiorcy (Guilford & Dawkins 1995). Z tego względu sygnały konwencjonalne często opisywano jako sygnały darmowe, podczas gdy powinno się je traktować jako sygnały minimalne (Maynard Smith & Harper 1995; Maynard Smith & Harper 2003; Számadó 2003), to jest sygnały, których koszt produkcji służy jedynie nadaniu sygnału, ale nie może być użyty do uwiarygodnienia znaczenia sygnału. W modelach teoretycznych zaproponowano dwa typy kosztów zależnych od odbiorcy: koszt odwetu (Enquist 1985) i koszt narażenia (Adams & Mesterton-Gibbons 1995; Zahavi 1987). Tak jak rola pierwszego z nich została potwierdzona empirycznie (Molles & Vehrencamp 2001), tak wnioski co do roli drugiego z nich pozostają sprzeczne (Laidre & Vehrencamp 2008; Searcy et al. 2008; Számadó 2003; Számadó 2008; Zahavi 1987).

Najbardziej jaskrawymi przykładami komunikacji konwencjonalnej są taniec pszczoły miodnej i mowa ludzka; potencjalnych przykładów jest jednak więcej. Wielu naukowców zalicza tutaj plamy na upierzeniu sygnalizujące status nadawcy (Møller 1987; Pärt & Qvarnström 1997; Pryke et al. 2002; Rohwer 1982). Pomimo że nie mogą zmieniać się w krótkim czasie, sygnały te są tanie w produkcji i wyewoluowały by być

powiązane z motywacją i zdolnością do walki. Niemniej uznanie plam za sygnały konwencjonalne jest problematyczne (patrz wstęp ogólny). Problem nie dotyczy tylko braku ich arbitralności, ale także faktu, że w naturze nie zaobserwowano żadnych prób oszustwa z ich udziałem (Searcy & Nowicki 2005). Być może należałoby zaliczyć je zatem do indeksów, czyli do fizycznych wskaźników jakości osobnika. Potencjalnie do wizualnych sygnałów konwencjonalnych mogą zaliczać się także plamy zaoczołowe u jaszczurek (*Anolis*) (Korzan et al. 2000) i charakterystyczne prążkowanie u ryb mieczyków (Moretz & Morris 2003; Morris & Casey 1998). Do sygnałów konwencjonalnych można także zaliczyć sygnały węchowe (Poole 1989) i akustyczne. Sygnały akustyczne, plamy u jaszczurek i prążkowanie u mieczyków różnią się od plam statusu, ponieważ mogą zmieniać się szybko, pozwalając na krótkoterminową komunikację. Dotychczasowe badania wykazały, że dopasowywanie typów śpiewu [*ang.* *song-type matching*] i tempo zmiany typów śpiewu [*ang.* *switching rate*] są sygnałami konwencjonalnymi u strzyżyka pręgobocznego (*Thryothorus pleurostictus*) (Molles & Vehrencamp 2001; Vehrencamp 2001; Vehrencamp et al. 2007). Piosenki i głosy ptaków są bardzo zróżnicowane, nawet u jednego gatunku. Gdyby każde z nich potraktować jako samodzielną jednostkę, a następnie układać w łańcuchy o różnych kombinacjach, można by uzyskać sporą przestrzeń do kodowania informacji (Freeberg & Lucas 2002). Taki sposób komunikowania się mógłby pozwolić na wytworzenie specyficznych konwencji, bazujących na wykorzystywaniu uporządkowania odpowiednich symboli (sylab, głosów, piosenek itd.) do wytworzenia sygnałów, czyli na składni. Taki system byłby ekwiwalentny do bardzo prostego kodu Morse'a.

Głos terytorialny derkacza (derkanie) składa się z sekwencji sylab i interwałów (Rycina 1). Derkanie jest powtarzane w bardzo długich seriach i charakteryzuje się zmiennym rozmieszczeniem elementów w czasie. Jeśli interwał między głosami (Int2) jest podobny do interwału między sylabami (Int1) w głosie, wzór odzywania się staje się regularny i brzmi monotonicznie. Kiedy interwał między głosami (Int2) wydłuża się, głosy brzmią przerywanie. Zróżnicowanie to można opisać za pomocą prostej zmiennej 'rytm' (Rycina 1), którą wyliczono jako stosunek długości interwału między głosami do długości pozostałych elementów głosu (patrz Metody). Wartość rytmu waha się między 0,4 dla rytmu skrajnie monotonicznego i 1,3 dla rytmu skrajnie przerywanego. Rytm

osobnika może zmieniać się przez noc (średnie SD dla 6 samców nagranych 3 razy w nocy = 0,06), w trakcie sezonu (średnie SD dla 9 samców nagranych 4–6 razy w sezonie = 0,06) i jest wyższy na początku sezonu w trakcie ustanawiania terytoriów (Osiejuk et al. 2004). Ponadto, kontrolując zmienność sezonową, rytm jest pozytywnie skorelowany z masą ciała samca (Osiejuk et al. 2004).

Biorąc pod uwagę powyższe informacje postawiono hipotezę, że samce derkacza derkające rytmem przerywanym podczas interakcji wykorzystują konwencjonalną strategię sygnalizacyjną do sygnalizowania agresywnej motywacji (Enquist 1985; Enquist et al. 1998; Hurd 1997; Hurd & Enquist 1998; Johnstone & Grafen 1993a; Vehrencamp 2000). Zgodnie z tą strategią samiec bardziej agresywny powinien derkać z rytmem bardziej przerywanym niż samiec mniej agresywny, powinien atakować rywala sygnalizującego podobną agresywność (derkającego z podobnym rytmem), powinien uciekać od rywala sygnalizującego wyższą agresywność (derkającego z wyższym rytmem) i dać szansę ucieczki rywalowi sygnalizującemu niższą agresywność (derkającemu z niższym rytmem). Przetestowano tę hipotezę w trzech seriach sparowanych eksperymentów z playbackiem, badając zachowania samców zarówno z perspektywy odbiorcy jak i nadawcy (Hurd & Enquist 2001; Vehrencamp et al. 2007). W eksperymencie pierwszym (E1) użyto playbacków naturalnych głosów o rytmie przerywanym i monotonnym. Testowano z jakim prawdopodobieństwem głosy o rytmie przerywanym lub monotonnym wywołują reakcje agresywne samców. W eksperymencie drugim (E2) wydłużono Int2 naturalnych głosów monotonnych i skrócono Int2 naturalnych głosów przerywanych. Testowano z jakim prawdopodobieństwem głosy o naturalnych sylabach ale zmanipulowanym rytmie wywołują agresywne reakcje samców i czy reakcje te są analogiczne do reakcji na głosy naturalne. W eksperymencie trzecim (E3) użyto całkowicie sztucznych sylab i spreparowano z nich głosy o rytmie przerywanym i monotonnym. Testowano czy sposób reagowania samców na głosy różniące się rytmem pozostaje ten sam, nawet jeśli głos nie zawiera żadnych informacji pozwalających na identyfikację osobnika. Następnie, biorąc pod uwagę wyniki wszystkich eksperymentów, przeanalizowano jaki wpływ na zachowania agresywne samców ma poziom rytmu samca przed interakcją oraz stosunek rytmu samca do rytmu playbacku. Wreszcie przedyskutowano czy rytm derkania spełnia kryteria sygnału

konwencjonalnego. W analizach użyto złożonej miary reakcji samców na playback (modus reakcji – MR) jako miary agresywności. Miara ta pozwala na łączne oszacowanie kierunku ruchu samca podczas eksperymentu i odległości do głośnika (patrz Metody). Interpretacja MR odpowiada w przybliżeniu średniemu odchyleniu kąta kierunku ruchu samca od najkrótszej linii między ptakiem i głośnikiem w trakcie trwania eksperymentu. W związku z tym mniejsze wartości MR odpowiadają bliższemu i /lub szybszemu podejściu samca do głośnika, czyli większej agresywności.

METODY

Teren badań

Badania przeprowadzono w Kampinoskim Parku Narodowym (20°23'E i 52°19'N) w maju i czerwcu 2007 i 2008 roku. Obszar terenu badawczego (ok. 24 km²) stanowi otwartą podmokłą równinę między dwoma równoleżnikowymi pasmami wydm. Obszar składa się z mozaiki bagien i podmokłych łąk, z małą domieszką rolnych niegdyś obszarów we wczesnym stadium sukcesji. Derkacze występowały głównie na terenach z przewagą wysokich turzyc (*Carex gracilis* lub *C. acutiformis*) (60% derkających samców) i w mniejszym stopniu na podmokłych, niekoszonych łąkach (20%), w kępach trzciny (*Phragmites australis*) (5% – 10%), w zaroślach zdominowanych przez pokrzywę (*Urtica dioica*) (2% – 8%) oraz na łąkach i pastwiskach (2% – 4%).

Przygotowanie głosów do odtwarzania w terenie

Do odtwarzania głosów w terenie użyto odtwarzacza płyt kompaktowych *Philips Magnavox ESP25* (Suzhou, China), podłączonego do głośnika *SEKAKU WA-320* (Taichung, ROC Taiwan) z 20 W wzmacniaczem i zakresem częstotliwości 50–15000 Hz. W każdym eksperymencie użyto innego zestawu głosów, należącego do jednej z trzech kategorii:

Głosy naturalne

Głosy uzyskano z bazy danych, obejmującej przeszło 700 nagrań należących do około 100 samców, nagranych na obszarze badań w latach 2001 – 2004. Nagrania dobierano na podstawie ich rytmu. Rytm zdefiniowano jako:

$$\text{Rytm} = \frac{\text{Int2}}{S1 + \text{Int1} + S2}$$

(Rycina 1). Rytm obliczony dla wszystkich nagrań wahał się między 0,449 i 1,271. Wybrano 38 nagrań o najwyższym i 38 nagrań o najniższym rytmie. Spośród tych nagrań wybrano losowo 18 nagrań o rytmie przerywanym (średni rytm = 0,999; najniższy rytm = 0,849) i 18 o rytmie monotonnym (średni rytm = 0,515; najwyższy rytm = 0,554; test t : $t = 18,01$; $P < 0,001$). Każde z wylosowanych nagrań pochodziło od innego samca i zostało użyte tylko raz.

Głosy modyfikowane

Spośród 20 nagrań o najwyższym i 20 o najniższym rytmie, których nie użyto jako głosów naturalnych, wylosowano 18 nagrań o rytmie przerywanym i 18 o monotonnym. Następnie wycinano fragment ciszy z Int2 głosów przerywanych i wklejono fragment ciszy do Int2 głosów monotonych. W rezultacie otrzymano dwa zestawy zmodyfikowanych głosów: monotonych z przerywanych (średni rytm = 0,601; najwyższy rytm = 0,701) oraz przerywanych z monotonych (średni rytm = 1,026; najniższy rytm = 0,958; test t : $t = 21,01$; $P < 0,001$). Modyfikacji dokonywano dobierając głosy przerywane i monotonne w pary. Wydłużano Int2 głosu monotonnego (lub skracano jeśli był to głos przerywany) do takiej długości, by głos ten osiągnął dokładnie taki rytm jak głos przerywany (lub monotony) z pary. W rezultacie rozkład rytmów głosów przed modyfikacjami i po modyfikacjach był identyczny.

Głosy syntetyczne

Syntetyczne głosy wytworzono w programie Adobe Audition 1.5 w czterech krokach, bazując na naturalnych cechach głosów i ich zmienności w badanej populacji (Osiejuk &

Olech 2004; Osiejuk et al. 2004). W pierwszym kroku wygenerowano pojedynczy puls długości 6 ms za pomocą funkcji *Generate Noise (white)*. W drugim kroku puls skopiowano i powielono w sekwencję pulsów o naturalnym tempie. Tak jak tempo pulsów w sylabie utrzymywano na średnim poziomie, odległości między kolejnymi pulsami (PPD) naprzemiennie wydłużano i skracano, w celu wytworzenia naturalnej zmienności (May 1998; Peake et al. 1998). Pierwszą sylabę (S1) wykonano z 16 pulsów (180 ms) a drugą (S2) z 18 pulsów (199 ms), przy czym, pierwszych 16 pulsów z S2 miało taki sam rozkład czasu jak pierwszych 16 pulsów S1. W trzecim kroku użyto filtru FFT by zmienić wstępne płaski rozkład energii w domenie częstotliwości do średniego spektrum, obliczonego dla 20 losowo wybranych ptaków z terenu badań. W rezultacie głosy syntetyczne posiadały specyficzne dla derkacza spectrum, nie mające jednak cech indywidualnych. W czwartym kroku skopiowano syntetyczne sylaby w sekwencje naturalnych głosów derkacza (S1+Int1+S2+Int2) w dwóch wersjach: monotonnej i przerywanej. Dla próbki monotonnej przyjęto Int1 = 320 ms, Int2 = 350, co dało rytm = 0,5. Dla próbki przerywanej przyjęto Int1 = 300, Int2 = 800, co dało rytm = 1,178. Obie próbki głosów wykorzystywano wielokrotnie. Amplitudę nagrań ustawiono na 96 ± 5 dB (SPL na 1 m) (wartość naturalna).

Eksperymenty i zabiegi

Przeprowadzono trzy serie eksperymentów o tym samym schemacie, ale różniące się zabiegami: E1 z głosami naturalnymi (n = 18 samców), E2 z głosami modyfikowanymi (n = 18) i E3 z głosami syntetycznymi (n = 17). Każdego samca poddano jednemu eksperymentowi, składającemu się z dwóch zabiegów: z playbackami o monotonnym i przerywanym rytmie. Zabiegi dla każdego samca wykonywano w losowej kolejności w przeciągu 48 godzin (w różnych nocach). Eksperymenty wykonano między 17 i 28 majem 2007 oraz 14 majem i 9 czerwcem 2008 roku, w godzinach 22:00 – 4:00 czasu lokalnego.

Przebieg zabiegu (protokół playbacku)

Przed każdym zabiegiem głośnik umieszczano <0,5 m nad podłożem, w niewielkiej odległości od odzywającego się samca. Wszystkie eksperymenty przeprowadzono z

użyciem akustycznego systemu lokalizacji, składającego się z macierzy czterech dookólnych mikrofonów (*Sennheiser K6 / ME 62*), podłączonych do magnetofonu (*Edirol R-4 Pro 4-channel Portable Recorder and Wave Editor*; Hamamatsu, Japan). Do wykonywania pomiarów położenia badanych samców wewnątrz macierzy użyto algorytmu lokalizacji akustycznej z oprogramowania XBAT (v. 0.6.1, Cornell Lab of Ornithology). Algorytm ten pozwala na obliczenie pozycji źródła dźwięku (tutaj głosu derkacza) w oparciu o koordynaty mikrofonów i prędkość dźwięku. Pomiarów wykonywano dla każdej fazy zabiegu (patrz poniżej), przynajmniej trzykrotnie mierząc pozycję osobnika i uśredniając wartości współrzędnych kartezjańskich.

Każdy zabieg trwał 7 minut i składał się z następujących faz: 1) jednodominutowej ciszy (PREPLAY), 2) ośmiu 20 s playbacków odgrywanych naprzemiennie z siedmioma 20 s odcinkami ciszy (PLAY) i 3) jednodominutowej ciszy (POST). Fazę drugą rozpoczynano tylko jeśli ptak odzywał się podczas fazy pierwszej. Zastosowanie playbacku naprzemiennie z ciszą podczas fazy drugiej miało na celu zarówno upodobnienie zabiegu do naturalnej interakcji (samce często przerywają derkanie podczas interakcji) jak i ograniczenie nakładania się głosów samca i playbacku w nagraniach.

Analiza danych

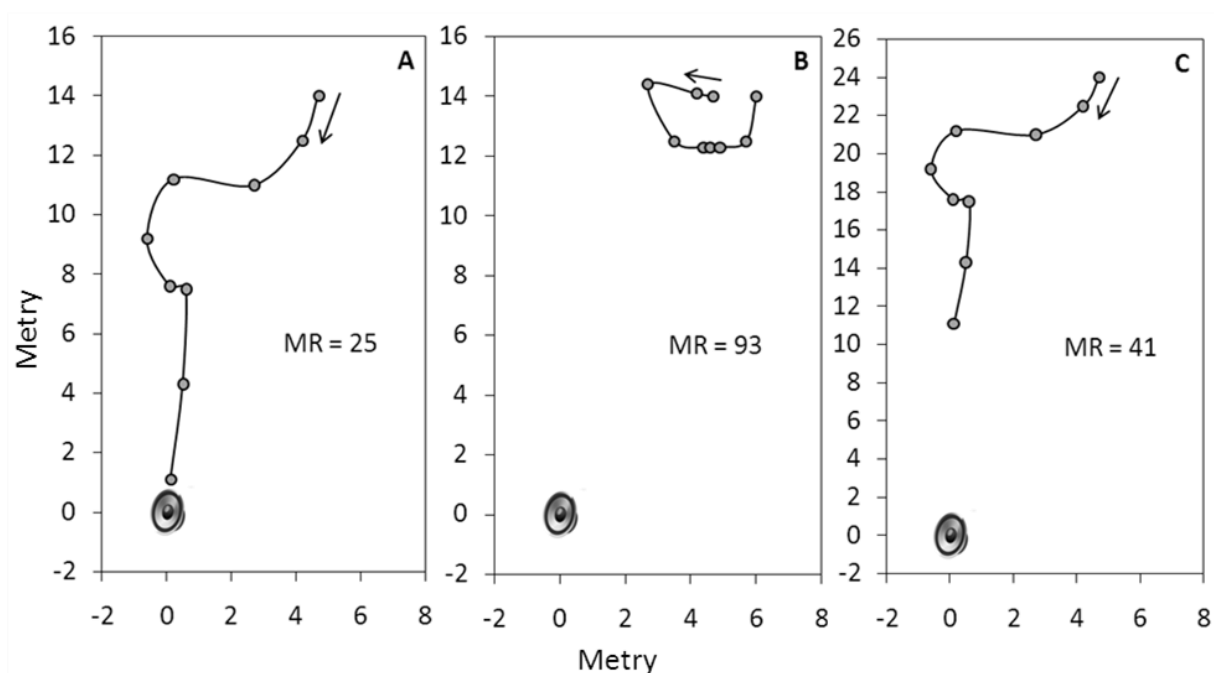
Rekcje samców na playback są złożone i żadna zmienna nie jest w stanie opisać ich wyczerpująco. Zmiana odległości do głośnika, liczba ataków, opóźnienie do ataku lub czas spędzony w pobliżu głośnika; wszystkie te zmienne razem wydają się przekazywać znaczącą ilość informacji o intencjach samca, ale oddzielnie przykazywany przez nie obraz jest niekompletny. Na przykład podczas eksperymentu samiec mógł kilkakrotnie podchodzić i odchodzić od głośnika bez zaatakowania. Dlatego zaprojektowano bardziej złożoną miarę, modus reakcji (MR), mającą wiele zalet powyższych zmiennych, ale jednocześnie dużo większą zawartości informacyjną niż każda z nich z osobna. Modus reakcji jest dane wzorem

$$MR = \frac{1}{9} \sum_{f=0}^8 \left[\arccos \left(\frac{d_b - d_a}{d_r} \right) \times \log_9 d_a \right]$$

gdzie: f – faza eksperymentu (0 - PREPLAY, 1–8 - osiem playbacków z fazy PLAY z następującymi po nich 20 s ciszami), d_b – odległość ptaka od głośnika przed daną fazą, d_a – odległość ptaka od głośnika po danej fazie i d_r – rzeczywiście pokonana odległość. $MR = 90$ jest wartością progową i oznacza ona, że ptak albo pozostawał w tym samym miejscu przez cały zabieg albo że poruszał się naokoło głośnika wzdłuż promienia (o długości równej odległości ptaka od głośnika przed zabiegiem). Wartości $MR < 90$ oznaczają, że ptak poruszał się w kierunku głośnika a $MR > 90$, że oddalał się (Rycina 7A, 7B).

Wzór na MR zawiera poprawkę na odległość ($\log_9 d_a$) (Rycina 7A, 7C). Jest ona istotna z powodu pewnych ograniczeń jakie napotyka ptak podczas zabiegu i ograniczeń procedury eksperymentalnej. Po pierwsze, ptak, który podszedł szybko do głośnika miałby dwie możliwości pozostać w jego pobliżu lub oddalić się. Gdyby wziąć pod uwagę tylko kierunek ruchu (pierwszy człon iloczynu w nawiasie), można by otrzymać wynik sugerujący, że ptak, który przebywał w pobliżu głośnika (i poruszał się w różnych kierunkach), odchodził od głośnika. Po drugie, przed rozpoczęciem eksperymentu nigdy nie posiadano precyzyjnej odległości do badanego ptaka. Starano się podchodzić na zbliżoną odległość, ale precyzyjną informację otrzymywano dopiero podczas analizy. Poprzez użycie wspomnianej poprawki, MR samca znajdującego się dalej od głośnika i oddalającego się jeszcze rosło wolniej niż MR samca znajdującego się bliżej głośnika i oddalającego się o taką samą odległość. Z drugiej strony, jeśli samiec był blisko i poruszał się do głośnika, to jego MR malało szybciej niż MR ptaka wykonującego taki sam ruch, ale z większej odległości (Rycina 7A, 7C). A zatem MR pozwala nie tylko na ocenę kierunku i szybkości ruchu samca, ale bardziej ogólnie kwantyfikuje ogólną tendencję osobnika do przebywania w pobliżu lub z dala od źródła playbacku. Podstawa logarytmu w poprawce na odległość (9) oznacza próg odległości powyżej i poniżej której wartości MR były albo zawyżane albo zaniżane w stosunku do MR bez poprawki. Wybrano odległość 9 metrów, ponieważ przy tej wartości skośność rozkładu MR była najmniejsza, co pozwoliło na zachowanie najlepszego stosunku zawyżeń do zaniżeń MR. Dlatego też wydaje się (i co potwierdzają obserwacje i teoria - Számadó 2008), że przekroczenie tej odległości w kierunku do głośnika lub od głośnika jest samo przez się pewnym wskaźnikiem agresywnego lub uległego zachowania.

Ponieważ obliczanie MR polega na znaczącym przekształceniu oryginalnych danych, istnieje ryzyko, że wzorce zachowań generowane przezeń są sztuczne, i są jedynie wynikiem zastosowanej metody. Dlatego poza analizami z użyciem MR wykonano obliczenia porównawcze z użyciem zmiennej jednoznacznie opisującej intencje samca, tj. liczbą ataków na głośnik (Tabela 2.1, 2.2).



Rycina 7. Schematy przykładowych przemieszczeń samców podczas eksperymentów z playbackiem i odpowiadające przemieszczeniom wartości zmiennej modus reakcji (MR). A) Samiec wyraźnie zainteresowany playbackiem. B) Samiec niezainteresowany playbackiem. C) Zgodnie z definicją MR (patrz metody), jeśli dwa samce wykonują identyczną trasę (samce A i C), ale z różnych odległości początkowych (samiec C jest dalej przed eksperymentem), to samiec znajdujący się dalej otrzyma wyższą wartość MR (co oznacza, że jego reakcja jest słabsza). Strzałki oznaczają kierunek przemieszczania się ptaka.

Analiza statystyczna

Do analizy sparowanych eksperymentów z playbackiem użyto uogólnionych równań estymujących [*ang.* generalized estimating equations] (GEE). Doboru najlepszego modelu (dla każdej zmiennej zależnej oddzielnie) dokonano kierując się

kryteriami informacyjnymi: QIC – do wyboru najlepszej roboczej macierzy korelacji [*ang. working correlation matrix*] i QICC – do wyboru najlepszego zestawu predyktorów. Dopasowując model do danych kierowano się podejściem sprecyzowanym przez Burnhama i Andersona (Burnham & Anderson 2002). W szczególności, nie mieszano testowania hipotez zerowych z testowaniem Kryteriami Informacyjno-Teoretycznymi. Dopasowywanie modeli opierało się o następujące czynniki i współzmiennie: eksperyment (E1–3), zabieg (P – playback przerywany, M – playback monotony), rytm (rytm samca przed eksperymentem), różnica (miedzy rytmem samca i playbacku), różnica absolutna (wartość absolutna różnicy rytmów samca i playbacku), odległość (odległość samca od głośnika przed eksperymentem), godzina, data, rok i sekwencja playbacków (P – samiec dostał wpierw playback przerywany, M – samiec dostał wpierw playback monotony). W sumie porównano kilkadziesiąt modeli dla każdej zmiennej zależnej we wszystkich możliwych kombinacjach predyktorów aż do interakcji 3 stopnia.

Ponieważ matematycznie wartości MR można interpretować jako ‘czas do sukcesu’, w modelach z użyciem tej zmiennej, dane dopasowywano rozkładem gamma. W modelach z liczbą ataków na głośnik jako zmienną zależną, dane dopasowywano rozkładem ujemnym dwumianowym. Rozkład ten jest szczególnie użyteczny dla danych dyskretnych o nieograniczonym przedziale pozytywnym, jeśli wariancja z próby (= 15,69) jest wyższa od średniej z próby (= 1,67) (McCullagh & Nelder 1989). We wszystkich analizach uwzględniono powtarzalność pomiarów dla każdego samca (2 zabiegi z różnymi playbackami). Dla analiz wykonanych testem t skontrolowano normalność danych (test Shapiro-Wilk). Wszystkie wartości *P* są wartościami dwustronnymi.

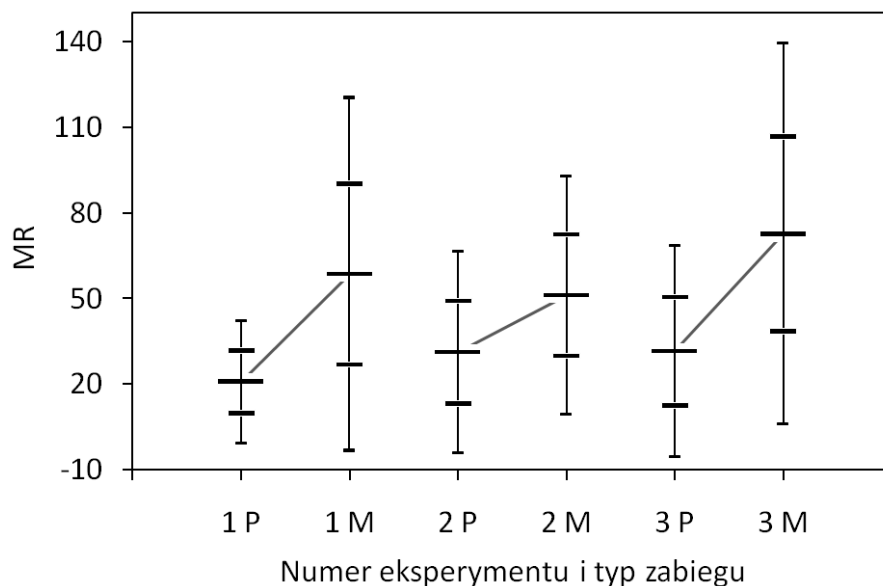
WYNIKI

Rytm i motywacja – zachowanie odbiorcy

Użyto playbacku do przetestowania reakcji samców ($n = 53$) na głosy o rytmie monotonnym i przerywanym. Wykazano, że reakcje samców (mierzone w MR i liczbą ataków) różniły się w zależności od zabiegu (Tabela 2.1, 2.2; Rycina 7). Różnica ta była

niezależna od wersji eksperymentu (E1–3) (Rycina 8). Ponieważ samce reagowały silniej na playbacki z rytmem przerywanym (Tabela 2.2; Rycina 8), wynik ten stanowi potwierdzenie zajścia reakcji odwetowej samca w odpowiedzi na sygnał.

Ponieważ struktury PPD sylab pozwalają na indywidualne rozpoznawanie samców (patrz rozdział I) i są stabilne przez dłuższy czas (Peake & McGregor 1999; Peake et al. 1998), ich zróżnicowanie mogłoby wpływać na przebieg interakcji, na przykład, poprzez wskazywanie wieku lub statusu samca. By wykluczyć taką możliwość przeprowadzono eksperyment ze syntetycznymi sylabami (E3) (patrz metody). Samce reagowały odmiennie na playbacki monotonne i przerywane w E3, podobnie jak w pozostałych eksperymentach (Rycina 8). Wynik ten wskazuje, że wewnątrz-sylabowa zmienność nie jest niezbędna do sygnalizowania agresywnej motywacji samca; rytm natomiast spełnia tę funkcję niezależnie od innych parametrów głosu derkacza.



Rycina 8. Różnice między reakcjami samców (MR – modus reakcji) w trzech eksperymentach z dwoma typami playbacków. P – playback przerywany, M – playback monotony. 1 – E1, 2 – E2, 3 – E3. Wykres przedstawia średnie \pm SE \pm 95% przedziały ufności. Niższa wartość MR oznaczają bliższe i/lub szybsze podchodzenie ptaka do głośnika.

Tabela 2.1. Czynniki powiązane z intensywnością reakcji samców.

Zmienna zależna	MR			Liczba ataków		
	Wald χ^2	df	P	Wald χ^2	df	P
Stała	0.60	1	0.440	3.42	1	0.064
Playback	17.25	1	< 0.001	10.74	1	0.001
Playback * rytm	14.39	2	0.001	10.99	2	0.004
Playback * różnica	22.76	2	< 0.001	10.05	2	0.007
QIC / QICC	50.41 / 52.74			82.70 / 88.50		

Model GEE zawierający zabiegi eksperymentalne (P, M), rytm (mierzony przed eksperymentem) i różnicę (między rytmem samca i playbacku). Statystyki Walda i wartości P wyrażają sumaryczny wpływ każdej zmiennej niezależnej na zmienną zależną.

Tabela 2.2. Oceny parametrów powiązanych z intensywnością reakcji samców.

Zmienna zależna	MR				Liczba ataków			
	Ocena	SE	Wald χ^2	$P_{(df=1)}$	Ocena	SE	Wald χ^2	$P_{(df=1)}$
Stała	169.53	48.03	12.46	< 0.001	-0.83	0.23	12.96	< 0.001
Playback-P	-288.10	69.36	17.25	< 0.001	1.18	0.36	10.74	0.001
Playback-M	0 ^a				0 ^a			
Playback-P * rytm	173.96	53.60	10.53	0.001	-0.41	0.25	2.85	0.092
Playback-M * rytm	-168.78	82.81	4.15	0.042	1.09	0.33	10.58	0.001
Playback-P * różnica	-196.81	45.50	18.71	0.000	0.57	0.24	5.51	0.019
Playback-M * różnica	132.52	70.10	3.57	0.059	-0.79	0.30	6.94	0.008

Oceny parametrów modelu GEE (Tabela 2.1) zawierającego: zabiegi eksperymentalne (P, M), rytm (mierzony przed eksperymentem) i różnicę (między rytmem samca i playbacku). a – kategorie odniesienia dla zmiennych grupujących. Wartości P odnoszą się do istotności ocen parametrów (nachyleń w odniesieniu do współzmiennych lub różnic między kategoriami zmiennych grupujących).

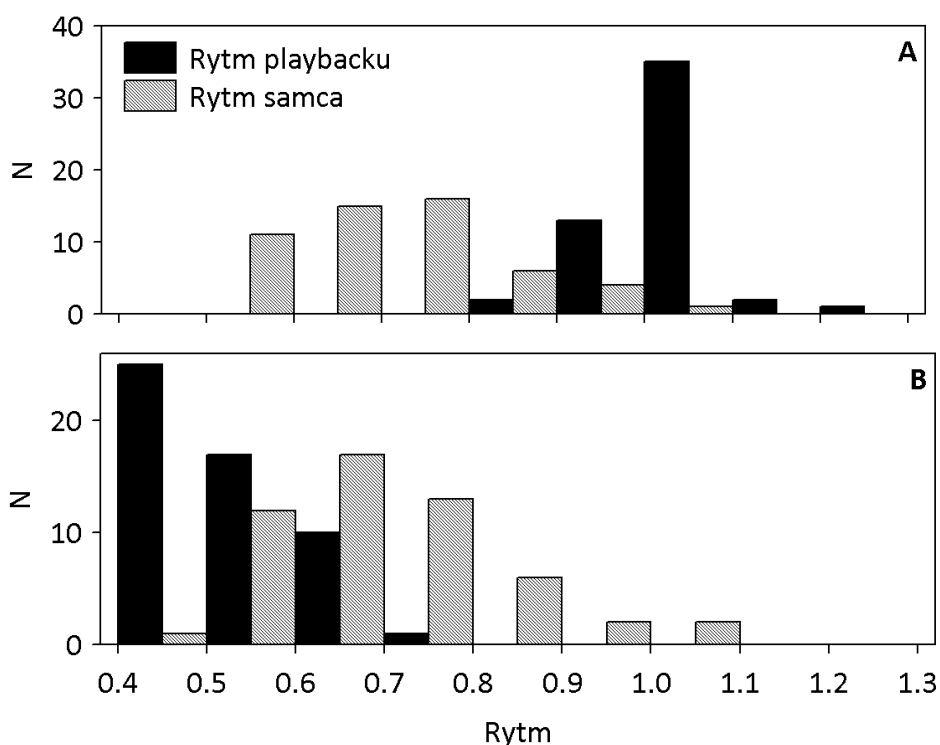
Rytm i motywacja – zachowanie nadawcy

Intensywność reakcji samca na pojawienie się rywala może zależeć nie tylko od tego jak groźny jest przeciwnik, ale także od jego własnego stanu oraz od różnicy między jego motywacją i motywacją intruza. Badano do jakiego stopnia agresywność gospodarza (mierzona w MR i liczbą ataków) była powiązana z jego rytmem derkania (mierzonym przed zabiegiem) i różnicą między jego rytmem i rytmem playbacku. Ponieważ wnioskowanie co do funkcji sygnału jedynie na podstawie reakcji samca na playback może być niejednoznaczne (Laidre & Vehrencamp 2008; Searcy et al. 2006; Searcy et al. 2008; Searcy & Beecher 2009), analiza ta miała na celu bardziej precyzyjne opisanie funkcji sygnału oraz zilustrowanie zachowań samca w kontekście jego wcześniejszych sygnałów (Hurd & Enquist 2001; Vehrencamp et al. 2007).

W badanej populacji niewielki procent samców derkał z rytmem wyższym niż rytm playbacku, kiedy playback był przerywany (Rycina 9A) oraz większość samców, kiedy playback był monotony (Rycina 9B). W rezultacie różnice rytmów (samca – playbacku) były istotnie niższe podczas eksperymentów z playbackiem przerywanym niż monotonym (różnica dla playbacków przerywanych: średnia = -0,34; przedział: -0.65 – 0.02; różnica dla playbacków monotony: średnia = 0,17; przedział: -0.12 – 0.53; test t dla par: $t = -27,17$; $df = 52$; $P < 0,0001$). Podczas eksperymentów z playbackiem monotonym agresja samców była pozytywnie skorelowana z ich rytmem i negatywnie skorelowana z różnicą rytmu (Tabela 2.2). Oznacza to, że interakcje były najbardziej agresywne, kiedy samiec derkał z rytmem podobnym do rytmu playbacku i kiedy rytm samca mieścił się w górnej części przedziału rytmów playbacku (Rycina 9B). Reakcje agresywne były mało prawdopodobne jeśli samiec derkał z rytmem dużo wyższym lub dużo niższym niż rytm playbacku. Podczas eksperymentów z playbackiem przerywanym agresja samców była negatywnie skorelowana z ich rytmem i pozytywnie skorelowana z różnicą rytmu (Tabela 2.2). Zważywszy na rozkłady rytmów samców i playbacków przerywanych (Rycina 9A) oraz na fakt, że najwyższe różnice rytmów tylko minimalnie przekraczały 0, wynik ten nie różni się od wyniku dla playbacków monotony. Intensywność reakcji samców była negatywnie skorelowana z ich rytmem, ponieważ jedynie samce, których rytm mieścił się w dolnej części przedziału rytmów playbacków

przerywanych miały rytm zbliżony do rytmu playbacku. Z drugiej strony, większość playbacków przerywanych mogła działać odstrasżająco (patrz - De Kort et al. 2009).

Powyższe wyniki potwierdzają, że reakcje samców w odpowiedzi na playbacki o różnym rytmie derkania były zgodne z konwencjonalną strategią sygnalizowania (patrz wprowadzenie), w której rytm sygnalizuje agresywną motywację samca.



Rycina 9. Rozkład rytmów derkania samców i rytmów playbacków w eksperymentach z playbackiem przerywanym (A) i monotonnym (B).

DYSKUSJA

By móc uznać sygnał za konwencjonalny, ten musi spełnić kilka kryteriów. Sygnał taki powinien być stabilizowany kosztem odwetu (tylko jeśli dotyczy to interakcji antagonistycznych) zamiast kosztem produkcji lub narażenia oraz charakteryzować się arbitralnością formy (Enquist 1985; Guilford & Dawkins 1995; Vehrencamp 2000).

Biorąc pod uwagę jedynie koszty niezależne od odbiorcy, sygnały konwencjonalne posiadają jedynie koszt efektywności. Oznacza to, że są sygnałami minimalnymi

(Maynard Smith & Harper 1995; Maynard Smith & Harper 2003; Számádó 2003). W związku z tym różnica między kosztami sygnałów alternatywnych (np. sygnalizujących wysoką i niską agresję) nie powinna przekraczać różnicy ich kosztów efektywności (Hurd & Enquist 2005). Dlatego tak długo jak koszt produkcji sygnału nie przekracza kosztu niezbędnego do przekazania informacji w sposób jednoznaczny i wytworzenie takiego sygnału w stosunku do wytworzenia jego alternatywy nie stanowi obciążenia dla nadawcy (w tym przypadku obciążenia ogólnego; patrz wstęp ogólny), tak długo można zakładać, że sygnał spełnia jedno z kryteriów konwencjonalności. Ponieważ przejście z rytmu przerywanego do monotonnego powoduje zwiększenie tempa sylab w jednostce czasu, derkanie monotonne musi być kosztowniejsze energetycznie. Zmiany tempa i wzrosty kosztów produkcji sygnałów są częste u płazów (Ryan 1988), choć spotyka się je także wśród ptaków śpiewających (Eberhardt 1994). Zasugerowano jednak, że jeśli tempo śpiewu jest powiązane z agresywną motywacją w sposób ciągły, wtedy system taki z dużo większym prawdopodobieństwem będzie stabilizowany odwetem niż kosztem produkcji (Vehrencamp 2000). Ponadto zademonstrowano, że sygnały minimalne są stabilne ewolucyjnie i nie mogą być zastąpione sygnałami typu obciążenia, nawet jeśli oszukiwanie jest częste, natomiast sygnały typu obciążenia mogą być zastępowane sygnałami minimalnymi (Számádó 2003). Dlatego, z ewolucyjnego punktu widzenia, jeśli chwilowa zmiana tempo śpiewu przekazuje przeciętnie istotną ilość informacji i jeśli zmiana taka nie jest powiązana ze znaczącą zmianą kosztów produkcji, to osobniki powinny raczej ignorować ten koszt i sprawdzać się nawzajem. Na przykład u kogutów (kury domowej) koszty produkcji piania są marginalne (Chappell et al. 1995; Horn et al. 1995), podczas gdy ich częstość jest istotnie powiązana ze statusem i agresywnością samca (Leonard & Horn 1995).

Kwestia kosztów produkcji zmian tempa śpiewu/odzywania się jest ściśle związana z tym, kto jest odbiorcą sygnału. Collins (2004) zasugerowała, że tempo śpiewu jako sygnał jest częściej kierowane do samic niż do rywali. Vehrencamp (2000), wskazała z kolei, że tempo śpiewu może jednocześnie funkcjonować jako sygnał typu obciążenia skierowany dla samic i jako sygnał konwencjonalny dla samców. Powstaje więc pytanie, czy krótkotrwałe zmiany tempa śpiewu spotykane u ptaków śpiewających (ale odnoszące się ogólnie do tempa produkcji głosów) powinno się zaliczać do sygnałów

typu obciążenia czy do sygnałów konwencjonalnych. Ponieważ podczas sezonu rozrodczego samce derkacza odzywają się bardzo intensywnie, zysk z powiązania dwóch informacji w jednym sygnale byłby potrójny: brak kosztu produkcji (albo znikomy koszt) przekazania informacji do rywala, ponieważ sygnał byłby wyprodukowany i tak dla samic, brak konieczności rezygnacji (lub ograniczenia) z wabienia samic w trakcie interakcji z rywalem oraz brak kosztów rozwoju niezbędnych do wytworzenia dwóch niezależnych sygnałów. Dotychczas opisane akustyczne sygnały konwencjonalne, używane w interakcjach między samcami, są jednocześnie sygnałami dla samic (Vehrencamp 2001).

Fakt, że derkacze odzywają się bardzo intensywnie może wskazywać, że w dłuższej perspektywie płacą wysokie koszty produkcji sygnalizacji. Niemniej w odniesieniu do intensywności derkanie jest nastawione głównie na wabienie samic, ponieważ sparowane samce albo znacząco zmniejszają intensywność derkania albo zaprzestają go (Tyler & Green 1996). Ponieważ głos o mniejszej intensywności (głos przerywany) jest sygnałem agresywnym a o większej intensywności (głos monotony) sygnałem ustępującym, system ten nie może być stabilizowany kosztami produkcji. System ten nie może być także stabilizowany kosztami narażenia, ponieważ odległość między równocześnie derkającymi samcami rzadko jest mniejsza niż 50 m a habitat derkacza oraz ciemność (samce odzywają się prawie wyłącznie nocą) praktycznie uniemożliwia widzenie się aż do bezpośredniego kontaktu. Wreszcie, rytm derkania nie może być 'indeksem' samca, ponieważ samce mogą dowolnie zmieniać rytm (patrz wstęp). Z powyższych wniosków i przedstawionych danych wynika zatem, że koszt odwetu jest jedynym (znanym) kosztem płaconym przez samce derkacza odzywające się z rytmem przerywanym do rywala.

Skoro stosunek długości sylab do długości interwałów w jednostce czasu jest mniejszy dla sygnału agresywnego niż ustępującego, dlaczego rytm przerywany jest sygnałem agresywnym a rytm monotony ustępującym? Istnieją dwa komplementarne wyjaśnienia tego zjawiska. Po pierwsze, z teorii wynika, że osobniki silniejsze mogą zyskać mniej unikając walk niż osobniki słabe a jednocześnie są bardziej czułe na koszty efektywności sygnałów (Hurd 1997). W rezultacie wyższe koszty efektywności sygnału nadanego przez słabszego samca byłyby zrównoważone mniejszą szansą odwetu i na

odwrót. Ponadto sumarycznie najwyższe koszty powstawałyby podczas interakcji między samcami o podobnej jakości. Po drugie, derkanie monotonne może oznaczać, że samiec ogłasza swoją obecność lub posiadanie terytorium bez chęci wdawania się w interakcje agresywne (nie pozostawiając długich interwałów między sylabami i ignorując wszelkie odpowiedzi), podczas gdy derkanie przerywane może oznaczać, że samiec nasłuchuje odpowiedzi potencjalnych intruzów (dłuższe interwały mogą to ułatwiać), dając im w ten sposób sygnał by trzymały się na dystans. Innymi słowy, jeśli w pobliżu nie ma samic, samiec może odnieść większą korzyść derkając monotownie (większe prawdopodobieństwo, że ktoś go usłyszy), skupiając się tylko na wabieniu samic i ignorując inne samce. Kiedy jednak samice pojawią się w pobliżu, samiec odniósłby większą korzyść trzymając inne samce na dystans niż inwestując w dalsze wabienie samic. Pierwsze wyjaśnienie jest zgodne z wynikiem, że konflikty między samcami zależały od różnicy między ich rytмами. Drugie wyjaśnienie potwierdza fakt, że samiec przestaje derkać gdy znajduje partnerkę (Tyler & Green 1996) i zgadza się z ogólnym poglądem, że derkanie stanowi sygnał jednocześnie dla samic i samców.

Drugi wymóg konwencjonalności sygnału to jego arbitralność. Najlepszym dowodem na arbitralność sygnału jest wykazanie, że ta sama forma sygnału ma odmienne znaczenia u różnych gatunków. Taki wymóg spełnia tempo zmiany typów śpiewu u ptaków śpiewających (Vehrencamp 2000). Metoda ta nie jest jednak odpowiednia do wszystkich potencjalnie arbitralnych sygnałów (Vehrencamp 2001). W przypadku dopasowywania typów śpiewu, samce sygnalizują agresywność śpiewając aktualnie wykonywaną piosenkę sąsiada. Sygnał taki jest zatem arbitralny, ponieważ nie ma określonego zestawu piosenek sygnalizujących agresywną motywację. Jeśli weźmiemy pod uwagę tylko koszty efektywności sygnałów agresywnych (przerywanych) i ustępujących (monotonnych) u derkacza, a więc spojrzymy na te sygnały od strony tempa produkcji sylab, to z odwrotnym sposobem kodowania mamy do czynienia np. u kogutów (Leonard & Horn 1995), gdzie samce agresywne pieją z większą częstością. Niemniej sprowadzenie rytmu derkania do tempa derkania jest dużym uproszczeniem. Przejście z rytmu monotonnego do przerywanego wiąże się nie tyle ze zmianą tempa produkcji sylab, co z niedwuznaczną transformacją rozmieszczenia sylab (Rycina 1). Zmiana ta jest więc przykładem zastosowania prostej gramatyki

syntaktycznej. Rytm derkania jest bardzo prostym kodem, ponieważ zarówno derkanie agresywne jak i ustępujące wykorzystują ten sam zestaw głósów, a więc te same struktury wytwarzające głos. Sygnał monotony jest najprostszą z możliwych wokalizacji z użyciem jednego dźwięku (zakładając, że różnice między sylabami są nieistotne). Oba interwały są w nim równe, co w zasadzie uniemożliwia wykrycie kolejności lub par sylab. Sygnały o takim charakterze są powszechne u wielu gatunków (Gerhardt et al. 2007). Z drugiej strony sygnał przerywany charakteryzuje się bardziej złożonym rozmieszczeniem sylab i przekazuje bardziej złożoną informację. Dlatego sygnał monotony jest najprawdopodobniej sygnałem wyjściowym, tak jak sygnałem wyjściowym jest brak dopasowywania typów śpiewu u ptaków śpiewających (Vehrencamp 2000). Konsekwentnie sygnał przerywany można potraktować jako jedną z teoretycznie nieskończonej liczby kombinacji syntaktycznych pojedynczej wokalizacji (sylaby). By zatem wykazać arbitralność rytmu derkania, nie należy szukać analogicznego zestawu sygnałów z przeciwstawnym znaczeniem (według mojej wiedzy system ten nie ma odpowiednika). Powinno się szukać systemu, w którym sygnał nieagresywny (sygnał wyjściowy – brak zainteresowania rywalizacją, pasywność) stanowiłby najprostszą kombinację wokalizacji (albo monotonie powtarzanego elementu jak u derkacza albo najprostszej lub losowej kombinacji kilku elementów w sygnałach złożonych) a sygnał agresywny byłby zakodowany w mniej lub bardziej zawiłej kombinacji podstawowych wokalizacji. Na przykład, sikory karolińskie (*Poecile carolinensis*) odpowiadają inaczej na różne kombinacje tonów A, B, C i D (Clucas et al. 2004; Freeberg & Lucas 2002; Mahurin & Freeberg 2008). Pewne kombinacje (np. o wyższym stosunku tonów D do innych) są powiązane z agresją nadawcy. Jednakże wśród blisko spokrewnionych gatunków sikor kontekst produkcji określonych tonów bardzo się różni (Freeberg & Lucas 2002). Analogiczne systemy kodowania informacji można znaleźć w wielu grupach zwierząt (Crockford & Boesch 2005), choć informacje o nich pochodzą jedynie z obserwacji. Obserwacje te wskazują jednak, że liczba możliwych kombinacji podstawowych wokalizacji (ale nie koniecznie tylko wokalizacji) opisujących jedną informację jest praktycznie nieograniczona. Ponieważ nie ma powodu by podejrzewać, że rytm przerywany derkania jest w jakikolwiek sposób wymuszony

(samce czasami robią błędy tworząc odmienne kombinacje sylab), można stwierdzić, że rytm derkania spełnia wymóg arbitralności.

Przedstawione wyniki bazują na testach statystycznych nowej zmiennej opisującej reakcje samców (MR), dla których przedstawiono wyniki porównawcze, mające ocenić wiarygodność zastosowanej metody (Tabela 2.1, 2.2). Użycie macierzy mikrofonowej do obiektywnego mierzenia pozycji i ruchu samca względem głośnika ma znaczącą przewagę nad typowymi analizami wizualnymi. Dane zebrane w ten sposób mają jednak tę wadę, że są wielowymiarowe i trudne do ujęcia w jednej analizie. Z drugiej strony, użycie takich zmiennych jak liczba ataków pozwala na otrzymanie jednoznacznych pomiarów agresywności, ale walki nie należą do zjawisk częstych i używanie ich w obliczeniach wymaga zebrania dużych prób. Użycie MR w analizie zachowania derkacza miało przewagę nad klasyczną analizą, nie tylko z racji otrzymania silniejszych wyników (Tabela 2.1), ale także z powodu pełniejszego zobrazowania zachowania samca podczas interakcji.

Podsumowując, zaprezentowane dane o interakcjach między samcami derkacza wskazują, że sygnały zakodowane w rytmie derkania mają charakter konwencjonalny. Przykład ten pokazuje, że nawet bardzo proste reguły, jak zmienność czasowej organizacji sylab w głosie, mogą tworzyć sygnały konwencjonalne.

III. Cichy sygnał jako przykład groźby

WPROWADZENIE

Ponieważ jedną z podstawowych funkcji piosenek ptaków jest wabienie samic, większość piosenek lub głosów godowych jest relatywnie głośna (Naguib & Wiley 2001). Co więcej, sygnały takie nie mają zwykle sprecyzowanego odbiorcy, ale są kierowane do każdego kto znajduje się w ich zasięgu. Z drugiej strony, poza zwykłymi piosenkami niektóre gatunki wytwarzają ciche wokalizacje, które są ciche nie dlatego, że nie mogą być śpiewane głośno, ale dlatego, że z jakiegoś powodu śpiewanie ich cicho jest korzystne dla nadawcy. Wokalizacje takie wykryto podczas zalotów i agresywnych interakcji (niektóre gatunki używają ich w obu kontekstach), kiedy odległość między nadawcą i odbiorcą była mała (Anderson et al. 2008; Dabelsteen et al. 1990; Dabelsteen & Pedersen 1988; Dabelsteen & Pedersen 1990; Lampe 1991; Morton 2000). Wydaje się więc, że mają one lokalny charakter. Sygnały takie to w większości ciche wersje normalnych piosenek lub nisko-amplitudowe piosenki niemające głośnych odpowiedników (Anderson et al. 2008; Ballentine et al. 2008).

Z teoretycznego punktu widzenia sygnały powinny być przeciętnie wiarygodne (Fitch & Hauser 2003; Maynard Smith & Harper 2003). Dotychczasowe badania wykazały, że ciche wokalizacje są wiarygodnymi sygnałami agresywnej motywacji u samców pasówki śpiewnej (*Melospiza melodia*) i pasówki bagiennej (*Melospiza georgiana*) (Ballentine et al. 2008; Searcy et al. 2006). Paradoksalnie to właśnie wysoka wiarygodność sygnałów stanowi największą zachętę do fałszerstw. Dlatego jeśli sygnały są przeciętnie wiarygodne to oznacza to, że albo oszustwo z ich udziałem jest niemożliwe (Maynard Smith & Harper 2003) albo że nadawcy płacą koszt równoważący potencjalne zyski z oszustwa (Enquist 1985; Grafen 1990; Zahavi 1977). W związku z tym zaproponowano kilka hipotez mających wyjaśnić mechanizm ewolucyjny zapewniający wiarygodność cichych wokalizacji podczas interakcji agresywnych. Wnioski są jednak sprzeczne (Anderson et al. 2007; Laidre & Vehrencamp 2008; Searcy et al. 2008; Searcy & Beecher 2009; Vehrencamp 2000). Po pierwsze, zasugerowano, że ciche wokalizacje są

stabilizowane kosztem odwetu. Zgodnie z regułą odwetu (Enquist 1985) słaby samiec sygnalizujący wysoką agresywność powinien płacić wysoki koszt sygnalizowania (będąc zaatakowanym przez silnego samca). Silny samiec powinien sprawdzać wiarygodność nadawców, ponieważ może stracić więcej dając się oszukać słabemu samcowi niż walcząc z jakimkolwiek samcem. Badania nad cichymi wersjami normalnych piosenek u pasówek śpiewnych dały nieistotne wyniki (Anderson et al. 2007), jednakże ostatnie doniesienia z badań nad cichymi piosenkami spoza repertuaru piosenek głośnych wskazują na odwet jako czynnik stabilizujący (Searcy & Beecher 2009). Po drugie, zasugerowano, że samce wytwarzając ciche wokalizacje stawiają się bezwzględnie w pozycji zagrożenia odniesieniem rany (Laidre & Vehrencamp 2008; Vehrencamp 2000). Zgodnie z hipotezą narażenia sygnał jest wiarygodny, ponieważ jedynie silny i pewny siebie samiec zaakceptuje wysokie ryzyko odniesienia rany (Zahavi 1977). Ciche wokalizacje, z racji niewielkiego zasięgu, wydają się spełniać podstawowe założenia hipotezy narażenia (Laidre & Vehrencamp 2008), jednakże trudno wyobrazić sobie w jaki sposób prawdopodobieństwo odniesienia rany miałyby wzrosnąć tylko z powodu obniżenia amplitudy (przy zmianie ze zwykłej piosenki na cichą). Tym bardziej, że normalne piosenki są także wykonywane podczas agresywnych interakcji, kiedy odległość do odbiorcy jest niewielka (Searcy et al. 2008). Po trzecie, samiec odzywający się cicho może odnosić straty wynikające z niemożności jednoczesnego wabienia samic (Anderson et al. 2007) lub z ryzyka wtargnięcia obcego samca na jego terytorium (Searcy & Nowicki 2006). Koszt ten powinien zależeć od długości czasu spędzonego na cichym śpiewie, a czas ten jest raczej niewielki (Anderson et al. 2007).

U derkacza, poza typowymi głosami terytorialnymi (derkaniem), samce wytwarzają także ciche gardłowe głosy, tzw. pianie (Rycina 3). Samce pieją podczas kontaktów z samicami oraz podczas interakcji agresywnych z samcami (w kombinacji z derkaniem) (Cramp & Simmons 1980; Schäffer & Koffijberg 2004; Schäffer et al. 1997). Dlatego też sygnały te wydają się być ekwiwalentne do cichych piosenek ptaków śpiewających. Wykrycie, że ciche głosy są sygnałami wiarygodnie informującymi o motywacji agresywnej samca u gatunku spoza Passeriformes, w powiązaniu z wcześniejszymi odkryciami i powszechnym występowaniem cichych piosenek w interakcjach agresywnych u Passeriformes, mogłoby wskazywać na istnienie

specyficznej, elementarnej korzyści, wynikającej wprost ze stosowania cichych wokalizacji.

Podstawowym celem badań zaprezentowanych w tym rozdziale było przetestowanie czy pianie u derkacza spełnia kryteria sygnału agresywnego oraz ustalenie czy samce piejące płacą koszt odwetu. By stwierdzić że dany sygnał jest sygnałem agresywnym, należy zbadać jakie jest jego znaczenie dla nadawcy (tzw. perspektywę nadawcy) oraz jakie jest jego znaczenie dla odbiorcy (tzw. perspektywę odbiorcy) (Searcy & Beecher 2009; Vehrencamp et al. 2007). Z punktu widzenia nadawcy sygnał jest agresywny, jeśli jego wytworzenie poprzedza jakiś akt agresji (np. atak) (Searcy & Beecher 2009). Z punktu widzenia odbiorcy sygnał jest istotny i zrozumiały dla odbiorcy, jeśli prowokuje on odbiorcę do reakcji (Searcy & Beecher 2009). Kryteria te przetestowano w dwóch niezależnych eksperymentach z playbackiem, w których imitowano wtargnięcia obcych samców na terytoria samców badanych. W eksperymencie pierwszym (E1) samce stymulowano derkaniem obcych samców i badano zachowanie nadawców. Pytano czy pianie zwiększa szanse na agresywne zachowanie. W eksperymencie drugim (E2) samce stymulowano dwukrotnie raz derkaniem i raz derkaniem i pianiem w celu porównania reakcji odbiorców na różne bodźce. E2 miał dwie funkcje: wzmocnienie dowodu o agresywności piania oraz przetestowanie hipotezy o udziale kosztu odwetu w stabilizowaniu wiarygodności piania. Zgodnie z tą hipotezą sygnał najbardziej efektywny powinien być sygnałem najkosztowniejszym (Enquist 1985). Dlatego sygnały skutecznie prowokujące odbiorców do ataku (w odniesieniu do odbiorców silnych) powinny być również efektywne w zmuszaniu odbiorców do wycofania się (w odniesieniu do odbiorców słabych) (Searcy & Nowicki 2005). Stosownie, jeśli pianie jest stabilizowane kosztem odwetu, odtwarzanie piania w niewielkiej odległości od samca powinno istotnie zwiększać prawdopodobieństwo ataku lub ucieczki.

METODY

Teren badań

Badania przeprowadzono na terenie Biebrzańskiego Parku Narodowego, w jego otulinie oraz na południe od parku, w okolicach miejscowości Wizna (skrajne koordynaty: 53°37'N, 53°07'N, 23°00'E, 22°21'E) od 17 maja do 2 czerwca 2009. Obszar badań stanowiły podmokłe łąki i turzycowiska z glebami bagiennymi na północy i glebami mineralnymi na południu. Średnia temperatura (mierzona między 22:00 i 23:00 czasu lokalnego przy gruncie) wynosiła $13,9 \pm 2,8^{\circ}\text{C}$ (średnia \pm SD).

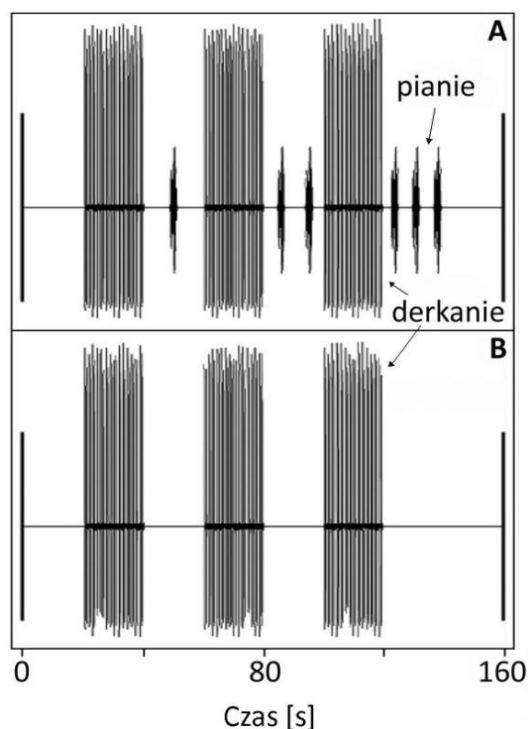
Eksperymenty, zabiegi i protokół playbacku

Nagrania samców użyte w playbackach wykonano w latach 2007 i 2008 w Kampinoskim Parku Narodowym. Amplitudę playbacków ustawiono tak by derkanie było słyszalne z 96 ± 5 dB SPL (w odległości 1 m od źródła dźwięku) a piane z 71 ± 5 dB SPL (1 m) (tj. w naturalnym przedziale amplitudy).

Eksperymenty wykonano między 22:00 i 2:15 czasu lokalnego. Do odtwarzania playbacków użyto odtwarzacza *Creative ZEN*, podłączonego do bezprzewodowego głośnika (*SEKAKU WA-320, Taichung, ROC Taiwan*) z 20 W wzmacniaczem (rozpiętość częstotliwości 50–15000 Hz). Do nagrywania użyto jednego dookólnego mikrofonu, podłączonego do rejestratora (*Edirol R9 Portable Recorder*). Przed każdym zabiegiem głośnik umieszczano <0,5 m nad ziemią, w niewielkiej odległości od derkającego samca. Nie podchodzono na odległość mniejszą niż 5 m, ale jednocześnie starano się osiągnąć taką odległość by samiec odebrał głos intruza jako bliski. Dlatego zbliżano się do momentu aż ptak albo przerywał derkanie albo zaczął się oddalać. Zabieg rozpoczęto po wstępnym nagraniu samca (przynajmniej 30 s nagrania). Zabiegi wykonywały dwie osoby: jedna odpowiedzialna za nagrywanie, druga za odtwarzanie playbacków i obserwacje zachowania samca w pobliżu głośnika. Ocena położenia samca i jego ruchu w trakcie zabiegu była w miarę precyzyjna, ponieważ gdy jedna osoba podchodziła do samca na wprost, druga podchodziła do niego z prawej lub lewej strony. Podstawową zmienną, charakteryzującą reakcje samców był „atak”. Atak definiowano jako uderzenie ciałem w głośnik (ewentualnie skrzynię lub kępę traw na której postawiono głośnik).

Drugą zmienną była „ucieczka”. Przyjęto, że samiec uciekł jeśli na zakończenie eksperymentu znajdował się dalej od głośnika niż na początku i jeśli nie zbliżył się do głośnika w trakcie eksperymentu.

W sumie przetestowano 63 terytorialne samce derkacza. W celu zbadania zachowania nadawców każdego samca ($n = 29$) poddano jednorazowo eksperymentowi z playbackiem (E1). Każde z nagrań ($n = 29$) pochodziło od innego samca i zawierało tylko derkanie. Rycina 10 przedstawia przebieg zabiegu. By zminimalizować potencjalnie zakłócający efekt rytmu derkania, do playbacków użyto głosów o zbliżonym rytmie (średnia = 8,3; przedział: 8.1 – 8.7). Pomiarów rytmu dokonywano obliczając średni rytm z 10 kolejnych głosów (definicja rytmu - patrz rozdział I).



Rycina 10. Przebieg eksperymentów badających funkcje piania. A) Zabieg eksperymentalny (PIANIE) z E2. B) Zabieg kontrolny (KONTROLA) z E2 i wszystkie eksperymenty E1.

W eksperymencie drugim (E2), w którym analizowano zachowanie odbiorców, każdego samca ($n = 34$) poddano eksperymentowi składającemu się z dwóch zabiegów z playbackiem: zabiegu eksperymentalnego (PIANIE), zawierającego derkanie i pianie oraz

zabiegu kontrolnego (KONTROLA), zawierającego tylko derkanie. Oba zabiegi dla danego samca wykonywano w losowej kolejności w trakcie dwóch kolejnych nocy (Rycina 10 przedstawia przebieg obu zabiegów). W zabiegu eksperymentalnym użyto derkania i piania, ponieważ samce derkają bardzo intensywnie podczas interakcji, robiąc jedynie krótkie pauzy na pianie lub na przemieszczanie się. Użyto 34 playbacki typu SOFT i 34 playbacki typu KONTROLA. Każdy playback pochodził z nagrania innego samca. Derkanie i pianie w obrębie danego playbacku typu SOFT pochodziło od jednego samca i z tego samego nagrania, podczas gdy derkanie wchodzące w skład obu playbacków użytych z jednym samcem pochodziło od innych samców. By kontrolować efekt różnicy rytmów derkania między playbackami użytymi w obu zabiegach dla jednego samca, próbki nagrań użyte w zabiegach kontrolnych selekcjonowano na podstawie podobieństwa ich rytmu do rytmu z próbek eksperymentalnych.

Analiza statystyczna

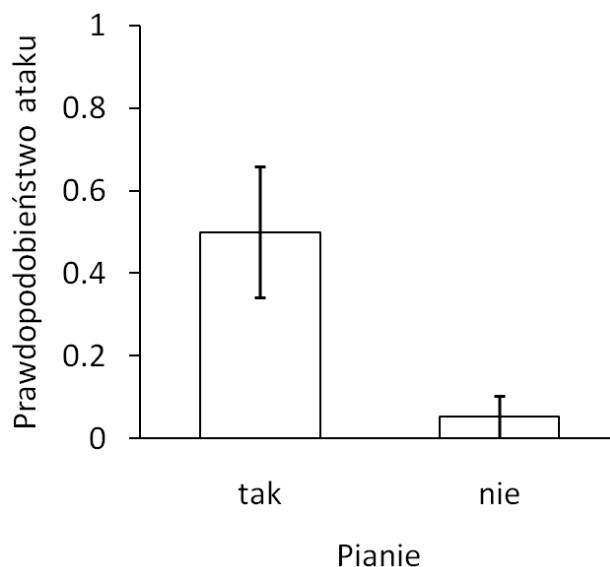
Do analizy danych z E1 użyto testu χ^2 z poprawką Yatesa. Dane zestawiono w dwóch tabelach wielodzielczych (2 x 2) i porównano: 1) liczby samców atakujących i nieatakujących wśród samców piejących i niepiejących, 2) liczby samców podchodzących i niepodchodzących (włączając samce uciekające) do głośnika wśród samców piejących i niepiejących. Do analizy sparowanych danych z E2 użyto testu McNemara z poprawką Yatesa. Dane zestawiono w dwóch tabelach wielodzielczych i porównano: 1) liczbę samców atakujących podczas zabiegu kontrolnego i nieatakujących podczas zabiegu eksperymentalnego z liczbą samców atakujących podczas zabiegu eksperymentalnego i nieatakujących podczas zabiegu kontrolnego, 2) liczbę samców uciekających podczas zabiegu kontrolnego i nieuciekających podczas zabiegu eksperymentalnego z liczbą samców uciekających podczas zabiegu eksperymentalnego i nieuciekających podczas zabiegu kontrolnego. Wszystkie wartości *P* są prawdopodobieństwami dwustronnymi.

WYNIKI

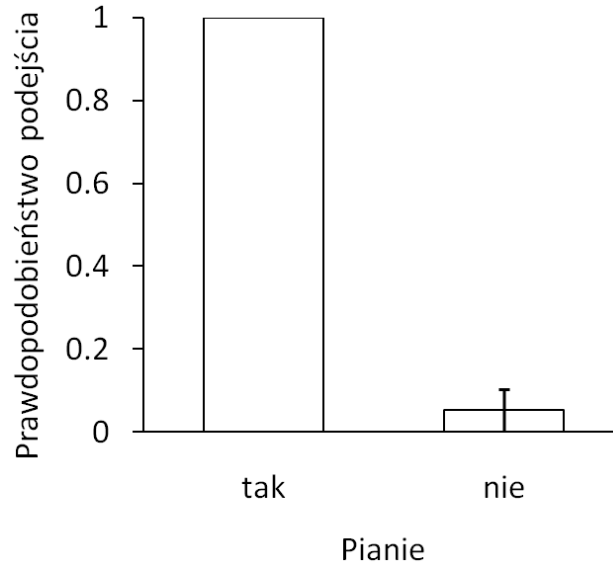
W E1 analizowano zachowania nadawców w kontekście ich wcześniejszych sygnałów. Rycina 11 przedstawia reakcje agresywne samców w E1. Prawdopodobieństwo ataku

głośnika było dużo wyższe wśród ptaków piejących niż niepiejących ($\chi^2_1 = 5,50$; $P = 0,019$). Kiedy użyto podejścia do głośnika zamiast ataku na głośnik jako zmiennej opisującej zachowanie samców, wpływ piania okazał się być jeszcze silniejszy (Rycina 12; $\chi^2_1 = 24,74$; $P < 0,0001$), co wskazuje, że gdyby wydłużono eksperymenty, nawet większy procent ptaków piejących mógłby zaatakować głośnik.

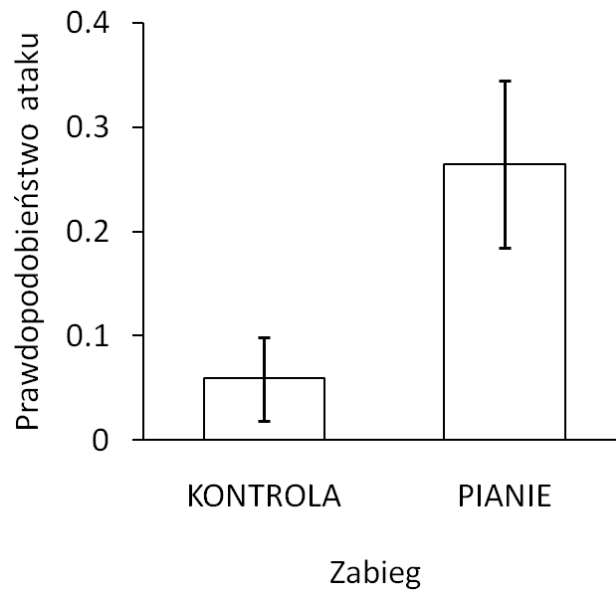
W E2 analizowano reakcje odbiorców na playbacki zawierające i niezawierające piana. Prawdopodobieństwo zaatakowania głośnika było istotnie wyższe podczas zabiegów PIANIE niż zabiegów KONTROLA (Rycina 13; test McNemara: $\chi^2_1 = 5,4$; $P = 0,023$). Podobnie, prawdopodobieństwo ucieczki było istotnie wyższe podczas zabiegów PIANIE niż zabiegów KONTROLA (Rycina 14; test McNemara: $\chi^2_1 = 7,11$; $P = 0,0008$).



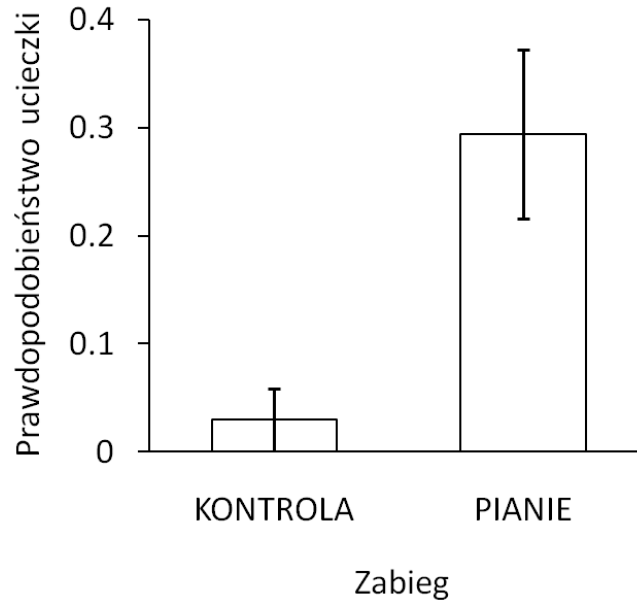
Rycina 11. Test agresywności piania. Agresywność sygnału mierzono jako prawdopodobieństwo ataku po nadaniu sygnału. Wykres przedstawia średnie \pm SE.



Rycina 12. Uzupełniający test agresywności piania. Agresywność sygnału mierzono jako prawdopodobieństwo podejścia do głośnika po nadaniu sygnału. Wykres przedstawia średnie \pm SE.



Rycina 13. Test zastosowania reguły odwetu w odniesieniu do piania. Efektywność sygnału w wywoływaniu reakcji odbiorcy mierzono prawdopodobieństwem ataku odbiorcy. Wykres przedstawia średnie \pm SE.



Rycina 14. Test reakcji odbiorcy na pianie. Efektywność sygnału w wywoływaniu reakcji odbiorcy mierzono prawdopodobieństwem ucieczki odbiorcy. Wykres przedstawia średnie \pm SE.

DYSKUSJA

Ciche głosy derkacza posiadają cechy pozwalające uznać je za sygnały agresywne. Po pierwsze, samce piejące atakowały głośnik istotnie częściej niż samce niepiejące, co dowiodło agresywnej funkcji tego sygnału; po drugie, reakcje samców na obecność piania w playbacku dowiodły, że samce rozpoznają ten sygnał i rozumieją jego znaczenie. Razem, wyniki te dostarczają silnego uzasadnienia hipotezie, że piania jest wiarygodnym sygnałem agresywnej motywacji samca. Dodatkowo, wyniki potwierdziły, że pianie jako sygnał jest stabilizowane kosztem odwetu. Zgodnie z zasadą odwetu (Enquist 1985), osobnik słaby udający osobnika silnego powinien płacić koszt odwetu. Koszt wynikający z oszustwa powinien być większy dla osobników niskiej jakości lub o niewielkich zdolnościach do walki (Enquist 1985; Searcy & Nowicki 2005). Dlatego sygnał stabilizowany kosztem odwetu powinien być równie efektywny w odstraszeniu odbiorców jak i w prowokowaniu ich do ataku (Popp 1987). Pianie było równie

efektywne w prowokowaniu odbiorców do ataku jak i w ich odstraszeniu, co dokładnie potwierdza założenia.

Agresywny kontekst piania może wskazywać, że sygnał ten pełni funkcję groźby. Według Számádó (2003), funkcją gróźb jest zmiana zachowania odbiorcy przez szantaż użycia siły. Odbiorca może nie zareagować, może wycofać się albo zaatakować, jednakże brak reakcji powinien sprowokować nadawcę do ataku. Wniosek z tego taki, że groźby powinny być istotnie powiązane z atakami oraz że powinny być łatwo zrozumiałe dla odbiorców. Ponadto, groźby powinny być sygnałami o niewielkim zasięgu oraz być skierowane do określonego odbiorcy. Wreszcie, groźby powinny składać się raczej z serii sygnałów dyskretnych niż z pojedynczego sygnału ciągłego (Hurd & Enquist 2001). Zarówno ciche piosenki ptaków śpiewających jak i pianie derkacza prowokują odbiorców do zmiany zachowania, charakteryzują się krótkim zasięgiem, są używane w interakcjach typu jeden-do-jeden oraz są sygnałami dyskretnymi. Dlatego jest bardzo prawdopodobne, że ciche wokalizacje są właśnie groźbami.

Pomimo że w badaniach zaprezentowanych w tym rozdziale testowano wyraźnie tylko jedną hipotezę odnoszącą się do kosztów stabilizujących wiarygodność piania, nie można jednoznacznie wykluczyć by kilka mechanizmów mogło mieć swój wkład do tego procesu. Podobnie jak ciche piosenki, pianie jest sygnałem wykorzystywanym tylko w wyjątkowych sytuacjach. Właśnie z tego powodu i z powodu niskiej amplitudy, sumarycznie, koszt produkcji piania powinien być niższy niż koszt produkcji derkania. Ponadto, zważywszy na niskie koszty produkcji głosów podobnych, ale o wyższej amplitudzie (Chappell et al. 1995; Horn et al. 1995), wydatek energetyczny jaki derkacze przeznaczają na pianie jest raczej marginalny. Niemniej jednak, pianie może być technicznie trudne do wykonania; mogą wchodzić w grę także koszty rozwoju, niezbędne do wytworzenia bardzo specyficznego głosu.

Poza kosztem odwetu, konkretnie w odniesieniu do cichych wokalizacji, postulowano jeszcze dwa typy kosztów. Pomimo że śpiewanie cicho przynosi korzyść nadawcy, ponieważ pomaga mu odpierać intruzów, ogranicza go jednocześnie, ponieważ odrywa go od głośnego śpiewania dla samic i innych samców. Ten tzw. koszt rozbieżnych funkcji [*ang. competing functions cost*] (Anderson et al. 2007; Ballentine et al. 2008; Searcy et al. 2008) mógłby mieć istotny wpływ na dostosowanie samca, np. gdyby

poprzez nieuwagę nadawcy obcy samiec kopulował z jego partnerką. Koszt taki byłby jednak bardzo trudny do zmierzenia. U pasówek śpiewnych wykazano, że wtargnięcia obcych samców były częstsze gdy gospodarz śpiewał cicho a jego rywal głośno niż gdy zarówno gospodarz jak i rywal śpiewali głośno (Searcy & Nowicki 2006). U derkacza sygnalizowanie podczas interakcji agresywnych nigdy nie ogranicza się do cichych wokalizacji, ale składa się z mieszanki derkania, dłuższych pauz i piania (nieistotny procent czasu). Bycie cichym jest ponadto jedynym sposobem na namierzenie przeciwnika w gęstej trawie nocą. Dlatego nawet jeśli koszt ten odgrywa jakąś rolę w stabilizowaniu wiarygodności piania, to jest to rola marginalna.

Ponieważ pianie ma niewielki zasięg, zasugerowano, że ciche wokalizacje są stabilizowane kosztem narażenia (Laidre & Vehrencamp 2008; Vehrencamp 2000). Zgodnie z hipotezą narażenia (Vehrencamp 2000), śpiewanie cicho powinno bezwzględnie stawiać nadawcę w pozycji zagrożenia odniesieniem rany bądź kontuzji w porównaniu z brakiem takiego zagrożenia przy śpiewaniu głośno. Ciche wokalizacje można by uznać za sygnały typu obciążenia zagrożeniem gdyby samo ich wytworzenie albo zmuszało nadawcę do przyjęcia ryzykownej pozycji, albo zmniejszało automatycznie jego szanse podczas walki. Pomimo że podczas interakcji agresywnych ciche wokalizacje są wytwarzane średnio bliżej odbiorcy niż głośne, badania nad ptakami śpiewającymi (Searcy et al. 2008) oraz obserwacje derkacza wskazują, że rozkład odległości głośnych wokalizacji całkowicie pokrywa rozkład odległości cichych wokalizacji. Dlatego hipoteza narażenia nie jest w stanie wyjaśnić dlaczego samiec derkający zaczyna piąć.

Jednym z wniosków z badań nad funkcją piania jest wykazanie, że ciche wokalizacje są wykorzystywane nie tylko przez ptaki śpiewające. Fakt wykorzystywania sygnałów o podobnej formie i w podobnym kontekście u ptaków z tak odległych grup systematycznych jak chruściele (Rallidae) i ptaki śpiewające (Oscines) może sugerować, iż wytwarzanie cichych wokalizacji jest szczególnie korzystne podczas interakcji agresywnych u ptaków w ogóle. Co więcej, korzyść taka mogłaby dodatkowo wpływać na stabilizowanie wiarygodności cichych wokalizacji. McGregor i Dabelsteen (1996) zasugerowali, że niska amplituda może być korzystna, ponieważ pozwala na uniknięcie podsłuchiwania (np. przez rywali, samice czy drapieżniki). Dotychczas wykazano, że

Samce nie śpiewają cicho częściej kiedy ryzyko drapieżnictwa wzrasta oraz, że użycie cichych piosenek przez samca terytorialnego w konfrontacji z rywalem zwiększa częstość wtargnięć obcych samców (Searcy & Nowicki 2006). Wyniki te zaprzeczały zatem hipotezie podsłuchiwania. Korzyść z uniknięcia podsłuchiwania może być jednak innego rodzaju i, co więcej, mieć bezpośredni związek z kosztem odwetu. Samce derkacza często odwiedzają terytoria sąsiadów, nawet te odległe, przeważnie milcząc w tym czasie (Schäffer 1999; Skliba & Fuchs 2004). Dlatego liczba potencjalnych odbiorców może być większa niż liczba derkających sąsiadów, co potwierdzają obserwacje z wcześniejszych eksperymentów, kiedy w pobliżu głośnika niespodziewanie pojawiały się obce samce i atakowały głośnik. Obserwacje te potwierdzają, że liczba agresywnie nastawionych odbiorców sygnału może być wyższa niż nadawca mógłby się spodziewać. Co więcej, każdy samiec znajdujący się w zasięgu sygnału może czuć się jego potencjalnym odbiorcą. Nadawca używający jednoznacznie agresywnego sygnału powinien być zatem ostrożny by uniknąć reakcji odwetowej ze strony nieoczekiwanych odbiorców. Odzywając się cicho samce mogą zminimalizować liczbę potencjalnych odbiorców i częstość przypadkowych konfliktów, a co za tym idzie ograniczyć koszty zależne od odbiorcy.

Podsumowując, ciche głosy, wytwarzane podczas interakcji konfliktowych przez samca derkacza, informują wiarygodnie o agresywnej motywacji nadawcy i pełnią podobną funkcję co ciche piosenki ptaków śpiewających. Podobna efektywność w wywoływaniu agresywnych reakcji odbiorców i w zmuszaniu odbiorców do ucieczki dowodzą, że wiarygodność piania jest stabilizowana kosztem odwetu.

IV. Wpływ testosteronu na interakcje między samcami w okresie rozrodu

WPROWADZENIE

Sygnalizowanie podczas interakcji o charakterze agresywnym podlega znacznym zmianom sezonowym (Wingfield et al. 1999). Zwierzęta przygotowujące się do rozrodu bądź rodzice poszukujący pokarmu dla potomstwa są bardziej skłonni do agresywnych zachowań niż osobniki nierozmnażające się (Nelson 2005). Sezonowa zmienność zachowań postępuje wraz ze zmianami morfologicznymi i fizjologicznymi, i ma na celu zmaksymalizowanie dostosowania w zmieniającym się środowisku (Wingfield et al. 1999). Wielokrotnie wykazywano, że poziom agresji ma zmienność sezonową, wskazując jednocześnie na funkcjonalną rolę androgenów (Nelson 2005). Ustalono, że testosteron (T) może wpływać zarówno na rozwój jak i za aktywację agresji terytorialnej (Balthazart 1983; Harding 1983; Moore & Marler 1987), np. na śpiew, grożenie lub atakowanie rywali. Jednocześnie wykazano, że spora część zmienności w sygnalizacji i poziomie agresywności wynika z różnic indywidualnych o podłożu genetycznym (np. temperament - Miller 2007) jak i środowiskowym (np. wielkość repertuaru - Catchpole & Slater 1995), niemającym związku z T (Wingfield & Wada 1989). Ponieważ zależności te mogą być wymuszone fizjologicznie (Catchpole 1996; Vehrencamp 2000), ich identyfikacja może ujawnić ukryte koszty sygnalizacji. Zrozumienie ograniczeń mechanistycznych i rozwojowych produkcji sygnałów ma zatem kluczowe znaczenie dla zrozumienia funkcjonalności sygnałów w skali ewolucyjnej.

Związek poziomu T z agresją nie jest aż tak oczywisty jak powszechnie się uważa (Adkins-Regan 2005). Badania eksperymentalne wykazały, że hormon ten ma wpływ na agresję jedynie w okresie rozrodczym, kiedy jego stężenie jest wysokie i kiedy zależności socjalne są niestabilne (Wingfield et al. 1999). Utrzymywanie wysokiego stężenia T może być korzystne zarówno w kontaktach z samicami jak i w interakcjach z rywalami, ale może także być źródłem kosztów (Wingfield et al. 1999). Manipulując poziomem T

wykazano, że koreluje on negatywnie z zachowaniami rodzicielskimi (Beletsky et al. 1995; Hegner & Wingfield 1987; Silverin 1980), zwiększa częstość kontuzji i zmniejsza przeżywalność (Beletsky et al. 1995; Duffy 1989; Nolan et al. 1992), osłabia układ immunologiczny (patrz niżej) oraz może mieć znaczenie rakotwórcze (Wingfield et al. 1999). Koszty tego typu mogą mieć znaczenie w stabilizowaniu wiarygodności sygnałów, ponieważ już samo osiągnięcie kompromisu między korzystnymi i niekorzystnymi oddziaływaniami T może wskazywać na jakość samca i wpływać na jego dostosowanie (Wingfield et al. 1999). Sugerowano także, że wiarygodność sygnału może być utrzymywana kosztem typu obciążenia immunokompetencji [*ang.* immunocompetence handicap], ponieważ jedynie osobnik 'wysokiej jakości' będzie w stanie ponieść koszt obniżonej odporności immunologicznej lub zwiększonego obciążenia pasożytami (Folstad & Karter 1992; Roberts et al. 2004). Dotychczasowe badania zarówno potwierdzały tę hipotezę (Duckworth et al. 2001; Duffy et al. 2000; Gause & March 1986; Hillgarth et al. 1997; Mougeot et al. 2004; Peters 2000; Saino et al. 1995) jak i jej zaprzeczały (Hasselquist et al. 1999; Lindström et al. 2001; Ros et al. 1997).

Okres rozrodu to czas wzmożonej sygnalizacji, także agresywnej; nic więc dziwnego, że częstość bądź intensywność niektórych sygnałów koreluje z poziomem T. Do takich sygnałów należą np. plamy statusu (intensywnie zabarwione upierzenie na piersi u wielu gatunków ptaków) (Evans et al. 2000; Gonzalez et al. 2001), informujące o zdolności samca do walki (Searcy & Nowicki 2005). Stwierdzono jednak, że sygnalizowanie wysokiego statusu nie jest powiązane z poziomem T w trakcie pierzenia, tj. wtedy gdy plamy powstają (Buchanan et al. 2001), i nie prowadzi do obniżenia wydolności immunologicznej samców (Buchanan et al. 2003). W przeciwieństwie do plam statusu sygnały akustyczne nadają się doskonale do przenoszenia chwilowych informacji o motywacji albo o agresywności osobnika. U wielu gatunków poziom T podczas sezonu rozrodczego wpływa na intensywność śpiewu (Chandler et al. 1994; Enstrom et al. 1997; Hunt et al. 1997; Silverin 1980; Van Duyse et al. 2000). Wykazano także, że śpiew może oddziaływać zwrotnie na poziom T (Nelson 2005). Na przykład u samców pasówki śpiewnej (*Melospiza melodia*) stężenie T wzrastało istotnie zaledwie po 10 minutach od interakcji agresywnej, przy czym efekt ten był najsilniejszy, kiedy gospodarz mógł zarówno widzieć jak i słyszeć intruza (Wingfield & Wada 1989). Wiele

sygnałów akustycznych to sygnały o charakterze agresywnym informujące o motywacji samca lub groźbie ataku (Anderson et al. 2007; Searcy et al. 2006; Vehrencamp 2001). Ich niewielkie koszty efektywności i silne oddziaływanie skłaniają do zaakceptowania, iż są one stabilizowane kosztami zależnymi od odbiorcy (Searcy & Beecher 2009; Vehrencamp 2000). Niewiele jednak wiadomo jaki wpływ na ich powstawanie ma T.

W poprzednich rozdziałach (II, III) opisano dwa sygnały akustyczne, wykorzystywane przez samce derkacza w interakcjach agresywnych. Postulowano, że rytm derkania jest sygnałem konwencjonalnym agresywnej motywacji samca. Wcześniejsze obserwacje wykazały, że większe samce mają tendencję do derkania w sposób bardziej agresywny (z rytmem przerywanym), ale nie wykazano związku między rytmem derkania i poziomem T (Osiejuk et al. 2004). Wykazano jednak, że poziom T zmienia się istotnie w trakcie sezonu rozrodczego. Dlatego nie jest jasne czy i jaki wpływ na krótkotrwałe zmiany rytmu derkania mogą mieć zmiany poziomu T. Ponieważ inwestycja w wielkość ciała i w utrzymanie wysokiego poziomu T jest kosztowna, osobnik silny musiał wcześniej dużo zainwestować by móc w ogóle posługiwać się sygnałem agresywnym, nawet jeśli ponosiłby dodatkowy koszt związany z odpowiedzią rywala. Problem ten można rozstrzygnąć eksperymentalnie badając czy związek między rytmem derkania i poziomem T jest przyczynowy czy też dopuszcza manipulację odbiorcą przez „blef”. Drugi z opisanych sygnałów, ciche pianie, jest zdecydowanie silniejszym predyktorem ataków niż rytm derkania, co może wskazywać na ściślejszy związek tego sygnału z agresją w ogóle, a więc i z poziomem T. W dotychczasowych badaniach nad wiarygodnością cichych wokalizacji nie uwzględniano jednak roli hormonów.

Podstawowym celem badań zaprezentowanych w tym rozdziale było sprawdzenie wpływu eksperymentalnej manipulacji poziomem T na rytm derkania i na intensywność piania oraz określenie wpływu T na terytorialne zachowania samców derkacza w trakcie sezonu lęgowego. W sparowanych eksperymentach manipulowano naturalnym stężeniem T oraz blokowano receptory androgenów. Badano reakcje samca, przy uwzględnieniu jego podstawowych parametrów biometrycznych, imitując wtargnięcie intruza na terytorium.

METODY

Eksperymenty z playbackiem (n = 78) przeprowadzono w Kampinoskim Parku Narodowym (centrum obszaru badawczego: 20°23'E i 52°19'N) od 19 maja do 12 czerwca 2010 roku na próbie n = 39 samców.

Przygotowanie głosów do odtwarzania w terenie i przebieg eksperymentów

W sumie użyto 78 próbek głosów pochodzących od różnych osobników (nagrań dokonano w roku 2008 około 250 km NE). Użyto próbek głosów o ujednoczonej amplitudzie (96 ± 5 dB SPL na 1 m, naturalna amplituda) i rytmie (średnia \pm SD = $0,85 \pm 0,02$). Do odtwarzania playbacków użyto odtwarzacza Creative ZEN, podłączonego do bezprzewodowego głośnika (*SEKAKU WA-320, Taichung, ROC Taiwan*) z 20 W wzmacniaczem (rozpiętość częstotliwości 50–15000 Hz). Do nagrywania użyto jednego dookólnego mikrofonu, podłączonego do magnetofonu (*Marantz PMD 661*).

Do testowania reakcji samców zastosowano tzw. playback interaktywny (Dabelsteen & McGregor 1996). Istota tej metody polega na tym, że to sam obiekt a nie badacz jest „odpowiedzialny” za przebieg eksperymentu. Przed każdym zabiegiem głośnik umieszczono <0,5 m nad ziemią w niewielkiej odległości od derkającego samca. Nie podchodzono na odległość mniejszą niż 5 m, ale jednocześnie starano się osiągnąć taką odległość by samiec odebrał głos intruza jako bliski. Eksperymenty trwały 5 minut, licząc od momentu rozpoczęcia odtwarzania głosu. Odtwarzanie głosu rozpoczynano tylko jeśli badany ptak derkał i kontynuowano tak długo jak derkał + 10 s. Jeśli ptak derkał przez cały eksperyment, głos odtwarzano także przez cały eksperyment. Jeśli ptak zamilknął z chwilą rozpoczęcia playbacku, odtwarzanie głosu trwało tylko 10 s i rozpoczynało się ponownie z chwilą wznowienia derkania (po około 2 s). Playbacku nie przerywano, jeśli ptak przerwał derkanie i wznowił je w ciągu 10 s.

Eksperymenty i zabiegi

Samce przydzielono losowo do 4 grup eksperymentalnych: 1) ptaków odławianych i zaopatrywanych w podskórny implant, uwalniający testosteron (grupa T, n = 10); 2)

ptaków odławianych i zaopatrywanych w podskórny implant, uwalniający flutamid (antyandrogen) (grupa F, n = 10); 3) ptaków odławianych i zaopatrywanych w podskórny pusty implant (grupa P (placebo), n = 9); 4) ptaków nieodławianych (grupa K (kontrola), n = 10). Każdego samca testowano dwukrotnie w odstępie dwóch dni. Podczas pierwszej nocy wykonywano eksperyment z playbackiem (E1) i odławiano samca (z wyjątkiem grupy K). Podczas trzeciej nocy: powtarzano eksperyment z playbackiem (E2) i ponownie odławiano samca (z wyjątkiem grupy K). Analizowano cztery zachowania samców: rytm derkania przed eksperymentem (Rycina 1), liczba piał podczas eksperymentu (Rycina 3), liczba ataków podczas eksperymentu i podejście do głośnika w trakcie eksperymentu (0 – pozostał na miejscu lub oddalił się, 1 – zbliżył się). Pomiarów rytmu dokonywano obliczając średni rytm z 10 kolejnych głosów (definicja rytmu - patrz rozdział I).

Ptaki odławiano w sieci ornitologiczne. Podczas pierwszego odłowienia: samce obrączkowano, pobierano im krew (100–200 μ l z żyły ramieniowej, igła 0,5 + kapilara) do próbek z heparyną, mierzono je i warzono oraz wszczepiano im implant (w fałdzie skórnym, równoległe do kości ramieniowej; igła 1,8). Mierzono: długość skrzydła, długość skoku, długość dzioba (od czubka szczęki do piór, między nozdrzami), wysokość dzioba (u nasady), długość głowy (od podstawy kości potylicznej do nasady dzioba przy nozdrzach), długość palca środkowego (bez pazura, różnica długości skoku z palcem i skoku bez palca). Podczas drugiego odłowienia samcom pobierano krew. W sumie odłowiono ponownie n = 12 ptaków, po n = 4 dla każdej z trzech grup zabiegowych gdzie zakładano odłowy. Mniejsza liczba ptaków odłowionych ponownie wynikała ze zdecydowanie większej ostrożności samców podczas E2. Powyższe procedury najprawdopodobniej były nieszkodliwe dla ptaków, ponieważ odłowione osobniki odzywały się w krótkim czasie po wypuszczeniu. Wśród ponownie odłowionych ptaków nie wykryto także śladów infekcji po wprowadzonych implantach. Ptaki z grup P, T i F, których nie udało się ponownie odłowić oraz wszystkie ptaki z grupy K zidentyfikowano na podstawie struktur PPD (Rycina 2).

Implanty silikonowe (RX-50 Medical Grade Tubing, Dow Corning; długość 15 mm; średnica zew. 0,7 mm; średnica wew. 0,4 mm) napełniano krystalicznym testosteronem (17 β -Hydroxy-3-oxo-4-androstene; Sigma-Aldrich, nr kat. T1500) lub krystalicznym

flutamidem (2-Methyl-N-(4-nitro-3-[trifluorometyl]fenyl)propanamid; Sigma-Aldrich, nr kat. T9397) za pomocą pompy próżniowej. Końce implantów (także pustych) zaklejano medycznym klejem silikonowym (NuSil, MED-1000) na długości ok. 1 mm z każdej strony, tak że substancja czynna wypełniała tylko ok. 13 mm implantu. Ilość substancji czynnej na implant wynosiła $3 \pm 0,1$ mg (średnia \pm SD).

Pomiar stężenia testosteronu

W ciągu 4 godzin od pobrania krwi odwirowywano, zbierano plazmę i zamrażano ją w temperaturze -20°C do czasu analizy. Poziom testosteronu analizowano używając komercyjnego testu immunoenzymatycznego (ELISA) (DRG Testosterone ELISA (EIA-1559)). Test ten charakteryzuje się niskim oddziaływaniem z innymi androgenami (dihydrotestosteron - 8%, androstenedion - 9%). Plazmy nie rozcieńczano. Podczas analizy postępowano dokładnie z wytycznymi producenta testu. Do odczytywania poziomu absorpcji użyto czytnika Sunrise Absorbance Reader (TECAN). Stężenie hormonu określano na podstawie krzywej standardowej, wykreślonej przy pomocy 5-parametrowej funkcji logistycznej (dopasowanie do stężeń standardowych $R^2 = 0.998$) (SigmaPlot 11.0). Czulość użytego testu wahała się między 0,083 - 16 ng/ml a otrzymane wyniki mieściły się w przedziale 1,169 - 17,166 ng/ml. Jeden pomiar z wynikiem powyżej górnego progu czulości testu ustawiono na wartość maksymalną testu (16 ng/ml). Współczynnik zmienności (CV) wewnątrz testu wynosił 4,54%.

Analiza statystyczna

Różnice stężeń testosteronu analizowano porównując średnie brzegowe między grupami eksperymentalnymi (P, T, F) i eksperymentami (E1, E2) we wszystkich kombinacjach, korygując istotność wyników poprawką Sidaka (Zar 2010). Średnie brzegowe wyliczono za pomocą uogólnionych równań estymujących (GEE), przy uwzględnieniu sparowania eksperymentów E1 i E2. Pomiarów biometrycznych między grupami eksperymentalnymi (pomiarów dokonano raz po E1) porównano analizą wariancji. Normalność zmiennych sprawdzono testem Shapiro-Wilka ($\alpha = 0,05$).

Wpływ stężenia testosteronu i cech biometrycznych na zachowania samców przetestowano uogólnionym modelem liniowym (GzLM) (McCullagh & Nelder 1989),

przy zastosowaniu regresji krokowej postępującej. Rytm derkania przybliżano rozkładem normalnym (po transformacji logarytmicznej), częstość piania i ataków rozkładem Poissona (z logarytmiczną funkcją wiążącą), podchodzenie do głośnika rozkładem dwumianowym (z logistyczną funkcją wiążącą).

Do analizy wpływu zabiegów eksperymentalnych na zachowania samców użyto GEE (rozszerzenie GzLM dla powtarzanych pomiarów), obliczając średnie brzegowe i porównując je we wszystkich kombinacjach (korygując istotność wyników poprawką Sidaka). W celu zbadania wpływu odławiania samców na otrzymane wyniki odejmowano wartość analizowanej zmiennej zależnej z E1 od wartości z E2 i otrzymane różnice w dwóch grupach (K i P, T, F razem) porównywano testem nieparametrycznym (brak normalności zmiennych).

Do analizy statystycznej wykorzystano program SPSS (PASW statistics 18). Wszystkie wartości P są prawdopodobieństwami dwustronnymi.

WYNIKI

Zróźnicowanie parametrów biometrycznych i poziomu testosteronu

Wstępne pomiary nie wykazały różnic stężenia testosteronu między grupami eksperymentalnymi (średnia \pm SE [ng/ml]; T: $7,59 \pm 1,28$; F: $6,09 \pm 1,21$; P: $8,83 \pm 1,75$; T—P: Sidak, $P = 0,919$; T—F: Sidak, $P = 0,863$; F—P: Sidak, $P = 0,732$). Podczas pomiarów końcowych (3 noc) samce z grupy T miały wyższy poziom testosteronu niż samce z pozostałych grup (średnia \pm SE [ng/ml]; T: $8,80 \pm 1,31$; F: $3,18 \pm 1,10$; P: $3,15 \pm 2,26$). Różnica między samcami T i P była jednak nieistotna (T—P: Sidak, $P = 0,243$; T—F: Sidak, $P = 0,014$; F—P: Sidak, $P = 1,0$), co prawdopodobnie wyniknęło z niewielkiej liczby ponownie odłowionych samców. Brak różnicy między samcami F i P był spodziewany, ponieważ flutamid nie wywołuje zaprzestania wydzielania testosteronu, ale blokuje receptory androgenów (Alonso-Alvarez et al. 2007; Hegner & Wingfield 1987; Schwabl & Kriner 1991; Van Roo 2004).

Wstępne pomiary nie wykazały także różnic między grupami eksperymentalnymi odnośnie: długości skrzydła ($F_{2, 26} = 2,56$; $P = 0,097$), długości skoku ($F_{2, 26} = 0,05$; $P = 0,952$), długości dzioba ($F_{2, 26} = 0,06$; $P = 0,940$), wysokości dzioba ($F_{2, 26} = 2,22$; $P =$

0,129), długości głowy ($F_{2, 26} = 0,35$; $P = 0,708$), długości palca ($F_{2, 26} = 2,97$; $P = 0,069$) oraz wagi samców ($F_{2, 26} = 1,55$; $P = 0,231$).

Reakcje samców przed odławianiem i po wprowadzeniu implantu

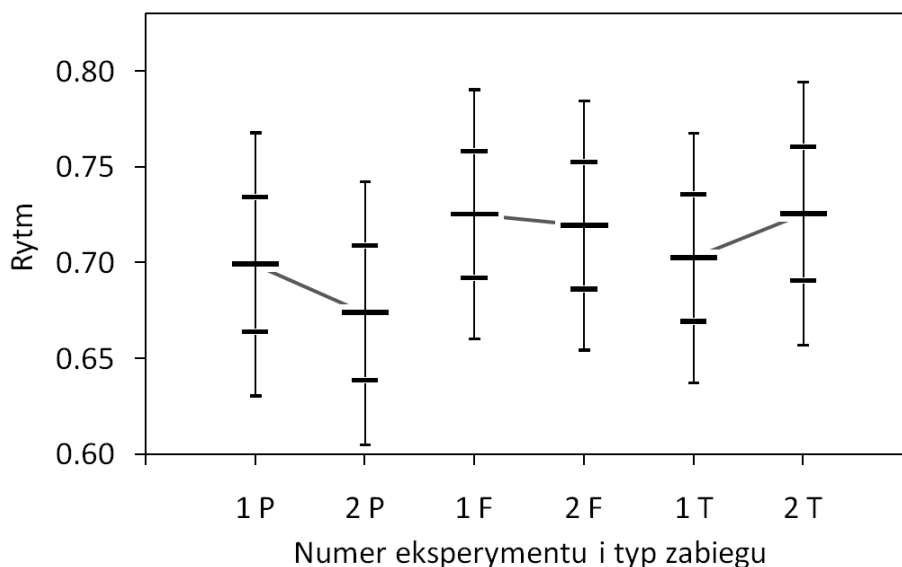
By sprawdzić jaki jest związek między parametrami biometrycznymi oraz stężeniem testosteronu w plazmie krwi samców i ich zachowaniami podczas interakcji (tj. przed zabiegiem wprowadzenia implantu), wykonano cztery regresje krokowe, z ośmioma współzmiennymi (długość skrzydła, długość skoku, długość dzioba, wysokość dzioba, długość głowy, długość palca, waga oraz stężenie testosteronu), dla każdej z czterech zmiennych zależnych (rytm derkania, liczba piał, podejście, liczba ataków) osobno (Tabela 4.1). Żadna ze współzmiennych nie miała istotnego wpływu na rytm derkania oraz na prawdopodobieństwo podejścia (Tabela 4.1). Na liczbę piał istotny wpływ miały: długość palca, waga, długość skoku i długość dzioba natomiast na liczbę ataków istotny wpływ miały długości: głowy, skrzydła i dzioba (Tabela 4.1).

Tabela 4.1. Wpływ parametrów biometrycznych i stężenia T w plazmie na sposób sygnalizacji i agresywne zachowania samców.

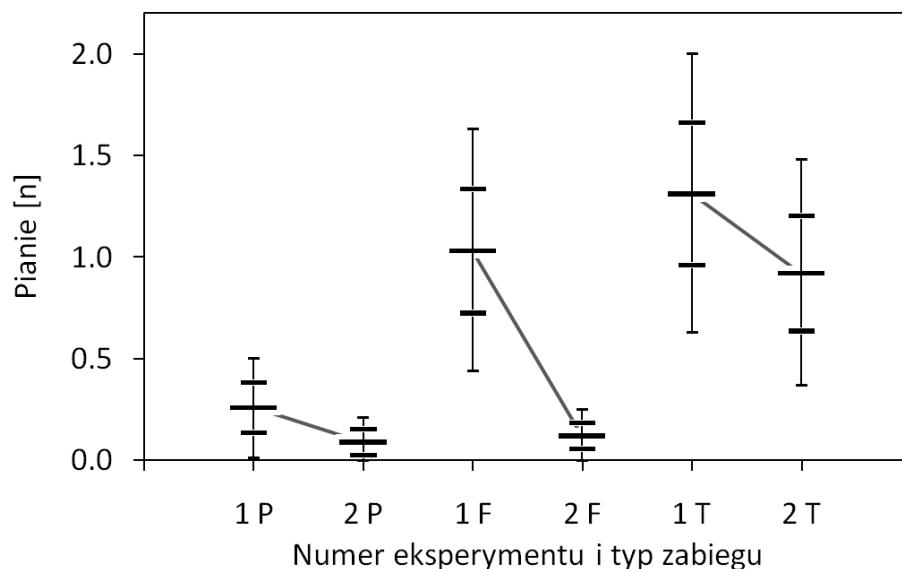
Zmienna zależna	Rytm		Pianie		Podejście		Ataki	
	relacja	<i>P</i>	relacja	<i>P</i>	relacja	<i>P</i>	relacja	<i>P</i>
Skok	/		+ (3)	0,035	/		/	
Skrzydło	/		/		/		- (2)	0,009
Dziób-długość	/		+ (4)	0,049	/		+ (3)	0,013
Dziób-wysokość	/		/		/		/	
Waga	/		+ (2)	0,001	/		/	
Głowa	/		/		/		+ (1)	<0,001
Palec	/		- (1)	<0,001	/		/	
Testosteron	/		/		/		/	

(+ -) — kierunek zależności, (#) — kolejność wprowadzania współzmiennych w modelach regresji krokowej postępującej, / — brak istotnego wpływu.

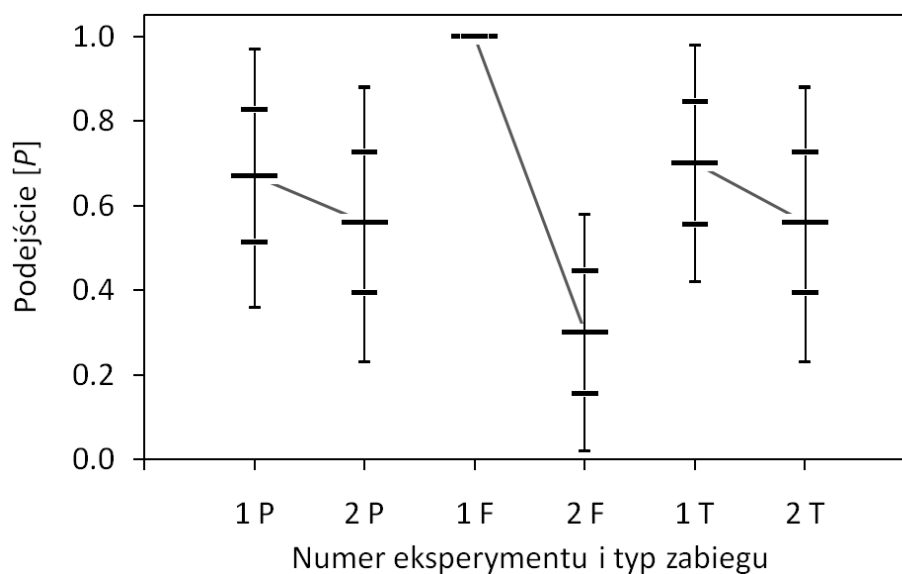
By sprawdzić jaki wpływ na zachowanie samców podczas interakcji miały wykonane zabiegi, porównano zachowania samców sprzed i po wprowadzeniu implantu w trzech grupach eksperymentalnych (P, F, T), uwzględniając jednocześnie współzmiennie istotnie powiązane z danym zachowaniem (Tabele 4.1). Rytm nie różnił się istotnie ani między dwoma eksperymentami dla danego samca ani między grupami eksperymentalnymi (czyli dla różnych samców) (wszystkie $P > 0,99$) (Rycina 15). Częstość piał nie zmieniła się istotnie wśród samców z grup T (Sidak, $P = 0,809$) i P (Sidak, $P = 0,708$), natomiast zmniejszyła się wśród samców z grupy F (Sidak, $P = 0,018$) (Rycina 16). Analogicznie, prawdopodobieństwo podejścia nie zmieniło się istotnie wśród samców z grup T (Sidak, $P = 0,986$) i P (Sidak, $P = 0,986$), natomiast zmniejszyło się wśród samców z grupy F (Sidak, $P < 0,001$) (Rycina 17). Częstość ataków spadła we wszystkich grupach eksperymentalnych (Sidak, $P = 0,001$), choć spadki te były nieistotne dla każdej z grup z osobna (T: Sidak, $P = 0,108$; F: Sidak, $P = 0,154$; P: Sidak, $P = 0,154$) (Rycina 18).



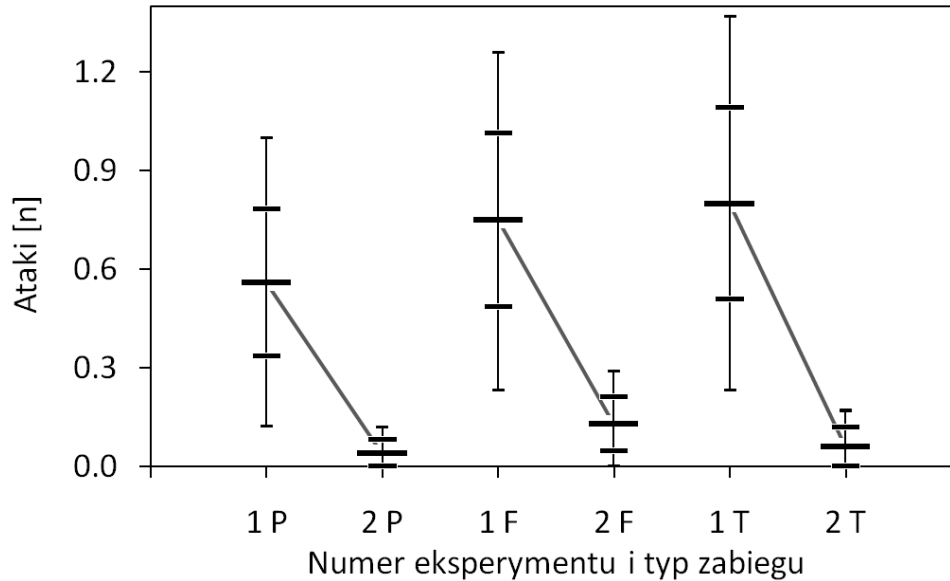
Rycina 15. Zmiana rytmu między eksperymentami (1 – E1, 2 – E2) w trzech grupach samców poddanych różnym zabiegom. P – placebo, F – wszczepiony implant zawierający flutamid, T – wszczepiony implant zawierający testosteron. Wykres przedstawia średnie \pm SE \pm 95% przedziały ufności.



Rycina 16. Zmiana częstości piania między eksperymentami (1 – E1, 2 – E2) w trzech grupach samców poddanych różnym zabiegom. P – placebo, F – wszczepiony implant zawierający flutamid, T – wszczepiony implant zawierający testosteron. Wykres przedstawia średnie \pm SE \pm 95% przedziały ufności.



Rycina 17. Zmiana prawdopodobieństwa podejścia do głośnika między eksperymentami (1 – E1, 2 – E2) w trzech grupach samców poddanych różnym zabiegom. P – placebo, F – wszczepiony implant zawierający flutamid, T – wszczepiony implant zawierający testosteron. Wykres przedstawia średnie \pm SE \pm 95% przedziały ufności.



Rycina 18. Zmiana częstości ataków między eksperymentami (1 – E1, 2 – E2) w trzech grupach samców poddanych różnym zabiegom. P – placebo, F – wszczepiony implant zawierający flutamid, T – wszczepiony implant zawierający testosteron. Wykres przedstawia średnie \pm SE \pm 95% przedziały ufności.

Wpływ odławiania na zachowanie samców

By przeanalizować jaki wpływ na reakcje samców miało ich odławianie, porównano zmiany zachowań między pierwszym i drugim eksperymentem (E2 - E1) u samców odławianych (grupy T, F i P razem) i nieodławianych (grupa K). Zmiany zachowań między E1 i E2 u samców odławianych nie odbiegały istotnie od zmian zachowań samców odławianych (Rytm – Test U : $U = 102$; $P = 0,208$; Pianie: $U = 120,5$; $P = 0,518$; Ataki: $U = 109$; $P = 0,304$; Podejście – χ^2 z poprawką Yatesa: $\chi^2_2 = 0,341$; $P = 0,843$ ($df = 2$: porównano wzrosty, spadki i braki zmian częstości podejść dla obu grup).

DYSKUSJA

Powyższe wyniki nie wykazały zależności między rytmem derkania i wyjściowym poziomem T samca. Nie wykazano także by samce o sztucznie podwyższonym poziomie T i samce o blokowanych receptorach androgenów zmieniały rytm derkania. Wynik ten stanowi potwierdzenie wcześniejszych całosezonowych badań (Osiejuk et al. 2004).

Wpływ T na zachowanie polega głównie na przesuwaniu zasobów z funkcji przeżyciowych na funkcje rozrodcze (włączając te związane z rywalizacją) (Hau 2007; Kurvers et al. 2008). U ptaków zmiana tego typu ma miejsce wraz z rozpoczęciem sezonu rozrodczego i w przypadku samców ma związek np. z formowaniem się terytoriów. Jednym z przejawów terytorializmu derkacza jest jego donośny głos. Można zatem przypuszczać, że wpływ T na derkanie ogranicza się do wczesnej fazy sezonu rozrodczego i że bardziej prawdopodobny jest wpływ T na intensywność derkania niż na rytm, podobnie jak ma to miejsce w przypadku śpiewu u Oscines (Hunt et al. 1997).

We wcześniejszych badaniach wykazano, że przy uwzględnieniu zmienności sezonowej, rytm jest skorelowany pozytywnie z wielkością ciała (Osiejuk et al. 2004). Powyższe wyniki nie wykazały związku rytmu z żadnym z analizowanych parametrów biometrycznym. Rytm cechuje się charakterystyczną U-kształtną zmiennością sezonową, z najwyższymi wartościami w pierwszej dekadzie maja i w drugiej dekadzie lipca i najniższymi na przełomie maja i czerwca (Osiejuk et al. 2004). Ponieważ powyższe badania przeprowadzono w trzeciej dekadzie maja i pierwszej dekadzie czerwca, jest prawdopodobne, że przyczyną negatywnego wyniku było zastosowanie innej skali czasu do badania tego samego zjawiska.

W odniesieniu do sygnałów konwencjonalnych stabilizowanych kosztami konfliktów z rywalami, zasadnicze znaczenie dla samooceny samca i decyzji o sygnalizacji takiej a nie innej motywacji powinna mieć wielkość ciała. Wielkość ciała wpływa bezpośrednio lub pośrednio na wynik konfliktu, gdzie osobnik większy z reguły wygrywa z osobnikiem mniejszym (Bradbury & Vehrencamp 1998). Jednocześnie jednak nadawca sygnału konwencjonalnego, z racji jego arbitralności, powinien mieć zupełną dowolność w doborze sygnału, biorąc pod uwagę jedynie ewentualne konsekwencje swojego działania (Enquist 1985; Guilford & Dawkins 1995). Ponieważ rytm derkania zależy od wielkości osobnika w dłuższej skali czasu (Osiejuk et al. 2004), ale nie zależy od wielkości osobnika w krótszej skali czasu (wyniki), można dojść do wniosku, że w skali sezonu rytm odzwierciedla status samca natomiast w skali interakcji informuje o nastawieniu osobnika do konkretnych okoliczności. W tym sensie ogólnie-sezonowy rytm jest sygnałem wiarygodnym, ponieważ status jest wypracowywany na drodze interakcji z konkurentami, a wielkość samca powinna być istotnym predyktorem statusu.

Chwilowy rytm z kolei jest sygnałem wiarygodnym, ponieważ stanowi bodziec do reakcji odwetowej dla konkretnego odbiorcy, w ściśle sprecyzowanych okolicznościach. A zatem rytm nie jest ograniczony przez wielkość ciała, gdyż wielkość ciała nie uniemożliwia blefowania, pomimo że w dłuższej skali czasu pozwala na ogólne scharakteryzowanie osobnika. Całosezonowa zależność między rytmem i wielkością ptaka (Osiejuk et al. 2004) wskazuje, że pomimo dużej zmienności rytmu w trakcie sezonu, samce przeciętnie sygnalizują motywację, która odzwierciedla ich rzeczywisty status.

W przeciwieństwie do rytmu derkania częstość piał spadała u samców z blokowymi receptorami androgenów, pomimo że nie zależała ani od poziomu T przed zabiegami ani od zmiany T między zabiegami. Wynika z tego, że pewne stężenie androgenów jest niezbędne by samiec mógł piał w ogóle, choć nie jest wcale pewne czy tym androgenem jest T (np. DHEA - Hau et al. 2004; Soma & Wingfield 2001). Indywidualne różnice nie wynikały ze stężenia T, ale mogły wynikać np.: z różnic czułości receptorów androgenów (Nelson 2005), ze zróżnicowanej aktywności aromatazy przekształcającej T w estradiol (Silverin et al. 2004), stężenia prolaktyny (Sockman et al. 2004), kortykosterydów (Guminski et al. 1997; Van Duyse et al. 2004), wazotocyny (AVT), wazoaktywnego peptydu jelitowego (VIP) (Goodson 1999) lub doświadczenia (Miczek & Fish 2005). Wielokrotnie wykazano, że konwersja T do estradiolu w mózgu ma krytyczne znaczenie dla aktywacji agresywnego zachowania u ptaków (Hau et al. 2000; Schlinger & Callard 1990; Soma et al. 2000). Powszechnym zjawiskiem jest wysoka korelacja między okołorocznymi zmianami stężenia T w plazmie i zachowaniami terytorialnymi i agresywnymi (Wingfield & Silverin 2002). Z drugiej strony, w szczytach sezonów reprodukcyjnych poziomy indywidualnej aktywności behawioralnej są zwykle niezwiązane ze stężeniem T w plazmie (Gwinner & Gwinner 1994; Hunt et al. 1997; McDonald et al. 2001; Saino & Møller 1995; Schwabl et al. 2005), co wskazuje, że T jest dostępny w ilościach przekraczających stężenia niezbędne do aktywacji zachowań, których kontrola będzie musiała podlegać innym czynnikom (Schwabl et al. 2005; Silverin et al. 2004).

Ponieważ pianie jest silnym predyktorem ataków (patrz Rozdział III), wśród samców z grupy F należałoby spodziewać się podobnego spadku liczby ataków jak spadku liczby piał. Otrzymane wyniki są jednak niejasne. Bez względu na typ zabiegu samce

atakowały zdecydowanie rzadziej podczas E2 niż E1 (Rycina 18). Wydaje się, że niejednoznaczność ta wyniknęła z wyraźnie większej ostrożności ptaków odławianych podczas E2. Przemawia za tym fakt, iż pomimo wzmożonych wysiłków, jedynie 40% samców udało się odłowić ponownie. By potwierdzić wpływ flutamidu na spadek agresji u derkacza, przy jednoczesnym wyeliminowaniu nadmiernej ostrożności ptaków odławianych, zamiast liczby ataków na głośnik wzięto pod uwagę jedynie podejście w kierunku głośnika. Wyniki wyraźnie potwierdziły spadek agresywności u samców z blokowanymi receptorami androgenów i brak wpływu suplementacji T na agresję samców, co pasuje dokładnie do przedstawionej wyżej zmienności w częstości piał. Tak więc pianie jest sygnałem agresywnym, uzależnionym od pewnego minimalnego poziomu androgenów, ale już niezależnym od zmian poziomu T.

Pianie, podobnie jak liczba ataków, zależało także od niektórych parametrów biometrycznych. Szczególnie ważny wydaje się wpływ pozytywny wagi oraz długości skoku, wskazujący na powiązanie agresywności samca z jego wielkością. Negatywny wpływ długości palca jest trudniejszy do interpretacji. Być może rzeczywiste znaczenie ma proporcja długości skoku do długości palca. Należy jednak pamiętać, że z uwagi na duże wzajemne skorelowane parametrów biometrycznych (na wielu poziomach interakcji), wpływ każdego z nich może w rzeczywistości wynikać z powiązań z pozostałymi parametrami.

Zgodnie z hipotezą wyzwania [*ang. challenge hypothesis*] (Wingfield 1988; Wingfield et al. 1987; Wingfield et al. 1990) poziom T samców zależy od częstości interakcji agresywnych z rywalami (patrz także - Scriba & Goymann 2010). Samce derkacza nie opiekują się potomstwem, są poligyniczne, odbywają gody w systemie luźnych tokowisk i są bardzo agresywne. Ich poziom androgenów w trakcie sezonu rozrodczego powinien być zatem względnie wysoki (choć nie ma danych na temat stężenia T u derkacza poza sezonem rozrodczym). U takich gatunków T ma z reguły jedynie znaczenie permissywne dla agresji. Najprawdopodobniej T jest istotny jedynie podczas wstępnej fazy okresu rozrodczego tj. w trakcie ustalania terytoriów i budowania relacji z sąsiadami (Schwabl et al. 2005).

PODSUMOWANIE

Poniższe zestawienie podsumowuje najważniejsze wyniki i wnioski z czterech eksperymentów, które zaprezentowano w kolejnych rozdziałach.

Rozdział I

1. Wewnętrzna pulsacyjna struktura sylab (czas upływający między kolejnymi szczytami amplitudy – pulsami, tzw. PPD) pozwala na bardzo precyzyjne rozróżnienie między samcami.
2. Użycie pierwszych 15 PPD pozwoliło na poprawne sklasyfikowanie przeszło 93% sylab, przy czym sprawność metody rosła wraz z odległością dla głosów przechodzących przez roślinność i malała wraz z odległością dla głosów rozchodzących się nad roślinnością.
3. Potencjał PPD do kodowania osobniczego w odległości 100 m od głośnika był wyższy dla głosów nagrywanych przy podłożu niż na 250 cm, co wskazuje na doskonałe przystosowanie głosu derkacza do przekazywania informacji o tożsamości osobnika w gęstym środowisku blisko podłoża.

Rozdział II

1. Samce reagowały bardziej agresywnie na playbacki z rytmem przerywanym niż monotonnym, co potwierdziło, że rytm derkania jako sygnał jest stabilizowany kosztem odwetu.
2. Samce derkające z rytmem przerywanym były bardziej agresywne niż samce derkające z rytmem monotonnym, co dowiodło, że rytm derkania sygnalizuje agresywną motywację samca.
3. Reakcje samców na playbacki o różnym rytmie derkania były zgodne z konwencjonalną strategią sygnalizowania.
4. Przekaz informacji zawartej w rytmie derkania bazuje na prostej gramatyce syntaktycznej a znaczenie poszczególnych sygnałów jest arbitralnie powiązane z ich formą.

Rozdział III

1. Ciche głosy (pianie), wytwarzane podczas interakcji konfliktowych, informują wiarygodnie o groźbie ataku ze strony nadawcy. Samce piejące atakowały głośnik istotnie częściej niż samce niepiejące, co dowiodło agresywnej funkcji tego sygnału. Reakcje samców na obecność piania w playbacku dowiodły, że samce rozpoznają ten sygnał i rozumieją jego znaczenie.
2. Pianie jest funkcjonalnym odpowiednikiem cichych piosenek ptaków śpiewających. Fakt wykorzystywania sygnałów o podobnej formie i w podobnym kontekście u ptaków z tak odległych grup systematycznych jak chruściele (Rallidae) i ptaki śpiewające (Oscines) może sugerować, że wytwarzanie cichych wokalizacji jest szczególnie korzystne podczas interakcji agresywnych. Zasugerowano, że niewielka odległość od odbiorcy i niska amplituda sygnału mają na celu uniknięcie podsłuchiwania i ograniczenie kosztów zależnych od odbiorcy.

Rozdział IV

1. Rytm derkania nie zależał od poziomu testosteronu przed eksperymentem ani od sztucznej suplementacji testosteronem. Na rytm nie miało wpływu także blokowanie receptorów androgenów. Wynik ten wskazuje na brak ograniczeń fizjologicznych (w odniesieniu do testosteronu) w doborze rytmu derkania przez samce.
2. Częstość piał oraz poziom agresji samców spadały u samców z blokowanymi receptorami androgenów, pomimo że nie zależały ani od poziomu testosteronu przed zabiegami ani od zmiany poziomu testosteronu między zabiegami. Wynik ten wskazuje na jedynie permissywne znaczenie androgenów dla agresji i sygnałów z nią powiązanych.

PODZIĘKOWANIA

Tomaszowi Osiejukowi za pomoc i współpracę, bez których ta praca nigdy by nie powstała. Michałowi Budce i Michałowi Skierczyńskiemu za pomoc w trakcie prac terenowych. Bogumile Olech za pomoc w organizacji badań w Kampinoskim Parku Narodowym. Dawidowi Diduszko za wielokrotną pomoc w trakcie przygotowań do badań w terenie.

Dr Mirosławie Dabert i mgr Urszuli Baraniak za pomoc i udostępnienie laboratorium Wydziałowej Pracowni Techniki Biologii Molekularnej. Prof. dr hab. Lubomirze Burchardt oraz prof. dr hab. Wiesławie Jarmuszkiewicz za udostępnienie sprzętu niezbędnego do realizacji badań.

Praca naukowa finansowana ze środków na naukę Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego w latach 2007-09 (projekt nr N304 112 32/4110) i 2009-10 (projekt nr N N303 423836).

Badania prowadzone były na podstawie wymaganych zgód i zezwoleń, tj. Uchwały nr 73/2007 Lokalnej Komisji Etycznej do Spraw Doświadczeń na Zwierzętach w Poznaniu, Decyzji nr DOPpn-4102-67/4306/10/RS Ministra Środowiska z dn. 25.01.2010 r., Decyzji nr DOPozgiz-4200/III-243/1607/09/km Generalnego Dyrektora Ochrony Środowiska i Decyzji nr DE-0604/4/10 Dyrektora Kampinoskiego Parku Narodowego.

Bibliografia

- Adams, E. & Mesterton-Gibbons, M. 1995 The cost of threat displays and the stability of deceptive communication. *Journal of theoretical Biology* **175**, 405-421.
- Adkins-Regan, E. 2005 *Hormones and animal social behavior*. Monographs in behavior and ecology. Princeton: Princeton University Press.
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Faivre, B., Chastel, O. & Sorci, G. 2007 Testosterone and oxidative stress: the oxidation handicap hypothesis. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **274**, 819-825.
- Anderson, M. 1986 Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* **40**, 804-816.
- 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., Peters, S. & Nowicki, S. 2008 Soft song in song sparrows: acoustic structure and implications for signal function. *Ethology* **114**, 662-676.
- Aubin, T. & Jouventin, P. 1998 Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **265**, 1665-1673.
- Aubin, T., Mathevon, N., da Silva, M. L., Vielliard, J. M. E. & Sebe, F. 2004 How simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **76**, 335-344.
- Ballentine, B., Searcy, W. A. & Nowicki, S. 2008 Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour* **75**, 693-703.
- Balthazart, J. 1983 Hormonal correlates of behavior. W *Avian Biology*, vol. 7 (red. D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes), str. 221-365. New York: Academic Press.
- Beletsky, L. D., Gori, D. F., Freeman, S. & Wingfield, J. C. 1995 Testosterone and polygyny in birds. *Current Ornithology* **12**, 1-41.
- Bell, G. 1978 Handicap principle in sexual selection. *Evolution* **32**, 872-885.

- Bergstrom, C. T. & Lachmann, M. 1998 Signaling among relatives. III. Talk is cheap. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**, 5100-5105.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998 *Principles of animal communication*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Brumm, H. & Naguib, M. 2009 Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Advances in the Study of Behavior* **40**, 1-33.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R. & Goldsmith, A. R. 2003 Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 50-59.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R., Goldsmith, A. R. & Bryant, D. M. 2001 Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **268**, 1337-1344.
- Burghardt, G. M. 1970 Defining "communication". W *Communication by Chemical Signals. Vol 1 of Advances in Chemoreception* (red. J. W. Johnston, D. G. Moulton & A. Turk), str. 5-18. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002 *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. New York: Springer.
- Catchpole, C. K. 1996 Song and female choice: good genes and big brains? *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 358-360.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 1995 *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Chandler, C. R., Ketterson, E. D., Nolan, V. & Ziegenfus, C. 1994 Effects of testosterone on spatial activity in free-ranging male dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour* **47**, 1445-1455.
- Chappell, M. A., Zuk, M., Kwan, T. H. & Johnsen, T. S. 1995 Energy cost of an avian vocal display: crowing in red junglefowl. *Animal Behaviour* **49**, 255-257.
- Charnov, E. L. & Krebs, J. R. 1975 The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *American Naturalist* **109**, 107-112.

- Clucas, B. A., Freeberg, T. M. & Lucas, J. R. 2004 Chick-a-dee call syntax, social context, and season affect vocal responses of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**, 187-196.
- Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D. 1979 The roaring of red deer and the evolution of honest advertising. *Behaviour* **69**, 145-170.
- Collins, S. 2004 Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. W *Nature's Music. The Science of Birdsong* (red. P. Marler & H. Slabbekoorn), str. 39-79. San Diego, London: Elsevier Academic Press.
- Cosens, S. E. & Falls, J. B. 1984 A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **15**, 161-170.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. 1980 *Birds of the Western Palearctic*. Oxford: Oxford University Press.
- Crockford, C. & Boesch, C. 2005 Call combinations in wild chimpanzees. *Behaviour* **142**, 397-421.
- Dabelsteen, T., Larsen, O. N. & Pedersen, S. B. 1993 Habitat induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *Journal of the Acoustical Society of America* **93**, 2206-2220.
- Dabelsteen, T. & McGregor, P. K. 1996 Dynamic Acoustic Communication and Interactive Playback. W *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (red. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), str. 398-408. Ithaca: Cornell University Press.
- Dabelsteen, T., McGregor, P. K., Lampe, H. M., Langmore, N. E. & Holland, J. 1990 Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. *Bioacoustics* **9**, 89-105.
- Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1988 Song parts adapted to function both at long and short ranges may communicate information about the species to female blackbirds *Turdus merula*. *Ornis Scandinavica* **19**, 195-198.
- Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B. 1990 Song information about aggressive responses of blackbirds, *Turdus merula*: Evidence from interactive playback experiments with territory owners. *Animal Behaviour* **40**, 1158-1168.

- Davies, N. 1981 Calling as an ownership convention on pied wagtail territories. *Animal Behaviour* **29**, 529-534.
- Davies, N. B. & Halliday, T. R. 1978 Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* **274**, 683-285.
- Dawkins, M. S. & Guilford, T. 1991 The corruption of honest signalling. *Animal Behaviour* **41**, 865-873.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. 1978 Animal signals: information or manipulation? W *Behavioural Ecology* (red. J. R. Krebs & A. C. Davies), str. 282-309. Oxford: Blackwell.
- De Kort, S. R., Eldermire, E. R. B., Cramer, E. R. A. & Vehrencamp, S. L. 2009 The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology* **20**, 200-206.
- Delport, W., Kemp, A. C. & Ferguson, J. W. H. 2002 Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: A techniques to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis* **144**, 30-39.
- Dooling, R. J. 1982 Auditory perception in birds. W *Acoustic Communication in Birds, Vol. 1. Production, Perception, and Design Features of Sounds* (red. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), str. 95-130. New York: Academic Press.
- Dragonetti, M. 2007 Individuality in Scops Owl *Otus scops* vocalisations. *Bioacoustics* **16**, 147-172.
- Duckworth, R. A., Mendonca, M. T. & Hill, G. E. 2001 A condition dependent link between testosterone and disease resistance in the house finch. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **268**, 2467-2472.
- Duffy, D. L., Bentley, G. E., Drazen, D. L. & Ball, G. F. 2000 Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult European starlings. *Behavioral Ecology* **11**, 654-662.
- Duffy, J., A. M. 1989 Testosterone and survival: A cost of aggressiveness? *Hormones and Behavior* **23**, 185-193.
- Dusenbery, D. B. 1992 *Sensory ecology : how organisms acquire and respond to information*. New York: W.H. Freeman.
- Eberhardt, L. S. 1994 Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *Auk* **111**, 124-130.

- Enquist, M. 1985 Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour *Animal Behaviour* **33**, 1152-1161.
- Enquist, M., Ghirlanda, S. & Hurd, P. L. 1998 Discrete conventional signalling of a continuous variable. *Animal Behaviour* **56**, 749-754.
- Enstrom, D. A., Ketterson, E. D. & Nolan, V. 1997 Testosterone and mate choice in the dark-eyed junco. *Animal Behaviour* **54**, 1135-1146.
- Evans, M. R., Goldsmith, A. R. & Norris, S. R. A. 2000 The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**, 156-163.
- Evans, M. R. & Thomas, A. L. R. 1992 The aerodynamic and mechanical effect of elongated tails in the scarlet-tufted malachite sunbird: measuring the cost of a handicap *Animal Behaviour* **43**, 337-347.
- Evans, R. M. 1970 Parental recognition and the mew call in Black-billed Gulls (*Larus bulleri*). *Auk* **87**, 503-513.
- Falls, J. B. 1988 Does song deter intruders in whitethroated sparrows (*Zonotrichia albicollis*)? *Canadian Journal of Zoology* **66**, 206-211.
- Fitch, T. W. & Hauser, M. D. 2003 Unpacking "Honesty": Vertebrate Vocal Production and the Evolution of Acoustic Signals. *W Acoustic Communication* (red. A. Simmons, R. R. Fay & A. N. Popper), str. 65-137. New York: Springer.
- Folstad, I. & Karter, A. J. 1992 Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* **139**, 603-622.
- Freeberg, T. M. & Lucas, J. R. 2002 Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Animal Behaviour* **63**, 837-845.
- Galeotti, P. & Pavan, G. 1991 Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethology, Ecology and Evolution* **3**, 113-126.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R. & Mørller, A. P. 1997 Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour* **53**, 687-700.

- Gause, W. C. & March, J. A. 1986 Effect of testosterone treatments for varying periods on autoimmune development and on specific infiltrating leukocyte populations in the thyroid gland of obese strain chickens. *Clinical Immunology and Immunopathology* **39**, 464-478.
- Gerhardt, H. C., Humfeld, S. C. & Marshall, V. T. 2007 Temporal order and the evolution of complex acoustic signals. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **274**, 1789-1794.
- Godard, R. 1993 Tit for tat among neighboring hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**, 45-50.
- Godfray, H. C. J. 1991 Signalling of need by offspring to their parents. *Nature* **352**, 328-330.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Smith, L. C. & de Lope, F. 2001 Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology* **108**, 289-302.
- Goodson, J. L. 1999 Effect of intraseptal vasotocin and vasoactive intestinal polypeptide on courtship song and aggression in the male zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neuroendocrinology* **11**, 19-25.
- Grafen, A. 1990 Biological signals as handicaps. *Journal of theoretical Biology* **144**, 517-546.
- Gray, D. A. 1997 Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. *Animal Behaviour* **54**, 1553-1562.
- Green, R. E., Rocamora, G. & Schäffer, N. 1997 Population, ecology and threats to the Corncrake *Crex crex* in Europe. *Vogelwelt* **118**, 117-134.
- Green, S. & Marler, P. M. 1979 The analysis of animal communication. W *Social Behavior and Communication* (red. P. Marler & J. G. Vandebergh), str. 73-158. New York: Plenum Press.
- Griffin, D. R. 1971 The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour* **22**, 672-678.
- Guilford, T. & Dawkins, M. S. 1995 What are conventional signals? *Animal Behaviour* **49**, 1689-1695.

- Guminski, S. L., Nolan, P. M., Brown, A. M., Derrickson, S. R. & Montfort, S. L. 1997 Hormonal dynamics during mate choice in the northern pintail: a test of the 'challenge' hypothesis. *Animal Behaviour* **54**, 1117-1133.
- Gwinner, H. & Gwinner, E. 1994 Effects of testosterone on nest-box occupation and associated behaviours by male European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour* **129**, 141-148.
- Hack, M. A. 1998 The Energetics of Male Mating Strategies in Field Crickets (Orthoptera: Gryllinae: Gryllidae). *Journal of Insect Behavior* **11**, 853-867.
- Hailman, J. P. 1977 *Optical signals : animal communication and light*. Bloomington: Indiana University Press.
- Harding, C. F. 1983 Hormonal influences on avian aggressive behavior. W *Hormones and Aggressive Behavior* (red. B. Svare), str. 435-467. New York: Plenum Press.
- Hasselquist, D., Marsh, J. A., Sherman, P. W. & Wingfield, J. C. 1999 Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 167-175.
- Hasson, O. 1994 Cheating signals. *Journal of theoretical Biology* **167**, 223-238.
- Hasson, O. 1997 Towards a general theory of biological signaling. *Journal of theoretical Biology* **185**, 139-156.
- Hasson, O. 2000 Knowledge, information, biases and signal assemblages. W *Animal signals* (red. Y. Espmark, T. Amundsen & G. Rosenqvist), str. 445-463. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press.
- Hau, M. 2007 Regulation of male traits by testosterone: implications for the evolution of vertebrate life histories. *BioEssays* **29**, 133-144.
- Hau, M., Stoddard, S. T. & Soma, K. K. 2004 Territorial aggression and hormones during the non-breeding season in a tropical bird. *Hormones and Behavior* **45**, 40-49.
- Hau, M., Wikelski, M., Soma, K. K. & Wingfield, J. C. 2000 Testosterone and Year-Round Territorial Aggression in a Tropical Bird. *General and Comparative Endocrinology* **117**, 20-33.
- Hauser, M. D. 1992 Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **89**, 12137-12139.
- Hauser, M. D. 1996 *The evolution of communication*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

- Hauser, M. D. 1997 Minding the behavior of deception. W *Machiavellian Intelligence II* (red. A. Whiten & R. W. Byrne), str. 112-143. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hauser, M. D. & Marler, P. 1993 Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II. Costs and benefits of call production and suppression. *Behavioral Ecology* **4**, 206-212.
- Hegner, R. E. & Wingfield, J. C. 1987 Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male House Sparrows. *Auk* **104**, 462-469.
- Hillgarth, N., Ramenofsky, M. & Wingfield, J. C. 1997 Testosterone and sexual selection. *Behavioral Ecology* **8**, 108-109.
- Hinde, R. A. 1981 Animal signals: ethological and games-theory approaches are not incompatible. *Animal Behaviour* **29**, 535-542.
- Hockett, C. F. & Altman, S. A. 1968 A note on design features. W *Animal Communication* (red. T. A. Sebeok), str. 61-72. Bloomington: Indiana University Press.
- Horn, A. G., Leonard, M. L. & Weary, D. M. 1995 Oxygen consumption during crowing by roosters: talk is cheap. *Animal Behaviour* **50**, 1171-1175.
- Hunt, K. E., Hahn, T. P. & Wingfield, J. C. 1997 Testosterone implants increase song but not aggression in male Lapland longspurs. *Animal Behaviour* **54**, 1177-1192.
- Hurd, P. L. 1997 Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals? *Journal of theoretical Biology* **184**, 83-88.
- Hurd, P. L. & Enquist, M. 1998 Conventional signalling in aggressive interactions: the importance of temporal structure. *Journal of theoretical Biology* **192**, 197-211.
- Hurd, P. L. & Enquist, M. 2001 Threat displays in birds. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 931-942.
- Hurd, P. L. & Enquist, M. 2005 A strategic taxonomy of biological communication. *Animal Behaviour* **70**, 1155-1170.
- Iwasa, Y., Pomianowski, A. & Nee, S. 1991 The evolution of costly mate preferences. II. The "handicap" principle. *Evolution* **45**, 1431-1442.

- Johnson-Laird, P. N. 1990 What is communication? An introduction. W *Communication: Fourth Darwin Lecture Series* (red. H. Mellor), str. 1-13. Cambridge: Cambridge University Press.
- Johnstone, R. A. 1997 The evolution of animal signals. W *Behavioural Ecology* (red. J. R. Krebs & N. B. Davies), str. 155-178. Oxford: Blackwell.
- Johnstone, R. A. 1998 Conspiratorial whispers and conspicuous displays: games of signal detection. *Evolution* **52**, 1554-1563.
- Johnstone, R. A. & Grafen, A. 1992 The continuous Sir Philip Sidney game: A simple model of biological signalling. *Journal of theoretical Biology* **156**, 215-234.
- Johnstone, R. A. & Grafen, A. 1993a Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour* **46**, 759-764.
- Johnstone, R. A. & Grafen, A. 1993b Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour* **46**, 759-764.
- Jouventin, P. 1982 *Visual and Vocal Signals in Penguins, their Evolution and Adaptive Characters*. Berlin: Springer Verlag.
- Jouventin, P., Aubin, T. & Lengagne, T. 1999 Finding a parent in a king penguin colony: The acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour* **57**, 1175-1183.
- Kimura, D. 1993 *Neuromotor mechanisms in human communication*. Oxford psychology series no. 20. Oxford, England: Oxford University Press; Clarendon Press.
- Kokko, H. 1997 Evolutionary stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 99-107.
- Korzan, W. J., Summers, T. R., Ronan, P. J. & Summers, C. H. 2000 Visible Sympathetic Activity as a Social Signal in *Anolis carolinensis*: Changes in Aggression and Plasma Catecholamines. *Hormones and Behavior* **38**, 193-199.
- Krebs, J. R. 1976 Habituation and song repertoires in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **1**, 215-227.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1997 *Behavioural ecology : an evolutionary approach*. Cambridge, Mass.: Blackwell Science.
- Krebs, J. R. & Dawkins, R. 1984 Animal signals: Mind reading and manipulation. W *Behavioural Ecology* (red. J. R. Krebs & A. C. Davies), str. 380-402. Sunderland, Massachusetts Sinauer Associates.

- Kurvers, R. H. J. M., Roberts, M. L., McWilliams, S. R. & Peters, A. 2008 Experimental manipulation of testosterone and condition during molt affects activity and vocalizations of male blue tits. *Hormones and Behavior* **54**, 263-269.
- Lachmann, M., Számadó, S. & Bergstrom, C. T. 2001 Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**, 13189-13194.
- Laidre, M. E. & Vehrencamp, S. L. 2008 Is bird song a reliable signal of aggressive intent? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**, 1207-1211.
- Lambrechts, M. M. & Dhondt, A. A. 1995 Individual voice discrimination in birds. *Current Ornithology* **12**, 115-139.
- Lampe, H. M. 1991 The response of male redwings *Turdus iliacus* to playback of conspecific songs with or without the terminating twitter. *Ornis Scandinavica* **22**, 137-142.
- Lemel, J. & Walin, K. 1993 Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour* **45**, 549-558.
- Lengagne, T., Lauga, J. & Aubin, T. 2001 Intra-syllabic acoustic signatures used by the king penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. *Journal of Experimental Biology* **204**, 663-672.
- Leonard, M. L. & Horn, A. G. 1995 Crowing in relation to status in roosters. *Animal Behaviour* **49**, 1283-1290.
- Lindström, K. M., Krakower, D., Lundström, J. O. & Silverin, B. 2001 The effects of testosterone on a viral infection in greenfinches (*Carduelis chloris*): an experimental test of the immunocompetence-handicap hypothesis. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **268**, 207-211.
- Lovell, S. F. & Lein, M. R. 2004a Individual recognition of neighbors by song in a suboscine bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**, 623-630.
- Lovell, S. F. & Lein, M. R. 2004b Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology* **15**, 799-804.
- Mahurin, E. J. & Freeberg, T. M. 2008 Chick-a-dee call variation in Carolina chickadees and recruiting flockmates to food. *Behavioral Ecology* **20**, 111-116.

- Markl, H. 1985 Manipulation, modulation, information, cognition: Some of the riddles of communication. W *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 31 (red. B. Hölldobler & M. Lindauer), str. 164-194. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
- Marler, P. 1961 The logical analysis of animal communication. *Journal of theoretical Biology* **1**, 295-317.
- Marler, P. 1977 The evolution of communication. W *How Animals Communicate* (red. T. A. Sebeok), str. 45-70. Bloomington, Indiana: Indiana University Press.
- Marten, K. & Marler, P. 1977 Sound transmission and its significance for animal vocalizations. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **2**, 291-302.
- Marten, K., Quine, D. B. & Marler, P. 1977 Sound transmission and its significance for animal vocalizations. II. Tropical habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **2**, 291-302.
- May, L. 1998 Individually distinctive corncrake *Crex crex* calls: a further study. *Bioacoustics* **9**, 135-148.
- Maynard Smith, J. 1976 Sexual selection and the handicap principle. *Journal of theoretical Biology* **57**, 239-242.
- Maynard Smith, J. 1982 *Evolution and the theory of games*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. 1985 Sexual selection, handicaps and true fitness. *Journal of theoretical Biology* **115**, 1-8.
- Maynard Smith, J. 1991 Honest signalling: The Sir Philip Sidney game. *Animal Behaviour* **42**, 1034-1035.
- Maynard Smith, J. 1994 Must reliable signals be costly? *Animal Behaviour* **47**, 1115-1120.
- Maynard Smith, J. & Harper, D. 1995 Animal signals: Models and terminology. *Journal of theoretical Biology* **177**, 305-311.
- Maynard Smith, J. & Harper, D. 2003 *Animal signals*. Oxford series in ecology and evolution. New York: Oxford University Press.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. 1989 *Generalized linear models*. Monographs on statistics and applied probability 37. London ; New York: Chapman and Hall.

- McDonald, P. G., Buttemer, W. A. & Astheimer, L. B. 2001 The influence of testosterone on territorial defence and parental behavior in male freeliving rufous whistlers, *Pachycephala rufiventris*. *Hormones and Behavior* **39**, 185-194.
- McGregor, P. K. & Byle, P. 1992 Individually distinctive bittern booms: potential as census tool. *Bioacoustics* **4**, 93-109.
- McGregor, P. K. & Dabelsteen, T. 1996 Communication networks. W *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (red. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), str. 409-425. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Miczek, K. A. & Fish, E. W. 2005 Monoamines, GABA, glutamate and aggression. W *Biology of Aggression* (red. R. J. Nelson). New York: Oxford University Press.
- Miller, G. F. 2007 Sexual selection for moral virtues. *The Quarterly Review of Biology* **82**, 97-125.
- Møller, A. P. 1987 Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**, 307-311.
- Møller, A. P. 1990 Deceptive use of alarm calls by male swallows *Hirundo rustica*: A new paternity guard. *Behavioral Ecology* **1**, 1-6.
- Molles, L. E. & Vehrencamp, S. L. 2001 Songbird cheaters pay a retaliation cost: evidence for auditory conventional signals. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **268**, 2013-2019.
- Mondloch, C. J. 1995 Chick hunger and begging affect parental allocation of feeding in pigeons. *Animal Behaviour* **49**, 601-613.
- Moore, M. C. & Marler, C. A. 1987 Effects of testosterone manipulations on nonbreeding season territorial aggression in free-living lizards, *Sceloporus jarrovi*. *General and Comparative Endocrinology* **65**, 225-232.
- Moretz, J. A. & Morris, M. R. 2003 Evolutionary labile responses to a signal of aggressive intent. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **270**, 2271-2277.
- Morris, M. R. & Casey, K. 1998 Female swordtail fish prefer symmetrical sexual signal. *Animal Behaviour* **55**, 33-39.
- 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., Irvine, J. R., Seivwright, L., Redpath, S. M. & Piertneyc, S. 2004 Testosterone, immunocompetence, and honest sexual signaling in male red grouse. *Behavioral Ecology* **15**, 930-937.
- Moynihan, M. 1970 The control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. *Journal of theoretical Biology* **29**, 85-112.
- Mundinger, P. C. 1970 Vocal imitation and individual recognition of finch calls. *Science* **168**, 480-482.
- Naguib, M. & Wiley, R. H. 2001 Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour* **62**, 825-837.
- Nelson, R. J. 2005 *An introduction to behavioral endocrinology*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Nolan, J., V., Ketterson, E. D., Ziegenfus, C., Cullen, D. P. & Chandler, C. R. 1992 Testosterone and avian life histories: Effects of experimentally elevated testosterone on prebasic molt and survival in male dark-eyed juncos. *Condor* **94**, 364-370.
- Nowicki, S., Peters, S. & Podos, J. 1998 Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist* **38**, 179-190.
- Nowicki, S., Searcy, A. W. & Peters, S. 2002 Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis" *Journal of Comparative Physiology A* **188**, 1003-1014.
- Nuechterlein, G. L. 1981 Courtship behavior and reproductive isolation between western grebe color morphs. *Auk* **98**, 335-349.
- Nur, N. & Hasson, O. 1984 Phenotypic plasticity and the handicap principle. *Journal of theoretical Biology* **110**, 275-297.
- Obwerger, K. & Goller, F. 2001 The metabolic costs of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* **204**, 3379-3388.
- Osiejuk, T. S. & Olech, B. 2004 Amplitude spectra of Corncrake calls: what do they signalise? *Animal Biology* **54**, 207-220.
- Osiejuk, T. S., Olech, B., Ratyńska, K., Owsński, A. & Gromadzka-Ostrowska, J. 2004 Effects of season, plasma testosterone and body size on corncrake (*Crex crex*) call rhythm. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 647-659.

- Otte, D. 1974 Effects and Functions in the Evolution of Signaling Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 385-417.
- Parker, G. A. 1984 Evolutionarily stable strategies. W *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (red. J. R. Krebs & N. B. Davies), str. 30-61. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Pärt, T. & Qvarnström, A. 1997 Forehead patch size predict the outcome of male competition over territories in the collared flycatchers. *Animal Behaviour* **54**, 893-899.
- Peake, T. M. & McGregor, P. K. 1999 Geographical variation in the vocalisation of the corncrake *Crex xrex*. *Ethology Ecology & Evolution* **11**, 123-137.
- Peake, T. M. & McGregor, P. K. 2001 Corncrake *Crex crex* census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Animal Biodiversity and Conservation* **24**, 81-90.
- Peake, T. M., McGregor, P. K., Smith, K. W., Tyler, G., Gilbert, G. & Green, R. E. 1998 Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalizations. *Ibis* **140**, 120-127.
- Peters, A. 2000 Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **267**, 883-889.
- Poole, J. 1989 Announcing intent: the aggressive state of musth in African elephants. *Animal Behaviour* **37**, 140-152.
- Popp, J. W. 1987 Risk and effectiveness in the use of agonistic displays by American goldfinches. *Behaviour* **103**, 141-156.
- Pryke, S. R., Andersson, S., Lawes, M. J. & Piper, S. E. 2002 Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behavioral Ecology* **13**, 622-631.
- Qvarnström, A. 1997 Experimentally increased badge size increases male competition and reduces male paternal care in the collared flycatcher. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences B: Biological Sciences* **264**, 1225-1231.
- Ramer, J. D., Jenssen, T. A. & Hurst, C. 1983 Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura:Ranidae) and its effect on conspecific males. *Copeia* **1983**, 141-155.

- Roberts, M. L., Buchanan, K. L. & Evans, M. R. 2004 Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behaviour* **68**, 227-239.
- Robertson, J. G. M. 1986 Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour* **34**, 763-772.
- Robisson, P., Aubin, T. & Brémond, J. C. 1993 Individuality in the voice of the emperor penguin *Aptenodytes forsteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology* **94**, 279-290.
- Rohwer, S. A. 1982 The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* **32**, 1325-1331.
- Ros, A. F. H., Groothuis, T. G. G. & Apanius, V. 1997 The relation among gonadal steroids, immunocompetence, body mass, and behavior in young black-headed gulls (*Larus ridibundus*). *American Naturalist* **150**, 201-219.
- Ryan, M. J. 1988 Energy, calling and selection. *American Zoologist* **28**, 885-898.
- Saino, N. & Møller, A. P. 1995 Testosterone correlates of mate guarding, singing and aggressive behaviour in barn swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* **49**, 465-472.
- Saino, N., Møller, A. P. & Bolzern, A. M. 1995 Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): an experimental test of the immunocompetence hypothesis. *Behavioral Ecology* **6**, 397-404.
- Schäffer, N. 1995 Rufenthalten und Funktion des Rufens beim Wachtelkönig *Crex crex*. *Vogelwelt* **116**, 141-151.
- Schäffer, N. 1999 Habitatwahl und Partnerschaftssystem von Tüpfelralle *Porzana porzana* und Wachtelkönig *Crex crex*. *Ökologie der Vögel* **21**.
- Schäffer, N. & Koffijberg, K. 2004 *Crex crex* Corncrake. *BWP update* **6**, 55-76.
- Schäffer, N., Salzer, U. & Wend, D. 1997 Das Lautrepertoire des Wachtelkönigs *Crex crex*. *Vogelwelt* **118**, 147-156.
- Schlinger, B. A. & Callard, G. V. 1990 Aromatization mediates aggressive behavior in quail. *General and Comparative Endocrinology* **79**, 39-53.
- Schwabl, H., Flinksb, H. & Gwinner, E. 2005 Testosterone, reproductive stage, and territorial behavior of male and female European stonechats *Saxicola torquata*. *Hormones and Behavior* **47**, 503-512.

- Schwabl, H. & Kriner, E. 1991 Territorial aggression and song of male European robins (*Erithacus rubecula*) in autumn and spring: effects of antiandrogen treatment. *Hormones and Behavior* **25**, 180-194.
- Scriba, M. F. & Goymann, W. 2010 European robins (*Erithacus rubecula*) lack an increase in testosterone during simulated territorial intrusions. *Journal of Ornithology* **151**, 607-614.
- Searcy, A. W., Anderson, R. C. & Nowicki, S. 2006 Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 234-241.
- 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*. Monographs in behavior and ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Searcy, W. A. & Nowicki, S. 2006 Signal interception and the use of soft song in aggressive interactions. *Ethology* **112**, 865-872.
- Seddon, P. J. & VanHezik, Y. 1992 Parent-offspring recognition in the jackass penguin. *Journal of Field Ornithology* **64**, 27-31.
- Selee, T. D. 1989 The Honey Bee Colony as a Superorganism. *American Scientist* **77**, 546-553.
- Sherman, P. W. 1985 Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 313-323.
- Silk, J. B., Kaldor, E. & Boyd, R. 2000 Cheap talk when interests conflict. *Animal Behaviour* **59**, 423-432.
- Silverin, B. 1980 Effects of long-lasting testosterone treatment on free-living pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. *Animal Behaviour* **28**, 906-912.
- Silverin, B., Baillien, M. & Balthazart, J. 2004 Territorial aggression, circulating levels of testosterone, and brain aromatase activity in free-living pied flycatchers. *Hormones and Behavior* **45**, 225-234.

- 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. & Osiejuk, T. S. 2010 Sharing song types within local dialect does not hinder neighbour-stranger recognition in ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Behaviour* **147**, 333-351.
- Skliba, J. & Fuchs, R. 2004 Male Corncrakes *Crex crex* extend their home ranges by visiting the territories of neighbouring males. *Bird Study* **51**, 113-118.
- Sockman, K. W., Schwabl, H. & Sharp, P. J. 2004 Controlling for the passage of time in physiological studies: an analysis of hormonal changes associated with the transition from sexual to parental activity in male American kestrels. *Animal Behaviour* **67**, 1151-1161.
- Soma, K. K., Sullivan, K. A., Tramontin, A. D., Saldanha, C. J., Schlinger, B. A. & Wingfield, J. C. 2000 Acute and chronic effects of an aromatase inhibitor on territorial aggression in breeding and nonbreeding male song sparrows. *Journal of Comparative Physiology A* **186**, 759-769.
- Soma, K. K. & Wingfield, J. C. 2001 Dehydroepiandrosterone in songbird plasma: seasonal regulation and relationship to territorial aggression. *General and Comparative Endocrinology* **123**, 144-155.
- Specht, R. 2007 Avisoft-SASLab Pro, 4.52. Sound Analysis and Synthesis Laboratory for Microsoft Windows 98 / ME / NT / 2000 / XP / Vista. Berlin: Avisoft Bioacoustics.
- Stoddard, P. K. 1996 Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. *W Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (red. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), str. 356-374. Ithaca, London: Cornell University Press.
- 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.
- Számádó, S. 2003 Threat Displays are not Handicaps. *Journal of theoretical Biology* **221**, 327-348.
- Számádó, S. 2008 How threat displays work: species-specific fighting techniques, weaponry and proximity risk. *Animal Behaviour* **76**, 1455-1463.

- Temeles, E. J. 1994 The role of neighbours in territorial systems: When are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour* **47**, 339-350.
- Trivers, R. L. 1971 The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**, 35--57.
- Tyler, G. A. & Green, R. E. 1996 The incidence of nocturnal song by male Corncrake *Crex crex* is reduced during pairing. *Bird Study* **43**, 214-219.
- Van Duyse, E., Pinxten, R., Darras, V. M., Arckens, L. & Eens, M. 2004 Opposite changes in plasma testosterone and corticosterone levels following a simulated territorial challenge in male great tits. *Behaviour* **141**, 451-467.
- Van Duyse, E., Pinxten, R. & Eens, M. 2000 Does testosterone affect the trade-off between investment in sexual/territorial behaviour and parental care in male great tits? *Behaviour* **137**, 1503-1515.
- Van Roo, B. L. 2004 Exogenous testosterone inhibits several forms of male parental behavior and stimulates song in a monogamous songbird: The blue-headed vireo (*Vireo solitarius*). *Hormones and Behavior* **46**, 678-683.
- Vehrencamp, S. L. 2000 Handicap, index, and conventional signal elements of bird song. *W Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication* (red. Y. Espmark, T. Amundsen & G. Rosenqvist), str. 277-300. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press.
- Vehrencamp, S. L. 2001 Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceedings of the Royal Academy of Sciences 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 Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **25**, 429-436.
- Wagner, W. E. 1992 Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour* **44**, 449-462.

- White, S. J. 1971 Selective responsiveness by the Gannet (*Sula bassana*) to played-back calls. *Animal Behaviour* **19**, 125-131.
- Wiley, R. H. 1983 The evolution of communication: Information and manipulation. W *Communication* (red. T. R. Halliday & P. J. B. Slater), str. 156-189. New York: W. H. Freeman.
- Wiley, R. H. 1994 Errors, exaggeration, and deception in animal communication. W *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology* (red. L. Real), str. 157-189. Chicago: University of Chicago Press.
- 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. W *Acoustic Communication in Birds, Vol. 1. Production, Perception, and Design Features of Sounds* (red. D. E. Kroodsma & E. H. Miller), str. 132-181. New York: Academic Press.
- Wilson, E. O. 1975 *Sociobiology : the new synthesis*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.
- Wingfield, J. C. 1988 Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations W *Processing of Environmental Information in Vertebrates* (red. M. H. Stetson), str. 121-148. Berlin: Springer-Verlag.
- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Duffy, D. L., Hegner, R. E. & Ramenofsky, M. 1987 Testosterone and aggression in birds. *American Scientist* **75**, 602-608.
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M. & Ball, G. F. 1990 The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* **136**, 829-846.
- Wingfield, J. C., Jacobs, J. D., Soma, K., Maney, D. L., Hunt, K., Wisti-Peterson, D., Meddle, S., Ramenofsky, M. & Sullivan, K. 1999 Testosterone, Aggression, and Communication: Ecological Bases of Endocrine Phenomena. W *The design of animal communication* (red. M. D. Hauser & M. Konishi), str. 255-283. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

- Wingfield, J. C. & Silverin, B. 2002 Ecophysiological studies of hormone-behavior relations in birds. *W Hormones, Brain and Behavior vol. 2* (red. D. W. Pfaff, A. P. Arnold, A. M. Etgen, S. E. Fahrback & R. T. Rubin), str. 587-648. New York: Academic Press.
- Wingfield, J. C. & Wada, M. 1989 Changes in plasma levels of testosterone during male-male interactions in the song sparrow, *Melospiza melodia*: Time course and specificity of response. *Journal of Comparative Physiology A* **166**, 189-194.
- 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.
- Zahavi, A. 1980 Ritualization and the evolution of movement signals. *Behaviour* **72**, 77-81.
- Zahavi, A. 1987 The theory of signal selection and some of its implications. *W International Symposium of Biological Evolution* (red. V. P. Delfino), str. 305-327. Bari, Italy: Adriatica Editrice.
- Zahavi, A. 1993 The fallacy of conventional signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **340**, 227-230.
- Zar, J. H. 2010 *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, N.J.: Prentice-Hall/Pearson.
- Zehavi, A. & Zahavi, A. 1997 *The handicap principle : a missing piece of Darwin's puzzle*. New York: Oxford University Press.