

Rola śpiewu w obronie terytorium
u ortolana *Emberiza hortulana*



Michał Skierczyński

Rozprawa Doktorska

Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

2009, Poznań

Rozprawa doktorska została wykonana
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej,
© ZEB 2009, Poznań



Promotor:

prof. dr hab. Tomasz S. Osiejuk

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

Recenzenci:

dr hab. Marta Borowiec

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

prof. dr hab. Piotr Tryjanowski

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

„Wreszcie odezwał się Cutangle, wolno i z naciskiem.

- Ja widzę to w ten sposób - rzekł. - Zanim go wysłuchałem, byłem człowiekiem jak inni. Wiesz, o co mi chodzi? Byłem zagubiony, niepewny wszystkich szczegółów życia. Ale teraz... - rozjaśnił się. - Teraz nadal jestem zagubiony i niepewny, ale na poziomie o wiele wyższym. Wiem przynajmniej, że nie mam pojęcia o rzeczywiście fundamentalnych, kluczowych kwestiach wszechświata.

Treatle pokiwał głową.

- Nie przyszło mi to do głowy - wyznał. - Ale masz absolutną rację, mistrzu. On istotnie odsunął granice naszej ignorancji. Tak wielu rzeczy o wszechświecie jeszcze nie wiemy...

Obaj sycili się świadomością, że nie wiedzą o wiele więcej od normalnych ludzi, którzy nie mieli pojęcia jedynie o sprawach zwyczajnych.”

Terry Pratchett – „Równoumagicznienie”

Przekład Piotra Cholewy

Spis treści

Streszczenie	5
Abstract (<i>in English</i>)	6
Wstęp ogólny	7
Cel badań	13
Ortolan jako gatunek modelowy	14
<i>Charakterystyka norweskiej populacji ortolana</i>	14
<i>Charakterystyka śpiewu ortolana z norweskiej populacji</i>	15
Opis terenu badań	18
Rozdział I: Współdzielenia sylab i typów piosenek między samcami ortolana	20
Wstęp	21
Materiał i metody	23
<i>Materiał badawczy</i>	23
<i>Analiza statystyczna</i>	24
Wyniki	26
<i>Współdzielenie sylab i typów piosenek</i>	26
<i>Stabilność podobieństwa sylab i typów piosenek między samcami</i>	36
<i>Wpływ współdzielenia sylab i typów piosenek na status samców</i>	37
Dyskusja	38
Rozdział II: Rozróżnianie sąsiada od obcego u terytorialnych samców ortolana	41
Wstęp	42
Materiał i metody	43
<i>Przygotowanie eksperymentów typu playback</i>	43
<i>Analiza statystyczna</i>	46
Wyniki	46
Dyskusja	48

Rozdział III: Sieć komunikacyjna terytorialnych samców ortolana	50
Wstęp	51
Materiał i metody	54
<i>Nagrywanie w macierzy mikrofonowej</i>	54
<i>Analiza nagrań macierzowych</i>	56
<i>Analiza statystyczna</i>	59
Wyniki	60
<i>Rozmieszczenie samców ortolana w układzie sieci komunikacyjnej</i>	60
<i>Zmiany wielkości terytoriów</i>	62
<i>Przemieszczenia samców</i>	64
<i>Tempo przelotów</i>	65
<i>Tempo przelotów w zależności od odległości do sąsiada</i>	67
<i>Tempo śpiewu</i>	69
<i>Tempo śpiewu w zależności od odległości do sąsiada</i>	71
<i>Związek tempa śpiewu ze zmianami wielkości terytoriów</i>	72
<i>Tempo przełączeń między typami piosenek</i>	73
<i>Tempo przełączeń między typami piosenek w zależności od odległości do sąsiada</i>	75
<i>Pokrywanie piosenek rywala</i>	77
<i>Pokrywanie piosenek rywala w zależności od odległości do sąsiada</i>	78
Dyskusja	78
Podsumowanie	83
Podziękowania	85
Literatura	86
Appendix	102

Streszczenie

Zachowania terytorialne występują powszechnie u ptaków śpiewających, wśród których konflikty terytorialne rozstrzygane są głównie na drodze komunikacji dźwiękowej. Gatunki ptaków śpiewających, będące dobrym modelem w badaniach nad terytorializmem, wypracowały na drodze doboru płciowego ewolucyjnie stabilne strategie śpiewu. Jednakże w układach sieci komunikacyjnych, gdzie wiele osobników komunikuje się jednocześnie ze sobą, strategie te mogą ulegać dynamicznym modyfikacjom. W przypadku ortolana, gatunku należącego do ptaków śpiewających, nie poznano dotychczas funkcji różnych zachowań wokalnych w odniesieniu do struktur socjalnych tworzonych przez grupy samców sąsiadujących ze sobą.

Niniejsza praca pokazuje wpływ zjawisk zachodzących w pofragmentowanej i izolowanej norweskiej populacji ortolana na funkcje śpiewu w obronie terytorialnej badanych samców. W pracy scharakteryzowano zmienność w czasie elementów (syłab i typów piosenek) składających się na repertuary poszczególnych osobników w powiązaniu ze spadkiem liczebności badanej populacji. Wykazano m.in., że: 1) wielkość płatów środowiskowych, wyrażana przez liczbę zasiedlających je osobników, istotnie wpływa na stabilność współdzielenia repertuarów między samcami, 2) osobniki o podobnych repertuarach tworzące grupy socjalne w obrębie dużych płatów mają większe szanse na przystąpienie do rozrodu, 3) samce ortolana są w stanie na podstawie jednej piosenki rozróżnić, czy mają do czynienia z sąsiadem, czy z intruzem (obcym osobnikiem), który wkroczył w ich terytorium.

Dane uzyskane poprzez zastosowanie macierzy mikrofonowej z akustycznym systemem lokalizacji ujawniły interesujące schematy zachowań terytorialnych u badanego gatunku. Stwierdzono, że samce ortolana najintensywniej wymieniają się informacjami w pierwszych godzinach po wschodzie słońca, niezależnie od momentu w sezonie lęgowym. Zachowania wokalne służące obronie terytorialnej, takie jak tempo śpiewu, przełączanie typów piosenek oraz pokrywanie piosenek rywala najczęściej obserwowane były na początku sezonu lęgowego. Wykazano również, że terytoria samców ortolana nie były stałe, lecz ich rozmiar, kształt, a nawet położenie zmieniały się znacząco w trakcie sezonu lęgowego, głównie pod wpływem interakcji zachodzących między samcami ortolana tworzącymi grupę socjalną.

Abstract

Songbirds usually resolve territorial conflicts through acoustic communication. Therefore, many species that belong to this group of animals, provide a suitable models for research on territoriality. Also, they have developed evolutionary stable singing strategies through intra- and inter-sexual selection. However, in communication networks, where many individuals communicate simultaneously, such strategies might be subjected to dynamic changes.

This dissertation is one of few studies that address functions of different vocalizations in the context of social structures created by neighbouring males and the first one that describes such aspects in ortolan bunting. In particular, it describes the influence of ecological patterns observed in fragmented and isolated Norwegian population of ortolan bunting on role of singing in territorial defence. During research I examined the relationship between the population decline and the number of elements (syllables and song types) creating the repertoires of individual males. Results show that the area of habitat patches, expressed by the number of breeding individuals, significantly influences the stability of repertoires' sharing among males. Moreover, individuals with similar repertoires that form social groups within large habitat patches are more likely to mate. Provided results on Neighbour-Stranger discrimination experiment show clearly that males are able to recognize whether they deal with neighbour or stranger on the basis of single song.

The data, acquired through application of microphone array with acoustic location system, revealed interesting behavioural schemes related to territorial defence. It was evidenced that males exchange information most intensively during first hours after dawn (creating dawn choruses), regardless of the breeding season stage. Vocal behaviours related to territorial defence, such as singing rate, song type switching rate and song overlapping, were most frequently observed in the beginning of the breeding season. It is worth notifying that male territories were not stable, but their size, shape and even location changed significantly during the breeding season due to interactions between males within social group.

Wstęp ogólny

Zachowania terytorialne powszechnie występują w świecie zwierząt i związane są z obroną różnego typu zasobów niezbędnych do przeżycia bądź rozrodu (Krebs & Davies, 1993). Terytorium definiuje się jako pewien obszar (lub przestrzeń), który jest broniony dłuższy czas przez pojedynczego osobnika lub niekiedy grupę osobników (Davies & Houston, 1984). W przypadku ptaków śpiewających (podrząd Oscines), płcią broniącą terytorium jest przeważnie samiec, choć w strefie tropikalnej aktywny udział w obronie może brać udział również samica, w tym śpiewając z ze swoim samcem w duecie (Hall, 2004; Hall & Peters, 2007; Logue et al., 2005). Zasoby, o które ptaki konkurują w ramach zachowań terytorialnych, to najczęściej dostęp do pożywienia, odpowiednich miejsc lęgowych czy schronień przed drapieżnikami (Zahavi, 1971; Davies & Houston, 1984). Innym niezmiernie istotnym czynnikiem leżącym u podstaw zachowań terytorialnych samców jest dostępność samic, które w sensie ewolucyjnym należy traktować również jako pewnego rodzaju zasób. U ptaków w znakomitej większości przypadków samice inwestują w potomstwo więcej niż samce, stąd też to samce są płcią konkurującą o ich względy (Trivers, 1972).

Samce ptaków śpiewających przy rozstrzyganiu konfliktów terytorialnych używają komunikacji dźwiękowej jako swego rodzaju pierwszej linii obrony. Śpiew jest nośnikiem informacji skierowanej do potencjalnych konkurentów oraz partnerek do rozrodu (Catchpole & Slater, 1995; Collins, 2004). Powszechność tego rodzaju zachowań oraz ich duże zróżnicowanie, związane zarówno z uwarunkowaniami ewolucyjnymi (filogenią gatunków), jak i zmiennością warunków ekologicznych w jakich obecnie funkcjonują, sprawia, iż śpiew stanowi od dziesiątek lat jeden z lepszych modeli do testowania hipotez związanych z doborem płciowym (Catchpole, 1987; Kroodsma & Byers, 1991; Catchpole & Slater, 1995; Searcy & Nowicki, 2005).

Jedną z pierwszych publikacji prezentujących eksperymentalne dowody na to, że ptaki śpiewające rzeczywiście używają śpiewu w obronie terytorialnej, była praca Peek'a (1972). W pracy tej wykazano, że samce epoletnika krasnoskrzydłego *Agelaius phoeniceus*, które nie śpiewały (eksperymentalnie uszkodzono im unerwienie krtani dolnej), były częściej narażone na próbę przejęcia ich terytoriów przez rywali, niż samce które mogły śpiewać (przeszły jedynie zabieg narkozy, bez nacinania nerwu szyjnego, ang. *hypoglossal nerve*). Późniejsze prace eksperymentalne potwierdziły ten schemat zachowań u innych gatunków ptaków śpiewających (bogotka *Parus major*: Krebs, 1976; Krebs, 1977; pasówka białogardła *Zonotrichia albicollis*: Falls, 1988; pasówka śpiewna *Melospiza*

melodia: Nowicki et al., 1998b). Powyższe przykłady ukazały, że śpiew jest traktowany jako sygnał „trzymaj się z dala” (*ang. keep-out signal*) i kierowany jest do rywali, pełniąc w ten sposób funkcję obrony terytorialnej. Znajduje się więc pod ewidentną presją selekcji wewnątrzplciowej. Podobne eksperymenty zastosowano przy scharakteryzowaniu funkcji śpiewu w kontekście komunikacji międzypłciowej (samiec-samica). Skuteczność przywabiania samic przez samca posiadającego terytorium okazała się być związana z częstością śpiewu samca (Eriksson & Wallin, 1986; Mountjoy & Lemon, 1991; Johnson & Searcy, 1996; Mountjoy & Lemon, 1996; Martin-Vivaldi et al., 2000).

Z powyższych przykładów wynika, że śpiew u ptaków pełni często podwójną funkcję, a sygnał w nim zawarty adresowany jest zarówno do potencjalnych partnerek, jak i do rywali. Samice dekodując informację zawartą w śpiewie samca są w stanie ocenić jakość potencjalnego partnera lub zasobność jego terytorium. Samce natomiast, po śpiewie rywala są w stanie ocenić jego siłę i agresywną motywację jako potencjalnego konkurenta. W efekcie mogą podejmować „ekonomicznie” racjonalne decyzje nie narażając się od razu na bezpośredni kontakt fizyczny bądź ograniczając koszty takiej decyzji.

Powyższy opis jedynie ogólnie wskazuje na funkcje śpiewu u różnych gatunków ptaków, należy jednak zdawać sobie sprawę, iż funkcje te mogą być (i są) realizowane za pomocą bardzo różnorodnych mechanizmów, u których ewolucja doprowadziła do obserwowanego dziś bogactwa zmienności śpiewu na każdym poziomie jego organizacji (np. tempa, wielkości repertuaru, częstotliwości, amplitudy itd.). Dla przykładu, samice wielu gatunków preferują partnerów z bogatszym repertuarem typów śpiewu np. u bogatki (McGregor et al., 1981; Lambrechts & Dhondt, 1986) lub bardziej złożoną piosenką w przypadku gatunków z rodzaju *Acrocephalus* (Catchpole, 1980; trzciniak *A. arundinaceus*: Catchpole, 1986; wodniczka *A. paludicola*: Catchpole & Leisler, 1996; rokitniczka *A. schoenobaenus*: Buchanan & Catchpole, 1997), czy muchołówki żałobnej *Ficedula hypoleuca* (Lampe & Espmark, 1994). Natomiast u innych gatunków samice mogą preferować samce, które śpiewają dłużej i/lub częściej (piecuszek *Phylloscopus trochilus*: Radesater et al., 1987; muchołówka żałobna: Alatalo et al., 1990; szpak *Sturnus vulgaris*: Eens et al., 1991; pasówka białogardła: Wasserman & Cigliano, 1991). Powyższe cechy (wielkość repertuaru i tempo) śpiewu samców odzwierciedlają wiek osobników lub inne cechy związane z ich dostosowaniem (Cosens & Sealy, 1986; Hiebert et al., 1989; Alatalo et al., 1990; Lampe & Espmark, 1994; Hasselquist et al., 1996; Gil et al., 2001). Starsze samce w przypadku ptaków są bardziej atrakcyjnymi partnerami z różnych względów, m.in.: wyższa przeżywalność jest odzwierciedleniem wyższej jakości genetycznej, którą odziedziczą pisklęta, większe doświadczenie starszych samców może

również bezpośrednio przełożyć się na ich przeżywalność, wreszcie starsze samce o większym repertuarze mogą być mniej zapasożyczone (Sætre et al., 1995; Buchanan et al., 1999). Zatem uważne samice na podstawie pewnych cech śpiewu są w stanie wybrać samca zdrowego i w lepszej kondycji niż konkurenci.

Pewne badania pokazały również, jakie są potencjalne mechanizmy zapewniające wiarygodność związków między cechami śpiewu a jakością jego nadawcy. Przynajmniej niektóre umiejętności wokalne dorosłych samców są związane z warunkami, w jakich rozwijały się osobniki we wczesnym okresie życia. Przykładowo, doświadczanie stresu żywieniowego we wczesnych etapach życia wpływało u samców różnych gatunków na słabsze uczenie się nowych piosenek od innych osobników, a co za tym idzie, ich repertuary były znacznie mniejsze niż u osobników, które nie podlegały stresowi (Nowicki et al., 1998a; Nowicki et al., 2002a, 2002b; Spencer et al., 2003, 2004; Gil et al., 2006).

Samice niektórych gatunków wykazują zainteresowanie samcami, które w swoim śpiewie posiadają specyficzne struktury zwane tryłami. Im szybciej są powtarzane sylaby w obrębie tryli i im szersze jest pasmo ich częstotliwości, tym atrakcyjniejszy jest śpiew dla samic (kanarek *Serinus canaria*, : Vallet & Kreutzer, 1995; Vallet et al., 1998; Leboucher & Pallot, 2004; pasówka bagienna *Melospiza georgiana*, : Ballentine et al., 2004). Produkcja tryli wydaje się być fizycznie kosztowna i wymagająca niezwykle sprawnych, dobrze rozwiniętych narządów i dróg głosowych, w tym układu oddechowego (Westneat et al., 1993; Podos 1996, 1997; Hoese et al., 2000). Wybór samca, który często śpiewa tryle trudne do wykonania, będzie więc również ewolucyjnie uzasadniony, ponieważ na bazie sygnału samice wybierają po prostu lepsze jakościowo (najprawdopodobniej i genetycznie, i kondycyjnie) samce.

Cechy odzwierciedlające siłę fizyczną, takie jak: rozmiar ciała, ciężar, tężyzna fizyczna czy zasoby energetyczne (otłuszczenie), służyć mogą również jako informacja ważna dla rywali. Wiele gatunków określa rozmiary swojego ciała wydając dźwięki o niskich częstotliwościach (Ryan & Brenowitz, 1985, Ballintijn & ten Cate, 1997). Działa tutaj dość prosta zależność: niski dźwięk oznacza dłuższą falę dźwiękową, a taka może być wyprodukowana jedynie w krtani o odpowiednim (większym) rozmiarze, proporcjonalnym do reszty ciała (Bradbury & Vehrencamp, 1998).

Podobnie wygląda sytuacja, jeśli chodzi o znaczenie wielkości repertuaru oraz złożoności piosenki dla komunikacji między rywalizującymi samcami. Przykładowo samce bogatek oraz epoletnika krasnoskrzydłego wykazują mniejsze zainteresowanie naruszaniem granic terytoriów należących do samców z większymi repertuarami (Krebs et al., 1978; Yasukawa, 1981). Również u szpaka samce posiadające większe

repertuary efektywniej utrzymują intruzów z dala od własnych skrzynek lęgowych (Mountjoy & Lemon, 1991) oraz mają większe szanse na zwycięski pojedynek (Eens, 1997). Natomiast trzciniak, w przeciwieństwie do powyższych gatunków, w kontakcie z rywalami wytwarza krótsze i mniej skomplikowane piosenki w porównaniu do piosenek prezentowanych samicom (Catchpole, 1983).

Ogólne cechy związane z charakterem śpiewu wpływają na strategię przyjęte przez samce w trakcie interakcji wokalnych z rywalami, przez co odgrywają istotną rolę w formowaniu zachowań socjalnych (Naguib, 2005). Osobniki wchodzące ze sobą w interakcje starają się zademonstrować w specyficzny sobie sposób własną motywację, status socjalny i/lub zdolności konkurencyjne, przy czym w komunikacji pełnią zarówno rolę nadawcy, jak i odbiorcy sygnałów dźwiękowych. W takich wewnątrzplciowych interakcjach samce korzystają z dynamicznej strategii śpiewu, mianowicie zmieniają czas wydawania sygnału w zależności od zachowania wokalnego oponenta (McGregor & Dabelsteen, 1996; McGregor & Peake, 2000; Todt & Naguib, 2000). Samce ptaków śpiewających podczas ustalania terytoriów prowadzą coś w rodzaju dysput na ich granicy, co pozwala im oszczędzać czas i energię, które byłyby zużywane przy bardziej bezpośrednim kontakcie, np. podczas przegania rywala czy walki (Godard, 1993). Sprowokowany przez rywala, dany osobnik jest w stanie odpowiedzieć na kilka specyficznych sposobów, np. tym samym typem śpiewu (*ang. song type matching*), lub poprzez wybranie z repertuaru rywala piosenki innego typu, którego nie wykorzystuje on w danym momencie (*ang. repertoire matching*), czy też poprzez użycie typu śpiewu spoza repertuaru rywala (Krebs et al., 1981; McGregor et al., 1992; Burt et al., 2001; Vehrencamp, 2001; Mennill & Ratcliffe, 2004b; Fitzsimmons et al., 2008). Aby dopasować odpowiedź do oponenta, samiec musi wcześniej wiedzieć, jakimi typami śpiewu dysponuje konkurent, w związku z czym w takie interakcje wchodzi przeważnie samce będące sąsiadami od dłuższego czasu (Beecher, 1996). Przykładowo w niektórych populacjach pasówki śpiewnej stwierdzono, iż samce współdzielą repertuar z sąsiadami nawet w 90% (Beecher et al., 2000). Zaobserwowano również, że samce, które nie potrafiły dopasować swojego repertuaru do sąsiada, narażone były zdecydowanie częściej na jego agresję (Wilson et al., 2000; Wilson & Vehrencamp, 2001). Zachowanie takie sugeruje, iż umiejętność dopasowania własnych typów śpiewu do sąsiadów jest czynnikiem stabilizującym układy sąsiad-sąsiad u tego gatunku. Dopasowywanie typów śpiewu wydaje się więc być pierwszą linią obrony terytorium, umożliwiającą identyfikację intruza, a co więcej, pozwalającą na gradację reakcji oraz minimalizację kosztów obrony (Krebs et al., 1981; Falls et al., 1982; Kramer et al., 1985; Falls et al., 1988; Shackleton

& Ratcliffe, 1994; Nielsen & Vehrencamp, 1995; Vehrencamp 2001). Wyrazem ewolucyjnego dostosowania do tej strategii jest fakt, iż samce mogą dopasowywać nie tylko sam typ śpiewu, lecz również inne jego cechy, np. częstotliwość (Morton & Young, 1986; Shackleton & Ratcliffe, 1994; Otter et al. 2002) lub specyficzne komponenty piosenki (Burt et al. 2002).

Bazując na informacji związanej z czasem trwania piosenek oraz odstępami między nimi, samce są w stanie pokrywać w czasie piosenki sąsiada swoimi (*ang. song overlapping*; McGregor & Dabelsteen, 1996; McGregor & Peake, 2000; Todt & Naguib, 2000; Naguib & Kipper, 2006; Mennill & Otter, 2007). Śpiewanie w sposób pokrywający piosenki rywala bądź też je „omijający” (*ang. alternating singing* – śpiew w przerwach między piosenkami rywala), jest więc kolejnym mechanizmem, za pomocą którego samce wchodzące ze sobą w interakcje mogą przekazać sygnał sąsiadowi, intruzowi czy też potencjalnej partnerce (Ficken et al., 1974; Popp et al., 1985; Popp, 1989; Dabelsteen et al., 1996; Todt & Naguib, 2000). Nakładanie własnej piosenki na piosenkę rywala zachodzi wówczas, gdy dany osobnik rozpoczyna swój śpiew w momencie, w którym oponent prawie kończy własną piosenkę. Zachowanie takie jest zjawiskiem zachodzącym w relacji samiec-samiec na bardzo bliskich z reguły dystansach, przy czym osobniki sprowokowane w ten sposób cechują się zdecydowaną odpowiedzią i wysokim stopniem pobudzenia (Brindley, 1991; Collins, 2004; Naguib, 2005). Badania z użyciem playbacku wykazały również, że samce, na których piosenkę została nałożona piosenka rywala, są w stanie bardzo szybko zbliżyć się do rywala (Dabelsteen et al., 1997; Osiejuk et al., 2004) bądź też zaczynają śpiewać w sposób bardzo nieregularny pokazując większe zróżnicowanie w długości piosenek i czasie ich trwania (Dabelsteen et al., 1996; Langemann et al., 2000; Mennill & Ratcliffe, 2004b), a także są w stanie zmienić swój styl śpiewu z przerywanego na całkowicie ciągły (Dabelsteen et al., 1997), lub przeciwnie - zaprzestać śpiewu (Naguib & Kipper, 2006).

Podsumowując, opis poszczególnych komponentów piosenki oraz jej budowa były początkowo głównie wykorzystywane przy testowaniu hipotez dotyczących uczciwości w sygnalizowaniu jakości przez samce w kontekście doboru płciowego. Tempo śpiewu samców jest w stanie wyrazić ich kondycję, przez co staje się istotnym czynnikiem wpływającym na dobór płciowy (Radesater et al., 1987; Eens et al., 1991; Wasserman & Cigliano, 1991). Ponadto samce dysponujące dodatkowym źródłem pokarmu są w stanie śpiewać dłużej (Alatalo et al., 1990), jak również wcześniej pozyskać partnerkę do rozrodu (Tobias, 1997). Wskazuje to, iż dostępność do odpowiednich zasobów pokarmowych (t.j. jakość terytorium) również może być komunikowana poprzez śpiew i w konsekwencji

wpływać pozytywnie na postrzeganie samca przez potencjalne partnerki (Gottlander, 1987).

Z powyższych przykładów badań odnoszących się do rywalizacji między samcami, zauważyć można, że skupiały się one głównie na krótkoterminowych cechach dotyczących charakterystyki sygnału oraz strategii śpiewu ptaków jako przejawu ich agresywnej motywacji. Można przypuszczać, że samce używając piosenek podczas interakcji kierują się nie tylko poziomem zagrożenia związanym z sygnałem przekazywanym przez oponenta, lecz również jego jakością czy statusem socjalnym. Wzrost tempa śpiewu w trakcie interakcji samiec-samiec jest często związany ze wzrostem pobudzenia i poziomem agresywnej motywacji (Kramer et al., 1985; Weary et al., 1988), jednakże wydaje się, że nie jest to jedyny czynnik wpływający na takie zachowania. Unikalną metodą, która wydaje się być obecnie najbardziej odpowiednią w rozwiązywaniu podobnych dylematów, jest badanie zjawisk związanych z interakcjami między samcami na poziomie sieci komunikacyjnych (McGregor, 2005). Jednakże badania takie, będące same w sobie pewnego rodzaju wyzwaniem naukowym, nie są łatwe. Zależności zachodzące między śpiewającymi samcami w sieciach komunikacyjnych posiadają charakter wielowymiarowy, tzn. że w stosunkowo krótkim czasie osobniki są w stanie wymieniać między sobą szereg informacji o zróżnicowanych funkcjach komunikacyjnych, przy jednoczesnej zmianie zachowania. Dotychczasowe metody stosowane przy analizie tak złożonych zachowań są zdecydowanym ograniczeniem w ich prawidłowej interpretacji. Rozwiązaniem okazały się dość wyrafinowane metody nagrywania z zastosowaniem wielokanałowych macierzy mikrofonowych, w połączeniu z eksperymentalnym interaktywnym playbackiem stosowanym w celu uzyskania informacji o strukturze komunikacji wokalne w grupie jednocześnie odzywających się i sąsiadujących ze sobą osobników (Burt & Vehrencamp, 2005; Mennill et al., 2006). Prace nad badaniem zachowań wokalnych w oparciu o macierze mikrofonowe są unikalne, dzięki czemu wniosły dużo ważnych informacji dotyczących roli śpiewu w układach sieci komunikacyjnych ptaków śpiewających (Fitzsimmons et al., 2008; Foote et al., 2008; Mennill & Otter, 2007; Mennill & Vehrencamp, 2005, 2008; Mennill et al., 2002, 2004a, 2004b; Skierczyński et al., 2007, 2008), jednakże nadal pozostaje wiele hipotez czekających na weryfikację.

Cel badań

Zachowania terytorialne inicjujące obronę terytorium u ptaków śpiewających związane są głównie ze sposobem sygnalizowania agresywnej motywacji, a konkretnie odzwierciedlają one gotowość do eskalacji konfliktu. Sygnalizowany poziom agresji w stosunku do potencjalnego konkurenta jest uzależniony od wielu czynników, które ulegają zmianom zarówno w czasie, jak i w przestrzeni. Takimi czynnikami potencjalnie mogą być: (1) wielkość repertuarów oraz stopień ich współdzielenia z sąsiadującymi osobnikami, najbliższą grupą socjalną lub całą lokalną populacją (Beecher et al., 2000a, 2000b; Leiser, 2003), (2) tempo śpiewu, które ulega modyfikacji na skutek obecności konkurentów (Hyman, 2003; Poesel & Dabelsteen, 2005) i jednocześnie jest silnie uzależnione od pory dnia i okresu sezonu lęgowego (Amrhein & Erne, 2006, Foote et al., 2008) oraz (3) odpowiedź na śpiew rywala związana ze zmianą własnej strategii śpiewu (Naguib, 1999; Burt et al., 2001, 2002; Mennill & Ratcliff, 2004b; Ballentine et al., 2008; Vehrencamp et al., 2007).

Celem mojej pracy jest określenie roli śpiewu jako czynnika odpowiedzialnego za obronę terytorialną u ortolana. Aby zrealizować postawiony cel, pracę podzieliłem na trzy powiązane ze sobą etapy. Pierwszym z nich było uzyskanie informacji dotyczącej stopnia współdzielenia sylab i typów piosenek między samcami badanego gatunku na poziomie zarówno grup socjalnych, jak i lokalnych populacji (Rozdział I). Kolejnym etapem było opisanie istotnego z punktu widzenia obrony terytorialnej mechanizmu rozróżniania sąsiadów od obcych osobników w badanej populacji (Rozdział II). Ostatnim etapem była analiza długoterminowych nagrań macierzowych w grupie samców sąsiadujących ze sobą w trakcie trwania całego sezonu lęgowego. Nagrania te, zawierające zapis rzeczywistych interakcji wokalnych u badanego gatunku, przeanalizowane zostały pod kątem uzyskania informacji dotyczących sposobu kodowania agresywnej motywacji oraz akustycznego „rozwiązywania konfliktów” u badanego gatunku (Rozdział III). Potencjalne możliwości takiego kodowania u ortolana to: zwiększanie tempa śpiewu, skracanie piosenek, przełączanie między typami piosenek (*ang. song type switching*), dopasowywanie repertuaru do rywala (*ang. song type matching* i *repertoire matching*) lub pokrywanie piosenki rywala (*ang. song overlapping*).

Ortolan jako gatunek modelowy

Charakterystyka norweskiej populacji ortolana

Ortolan jest gatunkiem palearktycznym należącym do rzędu ptaków wróblowych *Passeriformes*, podrzędu śpiewających *Oscines* i rodziny trznadlowych *Emberizidae*. Na większości obszaru występowania zamieszkuje otwarte tereny rolnicze charakteryzujące się mozaikowością środowisk, z płatowym układem terenów leśnych graniczących z roślinnością uprawną, głównie z różnymi typami zbóż i roślin okopowych (Cramp & Perrins, 1994). Od pięćdziesięciu lat odnotowuje się gwałtowny spadek liczebności ortolana w Europie Zachodniej łącznie z Norwegią, gdzie niektóre populacje lokalne już wyginęły (Cramp & Perrins, 1994; Hagelmejer & Blair, 1997). Najliczniejsza populacja tego gatunku występująca na północy Europy, znajduje się obecnie w Finlandii, jednakże i tutaj następuje od kilkunastu lat spadek liczebności (Vepsäläinen et al., 2005). Polska populacja ortolana, będąca w europejskim centrum zasięgu tego gatunku, wydaje się być stabilna w porównaniu z innymi populacjami europejskimi, chociaż i tutaj odnotowuje się lokalne spadki liczebności (Kuźniak et al., 1997). Wydaje się więc, iż procesy, jakie zaszły w ostatnim półwieczu w Norwegii, właśnie przenoszą się na populacje z nią sąsiadujące. W Norwegii ostatnia populacja ortolana jest izolowana - znajduje się na północnej granicy zasięgu tego gatunku, ok. 250 kilometrów od najbliższej populacji w Szwecji, do której jest częściowo zbliżona pod kątem wymagań siedliskowych (Berg, 2008; Ottvall et al., 2008). Badana populacja jest w dużym stopniu pofragmentowana, ptaki zasiedlają do 50 płątów środowiskowych rozproszonych na powierzchni około 500 km². Do lat 50-tych XX wieku ortolan był pospolitym gatunkiem obszarów rolniczych w południowo – wschodniej Norwegii. Obecnie jego populacja jest ograniczona do hrabstwa Hedmark (Reinsborg et al., 2008), i w ciągu zaledwie kilku lat zmniejszyła się o około 1/3 śpiewających samców (od około 150 w 2001 roku do 100 w roku 2006; Steifetten & Dale, 2006). Jest wiele hipotez dotyczących przyczyn spadku liczebności tego gatunku zarówno w Norwegii jak i Europie Zachodniej, ważniejsze z nich to: (1) zmiany w środowiskach odpowiednich dla ortolana związane z intensyfikacją rolnictwa oraz (2) komercyjno-nielegalne, tzw. „tradycyjne” jesienne polowania w południowo-zachodniej Francji, gdzie corocznie ginie około 50 000 migrujących ortolanów (Dale, 1997).

Norweska populacja, w przeciwieństwie do innych zbadanych, charakteryzuje się wysoką dysproporcją płci. Duża liczebność samców i niewielka ilość samic powoduje, że jedynie 45-75 % osobników łączy się w pary (Dale, 2001a, 2001b; Steifetten & Dale,

2006). Typowym zjawiskiem w tej populacji jest to, że samce są w stanie przemieszczać się na duże odległości, nawet do kilkudziesięciu kilometrów. Migracje takie nie są jednorazowe, lecz odbywają się wielokrotnie w ciągu sezonu lęgowego, co jest zjawiskiem rzadko spotykanym w innych populacjach ortolana, a nawet u innych gatunków ptaków śpiewających. Przypuszcza się, że częstość i zasięg tego typu przemieszczeń są w dużej mierze uwarunkowane nieustannie malejącą liczbą ptaków oraz pogłębiającym się procesem ubywania samic. Niska powracalność samic na tereny lęgowe swoich rodziców jest wprawdzie generalną tendencją u ptaków, ale w przypadku populacji ze skrajów zasięgu może mieć katastrofalne skutki (Dale, 2001a, 2001b; Dale et al., 2006). Ogólnie, w badanej populacji notowana jest niższa przeżywalność ptaków młodych (poniżej 35%) w przeciwieństwie do osobników starych (powyżej 60%), jak również brak odpowiedniej liczby samic, przez co cała populacja charakteryzuje się słabą produktywnością (Steifetten & Dale, 2006).

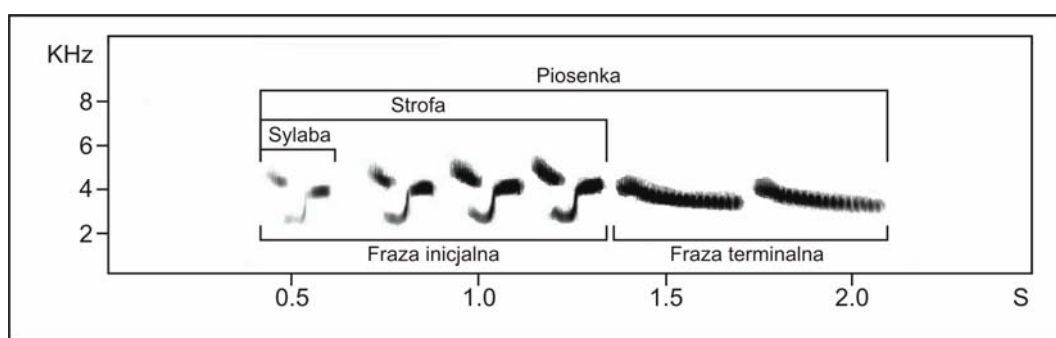
Charakterystyka śpiewu ortolana z norweskiej populacji

Samce ortolana zaczynają śpiewać wkrótce po przylocie na tereny lęgowe, rozpoczynając aktywność wokalną w okolicach świtu i stopniowo ją ograniczając aż do godzin południowych. Początkowe przeciętne tempo śpiewu wynosi ok. 4 - 8 piosenek na minutę, po czym gwałtownie spada w momencie, gdy samiec uzyskuje dostęp do samicy, natomiast osobniki niesparowane śpiewają często nawet przez cały sezon lęgowy (Cramp & Perrins, 1994). Taki efekt obserwowany był również w badanej populacji. Samce ortolana śpiewają z reguły z miejsc wyeksponowanych jak drzewa, zakrzewienia, słupy telegraficzne lub inne wyniesienia terenu, jednakże zawsze unikając ekspozycji wierzchołkowej (w przypadku drzew i krzewów). Każdy osobnik w swoim terytorium posiada z reguły kilka stałych miejsc śpiewu (Cramp & Perrins, 1994).

Śpiew ortolana jest nieciągły, składający się z piosenek (względnie prostej budowie) zbudowanych z dwóch fraz (inicjalnej i terminalnej), jednakże zmienności śpiewu w obrębie poszczególnych osobników jest spora. Zmienność ta związana jest z występowaniem różnych wariantów tej samej piosenki, które są zbudowane z identycznej sekwencji sylab a ich liczba w seriach jest zróżnicowana (Osiejuk et al., 2003a). Wpływa to na zmienność typów piosenek, który w populacji norweskiej wynosi średnio 4.19 (± 0.22) typów piosenek na samca (Łosak, 2007), co jest wartością wyższą od opisywanej w innych populacji europejskich tego gatunku (2 - 3 typów, Cramp & Perrins, 1994; Conrads, 1969, 1976). Kolejną miarą zmienności śpiewu jest zróżnicowana liczba fraz

terminalnych (dialektowych), których średnia wartość w populacji norweskiej wynosi 2.32 (± 0.11) i jest zdecydowanie wyższa niż u ptaków w populacji polskiej 1.09 (± 0.36) (Łosak, 2007). Na zmienność śpiewu wpływa posiadanie przez samce tych samych typów piosenek (typów homologicznych) złożony z identycznych sylab, które między poszczególnymi osobnikami różnią się po względem częstotliwości zróżnicowanych pod kątem częstotliwości (Osiejuk et al., 2005b). Piosenka ortolana zbudowana jest z dwóch fraz zróżnicowanych pod kątem częstotliwości i pasma oraz wchodzących w ich skład sylab (Rycina 1; Cramp & Perrins, 1994; Osiejuk et al., 2003a).

Rycina 1. Przykładowy opis struktury piosenki ortolana z populacji norweskiej (piosenka dwusylabowa, typ śpiewu *ab*; *a* – sylaba frazy inicjalnej, *b* – sylaba frazy terminalnej).



Faza inicjalna z uwagi na większą liczbę różnych sylab, które mogą ją tworzyć, cechuje się wyższą zmiennością w porównaniu z frazą terminalną, generalnie mało zmienną w formie i częstotliwości w obrębie lokalnego dialektu, którego jest wyróżnikiem (Conrads & Conrads, 1971; Cramp & Perrins, 1994). Pojedynczy dialekt stwierdzany u ortolana zazwyczaj pokrywa obszar kilkuset kilometrów kwadratowych i wydaje się być stabilny przez wiele lat (Conrads & Conrads, 1971; Conrads, 1976, 1992; Helb, 1997). Jednakże badania nad izolowaną populacją norweską nie wykazały występowania tam typowego dialektu z uwagi na brak pojedynczej frazy terminalnej współdzielonej przez większość samców przy jednoczesnej bardzo wysokiej liczbie typów piosenek (do 24) (Osiejuk et al., 2003a, 2005a, 2007a). Ponadto eksperymentalne badania wykazały, że samce w tej populacji mimo braku dialektu typowego dla pozostałej części Europy, odpowiadały wyraźnie mocniej na typowe norweskie piosenki, natomiast nie odpowiadały zarówno na piosenki z populacji polskiej, jak i na hybrydy, gdzie początkowa lub końcowa fraza norweskiej piosenki była zamieniana z frazą polską (Osiejuk et al., 2007a), co czyni tą populację nadzwyczaj interesującą pod kątem badań bioakustycznych.

Ortolan, często zaliczany jest do gatunków ptaków śpiewających o tak zwanym ograniczonym czasie nauki śpiewu (*ang. age-limited learners*), co oznacza, że samce tego gatunku uczą się piosenek jedynie w pierwszym roku życia, a repertuar typów piosenek

danego osobnika pozostaje niezmienny w ciągu jego życia (Conrads, 1986). Poglądy te należy jednak zweryfikować, szczególnie w świetle badań nad norweską populacją, gdzie Osiejuk et al. (2008) stwierdził, iż ortolany w ciągu całego swojego życia potrafiły przebudowywać repertuary na drodze modyfikacji istniejących już typów śpiewu poprzez usuwanie lub dodawanie nowych sylab. Wydaje się, że taka sytuacja dotyczyć może populacji wyspowych lub izolowanych, a takie wnioski wspiera chociażby praca dotycząca zmian w repertuarze pasówki białobrewej *Zonotrichia leucophrys nutalli* (Slabbekoorn, 2003).

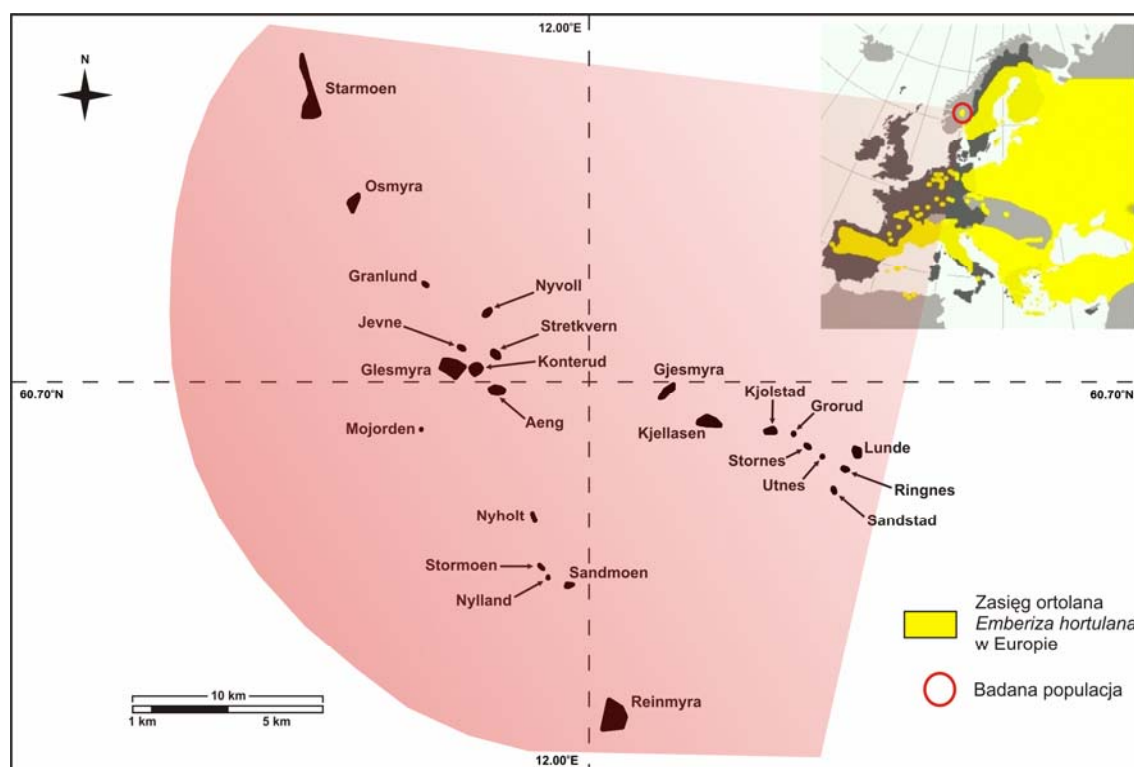
Ortolan był dotychczas obiektem badań, które skupiały się głównie na charakterystyce sylab i typów śpiewu, klasyfikacji ich do dialektów i prostej analizie przestrzennej ich rozmieszczenia (Conrads, 1969, 1986, 1992; Conrads & Conrads, 1971; Helb, 1997, Osiejuk et al., 2003a). Prace te przedstawiły opis zmienności śpiewu w kilku populacjach europejskich, jednakże wydają się dziś bardzo niepełne i wymagają rewizji, zwłaszcza w świetle procesu wymierania gatunku w Europie Zachodniej i wpływu zmian w ekologii gatunku na jego zachowanie (śpiew). Obecnie więcej uwagi poświęca się mechanizmom związanym z indywidualnym rozpoznawaniem osobników w różnych populacjach ortolana oraz próbom wytłumaczenia procesów związanych z nauką śpiewu u tego gatunku (Osiejuk et al., 2005b, 2007a, 2007b, 2008, Skierczyński et al., 2007, Tao et al., 2008).

Ortolan, będąc gatunkiem o nieskomplikowanym śpiewie, dość łatwo wykrywalnym w terenie, a jednocześnie dobrze scharakteryzowanym pod kątem ekologii populacji i zmienności śpiewu w obrębie europejskiego zasięgu występowania, jest odpowiednim gatunkiem modelowym w badaniach bioakustycznych. Dodatkową zaletą, przemawiającą za wyborem tego gatunku, jest łatwość przeprowadzania eksperymentów terenowych - samce z reguły nie są skryte i wyjątkowo dobrze „współpracują” z badaczami. Wieloletnie badania nad ekologią i demografią populacji norweskiej ortolana w połączeniu z ogromnym materiałem bioakustycznym zgromadzonym w trakcie tych badań dają niebywałą możliwość odpowiedzi na fundamentalne pytania dotyczące roli śpiewu w obrębie izolowanej populacji oraz mechanizmów związanych z jego nauką u badanego gatunku.

Opis terenu badań

Badania były prowadzone nad izolowaną norweską populacją ortolana, której trzon zlokalizowany jest w centralnej części Hrabstwa Hedmark (60.29-60.53°N, 11.40-12.18°E) i rozciąga się na przestrzeni 40 kilometrów w kierunkach północ-południe oraz wschód-zachód. Obecnie jest to największy obszar występowania tego gatunku w Norwegii (Reinsborg et al., 2008), którego liczebność spadła od 150 samców w roku 2001 do około 100 w roku 2006 (Dale, 2001a, 2001b; Steifetten & Dale, 2006). Inna reliktowa populacja (poniżej 10 samców) zlokalizowana była około 50-80 km na południe i południowy wschód w Hrabstwie Åkershus.; jednakże najprawdopodobniej wymarła ona w roku 2005 (Dale et al., 2006). Badana norweska populacja ortolana składa się w sumie z około 24 subpopulacji lokalnych rozmieszczonych na obszarze około 500 km² (Rycina 2).

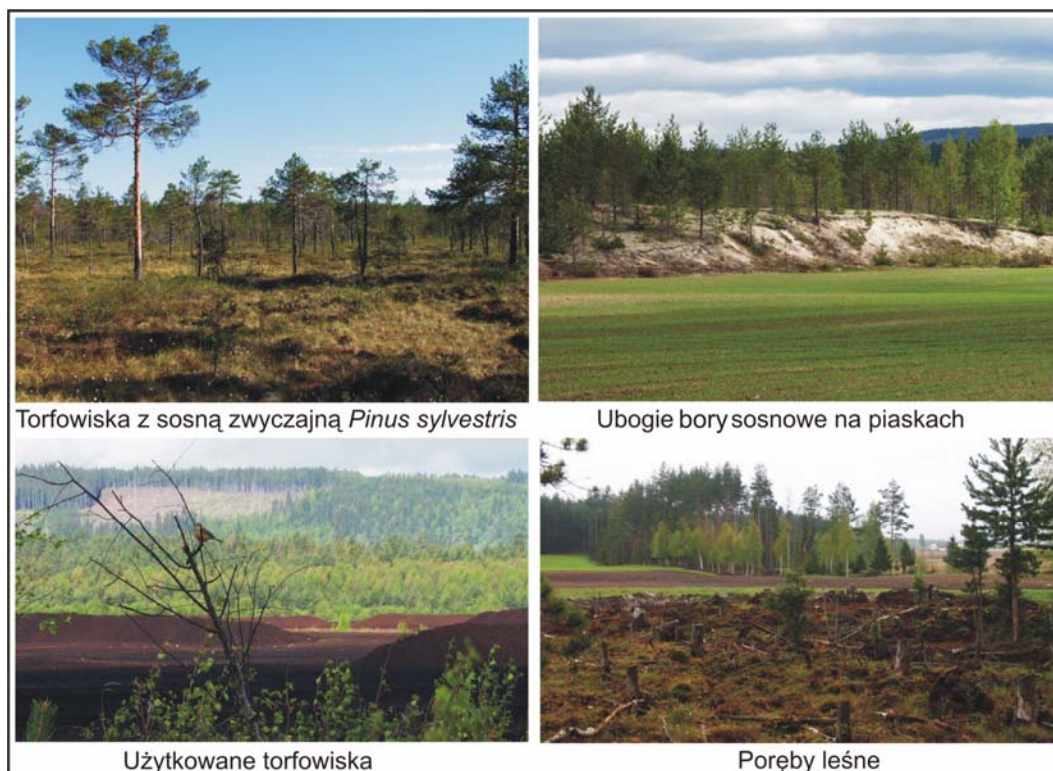
Rycina 2. Rozmieszczenie płatów środowiskowych okupowanych przez samce ortolana w Hrabstwie Hedmark.



Liczba ptaków w poszczególnych subpopulacjach wahała się od 1 do ponad 20 samców, przy czym osobniki były w stanie swobodnie przemieszczać się pomiędzy tymi subpopulacjami zarówno w trakcie, jak i między sezonami (Dale et al., 2005). Obecnie populacja norweska jest oddzielona od najbliższej populacji ortolana znajdującej się w Szwecji dystansem około 250 km. Występowanie ortolana w Norwegii związane jest głównie z obecnością środowisk takich jak: torfowiska (zarówno użytkowane, jak

i nieużytkowane), ubogie bory z sosnowe rosnące na piaskach, leśne obszary porębowe, a także pożarzyska z odnowieniem sosny zwyczajnej (Rycina 3; Dale & Hagen, 1997; Dale, 2001a; Dale et al., 2006). Środowiska takie były zasiedlane przez ortolany jedynie, gdy graniczyły one z polami uprawnymi, na których ptaki zdobywały pożywienie (Dale, 2000; Dale & Olsen, 2002). Większość samców (55-85%, mediana 78%) została wyznakowana kolorowymi obrączkami w latach 1999-2005 (Dale et al., 2006; Rycina 4).

Rycina 3. Środowiska zasiedlane przez ortolana w Norwegii (Foto. M. Skierczyński & T.S. Osiejuk).



Rycina 4. Wyznakowany kolorowymi obrączkami samiec ortolana o kodzie identyfikacyjnym xRø = B1Rø w wieku K3, sfotografowany na powierzchni Lunde w roku 2004 (Foto. A. Lambrechts).



Rozdział I

Współdzielenie sylab i typów piosenek między samcami ortolana

Wstęp

Ptaki śpiewające (Oscines) wykazują ogromną zmienność śpiewu, która jest związana z ich rozmieszczeniem w przestrzeni oraz zasięgiem geograficznym (Podos & Warren, 2007). Pierwsze doniesienia dotyczące występowania w śpiewie dialektów związanych z rozmieszczeniem osobników danego gatunku przedstawione zostały na przykładzie pasówki białobrewej *Zonotrichia leucophrys* (Marler & Tamura, 1962). Ci sami autorzy zasugerowali również hipotezę tłumaczącą występowanie dialektów na podstawie transmisji kulturowej śpiewu (Marler & Tamura, 1964). Hipotezę tą następnie sprawdzało wielu badaczy, dzięki czemu opisano dwa zjawiska potencjalnie wpływające na zmienność śpiewu i ewolucję dialektów. Pierwsze z nich to kulturowy przekaz piosenek między pokoleniami osobników w procesie nauki śpiewu. Zjawisko drugie to dyspersja osobników, która poprzez swą specyfikę i różnego typu ograniczenia, np. związane z dostępnością odpowiednich środowisk lęgowych, wpływa na ostateczny wzorzec „rozmieszczenia piosenek” w przestrzeni (Kroodsma et al., 1985). Innym czynnikiem, wciąż słabo zbadanym, są preferencje samic w stosunku do określonych dialektów. Potencjalnie czynnik ten może bardzo mocno wpływać na decyzje samców związane z osiedlaniem się w konkretnym miejscu, a tym samym generować różne wzorce zmienności przestrzennej śpiewu.

Zmienność geograficzną śpiewu ptaków można podzielić na dwie kategorie, zależnie od rozpatrywanej skali przestrzennej: (1) makrogeograficzną - opisującą zmienność między odległymi populacjami, gdzie osobniki pochodzące z różnych populacji mają bardzo małe lub wręcz zerowe szanse na spotkanie w trakcie trwania swojego życia (np. pasówka płowa *Melospiza lincolnia*, Cicero & Benowitz-Fredericks, 2000; lub pasówka śpiewna *Melospiza melodia*, Peters et al., 2000), oraz (2) mikrogeograficzną - opisującą zmienność na poziomie lokalnych populacji, gdzie poszczególne osobniki z dużym prawdopodobieństwem stykają się ze sobą i wchodzą w różnego typu interakcje (np. Mundinger, 1982; Nelson, 1998).

Piosenki wielu gatunków ptaków zbudowane są z grup elementów trwających w czasie. Najmniejszą możliwą jednostką budującą piosenkę są elementy, które występując w stałej kombinacji tworzą sylaby. Układ sylab tworzy strofy, które często układają się w specyficzne grupy formując np. tryle (powtarzane wielokrotnie te same sylaby) lub motywy (specyficzne powtarzane układy różnych sylab). Układ strof zazwyczaj tworzy typy piosenek, a ich liczba określa repertuary. Każdy osobnik posiada typy piosenek które w różnym stopniu współdzielili z innymi osobnikami w populacji.

Jednakże zróżnicowanie tych typów piosenek pod kątem amplitudy, częstotliwości i czasu trwania pełnić może funkcje związane z rozpoznawaniem poszczególnych osobników (np. cierlik *Emberiza cirlus*, Kreutzer, 1991), lub tworzyć układ elementów składających się na sygnaturę informującą o przynależności do określonej grupy sąsiadów (np. skowronek *Alauda arvensis*, Briefer et al. 2008). Istnieje wiele prac dotyczących zmienności śpiewu u ptaków w kontekście zmian rozmieszczenia badanych gatunków lub fragmentacji środowiska (np. Laiolo & Tella, 2005, 2006, 2007). Coraz lepiej poznane są też mechanizmy związane z rozróżnianiem - zarówno przez samce jak i samice - czy dana piosenka pochodzi z ich lokalnej lub odległej geograficznie populacji (np. Baker et al., 2001; MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton, 2001; Wright & Dorin, 2001; Nelson & Soha, 2004). Nawiązując do badań nad modraszką *Cyanistes caeruleus*, pierwiosnką *Phylloscopus collybita* oraz mysikrólikiem *Regulus regulus* zaobserwowano, iż mechanizm takiej odpowiedzi był zdecydowanie bardziej zróżnicowany w strefie skraju zasięgu gatunku w porównaniu do jego centralnej części (Becker, 1982). Zatem osobniki żyjące na skraju zasięgu populacji lub w populacjach izolowanych cechować się mogą większym uproszczeniem struktury śpiewu przy jednoczesnym wzroście różnic międzyosobniczych, niż osobniki w centrum zasięgu (np. Åstrom & Stolt, 1993; Hamao & Ueda, 2000; Baker et al., 2001). Taka zmienność utrzymująca się w czasie oraz dodatkowo wzmagana barierami np. natury geograficznej może doprowadzić do sytuacji, w której lokalne populacje będą na tyle różne od populacji w centrach zasięgów, że dojdzie do izolacji genetycznej. Sytuacje takie mogą tworzyć się w skali mikrogeograficznej, np. dwa podgatunki pierwiosnki *Phylloscopus collybita collybita* i *Phylloscopus collybita brehmii* w Pirenejach (Salomon, 1989), oraz makrogeograficznej, jak w przypadku ptaków należących do gatunków pierścieniowych (ang. *ring species*), np. grupa sześciu podgatunków wójcika *Phylloscopus trochiloides* zasięgiem obejmującego całą Syberię i część Azji Środkowej (Irwin et al., 2001, Irwin et al., 2008). Z drugiej strony zmiany w wielkości repertuarów ptaków śpiewających w lokalnych populacjach mogą też być powiązane ze spadkiem liczebności osobników, a nawet być wyznacznikiem złej kondycji takiej populacji (Laiolo et al., 2008).

Nawiązując do ostatniej tezy, sytuacja taka powinna występować w izolowanej norweskiej populacji ortolana, gdzie od kilkudziesięciu lat notowany jest spadek liczebności związany z niską powracalnością samic na tereny lęgowe oraz niższą przeżywalnością ptaków młodych w przeciwieństwie do osobników starych (Dale & Hagen, 1997, Dale, 2001b; Dale et al., 2005; Dale et al., 2006; Steifetten & Dale, 2006). Ostatnie badania nad populacją skandynawską wykazały, że w przypadku tego gatunku

osobniki żyjące na skraju zasięgu nie przejawiają cech typowego dialektu w przeciwieństwie do populacji środkowoeuropejskich (Åstrom & Stolt, 1993; Osiejuk et al., 2003a, 2003b, 2004b). Dokładnie ujmując, nie stwierdzono, by samce zasiedlające Norwegię współdzieliły pojedynczą frazę terminalną świadczącą o lokalnym dialekcie. Dodatkowo większość samców w norweskiej populacji posiada wyjątkowo duże repertuary (zakres 1-24 typów piosenek), a także duża część samców cechuje się wysokim różnicowaniem fraz inicjalnych i terminalnych (Osiejuk et al., 2003a, 2005; Łosak, 2007).

Celem tej części badań było scharakteryzowanie zmienności współdzielenia sylab i typów piosenek między samcami ortolana na przestrzeni sześciu lat w odniesieniu do fragmentacji środowiska oraz rozmieszczenia samców w przestrzeni, a w szczególności odpowiedź na następujące pytania: (1) Czy liczba sylab oraz typów śpiewu stwierdzonych w izolowanej populacji ortolana zmienia się w czasie oraz wraz z wiekiem badanych ptaków?, (2) Czy podobieństwo sylab i typów piosenek między poszczególnymi osobnikami ortolana ulega zmianom w zależności od odległości między nimi w obrębie całej populacji oraz w obrębie lokalnych subpopulacji na przestrzeni lat?, (3) Czy stabilność podobieństwa sylab oraz typów śpiewu między samcami ortolana jest zależna od rozmiarów lokalnej populacji oraz grupy socjalnej (np. samce sąsiadujące ze sobą w odległości do 250 m - czyli realny dystans, w obrębie którego zachodzić mogą interakcje wokalne, patrz Rozdział III)? oraz (4) Czy liczba i podobieństwo sylab oraz typów piosenek, a także liczba sąsiadów w obrębie grupy socjalnej samców ortolana wpływa na ich status, czyli sparowanie samca?

Materiał i metody

Materiał badawczy

Materiał dźwiękowy pochodził od samców ortolana nagranych w norweskiej populacji w latach 2001-2006, gdzie poszczególne osobniki nagrywane były w godzinach od 4:00 do 11:00, od początku maja do początku czerwca. Ptaki były nagrywane za pomocą magnetofonów cyfrowych: Sony TCD-D8, HHB PDR 1000 Professional DAT Recorder, Aiwa HS-200 DAT, Marantz PMD 670 i mikrofonów: paraboliczny Telinga Pro V DAT Science Microphone oraz typu *shotgun* Sennheiser ME 67. Pozycje wszystkich nagrywanych samców były namierzane przy pomocy urządzenia GPS Garmin 12CX oraz zaznaczane na mapach sporządzanych na podstawie zdjęć lotniczych. Obszary o wysokiej liczebności samców były odwiedzane równocześnie przez dwóch lub trzech badaczy

zaopatrzonych dodatkowo w lunetę, pomocną w indywidualnym rozpoznawaniu oznakowanych kolorowo osobników. Osoba nagrywająca ptaki używała aktualnych danych zebranych w poprzednich 1-2 dniach przez pozostałe osoby z zespołu i знаła położenie poszczególnych samców, ich status (sparowany, nie sparowany) oraz wszystkie szczególne zachowania, które mogły ułatwić rozpoznanie lub nagrywanie (np. preferowane miejsca śpiewu, cechy charakterystyczne wokalizacji etc.).

Dla każdego samca starano się pozyskać co najmniej 10-minutowy materiał dźwiękowy, często jednak ptaki przerywały śpiew i nie było to możliwe. Przerwy w śpiewie jedynie sporadycznie były powodowane przez obserwatora, ponieważ nagrania prowadzono z odpowiedniego dystansu, a większość samców ortolana na badanych terenach nie wykazuje w sezonie lęgowym zbytnej płochliwości w stosunku do człowieka. W trakcie nagrań zwracano także uwagę na zachowania śpiewającego samca i innych osobników. W szczególności zwracano uwagę na to, czy dany samiec śpiewa w momencie nagrania sam, czy też jest w stanie interakcji śpiewem z innym samcami (*ang. counter-singing*). Każde nagranie danego osobnika w bazie danych posiadało niepowtarzalny indeks i następującą notatkę: czas, zachowanie osobnika (śpiew, głosy etc.), status kontekstowy (śpiew równoczesny, śpiew solo), charakterystyka miejsca śpiewu (wysokość tego miejsca, odległość od terenu otwartego), oraz kod kolorowych obrączek, jeśli ptak był znakowany. Jeśli samiec nie był znakowany, jego tożsamość była oznaczana na podstawie umiejscowienia jego terytorium, położenia miejsca śpiewu wewnątrz terytorium oraz, w miarę potrzeb, analizę repertuaru.

Analiza statystyczna

Dane ze względu na zbieżność lub rozbieżność z rozkładem normalnym testowane były odpowiednio dobranymi testami statystycznymi. Jako, że uzyskanie odpowiedzi na stawiane pytania wymagało zróżnicowanego podejścia do zebranych danych, wykonane analizy zostały opisane poniżej w odniesieniu do poszczególnych testowanych hipotez. Stopień podobieństwa sylab i typów piosenek przedstawiony w pracy został obliczony w oparciu o indeks Jaccarda (J), który wydaje się być najodpowiedniejszym przy ocenie zmienności repertuarów u ptaków śpiewających (Williams & Slater, 1990). Indeks ten opisany jest poniższą formułą:

$$J_{xy} = \frac{S_{xy}}{R_x + R_y - S_{xy}}$$

gdzie: J_{xy} jest indeksem podobieństwa między dwoma osobnikami (x,y), S_{xy} jest liczbą sylab lub typów piosenek współdzielonych między tymi osobnikami, R_x oraz R_y jest całkowitą liczbą sylab lub typów piosenek, którymi dysponują oba osobniki (x,y).

Aby określić zależności przestrzenne między podobieństwem sylab oraz typów piosenek samców ortolana a dystansem między nimi, zostały skonstruowane zwierciadlane macierze zawierające powiązane wyżej wspomniane informacje. Macierze podobieństwa śpiewu wyrażone indeksem Jaccarda zostały opracowane w pakiecie statystycznym SYSTAT 12, a macierze zawierające dystans między poszczególnymi samcami zostały wykonane w środowisku ArcView 3.2a w oparciu o rozszerzenie *Distance and Azimuth Matrix*, v. 2.1 (Jenness, 2005).

Przy określaniu prostych zależności związanych z wpływem pojedynczego czynnika (np. kolejne lata badań lub dystans) na liczbę oraz podobieństwo sylab i typów piosenek w badanej populacji, skorzystano z nieparametrycznej korelacji rang Spearman'a oraz analizy wariancji Kruskal-Wallis'a. Analizy związane z klasyfikacją lokalnych populacji ortolana pod kątem podobieństwa sylab i typów piosenek w oparciu o dystans Jaccarda zostały wykonane w pakiecie statystycznym SYSTAT 12. W statystykach bardziej zaawansowanych, gdzie testowano wpływ kilku czynników przy jednoczesnym porównywaniu zmiennych zależnych od siebie oraz w pomiarach powtarzanych, skorzystano z modelu uogólnionych równań estymujących (GEE, ang. *Generalized Estimating Equations*). Model ten pozwala na analizowanie danych, które powiązane są powtarzanymi pomiarami o zagnieżdżonej strukturze, a jednocześnie mogą posiadać różne rozkłady. Istotną zaletą GEE jest wartość quasi-wiarygodności w niezależnym kryterium modelu (QIC, ang. *Quasi Likelihood Criterion*), oceniająca poprawność dopasowania wprowadzanych danych do modelu, gdzie niższe wartości QIC świadczą o ich lepszym dopasowaniu, a tym samym poprawności testowanego modelu. Odpowiedź modelu została określona w oparciu o rozkład prawdopodobieństwa normalny lub Poisson'a przy jednoczesnym niezależnym układzie macierzy korelacji testowanych zmiennych. Analiza danych w modelu GEE została wykonana w pakiecie statystycznym SPSS 16. We wszystkich rozdziałach wykresy słupków błędów opisane są przez wartość średnią oraz 95% przedziały ufności.

Wyniki

Współdzielenie sylab i typów piosenek

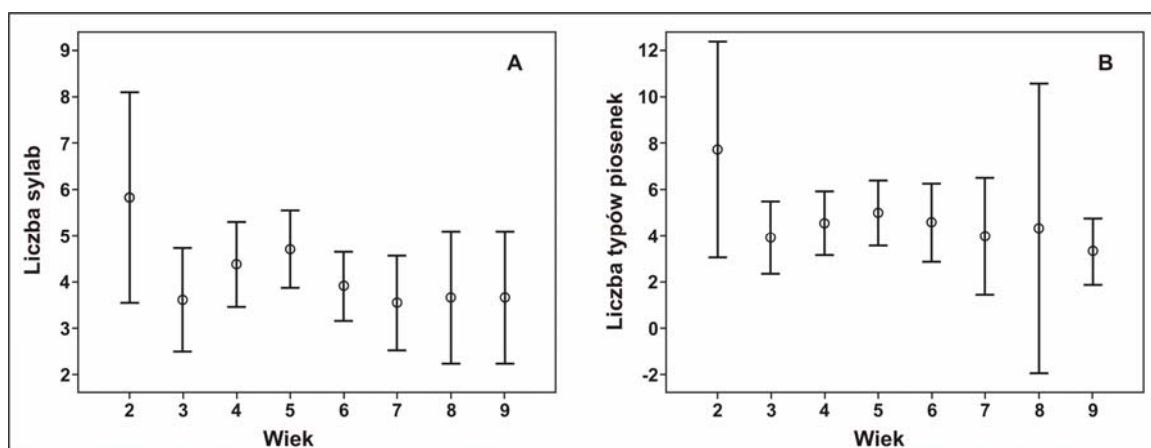
Liczba sylab tworzących repertuary samców w badanej populacji ortolana wahała się w granicach od 1 do 15 (Tabela 1), przy czym średnia liczba sylab nie zmieniała się między latami ($N = 478$; Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 4.900$, $p = 0.428$; korelacji rang Spearman'a: $R = 0.052$, $p = 0.261$). Natomiast liczba typów piosenek w repertuarze samców wahała się w granicach od 1 do 24 (Tabela 1), a średnia wartość zmieniała się istotnie między latami wykazując tendencję wzrostową ($N = 478$; Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 15.394$, $p = 0.009$; korelacji rang Spearman'a: $R = 0.139$, $p = 0.002$).

Tabela 1. Liczba sylab i typów śpiewu stwierdzonych w norweskiej populacji ortolana w latach 2001 – 2006. N_{SYL} – liczba sylab, N_{TYP} – liczba typów śpiewu, SE – błąd średniej.

Rok	Sylaby				Typy piosenek			
	N_{SYL}	Min.	Max.	Średnia \pm SE	N_{TYP}	Min.	Max.	Średnia \pm SE
2001	20	1	8	3.89 \pm 0.22	63	1	12	3.79 \pm 0.29
2002	31	1	15	4.32 \pm 0.20	92	1	24	4.29 \pm 0.32
2003	25	2	7	3.90 \pm 0.20	74	1	15	3.80 \pm 0.33
2004	39	2	9	4.16 \pm 0.15	145	1	12	4.13 \pm 0.23
2005	32	2	8	4.11 \pm 0.17	124	1	17	4.84 \pm 0.34
2006	28	1	10	4.37 \pm 0.20	139	1	24	5.52 \pm 0.50

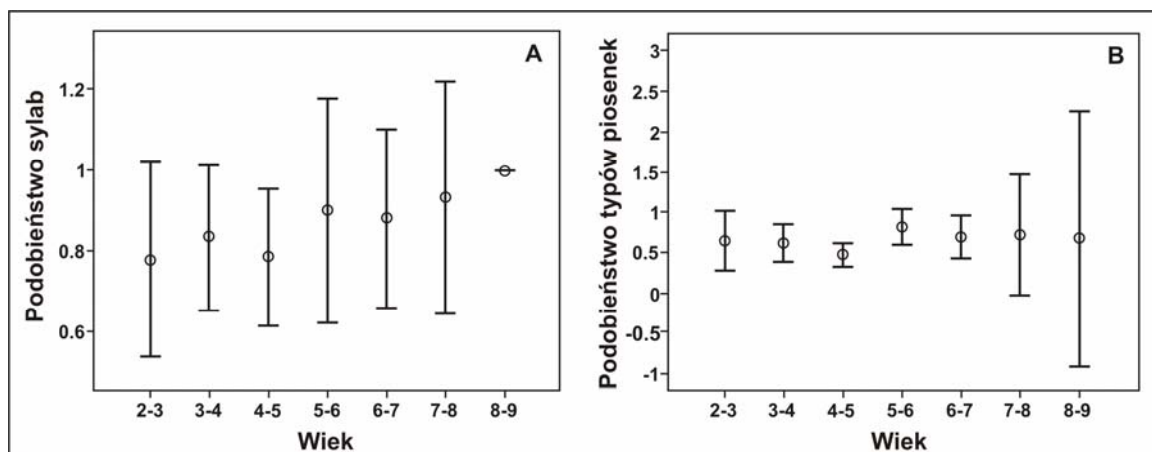
Rozpatrując zmiany liczby sylab oraz typów piosenek nie stwierdzono, by ulegały one kierunkowym zmianom wraz z wiekiem samców ortolana (Model GEE; sylaby: Wald $\chi^2 = 3.139$, $df = 1$, $p = 0.076$; typy piosenek: Wald $\chi^2 = 1.824$, $df = 1$, $p = 0.177$; Rycina 5).

Rycina 5. Zmiany liczby sylab (A) i typów piosenek (B) wybranych samców z izolowanej populacji ortolana w zależności od ich wieku. $N = 24$ testowane osobniki posiadających pełny zestaw danych.



Rozpatrując zmiany wskaźnika podobieństwa sylab oraz typów piosenek nie stwierdzono, by ulegał on istotnym zmianom pomiędzy wiekiem samców ortolana (Model GEE; sylaby: Wald $\chi^2 = 2.574$, df = 1, p = 0.109; typy piosenek: Wald $\chi^2 = 0.972$, df = 1, p = 0.324; Rycina 6). Jednakże średnia wartość dla sylab charakteryzowała się mniejszym rozrzutem wokół średniej niż w przypadku typów piosenek.

Rycina 6. Zmiany wskaźnika podobieństwa sylab (A) i typów piosenek (B) wybranych samców z izolowanej populacji ortolana między ich wiekiem. N = 21 testowanych osobników posiadających pełny zestaw danych.



Współdzielenie sylab między samcami ortolana na przestrzeni lat charakteryzowało się przebiegiem liniowym, gdzie stopień współdzielenia w połowie przypadków (rok 2002, 2004 i 2006) malał wraz z odległością między badanymi samcami (Tabela 2). Natomiast w roku 2003 stwierdzono sytuację przeciwną (stopień współdzielenia wzrastał wraz z odległością), a w latach 2001 i 2005 nie stwierdzono żadnej z powyższych zależności (Tabela 2). Współdzielenie typów piosenek między samcami ortolana podobnie jak w przypadku sylab różniło się między latami, gdzie w trzech następujących po sobie latach badań (rok 2002, 2003 i 2004), stopień współdzielenia malał wraz z dystansem między samcami, podczas gdy w pozostałych latach nie stwierdzono żadnej zależności (Tabela 2).

Tabela 2. Związek współdzielenia sylab i typów śpiewu stwierdzonych w norweskiej populacji ortolana w latach 2001 - 2006 z dystansem między poszczególnymi osobnikami. N_S - liczba samców, N_{POR} - całkowita liczba porównań między samcami. R – współczynnik korelacji rang Spearman'a.

Rok	Podobieństwo sylab				Podobieństwo typów piosenek			
	N _S	N _{POR}	R	p	N _S	N _{POR}	R	p
2001	57	1596	0.017	0.419	57	1596	0.004	0.078
2002	85	3570	-0.075	< 0.001	85	3570	-0.039	0.018
2003	59	1711	0.071	0.003	59	1711	-0.081	0.001
2004	128	8128	-0.032	0.004	128	8128	-0.028	0.011
2005	86	3655	0.010	0.548	86	3655	-0.008	0.647
2006	63	1953	-0.072	0.001	63	1953	0.031	0.174

Biorąc po uwagę, iż badana populacja charakteryzuje się rozmieszczeniem płatowym, a poszczególne lokalne populacje są od siebie oddalone (w niektórych przypadkach nawet o kilkadziesiąt kilometrów), zostały przeprowadzone analizy porównawcze między lokalnymi populacjami. Poza jednym przypadkiem (rok 2002) nie stwierdzono żadnych istotnych zależności w stopniu współdzielenia sylab oraz typów śpiewu między badanymi lokalnymi populacjami ortolana a dzielącym je dystansem (Tabela 3).

Tabela 3. Związek podobieństwa sylab i typów śpiewu stwierdzonych w norweskiej populacji ortolana w latach 2001-2006 z dystansem między poszczególnymi populacjami. N_P - liczba populacji lokalnych, N_{POR} - całkowita liczba porównań między populacjami. R - współczynnik korelacji rang Spearman'a.

Rok	Podobieństwo sylab				Podobieństwo typów piosenek			
	N_P	N_{POR}	R	p	N_P	N_{POR}	R	p
2001	11	56	0.029	0.830	11	56	0.208	0.127
2002	16	120	0.191	0.039	16	120	0.174	0.057
2003	16	120	0.163	0.078	16	120	0.075	0.409
2004	21	210	0.027	0.695	21	210	0.038	0.587
2005	18	153	0.110	0.171	18	153	0.106	0.193
2006	15	105	0.032	0.739	15	105	0.160	0.105

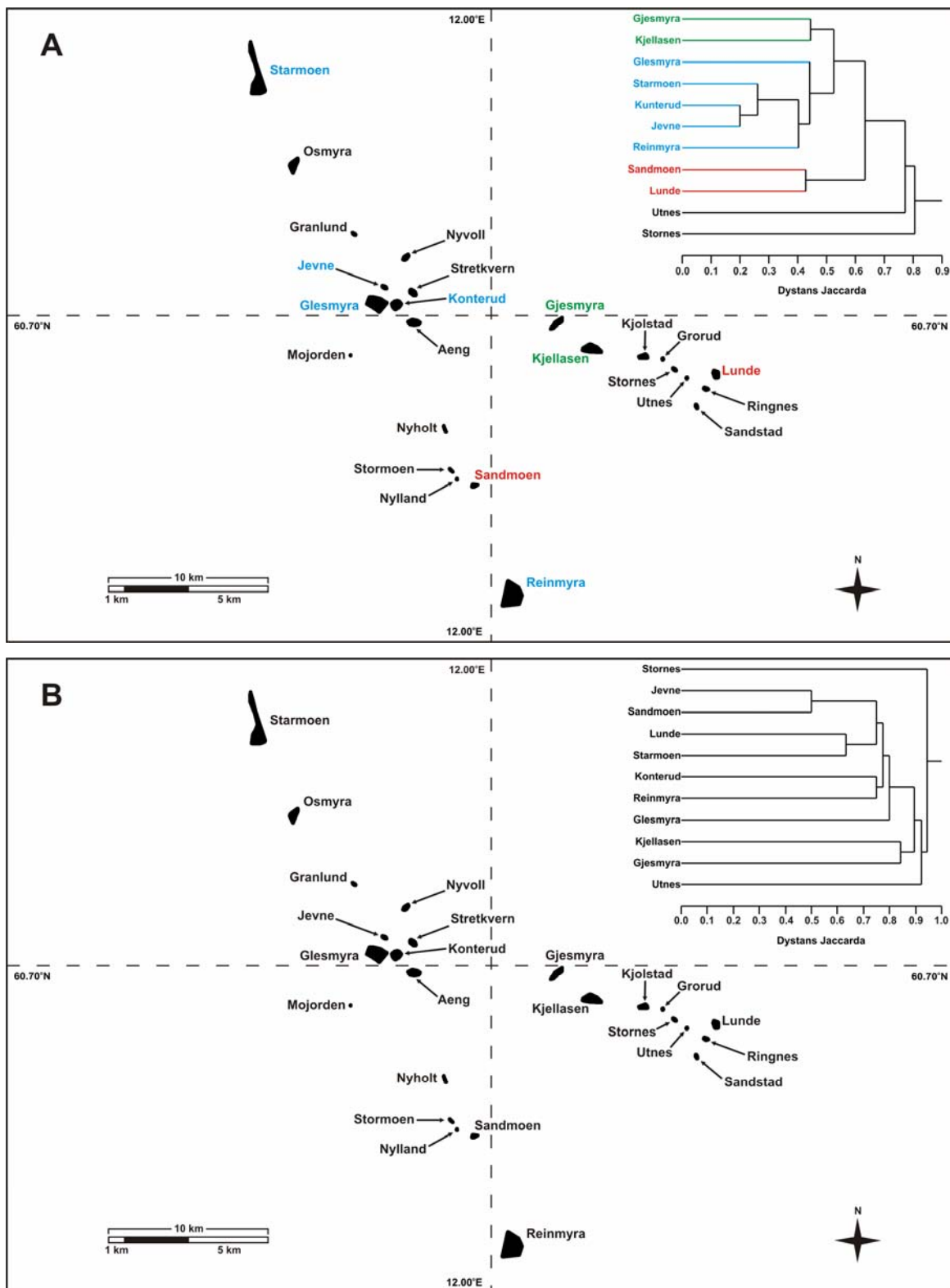
Podobieństwo sylab i typów śpiewu między badanymi populacjami lokalnymi, wyrażone dystansem Jaccarda, cechuje się dużym zróżnicowaniem w poszczególnych latach oraz opisuje w pełni zmienność wyrażoną dyspersją osobników obserwowaną w badanej populacji (Rycina 7, A-L). W roku 2001 wyróżniono trzy grupy o wysokim podobieństwie sylab. W najobszerniejszej grupie (5 powierzchni), dystans dzielący je wyniósł średnio $15.97 \text{ km} \pm 2.68 \text{ SE}$ (Rycina 7A). W pozostałych dwóch grupach (po 2 powierzchni) dystans je dzielący wyniósł odpowiednio 18.89 km (Sandmoen i Lunde) oraz 2.55 km (Gjesmyra i Kjellasen) (Rycina 7A). W przypadku typów piosenek nie stwierdzono żadnego podobieństwa między badanymi powierzchniami (Rycina 7B). W roku 2002 wyróżniono również trzy grupy o wysokim podobieństwie sylab, przy czym układ tworzących je powierzchni był odmienny w porównaniu do poprzedniego roku. W najobszerniejszej grupie (4 powierzchni) dystans dzielący je wyniósł średnio $20.14 \text{ km} \pm 3.27 \text{ SE}$ (Rycina 7C). W pozostałych dwóch grupach (po 2 powierzchni) dystans je dzielący wyniósł odpowiednio 21.71 km (Glesmyra i Reinmyra) oraz 1.04 km (Grorund i Kjolstad) (Rycina 7C). W przypadku typów piosenek nie stwierdzono żadnego podobieństwa między badanymi powierzchniami (Rycina 7D). W roku 2003 ponownie wyróżniono trzy grupy o wysokim podobieństwie sylab, przy czym układ tworzących je powierzchni był odmienny w porównaniu do poprzedniego roku. W najobszerniejszej

grupie (6 powierzchni) dystans dzielący je wyniósł średnio $19.67 \text{ km} \pm 1.99 \text{ SE}$ (Rycina 7E). W pozostałych dwóch grupach (3 i 2 powierzchni) dystans je dzielący wyniósł odpowiednio $15.87 \text{ km} \pm 2.51 \text{ SE}$ (Jevne, Gjesmyra i Sandstad) oraz 30.04 km (Osmyra i Stornes) (Rycina 7E). W przypadku typów piosenek wyodrębniono również trzy grupy, gdzie dystans je dzielący wyniósł odpowiednio: $16.95 \text{ km} \pm 4.57 \text{ SE}$ (Jevne, Lunde i Sandstad), 21.71 km (Glesmyra i Reinmyra) oraz 30.04 km (Osmyra i Stornes) (Rycina 7F). W roku 2004 wyróżniono trzy grupy o wysokim podobieństwie sylab, przy czym układ tworzących je powierzchni był również odmienny w porównaniu do roku poprzedniego. W najobszerniejszej grupie (12 powierzchni) dystans dzielący je wyniósł średnio $23.24 \text{ km} \pm 1.04 \text{ SE}$ (Rycina 7G). W pozostałych dwóch grupach (po 3 powierzchni) dystans je dzielący wyniósł odpowiednio $16.57 \pm 3.61 \text{ km}$ (Gralund, Stretkvern i Stornes) oraz $22.20 \text{ km} \pm 3.71 \text{ SE}$ (Osmyra, Aeng i Reinmyra) (Rycina 7G). W przypadku typów piosenek wyodrębniono cztery grupy, gdzie dystans dzielący je wyniósł odpowiednio: $10.47 \text{ km} \pm 2.20 \text{ SE}$ (Granlund, Nyvoll i Nyholt), $7.60 \text{ km} \pm 1.29 \text{ SE}$ (Kjolstad, Ringnes i Gjesmyra), 19.32 km (Stornes i Stretkvern) oraz 17.97 km (Sandstad i Stormoen) (Rycina 7H). W roku 2005 wyróżniono trzy grupy o wysokim podobieństwie sylab, przy czym układ tworzących je powierzchni był również odmienny w porównaniu do roku poprzedniego. W najobszerniejszej grupie (4 powierzchni) dystans dzielący je wyniósł średnio $25.83 \pm 4.19 \text{ km}$ (Rycina 7I). W pozostałych dwóch grupach (po 3 powierzchni) dystans je dzielący wyniósł odpowiednio $16.33 \pm 4.18 \text{ km}$ (Reinmyra, Glesmyra i Nyvoll) oraz $20.13 \text{ km} \pm 1.45 \text{ SE}$ (Granlund, Stormoen i Stornes) (Rycina 7I). W przypadku typów piosenek wyodrębniono jedną grupę, gdzie dystans je dzielący wyniósł 17.53 km (Rycina 7J). W roku 2006 wyróżniono dwie grupy o wysokim podobieństwie sylab, przy czym układ tworzących je powierzchni był również odmienny w porównaniu do roku poprzedniego. W obu grupach (po 2 powierzchni) dystans dzielący je wyniósł odpowiednio: 21.71 km oraz 21.27 km (Rycina 7K). W przypadku typów piosenek nie stwierdzono żadnego podobieństwa między badanymi powierzchniami (Rycina 7L).

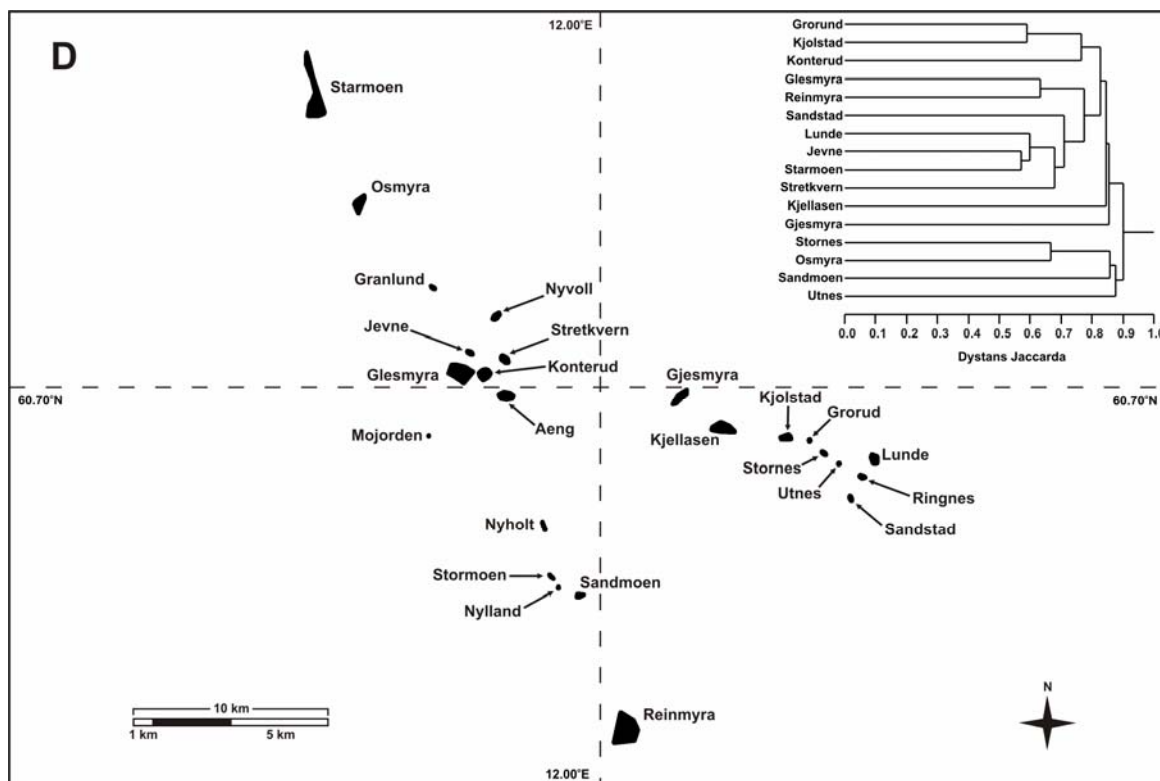
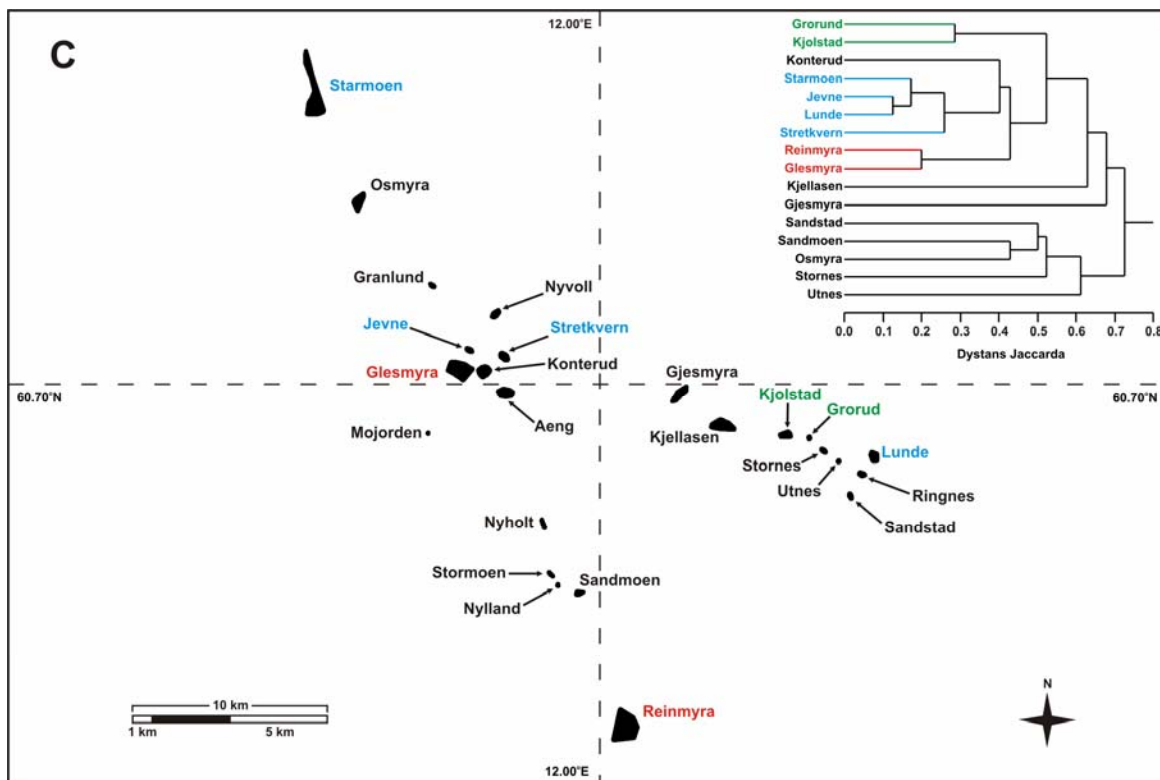
Wyjątkowo rzadko stwierdzane były agregacje powierzchni o wysokim stopniu podobieństwa sylab lub typów piosenek, jednakże w przypadku tych pierwszych zdarzały się one częściej. Głównymi centrami takich agregacji były powierzchnie o dużych i średnich rozmiarach (Glesmyra-Konterud, Lunde-Kjolstad), wokół których zgrupowane były mniejsze powierzchnie. Wyjątkowo rzadko zachodziły sytuacje, gdzie wysokie podobieństwo sylab uzyskiwało swoje odbicie w wysokim podobieństwie typów piosenek. Sytuacja taka miała miejsce w roku 2003 (Osmyra i Stornes, oraz Glesmyra i Reinmyra),

2004 (Gjesmyra, Kjolstad i Ringnes, oraz Stretkvern i Stormoen) oraz w 2005 (Stormoen i Stormes), przy czym istotne jest to, że wymienione powierzchnie były od siebie znacznie oddalone.

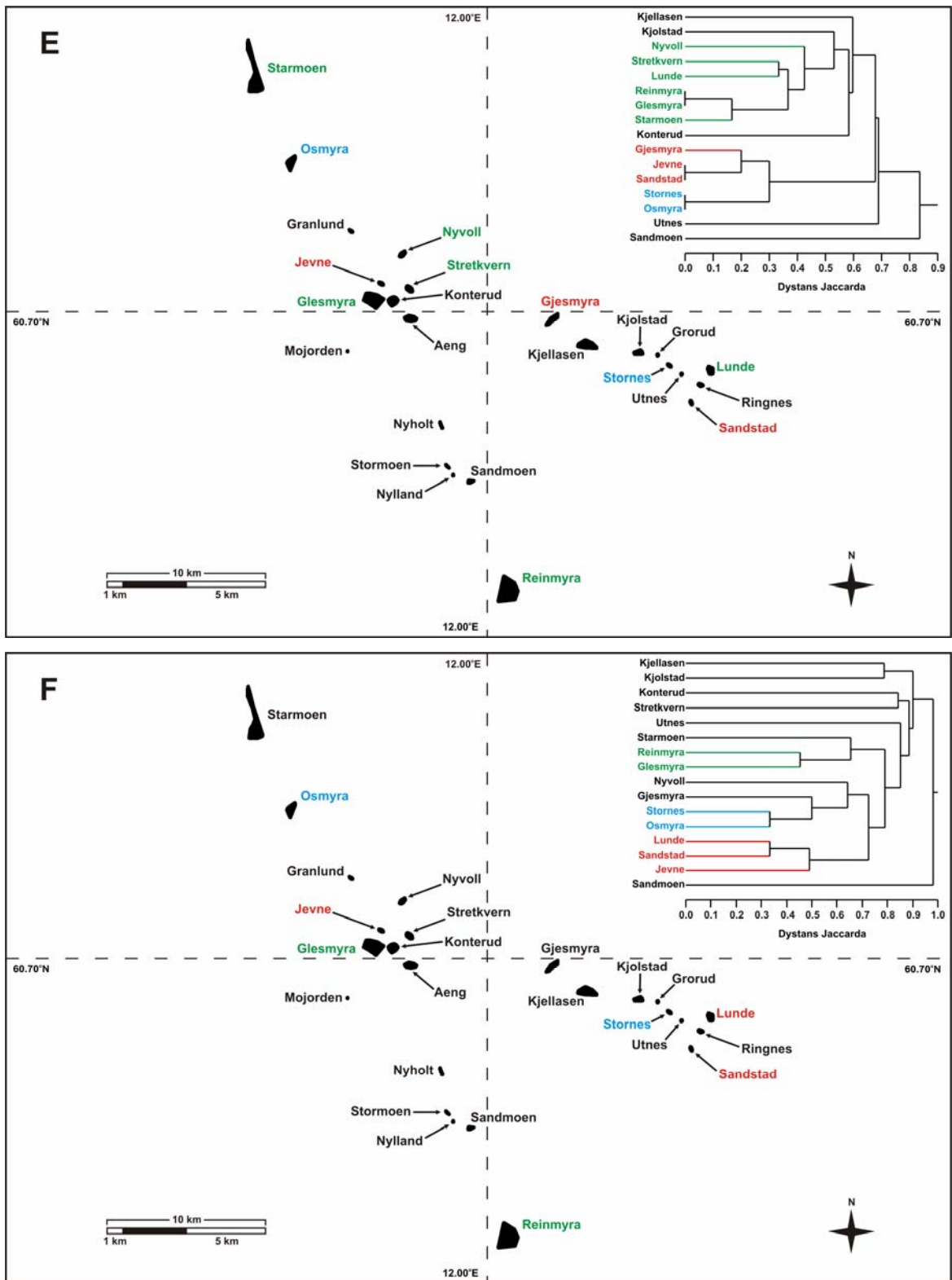
Rycina 7. Podobieństwo sylab (A) i typów śpiewu (B) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2001.



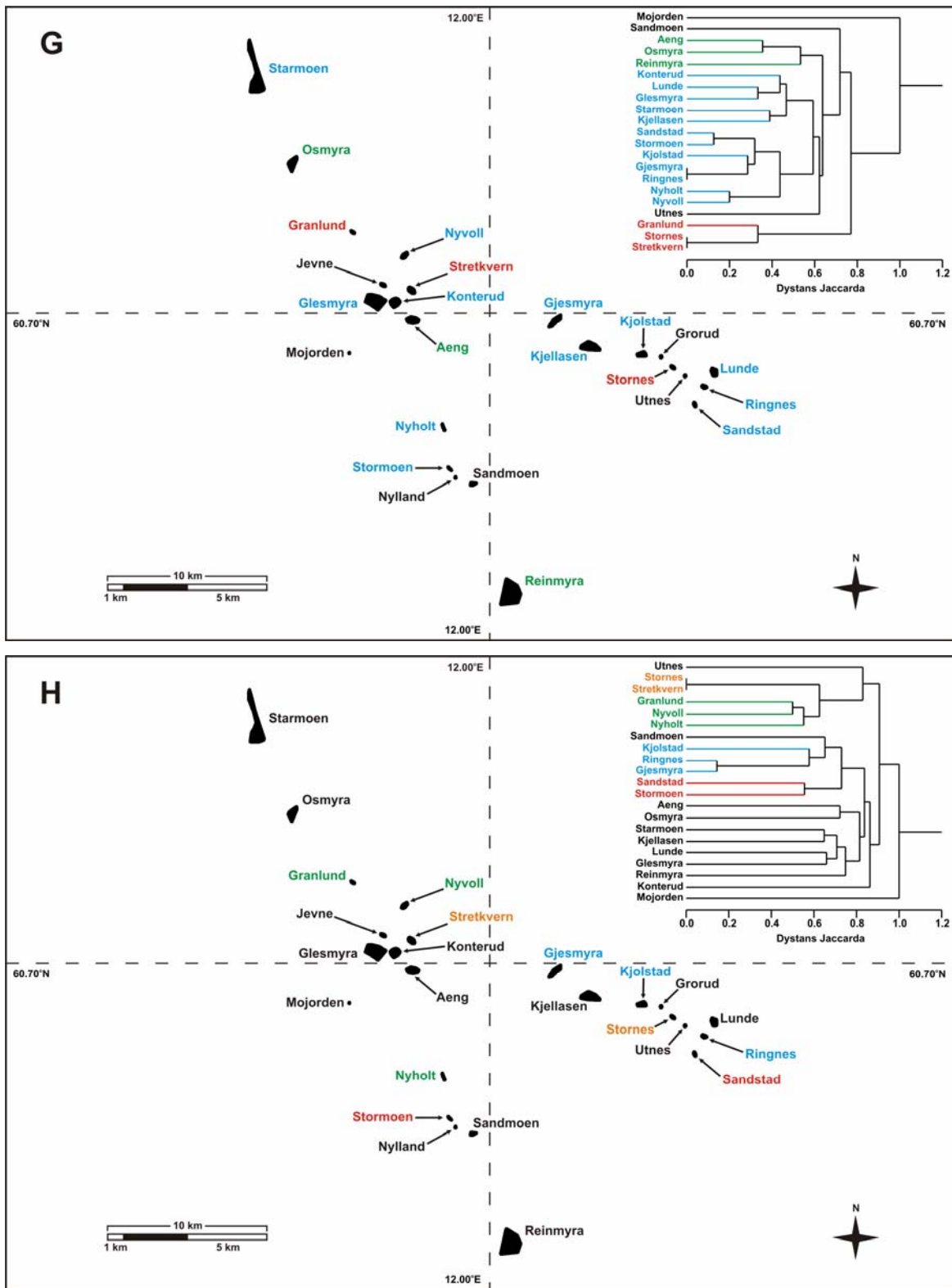
Rycina 7. Podobieństwo sylab (C) i typów śpiewu (D) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2002.



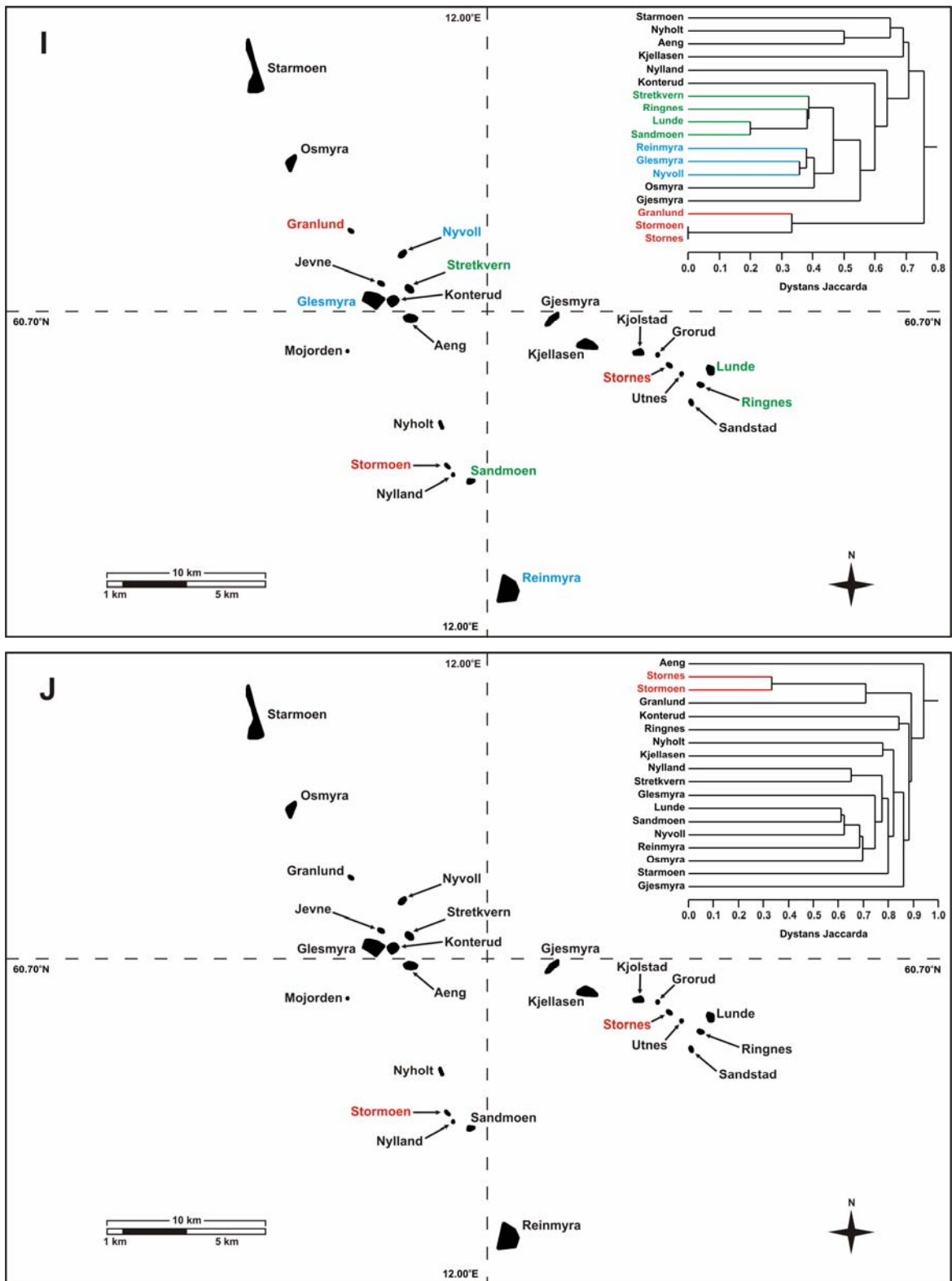
Rycina 7. Podobieństwo sylab (E) i typów śpiewu (F) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2003.



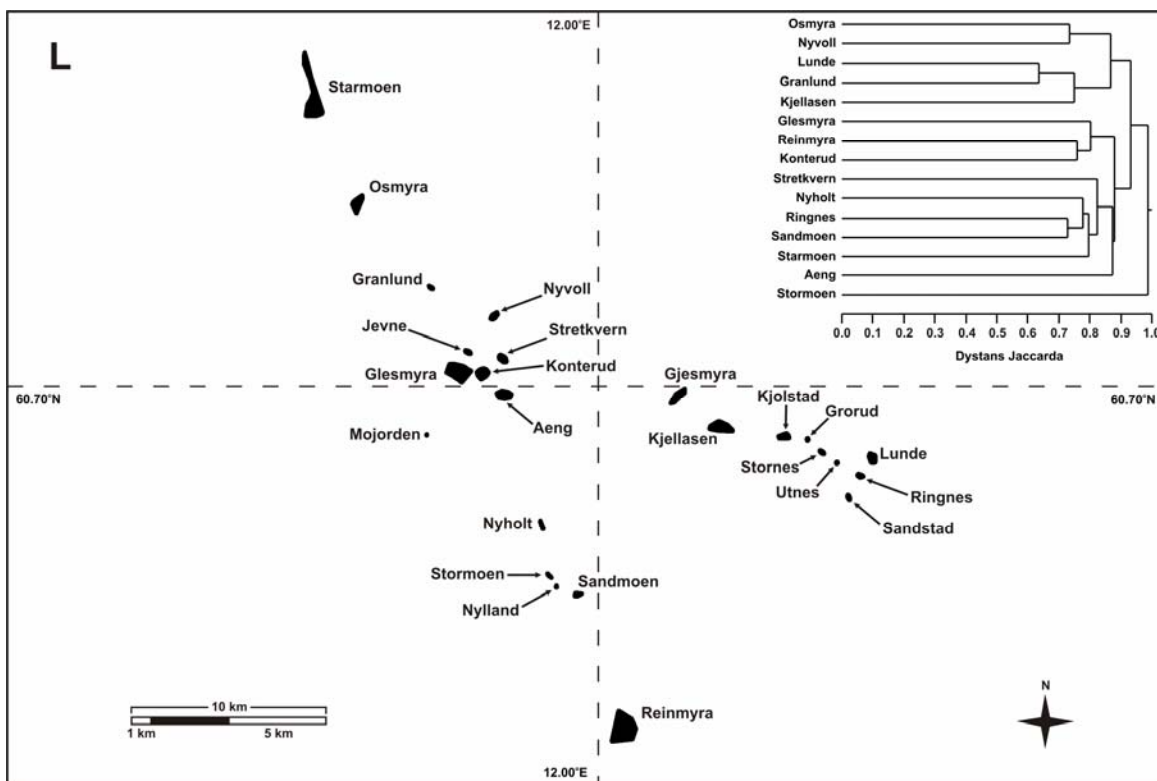
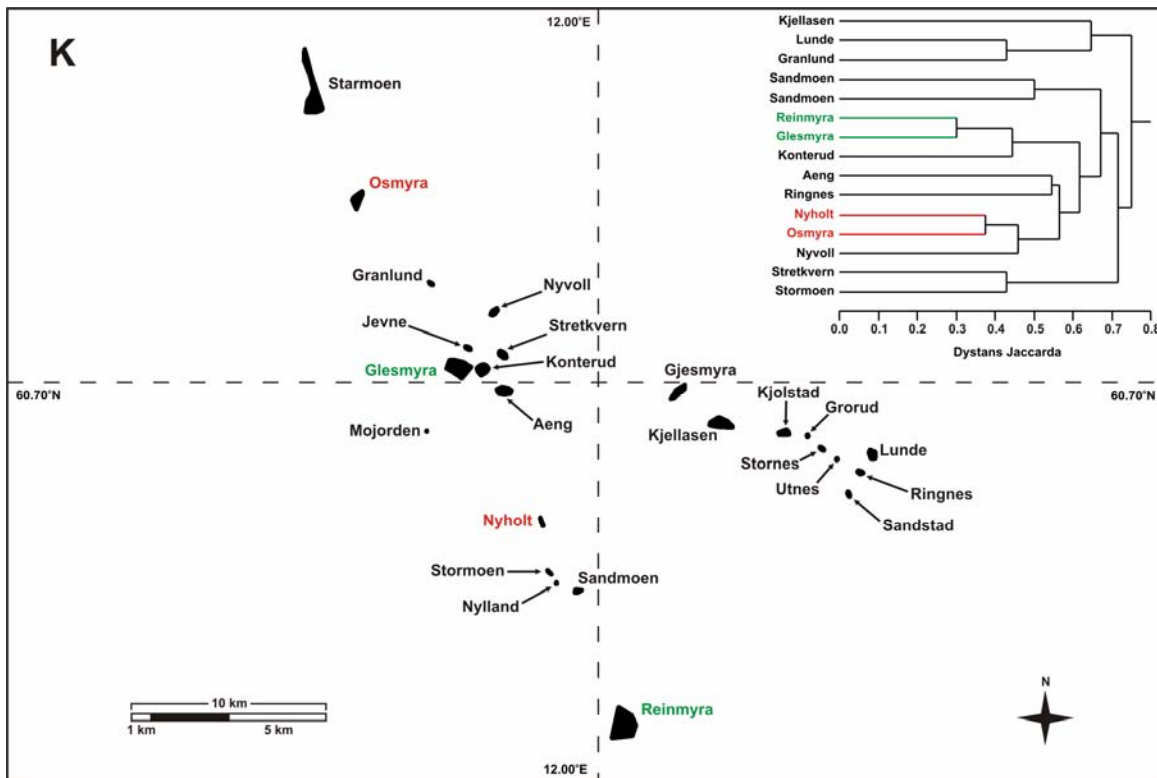
Rycina 7. Podobieństwo sylab (G) i typów śpiewu (H) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2004.



Rycina 7. Podobieństwo sylab (I) i typów śpiewu (J) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2005.



Rycina 7. Podobieństwo sylab (K) i typów śpiewu (L) między lokalnymi populacjami ortolana w roku 2006.



Stabilność podobieństwa sylab i typów piosenek między samcami

Przy tak ogromnej zmienności współdzielenia sylab oraz typów piosenek między samcami ortolana w izolowanej populacji istotne staje się następujące pytanie: Czy wielkość powierzchni oraz liczebność osobników wpływa na niską zmienność (stabilność) współdzielenia sylab i typów piosenek między osobnikami? W przypadku współdzielenia sylab istotnym czynnikiem wpływającym na jego stabilność w czasie rozpatrywanym na poziomie całej badanej populacji były małe i duże powierzchnie (Tabela 4). Żaden z czynników rozpatrywanych na poziomie grupy socjalnej nie był w tym przypadku istotny (Tabela 4). Biorąc pod uwagę współdzielenie typów śpiewu, stwierdzono że były one bardziej stabilne na poziomie grup socjalnych, aczkolwiek zdecydowanie stabilniejsze, gdy grupy te były zlokalizowane w obrębie dużych powierzchni (Tabela 4).

Tabela 4. Wpływ wielkości płatów środowiskowych na stabilność podobieństwa sylab i typów piosenek między samcami ortolana w czasie. Pogrubieniem zaznaczono układ czynników (model) stabilizujący podobieństwo. N_{POR} – całkowita liczba porównań par samców. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GEE.

Zmienna	Poziom	N_{POR}	Czynnik	Wald χ^2	df	p
Podobieństwo sylab		2021	Rok	20.584	5	0.001
	Cała populacja	190	Małe płaty*Rok	3.319	5	0.651
		296	Średnie płaty*Rok	174.854	4	< 0.001
		1535	Duże płaty*Rok	5.481	2	0.065
		537	Rok	13.954	5	0.016
	Grupa socjalna	125	Małe płaty*Rok	11.793	5	0.038
		151	Średnie płaty*Rok	734.409	4	< 0.001
		261	Duże płaty*Rok	12.301	2	0.002
Podobieństwo typów piosenek		2021	Rok	16.181	5	0.006
	Cała populacja	190	Małe płaty*Rok	11.891	5	0.036
		296	Średnie płaty*Rok	15.915	4	0.003
		1535	Duże płaty*Rok	74.423	2	< 0.001
		537	Rok	10.329	5	0.066
	Grupa socjalna	125	Małe płaty*Rok	32.168	5	< 0.001
		151	Średnie płaty*Rok	101.872	4	< 0.001
		261	Duże płaty*Rok	3.162	2	0.206

Wpływ współdzielenia sylab i typów piosenek na status samców

Porównując liczbę i podobieństwo sylab i typów piosenek oraz liczbę sąsiadów w grupie socjalnej stwierdzono, że wszystkie wymienione elementy nie zmieniały się istotnie w kolejnych sezonach lęgowych. Rozpatrując wymienione elementy niezależnie od siebie zauważyć można, że jedynie liczba sąsiadów w grupie socjalnej miała istotny wpływ na status badanych samców (Tabela 5), gdzie osobniki sąsiadujące z większą liczbą potencjalnych konkurentów miały większe szanse na sparowanie się.

Tabela 5. Zmienność liczby i podobieństwa sylab i typów piosenek oraz liczby sąsiadów w obrębie grup socjalnych wybranych samców ortolana w trzech kolejnych sezonach lęgowych w powiązaniu z ich statusem. N = 14 testowanych osobników z kompletnym zestawem danych. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GEE.

Zmienna	Czynnik	Wald χ^2	df	p
Liczba sylab	Sezon	1.705	2	0.426
	Status	0.117	1	0.732
Liczba typów piosenek	Sezon	5.906	2	0.052
	Status	0.782	1	0.376
Podobieństwo sylab	Sezon	0.049	2	0.976
	Status	2.511	1	0.113
Podobieństwo typów piosenek	Sezon	0.424	2	0.809
	Status	0.693	1	0.405
Liczba sąsiadów	Sezon	2.128	2	0.345
	Status	5.407	1	0.020

Skoro liczba sąsiadów jest istotnym czynnikiem powiązaniem ze statusem samca, przetestowano jej wpływ na sparowanie się samców w kolejnych sezonach w powiązaniu z liczbą i podobieństwem sylab oraz typów piosenek. Uzyskane wyniki wykazały, że liczba sylab i typów piosenek, czyli wielkość repertuarów samców, nie miały istotnego wpływu na sukces parowania się (Tabela 6). Zdecydowanie inaczej wygląda sytuacja w przypadku podobieństwa sylab i typów śpiewu między testowanymi samcami a ich grupą socjalną, gdzie obie zmienne w powiązaniu z liczbą sąsiadów miały istotny wpływ na status samców ortolana (Tabela 6). Zatem stwierdzić można, że samce współdzielące dużą część swoich repertuarów z większą liczbą sąsiadów w grupie socjalnej mają zdecydowanie większe szanse na przyciągnięcie potencjalnej partnerki do rozrodu.

Tabela 6. Wpływ liczby sąsiadów w grupie socjalnej na status samca w zależności od liczby i podobieństwa sylab oraz typów śpiewu w trzech kolejnych sezonach lęgowych. N = 14 testowanych osobników z kompletnym zestawem danych. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GEE.

Zmienna	Czynnik	Wald χ^2	df	p
Liczba sylab	Status	0.256	1	0.613
	Status*Liczba sąsiadów	2.005	2	0.367
Liczba typów piosenek	Status	0.251	1	0.616
	Status*Liczba sąsiadów	1.896	2	0.388
Podobieństwo sylab	Status	21.134	1	< 0.001
	Status*Liczba sąsiadów	28.861	2	< 0.001
Podobieństwo typów piosenek	Status	10.594	1	0.001
	Status*Liczba sąsiadów	56.296	2	< 0.001

Dyskusja

Norweska populacja ortolana, z uwagi na izolację geograficzną oraz fragmentację środowiska wpływającą na wysoki stopień płatowości występowania osobników, cechuje się ogromną (jak na badany gatunek) zmiennością sylab oraz typów piosenek. Niemniej jednak, w badanej populacji nie stwierdzono, by liczba sylab i typów piosenek (wielkość repertuaru) wzrastała wraz z wiekiem badanych osobników, co jest często obserwowane zarówno u gatunków o małych repertuarach (np. piecuszek *Phylloscopus trochilus*, Gil et al., 2001), jak i gatunków o dużych repertuarach (np. rokitniczka, Nicholson et al., 2007). Natomiast znacznie większa liczba sylab oraz typów piosenek stwierdzonych w populacji norweskiej w porównaniu z populacją z centrum europejskiego zasięgu ortolana (Łosak, 2007) jest charakterystyczną cechą typowych populacji izolowanych lub wyspowych, u których notowano podobne zjawisko (Baker et al., 2001). Jednakże w przeciwieństwie do wyników uzyskanych przez Baker et al. (2001), w badanej populacji ortolana liczba typów piosenek wzrastała w czasie pomimo stabilnej liczby sylab.

Nie wykazano również zależności między stopniem współdzielenia repertuarów a dystansem dzielącym badane osobniki. Wiele prac dotyczących geograficznej zmienności śpiewu opisuje zależność związaną ze spadkiem podobieństwa sylab wraz z dystansem dzielącym porównywane osobniki, gdzie większa część samców współdzieli znaczną część swojego repertuaru śpiewu z najbliższymi sąsiadami (np. strzyżyk kalifornijski *Thryothorus ludovicianus*, Morton, 1987; pasówka śpiewna *Melospiza melodia*, Beecher et al., 1996; zięba *Fringilla coelebs*, Lachlan & Slater, 2003; potrzyszcz *Emberiza calandra*, Osiejuk & Ratyńska, 2003), przy czym zależność taką można również

obserwować w populacjach izolowanych (np. miodojad żółtoskrzydły *Meliphaga virescens*, Baker et al., 2001; pasówka białobrewa *Zonotrichia leucophrys nutalli*, Slabbekoorn, 2003). Brak tego zjawiska w badanej populacji jest związany z dużą mobilnością samców, które są w stanie przemieszczać się na znaczne odległości w obrębie lokalnych grup, przez co również zwiększa się prawdopodobieństwo uwspólnienia repertuarów śpiewu między losowo wybranymi samcami. Praca Lachlan'a & Slatery'a (2003) dotycząca wpływu współdzielenia repertuarów między samcami zięby w kontekście uczenia się typów śpiewu sugeruje, że w populacjach większych, nie pofragmentowanych, ptaki uczą się od bliższych osobników, przy czym wraz ze wzrostem fragmentacji środowiska stwierdzono że proces ten może zachodzić także między bardziej oddalonymi od siebie osobnikami. Podobną sytuację obserwowano w populacji norweskiej, która z uwagi na wysoki stopień fragmentacji wykazywała duże podobieństwo typów śpiewu między samcami zarówno w obrębie lokalnych, jak i bardzo odległych grup. Zjawisko to było powtarzalne w kolejnych latach badań. Uzyskane wyniki zdają się potwierdzać w przypadku ortolana hipotezę dotyczącą nauki śpiewu na drodze naśladownictwa, opisaną przez Kroodsma et al. (1985), bądź poprzez modyfikacje posiadanych repertuarów (Slabbekoorn, 2003; Osiejuk et al., 2008), lub poprzez połączenie obu tych procesów.

Hipoteza Laiolo et al. (2008) sugeruje, że istnieje relacja między trwałością populacji w czasie a zmiennością śpiewu osobników ją tworzących, gdzie słaba kondycja populacji odzwierciedla się poprzez niską zmiennością sylab i typów piosenek samców. Wyniki uzyskane z populacji norweskiej wydają się ją potwierdzać, aczkolwiek na trochę inny sposób. Wraz ze spadkiem liczebności i ogólnego osłabienia jej kondycji (Dale & Hagen, 1997; Dale, 2001a; Steifetten & Dale, 2006) wzrastała liczba typów piosenek, a liczba sylab pozostawała stabilna w kolejnych latach badań. Obserwowana sytuacja prawdopodobnie jest związana z lokalną dyspersją samców, które wykazują dużą mobilność w trakcie sezonu lęgowego (Dale et al., 2006). Wydaje się więc, że fragmentacja i izolacja populacji wpłynęła głównie na wzrost tworzenia nowych typów piosenek poprzez rekombinację (zmianę układu) już posiadanych sylab. Niemniej w badanej populacji stwierdzano również pojawianie się nowych sylab, których nowatorstwo wynikało z faktu, iż zostały zapożyczone od innych gatunków ptaków, między innymi trznadla *Emberiza citrinella*, gatunku należącego do tego samego rodzaju (Osiejuk et al., 2003b, 2004b). Warto zauważyć, iż przy piosenkach składających się z od 1 do 5 różnych sylab, pojawienie się zupełnie nowych sylab w populacji może znacząco

zwiększyć potencjalną liczbę różnych typów piosenek, które mogą być z nich (i z już dostępnych sylab) zbudowane.

Charakterystyczne w badanej populacji były agregacje osobników posiadających podobne typy piosenek w obrębie grup socjalnych. Wydaje się, że samce tworzą takie układy nie bez powodu. Czynnikiem który potencjalnie może wpływać na takie zachowanie, jest ograniczony dostęp do samic. W literaturze można znaleźć wiele przykładów badań, gdzie stwierdzano, iż samice różnych gatunków preferują partnerów z bogatszym repertuarem typów śpiewu, (np. McGregor et al., 1981; Lambrechts & Dhondt, 1986; Reid et al., 2004) lub bardziej złożoną piosenką (np. Catchpole, 1980; Catchpole & Leisler, 1996; Buchanan & Catchpole, 1997; Lampe & Espmark, 1994; Lampe & Stare, 1995). W badanej populacji natomiast nie stwierdzono, by liczba sylab i typów piosenek oraz ich podobieństwo wpływały na status (czyli posiadanie samicy) testowanych samców ortolana. Jedynym istotnym elementem wpływającym na status badanych osobników była liczba sąsiadów. Jako, że wszystkie te zmienne są ze sobą skorelowane, przetestowano model, gdzie liczba sąsiadów została powiązana ze zmiennymi opisującymi repertuary samców. W rezultacie jedynymi istotnymi elementami wpływającymi na status samców ortolana okazały się podobieństwa sylab oraz typów piosenek współdzielonych z najbliższymi sąsiadami, natomiast wielkości repertuarów nie miały znaczenia. Ponadto wykazano, że w badanej populacji tuktady sąsiedzkie, gdzie samce w dużym stopniu współdzielą ze sobą typy śpiewu (repertuary), są względnie stabilne i utrzymują się przez wiele lat na powierzchniach o dużych rozmiarach, mogących zgromadzić więcej osobników w trakcie sezonu lęgowego. Wydaje się więc, że dobór płciowy obserwowany w badanej populacji działa nieco inaczej niż w przypadku gatunków, u których wybór partnera do rozrodu związany jest z wielkością repertuaru lub stopniem jego komplikacji. W izolowanej norweskiej populacji ortolana największą szansę na reprodukcję mają zatem samce, które współdzielą z sąsiadami znaczną część repertuarów i są zdolne do utrzymywania takiej sytuacji przez wiele lat (Beecher et al., 2000b). Innym wytłumaczeniem dla opisanego układu sąsiedzkiego jest hipoteza, że samce, które w obrębie grupy socjalnej były w kolejnych latach sparowane, zawsze będą przyciągały samice, przez co ich sąsiedzi potencjalnie mogą liczyć na dodatkową kopulację (EPC, ang. *extra-pair copulation*).

Rozdział II

Rozróżnianie sąsiada od obcego u terytorialnych samców ortolana

Wstęp

Sygnalizacja dźwiękowa jest zazwyczaj pierwszą linią komunikacji u ptaków śpiewających, pozwalającą na rozróżnienie konkurentów i przyciąganie potencjalnych partnerów do rozrodu (Catchpole & Slater, 1995). Piosenki są specyficzne dla każdego gatunku i odgrywają różnorodne role, są zróżnicowane pod kątem częstotliwości, amplitudy, wielkości repertuaru oraz organizacji czasowej (Gil & Gahr, 2002). Typowe dla sygnalizacji dźwiękowej jest to, iż często zachodzi ona w układach sąsiadujących osobników, tzw. socjalnych sieciach komunikacyjnych, a jej znaczenie zmienia się w zależności od kontekstu oraz odbiorcy danego sygnału (np. Peake et al., 2005; McGregor, 2005; Beecher et al., 2007).

Piosenki ptaków pełnią ważną rolę przy ustalaniu granic terytoriów oraz stanowią pierwszą linię ich obrony (Catchpole & Slater, 1995). Terytorialne samce u wielu gatunków ptaków w sezonie lęgowym tworzą układy sieci komunikacyjnych, w obrębie których piosenki wydawane przez sąsiadujące osobniki są przekazywane w bardzo złożony sposób. Przykładowo, ptaki śpiewające mogą kierować sygnał dźwiękowy do konkretnego osobnika (Beecher et al., 2000a) oraz, uwzględniając własną motywację lub status socjalny, dostosowywać swoją odpowiedź do sygnałów wysyłanych przez inne osobniki nie tylko poprzez bezpośredni odbiór sygnału, lecz również poprzez podsłuchiwanie „rozmów” między innymi osobnikami (Peake et al., 2002). Jedną z podstawowych umiejętności związanych z tak wyrafinowanym systemem komunikacji jest zdolność do rozpoznawania poszczególnych osobników w oparciu o cechy ich śpiewu. Zdolność do rozróżnienia sąsiada od obcego (*N-S, ang. Neighbour-Stranger discrimination*) stwierdzono już u ponad stu gatunków terytorialnych ptaków śpiewających, przy czym podstawową metodą badawczą w tego typu badaniach było eksperymentalne wykazywanie zróżnicowania siły odpowiedzi właściciela terytorium na pojawienie się osobnika obcego i sąsiada (Lambrechts & Dhondt, 1995; Stoddard, 1996).

W przypadku wielu gatunków ptaków śpiewających zdolność rozróżniania sąsiada od obcego wydaje się być grupą procesów przyjmujących zakres od prostych warunkowych zachowań do wyszukanego sposobu uczenia się (Wiley & Wiley, 1977, Richards, 1979; Godard, 1991). Większość wcześniejszych prac przewiduje, że trudność związana z poprawnym przypisaniem sygnału do sąsiada i obcego osobnika powinna wzrastać wraz z wielkością repertuaru oraz liczbą sąsiadów w zakresie słyszalności danego osobnika (np. Beecher, 1989). Funkcjonalność rozpoznawania sąsiad-obcy jest często tłumaczona poprzez hipotezę „drogiego wroga” (*ang. dear enemy effect*), mówiącą o tym,

że sąsiedzi mogą ograniczać skalę konfliktów wewnątrz grupy sąsiadujących samców. Wytłumaczenie to zakłada pewnego rodzaju kooperację pomiędzy niespokrewnionymi samcami, które wykorzystując strategię wzajemności (*ang.* „*tit-for-tat*”) oszczędzają czas i energię związane z dysputami na granicach terytoriów (Trivers 1971, Godard 1993).

Samce ortolana z Europy Centralnej i Południowej wykazują w piosenkach typowe cechy dialektowe. Osobniki tworzące dialekt zazwyczaj dzielą pojedynczy typ frazy terminalnej i posiadają relatywnie małe repertuary frazy inicjalnej piosenki. Pojedynczy dialekt zazwyczaj pokrywa obszar kilkuset kilometrów kwadratowych, jak również wydaje się być stabilny na przestrzeni wielu lat (Cramp & Perrins, 1994). Jednakże, sytuacja dotycząca izolowanej oraz pofragmentowanej norweskiej populacji ortolana, charakteryzującej się wyższą zmiennością piosenek niż pozostała europejska populacja gatunku (Osiejuk et al., 2003a, 2005a), wymyka się typowej charakterystyce dialektu (Osiejuk et al., 2007a). Średnia wielkość repertuaru w badanej populacji wynosi bowiem 4.40 ± 0.34 SE piosenki przypadającej na jednego samca (zakres 1 – 24, patrz Rozdział I), a ponadto samce z populacji norweskiej posiadają wiele typów fraz inicjalnych, jak również i terminalnych, które rzadko były wspólne dla większości samców.

Celem tej części rozprawy było odpowiedzenie na pytanie, czy samce ortolana są w stanie odróżnić sąsiadów od osobników obcych na podstawie jednej piosenki pobranej z repertuaru innego osobnika z lokalnej populacji. Zakładając, że proces rozpoznawania osobników w badanej populacji występuje, powinien on raczej być oparty głównie o indywidualne cechy związane z piosenką danego osobnika, niż mieć związek z jego repertuarem. Niniejsze badania są pierwszym eksperymentem dotyczącym mechanizmu rozpoznawania sąsiad-obcy (N-S) u ortolana.

Materiał i metody

Przygotowanie eksperymentów typu playback

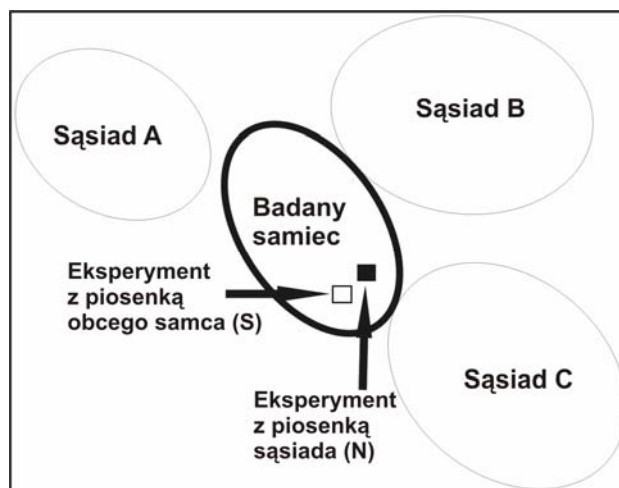
Przy eksperymentach typu playback wykorzystany został magnetofon cyfrowy Marantz PMD670 oraz głośniki Creative Travel Sound odtwarzające dźwięki w zakresie częstotliwości fal dźwiękowych znacznie przekraczającym zakres śpiewu badanego gatunku (t.j. 1.8 – 6.6 kHz). Podczas eksperymentów wykorzystano 26 różnych typów piosenek, przy czym przy każdym eksperymencie używano innej piosenki (pochodzącej od innego samca), by uniknąć efektu pseudoreplikacji danych. Na eksperyment składały się dwa zabiegi wykonywane na każdym samcu. Każdemu z eksperymentalnych ptaków

odtworzano z playbacku (1) losowo wybraną piosenkę samca sąsiadującego z testowanym osobnikiem (*Neighbour*), oraz (2) losowo wybraną piosenkę obcego samca z badanej populacji (*Stranger*). Za osobniki obce przyjęto samce zajmujące terytoria leżące poza lokalną subpopulacją, w której znajdował się testowany samiec. Założenie to zostało przyjęte, gdyż samce w badanej populacji są w stanie zmieniać swoje miejsce w ciągu sezonu lęgowego, swobodnie przemieszczając się w obrębie lokalnej populacji (Dale et al., 2005, 2006). W związku z powyższym piosenki obcych samców dobrano do eksperymentów ze szczególną ostrożnością, tak aby każdemu z badanych osobników przedstawiać piosenkę samca oddalonego o dystans co najmniej 10 km, a więc znacznie większy niż zasięg słyszalności tego gatunku wynoszący maksymalnie 0.5 - 1 km. Dodatkowo, w każdym przypadku upewniano się, że obcy samiec od którego pobrano piosenkę, nie zmienił swojego miejsca w trakcie trwania eksperymentów. Wszystkie nagrane piosenki były dobrej jakości oraz zostały odpowiednio przygotowane do wykorzystania w eksperymentach. Szumy tła zostały usunięte poprzez zastosowanie filtra górnoprzepustowego z wartością odcięcia 2 kHz, natomiast natężenie dźwięku (SPL, *ang. Sound Pressure Level*) w odległości 1 m od głośnika ustalono na granicy 86 dB. Wartość SPL została przyjęta dla ortolana na podstawie wcześniejszych pomiarów natężenia dźwięku ptaków śpiewających w terenie (decybelomierz CHY 650). Przy przygotowywaniu playbacków wykorzystano oprogramowanie Avisoft SASLab 4.39 (Specht, 2002).

Eksperymenty zostały przeprowadzone w dniach 13-26 maja 2006 roku, między godziną 05:00 a 09:30 czasu lokalnego. Czas przeprowadzania eksperymentów dobrano na podstawie obserwacji zachowania ptaków, kiedy samce najczęściej wchodziły ze sobą w interakcje, a ich terytoria były już dość dobrze ustalone. Wiosną roku 2006, pierwszy samiec został zaobserwowany na powierzchni badawczej w dniu 3-ego maja. Przed rozpoczęciem eksperymentów wszystkie osobniki, z którymi planowano przeprowadzić testy, oraz ich sąsiedzi, zostały nagrane, a ich terytoria naniesione na mapy. Testy zostały przeprowadzone jedynie w takich miejscach, gdzie rozmieszczenie terytoriów testowanych samców oraz ich sąsiadów nie ulegało zmianom między pierwszą i drugą serią eksperymentów (wynoszącą od 2 do 4 dni), co dawało pewność, iż piosenki przygotowane do eksperymentu z sąsiadem pochodziły z repertuaru dobrze znanego sąsiada. Przed każdym eksperymentem głośnik był zawieszany na drzewie na wysokości od 1.5 do 2 m ponad ziemią. Układ taki był zawsze ustawiany w terytorium testowanego samca w odległości 20 – 40 m od typowego dla niego miejsca śpiewu, określonego podczas przygotowywania eksperymentu. Dwa typy zabiegów (N i S) przeprowadzono w układzie

losowym dla każdego testowanego samca, jak również oba typy eksperymentu zostały wykonane z poszczególnymi samcami w odstępach 2-4 dni. Oba typy eksperymentów były przeprowadzone jedynie wtedy, gdy testowany samiec regularnie śpiewał, a jego sąsiad w tym momencie milczał i nie był widoczny (np. spontanicznie przestawał śpiewać i zajmował się żerowaniem). Położenie głośnika między typami zabiegów zmieniano nieznacznie (5-10 m) celem uniknięcia przyzwyczajenia się ptaków do bodźca pochodzącego z tego samego miejsca w przestrzeni terytorium (Rycina 8).

Rycina 8. Schemat przeprowadzania eksperymentów z rozpoznawania sąsiad-obcy (N-S) z sąsiadem C.



Głośnik był tak usytuowany, by testowany samiec mógł stopniowo zbliżać się w jego kierunku i miał możliwość wylądowania na drzewie, krzaku, skale lub innym wyniesieniu terenu na dystansie mniejszym lub równym 10 m i 1 m od lokalizacji początkowej, a przy tym nie musiał zbliżać się w trakcie trwania eksperymentu do badacza znajdującego się w odległości około 20-30 m. Każdy typ eksperymentu zbudowany był z dwóch faz: trzyminutowy playback (PLAY) po którym następował okres trzyminutowej ciszy (POST) z obserwacją zachowania testowanego osobnika. Ustawienie czasu trwania playbacku zostało wyznaczone na podstawie wcześniejszych testowych eksperymentów wykonanych dla tego gatunku. Podczas fazy PLAY piosenki były odtwarzane w typowym dla tego gatunku tempie sześciu piosenek na minutę przy zachowaniu stałych odstępów czasowych między nimi (Osiejuk et al., 2003a). Playback rozpoczynał się z dwusekundowym opóźnieniem w stosunku do ostatniej piosenki zaśpiewanej przez testowanego samca przed rozpoczęciem eksperymentu. Pozwoliło to na uniknięcie nałożenia piosenki na piosenkę testowanego samca. Obserwowane zachowania (przeloty oraz odległość od głośnika) były notowane przy pomocy dyktafonu, a następnie przenoszone do plików danych przy pomocy programu powiązanego z dyktafonem o dokładności skali czasowej do 1 s. Podczas eksperymentu piosenki oraz głosy wydawane

przez testowanego samca były jednocześnie nagrywane na magnetofon cyfrowy Marantz PMD670 z mikrofonem Telinga V Pro Science. Nagrania te posłużyły do oceny czasu, w jakim testowane osobniki wydawały piosenki oraz głosy. Ogółem wzięto pod uwagę dziesięć zmiennych opisujących odpowiedź testowanego samca na eksperyment: opóźnienie pierwszego przelotu (s), opóźnienie podejścia na 1 m do głośnika (s), opóźnienie podejścia na 10 m do głośnika (s), najmniejsza odległość od głośnika (m), liczba przelotów podczas i po playbacku, liczba piosenek podczas i po playbacku oraz liczba głosów podczas i po playbacku.

Analiza statystyczna

Zmienne opisujące zachowanie testowanych ptaków jako odpowiedź na przeprowadzone eksperymenty były ze sobą istotnie skorelowane i wyjaśniały 66% zmienności oryginalnych wartości testowanych zmiennych. Jako, że oddzielne testy przeprowadzone na oryginalnych zmiennych nie byłyby statystycznie niezależne, przez co wyniki nie byłyby w stanie opisać wielowymiarowych zależności (Rice, 1989; McGregor, 1992), zmienne zostały zredukowane do dwóch składowych głównych (PC1 i PC2, Tabela 2). Wyjściowy zestaw danych był odpowiedni do tego typu analizy (pomiar rzetelności próby Kaiser-Meyer-Olkina = 0.673, test sferyczności Bartletta = 132.78, $p < 0.001$). Następnie zastosowany został ogólny model liniowy (GLM, *ang. General Linear Model*) celem oceny różnic w odpowiedzi na miary komponentów (PC1 i PC2) między typami zabiegów (N lub S), przy kolejności zastosowanych zabiegów (N pierwszy lub S pierwszy) oraz interakcji między typami zabiegów i ich układem porządkowym zawartym w modelu. Analizy statystyczne zostały wykonane w pakiecie statystycznym SPSS 12.

Wyniki

Eksperymenty zostały przeprowadzone z 13 samcami. Oryginalne miary odpowiedzi samców na zastosowane eksperymenty zostały przedstawione w Tabeli 7. Wszystkie zmienne związane z przemieszczaniem się testowanych osobników były ze sobą silnie skorelowane, tworząc komponent PC1. Niższe wartości PC1 były pozytywnie skorelowane z zgodne z mocniejszą odpowiedzią, np. szybszym podchodzeniem na krótki dystans lub wykonywaniem większej liczby przelotów podczas playbacku (Tabela 8). Komponent PC2 był pozytywnie skorelowany z liczbą piosenek śpiewanych przez

testowane osobniki w trakcie i po playbacku, oraz negatywnie skorelowany z liczbą głosów wydawanych podczas obu faz eksperymentu. PC2 był również pozytywnie powiązany z liczbą przelotów wykonywanych przez testowane osobniki w trakcie i po playbacku (Tabela 8). Komponent PC2 odzwierciedla również typowy dla gatunku, dwumodalny sposób odpowiedzi wokalne, przy którym samce różnicują poziom swojej odpowiedzi albo poprzez śpiew, albo przez wydawanie głosów (Osiejuk et al., 2007b). Testowane samce zazwyczaj odpowiadały na playback poprzez przemieszczanie się w kierunku głośnika, śpiew i wydawanie głosów. Uzyskane wyniki wskazują na zróżnicowaną odpowiedź w stosunku do rodzaju zastosowanego playbacku. Ptaki zdecydowanie inaczej reagowały na śpiew sąsiada i osobnika obcego. W odpowiedzi na playback z nagraniem obcego osobnika samce podchodziły do głośnika szybciej, na bliższy dystans oraz wykonywały więcej przelotów podczas playbacku. (Tabela 7). Analiza oparta o GLM dodatkowo wykazała, że rodzaj eksperymentu był jedynym istotnym czynnikiem wpływającym na odpowiedź samców ortolana w stosunku do playbacku. Istotny okazał się wpływ rodzaju eksperymentu na miary zmiennych zgrupowanych w PC1, co uwidoczniło się w niższych wartościach uzyskanych podczas eksperymentu z osobnikiem obcym ($F_{1,12} = 4.54$, $p = 0.044$). Jednocześnie nie stwierdzono wpływu rodzaju eksperymentu na miary zmiennych zgrupowanych w PC2 ($F_{1,12} = 0.01$, $p = 0.893$), jak również wpływu kolejności wykonanych eksperymentów (PC1: $F_{1,12} = 0.79$, $p = 0.384$; PC2: $F_{1,12} = 0.32$, $p = 0.576$) oraz interakcji między rodzajem eksperymentów i ich układem porządkowym (PC1: $F_{3,12} = 0.10$, $p = 0.759$; PC2: $F_{3,12} = 0.98$, $p = 0.331$). Wyniki te świadczą o tym, że nie było wpływu powtarzanych playbacków oraz kolejności eksperymentów na uzyskane wyniki.

Tabela 7. Średnia wartość (\pm SE) testowanych zmiennych w zależności od odpowiedzi na dany rodzaj eksperymentu: N i S. p – istotność testu t -Studenta dla par wiązanych.

Testowane zmienne	Średnia \pm SE		p
	N	S	
Opóźnienie pierwszego przelotu (s)	93 \pm 25.4	57 \pm 12.0	0.219
Opóźnienie podejścia na 10 m (s)	149 \pm 35.0	99 \pm 15.3	0.252
Opóźnienie podejścia na 1 m (s)	327 \pm 23.0	200 \pm 38.4	0.038
Najmniejsza odległość (m)	11.2 \pm 3.7	1.6 \pm 0.4	0.003*
Liczba przelotów podczas playbacku	2.3 \pm 0.52	4.6 \pm 0.93	0.034
Liczba przelotów po playbacku	1.0 \pm 0.36	1.3 \pm 0.43	0.810
Liczba piosenek podczas playbacku	6.6 \pm 1.78	6.6 \pm 2.36	1.000
Liczba piosenek po playbacku	6.2 \pm 1.94	14.3 \pm 3.53	0.044
Liczba głosów podczas playbacku	44.7 \pm 12.49	61.3 \pm 17.00	0.355
Liczba głosów po playbacku	45.8 \pm 13.63	44.8 \pm 16.42	0.964

* - istotność testu z poprawką Bonferroniego

Tabela 8. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w dwa główne komponenty metodą analizy składowych głównych (PCA; ang. *Principal Component Analysis*) uzyskane ze zmiennych testowanych. Wartości najlepiej opisujące poszczególne komponenty zostały zaznaczone pogrubieniem.

Statystyki badanych zmiennych	PC1	PC2
Wartość własna	3.576	3.025
% wyjaśnionej wariancji	35.759	30.246
skumulowany % wariancji	35.759	66.005
Opóźnienie pierwszego przelotu	0.721	0.196
Opóźnienie podejścia na 10 m	0.856	0.138
Opóźnienie podejścia na 1 m	0.775	-0.180
Najmniejsza odległość	0.893	0.002
Liczba przelotów podczas playbacku	-0.833	-0.003
Liczba przelotów po playbacku	-0.191	0.797
Liczba piosenek podczas playbacku	0.163	0.832
Liczba piosenek po playbacku	-0.153	0.775
Liczba głosów podczas playbacku	-0.368	-0.676
Liczba głosów po playbacku	-0.100	-0.742

Dyskusja

Samce ortolana w badanej norweskiej populacji odpowiadały zdecydowanie mocniej i szybciej na playback z piosenkami obcych osobników z lokalnej populacji, niż na piosenki sąsiadów. Istotne różnice w rodzaju odpowiedzi uwidoczniły się głównie w miarach zmiennych związanych z przemieszczaniem się (np. podchodzenie na bliski dystans, przeloty) testowanych osobników, w przeciwieństwie do zmiennych związanych z wokalizacją. Wyniki te są zgodne z wcześniejszymi eksperymentami przeprowadzonymi nad tym gatunkiem, które również wykazały, że zmienne związane z przemieszczaniem się osobników zazwyczaj różnicują się zależnie od rodzaju zastosowanego w eksperymencie bodźca, jeśli bodźce sygnalizują odmienny poziom zagrożenia przez symulowanego rywala (Osiejuk et al., 2007b). Uzyskane wyniki wskazują, że samce ortolana są w stanie rozróżnić między sąsiadami a osobnikami obcymi. Podobne wyniki uzyskano dla innych gatunków z rodziny trznadlowych *Emberizidae*, włączając w to gatunki o repertuarach złożonych z jednej piosenki (spizela polna *Spizella pusilla*, Goldman, 1973), małych repertuarach (np. trznadel *Emberiza citrinella*, Hansen, 1984) lub repertuarach umiarkowanej wielkości (np. pasówka śpiewna *Melospiza melodia*, Stoddard et al., 1991a). Ponadto, wyniki uzyskane dla ortolana sugerują, że rozpoznawanie sąsiad-obcy u tego gatunku wynika z mechanizmu pozwalającego testowanym ptakom na uzyskanie informacji o tym, czy mają do czynienia z sąsiadem już na podstawie pojedynczej piosenki

pobranej z repertuaru takiego osobnika. Zróżnicowana odpowiedź na pojedynczy typ piosenki (sąsiad lub obcy) prezentowanej podczas playbacku sugeruje, że znajomość składu repertuaru niekoniecznie odpowiada za proces rozpoznawania u ortolana. Stoddard et al. (1991a, 1991b, 1992) wykazał u pasówki śpiewnej, iż samce tego gatunku są w stanie nauczyć się wszystkich typów piosenek swoich sąsiadów. Niemniej jednak fakt znajomości wielu piosenek niekoniecznie musi tłumaczyć mechanizm rozróżniania sąsiada od obcego, lub sąsiada od sąsiada (N-N, *ang. Neighbour-Neighbour discrimination*). W przypadku, kiedy mamy do czynienia ze współdzieleniem typów piosenek między wieloma sąsiadami, sam typ piosenki może w pewnym momencie zatracić wartość informującą o tożsamości nadawcy, ponieważ wielu nadawców może go używać (Schroeder & Wiley, 1983). Dlatego też hipotetyczny mechanizm rozpoznawania powinien zakładać uzyskiwanie dodatkowych informacji o śpiewie, niezależnie od składu repertuaru konkretnych sąsiadów. Lambrechts & Dhondt (1995) zasugerowali dwa mechanizmy tłumaczące rozpoznawanie indywidualne osobników: sposób wykonania piosenki (*ang. song rendition*) i indywidualne cechy związane z charakterem głosów oraz śpiewu (*ang. individual voices*). Powyższa hipoteza znajduje potwierdzenie w zaobserwowanym przez wielu autorów fakcie, iż współdzielone typy piosenek nie są zupełnie identyczne. Drobne różnice występujące między nimi mogą stanowić potencjalnie dobrą wskazówkę dla rozpoznawania indywidualnego między osobnikami, ponieważ charakteryzują się większą zmiennością międzypersonalną niż wewnątrzpersonalną (np. cierlik *Emberiza cirrus*, Kreutzer, 1991). Samce ortolana zazwyczaj śpiewają różne warianty tego samego typu piosenki, które różnią się liczbą poszczególnych sylab w schemacie (Osiejuk et al., 2003a). Ta zmienność wewnątrztypowa piosenek nie została jeszcze dokładnie poznana. Niemniej jednak wstępne wyniki sugerują, że poszczególne samce są skłonne do śpiewania konkretnych wariantów piosenek (własne dane nie publikowane), a w przypadku innych gatunków trznadli znane są prace, w których wykazano, iż osobniki są w stanie postrzegać nawet tak niewielkie zmiany w strukturze piosenek (Stoddard et al., 1988). W przypadku ortolana udokumentowane zostały także istotne różnice dotyczące częstotliwości, w jakiej śpiewane są te same sylaby tworzące typy piosenek u różnych samców (Osiejuk et al., 2005b). Niektóre współdzielone przez samce sylaby i typy piosenek cechowały się zmiennością w częstotliwości nawet do 1 kHz i różnice te pozostawały stabilne dla poszczególnych osobników na przestrzeni wielu lat. Wyniki te sugerują, że u ortolana międzypersonalne różnice w śpiewie mogą istnieć niezależnie od wielkości repertuaru i schematu współdzielenia sylab i typów piosenek.

Rozdział III

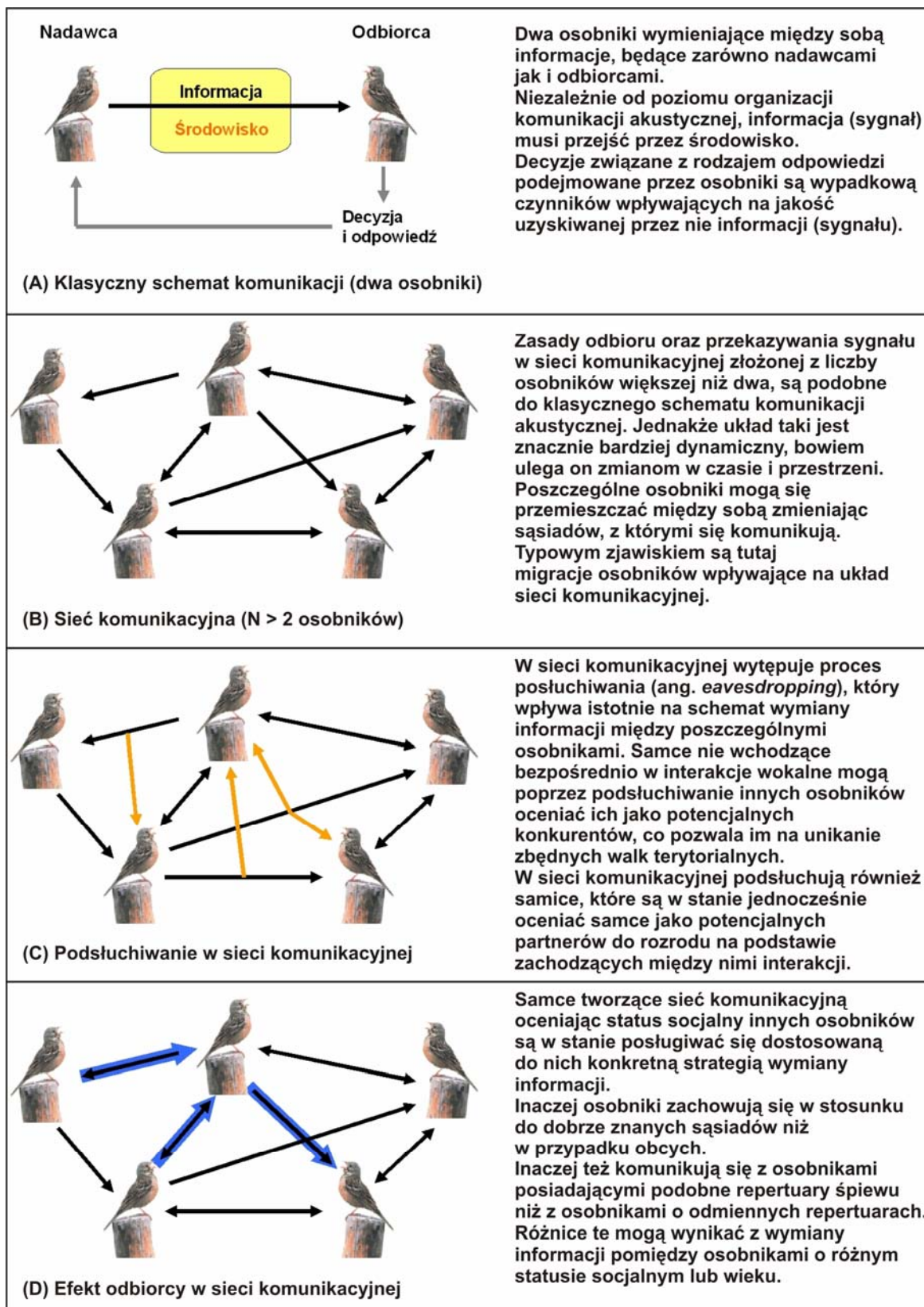
Sieć komunikacyjna terytorialnych samców ortolana

Wstęp

Komunikacja dźwiękowa występująca u większości kręgowców (np. ptaki, ssaki czy płazy) jest zróżnicowana pod kątem częstotliwości, natężenia czy wielkości repertuaru danego osobnika, przez co pozwala na sprawną wymianę różnorodnych informacji między osobnikami (McGregor, 2005). Pełni ona bardzo ważne funkcje wpływając bezpośrednio na mechanizmy związane z doбором płciowym. Na przykład śpiew u ptaków śpiewających jest pod silnym wpływem selekcji ze strony zarówno samic, jak i samców (wynik konkurencji o partnerki) (Catchpole & Slater, 1995; McGregor, 2005). Komunikacja dźwiękowa pełni u ptaków śpiewających różnorodne funkcje, takie jak manifestacja statusu socjalnego oraz zdolności konkurencyjnych osobników, ustalanie granic terytoriów, ocena rywała oraz potencjalnego partnera do rozrodu (Catchpole & Slater, 1995; McGregor & Peake, 2000; Todt & Naguib, 2000; Naguib, 2005; Searcy & Nowicki, 2005). Inną bardzo ważną cechą komunikacji jest fakt, iż jest ona przekazywana kulturowo - osobniki potrafią uczyć się śpiewu od siebie nawzajem (ponad 50 % stwierdzonych dotychczas gatunków ptaków śpiewających) (Krodsma et. al., 1985; Searcy & Nowicki, 2005; Podos & Warren, 2007).

Osobniki zasiedlające istniejący w czasie obszar (populacja), często wchodzi z sobą w różnego rodzaju interakcje, w tym np. wokalne. W układzie przestrzennym, gdzie mamy do czynienia ze zgrupowaniem osobników o wyraźnie ustalonej strukturze socjalnej komunikacja zachodzi w tzw. sieci komunikacyjnej (McGregor, 2005). Klasyczna koncepcja komunikacji zakłada, że wymiana informacji zachodzi między dwoma osobnikami, gdzie oba są zarówno nadawcami, jak i odbiorcami przekazywanego sygnału (Rycina 1) (McGregor & Dabelsteen, 1996). Jednakże układ taki, choć powszechnie spotykany w środowisku, nie jest izolowany, tzn. dwa osobniki komunikujące się między sobą są przeważnie obserwowane przez inne osobniki, które przypadkowo lub nieprzypadkowo znajdują się w pobliżu. Obecność innych osobników, które potencjalnie mogą wchodzić w interakcje z osobnikami wymieniającymi informacje, poszerza możliwości komunikacji w obrębie grup socjalnych, gdzie możliwość podsłuchiwania i bycia podsłuchiwanym jest bardzo wysoka (Rycina 9) (McGregor, 2005; Peake, 2005). Dzięki dalekiemu zasięgowi, jakim cechuje się sygnalizacja dźwiękowa, zachowania terytorialne ptaków śpiewających są powszechnie używane jako modele służące do badań nad mechanizmami związanymi z wymianą informacji w sieciach komunikacyjnych (McGregor & Dabelsteen, 1996; McGregor, 2005; Peake, 2005).

Rycina 9. Charakterystyka układów komunikacji akustycznej w zależności od stopnia jej organizacji.



W sieciach komunikacyjnych, samce mogą bezpośrednio zwracać się do konkretnego osobnika (rywala) poprzez odpowiedź, np. tym samym typem piosenki (ang. *song type matching*) (Krebs et al., 1981), poprzez zwiększenie tempa przełączania się

między typami piosenek (ang. *song type switching*), lub poprzez wykorzystanie większej części własnego repertuaru lub ogólne zwiększenie tempa śpiewu (np. Todt & Naguib, 2000; Naguib, 2005). Istotną rolę związaną z odpowiedzią na piosenkę rywala pełni pokrywanie piosenek sąsiada własnymi piosenkami (ang. *song overlapping*). Wykazano, że taka technika komunikacji w przypadku interakcji między samcami na krótkich dystansach związana jest z agresywną motywacją osobnika pokrywającego piosenki rywala. Stwierdzono również, że osobniki wykazywały zmniejszoną agresję względem siebie w sytuacji gdy piosenki obu osobników nie nachodziły na siebie w czasie (ang. *song alternating*) (McGregor et al., 1992; Dabelsteen et al., 1997; Naguib, 1999; Langemann et al., 2000; Mennill & Ratcliffe, 2004b). Stwierdzono również, że osobniki wykazywały zmniejszoną agresję względem siebie w sytuacji, gdy piosenki obu osobników nie nachodziły na siebie w czasie (ang. *song alternating*) (McGregor et al., 1992; Dabelsteen et al., 1997; Naguib, 1999; Langemann et al., 2000; Mennill & Ratcliffe, 2004b). Tego typu interakcje są w czasie rzeczywistym obserwowane przez inne samce na drodze podsłuchiwania (ang. *eavesdropping*), co zostało wykazane poprzez zastosowanie eksperymentów z interaktywnym playbackiem symulującym sieć komunikacyjną (Naguib & Todt, 1997; Naguib et al., 1999; Peake et al., 2001, 2002; Mennill & Ratcliffe, 2004a; Naguib et al., 2004). Co więcej, tego typu strategia stosowana jest również przez samice, które poprzez podsłuchiwanie i obserwację samców są w stanie ocenić potencjalnego partnera do rozrodu, jak również poddać ewaluacji obecnego partnera. Zachowanie takie zostało bardzo interesująco przedstawione na przykładzie sikor jasnoskrzydłych *Poecile atricapilla*, gdzie samice preferowały samce, które zdecydowanie częściej wygrywały konflikty terytorialne, a także były bardziej skłonne do kopulacji pozapartnerskich (EPC) w momencie, gdy ich obecny partner przegrywał z konkurentem (Mennill et al., 2002; Mennill et al., 2003). Co więcej, samce sikor jasnoskrzydłych w odpowiedzi na symulowanego samca, który pokrywał ich piosenkę własną, różnicowały swoją odpowiedź w zależności od statusu socjalnego jaki posiadały (Mennill & Ratcliffe, 2004a). Podobne zachowanie, gdzie agresywność odpowiedzi na obecność oponenta korelowała z motywacją samca broniącego terytorium, obserwowano również u słowika rdzawego *Luscinia megarhynchos*, posiadającego zdecydowanie większy repertuar niż wyżej wspomniany gatunek (Kunc et al., 2006; Schmidt et al., 2006).

Przytoczone badania wnoszą nowe spojrzenie na proces wymiany informacji między osobnikami w sieciach komunikacyjnych, skupiając się na wartości sygnału wyrażonej poprzez specyficzne jego cechy, które jako strategie śpiewu są stosowane przez konkurujące samce. Z powyższych przykładów wynika, że interakcje wokalne mogą być

bardzo ważnym źródłem informacji, dzięki której na podstawie strategii związanej z obroną konkretnego terytorium można ocenić status socjalny i możliwości konkurencyjne jego właściciela.

Celem tej części rozprawy jest określenie zmienności zachowań związanych z komunikacją dźwiękową w komunikacji między grupą samców sąsiadujących ze sobą w tym samym czasie. W trakcie badań testowane były hipotezy dotyczące sposobu kodowania agresywnej motywacji (tj. gotowości do eskalacji konfliktu). Potencjalne możliwości takiego kodowania w przypadku ortolana to: 1) tempo śpiewu, 2) tempo przełączania między typami piosenek oraz 3) dopasowywanie repertuaru do rywala poprzez: śpiewanie tym samym typem piosenki (ang. *song type matching*), używanie piosenki występującej w repertuarach sąsiadujących osobników (ang. *repertoire matching*) oraz pokrywanie piosenek rywala (ang. *song overlapping*). Dodatkowo określono, jak na zachowania wokalne badanych samców wpływa obecność sąsiadów o podobnych lub odmiennych repertuarach, wyrażona poprzez dystans, w jakim zachodzą między nimi interakcje.

Materiał i metody

Nagrywanie w macierzy mikrofonowej

Materiał dźwiękowy nagrywany był na powierzchni Glesmyra (Rycina 10, patrz Opis terenu badań, Rycina 2) za pomocą macierzy mikrofonowej z akustycznym systemem lokalizacji (ALS, ang. *Acoustic Location System*). Dane bioakustyczne użyte w analizach pochodziły od dziewięciu samców ortolana, których terytoria znajdowały się wewnątrz macierzy, bądź częściowo z nią graniczyły (Rycina 10). Macierz, zaprojektowana do użycia w terenie, zbudowana jest z ośmiu bezprzewodowych mikrofonów dookolnych Sennehiser Me 62 i zasilacza połączonych z przekaźnikiem radiowym UHF. Dźwięk rejestrowany przez mikrofony jest następnie przesyłany drogą radiową do systemu odbiorczego obsługiwanego przez kartę dźwiękową Cardbus oraz 8-kanałowy interfejs RME Multiface system firmy RME Intelligent Solution Audio połączonych z komputerem przenośnym Toshiba Tecra M1 (Tabela 9, Rycina 11). Dźwięk zapisywany jest bezpośrednio na dysk twardy komputera w oparciu o skonfigurowany program do przetwarzania i zapisu sygnałów Avisoft SASLab Recorder 2.x (Rycina 11). Macierz mikrofonowa została tak skonstruowana, by mogła prowadzić rejestrację dźwięku pracując bez przerw nawet do 11 godzin, w zakresie temperatur od -10 do 25 °C, przy jednocześnie

wysokiej wilgotności powietrza (mikroklimat torfowiska). Co ok. 40 minut wykonywano pomiar temperatury powietrza, celem uzyskania informacji nt. prędkości dźwięku, niezbędnej do dalszej analizy danych obliczeń.

Rycina 10. Schemat przestrzennego rozmieszczenia samców ortolana w macierzy mikrofonowej i poza nią (A) oraz dokładny układ mikrofonów na powierzchni badawczej (B).

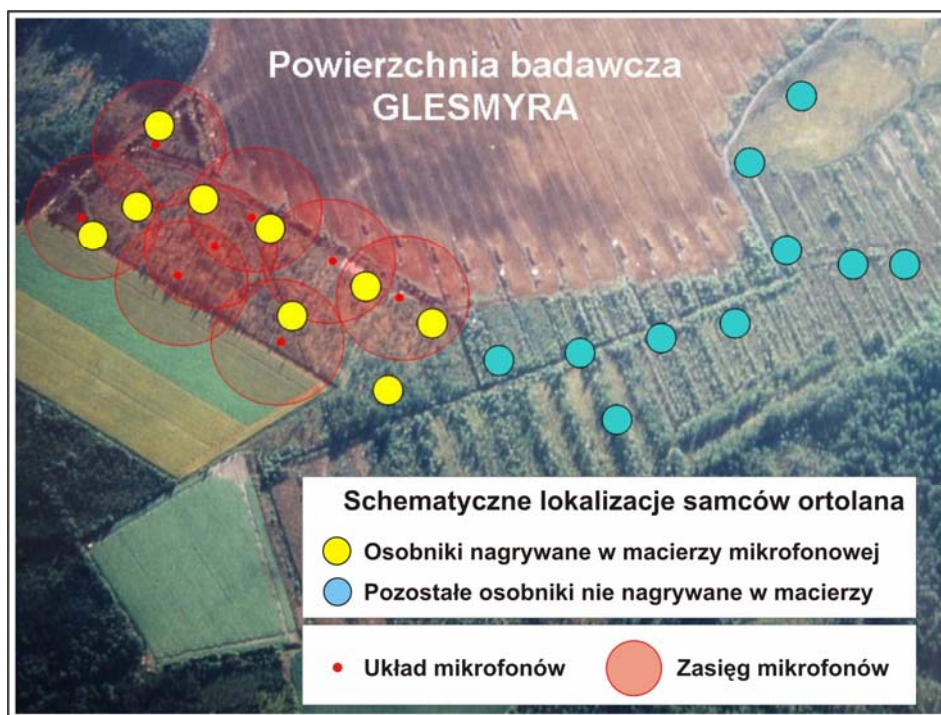


Tabela 9. Specyfikacja poszczególnych składników tworzących macierz mikrofonową.

Nazwa	Typ / Oznaczenie	Ilość (sztuk)
Moduł zasilający mikrofonu	K 6	8
Przedwzmacniacz mikrofonowy (Portale Professional Mic Preamp)	RME QuadMic	2
Kapsuła mikrofonowa	ME 62	8
Uchwyt przeciwwstrząsowy	MZS 20-1	8
Ośłona przeciwwietrzna	MZW 60-1	8
Nadajnik miniaturowy	SK 100	8
Złącze XLR na kabel, żeńskie (do K 6)	NC3FX	8
Złącze jack 3,5 mm z zakrętką (do SK 100)	Art. nr 06140	8
Przewód mikrofonowy	CPK 220	16
Odbiornik stacjonarny	EM 100	8
Złącze jack 6,3 mm stereo	NP3C	16
Przewód mikrofonowy	CMK 222	16
Spliter - rozdzielacz sygnału antenowego	ASP 1	2
Antena odbiorcza	A 1031-U	2
Wzmacniacz antenowy	AB 1	2
Zasilacz odbiorników i wzmacniaczy ant.	NT 1	2
Rama do montażu odbiorników w racku	GA 1	5
Obudowa transportowa z akumulatorem i ładowarką		1

Rycina 11. Charakterystyka sprzętu podczas nagrań w macierzy mikrofonowej.

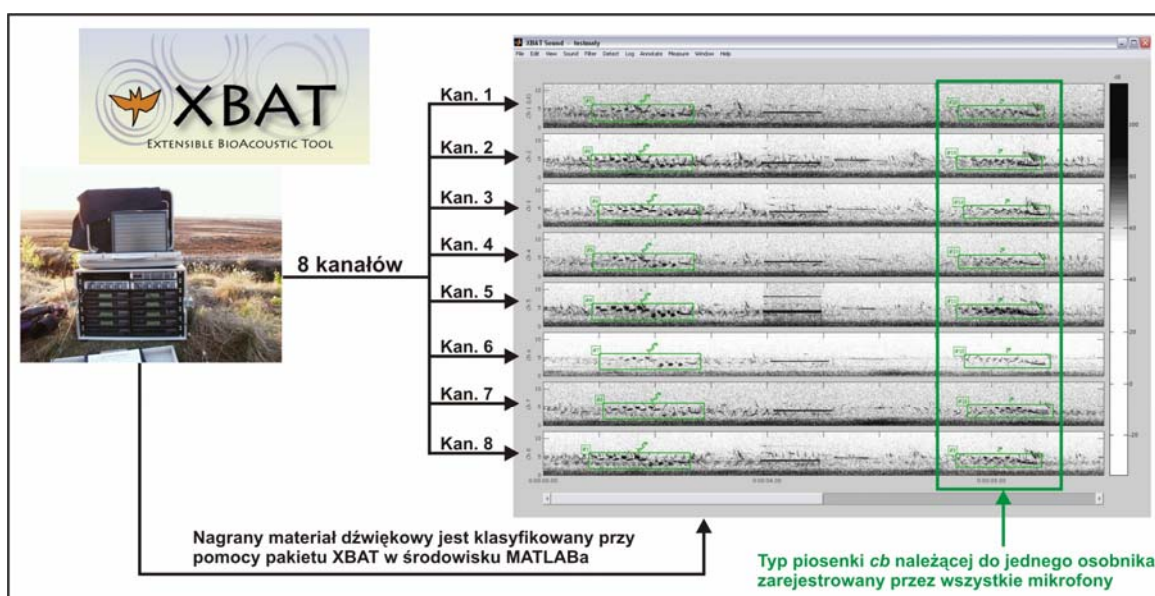


Analiza nagrań macierzowych

Analiza zebranego materiału, polegająca na klasyfikacji i przypisaniu poszczególnych typów piosenek do badanych osobników oraz określaniu ich pozycji w przestrzeni dwuwymiarowej (2D), odbywała się na platformie Windows XP w środowisku MATLABa 7.0 (MathWorks Inc., Natick, MA) w oparciu o program XBAT 6.0.1 (ang. *eXtensible BioAcoustic Tool*) rozwijany przez Cornell Lab of Ornithology w USA (Harold Figueroa, Ithaca, NY). XBAT jest bardzo efektywną aplikacją służącą do analiz bioakustycznych. Poza typowym zestawem narzędzi niezbędnych do wykonania podstawowych obliczeń, np. pomiaru częstotliwości dźwięku i czasu jego trwania, czy też do tworzenia sonogramów, aplikacja ta dysponuje również bardzo zaawansowanymi metodami analizy dźwięku. W niniejszej pracy korzystałem ze zautomatyzowanej metody detekcji dźwięku, która jest wysoce efektywna, mniej czasochłonna oraz generuje niewielki błąd w porównaniu do metody manualnej klasyfikacji dźwięków, w tym wypadku typów piosenek (Swiston & Mennill, 2009). Metoda ta opiera się o identyfikację np. typu piosenki, będącego wzorcem, na podstawie którego klasyfikowane są wszystkie

dźwięki analizowanego pliku nagrania o zbliżonych do niego parametrach. Istniejąca możliwość pominięcia lub błędnego zaklasyfikowania typu piosenki może być zniwelowana poprzez odpowiednie dobranie ustawień trybu automatycznej detekcji opartej o metodę korelacji krzyżowej (ang. *cross-correlation*). XBAT daje możliwość przeprowadzenia automatycznej detekcji dźwięku zapisanego na wielu kanałach (w przypadku niniejszej pracy na ośmiu) (Rycina 12). Zaklasyfikowane typy piosenek są automatycznie zapisywane łącznie z podstawowymi pomiarami, jak np. czas początku i końca piosenki oraz maksymalna i minimalna jej częstotliwość. Powstały w ten sposób zbiór informacji został następnie poddawany szczegółowej klasyfikacji, sprawdzeniu poprawności układu typów piosenek oraz dalszym analizom w pakiecie statystycznym SPSS 16.

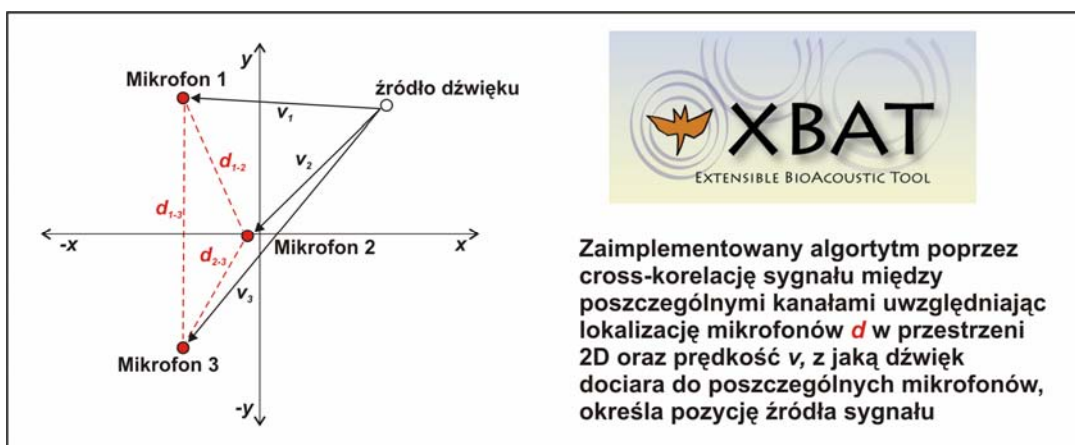
Rycina 12. Schemat klasyfikacji typów piosenek ortolana z zebranego materiału dźwiękowego.



Zaimplementowany w aplikacji XBAT algorytm lokalizujący został wykorzystany do określenia pozycji każdej piosenki zaśpiewanej przez ptaki. Algorytm ten, poprzez wprowadzone parametry wyjściowe, takie jak koordynaty mikrofonów w układzie kartezjańskim (z dokładnością do 1 m) oraz prędkość dźwięku, aktualizowaną dla każdej sekwencji nagrania, oblicza pozycję źródła dźwięku, w tym wypadku śpiewającego ptaka (Rycina 13). Za poprawnie zlokalizowane piosenki zostały uznane takie, które były jednocześnie nagrywane przez minimum trzy mikrofony (poprawna triangulacja), natomiast piosenki nagrane wyłącznie przez dwa lub jeden mikrofon zawsze dawały błędny pomiar. Przy analizach dotyczących przestrzennych zależności między samcami (wielkość terytorium lub interakcje związane z przelotami badanych osobników) wykorzystane zostały piosenki posiadające dokładną lokalizację nadawcy. Samce

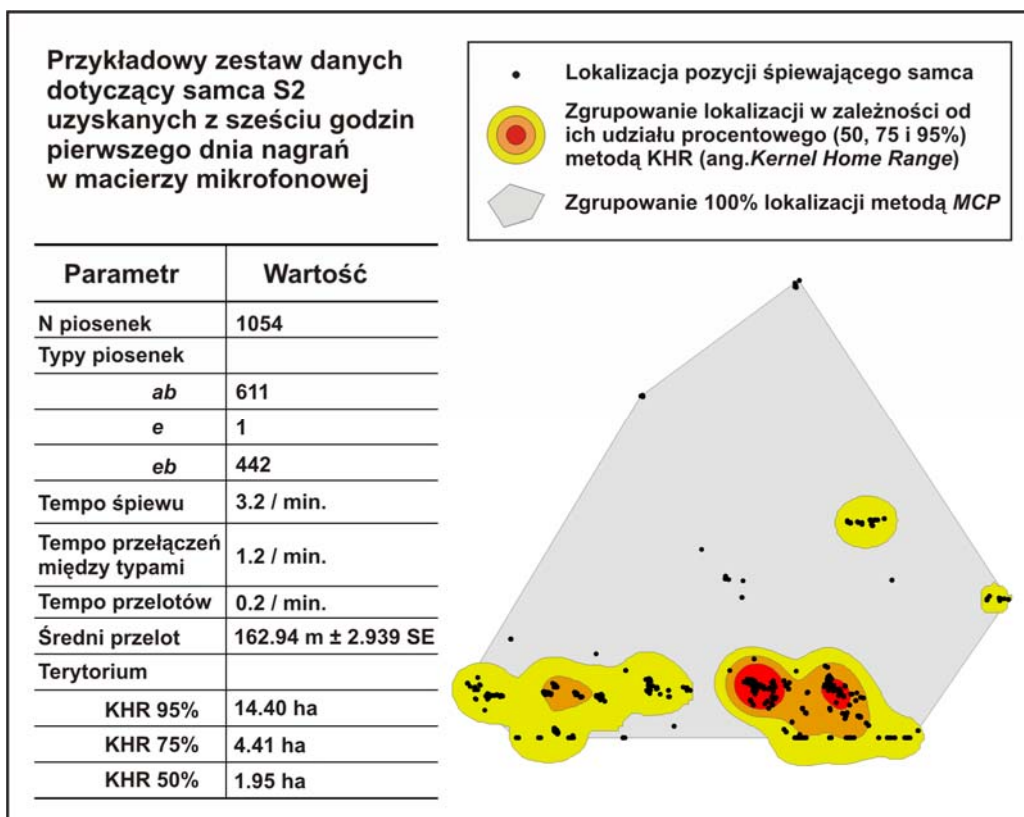
śpiewające poza macierzą mikrofonową, ze względu na niepewność ich położenia nie były brane pod uwagę w tego typu analizach.

Rycina 13. Ogólna charakterystyka algorytmu lokalizującego źródło dźwięku.



Efektom końcowym jest baza danych, na którą składa się 31753 sklasyfikowanych piosenek należących do dziewięciu samców nagrywanych przez sześć dni w okresach sześciogodzinnych. W oparciu o te dane dla poszczególnych osobników uzyskano informacje dotyczące: liczby zaśpiewanych piosenek, frekwencji typów piosenek, tempa śpiewu, tempa przełączeń między typami śpiewu, tempa i długości przelotów oraz rozmiarów terytoriów (Rycina 14).

Rycina 14. Przykład uzyskanych informacji dotyczących jednego samca ortolana.



Dane, ze względu na zbieżność lub rozbieżność z rozkładem normalnym oraz wielkość próby, testowane były odpowiednio dobranymi testami statystycznymi. Wstępna klasyfikacja sylab i typów piosenek została przeprowadzona w pakiecie XBAT. Dodatkowo, w celu uzyskania dokładnych informacji dotyczących rozmieszczenia samców w przestrzeni w powiązaniu z podobieństwem sylab i typów piosenek, wykonana została analiza oparta o dystans Jaccarda metodą drzew klasyfikacyjnych w pakiecie statystycznym SYSTAT 12. Wyznaczanie wielkości terytoriów poszczególnych osobników metodą MCP (ang. *Minimum Convex Polygon*) oraz KHR (ang. *Kernel Home Range*) wykonane zostało w środowisku ArcView 3.2a w oparciu o rozszerzenie *Animal Movement Extension v. 2.0* (Hooge & Eichenlaub, 2000). Przyjęto dwie miary terytoriów, KHR 95% - opisujące ogólną wielkość terytorium oraz KHR 50% - opisujące część terytorium najczęściej użytkowaną. Analiza różnic wielkości terytoriów badanych samców w zależności od czasu trwania sezonu lęgowego oparta była o metodę estymacji prostej β przy użyciu regresji liniowej. Przy porównaniu wielkości terytoriów między samcami wczesnymi i późnymi między różnych okresach sezonu lęgowego skorzystano natomiast z testu U Mann'a-Whitney'a. Przy określaniu zależności związanych z wpływem tempa śpiewu na wielkość terytorium skorzystano z nieparametrycznej korelacji rang Spearman'a. Analiza danych związanych z przemieszczaniem się samców w trakcie sezonu lęgowego wykonana została w oparciu o ogólny model liniowy (GLM, ang. *General Linear Model*), gdzie poszczególne osobniki traktowane były jako czynnik losowy celem uniknięcia efektu pseudoreplikacji danych.

W statystykach bardziej zaawansowanych, gdzie testowano wpływ kilku czynników przy jednoczesnym porównywaniu zmiennych zależnych od siebie, oraz w pomiarach powtarzanych, skorzystano z uogólnionych modeli liniowych dla powtarzanych pomiarów (GLMrm, ang. *General Linear Model for repeated measures*) oraz uogólnionych równań estymujących (GEE, ang. *Generalized Estimating Equations*). Modele te pozwalają na analizowanie danych powiązanych powtarzanymi pomiarami o zagnieżdżonej strukturze. Model GLMrm został użyty przy testowaniu wpływu trwania sezonu lęgowego oraz na tempo (N zdarzeń na 1 min.) przelotów, śpiewu oraz przełączania typów piosenek u badanych osobników. Model GEE został zastosowany do przetestowania wpływu czasu trwania sezonu na efekt nakładania przez samce własnych piosenek na piosenki rywali podczas interakcji. Dodatkowo, by ocenić wpływ dystansu do najbliższego sąsiada posiadającego podobne lub odmienne typy piosenek na tempo

przelotów, śpiewu, przełączeń między piosenkami oraz pokrywanie piosenek rywala, skorzystano z metody estymacji prostej β przy użyciu regresji liniowej. Analiza danych w modelach GLMrm, GEE oraz regresji została wykonana w pakiecie statystycznym SPSS 16.

Wyniki

Rozmieszczenie samców w układzie sieci komunikacyjnej

Na powierzchni badawczej zlokalizowanych było dziewięć samców ortolana (Rycina 15), przy czym poszczególne osobniki pojawiały się niejednocześnie. W pierwszej części sezonu lęgowego obecne były samce S1-S5. Samiec S6 pojawił się w środku sezonu lęgowego (dzień 3), przelatując dystans Glesmyra-Kjellasen (3 km) a następnie Kjellasen-Glesmyra (10 km) i obecny był na powierzchni tylko przez dwie godziny. Samce S7-S9 pojawiły się w drugiej części sezonu lęgowego i były to osobniki, które przemieszczały się w obrębie tej samej lokalnej populacji (Glesmyra). Późne samce pojawiły się na powierzchni badawczej w połowie sezonu lęgowego oraz w momencie, gdy obecne już wczesne samce były w większości sparowane. W związku z powyższym sezon lęgowy został podzielony na dwa okresy: sezon 1 - obecne wyłącznie wczesne samce oraz sezon 2 - pojawienie się samców późnych. Badane samce nieznacznie zmieniały lokalizację terytorium. Jedynie samiec S1 zajął lokalizację samca S4, który z kolei przeniósł się poza macierz mikrofonową. Lokalizacje samców S4 i S5 poza macierzą nie pozwalały na uzyskanie dokładnych informacji dotyczących przelotów tych osobników, w związku z czym jedynie informacje dotyczące ich tempa śpiewu oraz przełączania się między typami piosenek były brane pod uwagę przy analizach.

Liczba sylab samców w badanej grupie zawierała się w przedziale od 3 do 5, natomiast liczba typów śpiewu od 4 do 10 (Tabela 10). Jedynym osobnikiem, który nie uwspólniał swojego repertuaru z innymi samcami był samiec S6 (Tabela 10, Rycina 16A, B). Pozostałe samce ortolana wyraźnie dzieliły się na grupy osobników posiadających podobne sylaby oraz typy piosenek. Charakterystyczne jest to, iż osobniki współdzielące podobne sylaby posiadały podobne typy piosenek (Rycina 16A, B). Co więcej, osobniki o podobnych repertuarach tworzyły układy sąsiedzkie widoczne w przypadku par samców S1-S7, S2-S3 i S8-S9 (Rycina 16A, B).

Rycina 15. Rozmieszczenie terytoriów samców ortolana w sezonie lęgowym wyznaczonych metodą MCP.

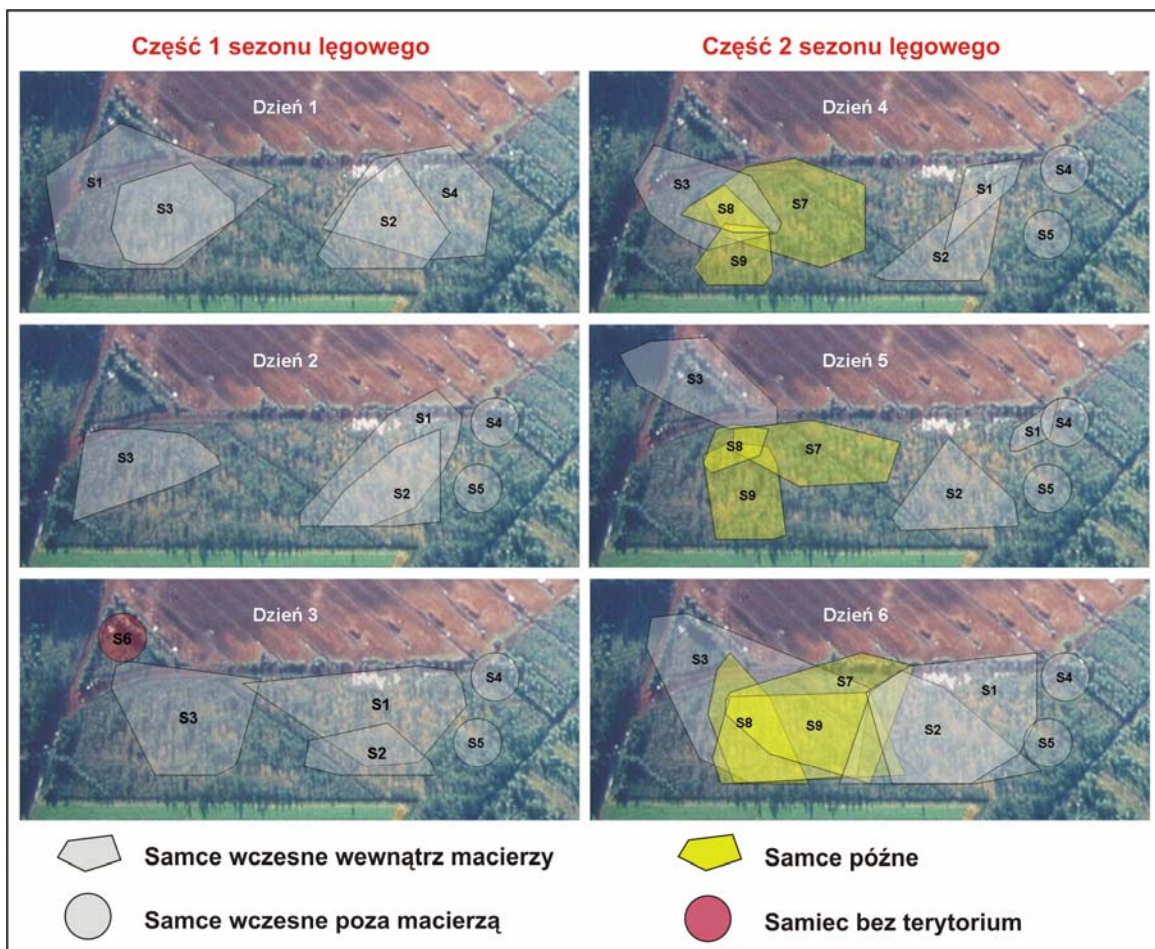
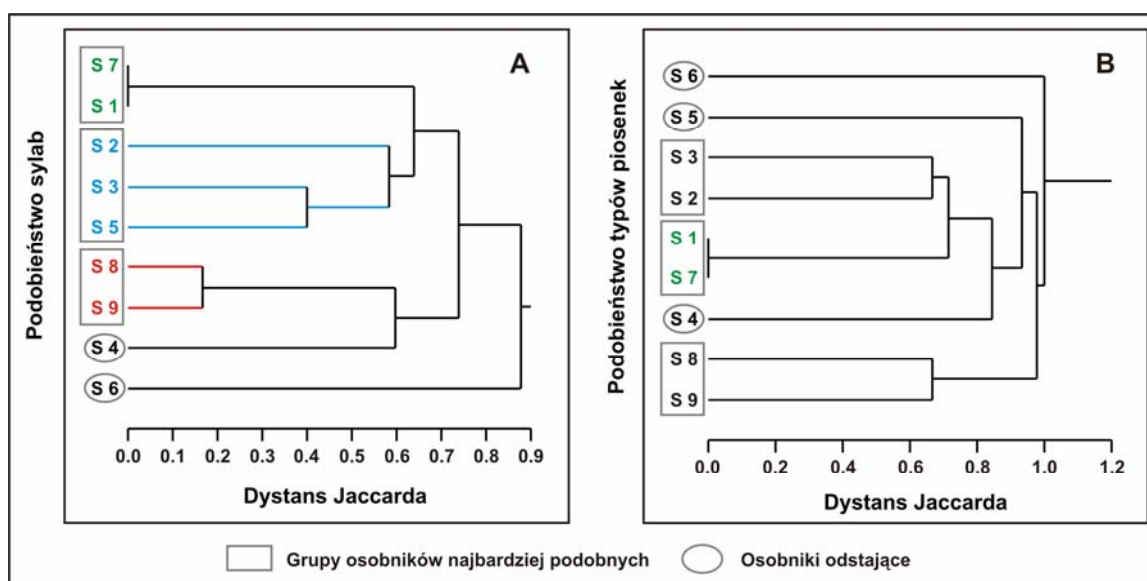


Tabela 10. Liczba sylab i typów piosenek oraz repertuar badanych samców ortolana.

Samiec	Liczba sylab	Liczba typów piosenek	Repertuar (typy piosenek)
S1	4	5	<i>a, ab, c, cb, cd</i>
S2	3	4	<i>a, ab, e, eb</i>
S3	3	4	<i>c, cb, e, eb</i>
S4	5	7	<i>a, ab, j, jb, ju, juf, jufb</i>
S5	5	4	<i>e, eb, g, gufb</i>
S6	5	10	<i>s, sr, str, stuf, suf, t, tr, ts, tsuf, tuf</i>
S7	4	5	<i>a, ab, c, cb, cd</i>
S8	5	6	<i>g, gh, ghb, gu, guf, gufb</i>
S9	5	9	<i>g, ghuf, gu, guf, gufb, h, hu, huf, hufb</i>

Rycina 16. Podobieństwo sylab oraz typów piosenek wyrażone dystansem Jaccarda wewnątrz badanej grupy socjalnej samców ortolana tworzących sieć komunikacyjną.



Zmiany wielkości terytoriów

Samce ortolana wykazywały zmiany wielkości terytoriów w trakcie trwania sezonu lęgowego. Największe powierzchniowo terytoria (zarówno KHR 95% i 50%) istniały na początku oraz na końcu sezonu (Rycina 17A, B), przy czym sytuacja taka dotycząca ostatniego dnia nagrań była związana z „rozluźnieniem” układów sąsiedzkich, gdyż samice obecne na powierzchni badawczej były już sparowane oraz zajęte wysiadywaniem jaj. Biorąc pod uwagę cały sezon, stwierdzono ogólny trend związany ze spadkiem wielkości terytorium (zarówno u samców wczesnych jak i późnych), jednakże nie był on istotny statystycznie (Rycina 17A, B; Tabela 11). Wynika to z faktu, iż samce na powierzchni badawczej pojawiały się stopniowo, wypełniając istniejącą jeszcze przestrzeń, przez co następowało zacieśnienie granic terytoriów u osobników już obecnych (samców wczesnych). Nie stwierdzono natomiast, by zmianom ulegało terytorium KHR 50% (Tabela 11).

Rycina 17. Zmiany wielkości uogólnionych terytoriów samców ortolana (KHR 95%) i najczęściej użytkowanej ich części (KHR 50%) w trakcie sezonu lęgowego. Samce wczesne - czarne koła, samce późne - szare koła. Estymowana prosta regresji liniowej β dla całego sezonu - czerwona linia.

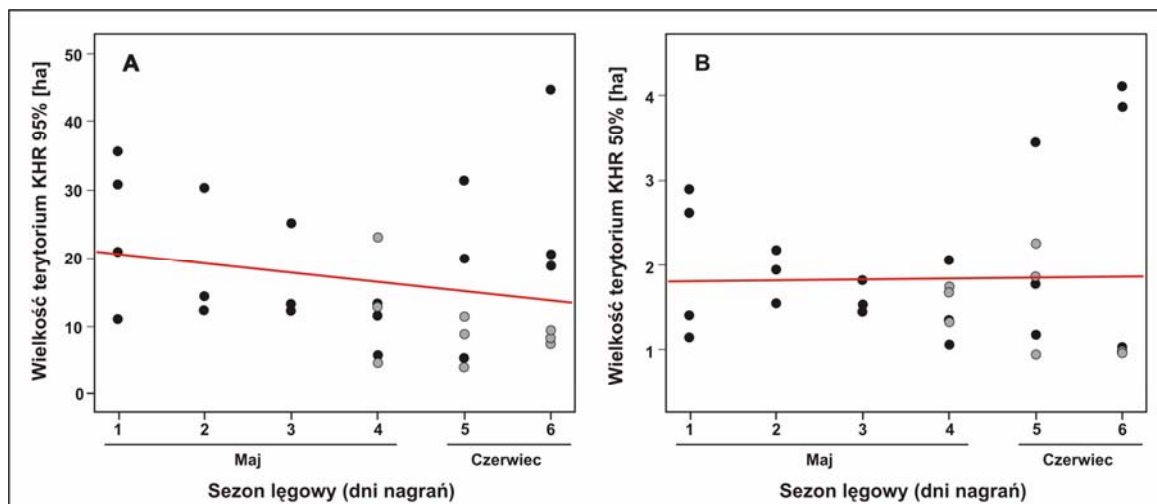
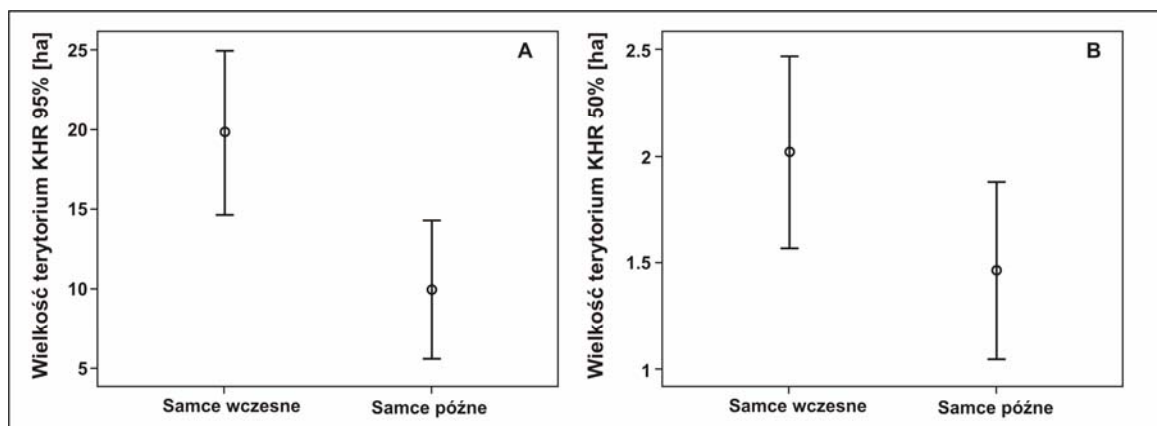


Tabela 11. Wpływ sezonu lęgowego na wielkość terytoriów samców ortolana. KHR 95% - uogólniona wielkość terytorium, KHR 50% - najczęściej użytkowana część terytorium. N - liczba terytoriów w czasie. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Czynnik	N	β	F_1	p
KHR 95%	cały sezon	28	-0.227	1.418	0.224
KHR 50%	cały sezon	28	0.022	0.013	0.911

Porównując wielkość terytoriów między typami samców stwierdzono, iż samce wczesne miały zdecydowanie większe terytoria KHR 95% (19.82 ± 2.45 ha) niż samce późne (9.96 ± 1.89 ha) (U Mann-Whitney: $Z = -2.730$, $p = 0.006$; Rycina 18). Nie stwierdzono natomiast różnic w wielkości terytorium KHR 50% między badanymi samcami (samce wczesne 2.02 ± 0.22 ha; samce późne 1.46 ± 0.18 ha) (U Mann-Whitney: $Z = -1.746$, $p = 0.081$; Rycina 18).

Rycina 18. Porównanie wielkości uogólnionych terytoriów (KHR 95%, A) i najczęściej użytkowanej ich części (KHR 50%, B) między wczesnymi i późnymi samcami ortolana w odniesieniu do sezonu lęgowego.



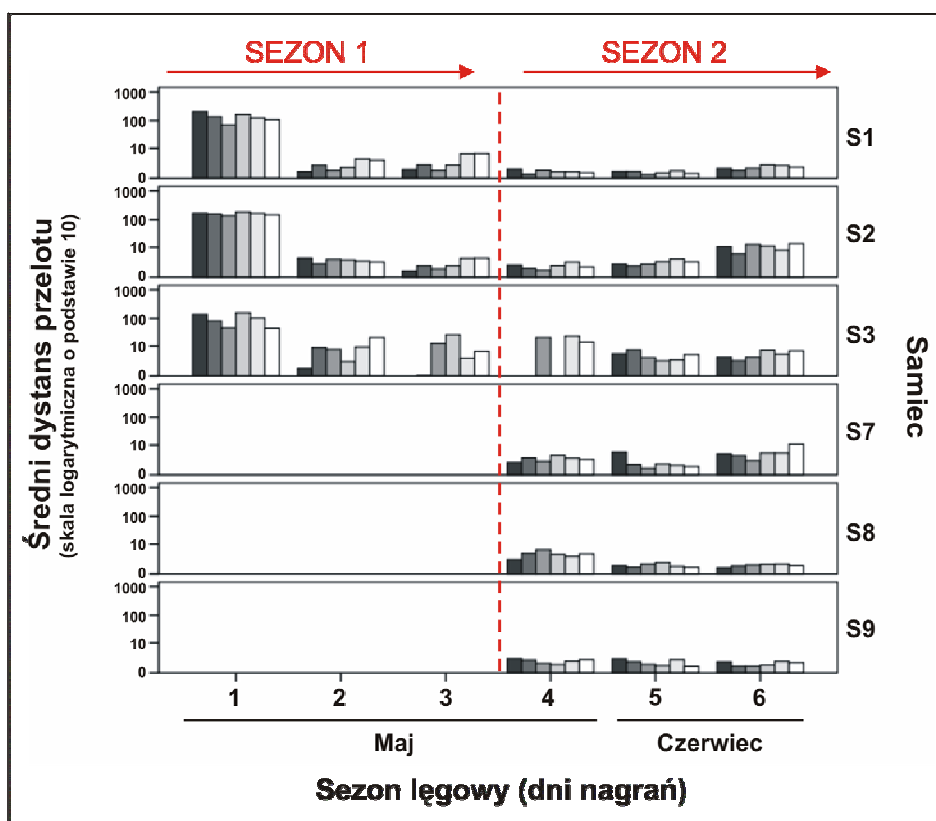
Przemieszczenia samców

Średni dystans związany z przemieszczaniem się samców ortolana wykazywał różnice w trakcie trwania sezonu lęgowego w odniesieniu do poszczególnych godzin po wschodzie słońca, traktowanego jako ogólny model opisujący dynamikę sezonu lęgowego (Tabela 12, Rycina 19). Samce ortolana wykonywały dłuższe przeloty zdecydowanie częściej na początku sezonu lęgowego (Tabela 12, Rycina 19), głównie w pierwszym dniu nagrań (moment związany z ustalaniem terytoriów). Natomiast godzina po wschodzie słońca, rozpatrywana jako czynnik niezależny od dnia w sezonie, nie miała istotnego wpływu na średni dystans przelotu badanych samców (Tabela 12, Rycina 19).

Tabela 12. Wpływ dni oraz czasu po wschodzie słońca w trakcie sezonu lęgowego na średni dystans przelotów wykonanych przez samce ortolana. (los) – samce traktowane w modelu jako czynniki losowe. N - liczba zdarzeń. Czynnik - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLM.

Zmienna	Poziom	N	Czynnik	df	F	p		
Średni dystans przelotu	Cały sezon	31753	dzień*samiec(los)	21	72.907	< 0.001		
		31753	godzina*samiec(los)	30	0.764	0.799		
		63506	dzień*godzina*samiec(los)	101	27.627	< 0.001		
	Sezon 1	Sezon 1	10261	dzień*samiec(los)	6	73.545	< 0.001	
			10261	godzina*samiec(los)	15	0.990	0.489	
			20522	dzień*godzina*samiec(los)	29	24.482	< 0.001	
		Sezon 2	Sezon 2	21492	dzień*samiec(los)	12	11.215	< 0.001
				21492	godzina*samiec(los)	30	1.128	0.336
				42984	dzień*godzina*samiec(los)	57	2.874	< 0.001

Rycina 19. Średni dystans przelotów samców ortolana w zależności od czasu po wschodzie słońca (słupki w skali szarości, kolor czarny godzina 1 – kolor biały godzina 6) oraz w poszczególnych dniach nagrań. Do analizy zostały wybrane samce posiadające pełny zestaw danych lokalizacji przestrzennej.



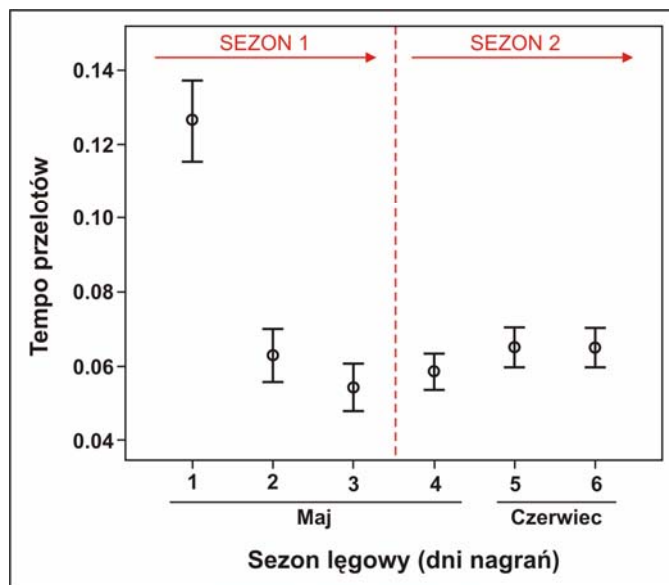
Tempo przelotów

Tempo przelotów samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego zmieniało się istotnie wraz z czasem trwania sezonu lęgowego (Tabela 13, Rycina 20). Jednocześnie tempo przelotów samców wczesnych nie różniło się istotnie między pierwszą i drugą częścią sezonu lęgowego (Tabela 13), aczkolwiek było nieco wyższe w pierwszej części sezonu. Nie stwierdzono również, by samce wczesne przemieszczały się z większym tempem niż samce późne w drugiej części sezonu (Tabela 13).

Tabela 13. Wpływ dni w sezonie lęgowym na tempo przelotów samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
	Cały sezon	2137	0.961	5	3.403	< 0.001
Tempo przelotów	Samce wczesne: Sezon 1 vs Sezon2	1600	0.993	5	2.124	0.060
	Sezon 2: Samce wczesne vs samce późne	1432	0.995	5	1.538	0.175

Rycina 20. Tempo przelotów samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego.

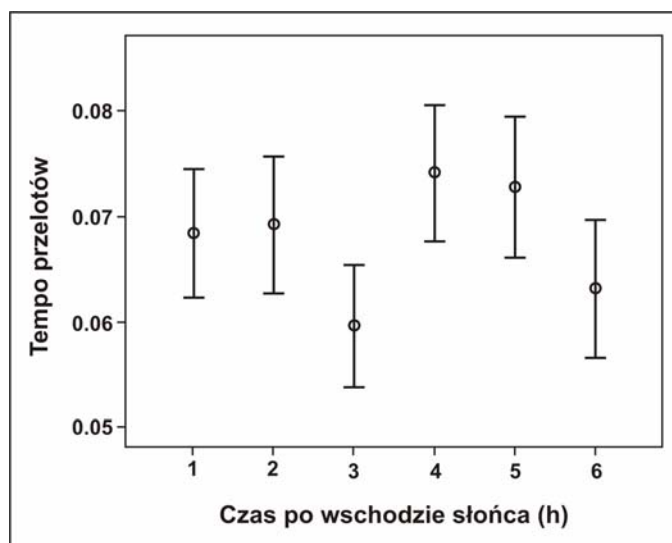


Tempo przelotów samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego zmieniało się w zależności od czasu po wschodzie słońca. Samce wykazywały zwiększoną aktywność w pierwszych dwóch godzinach po wschodzie słońca po czym ona malała by ponownie wzrosnąć i znów zmaleć (Tabela 14, Rycina 21). Zachowanie to było związane ze zwiększoną aktywnością wokalną w pierwszych godzinach, po czym większość samców zaczynała żerować, stąd następujący chwilowy spadek aktywności. Układ taki był powtarzany i również istotny w pierwszej części sezonu lęgowego (Tabela 14, Rycina 22A), w przeciwieństwie do drugiej jego części (Tabela 14, Rycina 22B).

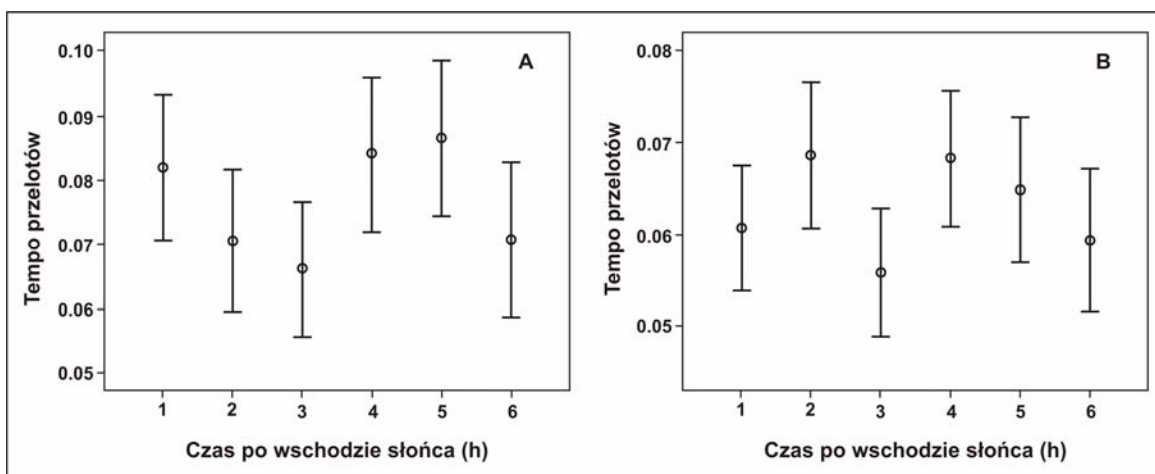
Tabela 14. Wpływ godzin po wschodzie słońca na tempo przelotów samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
Tempo przelotów	Cały sezon	2137	0.993	5	2.874	0.014
	Sezon 1	705	0.983	5	2.381	0.037
	Sezon 2	1432	0.993	5	1.943	0.083

Rycina 21. Tempo przelotów samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca w odniesieniu do całego sezonu lęgowego.



Rycina 22. Tempo przelotów samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca w pierwszej (A) oraz drugiej (B) części sezonu lęgowego.



Tempo przelotów w zależności od odległości do sąsiada

Samce ortolana nie wykazywały zmian w tempie przelotów w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o podobnych typach piosenek w odniesieniu do całego sezonu lęgowego (Tabela 15). Natomiast w przypadku odległości do najbliższego sąsiada o odmiennych typach piosenek stwierdzono, że tempo przelotów badanych samców malało wraz z odległością od tego sąsiada w odniesieniu do całego sezonu, przy czym wzrastało jedynie w pierwszej jego części (Tabela 15). Powyższych zależności nie stwierdzono natomiast w drugiej części sezonu lęgowego (Tabela 15).

Tabela 15. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo przelotów wszystkich samców ortolana. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Poziom	N	Czynnik	β	F_1	p
Tempo przelotów	Cały sezon	3860	PR	-0.009	0.331	0.565
		1859	OR	-0.065	42.185	0.005
	Sezon 1	1020	PR	0.003	0.007	0.932
		152	OR	0.186	5.378	0.022
	Sezon 2	2840	PR	0.003	0.029	0.864
		1707	OR	-0.043	3.214	0.073

Wczesne samce, w odniesieniu do całego sezonu lęgowego, oraz późne samce ortolana nie wykazywały zmian w tempie przelotów w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o podobnych typach piosenek oraz do najbliższego sąsiada o odmiennych typach piosenek (Tabela 16). Jednakże stwierdzono, że wczesne samce zwiększały tempo przelotów w zależności od odległości do sąsiada o podobnych typach piosenek w pierwszej części sezonu, oraz do sąsiada o odmiennych typach piosenek w drugiej części sezonu (Tabela 16).

Tabela 16. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo przelotu wczesnych i późnych samców ortolana w poszczególnych częściach sezonu lęgowego. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Typ samców	Poziom	N	Czynnik	β	F_1	p
Tempo przelotów	Wczesne	Cały sezon	2179	PR	0.002	0.006	0.940
			558	OR	-0.053	1.555	0.213
		Sezon 1	1020	PR	0.003	0.007	0.932
			152	OR	0.186	5.378	0.022
	Sezon 2	1159	PR	0.068	5.415	0.020	
		406	OR	-0.051	1.049	0.306	
	Późne	Sezon 2	1681	PR	-0.028	1.293	0.256
			1301	OR	-0.030	1.178	0.278

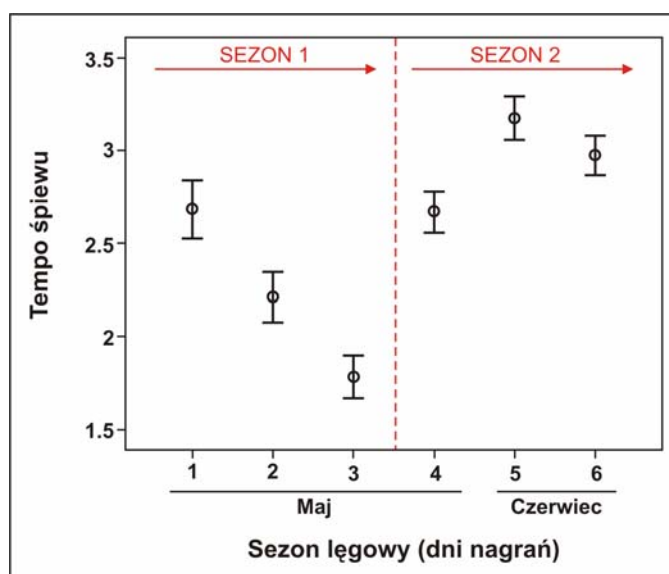
Tempo śpiewu

Tempo śpiewu samców ortolana zmieniało się wraz z czasem trwania sezonu lęgowego. W pierwszej części sezonu stwierdzono, iż było ono najwyższe pierwszego dnia, po czym malało (Tabela 17, Rycina 23). Tempo śpiewu samców wczesnych nie różniło się między pierwszą i drugą częścią sezonu lęgowego (Tabela 17, Rycina 24A). Jednakże samce późne śpiewały z większym tempem niż samce wczesne w trakcie drugiej części sezonu lęgowego (Tabela 17, Rycina 24B).

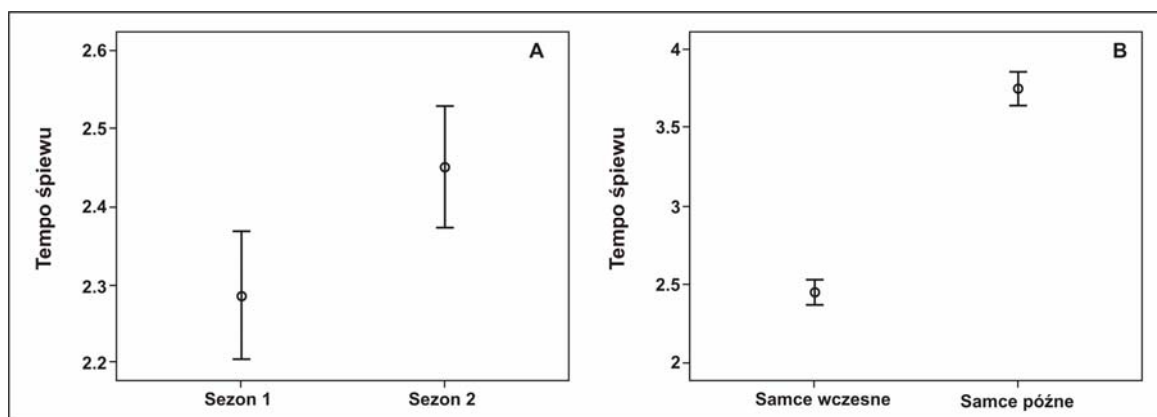
Tabela 17. Wpływ dni w sezonie lęgowym na tempo śpiewu samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
Tempo śpiewu	Cały sezon	2137	0.940	5	5.286	< 0.001
	Samce wczesne: Sezon 1 vs Sezon 2	1600	0.997	5	0.834	0.526
	Sezon 2: Samce wczesne vs samce późne	1432	0.982	5	5.094	< 0.001

Rycina 23. Tempo śpiewu samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego.



Rycina 24. Porównanie tempa śpiewu wczesnych samców ortolana między pierwszą i drugą częścią sezonu lęgowego (A) oraz samców wczesnych i późnych w drugiej części sezonu (B).

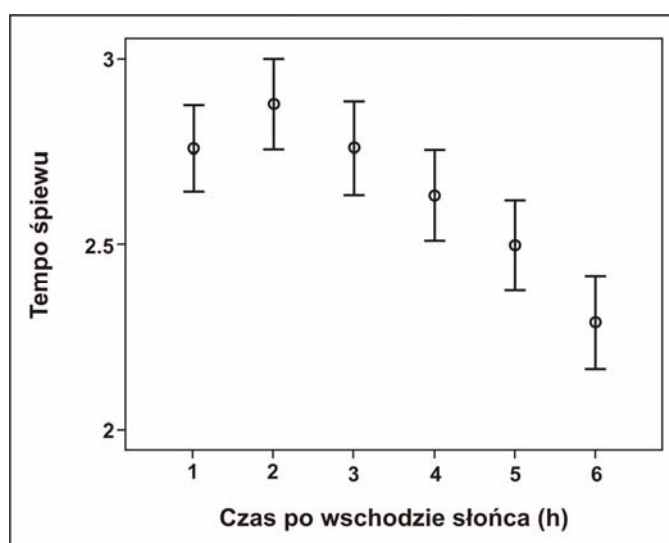


Tempo śpiewu samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego zmieniało się w zależności od czasu po wschodzie, gdzie ptaki śpiewały intensywniej w pierwszych godzinach po czym tempo śpiewu wyraźnie malało (Tabela 18, Rycina 25). Efekt ten był istotny zarówno w pierwszej jak i drugiej części sezonu lęgowego (Tabela 18, Rycina 26A, B).

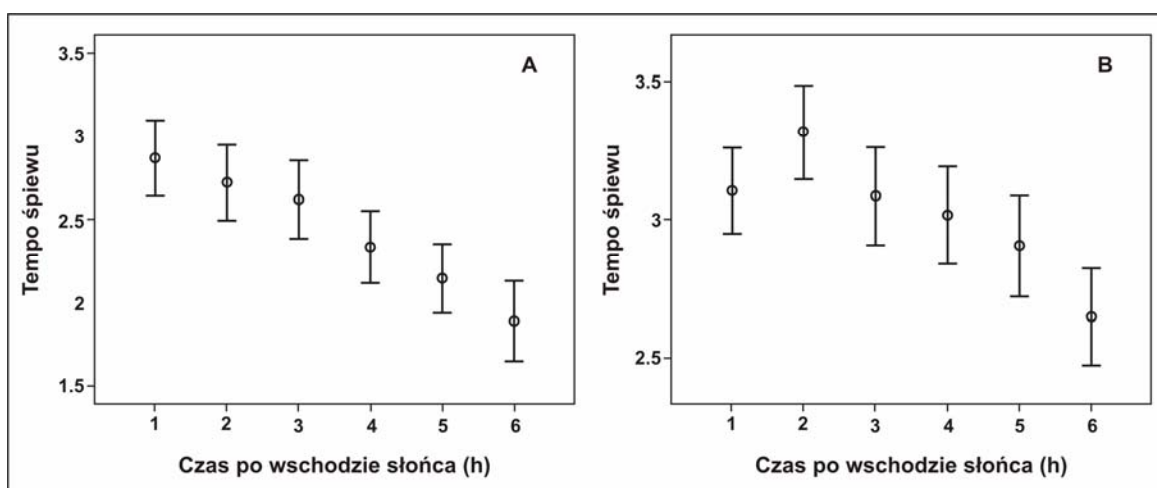
Tabela 18. Wpływ godzin po wschodzie słońca na tempo śpiewu samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
Tempo śpiewu	Cały sezon	2137	0.960	5	17.679	< 0.001
	Sezon1	705	0.958	5	6.172	< 0.001
	Sezon 2	1432	0.960	5	11.785	< 0.001

Rycina 25. Tempo śpiewu samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca w odniesieniu do całego sezonu lęgowego.



Rycina 26. Tempo śpiewu samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca w pierwszej (A) oraz drugiej (B) części sezonu lęgowego.



Tempo śpiewu w zależności od odległości do sąsiadów

Samce ortolana nie wykazywały zmian w tempie śpiewu w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o podobnych typach piosenek w odniesieniu do całego sezonu lęgowego (Tabela 19). Natomiast w przypadku odległości do najbliższego sąsiada o odmiennych typach piosenek stwierdzono, że tempo śpiewu badanych samców wzrastało wraz z odległością od tego sąsiada w odniesieniu do całego sezonu oraz jego drugiej części (Tabela 19). Powyższych zależności nie stwierdzono natomiast w pierwszej części sezonu lęgowego (Tabela 19).

Tabela 19. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo śpiewu wszystkich samców ortolana. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Poziom	N	Czynnik	β	F_1	p
Tempo śpiewu	Cały sezon	13537	PR	0.003	0.044	0.834
			OR	0.149	42.185	< 0.001
	Sezon 1	4905	PR	0.027	0.745	0.388
			OR	-0.034	0.169	0.682
	Sezon 2	8632	PR	0.004	0.048	0.826
			OR	0.125	27.238	< 0.001

Wczesne samce, w odniesieniu do całego sezonu lęgowego oraz samce późne w drugiej części sezonu zwiększały tempo śpiewu w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o podobnych typach piosenek (Tabela 20). Stwierdzono natomiast, że samce wczesne w drugiej części sezonu lęgowego wykazywały podobną zależność

w przypadku odległości od sąsiada o odmiennym typie śpiewu, natomiast wykazywały odwrotną zależność w przypadku odległości do sąsiada o podobnych typach piosenek (Tabela 20).

Tabela 20. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo śpiewu wczesnych i późnych samców ortolana w poszczególnych częściach sezonu lęgowego. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Typ samców	Poziom	N	Czynnik	β	F_1	p
Tempo śpiewu	Wczesne	Cały sezon	3237	PR	0.113	21.640	< 0.001
				OR	0.005	0.031	0.860
		Sezon 1	4905	PR	0.027	0.745	0.388
				OR	-0.034	0.169	0.682
		Sezon 2	5395	PR	-0.131	20.346	< 0.001
				OR	0.366	62.435	< 0.001
	Późne	Sezon 2	3237	PR	0.113	21.640	< 0.001
				OR	0.005	0.031	0.860

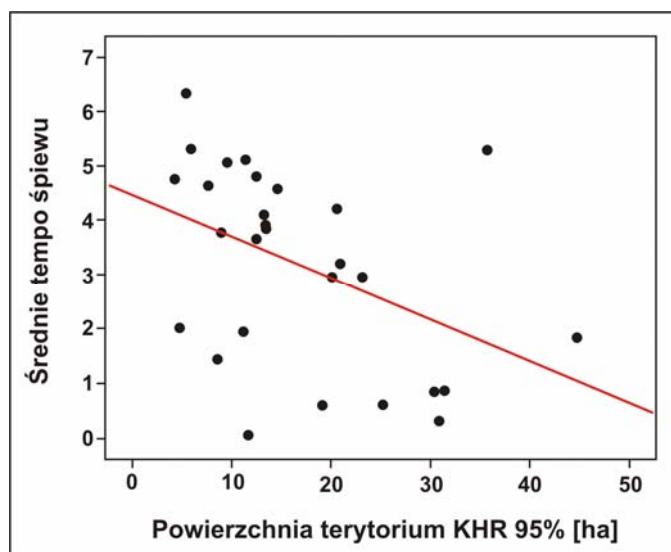
Związek tempa śpiewu ze zmianami wielkości terytoriów

Stwierdzono, że samce ortolana śpiewały z większym tempem gdy ich terytoria KHR 95% zmniejszały się w trakcie sezonu lęgowego (Tabela 21, Rycina 27). Efekt ten był również istotny w drugiej części sezonu lęgowego (Tabela 21, Rycina 28B), w przeciwieństwie do pierwszej części (Tabela 21, Rycina 28A). Zależności takich nie obserwowano w przypadku terytoriów KHR 50%.

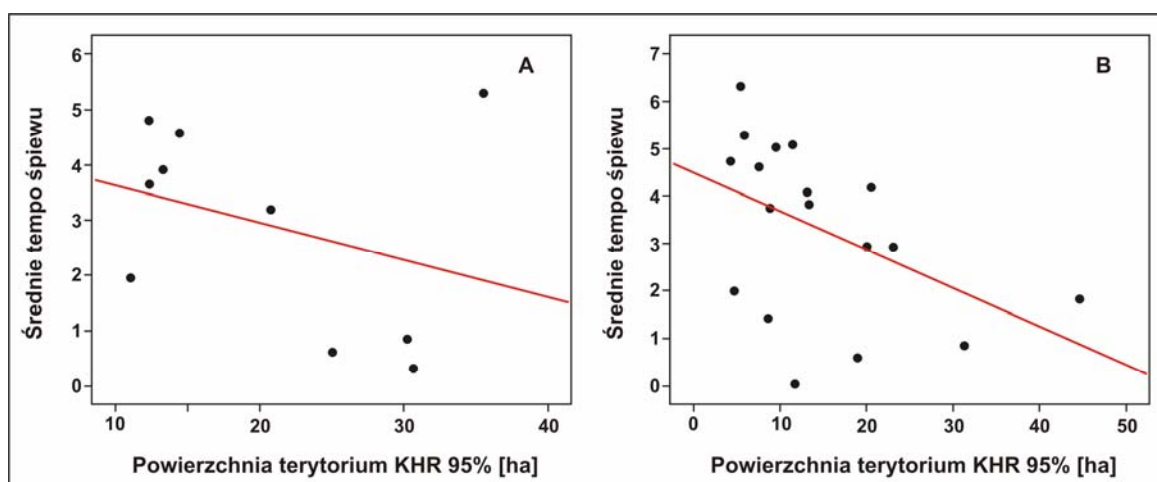
Tabela 21. Powiązanie wielkości tempa śpiewu samców ortolana z wielkością ich terytoriów (ogólnego KHR 95%, oraz najczęściej użytkowanej części KHR 50%) w trakcie sezonu lęgowego. N - liczba terytoriów w czasie. R – współczynnik korelacji rang Spearman'a.

Zmienna	N	Model	R	p
KHR 95%	28	Cały sezon	-0.429	0.023
	10	Sezon 1	0.212	0.556
	18	Sezon 2	-0.492	0.038
KHR 50%	28	Cały sezon	-0.065	0.744
	10	Sezon 1	0.285	0.425
	18	Sezon 2	-0.172	0.494

Rycina 27. Związek tempa śpiewu samców ortolana z wielkością terytorium KHR 95% w trakcie całego sezonu lęgowego.



Rycina 28. Związek tempa śpiewu samców ortolana z wielkością terytorium KHR 95% w pierwszej części (A) oraz drugiej części (B) sezonu lęgowego.



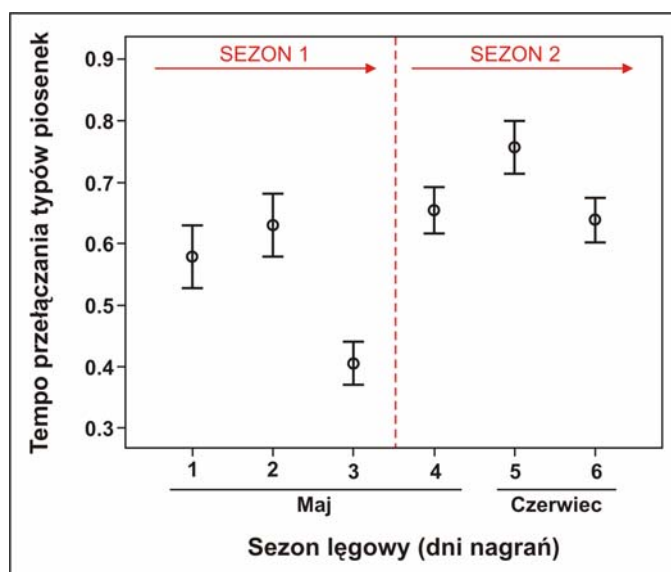
Tempo przełączania typów piosenek

Tempo przełączania typów piosenek samców ortolana zmieniało się wraz z czasem sezonu (Tabela 22, Rycina 29). Stwierdzono, iż tempo przełączania między typami piosenek w przypadku samców wczesnych różniło się istotnie między częściami sezonu lęgowego, gdzie stwierdzono wyższą wartość w pierwszej jego części (Tabela 22, Rycina 22A). Natomiast w drugiej części sezonu lęgowego samce późne przełączały się między typami piosenek z większym tempem niż samce wczesne (Tabela 22, Rycina 22B).

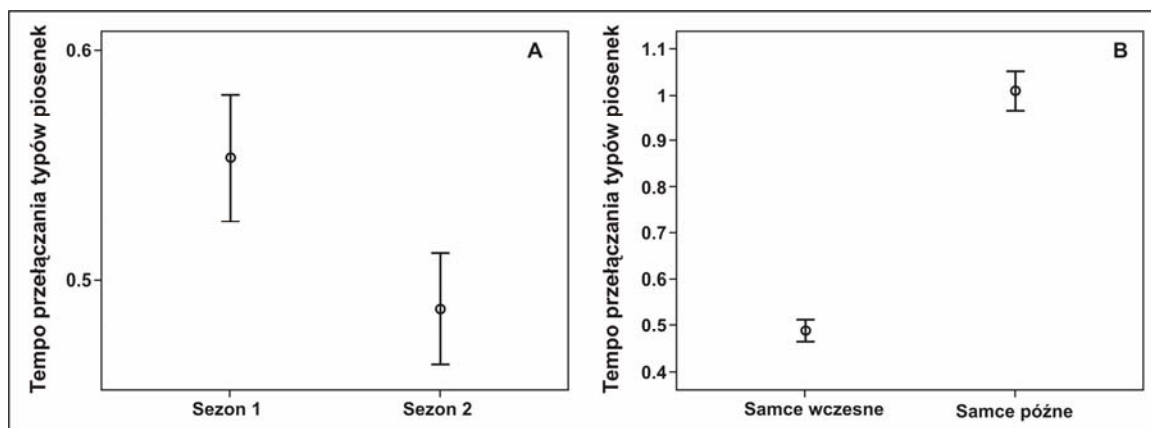
Tabela 22. Wpływ dni w sezonie lęgowym na tempo przełączania typów piosenek u samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
Tempo przełączania między typami piosenek	Cały sezon	2137	0.966	5	2.928	< 0.001
	Samce wczesne: Sezon 1 vs Sezon 2	1600	0.989	5	3.643	0.003
	Sezon 2: Samce wczesne vs samce późne	1432	0.983	5	5.053	< 0.001

Rycina 29. Tempo przełączania typów piosenek samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego.



Rycina 30. Porównanie tempa przełączania typów piosenek wczesnych samców ortolana między pierwszą i drugą częścią sezonu lęgowego (A) oraz samców wczesnych i późnych w drugiej części sezonu (B).

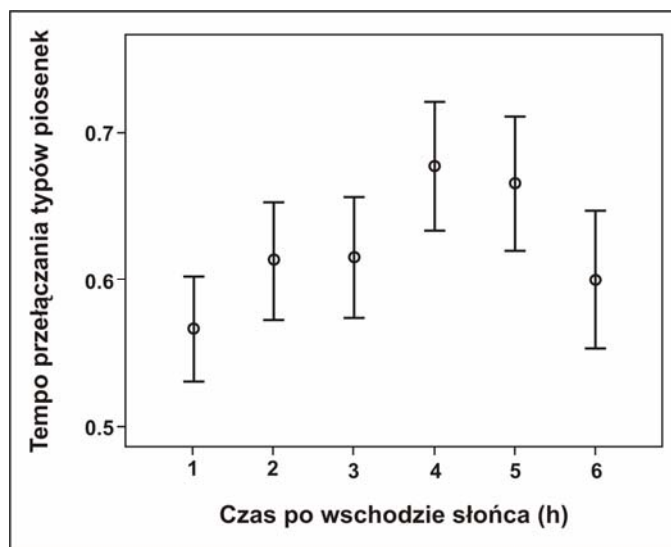


Tempo przełączania typów piosenek samców ortolana w trakcie sezonu lęgowego zmieniało się w zależności od czasu po wschodzie słońca (Tabela 23, Rycina 31). Efekt ten był istotny zarówno w pierwszej jak i drugiej części sezonu (Tabela 23, Rycina 32A, B).

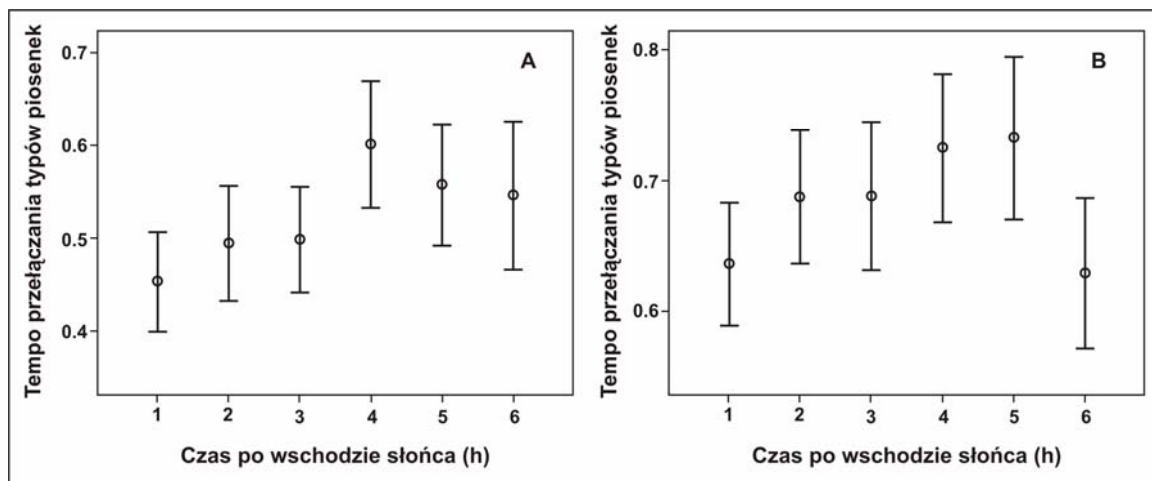
Tabela 23. Wpływ sezonu godzin po wschodzie słońca na tempo przełączania typów piosenek samców ortolana. N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Czynnik	N	Wilks λ	df	F	p
Tempo przełączania między typami piosenek	Cały sezon	2137	0.986	5	5.990	< 0.001
	Sezon1	705	0.965	5	5.061	< 0.001
	Sezon 2	1432	0.991	5	2.598	0.024

Rycina 31. Tempo przełączania typów piosenek samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca.



Rycina 32. Tempo przełączania typów piosenek samców ortolana w godzinach po wschodzie słońca w pierwszej (A) oraz drugiej (B) części sezonu lęgowego.



Tempo przełączania typów piosenek w zależności od odległości do sąsiadów

Wzrost tempa przełączania typów piosenek związany z odległością do sąsiada o odmiennych typach piosenek był istotny dla wszystkich samców biorąc pod uwagę cały sezon lęgowy, przy czym zależności tej nie obserwowano rozpatrując część pierwszą

i drugą sezonu indywidualnie (Tabela 24). Nie stwierdzono również zmian związanych z tempem przełączania typów piosenek w zależności od odległości do sąsiada o podobnych typach piosenek (Tabela 24).

Tabela 24. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo przełączania typów piosenek wszystkich samców ortolana. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Poziom	N	Czynnik	β	F_1	p
Tempo przełączeń między typami piosenek	Cały sezon	13537	PR	-0.017	1.180	0.277
			OR	0.066	8.114	0.004
	Sezon 1	4905	PR	-0.031	1.009	0.315
			OR	-0.034	0.173	0.678
	Sezon 2	8632	PR	-0.009	0.213	0.644
			OR	< 0.001	0.001	0.979

Wczesne samce ortolana zwiększały tempo przełączania typów piosenek w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o odmiennych typach piosenek w odniesieniu do całego sezonu lęgowego oraz jego drugiej części (Tabela 25). Natomiast samce późne, wraz z odległością do takiego sąsiada zmniejszały tempo przełączania typów piosenek (Tabela 25). Wpływ odległości do sąsiada o podobnych typach piosenek wpływał na zmniejszenie tempa przełączania typów piosenek w przypadku samców wczesnych w odniesieniu do całego sezonu lęgowego, natomiast rozpatrując części sezonu indywidualnie relacji takiej nie obserwowano (Tabela 25).

Tabela 25. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na tempo przełączania typów piosenek wczesnych i późnych samców ortolana w poszczególnych częściach sezonu lęgowego. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	Typ samców	Poziom	N	Model	β	F_1	p
Tempo przełączeń między typami piosenek		Cały sezon	10300	PR	-0.042	3.868	0.049
				OR	0.207	24.977	< 0.001
	Wczesne	Sezon 1	4905	PR	-0.031	1.009	0.315
				OR	-0.034	0.173	0.678
		Sezon 2	5395	PR	-0.023	0.635	0.426
				OR	0.152	9.535	0.002
	Późne	Sezon 2	3237	PR	0.021	0.712	0.399
				OR	-0.066	5.674	0.017

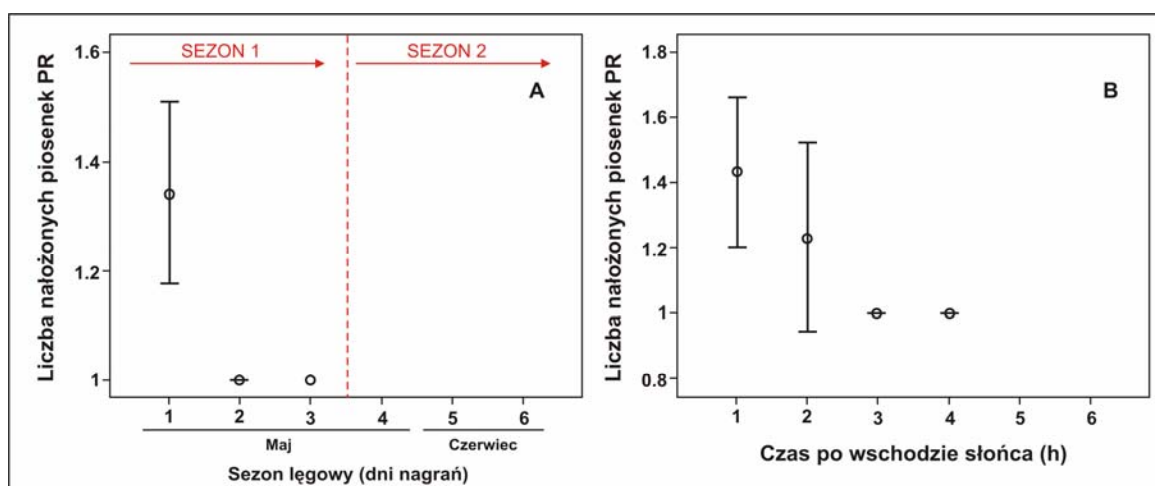
Pokrywanie piosenek rywala

Pokrywanie piosenek rywala w trakcie sezonu lęgowego zmieniała się istotnie w przypadku interakcji z sąsiadem o podobnych typach piosenek zarówno w odniesieniu do całego sezonu lęgowego jak i godzin po wschodzie słońca (Tabela 26, Rycina 33A, B). Przy czym samce najczęściej używały tego typu komunikacji na początku sezonu lęgowego (Rycina 33A) oraz w pierwszych godzinach po wschodzie słońca (Rycina 33B). Nie stwierdzono takiej zmienności w przypadku interakcji z sąsiadem o odmiennych typach piosenek (Tabela 26), gdzie w odniesieniu do całego sezonu lęgowego zachowanie takie było obserwowane jedynie pierwszego dnia nagrań (Rycina 34A), oraz nie nasilało się ono po wschodzie słońca (Rycina 34B).

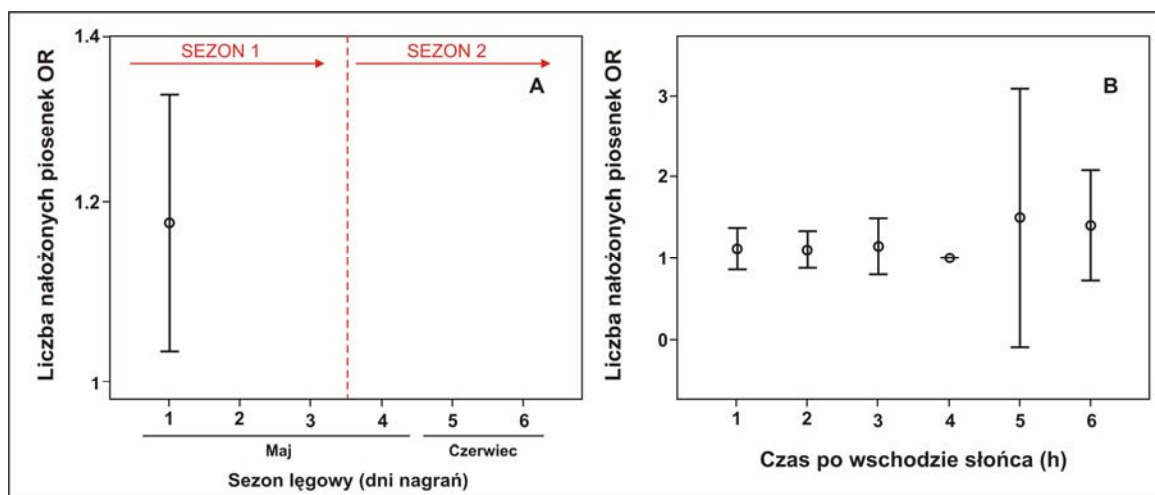
Tabela 26. Wpływ sezonu dni w sezonie lęgowym i godzin po wschodzie słońca na liczbę pokrytych piosenek rywala o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR). N - liczba zdarzeń. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana. Model analizy statystycznej - GLMrm.

Zmienna	Poziom	Czynnik	N	Wald χ^2	df	p
Liczba pokrytych piosenek	PR	Dzień	61	41.064	1	< 0.001
		Godzina	61	82.969	1	< 0.001
	OR	Dzień	41	-	-	-
		Godzina	41	5.742	1	0.332

Rycina 33. Liczba pokrytych piosenek rywala o podobnych typach piosenek (PR) w trakcie sezonu lęgowego (A) oraz godzin po wschodzie słońca (B).



Rycina 34. Liczba pokrytych piosenek rywala o odmiennych typach piosenek (OR) w trakcie sezonu lęgowego (A) oraz godzin po wschodzie słońca (B).



Pokrywanie piosenek rywala w zależności od odległości do sąsiadów

Nie stwierdzono by samce ortolana częściej pokrywały piosenki rywala w zależności od odległości do najbliższego sąsiada o podobnych oraz odmiennych typach piosenek w odniesieniu do całego sezonu lęgowego (Tabela 27).

Tabela 27. Wpływ odległości do sąsiada o podobnych (PR) oraz odmiennych typach piosenek (OR) na liczbę pokrytych piosenek rywala w trakcie sezonu lęgowego. N - liczba zdarzeń. β - współczynnik prostej estymowanej w oparciu o regresję liniową. Czynniki - zmienne wyjaśniające, zmienna - zmienna wyjaśniana.

Zmienna	N	Czynnik	β	F_1	p
Liczba pokrytych piosenek	61	PR	0.083	0.398	0.531
	41	OR	-0.152	0.899	0.349

Dyskusja

Samce ortolana w badanej grupie socjalnej na przestrzeni sezonu lęgowego modyfikowały swoje zachowania związane z przemieszczaniem się, gdzie część osobników zajmowała terytoria bardzo wcześnie, a kolejne pojawiały się w późniejszym okresie. Wynikało to z faktu, iż samce późne najprawdopodobniej nie sparowały się na początku sezonu lęgowego i poszukiwały nowych miejsc gdzie potencjalnie mogły uzyskać taką możliwość. Intensywne przemieszczanie się samców ortolana między płatami środowiskowymi stwierdzone w badanej grupie osobników, jest typowym zjawiskiem obserwowanym w całej norweskiej populacji ortolana (patrz Rozdział I).

Ta niespecyficzna dyspersja samców w czasie sezonu lęgowego, opisana w norweskiej (Dale et al., 2001a, 2006) związana jest głównie z niedoborem samic.

Zaobserwowano istotne różnice związane ze zmianami wielkości terytoriów oraz tempem przelotów poszczególnych osobników. Samce późne zajmowały terytoria sąsiadujące z osobnikami (rezydentami), które zajmowały te same terytoria na badanej powierzchni we wcześniejszych latach (dane nie publikowane). Wzrastające zagęszczenie samców prowadziło do zmniejszania się ogólnej wielkości terytoriów w trakcie sezonu lęgowego, co jest typowym zjawiskiem związanym ze wzrostem liczebności przy ograniczonej przestrzeni stwarzającej odpowiednie warunki do rozrodu (Krebs & Davies, 1993). Dodatkowo obserwowana była również sytuacja wyparcia konkurenta, która zaszła na początku sezonu lęgowego w przypadku samca S4. Interesujący wydaje się być fakt, iż mimo zmniejszania się ogólnej wielkości terytoriów, fragment najczęściej użytkowany przez samce (zarówno wczesne jak i późne) pozostawał najmniej zmienny w czasie. Świadczyć to może o tym, że samce początkowo bronią terytoriów zdecydowanie większych, niż mogłoby wynikać z ich siedliskowych wymagań, przez co wobec wzrostu zagęszczenia są w stanie osiągać pewnego rodzaju kompromisy (Krebs & Davies, 1993). W badanej grupie socjalnej stwierdzono zależność opisaną w Rozdziale I, gdzie osobniki ze sobą sąsiadujące wykazywały wysoki stopień współdzielenia repertuarów. Zastosowana technika macierzy mikrofonowych pozwoliła nie tylko skupić się na aktywności wokalne badanych samców, lecz również zobrazowała pewne cechy związane z przemieszczaniem się poszczególnych osobników na przestrzeni sezonu lęgowego, co również było z powodzeniem zastosowane w badaniach nad sikorą jasnoskrzydłą (Fitzsimmons et al., 2008). Stwierdzono bowiem, iż największa aktywność związana z intensywnością przelotów przypada na sam początek sezonu lęgowego, gdy samce ortolana zdecydowanie częściej wykonywały dłuższe przeloty oraz przemieszczały się częściej, najprawdopodobniej w związku z ustalaniem początkowych granic terytoriów.

Samce ortolana w badanej grupie socjalnej na przestrzeni sezonu lęgowego modyfikowały swoje zachowania związane z charakterem śpiewu. Zachowania związane z wokalizacją takie jak tempo śpiewu i przełączanie między typami piosenek wykazywało istotne różnice w trakcie sezonu lęgowego oraz w powiązaniu z czasem po wschodzie słońca. Głównymi czynnikami wpływającymi na zmienność zachowań badanych osobników była obecność i aktywność ich sąsiadów modyfikowana przez postępujący sezon lęgowy. Wiele gatunków zwierząt odzywa się lub śpiewa głównie o świcie, tworząc tzw. poranne chóry (ang. *down chorus*) (np. Henwood & Fabrick, 1979; Staicer et al., 1996; Sueur, 2002). Związane jest to głównie z warunkami transmisji dźwięku, które są

zdecydowanie najlepsze w godzinach porannych (Mace, 1987; Barnett & Briskie, 2007). Staicer et al. (1996) zasugerowała hipotezę, zwaną *social dynamics hypothesis*, argumentując iż poranne śpiewy samców niejako pośredniczą układom socjalnym tworzonym przez terytorialne osobniki na drodze komunikacji. Hipoteza ta mówi o tym, że osobniki wykazują tendencję do częstszego komunikowania się ze sobą w godzinach porannych. Powodów, dla których taki stan rzeczy jest kilka. Głównie związane jest to z optymalnymi warunkami środowiska wpływającymi pozytywnie na komunikację dźwiękową, przez co zdecydowana większość samców manifestuje swoją obecność i motywację, pozwalając tym samym na ocenę potencjalnych konkurentów. W tego typu zbiorowym zachowaniu uczestniczą nie tylko śpiewające samce, lecz również samice (Otter et al., 1997; Gorissen & Eens, 2004; Mennill & Otter, 2007). Układ taki sprzyja też interakcjom związanym z obroną terytorialną, gdyż wzrost aktywności wokalne samców zwiększa częstotliwość wyzwań rzucanych konkurentom (Burt & Vehrencamp, 2005; Trillo & Vehrencamp, 2005; Liu & Kroodsma, 2007, Foote et al., 2008). Wykazano również, że samce *Spizella passerina* nie inicjują porannych chórów w momencie, gdy ich sąsiedzi zostali eksperymentalnie usunięci, co sugeruje iż interakcje takie są dla samców istotne (Liu, 2004). W przypadku ortolana poranne chóry obserwowano niezależnie od momentu w sezonie lęgowym. Takie powtarzane przez samce zachowanie w trakcie całego sezonu lęgowego, mimo iż samice przestają już być płodne, było też obserwowane u innych gatunków co może sugerować związek z selekcją wewnątrzplciową (Amrhein et al., 2004; Kunc et al., 2005; Liu & Kroodsma, 2007).

Tempo śpiewu ortolana drastycznie spada w momencie, gdy samiec uzyskuje dostęp do samicy, natomiast osobniki niesparowane śpiewają często nawet przez cały sezon lęgowy (Cramp & Perrins, 1994), co częściowo znalazło swoje odzwierciedlenie w wynikach uzyskanych w badanej grupie samców. W pierwszej części sezonu lęgowego tempo śpiewu było zdecydowanie wyższe, po czym stopniowo malało. Nie stwierdzono natomiast, by tempo śpiewu samców wczesnych, choć nieco wyższe w drugiej części sezonu lęgowego, różniło się istotnie między tymi dwoma okresami, mimo iż większość z nich była już w drugim okresie sparowana. Efekt ten był najprawdopodobniej wywołany pojawieniem się w drugiej części sezonu samców późnych śpiewających zdecydowanie intensywniej niż samce wczesne. Wyraźny wzrost tempa śpiewu wszystkich samców w drugiej części sezonu lęgowego może być sygnałem związanym z obroną terytorialną wywołaną poprzez pojawienie się konkurentów, gdyż wyniki wskazują na jego silny związek ze zmianami w wielkości terytoriów.

Samce ptaków śpiewających są w stanie odpowiadać na piosenkę rywala w dwojaki sposób: poprzez odpowiedź związaną z konkretną cechą śpiewu (ang. *pattern-specific responses*) lub czasem, w jakim ta odpowiedź jest generowana (ang. *time-specific responses*). Obie strategie odpowiedzi związane są z eskalacją bądź deeskalacją agresji wobec konkurenta (Todt & Naguib, 2000; Vehrencamp, 2001; Mennill & Ratcliffe, 2004b). Odpowiedzią związaną z konkretną cechą śpiewu jest dopasowywanie typu piosenki do piosenki rywala, przy czym, jak sugerują wyniki uzyskane poprzez zastosowanie playbacku interaktywnego, odpowiedź taka jest często postrzegana przez samce będące w interakcji jako realny wzrost zagrożenia (Vehrencamp, 2001; Mennill & Ratcliffe, 2004b). Odpowiedź związana z czasem, czyli pokrywanie piosenki rywala własną piosenką, maskuje część piosenki rywala, przez co jest również silnie związana z eskalacją agresywnego zachowania u wielu gatunków (Dabelsteen et al., 1997; Mennill & Ratcliffe, 2004b; Poesel & Dabelsteen, 2005; Naguib & Kipper, 2006). Osobniki wchodzące w interakcje mogą używać obu strategii śpiewu w celu porównania swoich zdolności konkurencyjnych, jakości, motywacji czy intencji. Tempo przełączeń między typami piosenek u samców ortolana wykazywało istotne różnice w trakcie sezonu lęgowego - było zdecydowanie wyższe na jego początku, po czym stopniowo malało. Wydaje się to być związane ze „sprawdzaniem” sąsiadów pod kątem zasobności ich repertuarów oraz dopasowania się do nich. Co więcej, samce ortolana w godzinach porannych przełączały się ze zdecydowanie najniższym tempem między typami piosenek, przy czym zwiększały to tempo w odpowiedzi na bliskość sąsiada posiadającego podobny repertuar, a zmniejszały w przypadku sąsiada o odmiennym repertuarze. Wynika z tego, że samce ortolana śpiewały głównie używając jednego typu piosenki, co mogło mieć związek z dopasowaniem piosenki do najbliższego sąsiada. W drugiej części sezonu takie zachowanie nie było już stwierdzane, co sugeruje, że tempo przełączania między typami piosenek jest ściśle związane z zachowaniami towarzyszącymi ustaleniu granic terytoriów (np. Kramer et al., 1985; Peake et al., 2005; Vehrencamp et al., 2007).

Samce ortolana wykorzystywały również strategię śpiewu polegającą na pokrywaniu piosenek rywala. Strategia ta, choć rzadko stosowana, była najczęściej obserwowana na początku sezonu lęgowego, zwłaszcza w interakcjach z sąsiadem o podobnym repertuarze. Charakterystyczny jest fakt, iż używana była wyłącznie w trakcie porannych chórów. Dopasowywanie typu piosenki oraz pokrywanie piosenki konkurenta własną piosenką zostało uznane za konwencjonalny sygnał niosący informację o agresywnym nastawieniu osobnika sygnalizującego (Vehrencamp, 2001; Shackleton & Ratcliffe, 1994; Otter et al., 2002; Mennill & Ratcliffe, 2004b; Mennill & Otter, 2007;

Fitzsimmons et al., 2008). Stwierdzenie tego typu zachowania w przypadku ortolana potwierdza wcześniejsze doniesienia opisujące to zjawisko w naturalnych populacjach ptaków śpiewających.

Zastosowanie macierzy mikrofonowej z ALS w badaniach nad interakcjami w populacjach zwierząt pozwala na prześledzenie komunikacji dźwiękowej w wyjątkowy sposób, głównie dzięki brakowi ingerencji w naturalne układy występujące między osobnikami tworzącymi grupę socjalną. Co więcej, badania takie pozwalają śledzić zmiany w czasie zachodzące w układzie dynamicznej sieci komunikacyjnej. Zaletą tego typu badań jest uzyskanie wiarygodnych informacji dotyczących zachowań terytorialnych ptaków śpiewających, które mogą się nieco różnić od danych pozyskanych metodami interaktywnego playbacku (Mennill & Ratcliffe 2004b). Podsumowując, zastosowanie macierzy mikrofonowej z ALS jest wysoce użytecznym narzędziem przy badaniach nad sieciami komunikacyjnymi, dającym możliwość prześledzenia naturalnych interakcji między osobnikami.

Podsumowanie

Poniższe wnioski stanowią podsumowanie najistotniejszych wyników, uzyskanych w trzech rozdziałach rozprawy opisującej rolę śpiewu w obronie terytorialnej u ortolana w izolowanej norweskiej populacji.

Rozdział I:

1. Złożoność piosenek ortolana w Norwegii wzrastała w okresie badań niezależnie od faktu, iż przeciętna liczba tworzących je sylab pozostawała na zbliżonym poziomie.
2. Nie stwierdzono kierunkowych zmian wielkości repertuarów samców ortolana wraz ze wzrostem ich wieku.
3. Współdzielenie sylab i typów piosenek między samcami ortolana w obrębie populacji charakteryzowało się wysoką zmiennością na przestrzeni lat. Typowy dla innych populacji ptaków śpiewających wzrost podobieństwa repertuarów, powiązany ze zmniejszaniem się odległości między poszczególnymi osobnikami, nie występuje powszechnie w badanej populacji, która wykazuje tendencje wręcz przeciwne.
4. Samce ortolana z subpopulacji oddalonych od siebie, często nawet o kilkadziesiąt kilometrów, charakteryzowały się wyższym podobieństwem repertuarów, niż w przypadku subpopulacji sąsiadujących ze sobą.
5. Czynnikiem stabilizującym zmienność podobieństwa repertuarów między samcami ortolana były grupy socjalne osobników, tworzące się w obrębie dużych liczebnie subpopulacji.
6. Samce ortolana, które sąsiadowały z dużą liczbą innych samców i współdzieliły z nimi swój repertuar, miały większe szanse na przystąpienie do rozrodu.

Rozdział II:

7. Samce ortolana w Norwegii są w stanie na podstawie śpiewu odróżnić sąsiada od osobnika obcego (N-S).
8. Odpowiedź na wkroczenie w terytorium samca obcego jest mocniejsza i szybsza.
9. Rozróżnianie N-S związane jest z użyciem cech śpiewu innych niż skład repertuaru. Samce dokonują rozróżnienia już w oparciu o jedną piosenkę rywala

Rozdział III:

10. Wielkość terytoriów bronionych śpiewem zmieniała się w trakcie sezonu lęgowego. Wczesne samce ortolana posiadały większe terytoria KHR 95%, niż samce pojawiające się później w sezonie. Różnic tych nie stwierdzono w przypadku terytoriów KHR 50%.
11. Największa aktywność, mierzona tempem oraz średnią długością przelotów, przypadała na początek sezonu lęgowego i związana była z ustalaniem granic terytoriów.
12. Wysokie tempo śpiewu samców ortolana na początku sezonu związane było z ustalaniem granic terytoriów, a jego ponowny wzrost w drugiej części sezonu związany był z pojawieniem się kolejnych samców. Niezależnie od momentu w sezonie, samce najintensywniej śpiewały w pierwszych godzinach po wschodzie słońca.
13. Samce ortolana, których terytoria KHR 95% zmniejszały się w trakcie sezonu lęgowego, charakteryzowały się większym tempem śpiewu.
14. Samce ortolana częściej przełączały typy piosenek na początku sezonu lęgowego, najprawdopodobniej celem zweryfikowania zasobności repertuarów sąsiadów oraz wzajemnego dopasowania typów piosenek. Podobne zachowanie mogło być związane ze wzrostem tempa przełączania typów piosenek w drugiej części sezonu, gdy pojawiły się nowe osobniki.
15. Strategia śpiewu związana z pokrywaniem piosenek rywala stosowana była rzadko w porównaniu z innymi zachowaniami wokalnymi, oraz wyłącznie przez samce wczesne. Używana była ona na początku sezonu lęgowego i prawie wyłącznie w godzinach porannych. Strategia ta była stosowana częściej między samcami współdzielącymi typy piosenek.

Podsumowując, postępująca fragmentacja oraz izolacja wywiera istotny wpływ na system śpiewu w badanej populacji ortolana. Bardzo trudno jest jednoznacznie wskazać w tej populacji typowe zależności związane z funkcją śpiewu, obserwowane u tego gatunku w centrum jego zasięgu, gdzie populacje są wciąż liczne i stabilne. Badana populacja wykazywała pewne cechy wspólne dla innych gatunków ptaków śpiewających, funkcjonujących w zbliżonych warunkach środowiskowych. Jednakże, poprzez właściwą sobie ekologię, norweska populacja ortolana opisuje nowe procesy, które potencjalnie mogą zachodzić w izolowanych i zanikających populacjach ptaków śpiewających o podobnym statusie i kondycji.

Podziękowania

Tomaszowi Osiejukowi dziękuję za wiele rzeczy. Głównie za to, że zdecydował się na współpracę ze mną (a nie znał mnie wcześniej - nawet z widzenia). Pod jego opieką nauczyłem się DUŻO. Dzięki, Tomku, za „zarażenie” mnie metodami bioakustyki oraz szerszym i świeżym spojrzeniem na ekologię behawioralną. Dzięki za pomoc i wsparcie, na które mogłem liczyć w trakcie całego mojego doktoratu.

Mojej rodzinie - żonie **Krysi** dziękuję za wsparcie, wyrozumiałość (szczególnie w sezonie lęgowym) oraz za pomoc przy poszukiwaniu nowych rozwiązań, dzięki którym pewne rzeczy w rozprawie nabrały głębi. Synowi **Adasiowi** dziękuję za ogólną mobilizację oraz momenty, dzięki którym mogłem zapomnieć o pracy.

Katarzynie Łosak i **Kamili Czarneckiej** z Zakładu Ekologii Behawioralnej UAM, dziękuję za nieocenioną pomoc w trakcie prac terenowych.

Svein’owi Dale i **Øyvind’owi Steifetten** z Norwegian University of Life Science, dziękuję za udostępnienie danych związanych z dyspersją samców ortolana w badanej populacji oraz pomoc w zorganizowaniu badań w Norwegii.

Sandrze Vehrencamp z Cornell Lab of Ornithology, dziękuję za udostępnienie wersji XBATa wyposażonego w algorytm lokalizujący na cele związane z pracą badawczą.

Pozostałym pracownikom i studentom Zakładu Ekologii Behawioralnej UAM, dziękuję za miłą atmosferę w pracy oraz tzw. niejedno razem... piwo.

Badania były wspierane w latach 2003 - 2006 z grantu MNiI nr 3 P04C 083 25 (kier. T.S. Osiejuk).

Literatura

- Alatalo, R.V., Glynn, C. & Lundberg, A., 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher - an experiment. *Animal Behaviour* 39: 601-603.
- Amrhein, V. & Erne, N., 2006. Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Animal Behaviour* 71: 1075-1080.
- Amrhein, V., Kunc, H.P. & Naguib, M., 2004. Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* 121: 110-117.
- Åstrom, G. & Stolt, B.O., 1993. Regional song dialects of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* L. in Sweden. *Ornis Svecica* 3: 1-10.
- Baker, M.C., Baker, E.M. & Baker, M.S.A., 2001. Island and island-like effects on vocal repertoire of singing honeyeaters. *Animal Behaviour* 62: 767-774.
- Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S., 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology* 15: 163-168.
- Ballentine, B., Searcy, W.A. & Nowicki, S., 2008. Reliable aggressive signalling in swamp sparrows. *Animal Behaviour* 75: 693-703.
- Ballintijn, M.R. & ten Cate, C., 1997. Vocal development and its differentiation in a non-songbird: The collared dove (*Streptopelia decaocto*). *Behaviour* 134: 595-621.
- Barnett, C.A. & Briskie, J.V., 2007. Energetic state and the performance of dawn chorus in silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 579-587.
- Becker, P.H., 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic Communication in Birds*, vol. 1 (Ed. by Kroodsma, D.E. & Miller, E.H.), pp. 213-252. Academic Press, New York, NY.
- Beecher, M., 1989. Signalling systems for individual recognition: an information theory approach. *Animal Behaviour* 38: 248-261.
- Beecher, M.D., 1996. Birdsong learning in the laboratory and field. In: *Acoustic communication in birds* (Ed. by Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 61-78. Ithaca, N.Y., Cornell University Press.
- Beecher, M.D., Stoddard, P.K., Campbell, S.E. & Horning, C.L., 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 51: 917-923.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Burt, J.M., Hill, C.E. and Nordby, J.C., 2000a. Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 59: 21-27.

- Beecher, M.D., Campbell, S.E. & Nordby, J.C., 2000b. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour* 59: 29-37.
- Beecher, M.D., Burt, J.M., O’loghlen, A.L., Templeton, C.N. & Campbell, S.E., 2007. Bird song learning in an eavesdropping context. *Animal Behaviour* 73: 929- 410.
- Berg, Å., 2008. Habitat selection and reproductive success of Ortolan Buntings *Emberiza hortulana* on farmland in central Sweden - the importance of habitat heterogeneity. *Ibis* 150: 565-573.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L., (Ed.), *Principles of Animal Communication*. Ithaca, N.Y., Cornell University Press.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F., 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* 211: 317-326.
- Brindley, E.L., 1991. Response of European robins to playback of song - neighbor recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, 41, 503-512.
- Buchanan, K.L. & Catchpole, C.K., 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: Multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 264: 521-526.
- Buchanan, K.L., Catchpole, C.K., Lewis, J.W. & Lodge, A., 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behaviour* 57: 307-314.
- Burt, J.M. & Vehrencamp, S.L., 2005. Dawn chorus as an interactive communication network. In: *Animal Communication Networks* (Ed. by McGregor, P.K.), p. 320-343, Cambridge University Press. Cambridge.
- Burt, J.M., Campbell, S.E. & Beecher, M.D., 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Animal Behaviour* 62: 1163-1170.
- Burt, J.M., Bard, S.C., Campbell, S.E. & Beecher, M.D., 2002. Alternative forms of song matching in song sparrows. *Animal Behaviour* 63: 1143-1151.
- Catchpole, C.K., 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74: 149-166.
- Catchpole, C.K., 1983. Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defense. *Animal Behaviour* 31: 1217-1225.
- Catchpole, C.K., 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 439-445.

- Catchpole, C.K., 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 94-97.
- Catchpole, C.K. & Leisler, B., 1996. Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* 133: 1153-1164.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B., 1995. Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University press, Cambridge.
- Cicero, C.C. & Benowitz-Fredericks, Z.M., 2000. Song types and variation in insular populations of Lincoln Sparrow (*Melospiza lincolni*), and comparisons with other *Melospiza*. *Auk* 117: 52-64.
- Collins, S., 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: Nature's music - the science of birdsong (Ed. by Marler, P. & Slabbekoorn, H.), pp. 39-79. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Conrads, K., 1969. Beobachtungen am Ortolan in der Brutzeit. *Journal of Ornithology* 110: 379-420.
- Conrads, K., 1976. Studien an Fremddialekte-Sängern und Dialekt-Mischsängern des Ortolans (*Emberiza hortulana*). *Journal of Ornithology* 117: 438-450.
- Conrads, K., 1986. Chronik – insbesondere des Gesangsrepertuares- eines jährigen Ortolan – (*Emberiza hortulana*) aus der Senne (Ostmünsterland). *Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend*, 28: 173-189, Bielefeld.
- Conrads, K., 1992. Dialektklassen des Ortolans, *Emberiza hortulana*, im mittleren Europa eine Übersicht. In: I. Ortolan-Symposium, (Ed. by Steiner, H.M.). Wien, 1992: 5-30.
- Conrads, K. & Conrads, W., 1971. Regionaldialekte des Ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. *Vogelwelt* 92: 81-100.
- Conrads, K. & Kupp, M., 1980. Ökologische und bioakustische Indizien für die Annahme einer Neuansiedlung nordskandinavischer Ortolane (*Emberiza hortulana*) in einem nordwestdeutschen Hochmoor. *Die Vogelwelt* 101: 41-47.
- Cosens, S.E. & Sealy, S.G., 1986. Age-related variation in song repertoire size and repertoire sharing of yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Canadian Journal of Zoology* 64: 1926-1929.
- Cramp, S. & Perrins, C.M., 1994. Birds of the western Palearctic: handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 9. Oxford University Press, Oxford.
- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., Shepherd, M., Whittaker, X. & Pedersen, S.B., 1996. Is the signal value of overlapping different from that of alternating during matched singing in great tits? *Journal of Avian Biology*, 27, 189-194.

- Dabelsteen, T., McGregor, P.K., Holland, J., Tobias, J.A. & Pedersen, S.B., 1997. The signal function of overlapping singing in male robins. *Animal Behaviour*, 53, 249-256.
- Dale, S., 1997. Hortulan- endirekte truet fugleart. *Var Fuglefauna* 20: 33-38.
- Dale, S., 2000. The importance of farmland for ortolan buntings nesting on raised peat bogs. *Ornis Fennica* 77: 17-25.
- Dale, S., 2001a. Causes of population decline of the Ortolan Bunting in Norway. In: *Bunting studies in Europe*, (Ed. by Tryjanowski P., Osiejuk T.S., & Kupczyk M.), pp. 33-41. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań,.
- Dale, S., 2001b. Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92: 344-356.
- Dale, S. & Hagen, Ø., 1997. Population size, distribution and habitat choice of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in Norway. *Fauna Norvegica, C, Cinclus* 20: 93-103.
- Dale, S. & Olsen B.F.G., 2002. Use of farmland by Ortolan Buntings (*Emberiza hortulana*) nesting on a burned forest area. *Journal fur Ornithologie* 143: 133-144.
- Dale, S., Lunde, A. & Steifetten, Ø., 2005. Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral Ecology* 16: 20-24.
- Dale, S., Steifetten, Ø., Osiejuk, T.S., Losak, K. & Cygan, J.P., 2006. How do birds search for breeding areas at the landscape level? Interpatch movements of ortolan buntings. *Ecography* 29: 886-898.
- Davies, N.B. & Houston, A.I., 1984. Territory economics. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Ed. by Krebs, J. R. & Davies, N. B.), pp. 148-169. Oxford, Blackwell.
- Eens, M., 1997. Understanding the complex song of the European starling: an integrated ethological approach. *Advances in the Study of Behavior* 26: 355-434.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R.F., 1991. Male song as a cue for mate choice in the European starling. *Behaviour* 116: 210-238.
- Eriksson, D. & Wallin, L., 1986. Male bird song attracts females - a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 297-299.
- Falls, J.B., 1988. Does song deter intruders in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*)? *Canadian Journal of Zoology* 66: 206-211.
- Falls, J.B., Krebs, J.R. & McGregor, P.K., 1982. Song matching in the great tit (*Parus major*) - the effect of similarity and familiarity. *Animal Behaviour* 30: 997-1009.
- Falls, J.B., Horn, A.G. & Dickinson, T.E., 1988. How Western meadowlarks classify their songs - evidence from song matching. *Animal Behaviour* 36: 579-585.

- Ficken, R.W., Ficken, M.S. & Hailman, J.P., 1974. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. *Science* 183: 762-763.
- Fitzsimmons, L.P., Foote, J.R., Ratcliffe, L.M. & Mennill, D.J., 2008. Frequency matching, overlapping and movement behaviour in diurnal countersinging interactions of black-capped chickadees. *Animal Behaviour* 75: 1913-1920.
- Foote, J.R., Fitzsimmons, L.P., Mennill, D.J., & Ratcliffe, L.M., 2008. Male chickadees match neighbors interactively at dawn: support for the social dynamics hypothesis. *Behavioral Ecology* 19: 1192-1199.
- Gil, D. & Gahr, M., 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 133-141.
- Gil, D., Cobb, J.L.S. & Slater, P.J.B., 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 62: 689-694.
- Gil, D., Naguib, M., Riebel, K., Rutstein, A. & Gahr, M., 2006. Early condition, song learning, and the volume of song brain nuclei in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology* 66: 1602-1612.
- Godard, R., 1991. Long-term memory of individual neighbours in a territorial songbird. *Nature* 350: 228-229.
- Godard, R., 1993. Tit for tat among neighboring hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 45-50.
- Goldman, P., 1973. Song recognition by field sparrows. *Auk* 90: 106-113.
- Gorissen, L. & Eens, M., 2004. Interactive communication between male and female great tits (*Parus major*) during the dawn chorus. *Auk* 121: 184-191.
- Gottlander, K., 1987. Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* - causes and consequences. *Animal Behaviour* 35: 1037-1043.
- Hasselquist, D., Bensch, S. & von Schantz, T., 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- Hamao, S. & Ueda, K., 2000: Simplified song in an island population of the bush warbler *Cettia diphone*. *Journal of Ethology* 18: 53-57.
- Hansen, P., 1984. Neighbour-stranger song discrimination in territorial yellowhammer *Emberiza citrinella* males, and a comparison with responses to own and alien song dialects. *Ornis Scandinavica* 15: 240-247.
- Hagemeijer, E.J.M. & Blair, M.J., (Eds.), 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. T & AD Poyser, London.

- Helb, H.W., 1996. Gesangsdialekte des Ortolans, *Emberiza hortulana*, in Südeuropa. In: Proceedings of the II. Ortolan-Symposium (Ed. by von Bülow, N), pp. 23-49, Westfalen.
- Henwood, K. & Fabrick, A., 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *American Naturalist* 114: 260–274.
- Hiebert, S.M., Stoddard, P.K. & Arcese, P., 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* 37: 266- 273.
- Hooge, P.N. & Eichenlaub., B., 2000. Animal movement extension to Arcview. ver. 2.0. Alaska Science Center - Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Hoese, W.J., Podos, J., Boetticher, N.C. & Nowicki, S., 2000. Vocal tract function in birdsong production: Experimental manipulation of beak movements. *Journal of Experimental Biology* 203: 1845-1855.
- Hyman, J., 2003. Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird. *Animal Behaviour* 65: 1179-1185.
- Irwin, D.E., Irwin, J.H. & Price, T.D., 2001. Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica* 112–113: 223-243.
- Irwin, D.E., Thimgan, M.P. & Irwin, J.H., 2008. Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution? *Journal of Evolutionary Biology* 21: 435-448.
- Jenness, J., 2005. Distance Matrix extension for ArcView 3.x, v. 2.1. Jenness Enterprises, available at <http://www.jennessent.com>.
- Johnson, L.S. & Searcy, W.A., 1996. Female attraction to male song in house wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour* 133: 357-366.
- Kramer, H.G., Lemon, R.E. & Morris, M.J., 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*) - 5 Tests. *Animal Behaviour* 33: 135-149.
- Krebs, J., Ashcroft, R. & Webber, M., 1978. Song repertoires and territory defence in great tit. *Nature* 271: 539-542.
- Krebs, J.R., 1976. Habituation and song repertoires in great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 215-227.
- Krebs, J.R., 1977. Song and territory in the great tit *Parus major*. In: *Evolutionary Ecology* (Ed. by Stonehouse, B. & Perrins, C.), pp. 47-62. London, Macmillan.

- Krebs, J.R., & Davies, N.B., 1993. An introduction to behavioural ecology. Third edition, Blackwell, Oxford.
- Krebs, J.R., Ashcroft, R. & Vanorsdol, K., 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour* 29: 918-923.
- Kreutzer, M.L., 1991. Song syllable variation tolerance and motor theory of song perception: the territorial reaction of ciril bunting *Emberiza cirilus* to homologue syllables. *Behavioural Processes* 24: 133-142.
- Kroodsma, D.E. & Byers, B.E., 1991. The function(s) of bird song. *American Zoologist* 31: 318-328.
- Kroodsma, D.E., Baker, M.C., Baptista, L.F. & Petrinovich, L., 1985. Vocal “dialects” in Nuttall’s white-crowned sparrow. *Current Ornithology* 2: 103-133.
- Kunc, H.P., Amrhein, V. & Naguib, M., 2005. Seasonal variation in dawn song characteristics in the common nightingale. *Animal Behaviour* 70: 1265-1271.
- Kunc, H.P., Amrhein, V. & Naguib, M., 2006. Vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): more aggressive males have higher pairing success. *Animal Behaviour* 72: 25-30.
- Kuźniak, S., Dombrowski, A., Goławski, A. & Tryjanowski, P., 1997. Stan i zagrożenia polskiej populacji ortolana *Emberiza hortulana* na tle sytuacji gatunku w Europie. *Notatki Ornitologiczne* 38: 141-150.
- Lachlan, R.F. & Slater, P.J.B., 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour* 65: 957-969.
- Laiolo, P. & Tella, J.L., 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont’s lark. *Journal of Applied Ecology* 42: 1183–1193.
- Laiolo, P. & Tella, J.L., 2006. Landscape bioacoustics allows detection of the effects of habitat patchiness on population structure. *Ecology* 87: 1203–1214.
- Laiolo, P. & Tella J.L., 2007. Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Front Ecol Environ* 5: 68–72.
- Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D. & Tella, J.L., 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS ONE* 3: e1822. doi:10.1371/journal.pone.0001822.
- Langemann, U., Tavares, J.P., Peake, T.M. & McGregor, P.K., 2000. Response of great tits to escalating patterns of playback. *Behaviour* 137: 451-471.
- Lambrechts, M.M. & Dhondt, A.A., 1995. Individual voice discrimination in birds. *Current Ornithology* 12: 115-139.

- Lampe, H.M. & Espmark, Y.O., 1994. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 47: 869-876.
- Lampe, H.M. & Sætare, G-P., 1995. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 262: 163-167.
- Leboucher, G. & Pallot, K., 2004. Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour* 68: 957-963.
- Leiser, J.K., 2003. When are neighbours 'dear enemies' and when are they not? The responses of territorial male variegated pupfish, *Cyprinodon variegatus*, to neighbours, strangers and heterospecifics. *Animal Behaviour* 65: 453-462.
- Liu, W-C., 2004. The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male chipping sparrows. *Animal Behaviour* 68: 39-44.
- Liu, W-C. & Kroodsma, D.E., 2007. Dawn and daytime singing behavior of chipping sparrows (*Spizella passerina*). *Auk* 124: 44-52.
- Łosak, K., 2007. Analiza porównawcza zmienności śpiewu ortolana (*Emberiza hortulana*) z populacji o odmiennym statusie i kondycji. Rozprawa doktorska. Uniwersytet Adama Mickiewicza, Poznań.
- MacDougall-Shackleton, E.A. & MacDougall-Shackleton S.A., 2001. Cultural and genetic evolution in Mountain White-crowned Sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55: 2568-2575.
- Mace, R., 1987. Why do birds sing at dawn? *Ardea* 75: 123-132.
- Marler, P. & Tamura, M., 1962. Song "dialects" in three populations of white-crowned sparrow. *Condor* 64: 368-377.
- Marler, P. & Tamura, M., 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146: 1483-1486.
- Martin-Vivaldi, M., Palomino, J.J. & Soler, M., 2000. Attraction of hoopoe *Upupa epops* females and males by means of song playback in the field: influence of strophe length. *Journal of Avian Biology* 31: 351-359.
- McGregor, P.K. 1992. Quantifying responses to playback: one, many, or composite multivariate measures? In: *Playback and studies of animal communication* (Ed. by McGregor, P.K.), pp. 79-96. Plenum Press, New York.
- McGregor, P.K. (Ed.), 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press. Cambridge.
- McGregor, P.K. & Dabelsteen, T., 1996. Communication networks. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Ed. by Kroodsma, D.E. & Miller, E.H.), pp. 409-425. Ithaca, N.Y., Cornell University Press.

- McGregor, P.K. & Peake, T.M., 2000. Communication networks: social environments for receiving and signaling behavior. *Acta Ethologica* 2: 71-81.
- McGregor, P.K., Dabelsteen, T., Shepherd, M. & Pedersen, S.B., 1992. The signal value of matched singing in great tits - evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour* 43: 987-998.
- McGregor, P.K., Krebs, J.R. & Perrins, C.M., 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *American Naturalist* 118: 149-159.
- Mennill, D.J. & Otter, K.A., 2007. Status signaling and communication networks in chickadees: Complex communication with a simple song. In: *Ecology and Behavior of Chickadees and Titmice - an integrated approach* (Ed. by Otter, K.A.). Oxford Scholarship.
- Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M., 2004a. Do male black-capped chickadees eavesdrop on song contests? A multi-speaker playback experiment. *Behaviour* 141: 125-139.
- Mennill, D.J. & Ratcliffe, L.M., 2004b. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees. *Animal Behaviour* 67: 441-450.
- Mennill, D.J. & Vehrencamp, S.L., 2008. Context-dependent functions of avian duets revealed through microphone array recordings and multi-speaker playback. *Current Biology* 18: 1314-1319.
- Mennill, D.J. & Vehrencamp, S.L., 2005. Sex differences in the singing and duetting behavior of neotropical Rufous-and-white Wrens (*Thryothorus rufalbus*). *Auk* 122: 175-186.
- Mennill, D.J., Ratcliffe, L.M. & Boag, P.T., 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science* 296: 873-873.
- Mennill, D.J., Boag, P.T. & Ratcliffe, L.M., 2003. The reproductive choices of eavesdropping female black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Naturwissenschaften* 90: 577-582.
- Mennill, D.J., Burt, J.M., Fristrup, K.M. & Vehrencamp, S.L., 2006. Accuracy of an acoustic location system for monitoring the position of duetting tropical songbirds. *Journal of the Acoustical Society of America* 119: 2832-2839.
- Morton, E.S., 1987. The effects of distance and isolation on song-type sharing in the Carolina Wren. *Wilson Bulletin* 99: 601-610.
- Morton, E.S. & Young, K., 1986. A previously undescribed method of song matching in a species with a single song type, the Kentucky warbler (*Oporornis formosus*). *Ethology* 73: 334-342.

- Mountjoy, D.J. & Lemon, R.E., 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 97-100.
- Mountjoy, D.J. & Lemon, R.E., 1996. Female choice for complex song in the European starling: A field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 65-71.
- Mundinger, P.C., 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In *Acoustic communication in birds* (Ed. by Kroodsma, D.E. & Miller, E.H.), pp. 147-208. New York: Academic Press.
- Naguib, M., 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Animal Behaviour* 58: 1061-1067.
- Naguib, M., 2005. Singing interactions in song birds: implications for social relations, territoriality and territorial settlement. In: *Animal communication networks* (Ed. by McGregor, P.K.), pp. 300-319. Cambridge, Cambridge University Press.
- Naguib, M. & Kipper, S., 2006. Effects of different levels of song overlapping on singing behaviour in male territorial nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 419-426.
- Naguib, M. & Riebel, K., 2006. Animal communication: dialogs. In: *Encyclopaedia for language and linguistics* (Ed. by Brown, K.), pp. 270-272.
- Naguib, M. & Todt, D., 1997. Effects of dyadic vocal interactions on other conspecific receivers in nightingales. *Animal Behaviour* 54: 1535-1543.
- Naguib, M., Fichtel, C. & Todt, D., 1999. Nightingales respond more strongly to vocal leaders of simulated dyadic interactions. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 266: 537-542.
- Naguib, M., Amrhein, V. & Kunc, H.P. 2004. Effects of territorial intrusions on eavesdropping neighbors: communication networks in nightingales. *Behavioral Ecology* 15: 1011-1015.
- Nelson, D.A., 1998. Geographic variation in song of Gambel's White-crowned Sparrow. *Behaviour* 135: 321-342.
- Nelson, D.A. & Soha, J.A., 2004. Perception of geographical variation in song by male Puget Sound white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. *Animal Behaviour* 68: 395-405.
- Nicholson, J.S., Buchanan, K.L., Marshall, R.C. & Catchpole, C.K., 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour* 74: 1585-1592.

- Nielsen, B.M.B. & Vehrencamp, S.L., 1995. Responses of song sparrows to song-type matching via interactive playback. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 109-117.
- Nowicki, S., Peters, S. & Podos, J., 1998a. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist* 38: 179-190.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. & Hughes, M., 1998b. The territory defense function of song in song sparrows: A test with the speaker occupation design. *Behaviour* 135: 615-628.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. & Peters, S., 2002a. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis". *Journal of Comparative Physiology, Part A* 188: 1003-1014.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. & Peters, S., 2002b. Quality of song learning affects female response to male bird song. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1949-1954.
- Osiejuk, T.S. & Ratynska, K., 2003. Song repertoire and microgeographic variation in song types distribution in the Corn Bunting *Miliaria calandra* from Poland. *Folia Zoologica* 52: 275-286.
- Osiejuk, T.S., Ratynska, K., Cygan, J.P. & Dale, S., 2003a. Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from an isolated Norwegian population. *Annales Zoologici Fennici* 40: 3-16.
- Osiejuk, T. S., Ratyńska, K., Cygan, J. P. & Dale, S., 2003b. Ortolan bunting *Emberiza hortulana* singing like yellowhammer *E. citrinella*. *Ornis Fennica*, 80:38-42.
- Osiejuk, T.S., Ratynska, K. & Cygan, J.P., 2004a. Signal value of alternating and overlapping singing in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Journal of Ethology*, 22, 55-61.
- Osiejuk, T. S., Ratyńska, K., Dale, S., Steiffeten, O. & Cygan, J. P., 2004b. Ortolan Buntings *Emberiza hortulana* mimicking other species and other dialects of own species. *Ornis Norvegica* 27: 73-79.
- Osiejuk, T.S., Ratynska, K., Dale, S. & Cygan, J.P., 2005a. Isolation, patchiness and dispersal pattern strongly affect singing behaviour in ortolan bunting (*Emberiza hortulana*). XXIX Int. Ethol. Conf. Abs. Budapest, Hungary. August 20-27, 2005, p. 166.
- Osiejuk, T.S., Ratynska, K., Cygan, J.P. & Dale, S., 2005b. Frequency shift in homologue syllables of the ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Behavioural Processes* 68: 69-83.

- Osiejuk, T.S., Ratynska, K. & Dale, S., 2007a. What makes a 'local song' in a population of ortolan buntings without a common dialect? *Animal Behaviour* 74: 121-130.
- Osiejuk, T.S., Łosak, K., & Dale, S., 2007b. Cautious response of inexperienced birds to conventional signal of stronger threat. *Journal of Avian Biology* 38: 644-649.
- Osiejuk, T.S., Łosak, K., Czarnecka, K.M. & Dale, S., 2008. A presumably age-limited song learner oscine species may change repertoire size and contents under specific ecological conditions. 12th International Behavioral Ecology Congress, Cornell University, Ithaca, New York, USA, August 9-15, 2008, pp. 94.
- Otter, K., Chruszcz, B. & Ratcliffe, L., 1997. Honest advertisement and song output during the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology* 8:167–173.
- Otter, K.A., Ratcliffe, L., Njegovan, M. & Fotheringham, J., 2002. Importance of frequency and temporal song matching in black-capped chickadees: Evidence from interactive playback. *Ethology* 108: 181-191.
- Ottvall, R., Green, M., Lindström, Å., Svensson, S., Esseen, P-A. & Marklund, L., 2008. Distribution and habitat choice of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* in Sweden. *Ornis Svecica* 18: 3-16.
- Peake, T.M., 2005. Eavesdropping in communication networks. In: *Animal communication networks* (Ed. by McGregor, P.K.), pp. 13-37. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peake, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K. & Dabelsteen, T., 2001. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 268: 1183-1187.
- Peake, T.M., Terry, A.M.R., McGregor, P.K. & Dabelsteen, T., 2002. Do great tits assess rivals by combining direct experience with information gathered by eavesdropping? *Proceedings of the Royal Society, Series B* 269: 1925-1929.
- Peake, T.M., Matessi, G., McGregor, P.K. & Dabelsteen, T., 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. *Animal Behaviour* 69: 1063-1068.
- Peek, F.W., 1972. Experimental study of territorial function of vocal and visual display in male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour* 20: 112-121.
- Peters, S., Searcy, W.A., Beecher, M.D. & Nowicki S., 2000. Geographic variation in the organization of Song Sparrow repertoires. *Auk* 117: 936-942.
- Podós, J., 1996. Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour* 51: 1061-1070.

- Podos, J., 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (*Passeriformes: Emberizidae*). *Evolution* 51: 537-551.
- Podos, J. & Warren, P.S., 2007. The evolution of geographic variation in bird songs. *Advances in the Study of Behavior* 37: 403-458.
- Popp, J.W., 1989. Temporal aspects of singing interactions among territorial ovenbirds (*Seiurus aurocapillus*). *Ethology* 82: 127-133.
- Popp, J.W., Ficken, R.W. & Reinartz, J.A., 1985. Short-term temporal avoidance of interspecific acoustic interference among forest birds. *Auk* 102: 744-748.
- Poesel, A. & Dabelsteen, T., 2005. Territorial responses of male blue tits to simulated dynamic intrusions: effects of song overlap and intruder location. *Animal Behaviour* 70: 1419-1427.
- Radesater, T., Jakobsson, S., Andbjer, N., Bylin, A. & Nystrom, K., 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 35: 1645-1651.
- Reid, J.M., Arcese, P., Cassidy, A.L.E.V., Hiebert, S.M., Smith, J.N.M, Stoddard, P.K., Marr, A.B. & Keller, L.F., 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 68: 1055-1063.
- Reinsborg, T., Dahl, E.L., Kamsvåg, C., Rudolfsen, G., Shimmings, P. & Størkersen, Ø.R., 2008. The Norwegian bird report 2003 - a report on locally uncommon and scarce birds in Norway in 2003, by the Norwegian Bird Records Committee (NFKF). *Ornis Norvegica* 31: 4-47.
- Rice, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Richards, D., 1979. Recognition of neighbors by associative learning in rufous-sided towhees. *Auk* 96: 688-693.
- Ryan, M.J. & Brenowitz, E.A., 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126: 87-100.
- Salomon, M., 1989. Song as a possible reproductive isolating mechanism between two parapatric forms. The case of the chiffchaffs *Phylloscopus c. collybita* and *P. c. brehmii* in the Western Pyrenees. *Behaviour* 111: 270-290.
- Sætre, G-P., Fossnes, T. & Slagsvold, T., 1995. Food provisioning in the pied flycatcher - do females gain direct benefits from choosing bright-colored males? *Journal of Animal Ecology* 64: 21-30.
- Schmidt, R., Kunc, H.P., Amrhein, V. & Naguib, M., 2006. Responses to interactive playback predict future pairing success in nightingales. *Animal Behaviour* 72; 1355-1362.

- Schroeder, D.J. & Wiley, R.H., 1983. Communication with shared song themes in tufted titmice. *Auk* 100: 414-424.
- Searcy, W.A. & Nowicki, S., 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Shackleton, S.A. & Ratcliffe, L., 1994. Matched counter-singing signals escalation of aggression in black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Ethology* 97: 310-316.
- 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., Łosak, K. & Dale, S., 2007. Vocal performance of Ortolan bunting revealed by microphone array recording approach. XXX International Ethological Conference, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada, August 15-23, 2007, pp. 141.
- Skierczyński, M., Łosak, K., Dale, S. & Osiejuk, T.S., 2008. . Acoustic communication network of territorial ortolan buntings: a microphone array study. 12th International Behavioral Ecology Congress, Cornell University, Ithaca, New York, USA, August 9-15, 2008, pp. 117.
- Slabbekoorn, H., Jesse, A. & Bell, D.A., 2003. Microgeographic song variation in island populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nutalli*): innovation through recombination. *Behaviour* 140: 947-963.
- Specht, R., 2002. Avisoft-SASLab Pro sound analysis and synthesis laboratory. A PC-software for MS-Windows 95/ 98/ME/NT/2000/XP. Avisoft Bioacoustics, Berlin.
- Spencer, K.A., Buchanan, K.L., Goldsmith, A.R. & Catchpole, C.K., 2003. Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior* 44: 132-139.
- Spencer, K.A., Buchanan, K.L., Goldsmith, A.R. & Catchpole, C.K., 2004. Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 121-123.
- Staicer, C.A., Spector, D.A. & Horn, A.G., 1996. The dawn chorus and other diel patterns in acoustic signaling. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Ed. by Kroodsma, D.E. & Miller, E.H.), p. 426–453, Ithaca, Cornell University Press.
- Steifetten, Ø. & Dale, S., 2006. Viability of an endangered population of ortolan buntings: The effect of a skewed operational sex ratio. *Biological Conservation* 132: 88-97.

- Stoddard, P.K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. In: Ecology and evolution of acoustic communication in birds (Ed. by Kroodsma, D.E. & Miller, E.H.), pp. 356-374. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D. & Willis, M.S., 1988. Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behavioral Ecology Sociobiology* 22: 125-130.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L. & Willis, M.S., 1991a. Strong neighbor-stranger discrimination in song sparrows. *Condor* 92: 1051-1056.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L. & Campbell, S.E., 1991b. Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 211-215.
- Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Loesche, P. & Campbell, S.E., 1992. Memory does not constrain individual recognition in a bird with song repertoires. *Behaviour* 122: 274-287.
- Sueur, J., 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (*Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae*). *Biological Journal of the Linnean Society, London* 75: 379-394.
- Swiston, K.A. & Mennill, D.J., 2009. Comparison of manual and automated methods for identifying target sounds in audio recordings of Pileated, Pale-billed, and putative Ivory-billed woodpeckers. *Journal of Field Ornithology* 80: 42-50.
- Tao, J., Johnson, M.T. & Osiejuk, T.S., 2008. Acoustic model adaptation for ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) song-type classification. *Journal of the Acoustical Society of America* 123: 1582-1590.
- Tobias, J., 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: The role of settlement costs. *Animal Behaviour* 54: 9-21.
- Todt, D. & Naguib, M., 2000. Vocal interactions in birds: The use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior* 29: 247-296.
- Trillo, P.A. & Vehrencamp, S.L., 2005. Song types and their structural features are associated with specific contexts in the banded wren. *Animal Behaviour* 70: 921-935.
- Trivers, R.L., 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Ed. by Campbell, B.), pp. 139-179. Chicago, Aldine Press.
- Vallet, E. & Kreutzer, M., 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour* 49: 1603-1610.

- Vallet, E., Beme, I. & Kreutzer, M., 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour* 55: 291-297.
- Vehrencamp, S.L., 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 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.
- Vepsäläinen V., Pakkala T., Piha M. & Tainen J., 2005. Population crash of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in agricultural landscapes of southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 42: 91-107.
- Wasserman, F.E. & Cigliano, J.A., 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 55-59.
- Weary, D.M., Krebs, J.R., Eddyshaw, R., McGregor, P.K. & Horn, A., 1988. Decline in song output by great tits - exhaustion or motivation. *Animal Behaviour* 36: 1242-1244.
- Westneat, M. W., Long, J. H., Hoese, W. & Nowicki, S., 1993. Kinematics of birdsong - functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *Journal of Experimental Biology* 182: 147-171.
- Wiley, R.H. & Wiley, M.S., 1977. Recognition of neighbours' duets by stripe-backed wrens (*Campylorhynchus nuchalis*). *Behaviour* 62: 10-34.
- Williams, J.M. & Slater, P.J.B., 1990. Modelling bird song dialects: the influence of repertoire size and numbers of neighbours. *Journal of Theoretical Biology* 145: 487-496.
- Wilson, P.L., Towner, M.C. & Vehrencamp, S.L., 2000. Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *Condor* 102: 355-363.
- Wilson, P.L. & Vehrencamp, S.L., 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour* 62: 1197-1205.
- Wright, T.F. & Dorin, M., 2001. Pair duets in the yellow-naped amazon (*Psittaciformes: Amazona auropalliata*): responses to playbacks of different dialects. *Ethology* 107: 111-124.
- Yasukawa, K., 1981. Song repertoires in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) - a test of the beau-geste hypothesis. *Animal Behaviour* 29: 114-125.
- Zahavi, A., 1971. Social behaviour of white wagtail *Motacilla alba alba* wintering in Israel. *Ibis* 113: 203.

Appendix

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.