

**Zmiany w organizacji śpiewu pospolitych ptaków lęgowych  
żyjących w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym**

**Krzysztof Deoniziak**

*Rozprawa doktorska*

Wydział Biologii  
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza  
Poznań 2017

Rozprawa doktorska została wykonana  
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej  
© ZEB 2017



Praca powstała w wyniku realizacji projektu  
badawczego o nr 2013/09/N/NZ8/03204  
finansowanego ze środków  
Narodowego Centrum Nauki



Promotor:

prof. dr hab. Tomasz Stanisław Osiejuk

*Zakład Ekologii Behawioralnej, Instytut Biologii Środowiska, Wydział Biologii*

*Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu*

Recenzenci:

dr hab. Marta Borowiec, prof. nadzw.

*Muzeum Przyrodnicze Uniwersytetu Wrocławskiego*

dr hab. Grzegorz Orłowski, prof. nadzw.

*Instytut Środowiska Rolniczego i Leśnego*

*Polska Akademia Nauk w Poznaniu*

## SPIS TREŚCI

STRESZCZENIE .....	4
ABSTRACT .....	6
WSTĘP OGÓLNY .....	8
CEL BADAŃ .....	14
CHARAKTERYSTYKA ŚPIEWU BADANYCH GATUNKÓW .....	16
Terminologia .....	16
Zięba <i>Fringilla coelebs</i> .....	17
Piecuszek <i>Phylloscopus trochilus</i> .....	18
Śpiewak <i>Turdus philomelos</i> .....	19
TEREN BADAŃ.....	20
ROZDZIAŁ I.....	21
Nadmiarowość sygnałów oraz relacje między parametrami śpiewu zięby .....	21
WSTĘP.....	22
METODY .....	24
Nagrywanie śpiewu .....	24
Analiza śpiewu .....	25
Analiza statystyczna .....	26
WYNIKI.....	27
Poziom hałasu oraz ogólna charakterystyka śpiewu w badanych populacjach .....	27
Różnice w parametrach śpiewu między badanymi populacjami .....	27
Relacje między wielkością repertuaru, tempem śpiewu i czasem trwania serii śpiewu .....	29
DYSKUSJA .....	31
ROZDZIAŁ II .....	35
Odpowiedź terytorialnych samców zięby na różny czas trwania serii śpiewu.....	35
WSTĘP .....	36
METODY .....	39
Przygotowanie nagrań .....	39
Procedura eksperymentów.....	40
Analiza statystyczna .....	42
WYNIKI.....	44

Ogólna reakcja samców na playback .....	44
Porównanie odpowiedzi testowanych samców na zabieg K oraz D.....	45
DYSKUSJA .....	50
ROZDZIAŁ III.....	55
Charakterystyka śpiewu miejskiej oraz leśnej populacji piecuszka .....	55
WSTĘP.....	56
METODY .....	60
Nagrywanie oraz analiza śpiewu .....	60
Analiza statystyczna .....	62
WYNIKI.....	63
Ogólna charakterystyka hałasu oraz parametrów opisujących śpiew piecuszka.....	63
Zakres częstotliwości sylab .....	64
Wielkość repertuaru i zróżnicowanie strof.....	66
Czasowa organizacja śpiewu.....	66
DYSKUSJA .....	69
ROZDZIAŁ IV.....	72
Charakterystyka śpiewu miejskiej oraz leśnej populacji śpiewaka .....	72
WSTĘP.....	73
METODY .....	74
Nagrywanie oraz analiza śpiewu .....	74
Analiza statystyczna .....	77
WYNIKI.....	78
Ogólna charakterystyka hałasu oraz parametrów śpiewu w badanych populacjach .....	78
Różnice w częstotliwości sylab między miejską i leśną populacją .....	78
Różnice w frakcji sylab i wielkości repertuaru .....	79
Czasowa organizacja śpiewu.....	80
DYSKUSJA .....	84
PODSUMOWANIE .....	89
PODZIĘKOWANIA .....	92
LITERATURA.....	93

## STRESZCZENIE

Urbanizacja jest źródłem dramatycznych zmian w środowisku. Mimo tego, liczne gatunki przystosowały się do życia w pobliżu ludzi, co często niesie za sobą daleko idące konsekwencje. Wśród wszystkich czynników związanych z obszarami zurbanizowanymi, hałas antropogeniczny jest uznawany za jedno najintensywniejszych zaburzeń któremu zwierzęta muszą stawić czoła. Hałas zmniejsza stosunek sygnału do szumu, co bezpośrednio przekłada się na ograniczenie aktywnej przestrzeni dźwięków produkowanych przez zwierzęta. Ogranicza to percepcję odbiorcy zarówno poprzez obniżenie wykrywalności sygnału dźwiękowego, jak i przez utrudnienia w określeniu tożsamości nadawcy i znaczenia sygnału.

Wiele uwagi poświęcono zmianom w komunikacji dźwiękowej ptaków spowodowanych hałasem antropogenicznym, która jest szczególnie istotna dla ich przetrwania. Badania przeprowadzone w ostatnich latach pokazały, iż ptaki potrafią modyfikować różne parametry śpiewu w odpowiedzi na podwyższony poziom hałasu antropogenicznego. Aczkolwiek większość tych badań przeprowadzono na gatunkach o prostym śpiewie i małych repertuarach. Ponadto, odpowiedź ptaków na podwyższony poziom natężenia hałasu wymaga szczegółowej analizy w odniesieniu do samej funkcjonalności zaobserwowanych zmiany w śpiewie. W ostatnich latach zaczęto kwestionować część wyników opisujących modyfikacje śpiewu miejskich ptaków proponując alternatywne wyjaśnienia zaobserwowanych zmian. Natomiast inne badania podkreślają różne reakcje ptaków w odpowiedzi na podwyższony poziom hałasu naturalnego oraz antropogenicznego oraz to, iż zmiany w parametrach śpiewu miejskich populacji ptaków okazują się nie być odpowiedzią na podwyższony poziom natężenia hałasu, a wynikają z czynników takich jak typ siedliska, stan motywacji śpiewającego samca czy zmienność osobnicza.

Niniejsza praca dotyczy zmian w charakterystyce śpiewu trzech pospolitych ptaków lęgowych – zięby, piecuszka oraz śpiewaka, zamieszkujących obszary zurbanizowane zanieczyszczone hałasem antropogenicznym. Powyższe gatunki różnią się sposobem śpiewu oraz jego złożonością, co może mieć istotne znaczenie podczas odpowiedzi na hałas antropogeniczny. Głównym celem pracy była ocena zmian zachodzących w strukturze i czasowej organizacji śpiewu ptaków żyjących w miastach. Ponieważ śpiew ptaków jest

sygnałem wielowymiarowym, a część parametrów wykorzystywanych do jego opisu jest ze sobą powiązana, odnosząc się również do możliwych relacji między nimi.

Uzyskane wyniki pokazują, iż zięba oraz piecuszek nie modyfikują śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. W przypadku zięby zaobserwowano ciekawe zależności między wielkością repertuaru, tempem śpiewu i czasem trwania serii śpiewu, które mogą być przydatne podczas określania jakości samca. Wyniki eksperymentów z użyciem playbacku pokazały, iż różny czas trwania serii śpiewu wpływa na reakcje terytorialnych zięb, która jest również zależna od motywacji testowanego samca. Dane uzyskane z eksperymentów sugerują również występowanie podwyższonej czujności u osobników żyjących w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Analiza śpiewu piecuszka wykazała natomiast, iż ptaki śpiewające w sąsiedztwie innych samców charakteryzują się większą złożonością śpiewu, w porównaniu do samców śpiewających samotnie. Może mieć to również związek z jakością środowiska.

W przypadku śpiewaka zaobserwowano istotne różnice w parametrach śpiewu między badanymi populacjami. Śpiew miejskich śpiewaków był bardziej zróżnicowany co przejawiało się większym repertuarem sylab, gwizdów oraz ćwierknięć, jak i intensywniejszym powtarzaniem sekwencji sylab. Miejskie samce śpiewały również gwizdy o wyższej minimalnej częstotliwości w porównaniu do leśnych śpiewaków. Zmiany w śpiewie miejskich śpiewaków mogą być odpowiedzią na wyższy poziom natężenia hałasu antropogenicznego, aczkolwiek proponuję również inne możliwe wyjaśnienia.

## **ABSTRACT**

The rapid, global increase of urbanisation has created new possibilities, but at the same time, caused dramatic consequences for wildlife living near us. It is partly due to anthropogenic noise, which is often described as one of the most challenging disturbances animals face in urban habitats. Much attention has been paid to the vocal behaviour of avian species, which communicate primarily with acoustic signals. The ability for individuals to hear and to be heard is crucial for their survival. However, acoustic communication can become increasingly demanding under noisy conditions, since anthropogenic decreases signal-to-noise ratio of calls and songs of birds.

In the recent years several studies revealed that birds are able to adjust their song to elevated ambient noise level. Those adjustments may concern different parameters of bird song like amplitude or temporal organisation of song output. However, the majority of studies were done on bird species with relatively simple songs and small repertoire sizes. Moreover, the response of songbirds to an increased level of ambient noise demands careful consideration with respect to the mechanisms regarding signal response and its functionality. Recent studies have started to question noise dependent changes in song characteristics of urban birds and provide various explanations for such behaviours. Other report different responses to urban and natural noise and outline that change in urban song characteristics can be due to factors such as habitat type, male motivational state or phenotypic flexibility, rather than a response to an increased level of ambient noise.

This dissertation addresses changes in song characteristics of three common bird species, the chaffinch, the willow warbler and the song thrush, breeding in urban habitats polluted with anthropogenic noise. Those species differ significantly in singing behaviour and song complexity, which can be differently influenced by anthropogenic noise. The main purpose of this work was the assessment of the habitat type induced changes in structure and temporal organisation of urban bird song. Since song is a multidimensional signal in which several features change simultaneously and are not fully independent, I also refer to possible relationships with repertoire size, song rate, syllable repetition pattern etc.

Results show that the chaffinch and the willow warbler do not modify their song in response to anthropogenic noise. However, in case of the chaffinch relations were found between repertoire size, song rate and bout duration, thanks to which male quality can

be defined. Playback experiment shown clearly that the response of territorial birds differed significantly with bout duration and tested male motivational state. As for the willow warbler data shown that males increase their song complexity with the presence of other singing males in neighbourhood. Analysis of song thrush song revealed significant differences in song parameters between urban and forest habitats. Urban dwellers appeared to be more versatile singers by either higher syllable, whistle and twitter repertoires, or an increased syllable sequence repetition. Moreover, urban males possessed higher whistle syllable frequencies which, together with discrepancies in the proportion of whistle and twitter syllables between studied populations, can be a potential example of adaptations to acoustic communication in noisy urban environments. However other possible explanations were proposed. Differences in song parameters found between urban and forest habitats seem to be indirectly connected with population density, which can also induce changes in bird song.

## WSTĘP OGÓLNY

Rewolucja przemysłowa zapoczątkowała gwałtowny wzrost terenów zurbanizowanych, które obecnie pokrywają prawie 3% powierzchni lądów naszej planety (Liu et al. 2014). Liczne gatunki zwierząt przystosowały się do życia w miastach i nauczyły się korzystać z naszej obecności. Na przykład, dla wielu gatunków ludzie kojarzą się z większą dostępnością pokarmu. Możemy tego doświadczyć nie tylko podczas wizyt w parkach, w których nasza obecność zwabia kaczki bądź wiewiórki. Liczne badania wykazują, iż zwierzęta chętnie wykorzystują łatwo dostępne i praktycznie niewyczerpalne źródła pokarmu takie jak karmniki (Møller 2009; Fuller et al. 2012; Tryjanowski et al. 2015) czy wysypiska śmieci (Forsythe 1979; Martina i Gallarati 1997). Innym przykładem może być wszechobecne w miastach sztuczne światło, z którego zwierzęta korzystają podczas polowań, jak było to opisane m. in. u ropuchy zielonej *Bufo viridis* (Balassina 1984) czy jerzyka alpejskiego *Apus melba* (Freeman 1981). Obszary zurbanizowane zapewniają również schronienie oraz dogodne miejsca lęgowe, sprzyjając w ten sposób wzrostowi liczebności miejskich populacji zwierząt (Sacchi et al. 2002; Luniak 2004; Tratalos et al. 2007). Wzrost liczebności może być również spowodowany łagodniejszym mikroklimatem panującym w miastach, tak zwaną miejską wyspą ciepła (ang. *Urban Heat Island*), która jednocześnie jest uznawana za jeden z głównych problemów ludzkości w XXI wieku (Rizwan et al. 2008). Wyżej wymienione przykłady to tylko próbka tego, co ekosystemy miejskie oferują zwierzętom.

Z drugiej strony, urbanizacja jest źródłem dramatycznych zmian w środowisku. Rozrost obszarów zurbanizowanych powoduje zanik naturalnych ekosystemów, natomiast rozbudowa sieci dróg i kolei wpływa na ich fragmentację (Swenson i Franklin 2000; Li et al. 2010; Güneralp i Seto 2013). Zamieniamy w ten sposób różnorodność ekosystemów na jeden, stworzony z betonu i stali, który zaspokaja stosunkowo wąskie potrzeby jednego gatunku, człowieka (McKinney 2006). Powoduje to spadek różnorodności gatunkowej roślin oraz zwierząt i prowadzi do homogenizacji biotycznej (McKinney 2008). Co więcej, obszary zurbanizowane zmieniają zachowanie i fizjologię gatunków żyjących wewnątrz nich. Na przykład, wyżej wymienione miejskie wyspy ciepła wpływają na fenologię roślin i rozwój bezkręgowców (Lu et al. 2006; Neil i Wu 2006). Łagodny klimat oraz większa dostępność pokarmu zmienia również zachowania migracyjne wielu gatunków ptaków (Atchison et al. 2006; Tryjanowski et al. 2013; Møller et al. 2014). Natomiast ostatnie badania

pokazały, iż miejskie sikory górskie *Poecile gambeli* wcześniej składają jaja, a młodym ptakom szybciej rosną pióra w porównaniu do osobników z populacji leśnych (Marini et al. 2017).

W ostatnich dwóch dekadach wiele uwagi poświęcono sztucznemu oświetleniu oraz hałasowi antropogenicznemu. Te dwa czynniki są nierozzerwalnie związane z obszarami zurbanizowanymi, i do niedawna ich negatywny wpływ na przyrodę był niedoceniony. Liczne badania doświadczalne wykazały, że sztuczne światło wpływa na immunologiczne, poznawcze, metaboliczne i rozrodcze funkcje u zwierząt (Fonken et al. 2010; Bedrosian et al. 2011; LeGates et al. 2013). Sztuczne światło powoduje również zmiany we wzroście i alokacji zasobów u roślin (Bennie et al. 2016), zaburza zachowania rozrodcze owadów (Firebaugh i Haynes 2016), dezorientuje zwierzęta o aktywności nocnej (Thums et al. 2016), zakłóca sen zwierząt (Raap et al. 2015) oraz oddziałuje na różne aspekty śpiewu oraz termin składania jaj u ptaków (Kempnaers et al. 2010; Da Silva et al. 2014). Natomiast ostatnie badania eksperymentalne pokazały, iż sztuczne oświetlenie o barwie białej oraz zielonej istotnie obniżało dzienne wydatki energetyczne karmiących bogatek *Parus major* (Welbers et al. 2017). Wpływała na to większa dostępność pokarmu, w tym wypadku owadów zwabionych światłem, która była 6–7 krotnie wyższa w porównaniu do powierzchni bez sztucznego oświetlenia.

Zanieczyszczenie hałasem antropogenicznym jest często opisywane jako jedno z najistotniejszych zaburzeń, jakim zwierzęta muszą stawić czoła na obszarach zurbanizowanych (Shannon et al. 2016). Hałas antropogeniczny jest generowany w wyniku naszej codziennej aktywności, a jego głównym źródłem jest transport samochodowy (Can et al. 2010). Z powodu postępującej urbanizacji, problem ten będzie narastać i obejmować swoim zasięgiem coraz bardziej rozległe obszary naszej planety. Liczne badania wskazują na rosnące zainteresowanie i zaniepokojenie tym tematem, oraz dokumentują reakcje na hałas antropogeniczny różnych grup zwierząt takich jak owady (Orci et al. 2016), ryby (Slabbekoorn et al. 2010), płazy (Bee i Swanson 2007), ptaki (Slabbekoorn i den Boer-Visser 2006) oraz lądowe i morskie ssaki (Schaub et al. 2008, Dunlop 2016, Morris-Drake 2017). Wiele uwagi poświęca się populacjom ptaków żyjącym w ekosystemach miejskich. Badania wykazały negatywny wpływ hałasu antropogenicznego na wiele aspektów ich życia, takich jak problemy podczas karmienia młodych (Klett-Mingo et al. 2016), zmniejszony sukces lęgowy (Halfwerk et al. 2011), zmiany w interakcjach między osobnikami (Francis et al. 2009) czy spadek liczebności i różnorodności gatunkowej

(Polak et al. 2013; Proppe et al. 2013; Perillo et al. 2017). Liczne badania skupiają się na zmianach w komunikacji dźwiękowej ptaków spowodowanych hałasem antropogenicznym, która jest szczególnie istotna dla ich przetrwania (Shannon et al. 2016).

Komunikacja dźwiękowa ptaków jest jednym z najbardziej fascynujących zjawisk na świecie, która na przestrzeni wieków inspirowała zarówno artystów, jak i naukowców. Wśród dźwięków produkowanych przez ptaki możemy wyróżnić śpiew i głosy. Głosy są przeważnie krótkimi i prostymi sygnałami wydawanymi w stosunkowo łatwym do scharakteryzowania kontekście. Dlatego u wielu gatunków możemy wyróżnić głosy alarmowe, głosy zebrania bądź głosy poprzedzające atak (Marler 2004). Śpiew jest zazwyczaj znacznie bardziej złożony, a jego kontekst trudniejszy do wyjaśnienia. Sam proces nauki śpiewu w przypadku ptaków śpiewających Oscines, do których zaliczają się gatunki omawiane w mojej pracy, odbywa się głównie za pomocą kulturowego przekazu między pokoleniami osobników. Aby poprawnie wykształcić śpiew, osobniki młodociane muszą mieć styczność ze śpiewem dorosłych ptaków, co przeważnie następuje w populacji z której pochodzą. Pozwala to im na szybsze dostosowanie śpiewu do akustycznej charakterystyki środowiska w którym żyją (Catchpole i Slater 2008; Brumm i Zollinger 2013). Większość dotychczasowych badań wyróżnia dwie główne funkcje jakie pełni śpiew ptaków, i jest to obrona terytorium oraz zwabienie partnerów (Catchpole i Slater 2008). W regionach tropikalnych śpiewać może zarówno samiec jak i samica (Hall i Peters 2007). W tym wypadku funkcja śpiewu samic jest identyczna jak u samców (Slater i Mann 2004). Natomiast w klimacie umiarkowanym śpiewają głównie samce. Samice przy pomocy informacji zawartej w śpiewie są w stanie ocenić jakość samca oraz zasobność jego terytorium. Konkurencyjne samce mogą poznać jego siłę i motywację, a sam śpiew jest często pierwszą linią obrony informującą rywali, żeby „trzymali się z dala”. Dwie główne funkcje śpiewu mogą być realizowane za pomocą bardzo różnorodnych mechanizmów wykorzystujących wielowymiarową zmienność śpiewu (np. wielkość repertuaru, sposób użycia repertuaru, tempo śpiewu, amplitudę strof śpiewu itd.; Catchpole i Slater 2008).

Zarówno śpiew jak i głosy ptaków przesyłane są w środowisku w postaci fal dźwiękowych. Transmisja informacji jest jednak ograniczona przez odległość między nadawcą sygnału, a jego odbiorcą. Odległość ta jest określana jako "aktywna przestrzeń" sygnału (ang. *active space*; Brenowitz 1982; Lohr et al. 2003), która może być zakłócona przez różne czynniki środowiskowe. Sygnał dźwiękowy propagując w przestrzeni ulega osłabieniu, w miarę jak oddala się od nadawcy. Przy podwojeniu odległości od źródła,

natężenie dźwięku zmniejsza się o 6 dB (Catchpole i Slater 2008). Wartość ta podana jest dla propagacji sygnału dla jednorodnych ośrodków, a czynniki takie jak temperatura, wilgotność, wiatr lub gęstość i typ wegetacji mogą przyczynić się do jego dalszego osłabiania (ang. *attenuation*). Osłabianie sygnału akustycznego w środowisku naturalnym jest nasilone przy małej wilgotności powietrza oraz dla dźwięków o wyższych częstotliwościach. Również na skutek turbulencji atmosferycznych oraz szaty roślinnej fale dźwiękowe ulegają dalszej degradacji (ang. *degradation* lub *distortion*) poprzez odbicia i zniekształcenia (Wiley i Richards 1982). Jednym z kluczowych czynników wpływających na sygnał dźwiękowy i ograniczający jego aktywną przestrzeń jest hałas. Hałas pochodzenia naturalnego, generowany przez wiatr, deszcz bądź płynącą w rzekach wodę był obecny w środowisku na długo przed wykształceniem przez ptaki, oraz inne zwierzęta komunikacji dźwiękowej. Sam poziom natężenia hałasu naturalnego różni się także między siedliskami. Hałas naturalny, poza źródłami abiotycznymi, może być również produkowany przez zwierzęta, np. owady oraz płazy. W tym przypadku aktywna przestrzeń komunikacji dźwiękowej ptaków jest najmocniej ograniczana przez same ptaki, co wynika z podobieństw w czasowej organizacji oraz częstotliwości śpiewu wewnątrz oraz międzygatunkowej (Brumm i Zollinger 2013). Badania pokazują że zwierzęta potrafią dopasować strukturę oraz sposób produkcji sygnałów dźwiękowych do warunków panujących w środowisku w którym żyją. Zostało to szeroko opisane w pracach teoretycznych (Morton 1975; Wiley i Richards 1978; Wiley i Richards 1982) i wkrótce potem zaczęły pojawiać się prace potwierdzające wcześniejsze przewidywania (np. Handford 1981; Morton 1987; Ryan et al. 1990; Wiley 1991). Natomiast hałas antropogeniczny jest zanieczyszczeniem stosunkowo nowym, które od kilkudziesięciu lat w istotny sposób zaburza środowisko akustyczne zwierząt na całym świecie. Zlokalizowany jest głównie w dolnym paśmie częstotliwości, a największe natężenie jest obserwowane do około 1,0 kHz (Catchpole i Slater 2008; Can et al. 2010). Natomiast w ekstremalnych sytuacjach, np. w bliskim sąsiedztwie dróg z intensywnym ruchem pojazdów hałas antropogeniczny może pokrywać pasmo częstotliwości aż do ultradźwięków (Gil i Brumm 2013). Hałas zmniejsza stosunek sygnału do szumu, czyli hałasu tła, co bezpośrednio przekłada się na ograniczenie aktywnej przestrzeni dźwięków wytwarzanych przez zwierzęta. W ten sposób hałas ogranicza percepcję odbiorcy zarówno poprzez obniżenie wykrywalności sygnału dźwiękowego, jak i przez utrudnienia w określeniu tożsamości nadawcy i znaczenia sygnału (Wiley i Richards 1982; Catchpole i Slater 2008).

Zatem jakie konsekwencje dla ptasich populacji niesie komunikacja dźwiękowa w środowisku zanieczyszczonym hałasem? Zmniejszenie aktywnej przestrzeni śpiewu samców może ograniczać zasięg terytoriów wpływając na wzrost zagęszczenia osobników. To z kolei wymusza intensywniejsze interakcje między sąsiadami, co może powodować stres oraz zwiększać poziom agresji miejskich populacji (Bonier et al. 2007a, b; Evans et al. 2010; Scales et al. 2011). W przypadku samic poszukujących partnerów hałas obniża prawdopodobieństwo wykrycia śpiewu terytorialnych samców, co może ograniczyć sukces lęgowy danej populacji (Brumm i Zollinger 2013). Ograniczenie aktywnej przestrzeni sygnałów dźwiękowych może również wpływać na komunikację między rodzicami oraz ich potomstwem. Na przykład zaobserwowano, że wyższy poziom natężenia hałasu zmniejszał częstotliwość karmienia młodych u wróbla *Passer domesticus* (Schroeder et al. 2012). Obniżenie wykrywalności sygnałów alarmowych przez hałas może powodować zwiększoną śmiertelność osobników, które nie usłyszały głosów ostrzegających przed zbliżającym się drapieżnikiem (Brumm i Zollinger 2013). Z drugiej strony hałas może również wpływać na sukces podczas polowania, ponieważ wiele gatunków ptaków kieruje się słuchem w trakcie poszukiwania ofiar. Problem nie ogranicza się tylko do ptaków szponiastych (Rice 1982), lecz dotyczy również innych gatunków jak drozdy, które na podstawie dźwięków lokalizują ofiary pod powierzchnią ziemi (Montgomerie i Weatherhead 1997). Hałas ponadto wywiera silną presję na same dźwięki wydawane przez ptaki, co obserwuje się porównując śpiew osobników pochodzących z miejskich oraz naturalnych populacji.

W ostatnich dwóch dekadach przeprowadzono liczne badania eksperymentalne i obserwacyjne które pokazały czy, i w jaki sposób hałas antropogeniczny wpływa na strukturę i transmisję sygnałów dźwiękowych produkowanych przez ptaki żyjące na obszarach zurbanizowanych. Jedną z pierwszych publikacji opisująca zmiany w parametrach ptasiego śpiewu spowodowanych hałasem antropogenicznym dotyczyła częstotliwości strof śpiewu. W swoich badaniach Slabbekoorn i Peet (2003) zauważyli, że bogatki żyjące w hałaśliwych obszarach miejskich śpiewały strofy o wyższej minimalnej częstotliwości niż ptaki z cichszych lokalizacji. W ten sposób bogatki mogły uniknąć maskującego wpływ hałasu antropogenicznego, którego większość energii skoncentrowana jest na niskich częstotliwościach. Od tego czasu przeprowadzono wiele badań wykazujących podobny trend u innych gatunków zamieszkujących hałaśliwe miejskie środowisko (np. Verzijden et al. 2010; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2011). Inne badania pokazały,

iż ptaki potrafią zwiększyć amplitudę strof podczas śpiewu w hałasie generowanym przez ruch drogowy (Brumm 2004). Samo zjawisko zostało wcześniej opisane u człowieka jako efekt Lombarda (Lombard 1911). Brumm (2004) zauważył, że słowiki rdzawe *Luscinia megarhynchos* śpiewające przy drogach zwiększały amplitudę strof śpiewu, co pozwalało im utrzymać wysoki stosunek sygnału do szumu tła powodując, że ich śpiew był lepiej słyszalny. Inny przykład zmian w śpiewie ptaków spowodowanych hałasem dotyczy redundancji (nadmiarowości), ponieważ wielokrotne powtarzanie sygnału czyni go bardziej wykrywalnym (Wiley i Richards 1982). Badania na żarku rubinowym *Pyrocephalus rubinus* wykazały, iż samce żyjące w hałaśliwych obszarach miejskich śpiewały tylko długie strofy, podczas gdy strofy samców zamieszkujących spokojniejsze dzielnice były zarówno krótkie jak i długie (Ríos-Chelén et al. 2013). Ptaki mogą również zmieniać czas w którym śpiewają, unikając w ten sposób zakłócania ich śpiewu przez hałas. Zostało to zaobserwowane zarówno dla hałasu generowanego przez auta (Arroyo-Solis et al. 2013) jak i samoloty (Gil et al. 2015; Dominoni et al. 2016).

Reakcje ptaków na hałas antropogeniczny nie są jednoznaczne i wciąż wymagają wnikliwej analizy w odniesieniu do mechanizmów wyzwalających odpowiedź, jak również jej funkcjonalność (Gil i Brumm 2013). Najnowsze badania zaczynają jednak kwestionować część modyfikacji śpiewu ptaków w odpowiedzi na hałas antropogeniczny i wskazują inne możliwe wyjaśnienia. Na przykład, opisane wyżej zmiany częstotliwości strof powodowane przez hałas mogą być konsekwencją metody wykorzystanej do analizy sygnałów (Zollinger et al. 2012; Ríos-Chelén et al. 2017). Wykazano również, że zmiana częstotliwości nie jest aż tak korzystna dla transmisji dźwięku jak pierwotnie zakładano (Luther i Magnotti 2014; Moiron et al. 2015). Wyższa minimalna częstotliwość strof może być także spowodowana mniejszym rozmiarem ciała miejskich ptaków (Wallschläger 1980). Ostatnie badania pokazały, iż rozmiar ciała wróbla jest negatywnie skorelowany ze współczynnikiem urbanizacji (Meillere et al. 2017). Dostępne są również badania które dokumentują różne reakcje na hałas antropogeniczny i naturalny, jak w przypadku strzyżyka kordylierskiego *Troglodytes pacificus* (Gough et al. 2014). Zmiany śpiewu ptaków żyjących w miastach mogą być również spowodowane takimi czynnikami jak typ siedliska (Slabbekoorn i den Boer-Visser 2006), różny poziom motywacji samców (Goretskaia 2004) lub plastyczność fenotypowa (Sol et al. 2005). W związku z powyższym, mimo wzrastającej liczby badań na temat wpływu hałasu na komunikację dźwiękową ptaków, trudno jeszcze stwierdzić, iż uzyskane wyniki pozwalają na pełną ocenę i generalizację wiedzy na ten temat.

## CEL BADAŃ

Śpiew ptaków jest sygnałem wielowymiarowym, pełniącym w życiu ptaków kilka funkcji, który możemy scharakteryzować na wiele sposobów. Parametry za pomocą których jest opisywany, są zazwyczaj powiązane ze sobą. Badania dotyczące śpiewu ptaków w ekosystemach miejskich koncentrują się zwykle na jednym z nich. Daje to nam niepełny obraz sytuacji przez który interpretacja uzyskanych wyników może być niekompletna bądź nawet błędna. Prawdopodobnie istnieje również wiele dodatkowych czynników wpływających na komunikację dźwiękową ptaków, których jesteśmy nieświadomi. To tylko podkreśla jak ważna jest wielowymiarowa analiza śpiewu ptaków. Dlatego w niniejszej pracy skupię się na różnych aspektach śpiewu dotyczących częstotliwości, repertuaru oraz czasowej organizacji u trzech pospolitych gatunków zamieszkujących miasta: zięby *Fringilla coelebs*, piecuszka *Phylloscopus trochilus* oraz śpiewaka *Turdus philomelos*. Wybrane gatunki różnią się między sobą charakterystyką oraz sposobem śpiewu, na który hałas antropogeniczny może wpływać w potencjalnie odmienny sposób.

W pierwszej części pracy skupię się na charakterystyce śpiewu zięby. Oprócz analizy repertuaru oraz czasowej organizacji śpiewu zwrócę szczególną uwagę na wykorzystanie nadmiarowości sygnałów podczas śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym (Rozdział I). Kolejnym etapem będzie eksperymentalne sprawdzenie, czy i w jaki sposób nadmiarowość sygnałów wpływa na zachowanie terytorialnych samców zięby (Rozdział II). Podczas eksperymentów z playbackami będę odtwarzać specjalnie zmodyfikowane nagrania różniące się liczbą powtórzeń strof w serii śpiewu samcom żyjącym w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym.

Druga część pracy dotyczyć będzie wielowymiarowej charakterystyki śpiewu miejskiej oraz leśnej populacji piecuszka (Rozdział III) oraz śpiewaka (Rozdział IV). Gatunki te charakteryzują się złożonym śpiewem, podczas analizy którego zwrócę szczególną uwagę na parametry opisujące częstotliwość, repertuar oraz czasową organizację śpiewu. Liczne badania dotyczące zmian w komunikacji dźwiękowej ptaków spowodowanych przez hałas antropogeniczny były zazwyczaj prowadzone na gatunkach charakteryzujących się prostym śpiewem, jak bogatka (Slabbekoorn i Boer-Visser 2006) czy pasówka białobrewa *Zonotrichia leucophrys* (Lenske i La 2014). Charakterystyka śpiewu tej grupy ptaków ogranicza się często do wykonania kilku pomiarów co pozwala nam sprawdzić, we względnie

krótkim czasie, czy występują różnice w śpiewie między badanymi populacjami. Z drugiej strony mamy szereg gatunków charakteryzujących się większą złożonością śpiewu, który można opisać przy pomocy wielu różnych parametrów. Tak jest w przypadku rudzika *Erithacus rubecula* (Fuller et al. 2007), kosa *Turdus merula* (Nemeth i Brumm 2009) bądź skowronka *Alauda arvensis* (Szymański et al. 2017). Natomiast ciągle niewiele wiadomo, do jakiego stopnia gatunki te zmieniają parametry śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem, oraz czy zmiany w parametrach śpiewu miejskich ptaków są faktycznie spowodowane wyższym poziomem natężenia hałasu antropogenicznego.

## CHARAKTERYSTYKA ŚPIEWU BADANYCH GATUNKÓW

### Terminologia

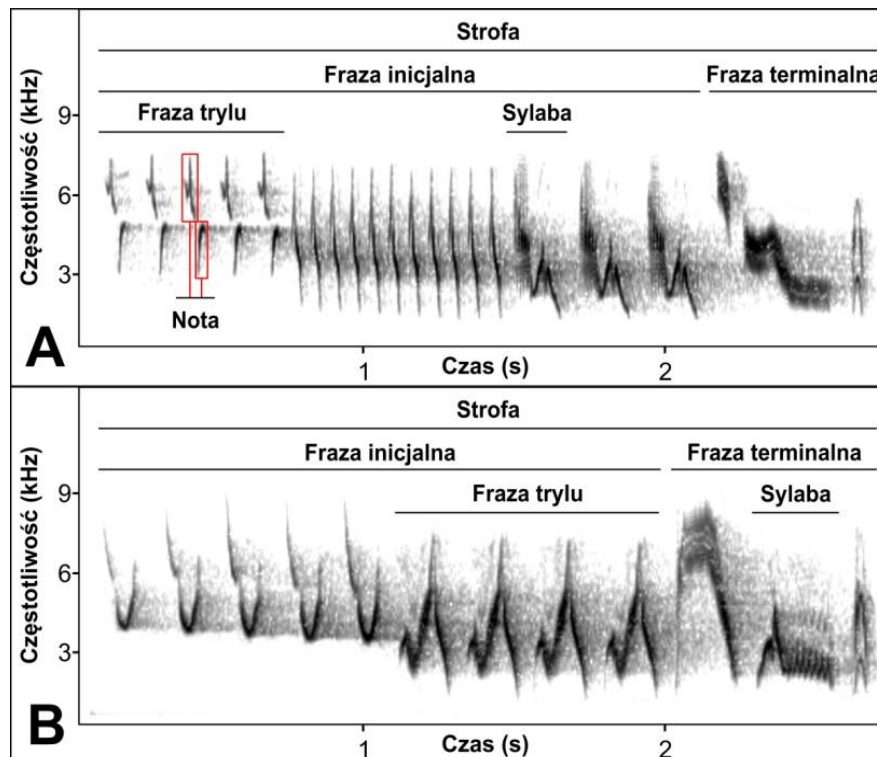
Ptaki różnią się istotnie wieloma podstawowymi charakterystykami śpiewu, a w efekcie również czymś co można by nazwać „całościowym stylem”. Również samo pojęcie śpiewu jest czasami uogólnieniem dość nieprecyzyjnym. Na przykład, śpiew słowika szarego *Luscinia luscinia* jest sygnałem dość spektakularnym, który zwraca uwagę nawet postronnych obserwatorów nie znających się na ptakach. Natomiast „śpiew” grubodzioba *Coccothraustes coccothraustes* bądź wróbla *Passer domesticus*, mimo iż spełnia podobną funkcję, do wyróżniających się bogactwem raczej nie należy i dlatego może być błędnie określany jako głosy. Dlatego przed przystąpieniem do opisu śpiewu badanych gatunków spróbuję wyjaśnić kilka głównych pojęć, które będą pojawiać się w dalszej części rozprawy.

Najmniejszą jednostką charakteryzującą śpiew jest nota, zwana również elementem (ang. *note, element*). Można ją zdefiniować jako pojedynczą, ciągłą linię widoczną na sonogramie (Rycina 1A), która przynajmniej teoretycznie powinna być przez odbiorcę odczuwana jako oddzielny dźwięk. Następnie wyróżniamy sylaby (ang. *syllable*), które mogą być proste, zbudowane z jednej noty, oraz złożone, w skład której wchodzi kilka elementów. Sylaby złożone z więcej niż jednej noty są wyróżniane, kiedy kompleksy not są konsekwentnie i zawsze razem powtarzane podczas śpiewu. W praktyce, przynajmniej dla człowieka, to właśnie sylaby złożone a nie noty są tym co jest odbierane jako oddzielny w czasie dźwięk. Sylaby mogą być zgrupowane we frazy (ang. *phrase*). Frazy składają się z sylab należących do tego samego typu (o identycznej budowie), jak w przypadku fraz trylu (ang. *trill phrase*) wchodzących w skład frazy inicjalnej u zięby (Rycina 1). Mogą również, w mniejszym bądź większym stopniu, być złożone z sylab różnego typu, jak we frazie terminalnej (ang. *flourish, ending phrase*) u zięby (Rycina 1), bądź frazach gwizdów i ćwierknięć u drozda śpiewaka (Rycina 3). W przypadku, gdy sekwencja sylab bądź fraz jest widocznie oddzielona od drugiej, możemy mówić o strofie, czyli piosence (ang. *song strophe*). Strofy mogą składać się z mniej lub bardziej losowo dobranych kombinacji sylab bądź fraz, jak w przypadku piecuszka (Rycina 2). Natomiast u niektórych gatunków, w tym zięby, sylaby i/lub frazy są powtarzane w specyficznej kolejności, tworząc unikalne wersje strof, czyli tak zwane typy (ang. *song type*). W ramach jednego gatunku samce mogą posiadać jeden, kilka bądź kilkadziesiąt typów strof, które tworzą jego repertuar (ang. *repertoire*). W przypadku gatunków u których nie występują typy strof, repertuar może

odnosić się do całkowitej liczby unikalnych typów sylab śpiewanych przez danego samca. Jakkolwiek by wyglądała organizacja strof śpiewu w czasie, to ich sekwencja tworzy właśnie to co nazywamy śpiewem. Śpiew ptaka może być ciągły (ang. *continuous song*), jak w przypadku drozda śpiewaka. Oznacza to, iż ptak w nieprzerwany sposób produkuje ciąg sylab, a wydzielenie typowej strofy, oddzielonej w czasie od kolejnych jest niemożliwe. Z drugiej strony mamy gatunki o śpiewie nieciągłym (ang. *discontinuous song*), jak u zięby czy piecuszka, z widocznie zaznaczonym odstępem między kolejnymi strofami.

### Zięba *Fringilla coelebs*

Strofę zięby możemy podzielić na dwie części, frazę inicjalną oraz frazę terminalną, na podstawie których klasyfikowane są typy strof (Rycina 1).



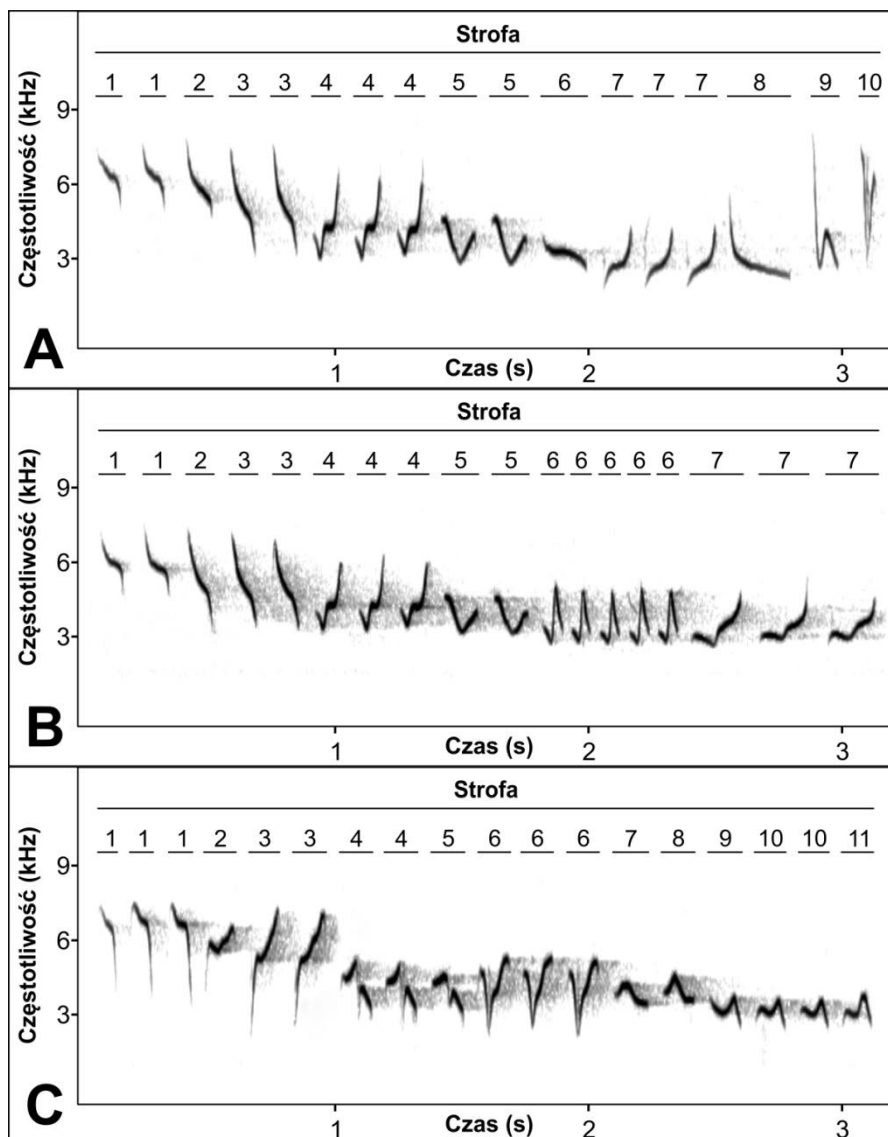
Rycina 1. Sonogramy przedstawiające dwa różne typy strof zięby, wraz z opisem ich struktury.

Część inicjalna złożona jest zazwyczaj z dwóch bądź trzech fraz trylu. Każda fraza trylu składa się z kilku, rzadziej kilkunastu powtórzeń sylaby danego typu. Pierwsza fraza trylu charakteryzuje się zazwyczaj najwyższą minimalną częstotliwością sylab. Następujące po sobie frazy trylu śpiewane są coraz niżej. Fraza terminalna jest zbudowana z kilku różnych typów sylab, które zazwyczaj nie są powtarzane. Unikalna kombinacja fraz trylu, wraz z frazą terminalną, pozwalają na klasyfikację strof do danego typu. Zięby mogą posiadać w swoim

repertuarze od jednego do sześciu unikalnych typów strof (Slater 1983). W trakcie śpiewu samce mogą powtarzać kilkakrotnie strofę danego typu w tzw. serii śpiewu (ang. *song bout*), przed zmianą na inny typ (AAA BBB CCC itd.). Podczas śpiewu ptaki śpiewają zazwyczaj z kilku miejsc zlokalizowanych wewnątrz terytorium, które zmieniają po zaśpiewaniu kilku - kilkunastu strof.

### **Piecuszek *Phylloscopus trochilus***

Strofy piecuszka są dość złożone i charakteryzują się dużym zróżnicowaniem sylab. Sylaby danego typu budujące strofę mogą być śpiewane pojedynczo, bądź w krótkich trylach (Rycina 2).

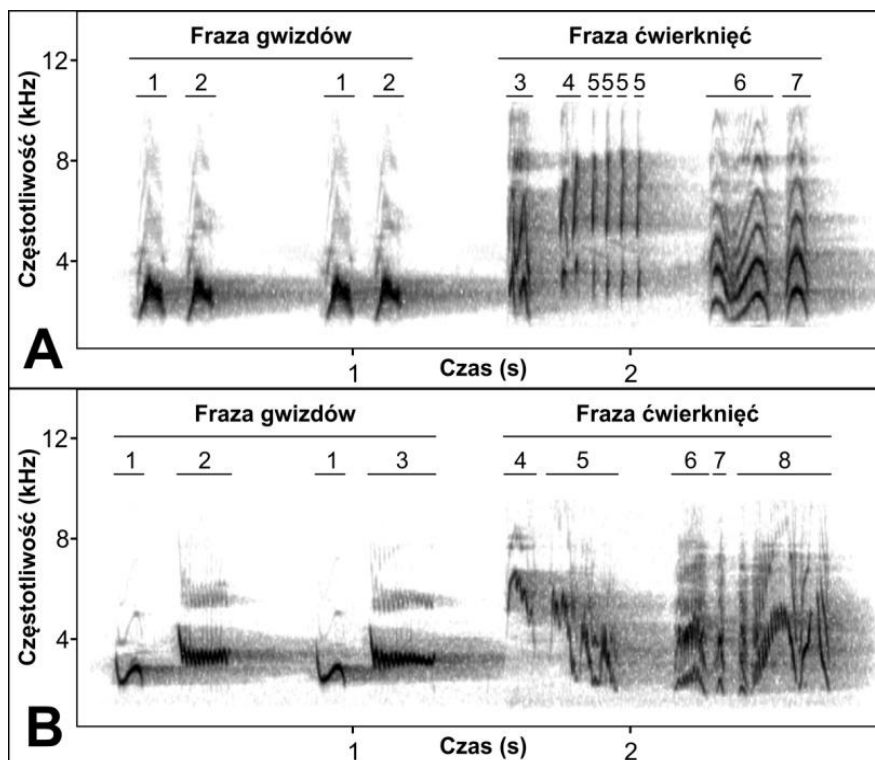


Rycina 2. Sonogramy przedstawiające strofy piecuszka. Sonogram (A) oraz (B) pochodzi od jednego samca. Liczbami opisano sylaby w danej strofie należące do tego samego typu.

Dotychczasowe badania wskazują, iż pojedynczy samiec może posiadać repertuar złożony z 9 do 67 różnych typów sylab (Gil i Slater 2000a). Kombinacja typów sylab w strofie wydaje się być, przynajmniej częściowo, dobierana losowo. Kolejne strofy mogą posiadać początek zbudowany z tych samych typów sylab (oraz liczby powtórzeń danych typów sylab), aczkolwiek zmienność między strofami jest duża (Rycina 2a, b). Z tego powodu nie możemy wydzielić typów strof jak w przypadku zięby. Każda strofa jest natomiast wyraźnie oddzielona w czasie od kolejnej. Częstotliwość kolejnych sylab przeważnie obniża się w miarę postępu strofy, choć czasami strofa się zapętla i samiec bez przerywania śpiewu powtarza sekwencję sylab jeszcze raz. Terytorialne samce często zmieniają miejsce śpiewu i zazwyczaj przelatują z miejsca na miejsce między kolejnymi strofami.

### Śpiewak *Turdus philomelos*

Śpiewak należy do grupy ptaków posiadających silnie zróżnicowany śpiew. Złożony jest z kombinacji fraz zbudowanych z dwóch kategorii sylab, gwizdów (ang. *whistle*) oraz ćwierknień (ang. *twitter*), które rozdzielają krótkie przerwy (Rycina 3).



Rycina 3. Sonogramy przedstawiające przykładowe frazy gwizdów i ćwierknień u śpiewaka. Cyframi opisano sylaby należące do tego samego typu.

Kombinacja fraz wydaje się być dobierana losowo, i z tego powodu wydzielenie typów strof jak w przypadku zięby wydaje się być niezasadne. Frazę ćwierknień poprzedza przeważnie

kilkukrotnie powtórzona fraza gwizdów. Owe charakterystyczne powtarzanie fraz odróżnia śpiewaka od innych europejskich drozdów. Śpiewaki mogą wkomponowywać w swój śpiew głosy wydawane przez inne gatunki, np. ziębę bądź bogatkę. Podczas śpiewu, terytorialne samce śpiewaka przesiadują zazwyczaj na jednym, dobrze wyeksponowanym miejscu wysoko w koronie drzew.

## **TEREN BADAŃ**

Nagrania śpiewu zięby, śpiewaka oraz piecuszka były prowadzone na terenach zielonych miasta Poznań (N52.420946, E16.933502), lokalizowanych przy głównych szlakach komunikacyjnych (ulicy Lutyckiej, Bukowskiej, Szelągowskiej, Niestachowskiej, Bałtyckiej, Dymka oraz Dolna Wilda). W przypadku powierzchni leśnej nagrania były wykonywane z dala od dróg oraz zabudowań, w dwóch kompleksach leśnych położonych na północ od Poznania: Parku Krajobrazowym Puszcza Zielonka (N52.555803, E17.119034) oraz wschodniej części Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Notecka” (N52.737188, E16.718179). Odległość między środkami powierzchni badawczych wynosiła: Poznań – Puszcza Zielonka 20 km, Poznań – Puszcza Notecka 40 km, Puszcza Zielonka – Puszcza Notecka 30 km. Małe odległości między powierzchniami minimalizowały możliwość, że ewentualne różnice w śpiewie będą efektem przynależności do różnych mikro- bądź makrodialektów (Osiejuk et al. 2007; Podos i Warren 2007).

Eksperymenty playback wykonane na ziębie były przeprowadzone w 2016 i 2017 roku, w parkach oraz lasach miejskich miasta Białystok (N53.129186, E23.165154), zlokalizowanych przy głównych szlakach komunikacyjnych (Las Antoniuk, Las Pietrasze, Las Bagno, Las Zwierzyniecki).

## **ROZDZIAŁ I**

### **Nadmiarowość sygnałów oraz relacje między parametrami śpiewu zięby**

## WSTĘP

Śpiew ptaków jest zjawiskiem którym od dawna zajmują się badacze na całym świecie. Wiele gatunków ptaków posiada bardzo złożony i zróżnicowany śpiew. Przykładem może tu być skowronek (Briefer et al. 2010), którego śpiew złożony jest z różnych typów sylab śpiewanych w postaci ciągłej. Z drugiej strony gatunki jak bogatka czy ortolan *Emberiza hortulana* posiadają krótkie strofy o prostej budowie (McGregor i Krebs 1982; Osiejuk et al. 2003). U takich gatunków możemy zazwyczaj wyróżnić typy strof tworzące repertuar samca, czyli jedną, kilka bądź nawet kilkadziesiąt wersji strof które są śpiewane w mniej bądź bardziej charakterystyczny i powtarzalny sposób. Organizacja śpiewu różni się między gatunkami ptaków, i możemy wyróżnić dwie skrajnie odmienne jej strategie. Z jednej strony mamy grupę gatunków u których kolejna strofa jest innego typu niż poprzedzająca (ang. *immediate variety*). Natomiast większość dotychczas zbadanych gatunków ptaków śpiewa kilka-kilkanaście powtórzeń strof danego typu (tzw. serii śpiewu) przed zmianą strofy na inny typ (ang. *eventual variety*; Catchpole i Slater 2008).

Pomimo wielu badań nadal nie wiadomo jak ewoluowały repertuary i dlaczego niektóre ptaki śpiewające powtarzają kilkakrotnie strofę danego typu przed zmianą na inny typ. Posiadanie większego repertuaru jest uważane za wskaźnik jakości samca i w wielu przypadkach zauważono, iż samice preferują osobniki z bardziej zróżnicowanym repertuarem (Catchpole i Slater 2008; Price 2013). Badania wskazują również, iż repertuar może świadczyć o kondycji samca, którego potomstwo bywa lepszej jakości (Macdougall-Shackleton et al. 2009; Grunst i Grunst 2014). U gatunków wśród których samce posiadają mały lub średni repertuar, złożony z kilku bądź kilkunastu typów strof, sytuacja wydaje się być, paradoksalnie, jeszcze bardziej skomplikowana. W tym przypadku nie wielkość repertuaru, lecz kontekst w jakim typy strof są wykorzystywane odgrywa znaczącą rolę. W przypadku pasówki śpiewnej *Melospiza melodia* to nie wielkość repertuaru, lecz poziom współdzielenia typów strof między sąsiadującymi samcami okazał się być istotny podczas obrony terytorium (Hughes et al. 2007). Zmiana między kolejnymi typami strof jest odbierana jako sygnał agresji (Kramer et al. 1985), bądź może zapobiegać przyzwyczajeniu się terytorialnych samców do śpiewu sąsiadów (ang. *the antihabituation/antimonotony hypothesis*; Hartshorne 1956). Repertuary mogły również wyewoluować w celu ochrony mięśni odpowiedzialnych za produkcję śpiewu przed zmęczeniem (ang. *the anti-exhaustion hypothesis*; Lambrechts i Dhondt 1988). Ciągłe i długotrwałe śpiewanie jednego typu strof

może być wyczerpujące, skutkując spowolnieniem tempa śpiewu (Poesel i Kempnaers 2000). Dzięki zmianie strofy na inny typ część mięśni może odpocząć, co pozwoliłoby ptakom utrzymać wysokie tempo śpiewu. W tym wypadku wydaje się być logiczne, iż najniższe ryzyko zmęczenia mięśni wystąpi u gatunków o dużym repertuarze i dużej zmienności śpiewu, jak w przypadku rudzika (Brindley 1991). Wykorzystanie dużego repertuaru może być jednak kosztowne ze względu na potrzebę posiadania odpowiednio rozbudowanych części mózgu odpowiedzialnych za produkcję śpiewu (Airey et al. 2000), inwestycji w układ odpornościowy (Møller et al. 2000) czy zwiększonych wymagań pokarmowych (Nowicki et al. 2000).

Sygnały dźwiękowe wysyłane w postaci głosów bądź śpiewu ulegają degradacji, na którą wpływają różne czynniki środowiskowe, w tym hałas (Barber et al. 2010). Degradacja informacji zawartej w sygnale akustycznym może zatem doprowadzić do braku reakcji lub błędnej interpretacji sygnału przez odbiorcę. Jedną ze strategii jaką ptaki mogą wykorzystywać w celu polepszenia skuteczności przekazywania informacji za pomocą śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem jest zjawisko nadmiarowości (redundancji), gdyż wielokrotne powtórzenie sygnału może wpłynąć na jego wykrywalność (Wiley i Richards 1982). Nadmiarowość sygnałów została po raz pierwszy opisana w warunkach naturalnych u pingwinów królewskich *Aptenodytes patagonicus*, gdzie hałas powodowany przez silne wiatry utrudniał komunikację między rodzicami a potomstwem (Jouventin et al. 1999). W tym przypadku przystosowanie się do komunikacji w warunkach wysokiego poziomu hałasu naturalnego mogło wykształcić się w długim czasie, mierzonym w skali ewolucyjnej. Do tej pory niewiele badań wykazało, że hałas antropogeniczny powoduje wzrost nadmiarowości sygnałów u ptaków. Nadmiarowość została w pewnym stopniu wykazana u wcześniej wspomnianych żarków rubinowych. Żarki śpiewające na terenie miasta Meksyk w miejscach charakteryzujących się większym hałasem śpiewały długie strofy, natomiast strofy produkowane przez osobniki śpiewające w lokalizacjach cichszych były zarówno długie jak i krótkie (Ríos-Chelén et al. 2013). Z kolei u bogatek, osobniki żyjące w miastach śpiewają krótsze strofy w porównaniu do populacji leśnych (Slabbekoorn i den Boer-Visser 2006). Nie wykazano natomiast, czy w warunkach hałasu modyfikują liczbę powtórzeń strof tego samego typu przed przełączeniem na inny.

W tym Rozdziale chciałbym się skupić na innym gatunku – ziębie. Brumm i Slater (2006) obserwowali ptaki śpiewające w sąsiedztwie strumieni górskich w Szkocji,

generujących naturalny hałas. W trakcie badań zauważyli, iż samce śpiewające w bliskiej odległości od strumieni śpiewały więcej powtórzeń strof danego typu w serii śpiewu przed przełączeniem się na inny typ, niż osobniki śpiewające w dalszej odległości od źródła hałasu. Autorzy owej pracy nie sprawdzili jednak, czy inne parametry śpiewu jak wielkość repertuaru czy tempo śpiewu mogły wpływać na czas trwania serii śpiewu. Niemniej jednak, jeśli zaobserwowana nadmiarowość wykształciła się naturalnie na skutek dostosowywania się do wysokich poziomów naturalnego hałasu, wydaje się być prawdopodobne iż podobna strategia może być wykorzystana przez ptaki w przypadku hałasu antropogenicznego.

Celem tej części rozprawy będzie odpowiedź na następujące pytania:

- (1) Czy zięby śpiewające w środowisku zanieczyszczonym hałasem miejskim wykazują nadmiarowość sygnałów?
- (2) Czy występują inne różnice w parametrach śpiewu między osobnikami z populacji miejskiej oraz leśnej, charakteryzującej się różnym natężeniem hałasu antropogenicznego?
- (3) Czy istnieją zależności między wielkością repertuaru, tempem śpiewu a czasem trwania serii śpiewu oraz liczbą powtórzeń strof danego typu w serii śpiewu?

## **METODY**

### **Nagrywanie śpiewu**

Śpiew terytorialnych samców zięby nagrywałem od 15 marca do 15 czerwca w trakcie trzech sezonów lęgowych (2012-2014). Nagrania wykonywałem do sześciu godzin po wschodzie słońca. W tym czasie udało mi się nagrać śpiew 71 samców z populacji miejskiej, których terytoria położone były w parkach oraz lasach zlokalizowanych przy głównych szlakach komunikacyjnych w Poznaniu. Nagrania śpiewu terytorialnych samców zięby z populacji leśnej pochodziły z Parku Krajobrazowego Puszcza Zielonka, gdzie nagrałem 33 samce, oraz Puszczy Noteckiej skąd pochodzą nagrania 35 samców. Podczas nagrywania śpiewu obserwowałem również, czy w sąsiedztwie terytorium danego samca nie ma innych aktywnych wokalnie samców zięby. W przypadku nagrań z automatycznych rejestratorów obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie określałem na podstawie inspekcji uzyskanych nagrań. Badania wskazują, iż między sąsiadującymi terytorialnymi samcami dochodzi do różnych interakcji wokalnych w celu

wymiany informacji (McGregor i Dabelsteen 1996), które wpływają np. na zmianę tempa śpiewu bądź intensywności przełączania się między typami strof (Todt i Naguib 2000; Naguib 2005). Nagrania śpiewu 123 terytorialnych samców były wykonane przy użyciu cyfrowego rejestratora Marantz PMD670 (Marantz Professional, Kanagawa, Japonia) oraz mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67 (Sennheiser, Wedemark, Niemcy) lub mikrofonu typu parabola Telinga Pro 6 (Telinga Microphones, Uppsala, Szwecja). Śpiew pozostałych 16 samców nagrałem w 2014 roku przy pomocy automatycznych rejestratorów dźwięku Wildlife Acoustics SM2+ (Wildlife Acoustics Inc., Maynard, MA, USA). Ustawienie rejestratorów SM2+ było poprzedzone kilkuminutową obserwacją zachowania samca. W tym czasie zapoznawałem się ze wszystkimi miejscami wykorzystywanymi przez niego do śpiewu oraz aktywnością innych samców w okolicy. Następnie umieszczałem automatyczny rejestrator między najczęściej wybieranymi miejscami do śpiewu po upewnieniu się, iż inne śpiewające samce nie będą zakłócać nagrania. W ten sposób uzyskałem długie nagrania śpiewu o dobrej jakości, wystarczającej do przeprowadzenia zaplanowanej analizy. Wykorzystywałem jedynie nagrania zawierające długą serię nieprzerwanego śpiewu, bez znaczących różnic w amplitudzie strof. Każde nagranie pochodzące z rejestratora SM2+ było również analizowane pod kątem obecności innych śpiewających samców. Aby wykluczyć możliwość ponownego nagrania śpiewu konkretnego samca, każdy ptak był nagrywany w innym miejscu które nie było odwiedzane w danym oraz kolejnych sezonach. Wszystkie nagrania były zapisywane jako jednokanałowe, nieskompresowane pliki formatu PCM WAV z próbkowaniem 48 kHz i rozdzielczością 16 bitów. Nagrania wykonywałem podczas sprzyjających warunków pogodowych (bezwietrznie lub słaby wiatr, brak opadów). Natężenie hałasu było rejestrowane przy pomocy cyfrowego decybelomierza CHY 650 (zakres: 35–130 dB SPL re 20  $\mu$ Pa; korekcja częstotliwości: A; charakterystyka czasowa: szybka; CHY Firemate Co., Ningbo, Chiny). Po zakończeniu każdego nagrania wykonywałem 10 pomiarów poziomu hałasu (1,5m nad ziemią), które były uśredniane na potrzeby dalszej analizy. W przypadku automatycznych rejestratorów SM2+ wykonywałem 10 pomiarów hałasu po umieszczeniu rejestratora w terytorium samca oraz kolejne 10 po zakończeniu nagrywania, które również były uśredniane.

### **Analiza śpiewu**

Pliki dźwiękowe były analizowane przy pomocy programu Avisoft SASlab Pro v. 5.2.x (Raimund Specht, Berlin, Niemcy). Pomiar czasu trwania strofy (s), czasu trwania

przerw między strofami (s) oraz tempa śpiewu (strofy na minutę) wykonywałem ręcznie poprzez przykładanie kursora do poszczególnych elementów strof zwizualizowanych na sonogramach przy następujących ustawieniach oprogramowania: typ okna – hamming, wielkość okna – 1024, pokrywanie czasowe – 75%. Następnie na podstawie wizualnej inspekcji sonogramów poprzez analizę fraz trylu i frazy terminalnej klasyfikowałem strofy do danego typu. Zięby mogą używać strof danego typu z różną częstością. Do klasyfikacji typów strof zastosowałem metody pochodzące z dwóch wcześniejszych, kluczowych prac na śpiewie zięby: Slater i Ince (1979) oraz Slater et al. (1980). Strofa była przydzielana do danego typu kiedy frazy trylu wchodzące w skład frazy inicjalnej zbudowane były z identycznej kombinacji typów sylab, oraz takiej samej frazy terminalnej. Wcześniejsze badania na ziębach wykazały, iż analiza przynajmniej 50 strof wystarcza do wiarygodnego oszacowania wielkości repertuaru samca (Slater et al. 1980; Riebel i Slater 1999). W niniejszej pracy przeanalizowałem średnio 139 strof dla każdego samca (zakres: 54–469, łącznie 17395). Aby sklasyfikować wszystkie typy strof od nagranych 123 samców, przeanalizowałem łącznie 17 395 strof ( $\bar{x} \pm SD$ :  $139 \pm 73,3$ ; zakres: 54–469). Przy pomocy wymienionych wyżej pomiarów mogłem obliczyć liczbę strof w serii oraz czas trwania serii śpiewu. Wszystkie uzyskane wartości były uśredniane dla każdego samca.

Zmiana między serią śpiewu była definiowana jako zaśpiewanie strofy należącej do innego typu niż poprzedzająca, bądź przerwą w śpiewie dłuższą niż 30 sekund (Slater 1983). W celu uniknięcia analizy niepełnych serii śpiewu, odrzucałem pierwszą serię z każdego nagrania, ponieważ rozpoczęcia nagrywania śpiewających samców wypadło w losowym momencie. Do dalszej analizy czasu trwania serii śpiewu wykorzystałem próbę 13 949 strof ( $\bar{x} \pm SD$ :  $100 \pm 75,6$ , zakres: 16–439). Średnio przeanalizowałem  $15 \pm 14,8$  serii śpiewu dla samców z więcej niż jednym typem strofy. W przypadku samców śpiewających tylko jednym typem strofy ( $n = 22$ ) przeanalizowałem 1 176 strof ( $\bar{x} \pm SD$ :  $53 \pm 49,3$ , zakres: 26–182).

### **Analiza statystyczna**

Analiza statystyczna przeprowadzona była z użyciem uogólnionych modeli liniowych (ang. *generalized linear models*, GLM) oraz regresji liniowej metodą eliminacji wstecznej (ang. *linear regression, backward stepwise method*, LR). Jako współzmiennie i czynniki użyte podczas analizy statystycznej wykorzystałem: rok, dzień w sezonie, godzina po wschodzie słońca, populacja (miejska i leśna), poziom natężenia hałasu, wielkość repertuaru danego samca oraz obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie. GLM zostały

wykorzystane do określenia wpływu wyżej wymienionych predyktorów na czas trwania serii śpiewu (przekształconą logarytmicznie) oraz liczbę strof danego typu w serii. Przy pomocy LR mogłem sprawdzić czy dana zmienna wpływa na tempo śpiewu, liczbę strof w serii oraz czas trwania serii śpiewu. Wszystkie uzyskane wartości są prezentowane wraz z odchyleniem standardowym. Zgodność z rozkładem normalnym poszczególnych zmiennych została sprawdzona przy pomocy testu Kołmogorowa-Smirnowa. Wszystkie analizy statystyczne były dwustronne i zostały wykonane w programie SPSS Statistics v. 22 (IBM Corp., Chicago, IL, USA).

## WYNIKI

### Poziom hałasu oraz ogólna charakterystyka śpiewu w badanych populacjach

Natężenie hałasu różniło się istotnie między miejską ( $51,4 \pm 5,91$  dB SPL,  $n = 71$ ) a leśną ( $40,1 \pm 2,26$  dB SPL,  $n = 68$ ) powierzchnią badawczą (test U Manna-Whitneya,  $Z = -9,856$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 139$ ). Liczba typów strof tworząca repertuary wahała się w granicach od 1 do 5, przy czym średnio wynosiła  $2,24 \pm 0,80$  typów strof na samca ( $n = 139$ ). Udało się sklasyfikować 109 unikalnych typów strof z czego 27 (25%) było współdzielone przez ptaki z obu populacji (cn. 2 samce posiadały taki typ strofy w repertuarze), 37 (34%) było unikalnych dla populacji miejskiej, a 45 (41%) unikalnych dla populacji leśnej. Średni czas trwania strofy wahał się w granicach od 1,70 do 3,70 s, i wynosił średnio  $2,51 \pm 0,28$  s. Czas trwania przerwy między strofami wahał się w granicach od 3,65 do 12,84 s, przy czym wyniósł średnio  $6,86 \pm 1,65$  s. Tempo śpiewu wahało się w granicach od 4,82 do 13,38 strof na minutę i wynosiło średnio  $7,65 \pm 1,54$ .

### Różnice w parametrach śpiewu między badanymi populacjami

Analiza GLM wykazała, iż oprócz wielkości repertuaru, żaden z predyktorów oraz zmiennych uwzględnionych w modelu nie wpływał istotnie na czas trwania serii śpiewu (Tabela 1) oraz liczbę powtórzeń strof w serii (Tabela 2). Wielkość repertuaru (test U Manna-Whitneya,  $Z = -1,141$ ,  $p = 0,254$ ,  $n = 139$ ), tempo śpiewu (test U Manna-Whitneya,  $Z = -1,374$ ,  $p = 0,170$ ,  $n = 139$ ), czas trwania strofy (test U Manna-Whitneya,  $Z = -1,243$ ,  $p = 0,214$ ,  $n = 139$ ), czas trwania przerw między strofami (test U Manna-Whitneya,  $Z = 1,930$ ,  $p = 0,54$ ,  $n = 139$ ), czas trwania serii śpiewu (test U Manna-Whitneya,  $Z = -0,196$ ,  $p = 0,844$ ,

n = 117) i liczba powtórzeń strof w serii (test U Manna-Whitneya,  $Z = -0,276$ ,  $p = 0,783$ , n = 117) nie różniła się istotnie między populacją miejską i leśną.

Tabela 1. Wyniki uogólnionego modelu liniowego przedstawiającego wpływ roku, dnia w sezonie, godziny po wschodzie słońca, populacji (miejska i leśna), poziomu natężenia hałasu, wielkości repertuaru danego samca (2-5) oraz obecności innych śpiewających samców w sąsiedztwie na czas trwania serii śpiewu po transformacji logarytmicznej.

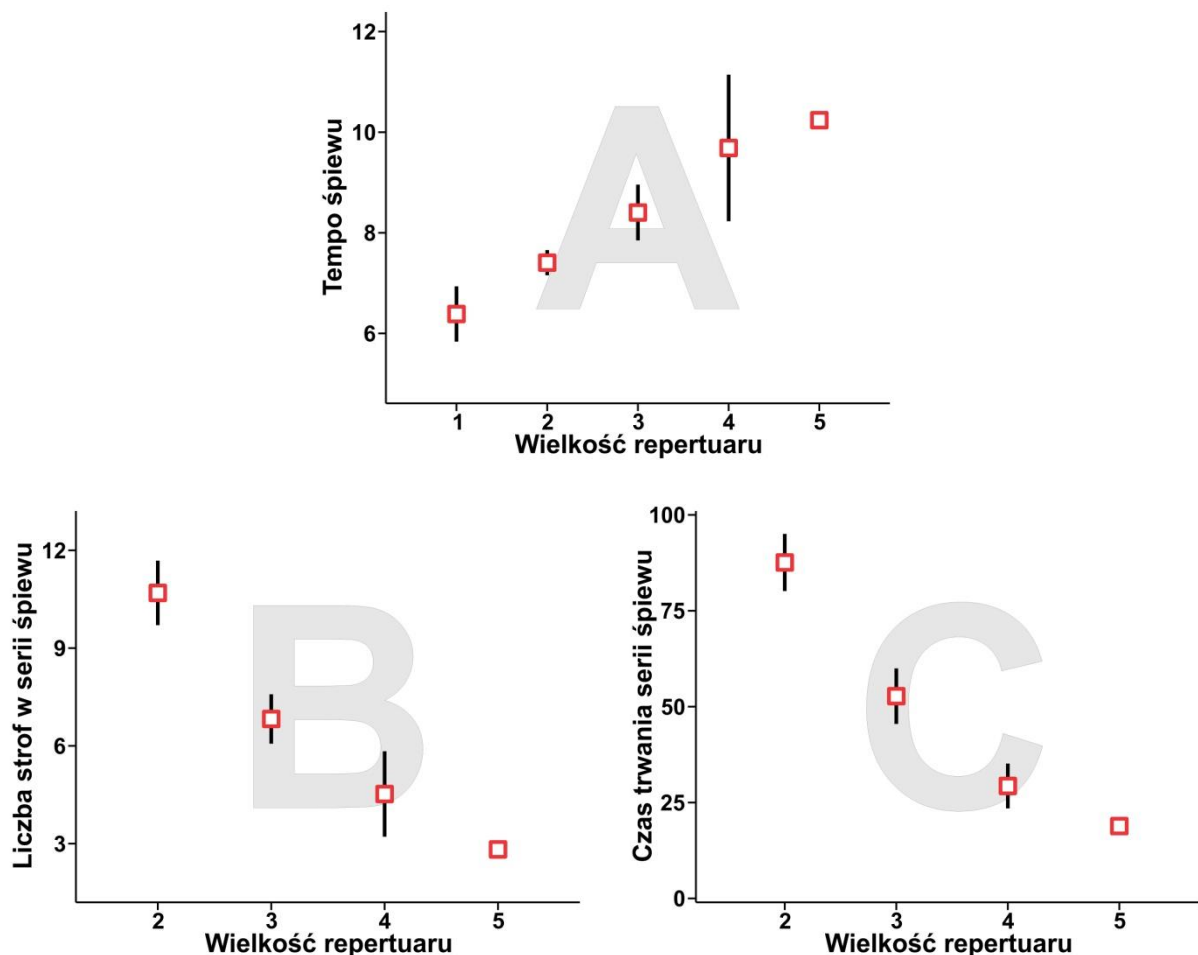
Zmienne	$\beta$	SE	$\chi^2$	$p$
Stała	24,2715	56,152	0,43	0,666
Rok	-0,0108	0,028	-0,39	0,699
Dzień w sezonie	0,0002	0,001	0,24	0,810
Godzina po wschodzie słońca	-0,0005	0,0111	-0,05	0,961
Populacja	-0,4918	0,048	-1,31	0,311
Poziom natężenia hałasu	-0,0031	0,0036	-0,86	0,392
Inne samce w okolicy	-0,0373	0,034	-1,10	0,269
Wielkość repertuaru	-0,2253	0,0238	-9,48	<b>&lt;0,001</b>

Tabela 2. Wyniki uogólnionego modelu liniowego przedstawiającego wpływ roku, dnia w sezonie, godziny po wschodzie słońca, populacji (miejska i leśna), poziomu natężenia hałasu, wielkości repertuaru danego samca (2-5) oraz obecności innych śpiewających samców w sąsiedztwie na liczbę powtórzeń strof danego typu w serii śpiewu po transformacji logarytmicznej.

Zmienne	$\beta$	SE	$\chi^2$	$p$
Stała	21,9286	55,243	0,40	0,691
Rok	-0,1015	0,0274	-0,37	0,711
Dzień w sezonie	-0,0005	0,0007	-0,70	0,487
Godzina po wschodzie słońca	-0,0001	0,0109	-0,01	0,993
Populacja (miasto i las)	-0,0308	0,0478	-0,64	0,519
Poziom natężenia hałasu	-0,0005	0,0036	-0,13	0,894
Inne samce w okolicy	-0,0260	0,0332	0,78	0,434
Wielkość repertuaru	-0,1855	0,0234	-7,93	<b>&lt;0,001</b>

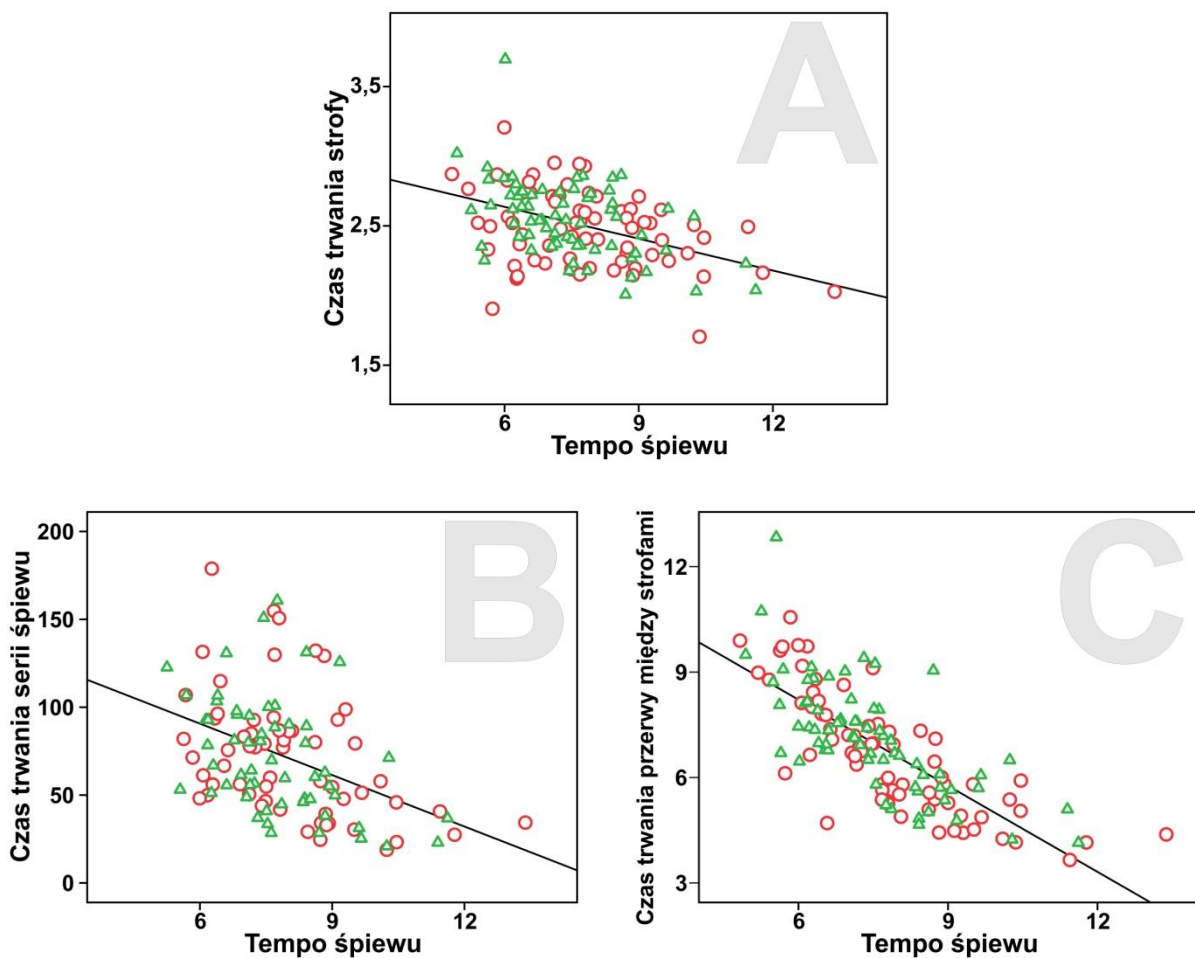
### Relacje między wielkością repertuaru, tempem śpiewu i czasem trwania serii śpiewu

Wielkość repertuaru była dodatnio skorelowana z tempem śpiewu zięby ( $r_s = 0,51$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 139$ ; Rycina 4A). Tempo śpiewu, w przeciwieństwie do wielkości repertuaru, jest dość elastycznym parametrem śpiewu na który potencjalny wpływ może mieć wiele czynników. Analiza LR wykazała, iż wielkość repertuaru oraz dzień w sezonie istotnie wpływały na tempo śpiewu (Tabela 3). Samce posiadające większy repertuar śpiewały szybciej, a tempo śpiewu spadało wraz z postępem sezonu. Wielkość repertuaru była również negatywnie skorelowana z liczbą powtórzeń strof w serii śpiewu ( $r_s = -0,57$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 117$ ; Rycina 4B), co bezpośrednio wpływało na skrócenie serii śpiewu ( $r_s = -0,64$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 117$ ; Rycina 4C).



Rycina 4. Relacja między (A) tempem śpiewu (stropy/minuta), (B) liczbą strof w serii śpiewu oraz (C) czasem trwania serii śpiewu (s), a wielkością repertuaru. Dane przedstawione jako wartość średnia z 95% przedziałem ufności.

W tym wypadku LR również wykazała istotny wpływ wielkości repertuaru na liczbę powtórzeń strof w serii jak i czas trwania serii śpiewu (Tabela 3). Istotna negatywna korelacja występowała również między tempem śpiewu a czasem trwania serii śpiewu ( $r_s = -0,44$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 117$ , Rycina 5A), czasem trwania strofy ( $r_s = -0,38$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 139$ , Rycina 5B) oraz czasem trwania przerwy między strofami ( $r_s = -0,80$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 139$ , Rycina 5C). Nie stwierdziłem żadnych istotnych zależności między tempem śpiewu a liczbą strof w serii ( $r_s = -0,14$ ,  $p = 0,137$ ,  $n = 117$ ), oraz wpływem poziomu hałasu na tempo śpiewu ( $r_s = 0,161$ ,  $p = 0,058$ ,  $n = 139$ ).



Rycina 5. Relacja między (A) czasem trwania strofy (s), (B) czasem trwania serii śpiewu (s) oraz (C) czasem trwania przerw między strofami (s) a tempem śpiewu (strofy/minuta). Koło – miasto; trójkąt – las.

Tabela 3. Wyniki regresji liniowej metodą eliminacji wstecznej uwzględniającą w modelu rok, dzień w sezonie, godzinę po wschodzie słońca, populację (miejska i leśna), poziom natężenia hałasu, wielkość repertuaru danego samca oraz obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie. Testowane zmienne – tempo śpiewu, liczba powtórzeń strof w serii oraz czas trwania serii śpiewu – zostały poddane transformacji logarytmicznej po której uzyskały rozkład normalny.

Zmienna	Model	$\beta$	SE	Beta	t	p
Tempo śpiewu	Stała	0,812	0,024		33,276	<0,001
	Repertuar	0,057	0,007	0,545	7,967	<0,001
	Dzień w sezonie	-0,001	<0,001	-0,256	-3,739	<0,001
Strofy w serii	Stała	1,362	0,057		23,83	<0,001
	Repertuar	-0,183	0,022	-0,606	-8,165	<0,001
Czas trwania serii śpiewu	Stała	2,366	0,058		40,824	<0,001
	Repertuar	-0,226	0,023	-0,680	-9,954	<0,001

## DYSKUSJA

Mimo iż różnice w poziomie natężenia hałasu między populacją miejską oraz leśną były istotne, nie stwierdzono międzypopulacyjnych różnic w charakterystyce śpiewu zięby. Czas trwania serii śpiewu oraz liczba powtórzeń strof w serii śpiewu nie różniły się między osobnikami z obu populacji, oraz nie były one skorelowane z poziomem hałasu. Aby w zupełności wykluczyć wykorzystanie nadmiarowości przez zięby śpiewające w warunkach hałasu antropogenicznego, należałoby między innymi sprawdzić, czy zięby nie zwiększają aktywności wokalne, jak było to zaobserwowane u kulczyka *Serinus serinus* (Díaz et al. 2011) oraz kosa (Sierro et al. 2017). Inny przykład wykorzystania nadmiarowości śpiewu może być związany ze zwiększeniem liczby powtórzeń sylab w strofie (Hamao et al. 2011; Ríos-Chelén et al. 2013; Lenke i La 2014). Mimo iż nie było to bezpośrednio analizowane, można założyć iż samce zięby nie modyfikowały liczby sylab w swoich strofach. W przeciwnym wypadku dałoby się zaobserwować istotne różnice w czasie trwania strofy w zależności od populacji bądź poziomu natężenia hałasu, co nie miało miejsca. Sama zmiana czasu trwania strofy może być zależna od wielu czynników, np. plastyczności wokalne. Badania wskazują iż niektóre gatunki mogą wydłużać swoją

strofę (Francis et al. 2011; Ríos-Chelén et al. 2013), inne natomiast ją skracają (Francis et al. 2011; McCarthy et al. 2013) podczas śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem. Istnieje również trzecia grupa gatunków która śpiewając w warunkach podwyższonego hałasu nie modyfikuje czasu trwania strofy (Gross et al. 2010; Hanna et al. 2011).

Uzyskane wyniki dotyczące nadmiarowości sygnałów odbiegają od tych z pracy Brumma i Slatera (2006). W owej pracy autorzy nie sprawdzili jednak, czy czas trwania serii śpiewu nie jest zależny od innych parametrów śpiewu. Owe zagadnienie, przy znacznie większej próbie samców, przeanalizowano dopiero na potrzeby kolejnej pracy, jednak autorzy nie byli w stanie wytłumaczyć uzyskanych różnic w tempie śpiewu między samcami (Brumm et al. 2009). Wyniki w obu wymienionych pracach (Brumm i Slater 2006; Brumm et al. 2009) mogły natomiast być efektem zmienności geograficznej śpiewu, gdyż samce zięb były nagrywane na obszarze całej Szkocji. Dodatkowo, ostatnie prace wskazują, iż czas trwania serii śpiewu może być wykorzystywany do zwabienia potencjalnej partnerki (Farrell et al. 2012) bądź podczas interakcji między samcami (Rivera-Cáceres et al. 2011). W związku z tym, ograniczanie czasu trwania serii śpiewu tylko do czynników związanych z hałasem może być mylące.

Analiza parametrów śpiewu nie wykazała żadnych różnic między ziębami z miejskiej oraz leśnej populacji. Badania dotyczące komunikacji dźwiękowej u ptaków żyjących w środowisku zanieczyszczonym hałasem wskazują, iż niektóre gatunki modyfikują parametry śpiewu takie jak np. tempo (Montague et al. 2012). Aczkolwiek tutaj, tak jak w przypadku czasu trwania strofy, dużą rolę może odgrywać plastyczność wokalna bądź zmienność osobnicza śpiewu, na co wpływać może między innymi środowisko które ptaki zamieszkują (Slabbekoorn i Smith 2002). Co więcej, badania przeprowadzone w ostatnich latach wykazują, iż reakcje ptaków na hałas naturalny oraz antropogeniczny mogą być różne (Gough et al. 2014; Lenske i La 2014). Również sam hałas jest czynnikiem dość zmiennym, różniącym się np. w natężeniu czy częstotliwości, co może w inny sposób wpływać na różne aspekty komunikacji dźwiękowej ptaków (Luther i Gentry 2013). Dlatego też relacja między hałasem a parametrami śpiewu ptaków może być bardzo specyficzna w odniesieniu do konkretnego gatunku oraz siedliska w którym występuje.

Mimo iż nie udało się zaobserwować istotnych różnic w śpiewie zięb z populacji miejskiej i leśnej oraz w odniesieniu do natężenia hałasu antropogenicznego,

okazało się że istnieją pewne istotne zależności między parametrami śpiewu. Zięby posiadające większy repertuar śpiewały szybciej oraz częściej zmieniały typ strofy. Czas trwania serii śpiewu był krótszy, a liczba powtórzeń strof w serii mniejsza niż u samców śpiewających z uboższym repertuarem. Wyniki te są spójne z *anti-exhaustion hypothesis* (Lambrechts i Dhondt 1988) i różnią się od wyników poprzednich badań, w których powyższa hipoteza była testowana na ziębach, jednak autorzy nie znaleźli wystarczających dowodów na jej poparcie (Brumm et al. 2009). Również wcześniejsze badania, podczas których próbowano zidentyfikować mechanizmy wywołujące zmianę między typami śpiewu u zięby, nie zapewniły wystarczających dowodów na poparcie *anti-exhaustion hypothesis* (Riebel i Slater 1999). Uzyskane wyniki pokazały również, iż tempo śpiewu spadało wraz z postępem sezonu, co potwierdzają wcześniejsze badania (Hanski i Laurila 1993). Autorzy tej pracy wykazali, iż samce zięby śpiewały intensywniej przed sparowaniem oraz po utracie partnerki. Sugeruje to, iż tempo śpiewu odgrywa istotną rolę podczas pozyskiwania partnera do rozrodu.

Badacze śpiewu ptaków od dawna wysuwają hipotezy starające się wyjaśnić pochodzenie oraz funkcję repertuarów. Uzyskane wyniki wskazują, iż przełączanie między różnymi typami strof jest istotne do utrzymania wysokiego tempa śpiewu. Jest to ważny sygnał w odniesieniu do doboru płciowego, gdyż podkreśla kondycję samca. Może to być szczególnie korzystne u gatunków posiadających małe repertuary. Szybsze tempo śpiewu oraz częstsze przełączanie się między różnymi typami strof pozwala samcom w krótszym czasie zaprezentować swój repertuar, który może świadczyć o ich jakości (np. Bell et al. 2004; Kipper et al. 2006).

Podsumowując, wyniki zaprezentowane w Rozdziale I pokazały, iż śpiew zięby nie różni się między miejską i leśną populacją, które narażone są na różny poziom natężenia hałasu antropogenicznego. Zaobserwowano jednak pewne różnice we współdzieleniu typów strof między populacjami, co należałoby przetestować w przyszłych badaniach. Miejskie zięby narażone na hałas antropogeniczny nie wykazywały większej nadmiarowości sygnałów w porównaniu do zięb śpiewających w naturalnych hałaśliwych siedliskach (Brumm i Slater 2006). Uzyskane wyniki przedstawiają ciekawe zależności między wielkością repertuaru a innymi parametrami jak tempo śpiewu, czas trwania serii śpiewu czy liczba powtórzeń strof w serii śpiewu. Samce śpiewające z większym repertuarem śpiewały szybciej dzięki częstszemu przełączaniu się między różnymi typami śpiewu, co potwierdza założenia *anti-exhaustion hypothesis* (Lambrechts i Dhondt 1988).

Niemniej jednak, funkcja wielu parametrów śpiewu zięby nadal pozostaje nie w pełni zrozumiana, mimo iż śpiew tego gatunku jest stosunkowo prosty i ciągle intensywnie badany. Dlatego w ramach dalszych badań należałoby przeanalizować związki między charakterystyką i zmiennością śpiewu, a jakością jego nadawcy.

## **ROZDZIAŁ II**

### **Odpowiedź terytorialnych samców zięby na różny czas trwania serii śpiewu**

## WSTĘP

Ptaki posiadające repertuar wykorzystują różne strategie śpiewu. Z jednej strony mamy grupę gatunków śpiewającą z tzw. *immediate variety*, u których następujące po sobie strofy należą do innego typu. Natomiast większość z lepiej zbadanych gatunków (np. bogatka czy zięba) śpiewa z tzw. *eventual variety*, powtarzając kilkakrotnie strofę danego typu przed zmianą na inny. Mimo wielu badań nad śpiewem, nie w pełni rozumiemy jakie czynniki przyczyniły się do wyewoluowania tych strategii oraz jakie są bezpośrednie przyczyny decydujące o przełączaniu się bądź nie na śpiewanie innym typem strofy z repertuaru (Catchpole i Slater 2008).

Niektórzy badacze wskazują na istotną rolę, jaką w śpiewie ptaków odgrywa sama zmiana typów strof. Według *anti-habituation hypothesis* (Hartshorne 1956) zapobiega ona przyzwyczajeniu się odbiorcy do sygnału nadawcy, którymi mogą być sąsiadujące terytorialne samce. Natomiast szerzej opisana w poprzednim Rozdziale *anti-exhaustion hypothesis* (Lambrechts i Dhondt 1988) sugeruje, iż zmiana między typami strofy zapobiega zmęczeniu mięśni odpowiedzialnych za produkcję śpiewu. Co więcej, szybsze przełączanie między typami strof jest sygnałem agresji podczas interakcji terytorialnych samców (Kramer i Lemon 1983; Horn i Falls 1991; Searcy et al. 2000). Aczkolwiek w przypadku epoletnika krasnoskrzydłego *Agelaius phoeniceus* (Searcy i Yasukawa 1990) oraz pasówki śpiewnej (Nielsen i Vehrencamp 1995) zaobserwowano odwrotną tendencję. Intensywność przełączania między typami strof może być sygnałem dla potencjalnych partnerek oceniających jakość nadawcy na podstawie wielkości repertuaru, gdyż samce które częściej przełączają się między typami strof są w stanie w krótszym czasie zaprezentować swój cały repertuar śpiewu. Część badań wskazuje na powiązanie wielkości repertuaru z jakością samca. U pasówki śpiewnej zaobserwowano pozytywną korelację między wielkością repertuaru i wagą piskląt (Grunst i Grunst 2014) oraz wiekiem samca (Searcy et al. 1985), a samce słowika rdzawego karmiły potomstwo częściej gdy posiadały większy repertuar (Bartsch et al. 2015). Natomiast w przypadku kosa nie wykazano, aby nagrania różniące się wielkością repertuaru wyzwały u terytorialnych samców inną reakcję (Hesler et al. 2011). Sugeruje to, iż obie płcie mogą kierować się różnymi parametrami śpiewu podczas oceny jakości samca.

Powyższe przykłady pokazują, że rola zmiany między typami strof w trakcie śpiewu nie jest jednoznaczna, może różnić się między gatunkami oraz podczas komunikacji między osobnikami obu płci (Catchpole i Slater 2008). Również informacja którą dana płeć „odczytuje” ze śpiewu terytorialnego samca może być inna. W przypadku samic są to najczęściej parametry powiązane z jakością samca (np. Gil 1998; Nolan i Hill 2004) lub terytorium które zajmuje (np. Radesäter i Jakobsson 1989; Reijnen i Foppen 1994). Badania pokazały, iż w przypadku kapturki *Sylvia atricapilla* tempo śpiewu niesparowanych samców niesło informację o jakości terytorium które zajmowały (Hoi-Leitner et al. 1995). Natomiast samce na podstawie śpiewu muszą zlokalizować nadawcę, określić jego jakość oraz motywację do obrony terytorium i/lub partnerki. W tym wypadku śpiew jest pierwszą linią obrony i minimalizuje konsekwencje potyczek między rywalami (Catchpole i Slater 2008). U niektórych gatunków powyższe informacje mogą być odczytane na podstawie tych samych parametrów śpiewu, jednak dotychczasowe badania pokazują, że zazwyczaj jest inaczej (Collins 2004).

Śpiewanie w trybie *eventual variety* wydaje się mieć dużą zaletę podczas komunikacji w niekorzystnych warunkach środowiska bądź na duże dystanse. Wielokrotne powtórzenie sygnału może uczynić go bardziej wykrywalnym i ułatwić prawidłowe – z perspektywy nadawcy – odczytanie zawartej w nim informacji (Wiley i Richards 1982). Owe zjawisko nadmiarowości sygnałów zostało opisane dla pingwinów królewskich (Lengagne et al. 1999) oraz żarków rubinowych (Ríos-Chelén et al. 2013), podczas komunikacji w środowisku z wysokim poziomem hałasu naturalnego oraz antropogenicznego. Również szkockie zięby śpiewające w sąsiedztwie górskich potoków generujących hałas wykazywały nadmiarowość sygnałów poprzez wydłużanie serii śpiewu (Brumm i Slater 2006). W Rozdziale I starałem się opisać podobne zachowanie u miejskich zięb, śpiewających w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Okazało się jednak, że nie hałas, lecz wielkość repertuaru wpływała istotnie na czas trwania serii śpiewu, a szybsze przełączanie się między typami śpiewu było związane z wyższym tempem śpiewu i z większym repertuarem. Można więc założyć, że szybsze przełączanie typów śpiewu może wiarygodnie wskazywać na jakość samca. Uzyskane wyniki sugerują, iż informacja zakodowana w liczbie strof tego samego typu w serii może być skierowana zarówno do rywali podczas obrony terytorium, jak i przy poszukiwaniu potencjalnych partnerek.

Wcześniejsze badania eksperymentalne przeprowadzone na ziębie sugerują, iż czas trwania serii śpiewu warunkuje pewnego rodzaju odgórny limit czasowy, który zmienia się wraz z motywacją samca (Riebel i Slater 1999). W tym przypadku autorzy zaobserwowali, iż długość serii śpiewu nie była zależna od tempa śpiewu, którego wzrost przekładał się na większą liczbę powtórzeń strof w serii, co jest zaprzeczeniem występowania mechanizmu odliczającego kolejne strofy do zakończenia serii śpiewu. Kolejne badania pokazały, iż wydłużanie czasu trwania serii śpiewu może świadczyć o większej motywacji śpiewającego samca. Okazało się bowiem, że reakcją na playback złożony z jednego typu strofy było wydłużanie czasu trwania serii śpiewu przez testowanego terytorialnego samca (Riebel i Slater 2000). Zięby nie dopasowują również typu strof do tych, odtwarzanych w ramach playbacku, co przeważnie skutkowałoby natychmiastowym przełączeniem się na inny typ strofy i skróceniem serii śpiewu (Marler 1956; Hinde 1958; Slater 1981). Biorąc pod uwagę wcześniejsze badania oraz wyniki uzyskane w Rozdziale I, należałoby odpowiedzieć na fundamentalne pytanie dotyczące roli czasu trwania serii śpiewu oraz intensywności przełączania się między typami strof podczas interakcji między samcami, gdyż uzyskane wyniki sugerują, iż mogą one świadczyć o jakości samca.

Celem tej części rozprawy było uzyskanie odpowiedzi na dwa pytania:

- (1) Czy czas trwania serii śpiewu wyzwała różne reakcje u terytorialnych samców zięby?
- (2) Czy liczba powtórzeń strof w serii sprawia, iż nadawca sygnału jest lepiej wykrywalny w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym?

Aby odpowiedzieć na powyższe pytania przeprowadziłem eksperymenty z użyciem playbacku na terytorialnych samcach zięby, zamieszkujących środowisko zanieczyszczone hałasem antropogenicznym. Jeśli czas trwania serii śpiewu, bądź powiązana z nią intensywność przełączania się między typami strof jest faktycznie wykorzystywana przez samce w celu oceny jakości nadawcy, spodziewam się zaobserwować różne reakcje terytorialnych samców na specjalnie przygotowane nagrania śpiewu zięby. Przewiduję, że wkroczenie w terytorium samca intensywnie przełączającego się między typami strof może stanowić większe zagrożenie dla właściciela terytorium. Istotna tutaj może również być motywacja właściciela terytorium (którego wskaźnikiem może być intensywność śpiewu zarejestrowana przed eksperymentem), gdzie samce bardziej zmotywowane będą reagować szybciej i/lub mocniej na playback. Odpowiedź na wkroczenie rywala może też być modyfikowana przez hałas środowiska poprzez zaburzenie percepcji przełączania się między

typami śpiewu. Ponieważ śpiew ptaków jest sygnałem wielowymiarowym, odnoszę się również do możliwych relacji między parametrami odtwarzanych strof a reakcją testowanych samców.

## **METODY**

### **Przygotowanie nagrań**

Podczas eksperymentów wykorzystałem strofy zięby nagrane w sezonach 2012-2015 (szczegóły nagrywania śpiewu znajdują się w Rozdziale I). Z próby ponad 140 samców uzyskałem 36 strof wysokiej jakości, należących do różnych typów oraz pochodzących od innych osobników. Dla wszystkich wyselekcjonowanych strof przeznaczonych do wykorzystania w eksperymentach wykonałem następujące pomiary, w celu kontroli ich potencjalnego wpływu na reakcje testowanych samców: czas trwania strofy (s), czas trwania frazy inicjalnej (s), czas trwania frazy terminalnej (s), liczba fraz trylu, liczba typów sylab w frazie terminalnej, minimalna częstotliwość frazy inicjalnej (kHz), maksymalna częstotliwość frazy inicjalnej (kHz), minimalna częstotliwość frazy terminalnej (kHz), maksymalna częstotliwość frazy terminalnej (kHz). Wszystkie strofy zostały przefiltrowane (filtr górnoprzepustowy: 1,0 kHz, filtr dolnoprzepustowy: 10,0 kHz) a natężenie dźwięku (ang. *sound pressure level*, SPL) ustalono na naturalnym dla zięby poziomie 85 dB ( $\pm 1$  dB) w odległości 1 metra od głośnika. Wartość ta została wybrana na podstawie dostępnych danych literaturowych (Brumm i Ritschard 2011). Wykorzystując wyselekcjonowane strofy utworzyłem 3-minutowe nagrania złożone z osiemnastu strof, z 7 sekundowymi odstępami między kolejnymi strofami oraz tempem śpiewu wynoszącym około 6,5 strof na minutę. Na każde nagranie przypadają dwa różne typy śpiewu które były dobierane losowo, aby uniknąć efektu pseudoreplikacji danych. Nagrania zostały utworzone w dwóch wariantach, różniących się liczbą powtórzeń strof danego typu w serii, co przekładało się na inną liczbę przełączeń między seriami śpiewu. W wariacie krótkim nagrania seria śpiewu zawierała 3 powtórzenia strofy danego typu (zabieg krótki, K), natomiast w wariacie długim 9 powtórzeń (zabieg długi, D). W ten sposób nagranie zabiegu krótkiego zawierało sześć serii śpiewu oraz pięć przełączeń między nimi, a nagranie zabiegu długiego dwie serie śpiewu z jednym przełączeniem. Nagrania zostały następnie umieszczone w pamięci urządzenia Samsung Galaxy Xcover 3

(Samsung, Seoul, Korea Południowa) które łączyło się bezprzewodowo przy pomocy technologii Bluetooth z głośnikiem UE Boom (Logitech, Lausanne, Szwajcaria).

### **Procedura eksperymentów**

Ekspertymenty typu playback przeprowadziłem w parkach i lasach miasta Białystok (współrzędne centrum obszaru badawczego: N53.129186, E23.165154) położonych przy głównych szlakach komunikacyjnych. Ekspertymenty były wykonywane w sezonach 2016 oraz 2017 między 22 kwietnia a 6 maja, i w godzinach od 6:30 do 10:30. Aby wykluczyć możliwość wielokrotnego testowania konkretnego samca ekspertymenty były przeprowadzane w danej lokalizacji tylko na jednym samcu. Łącznie udało się przeprowadzić ekspertymenty na 30 ziębach, po 15 samców na każdy zabieg.

Wcześniejsze badania pokazały, iż terytorialne zięby reagują słabiej na strofy które znają (Slater 1981). Owa zdolność do odróżnienia śpiewu sąsiada od obcego samca (ang. *neighbour – stranger discrimination*; Lambrechts i Dhondt 1995) została zaobserwowana u wielu gatunków jak pasówka śpiewna (Harris i Lemon 1976) czy ortolan (Skierczyński et al. 2007). Z tego powodu lokalizacja miejsca ekspertymentów była oddalona o około 450 km od populacji, z której pochodziły nagrania. Zapewniło to z dużym prawdopodobieństwem, iż testowane zięby nie miały wcześniej kontaktu z samcami od których pochodziły strofy, aczkolwiek nie należy się jednak spodziewać występowania efektu lokalnego dialektu (Slater i Ince 1982). Badania dotyczące zmienności geograficznej śpiewu zięby wykazały, iż jego zróżnicowanie w obrębie, jak i między populacjami jest dość wysokie (Slater et al. 1984). Nauka typów strof od innych osobników odbywa się w sposób losowy (Slater et al. 1980), aczkolwiek występuje preferencja do nie kopiowania strof od sąsiadujących samców (Lachlan i Slater 2003). Dodatkowo, obie populacje leżą w centrum zasięgu geograficznego i nie są narażone na kulturową transmisję śpiewu wpływającą na ewolucję dialektów (Marler i Tamura 1964), co obserwuje się w przypadku izolowanych populacji zięby (Lynch i Baker 1994, Lachlan i Slater 2003). U gatunków u których występują dialekty, terytorialne samce mogą nie reagować na strofy należące do innego dialektu (Osiejuk et al. 2007). W przypadku białostockiej populacji wszystkie samce reagowały na wielkopolskie strofy.

Rozpoczęcie ekspertymentu było poprzedzone obserwacją zachowania wytypowanego samca oraz innych samców w okolicy. Ekspertymenty były przeprowadzane jedynie z samcami, których terytoria nie sąsiadowały bezpośrednio z terytoriami innych zięb.

Obserwacja pozwoliła również określić główne miejsca wykorzystywane do śpiewu przez testowanego samca, na podstawie których wytypowałem dwie lokalizacje w centrum terytorium do umieszczenia głośnika, z którego odtwarzany był playback. Głośnik był ustawiony na statywie (1,5 m nad ziemią) w taki sposób, aby testowany samiec miał co najmniej trzy miejsca w promieniu 0-5 m od głośnika na których mógłby wylądować podczas trwania eksperymentu. Były to krzewy, duże, połamane konary leżące w podszycie oraz drzewa z niskimi konarami. Dodatkowo, teren został oznaczony ośmioma bambusowymi kijkami, wbitymi w ziemię w czterech kierunkach, w odległości 2 oraz 5 metrów od głośnika. Po przygotowaniu miejsca do eksperymentu oddalałem się na odległość 10-15 m od głośnika, skąd obserwowałem zachowanie samca w trakcie eksperymentu.

Każdy eksperyment składał się z trzech trzyminutowych faz. Podczas pierwszej fazy poprzedzającej (PRE) rejestrowałem naturalne zachowanie samca, który nie usłyszał jeszcze playbacku. Po upływie trzech minut rozpoczynała się faza eksperymentu – tj. odtwarzania śpiewu z głośnika (EXP), która po trzech minutach przechodziła w fazę obserwacji (OBS). Pozwoliło to uzyskać łącznie sześć minut obserwacji zachowania samca zmodyfikowanego przez jeden z dwóch zabiegów. Sekwencja odtwarzania playbacków była losowo przypisana do testowanych samców, pierwszy otrzymał zabieg krótki, drugi zabieg długi, trzeci zabieg krótki, itd. W czasie trwania eksperymentu reakcja dźwiękowa samca była nagrywana przy pomocy mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME67 (Sennheiser, Wedemark, Niemcy) podłączonego do cyfrowego rejestratora Tascam DR680 MKII (TEAC Corporation, Montebello, USA). Dodatkowo, przy pomocy mikrofonu o charakterystyce dookólnej Sennheiser ME62 (Sennheiser, Wedemark, Niemcy) rejestrowałem komentarz głosowy opisujący na bieżąco zachowanie testowanego samca. Nagranie było zapisywane jako dwukanałowe, nieskompresowane formatu PCM WAV z próbkowaniem 48 kHz i rozdzielczością 16 bitów. Ustawienie czasu trwania playbacku oraz zmienne opisujące zachowanie terytorialnego samca podczas eksperymentu były wybrane na podstawie wcześniejszych badań na ziębie (Slater 1981, Slater i Catchpole 1990, Leitao i Riebel 2003, Brumm i Ritschard 2011). Ogółem, na potrzeby dalszej analizy, wziąłem pod uwagę poniższe zmienne charakteryzujące zachowanie testowanego samca przed oraz po rozpoczęciu eksperymentu: (1) opóźnienie pierwszego przelotu (s), (2) opóźnienie podejścia na 5 m do głośnika (s), (3) liczba przelotów podczas fazy PRE, (4) liczba przelotów podczas fazy EXP, (5) liczba przelotów podczas fazy OBS, (6) czas przebywania w promieniu 5 m od głośnika fazy EXP, (7) czas przebywania w promieniu 5 m od głośnika

fazy OBS, (8) opóźnienie pierwszej strofy po rozpoczęciu fazy EXP (s), (9) liczba strof podczas fazy PRE, (10) liczba strof po rozpoczęciu fazy EXP, (11) liczba głosów podczas fazy PRE, (12) liczba głosów po rozpoczęciu fazy EXP. Zięby posiadają kilka różnych typów głosów, które wykorzystują w zależności od kontekstu. Na potrzeby eksperymentów zdecydowałem się brać pod uwagę tylko jeden typ, zdefiniowany jako agresywny (ang. *buzzing call*), którego odpowiedniki można zaobserwować również u szczygłów *Carduelis carduelis* oraz czyży *Spinus spinus* (Marler 1956). Po zakończeniu każdego eksperymentu wykonywałem pięć pomiarów poziomu natężenia hałasu przy pomocy decybelomierza CHY 650 (zakres: 35–130 dB SPL re 20  $\mu$ Pa; korekcja częstotliwości: A; charakterystyka czasowa: szybka; CHY Firemate Co., Ningbo, Chiny), które były uśredniane na potrzeby dalszej analizy. Do przygotowania playbacków oraz analizy przeprowadzonych eksperymentów wykorzystałem oprogramowanie Raven Pro 1.5 Beta v. 23 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, USA).

### **Analiza statystyczna**

Odpowiedź terytorialnych samców na eksperymenty typu playback ma często charakter wielowymiarowy i różnice między zabiegami mogą być niewykrywalne podczas bezpośredniego porównania konkretnych typów zachowań. Dlatego w celu porównania reakcji samców zastosowałem analizę głównych składowych (ang. *principal component analysis*, PCA). Na potrzeby PCA wybrałem siedem zmiennych na które potencjalnie mógł wpłynąć czas trwania serii śpiewu (Tabela 4). Pomiar rzetelności próby Kaiser–Meyer–Olkina wraz z testem sferyczności Bartletta potwierdził, iż wyjściowy zestaw danych jest odpowiedni do tego typu analizy (McGregor 1992; Tabela 4). Zmienne wyjściowe zostały zredukowane do trzech komponentów: komponent PC1 odnosi się do odpowiedzi wokalnej, komponent PC2 do czasu przebywania w promieniu 5m od głośnika, a komponent PC3 do liczby przelotów testowanego samca (Tabela 4). Następnie zastosowałem uogólniony model liniowy (ang. *generalized linear model*, GLM) do porównania odpowiedzi testowanych samców na zabieg K oraz D. Jako współzmiennie i czynniki użyte podczas analizy statystycznej wykorzystałem: dzień w sezonie, poziom natężenia hałasu, typ zabiegu, liczbę zaśpiewanych strof podczas fazy PRE oraz wielkość repertuaru testowanego samca. Testowane były wszystkie możliwe kombinacje predyktorów, a do wyboru najlepiej dopasowanego modelu wykorzystałem Kryterium Informacyjne Akaikiego, skorygowane dla małych prób ( $AIC_c$ ).

Tabela 4. Wyniki analizy głównych składowych (PCA) opisujących reakcje terytorialnych samców zięb na różne warianty eksperymentu playback zredukowane do trzech komponentów.

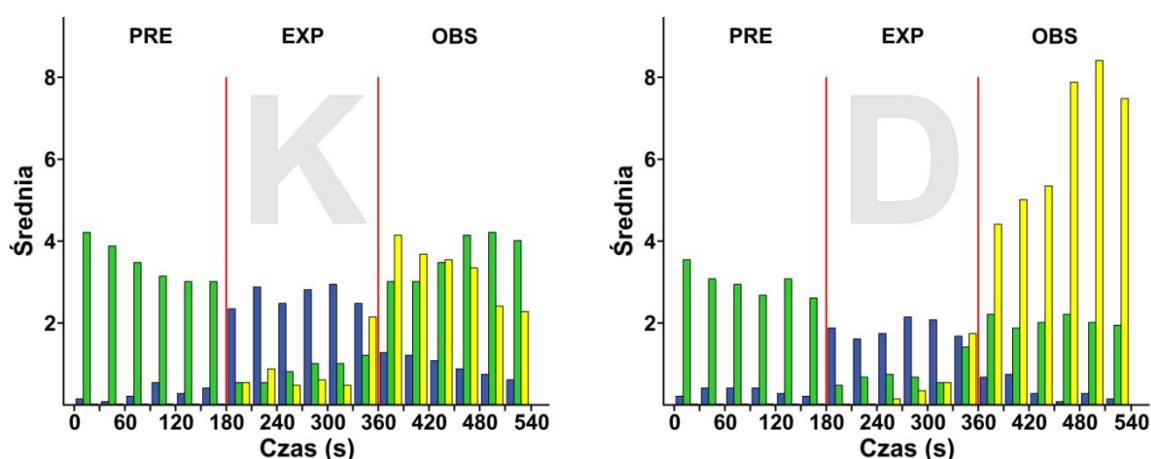
miara Kaiser–Meyer–Olkina	0,593		
test Bartletta	93,693		
<i>df</i>	21		
<i>P</i>	<0,001		
Zmienna	PC1	PC2	PC3
Opóźnienie pierwszej strofy	<b>0,830</b>	0,252	0,216
Liczba strof po rozpoczęciu fazy EXP	<b>-0,918</b>	-0,018	-0,130
Liczba głosów po rozpoczęciu fazy EXP	<b>0,817</b>	0,351	0,140
Liczba przelotów faza EXP	0,235	0,285	<b>0,800</b>
Liczba przelotów faza OBS	0,120	-0,129	<b>0,867</b>
Czas w 5m od głośnika faza EXP	0,071	<b>0,887</b>	0,249
Czas w 5m od głośnika faza OBS	0,405	<b>0,794</b>	-0,247
Wartości własne	3,306	1,408	1,024
% wariancji	47,231	20,113	14,629

Modele były oceniane przy pomocy różnicy wartości  $\Delta AIC_c$ . Była to różnica między najlepszym modelem, charakteryzującym się najniższą wartością  $AIC_c$ , a każdym innym modelem. Na podstawie wartości  $AIC_c$  najlepiej dopasowanych modeli ( $\Delta AIC_c < 2$ ; Richards 2005) obliczyłem miary oceny dopasowania modelu. Współczynnik  $w_i$  (ang. *Akaike weight*) wskazał względną siłę modelu. Wyższe wartości  $w_i$  określają model z lepiej dopasowanymi zmiennymi wyjaśniającymi. Współczynnik ER (ang. *evidence ratio*) porównuje dany model do najlepiej dopasowanego modelu, pokazując ile razy jest od niego gorszy (Symonds i Moussalli 2011). Repertuar testowanego samca był określany na podstawie strof zarejestrowanych przed rozpoczęciem eksperymentu, według metodyki opisanej w Rozdziale I. Przy bezpośrednim porównaniu oryginalnych zmiennych między zabiegami skorzystano z testu U Mann’a-Whitney’a oraz *t*-Studenta. Wszystkie analizy statystyczne były dwustronne i zostały wykonane w programie IBM SPSS Statistics v. 24 (IBM Corp, Chicago, IL, USA). Zgodność z rozkładem normalnym poszczególnych zmiennych została sprawdzona przy pomocy testu Kołmogorowa-Smirnowa.

## WYNIKI

### Ogólna reakcja samców na playback

Podczas fazy PRE testowane samce kontynuowały śpiew, sporadycznie wykonując przeloty w obrębie swojego terytorium. Ich reakcja na rozpoczęcie playbacku była natychmiastowa, przerywały swoje dotychczasowe zachowanie i rozpoczynały zbliżanie się do głośnika. Czas od początku pierwszej strofy playbacku do pierwszego przelotu testowanego samca wyniósł średnio  $10,2 \pm 1,90$  s. Terytorialne samce zwiększały liczbę przelotów w poszukiwaniu „intruza” (test U Manna-Whitneya,  $Z = -6,636$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 30$ ; Rycina 6), natomiast intensywność śpiewu podczas fazy EXP w porównaniu do fazy PRE istotnie spadała (test U Manna-Whitneya,  $Z = -5,558$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 30$ ; Rycina 6). Podczas fazy PRE samce nie wydawały głosów.



Rycina 6. Wykresy przedstawiające różnice w przelotach (niebieski słupek), zaśpiewanych strofach (zielony słupek) oraz wydanych głosach (żółty słupek) między zabiegiem z krótką (K) i długą (D) serią śpiewu. Słupki przedstawiają wartości uśrednione dla testowanych samców w kolejnych 30 sekundach fazy poprzedzającej eksperyment (PRE), fazy eksperymentu (EXP) oraz fazy obserwacji (OBS). Czerwona linia sygnalizuje zakończenie i rozpoczęcie kolejnej fazy eksperymentu.

Wraz z rozpoczęciem fazy OBS samce zmniejszyły liczbę przelotów względem fazy EXP (test U Manna-Whitneya,  $Z = -5,749$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 30$ ), aczkolwiek ich intensywność była ciągle większa niż podczas fazy PRE (test U Manna-Whitneya,  $Z = -3,045$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 30$ ; Rycina 6). Testowane samce zwiększały również liczbę zaśpiewanych strof względem fazy EXP (test U Manna-Whitneya,  $Z = -3,334$ ,  $p = 0,001$ ,  $n = 30$ ) powracając do poziomu

intensywności śpiewu obserwowanego podczas fazy PRE (test U Manna-Whitneya,  $Z = -0,430$ ,  $p = 0,667$ ,  $n = 30$ ; Rycina 6). Podczas fazy OBS natężenie wydawania głosów wzrastało istotnie względem fazy EXP (test U Manna-Whitneya,  $Z = -2,315$ ,  $p = 0,021$ ,  $n = 30$ ; Rycina 6).

### Porównanie odpowiedzi testowanych samców na zabieg K oraz D

Bezpośrednie porównanie oryginalnych zmiennych opisujących zachowanie testowanych samców przed eksperymentem, jak i ich reakcję na zabieg K oraz D wykazało istotną różnicę jedynie w przypadku liczby przelotów podczas fazy OBS (Tabela 5). W tym przypadku samce przelatywały intensywniej podczas zabiegu K. Odpowiedzi samców na zabieg K oraz D różniły się istotnie w przypadku komponentu PC1 (Tabela 6, Rycina 7A), negatywnie skorelowanego z liczbą strof po rozpoczęciu fazy EXP i pozytywnie skorelowanego z liczbą głosów po rozpoczęciu fazy EXP oraz opóźnieniem pierwszej strofy (Tabela 4). Analiza GLM nie wskazała jednak istotnego wpływu rodzaju zabiegu na miary zmiennych zgrupowanych w komponentcie PC1 (Tabela 7). Istotna natomiast okazała się być liczba zaśpiewanych strof przez testowanego samca podczas fazy PRE, na co wskazały cztery najlepiej dopasowane modele GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ; Tabela 7, Rycina 8).

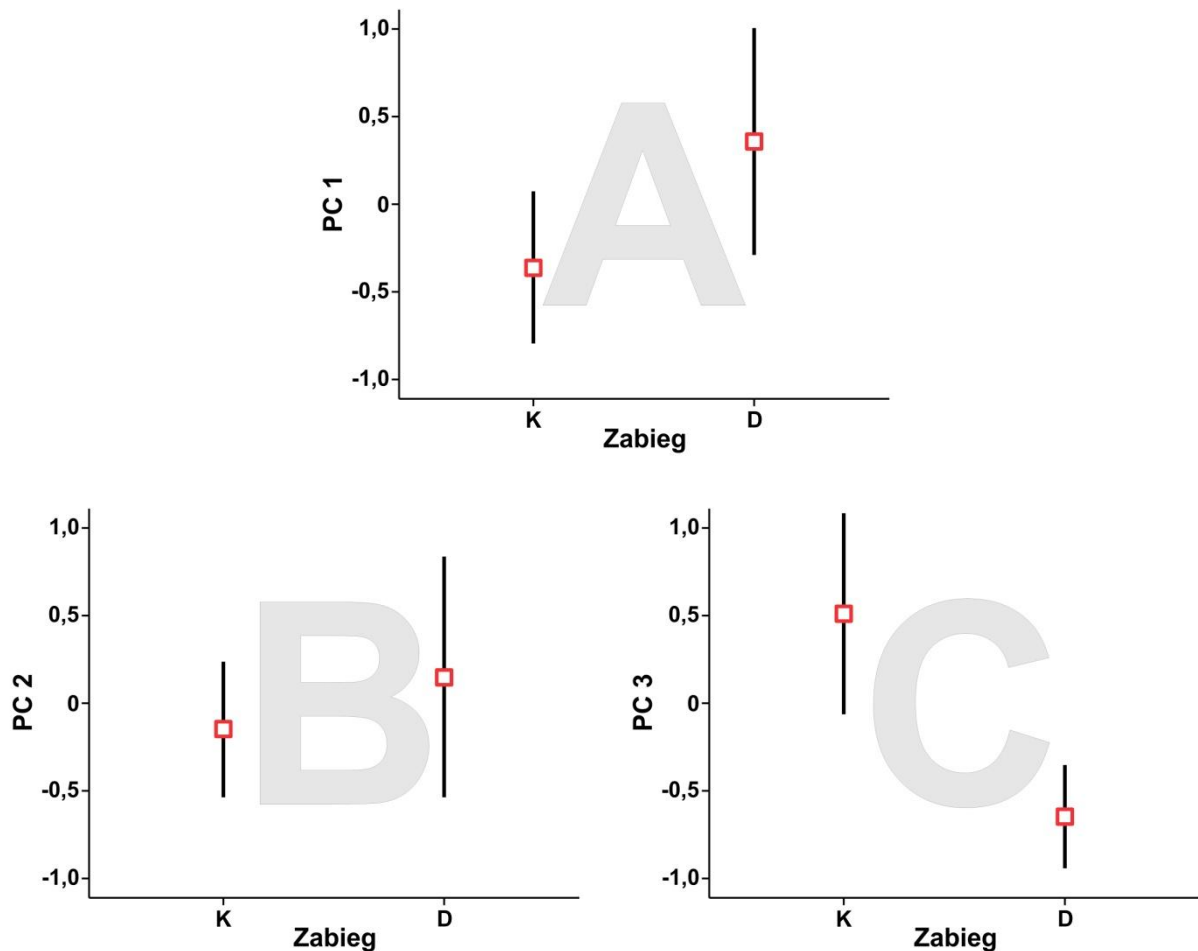
Tabela 5. Różnice w oryginalnych zmiennych przedstawionych jako przedział ufności (95%) dla średniej wartości, opisujących zachowanie testowanych samców przed rozpoczęciem eksperymentu oraz podczas trwania eksperymentu dla zabiegu z krótką (K) oraz długą (D) serią śpiewu. Do porównania zmiennych użyto testu U Manna-Whitneya oraz t-Studenta.

Zmienne	K	D	<i>t</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
Zachowanie samca przed eksperymentem					
Liczba przelotów faza PRE	0,88 – 2,32	0,89 – 2,85		-0,214	0,831
Liczba strof faza PRE	17,37 – 23,96	14,08 – 21,65	1,197		0,241
Zachowanie samca podczas eksperymentu					
Opóźnienie pierwszej strofy	86,43 – 218,68	129,83 – 286,94	-1,166		0,253
Liczba strof faza EXP + OBS	17,73 – 36,81	5,13 – 28,20	1,519		0,140
Liczba głosów faza EXP + OBS	0,96 – 47,84	19,23 – 63,17		-1,286	0,199
Opóźnienie pierwszego przelotu	2,64 – 16,85	6,412 – 14,96		-1,307	0,191
Opóźnienie podejścia na 5 m	0,19 – 98,48	34,12 – 203,31		-1,143	0,253
Czas w 5m od głośnika faza EXP	52,27 – 126,96	55,07 – 135,90		-0,312	0,755
Czas w 5m od głośnika faza OBS	11,43 – 61,30	48,98 – 148,87		-1,391	0,164
Liczba przelotów faza EXP	11,84 – 19,90	8,92 – 13,22		-1,664	0,096
Liczba przelotów faza OBS	3,46 – 8,00	1,56 – 3,64		-2,030	<b>0,042</b>

Osobniki intensywnie śpiewające podczas fazy PRE szybciej wznawiały śpiew po rozpoczęciu eksperymentu. Śpiewały również więcej strof i wydawały mniej głosów niż samce, których śpiew podczas fazy PRE był mniej intensywny.

Tabela 6. Przedział ufności (95%) dla średniej wartości testowanych zmiennych opisanych za pomocą komponentu PC1, PC2 oraz PC3 dla zabiegu z krótką (K) oraz długą (D) serią śpiewu.

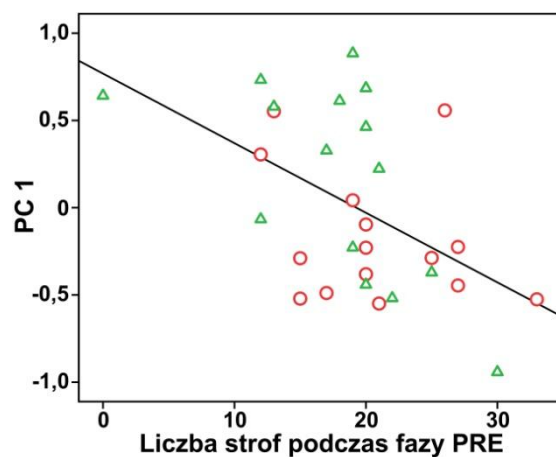
Testowane zmienne	K	D	<i>t</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
PC1 – odpowiedź dźwiękowa	-0,76 – 0,07	-0,28 – 0,96		-2,053	<b>0,040</b>
PC2 – czas w promieniu 5 m	-0,53 – 0,24	-0,54 – 0,84	-0,811		0,424
PC3 – przeloty	0,01 – 1,15	-0,87 – -0,29		-3,422	<b>0,001</b>



Rycina 7. Różnice w odpowiedzi terytorialnych samców na miary komponentu (A) PC1, (B) PC2 oraz (C) PC3 między typami zabiegów (krótka seria śpiewu, K; długa seria śpiewu, D). Dane przedstawione jako średnia wartość wraz z przedziałem ufności (95%).

Tabela 7. Pięć najlepiej dopasowanych uogólnionych modeli liniowych wskazujących czynniki wpływające na miary zmiennych reakcji samców zgrupowane w PC1 na zabieg K oraz D. Zmienne: rodzaj zabiegu, ZABIEG; liczba strof zaśpiewanych podczas fazy PRE, STROFY; repertuar testowanego samca, REPERTUAR; dzień w sezonie, DZIEŃ.

$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER	Czynnik	$\beta$	SE	P
0,00	0,26		Stała	1,618	0,4745	0,001
			ZABIEG	-0,489	0,3027	0,106
			STROFY	-0,071	0,0239	<b>0,003</b>
0,12	0,24	1,06	Stała	1,537	0,4920	0,002
			STROFY	-0,080	0,0243	<b>0,001</b>
0,42	0,21	1,23	Stała	0,887	0,6497	0,172
			REPERTUAR	0,291	0,1980	0,142
			STROFY	-0,082	0,0235	<b>&lt;0,001</b>
0,55	0,20	1,32	Stała	0,306	0,7239	0,673
			ZABIEG	0,232	0,1467	0,113
			REPERTUAR	0,273	0,1905	0,152
			STROFY	-0,074	0,0231	<b>0,001</b>
2,06	0,09	2,80	Stała	1,104	0,6928	0,111
			DZIEŃ	-0,031	0,0445	0,487
			ZABIEG	0,237	0,1505	0,115
			STROFY	-0,071	0,0237	<b>0,003</b>



Rycina 8. Zależność między intensywnością śpiewu podczas fazy PRE a miarą zmiennych zgrupowanych w PC1. Długa seria śpiewu, trójkąt; krótka seria śpiewu, koło.

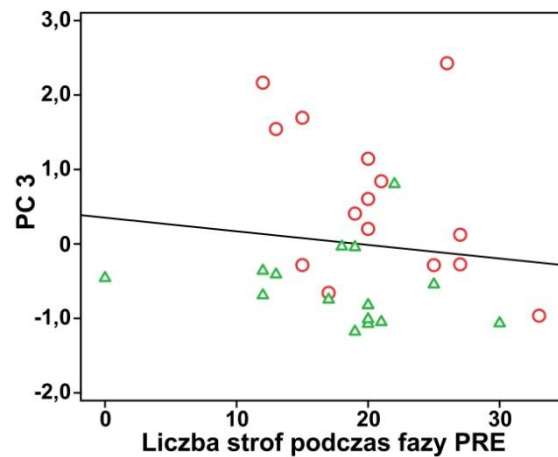
Różnica w odpowiedzi samców między zabiegami była również zaobserwowana w przypadku komponentu PC3 (Tabela 6, Rycina 7c), który był pozytywnie skorelowany z liczbą przelotów podczas fazy EXP i OBS (Tabela 4). W tym przypadku cztery najlepiej dopasowane modele ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazały istotny wpływ zabiegu oraz liczby zaśpiewanych strof przez testowanego samca podczas fazy PRE na miary zmiennych zgrupowanych w PC3 (Tabela 8). Terytorialne samce reagowały znacznie intensywniej na zabieg K poprzez zwiększoną liczbę przelotów podczas fazy EXP i OBS w porównaniu do samców, które otrzymały zabieg D. Liczba przelotów podczas fazy EXP i OBS była również zależna od intensywności śpiewu podczas fazy PRE, gdzie samce śpiewające więcej strof reagowały mniejszą liczbą przelotów (Rycina 9).

Tabela 8. Pięć najlepiej dopasowanych uogólnionych modeli liniowych wskazujących czynniki wpływające na miary zmiennych zgrupowanych w PC3 na zabieg K oraz D. Zmienne: rodzaj zabiegu, ZABIEG; liczba strof zaśpiewanych podczas fazy PRE, STROFY; repertuar testowanego samca, REPERTUAR; dzień w sezonie, DZIEŃ.

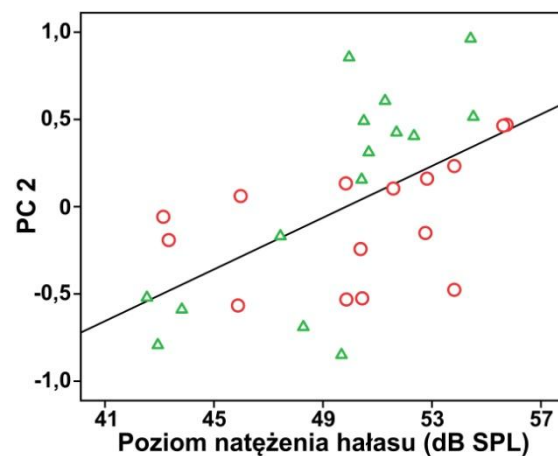
$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER	Czynnik	$\beta$	SE	P
0,00	0,29		Stała	1,424	0,6673	0,033
			ZABIEG	-0,649	0,1352	< <b>0,001</b>
			REPERTUAR	0,295	0,1756	0,093
			STROFY	-0,043	0,0213	<b>0,045</b>
0,16	0,27	1,08	Stała	2,049	0,5795	<0,001
			ZABIEG	-0,636	0,1412	< <b>0,001</b>
			STROFY	-0,040	0,0222	0,070
0,90	0,19	1,57	Stała	1,158	0,3244	<0,001
			ZABIEG	-0,579	0,1451	< <b>0,001</b>
1,24	0,16	1,86	Stała	0,534	0,5315	0,315
			ZABIEG	-0,588	0,1403	< <b>0,001</b>
			REPERTUAR	0,271	0,1866	0,146
2,37	0,09	3,27	Stała	1,192	0,7725	0,123
			DZIEŃ	0,024	0,0412	0,558
			ZABIEG	-0,645	0,1346	< <b>0,001</b>
			REPERTUAR	0,324	0,1812	0,074
			STROFY	-0,043	0,0212	<b>0,042</b>

Miary zmiennych zgrupowane w PC2, pozytywnie skorelowanym z czasem przebywania testowanego samca w promieniu 5m od głośnika podczas fazy EXP i OBS (Tabela 4), nie różniły się istotnie między zabiegiem K i D (Tabela 6, Rycina 7B). Najlepiej dopasowane modele GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wykazały natomiast istotny wpływ poziomu natężenia hałasu na komponent PC2. Okazało się, iż samce zajmujące terytoria w bardziej

hałaśliwych lokalizacjach spędzały więcej czasu w promieniu 5 m od głośnika podczas fazy PRE i OBS, niezależnie od zabiegu (Tabela 9, Rycina 10). Wyższe natężenie poziomu hałasu powodowało również nieznacznie szybszą reakcję na playback w przypadku opóźnienia pierwszego przelotu ( $r_s = -0,312$ ,  $p = 0,015$ ,  $n = 30$ ), oraz opóźnienia podejścia na 5 m do głośnika ( $r_s = -0,302$ ,  $p = 0,019$ ,  $n = 30$ ).



Rycina 9. Zależność między intensywnością śpiewu podczas fazy PRE a miarą zmiennych zgrupowanych w PC3. Długa seria śpiewu, trójkąt; krótka seria śpiewu, koło.



Rycina 10. Zależność między poziomem natężenia hałasu a miarą zmiennych zgrupowanych w PC2. Długa seria śpiewu, trójkąt; krótka seria śpiewu, koło.

Tabela 9. Pięć najlepiej dopasowanych uogólnionych modeli liniowych wskazujących czynniki wpływające na miary zmiennych zgrupowanych w PC2 na zabieg K oraz D. Zmienne: poziom natężenia hałasu, HAŁAS; rodzaj zabiegu, ZABIEG; repertuar testowanego samca, REPERTUAR; dzień w sezonie, DZIEŃ.

$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER	Czynnik	$\beta$	SE	P
0,00	0,33		Stała	-8,201	1,9098	<0,001
			HAŁAS	0,156	0,0371	<b>&lt;0,001</b>
			ZABIEG	0,224	0,1420	0,114
0,01	0,33	1,00	Stała	-7,385	1,9133	<0,001
			HAŁAS	0,148	0,0383	<b>&lt;0,001</b>
1,94	0,12	2,64	Stała	-6,802	2,0863	0,001
			DZIEŃ	-0,031	0,0460	0,500
			HAŁAS	0,141	0,0396	<b>&lt;0,001</b>
2,10	0,11	2,86	Stała	-7,946	1,9344	<0,001
			HAŁAS	0,156	0,0368	<b>&lt;0,001</b>
			ZABIEG	0,229	0,1411	0,105
			REPERTUAR	-0,124	0,1862	0,507
2,27	0,11	3,10	Stała	-7,730	2,1016	<0,001
			DZIEŃ	-0,023	0,0446	0,599
			HAŁAS	0,150	0,0386	<b>&lt;0,001</b>
			ZABIEG	0,216	0,1422	0,129

Kontrola potencjalnego wpływu parametrów strof wchodzących w skład playbacków na reakcje samców wskazała jedynie słabą korelację między komponentem PC1 a czasem trwania strofy ( $r_s = 0,392$ ,  $p = 0,032$ ,  $n = 30$ ) oraz czasem trwania frazy inicjalnej ( $r_s = 0,412$ ,  $p = 0,024$ ,  $n = 30$ ).

## DYSKUSJA

Przeprowadzone eksperymenty pokazały, że playback różniący się czasem trwania serii śpiewu wyzwała odmienne odpowiedzi u terytorialnych samców. Odtworzenie krótkiej serii śpiewu istotnie zwiększało intensywność przelotów w porównaniu do serii długiej. Zróżnicowanie liczby przelotów w reakcji na playback było obserwowane podczas wcześniejszych badań na ziębie (Brumm i Ritschard 2011), oraz u innych gatunków (np. u ortolana; Skierczyński i Osiejuk 2010; Osiejuk 2014). Odpowiedź terytorialnych samców na różny czas trwania serii śpiewu była wcześniej badana na wojaku żółtogardłym *Sturnella neglecta*, u którego krótki czas trwania serii śpiewu powodował wzrost

intensywności przelotów (Horn i Falls 1988). W przypadku odpowiedzi dźwiękowej terytorialne zięby reagowały silniej śpiewem na zabieg K. Natomiast zabieg D powodował intensyfikację wydawania głosów. Odpowiedź dźwiękowa, opisana przy pomocy komponentu PC1, pokrywa się z zaobserwowaną u innych gatunków, np. u ortolana (Osiejuk et al. 2007; Osiejuk 2014), gdzie terytorialne samce w reakcji na playback przestają śpiewać i rozpoczynają wydawać głosy. Analiza relacji między parametrami odtwarzanych strof a reakcją testowanych samców wykazała istotny wpływ czasu trwania strofy oraz frazy inicjalnej na odpowiedź dźwiękową terytorialnych samców. Potwierdza to wcześniejsze obserwacje podczas których zarówno samce, jak i samice zięby reagowały mocniej na strofy zawierające więcej fraz tryłu, co jest powiązane z czasem trwania strofy oraz fazy inicjalnej. W tym wypadku wyższa złożoność strofy może sugerować jakość samca, co może oznaczać większe zagrożenie dla rywali i jednocześnie być preferowane przez samice (Leitão et al. 2006).

Powyższe wyniki wskazują, iż długość serii śpiewu u zięby niesie informację dla odbiorcy sygnału, którym w tym przypadku był terytorialny samiec. W Rozdziale I pokazałem, że szybsze przełączanie się między typami śpiewu jest związane z wyższym tempem śpiewu oraz większym repertuarem, co może świadczyć o jakości samca. Równocześnie, szybsze przełączanie między typami strof było wcześniej opisane jako sygnał agresji (Kramer i Lemon 1983; Horn i Falls 1991; Searcy et al. 2000), gdzie terytorialne samce pasówki śpiewnej czy strzyżyka karolińskiego *Thryothorus ludovicianus* reagowały agresywniej na playback charakteryzujący się większą intensywnością przełączania między typami strof (Stoddard et al. 1988; Vehrencamp 2000). Sugeruje to, iż tempo przełączania między typami śpiewu może wiarygodnie wskazywać na jakość i/lub motywację samca. Należy się więc spodziewać, iż lepsze i bardziej zmotywowane samce będą przełączać się częściej.

Okazuje się jednak, iż w przypadku reakcji na intruza istotną rolę odgrywa również motywacja właściciela terytorium, co wskazały najlepiej dopasowane GLM w przypadku komponentu PC1 oraz PC3. Wskaźnikiem motywacji testowanego samca była w tym przypadku zarejestrowana przed rozpoczęciem eksperymentu intensywność śpiewu. Dotychczasowe badania pokazały, że intensywność śpiewu jest powiązana z motywacją, pobudzeniem oraz poziomem agresji w przypadku pasówki śpiewnej (Kramer et al. 1985) oraz bogatki (Weary et al. 1988). Jeśli podobna sytuacja występuje również u zięby należałoby się spodziewać, iż bardziej zmotywowane samce odpowiadają szybciej

i/lub mocniej. Aczkolwiek samce śpiewające intensywniej podczas fazy PRE reagowały słabiej w postaci mniejszej liczby przelotów. Natomiast w ramach odpowiedzi wokalne, intensywniejszy śpiew podczas fazy PRE powodował, iż samce wydawały więcej głosów, a śpiewały mniej i rozpoczynały go później. Wydaje się więc, iż samce zięby śpiewające intensywniej uznawały playback za osobnika gorszego od siebie. Nie mogąc namierzyć wizualnie intruza i rozpocząć walki sygnalizowały gotowość do eskalacji konfliktu przez wydawanie sygnałów agresji, za jakie uznawane są *buzzing calls* (Marler 1956). Podobna sytuacja mogła mieć miejsce w przypadku odpowiedzi dźwiękowej na playback, gdzie terytorialne samce reagowały intensywniej przy pomocy głosów na zabieg D, sugerujący obecność samca słabszej jakości, a kontynuowały śpiew podczas zabiegu K, którym mógł być rywal lepszej bądź nieokreślonej jakości. Można więc założyć, że owe głosy są konwencjonalnym sygnałem wskazującym wysoki poziom agresji, motywacji oraz prawdopodobieństwo ataku (Guilford i Dawkins 1995). Kontynuowanie śpiewu przez testowane samce może świadczyć o niewystarczającej motywacji do bezpośredniej walki, spowodowanej np. okresem nieplodnym u partnerki, przeciętną jakością terytorium bądź też niedostateczną oceną rywala. W tym wypadku testowane samce mogły intensyfikować przeloty w poszukiwaniu intruza w celu dokładniejszej oceny zagrożenia. Ostatecznie, terytorialne samce mogą próbować oszukiwać silniejszego rywala przy pomocy śpiewu, który nie odzwierciedla ich jakości. Koszty jakie w tym wypadku ponosi samiec są niewielkie, a zysk w postaci utrzymania terytorium i/lub partnerki będzie ogromny. Prawdopodobieństwo wystąpienia takiej sytuacji jest jednak małe, ponieważ rzetelny sygnał przeważnie jest kosztowny do wytworzenia (Zahavi 1975, 1977), co z założenia może być nieosiągalne dla słabszych samców. Powodzenie oszustwa będzie również o tyle mniejsze, o ile reakcja rywala będzie bardziej stanowcza.

Mimo, iż analiza nie wykazała żadnych zależności między długością serii śpiewu a poziomem natężenia hałasu antropogenicznego, okazało się że samce których terytoria były zlokalizowane w hałaśliwej okolicy spędzały więcej czasu w sąsiedztwie głośnika po rozpoczęciu eksperymentu. Może to świadczyć o utrudnionej ocenie rywala na podstawie informacji zawartej w śpiewie, spowodowanej przez wyższy poziom natężenia hałasu. Z tego powodu terytorialne samce szybciej podlatują do głośnika oraz spędzają więcej czasu w jego pobliżu próbując wizualnie ocenić zagrożenie. Szybsza i mocniejsza reakcja zaobserwowana u testowanych zięb zajmujących terytoria w hałaśliwych lokalizacjach może również świadczyć o zwiększonej czujności. Aczkolwiek zaobserwowano również odwrotną

reakcję, w przypadku pipila czarnogrzbietego *Pipilo maculatus* oraz spizeli białobrewej *Spizella passerina* hałas antropogeniczny wpływał negatywnie na szybkość reakcji na playback (Kleist et al. 2016). Dotychczasowe badania pokazują, iż zwierzęta zwiększają czujność podczas przebywania w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Zostało to zaobserwowane m.in. w przypadku bogatek żyjących w pobliżu lotniska, które podczas szczytu natężenia hałasu generowanego przez przelatujące samoloty przerywały żerowanie i obserwowały okolice (Klett-Mingo et al. 2016). Zwiększenie czujności w odpowiedzi na hałas antropogeniczny występuje również u ssaków oraz ryb. Dorosłe kalifornijskie wiewiórki ziemne *Spermophilus beecheyi* zwiększały czujności, gdy znajdowały się pod turbinami wiatrowymi generującymi hałas, w porównaniu do powierzchni kontrolnej (Rabin et al. 2006), a widłorogi amerykańskie *Antilocapra americana* zwiększały czujność podczas żerowania w bliskim sąsiedztwie dróg (Gavin i Komers 2006). U labraksów *Dicentrarchus labrax*, gatunku morskiej ryby okoniokształtnej, hałas antropogeniczny podwyższał czujność oraz indukował stres (Spiga et al. 2017). Powyższe przykłady potwierdzają również laboratoryjne eksperymenty na ziębach, gdzie osobniki wystawione na działanie hałasu częściej przerywały żerowanie, podnosząc głowę w celu obserwacji otoczenia (Quinn et al. 2006). Okazuje się zatem, iż wyższy poziom natężenia hałasu może obniżać percepcję sygnałów dźwiękowych, wymuszając na zwierzętach zintensyfikowanie obserwacji wizualnych otoczenia. Konsekwencji owej zmiany zachowania w przypadku ptaków może być kilka. Po pierwsze czas poświęcony na żerowanie ulega znacznej redukcji, co może przyczynić się do wzrostu poziomu stresu oraz spadku kondycji (Sapolsky et al. 2000; Bonier 2012). Po drugie, hałas antropogeniczny może pośrednio ograniczać strategię żerowania, co przełożyć się może na zmniejszenie dostępności pokarmu w środowisku (Hilton et al. 1999; Yasue et al. 2003; Klett-Mingo et al. 2016). Liczne gatunki wykorzystują słuch podczas polowań. Na przykład, drozdy amerykańskie *Turdus migratorius* lokalizują w ten sposób ofiary żyjące pod ziemią (Montgomerie i Weatherhead 1997). W ekstremalnych sytuacjach hałas może doprowadzić do zmian w składzie flory, poprzez zmiany składu gatunkowego nasion rozsiewanych przez różne gatunki ziarnojadów (Francis et al. 2009). Zwiększenie natężenia obserwacji wizualnych kosztem obniżenia percepcji dźwięków otoczenia może okazać się niewystarczające podczas obrony przed drapieżnikami. W naturalnych warunkach zwierzęta poświęcają część czasu na obserwację okolicy podczas codziennych czynności jak np. żerowanie. Ilość czasu w którym muszą pozostać szczególnie czujne jest zależna od wielu czynników. Badania pokazują, że osobniki żerujące samotnie bądź w małych

grupach (Robers 1996), oraz w środowisku z ograniczoną widocznością (Bednekoff i Blumstein 2009) istotnie zwiększają czujność. Dlatego dodatkowe zanieczyszczenie w postaci hałasu antropogenicznego może spotęgować obniżenie wykrywalności drapieżników. Jest to prawdopodobnie jeden z powodów spadku liczebności i różnorodności gatunkowej ptaków żyjących w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym (np. Polak et al. 2013; Proppe et al. 2013; Perillo et al. 2017).

Podsumowując, eksperymenty playback pokazały iż długość serii śpiewu oraz powiązana z nią intensywność przełączania między typami strof jest faktycznie wykorzystywana przez terytorialne samce w celu oceny jakości nadawcy. Śpiew charakteryzujący się częstszym przełączaniem się między typami strof jest odbierany jako większe zagrożenie przez właściciela terytorium. Natomiast odpowiedź na wkroczenie rywala może być przewidziana na podstawie intensywności śpiewu terytorialnego samca, świadczącej o jego motywacji. Powyższe wnioski potwierdzają przewidywania z Rozdziału I, dotyczące powiązania tempa śpiewu i intensywności przełączania się między typami strof z jakością śpiewającego samca. Dalsze badania powinny skupić się na roli jaką wielkość repertuaru pełni w śpiewie zięby, oraz ocenie jakości samca na podstawie jego kondycji, przeżywalności oraz sukcesu lęgowego w odniesieniu do wybranych parametrów śpiewu.

Mimo iż nie udało się potwierdzić wpływu długości serii śpiewu na jego wykrywalność, wyniki sugerują iż życie w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym utrudnia ocenie rywala na podstawie informacji zawartej w śpiewie oraz wpływa na czujność ptaków. Aby potwierdzić owe przypuszczenia należałoby przeprowadzić kolejne eksperymenty w środowisku miejskim oraz sprawdzić, czy wyższy poziom natężenia hałasu naturalnego wyzwała podobną reakcję u terytorialnych samców zięby.

## **ROZDZIAŁ III**

### **Charakterystyka śpiewu miejskiej oraz leśnej populacji piecuszka**

## WSTĘP

Względnie prosty śpiew, charakteryzujący się nieskomplikowaną budową oraz powtarzalnością śpiewu strofy, występujący u gatunków jak bogatka, ortolan bądź opisana w Rozdziale I oraz II zięba, pozwala na klasyfikację typów strof które tworzą repertuar samca. W przypadku gatunków ptaków u których liczba typów sylaby, jak i kombinacja w jakiej są śpiewane w kolejnych strofach jest mocno zróżnicowana, klasyfikacja typów strof jest utrudniona bądź wręcz niemożliwa. Jako przykład może posłużyć tutaj rokitniczka *Acrocephalus schoenobaenus*, u której pojedyncza strofa może być zbudowana z 300 sylab, przy repertuarze samca wynoszącym 75 sylab (Catchpole 1976). W takim wypadku wielkość repertuaru zazwyczaj określa się na podstawie sumy unikalnych typów sylab śpiewanych przez danego samca. Pomimo wyżej wymienionych rozbieżności w definiowaniu, rola jaką spełniają repertuary strof oraz sylab w życiu ptaków jest równorzędna. Z ewolucyjnego punktu widzenia, repertuary pełnią bardzo ważną funkcję podczas doboru płciowego, pozwalając na wymianę informacji zarówno między rywalizującymi samcami, jak i potencjalnymi partnerami (np. Krebs et al. 1978; Searcy i Yasukawa 1996; Catchpole i Slater 2008). Aczkolwiek sposób w jaki osobniki obojga płci wykorzystują repertuary do komunikacji może się różnić między gatunkami.

U piecuszka, który podobnie jak rokitniczka jest gatunkiem o złożonej budowie strofy, dotychczasowe badania wskazują, iż repertuar sylab świadczy o jakości oraz wieku samca. Gil i Slater (2000a) wykazali, iż samce posiadające większy repertuar miały lepszy sukces lęgowy sugerując, iż samice inwestują więcej energii w produkcję jaj w przypadku partnera śpiewającego z większym repertuarem sylab. Większy repertuar wpływał również na szybkość sparowania samców (Järvi 1983). Natomiast badania prowadzone na brytyjskiej populacji piecuszka pokazały, iż pierwszoroczne samce posiadały istotnie mniejszy repertuar sylab niż starsze samce, oraz że istnieje wysoki współczynnik współdzielenia typów sylab między sąsiadującymi ptakami (Gil et al. 2001). Sugeruje to naukę śpiewu sąsiadów wkrótce po przylocie z zimowisk (Beecher et al. 1994). Jednak u piecuszka, nie sama wielkość repertuaru *sensu stricto*, lecz również zróżnicowanie typów sylab w obrębie strofy okazuje się być istotne przy doborze płciowym. Tutaj, podobnie jak w przypadku wielkości repertuaru, większe zróżnicowanie typów sylab w strofie wpływa na szybkość sparowania oraz jest mniejsze u pierwszorocznych samców (Järvi 1983; Gil et al. 2001). Powyższe dane potwierdzają trend zaobserwowany również u innych gatunków. Liczne badania wykazały,

iż samice preferują partnerów śpiewających bardziej złożone strofy oraz posiadających większy repertuar (np. Catchpole 1980; McGregor et al. 1981; Reid et al. 2004). Sama wielkość repertuaru w przypadku wielu gatunków jest cechą zależną od wieku, gdzie starsze samce śpiewają z bogatszym repertuarem typów sylab bądź strof (np. szpak *Sturnus vulgaris*, Mountjoy i Lemon 1996; rokitniczka, Nicholson et al. 2007).

Z racji iż śpiew ptaków jest sygnałem wielowymiarowym, samce mogą informować potencjalne partnerki bądź rywali o swojej jakości na wiele sposobów. Oprócz wielkości repertuaru, złożoność strofy można scharakteryzować również na podstawie liczby powtórzeń sylab wchodzących w jej skład. Wpływa to bezpośrednio na czas trwania strofy i odnosi się do czasowej organizacji śpiewu. Dotychczasowe badania wykazały, iż samice preferują partnerów śpiewających długie strofy (np. Wasserman i Cigliano 1991; Balzer i Williams 1998). Potwierdzają to również późniejsze badania przeprowadzone na dziwonii ogrodowej *Haemorhous mexicanus*, gatunku o złożonej budowie strofy. Podobnie jak w przypadku piecuszka, strofy dziwonii ogrodowej charakteryzują się dużym zróżnicowaniem typów sylab, które mogą być śpiewane pojedynczo, bądź w krótkich trylach złożonych z kilku powtórzeń. W trakcie eksperymentów z playbackami, samice poddane były zabiegom w których odtwarzano im strofy śpiewu różniące się liczbą powtórzeń sylab w trylach. Okazało się, że preferowały strofy dłuższe, przy równoczesnym braku reakcji na wielkość repertuaru sylab z których były zbudowane (Nolan i Hill 2004). Czas trwania strofy może być w tym wypadku sygnałem jakości, gdyż wymaga od samca większej energii do jej zaśpiewania. Szczególnie jeśli tryle wchodzące w skład strofy posiadają skomplikowaną budowę oraz są trudne w wytworzenia (Vallet i Kreutzer 1995; Suthers et al. 2004). Dodatkowo, badania wykazują iż czas trwania strofy jest również cechą zależną od wieku. Badania na ryżowcu siwym *Lonchura oryzivora* pokazały, iż starsze samce śpiewały dłuższe strofy, a wielkość repertuaru sylab z którego były zbudowane była niezależna od wieku (Ota i Soma 2014). W przypadku piecuszka badania nie wykazały żadnej korelacji między czasem trwania strofy a wiekiem samca, szybkością sparowania czy przeżywalnością potomstwa (Gil i Slater 2000; Gil et al. 2001). Niemniej jednak zaobserwowano ciekawą zależność. Okazało się, iż samce śpiewające długie strofy, złożone z większej liczby sylab miały większe szanse na kopulacje pozapartnerskie i posiadanie dodatkowego potomstwa. Równocześnie, starsze samce rzadziej traciły ojcostwo w swoim gnieździe, podczas gry wielkość repertuaru nie odgrywała w tym wypadku żadnej roli (Gil 1998; Gil et al. 2007). Pokazuje to, iż samice piecuszka preferują partnerów śpiewających dłuższe strofy. Równocześnie, starsze samce śpiewające

dłuższe strofy mogą być skuteczniejsze podczas uzyskiwania pozapartnerskich kopulacji oraz bronięcia samic przed rywalami.

Kolejnym ważnym parametrem czasowej organizacji śpiewu piecuszka, wykorzystywanym w celu oceny samca przez osobniki obojga płci, jest tempo śpiewu. W tym przypadku badania wykazały, iż tempo śpiewu sylab w strofie (Gil et al. 2001), jak i samych strof (Radesäter et al. 1987), wzrasta wraz z wiekiem samca, co okazuje się być również wyznacznikiem jakości samca (Nystrom 1997). Wyższe tempo śpiewu jest preferowane przez samice i wpływa na szybkość sparowania się samców (Radesäter et al. 1987; Arvidsson i Neergard 1991). Badania wskazują również, iż wyższe tempo śpiewu świadczy o jakości zajmowanego terytorium (Radesäter i Jakobsson 1989) oraz jego zasobności w pokarm (Arvidsson i Neergard 1991). Możliwie, iż to właśnie z tego powodu samce śpiewające z wyższym tempem poświęcają mniej czasu na poszukiwanie pokarmu (Radesäter et al. 1987). Jedne z ostatnich badań pokazały również, iż tempo śpiewu samca zmienia się w trakcie sezonu (Gil et al. 1999). Okazuje się iż samce piecuszków śpiewają najintensywniej przed sparowaniem, w celu zwabienia potencjalnej partnerki, oraz w okresie tuż po złożeniu jaj przez samicę. Podczas drugiego okresu intensywnego śpiewu samce prawdopodobnie liczą na przywabienie innych samic w celu kopulacji pozapartnerskich. Podobne zjawisko zostało zaobserwowane również u trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus* (Hasselquist i Bensch 1991).

W przypadku zakresu częstotliwości strofy dotychczasowe badania pokazały, iż może ona sugerować rozmiar samca, co zostało zaobserwowane wcześniej m.in. u chwostki koroniastej *Malurus coronatus* (Hall et al. 2013). Eksperymenty z playbackiem u piecuszka pokazały, iż terytorialne samce reagowały intensywniej na strofy charakteryzujące się niższą częstotliwością niż te, śpiewane przez testowanego osobnika (Linhart i Fuchs 2015). W tym wypadku terytorialne samce mogły uznawać, iż „intruz” jest od niego większy i stanowi większe zagrożenie, co wywoływało intensywniejszą reakcję. Odwrotna zależność została natomiast zaobserwowana w przypadku kosa, u którego zwiększone pobudzenie terytorialnych samców spowodowane eksperymentami z playbackami przekładało się na śpiew z wyższą minimalną częstotliwością sylab (Dabelsteen 1985; Dabelsteen i Pedersen 1985). Niemniej jednak wcześniejsze badania wykazały, iż samce piecuszka są w stanie obniżyć minimalną częstotliwość strof w reakcji na playback (Järvi et al. 1980). Sugeruje to próbę zmylenia rywala i przedstawienia siebie większym niż się faktycznie jest.

Piecuszek, jako jeden z najpospolitszych ptaków Europy, gniazduje licznie w miejskich parkach oraz ogrodach. Mimo licznych badań charakteryzujących śpiew tego gatunku, nie powstała do tej pory żadna praca porównująca śpiew osobników zamieszkujących miejskie oraz leśne środowisko. Z tego powodu nie jest wiadomo czy, i do jakiego stopnia, miejskie samce modyfikują parametry śpiewu aby sprostać komunikacji dźwiękowej w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Dotychczasowe prace, które scharakteryzowałem na początku Rozdziału III, stanowią ważny punkt w ocenie potencjalnych zmian w parametrach śpiewu piecuszka, spowodowanych przez hałas antropogeniczny na który narażone są miejskie ptaki. W przypadku wykrycia istotnych różnic w śpiewie piecuszka (oraz innych gatunków ptaków) między powierzchniami badawczymi, można błędnie wnioskować iż to hałas miejski, bądź inny czynnik związany z obszarami zurbanizowanymi odpowiada za tą zmianę. Przykładowo, śpiewanie długich strof sugerujące potencjalnym partnerkom jakość samca (np. Gil 1998; Nolan i Hill 2004; Gil et al. 2007) może być równocześnie uznane za próbę zwiększenia redundancji sylab w strofie, jak było to zaobserwowane w przypadku żarka rubinowego (Ríos-Chelén et al. 2013). Podkreśla to wielowymiarowość sygnału jakim jest śpiew ptaków oraz potrzebę przeprowadzania wieloczynnikowych analiz śpiewu.

Dlatego w ramach Rozdziału III, scharakteryzuję zmienność śpiewu leśnych i miejskich piecuszków, żyjących w środowisku różniącym się poziomem natężenia hałasu antropogenicznego. Jeśli hałas antropogeniczny okaże się czynnikiem wpływającym istotnie na parametry śpiewu piecuszka, spodziewam się zaobserwować mechanizmy znane z innych badań dotyczących zmienności śpiewu miejskich ptaków. W tym celu chciałbym odpowiedzieć na poniższe pytania:

- (1) Czy piecuszki śpiewające w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym modyfikują zakres pasma częstotliwości śpiewu?
- (2) Czy czasowa organizacja śpiewu piecuszka różni się istotnie między powierzchniami badawczymi?
- (3) Czy występują istotne różnice w wielkości repertuaru miejskich oraz leśnych samców piecuszka?

## **METODY**

### **Nagrywanie oraz analiza śpiewu**

Śpiew samców piecuszka nagrywałem między 15 kwietnia a 15 czerwca w latach 2013-2015 do pięciu godzin po wschodzie słońca. W tym czasie nagrałem śpiew 16 samców na obszarze miasta Poznania, oraz 35 samców w lasach otaczających miasto od północy, wchodzących w skład Puszczy Zielonki i Puszczy Noteckiej. Każdy samiec nagrywany był w miejscu, które nie było odwiedzane w bieżącym oraz kolejnych sezonach, w celu zminimalizowania możliwości wielokrotnej rejestracji śpiewu konkretnego samca. W trakcie nagrywania śpiewu rejestrowałem obecność sąsiadujących oraz aktywnych wokalnie samców piecuszka, ponieważ interakcje między osobnikami mogą wpływać na różne parametry ich śpiewu (np. Todt i Naguib 2000; Naguib 2005). Nagrania wykonywałem podczas dni o słabym wietrze oraz bez opadów, przy pomocy cyfrowego rejestratora Marantz PMD670 (Marantz Professional, Kanagawa, Japonia) z podłączonym mikrofonem typu parabola Telinga Pro 6 (Telinga Microphones, Uppsala, Szwecja). Nagrania były zapisywane jako jednokanałowe, nieskompresowane pliki formatu PCM WAV z próbkowaniem 48 kHz i rozdzielczością 16 bitów. Po każdym nagraniu wykonywałem 10 pomiarów poziomu natężenia hałasu za pomocą cyfrowego decybelomierza CHY 650 (zakres: 35–130 dB SPL re 20  $\mu$ Pa; korekcja częstotliwości: A; charakterystyka czasowa: szybka; CHY Firemate Co., Ningbo, Chiny). Wyniki pomiarów natężenia hałasu dla każdego samca były uśredniane na potrzeby dalszej analizy.

Jak już wspomniałem wcześniej, śpiew piecuszka jest dość złożony i charakteryzuje się dużym zróżnicowaniem sylab. Kolejne strofy zbudowane są przynajmniej częściowo z sekwencji nowych typów sylab, które nie pojawiają się w strofach losowo, lecz w grupach. Z tego powodu zastosowanie prostych metod pozwalających na oszacowanie wielkości repertuaru jest nieuzasadnione (Catchpole i Slater 2008). Dotychczasowe badania pokazują, iż analiza 100 kolejnych strof nie pozwala u niektórych samców na określenie ich pełnego repertuaru sylab (Gil i Slater 2000a). Niemniej jednak, dostępne dane literaturowe wskazują, iż analiza ograniczona do kolejnych 15-u strof pozwala w wiarygodny sposób określić przybliżoną wielkość repertuaru piecuszka (Gil i Slater 2000a, b). Biorąc pod uwagę powyższe informacje, postanowiłem przeanalizować 25 kolejnych strof dla każdego samca, zakładając iż da to dobre odzwierciedlenie wielkości pełnego repertuaru. W tym celu

przeanalizowałem łącznie 24634 sylaby wchodzące w skład 1275 strof, pochodzące od 51 samców.

Wszystkie pomiary były wykonywane w programie Raven Pro 1.5 Beta v. 23 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, USA), przy następujących ustawieniach: typ okna – hann, wielkość okna – 512, pokrywanie czasowe – 50%. Dla każdej sylaby wchodzącej w skład strofy uzyskałem następujące parametry opisujące częstotliwość: częstotliwość minimalna (dolna granica częstotliwości sylaby; Hz), częstotliwość maksymalna (górną granicę częstotliwości sylaby; Hz), pierwszy kwartył częstotliwości (częstotliwość zawierająca 25% energii; Hz), trzeci kwartył częstotliwości (częstotliwość zawierająca 75% energii; Hz), częstotliwość maksymalnej amplitudy (częstotliwość, na której obserwowana jest maksymalna energia sylaby; Hz). Uzyskane wartości opisujące częstotliwość sylab były uśredniane dla każdej strofy. Następnie każda sylaba była przydzielana do danego typu. Klasyfikacja odbywała się na podstawie wyglądu, częstotliwości oraz ogólnej charakterystyki widocznej na sonogramie. Wielkość repertuaru sylab była określana jako liczba unikalnych sylab, sklasyfikowana w obrębie próby 25 kolejnych strof. Dodatkowo, w celu określenia złożoności strof pod kątem typów sylab, użyłem indeksu zróżnicowania (ang. *versatility index*; Järvi 1983), który opisany jest poniższą formułą:

$$\text{indeks zróżnicowania} = \frac{\text{liczba unikalnych typów sylab w strofie}}{\text{liczba sylab w strofie}}$$

Indeks zróżnicowania wynosi 1 w przypadku kiedy wszystkie sylaby w strofie należą do innego typu, a osiąga wartość 0 kiedy strofa jest zbudowana z sylaby jednego typu. Na potrzeby charakterystyki czasowej organizacji śpiewu zmierzyłem czas trwania strof (s), czas trwania przerw między strofami (s), tempo śpiewu strof (strofy/minutę), liczbę sylab w strofie, czas trwania sylaby (s), czas trwania przerw między sylabami (s), tempo śpiewu sylab (sylaby/minutę) oraz obliczyłem dwa indeksy pomocne przy charakterystyce śpiewu ptaków: nadmiarowości (ang. *redundancy index*) oraz liniowości (ang. *linearity index*; Scharff i Nottebohm 1991). Indeks nadmiarowości obliczany był przy pomocy poniższej formuły:

$$\text{indeks nadmiarowości} = \frac{\text{liczba przejść między różnymi typami sylab w strofie}}{\text{liczba sylab w strofie} - 1}$$

Wartość indeksu nadmiarowości wynosi 1 gdy samiec śpiewa cały czas jeden typ sylaby, osiągając wartość 0 przy ciągłej zmianie typu w kolejnej sylabie. Indeks liniowości był obliczany za pomocą poniższej formuły:

$$\text{indeks liniowości} = \frac{\text{liczba unikalnych typów sylab w strofie}}{\text{liczba przejść między różnymi typami sylab w strofie}}$$

Indeks liniowości wynosi 1 gdy sekwencja sylab w strofie jest identyczna. W przypadku kiedy dana sylaba w strofie poprzedza kilka innych sylab, należących do różnych typów, ich układ jest bardziej losowy a wartość indeksu liniowości osiąga wartości bliższe 0. Dzięki wykorzystaniu indeksu nadmiarowości oraz liniowości będzie można określić, czy piecuszki śpiewające w środowisku zanieczyszczonym hałasem zwiększają liczbę powtórzeń sylab wchodzących w skład krótkich tryłów, z których złożone są ich strofy. Warto zauważyć, iż oba indeksy odnoszą się do powtórzeń sylab w sekwencjach, ale opisują różne aspekty złożoności strofy. Samiec używający dwóch sylab może śpiewać z *immediate variety* (ABABAB...) lub *eventual variety* (AAABBB...), co istotnie wpływa na indeks liniowości, a indeks nadmiarowości pozostaje w tym przypadku bez zmian.

### **Analiza statystyczna**

Zgodność z rozkładem normalnym poszczególnych zmiennych została sprawdzona przy pomocy testu Kołmogorowa-Smirnowa. Zmienne opisujące częstotliwość zostały zredukowane w jeden komponent (PC1 częstotliwości strof) metodą analizy składowych głównych, gdyż wyjściowy zestaw danych okazał się być odpowiedni do tego typu analizy (Tabela 10). Następnie, w zależności od normalności rozkładu, zastosowałem parametryczne lub nieparametryczne metody statystyczne w celu sprawdzenia, czy zmienne opisujące częstotliwość, repertuar oraz czasową organizację śpiewu różnią się między powierzchniami badawczymi. W dalszych analizach użyłem uogólnionych modeli liniowych (ang. *generalized linear model*, GLM) w celu oceny wpływu czynników (zmiennych wyjaśniających): dzień w sezonie, godzina po wschodzie słońca, obecności innych śpiewających samców w sąsiedztwie oraz poziomu natężenia hałasu, na każdą zmienną (zmienną wyjaśnianą) różniącą się w istotny sposób między powierzchniami badawczymi (miasto/las). Do wyboru najlepiej dopasowanego modelu wykorzystałem Kryterium Informacyjne Akaikego, skorygowane dla małych prób ( $AIC_c$ ). Testowane były wszystkie możliwe kombinacje predyktorów, a ocena modeli następowała przy pomocy różnicy wartości  $\Delta AIC_c$  między najlepszym modelem, charakteryzującym się najniższą wartością  $AIC_c$ , a każdym innym modelem. Następnie przy użyciu wartości  $AIC_c$  pochodzących od najlepiej dopasowanych

modeli ( $\Delta AIC_C < 2$ ; Richards 2005) obliczyłem dwie miary oceny dopasowania modelu. Współczynnik  $w_i$  (ang. *Akaike weight*) pokazuje względną siłę modelu, gdzie wyższe wartości  $w_i$  określają model z lepiej dopasowanymi zmiennymi wyjaśniającymi. Współczynnik ER (ang. *evidence ratio*) wskazuje „ile razy” dany model jest od gorszy od najlepiej dopasowanego modelu (Symonds i Moussalli 2011). Ostatecznie, aby sprawdzić jak poziom natężenia hałasu wpływa na wybrane parametry opisujące charakterystykę śpiewu piecuszka, zastosowałem regresję liniową metodą eliminacji wstecznej (ang. *linear regression, backward stepwise method*).

Tabela 10. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych opisujące parametry częstotliwości strof piecuszka, zgrupowane w jeden komponent metodą analizy składowych głównych.

Zmienna	PC1 częstotliwości sylab
miara Kaiser–Meyer–Olkina	0,716
test Bartletta	312,695
<i>df</i>	10
<i>P</i>	< 0,001
Częstotliwość minimalna	0,596
Częstotliwość maksymalna	0,797
Pierwszy kwartył częstotliwości	0,963
Trzeci kwartył częstotliwości	0,968
Częstotliwość maksymalnej amplitudy	0,965
Wartości własne	3,785
% wariancji	75,704

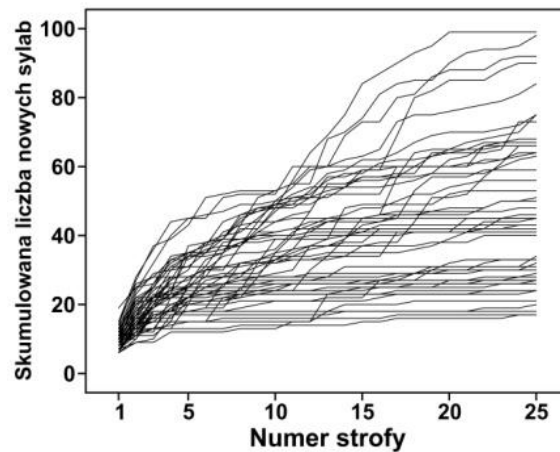
Wszystkie wartości są prezentowane wraz z odchyleniem standardowym, chyba że wskazano inaczej. Przeprowadzane testy statystyczne były dwustronne i zostały wykonane w programie IBM SPSS Statistics v. 24 (IBM Corp, Chicago, IL, USA).

## WYNIKI

### Ogólna charakterystyka hałasu oraz parametrów opisujących śpiew piecuszka

Natężenie hałasu różniło się istotnie między miejską ( $52,1 \pm 4,26$  dB SPL,  $n = 16$ ) a leśną ( $40,1 \pm 1,67$  dB SPL,  $n = 35$ ) powierzchnią badawczą (Tabela 11). Liczba unikalnych typów sylab tworząca repertuar samca w obrębie 25 strof wahała się w granicach od 17 do 99 (Rycina 11), przy czym średnio wynosiła  $47,8 \pm 22,5$  typów sylab na samca ( $n = 51$ ).

Czas trwania strofy wahał się w granicach od 1,10 do 6,10 s, i wynosił średnio  $3,1 \pm 0,50$  s. Czas trwania przerwy między strofami wahał się w granicach od 2,43 do 24,87 s, przy czym wynosił średnio  $7,2 \pm 2,01$  s. Tempo śpiewu strof wahało się w granicach od 4,42 do 7,55 strof na minutę i wynosiło średnio  $6,1 \pm 0,82$ . Liczba sylab w strofie wahała się od 7 do 38, wynosząc średnio  $19,3 \pm 3,36$ . Czas trwania sylab wahał się w granicach od 0,03 do 0,29 s, i wynosił średnio  $0,07 \pm 0,02$  s. Czas trwania przerwy między sylabami wahał się w granicach od 0,02 do 0,34 s, przy czym wynosił średnio  $0,06 \pm 0,02$  s. Tempo śpiewu sylab wahało się w granicach od 293,93 do 534,85 sylab na minutę i wynosiło średnio  $374,99 \pm 31,83$ .



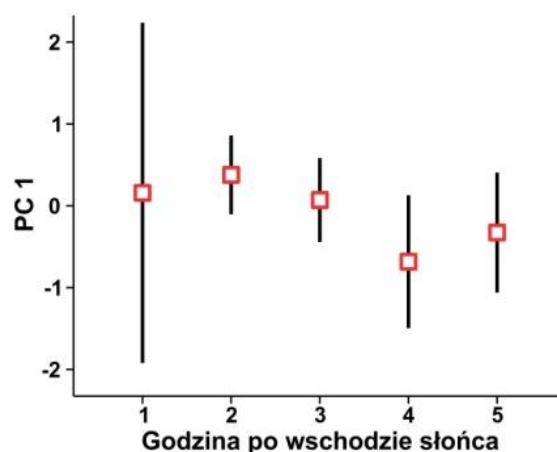
Rycina 11. Skumulowany wykres przedstawiający różnice we wzroście liczby nowych sylab podczas analizy kolejnych strof piecuszka.

### **Zakres częstotliwości sylab**

Porównanie parametrów charakteryzujących zakres częstotliwości sylab, opisanych przy pomocy komponentu PC1, nie wykazało istotnych różnic między leśną a miejską populacją piecusków (Tabela 11). Pięć najlepszych modeli GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazało istotny, negatywny wpływ godziny po wschodzie słońca na zmienną PC1 częstotliwości sylab (Tabela 12, Rycina 12). Regresja liniowa metodą eliminacji wstecznej nie wykazała żadnej zależności między poziomem natężenia hałasu a częstotliwością strof opisaną przez zmienną PC1 (Tabela 14).

Tabela 11. Przedziały ufności (95%) dla średnich wartości badanych parametrów śpiewu piecuszka oraz poziomu natężenia hałasu między powierzchniami badawczymi. Przy porównaniu zmiennych między powierzchniami skorzystano z testu U Mann'a-Whitney'a oraz *t*-Studenta.

Zmienna	Miasto	Las	Stała	<i>p</i>
Hałas	49,83 – 54,38	39,57 – 40,72	$U = -5,684$	<b>&lt; 0,001</b>
PC1 częstotliwość strof	-0,28 – 0,81	-0,46 – 0,22	$t = 1,299$	0,200
Repertuar sylab	41,69 – 61,81	37,79 – 54,26	$t = 0,841$	0,404
Indeks zróżnicowania	0,44 – 0,51	0,47 – 0,52	$t = -0,928$	0,359
Czas trwania strofy	2,90 – 3,27	2,97 – 3,23	$t = -0,137$	0,892
Czas trwania przerwy między strofami	6,41 – 7,80	6,75 – 7,62	$t = -0,208$	0,839
Tempo śpiewu strof	5,71 – 6,64	5,83 – 6,39	$t = 0,239$	0,812
Liczba sylab w strofie	18,12 – 20,64	18,38 – 20,22	$t = 0,106$	0,916
Czas trwania sylab	0,06 – 0,08	0,07 – 0,08	$t = -1,494$	0,142
Czas trwania przerwy między sylabami	0,06 – 0,07	0,06 – 0,07	$U = -0,244$	0,808
Tempo śpiewu sylab	364,59 – 390,88	364,59 – 382,88	$t = 0,509$	0,613
Indeks nadmiarowości	0,43 – 0,51	0,45 – 0,51	$t = -0,273$	0,786
Indeks liniowości	0,92 – 0,99	0,97 – 0,99	$U = -1,953$	0,051



Rycina 12. Różnice w częstotliwości sylab opisane przy pomocy zmiennej PC1 w odniesieniu do godziny po wschodzie słońca. Dane przedstawione jako średnie wraz z 95% przedziałem ufności.

Tabela 12. Najlepsze uogólnione modele liniowe ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazujące czynniki wpływające na zakres częstotliwości sylab piecuszka, opisany przy pomocy zmiennej PC1. Czynniki (zmiennne wyjaśniające): NOI, poziom natężenia hałasu; DWS, dzień w sezonie; GPW, godzina po wschodzie słońca; SWS, inne śpiewające samce w sąsiedztwie.

Model	$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER	Czynnik	$\beta$	SE	P
1	0,00	0,31		Stała	1,168	0,4189	0,005
				DWS	-0,012	0,0073	0,091
				GPW	-0,267	0,1131	<b>0,018</b>
2	0,16	0,29	1,08	Stała	0,789	0,3641	0,030
				GPW	-0,270	0,1162	<b>0,020</b>
3	1,62	0,14	2,25	Stała	0,138	0,9929	0,889
				NOI	0,024	0,0208	0,254
				DWS	-0,013	0,0073	0,064
				GPW	-0,258	0,1119	<b>0,021</b>
4	1,68	0,13	2,32	Stała	0,942	0,3880	0,015
				GPW	-0,280	0,1152	<b>0,015</b>
				SWS	-0,278	0,2628	0,290
5	1,69	0,13	2,32	Stała	1,327	0,4380	0,002
				DWS	-0,012	0,0072	0,084
				GPW	-0,276	0,1120	<b>0,014</b>
				SWS	-0,284	0,2555	0,267

### Wielkość repertuaru i zróżnicowanie strof

Wielkości repertuaru samców oraz indeksu zróżnicowania strof nie różniły się istotnie między miejską i leśną populacją piecuszka (Tabela 11). Analiza GLM odnosząca się do wielkości repertuaru wskazała model zerowy jako ten o najniższej wartości  $AIC_C$  (Tabela 13). W przypadku indeksu zróżnicowania trzy najlepsze modele GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazały istotny wpływ aktywnych samców w sąsiedztwie, których obecność pokrywała się z większym zróżnicowaniem strof u analizowanych piecuszków (Tabela 13). Regresja liniowa metodą eliminacji wstecznej nie wykazała żadnej zależności między poziomem natężenia hałasu a wielkością repertuaru samca oraz indeksem zróżnicowania (Tabela 14).

### Czasowa organizacja śpiewu

Analiza parametrów charakteryzujących czasową organizację śpiewu nie wykazała żadnych różnic między miejską a leśną populacją piecuszka (Tabela 11). Nie zaobserwowano również żadnych zależności między badanymi parametrami czasowej organizacji śpiewu a poziomem natężenia hałasu (Tabela 14). Najlepsze modele GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazały istotny wpływ obecności innych aktywnych samców w sąsiedztwie na liczbę sylab w strofie, czas trwania sylab, tempo śpiewu sylab (Tabela 13).

Tabela 13. Najlepsze uogólnione modele liniowe ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazujące czynniki istotnie wpływające na wybrane parametry opisujące repertuar i czasową charakterystykę śpiewu piecuszka. Czynniki (zmienne wyjaśniające): DWS, dzień w sezonie; GPW, godzina po wschodzie słońca; SWS, inne samce śpiewające w sąsiedztwie.

Zmienna	$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER	Czynnik	$\beta$	SE	P
Liczba sylab w strofie	0,00	0,53		Stała	20,056	0,4550	< 0,001
				SWS	-1,624	0,6776	<b>0,017</b>
Czas trwania sylab	0,00	0,51		Stała	0,066	0,0034	< 0,001
				SWS	0,014	0,0051	<b>0,007</b>
Czas trwania przerwy między sylabami	0,86	0,33	1,54	Stała	0,057	0,0074	< 0,001
				GPW	0,003	0,0022	0,180
				SWS	0,014	0,0050	<b>0,005</b>
				Stała	0,069	0,0035	< 0,001
Czas trwania przerwy między sylabami	0,71	0,28	1,43	DWS	-0,0002	0,0001	<b>0,018</b>
				Stała	0,075	0,0054	< 0,001
				DWS	-0,0002	0,0001	<b>0,017</b>
				GPW	-0,002	0,0015	0,162
Tempo śpiewu sylab	0,00	0,54		Stała	382,268	4,5917	< 0,001
				SWS	-16,145	6,8374	<b>0,018</b>
				Stała	391,955	10,0062	< 0,001
				GPW	-3,229	2,9724	0,277
Indeks nadmiarowości	0,00	0,39		SWS	-16,707	6,7794	<b>0,014</b>
				Stała	0,363	0,0376	< 0,001
				DWS	0,001	0,0006	0,033
				GPW	0,015	0,0096	0,110
Indeks nadmiarowości	1,21	0,22	1,83	SWS	0,058	0,0219	<b>0,008</b>
				Stała	0,451	0,0157	< 0,001
				SWS	0,055	0,0234	<b>0,019</b>
				Stała	0,404	0,0338	< 0,001
Indeks nadmiarowości	1,44	0,19	2,05	GPW	0,016	0,0100	0,117
				SWS	0,057	0,0229	<b>0,012</b>
				Stała	0,463	0,0134	< 0,001
				SWS	0,054	0,0200	<b>0,007</b>
Indeks zróżnicowania	0,34	0,29	1,19	Stała	0,396	0,0327	< 0,001
				DWS	0,001	0,0005	0,070
				GPW	0,012	0,0084	0,149
				SWS	0,056	0,0191	<b>0,003</b>
Indeks zróżnicowania	0,63	0,25	1,37	Stała	0,426	0,0291	< 0,001
				GPW	0,012	0,0086	0,153
				SWS	0,056	0,0197	<b>0,005</b>

W przypadku czasu trwania przerwy między sylabami najlepsze modele GLM ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazały dzień po wschodzie słońca, który również, razem z obecnością innych aktywnych samców w sąsiedztwie, wpływał istotnie na indeks nadmiarowości (Tabela 13). Analiza GLM

nie wykazała istotnego wpływu żadnego z czynników na czas trwania strofy, czas trwania przerw między strofami oraz tempo śpiewu strof, a w przypadku indeksu liniowości wskazała model zerowy jako ten o najniższej wartości  $AIC_C$ .

Tabela 14. Wyniki regresji liniowej metodą eliminacji wstecznej pokazujące relacje między poziomem natężenia hałasu (HAŁAS) a zmiennymi opisującymi charakterystykę śpiewu piecuszka.

Zmienna	Czynnik	$\beta$	SE	P
PC1 częstotliwość sylab	Stała	-0,945	1,008	0,353
	HAŁAS	0,022	0,023	0,348
Repertuar sylab	Stała	26,043	22,636	0,256
	HAŁAS	0,496	0,511	0,336
Indeks zróżnicowania	Stała	0,510	0,078	< 0,001
	HAŁAS	-0,001	0,002	0,773
Czas trwania strofy	Stała	2,865	0,372	< 0,001
	HAŁAS	0,005	0,008	0,537
Czas trwania przerwy między strofami	Stała	7,970	1,282	< 0,001
	HAŁAS	-0,018	0,029	0,526
Tempo śpiewu strof	Stała	5,814	0,838	< 0,001
	HAŁAS	0,007	0,019	0,703
Liczba sylab w strofie	Stała	18,245	2,604	< 0,001
	HAŁAS	0,025	0,059	0,678
Czas trwania sylab	Stała	0,092	0,020	< 0,001
	HAŁAS	-0,0005	0,0004	0,297
Czas trwania przerwy między sylabami	Stała	0,057	0,013	< 0,001
	HAŁAS	0,0001	0,0003	0,712
Tempo śpiewu sylab	Stała	380,164	26,274	< 0,001
	HAŁAS	-0,118	0,593	0,843
Indeks nadmiarowości	Stała	0,466	0,090	< 0,001
	HAŁAS	0,0002	0,002	0,910
Indeks liniowości	Stała	1,031	0,045	< 0,001
	HAŁAS	-0,001	0,001	0,193

## DYSKUSJA

Mimo istotnych różnic w poziomie natężenia hałasu między miejską a leśną powierzchnią badawczą nie stwierdzono aby wpływał na analizowane parametry opisujące zakres pasma częstotliwości śpiewu, czasową organizację śpiewu oraz repertuar piecuszka. Nie stwierdzono również aby miejskie oraz leśne samce różniły się istotnie pod względem charakterystyki śpiewu. Brak zaobserwowanych różnic nie może jednak wykluczyć potencjalnego wpływu hałasu na śpiew piecuszków. Zaobserwowano bowiem tendencję do śpiewania strof charakteryzujących się wyższą częstotliwością w drugiej oraz trzeciej godzinie po wschodzie słońca, w porównaniu do godzin późniejszych. Może to sugerować reakcję piecuszków na maskujący wpływ porannej aktywności dźwiękowej ptaków bądź szczytu komunikacyjnego.

Zróznicowanie poziomu natężenia hałasu między badanymi populacjami, mimo iż istotne, nie było znacząco wielkie. Badania charakteryzujące śpiew ptaków w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym opisują zmiany zaobserwowane przy poziomie natężenia hałasu osiągającym 70 i więcej dB SPL (np. Díaz et al. 2011; Gough et al. 2014; Templeton et al. 2016). Natomiast poznańskie piecuszki zajmowały terytoria w miejscach gdzie przeciętnie hałas osiągał „jedynie” ok. 50-55 dB. Co więcej, śpiewające samce nie były obserwowane w bliskim sąsiedztwie szlaków komunikacyjnych generujących większy hałas, co może sugerować unikanie tych miejsc podczas zajmowania terytorium. W przypadku muchołapa mysiego *Myiarchus cinerascens* oraz błękitniła górskiego *Sialia currucoides* zaobserwowano, że samce podczas ustanawiania terytorium unikają sąsiedztwa szybów naftowych generujących hałas (Kleist et al. 2017). Jedno ze wcześniejszych badań na piecuszku rzeczywiście wykazało niższe zagęszczenie terytorialnych samców na powierzchni sąsiadującej z autostradą, w porównaniu do dwóch innych o podobnej jakości środowiska, zlokalizowanych w dalszej odległości od autostrady (Reijnen i Foppen 1994). W ramach swoich badań Reijnen i Foppen (1994) wykazali również różnice w strukturze wiekowej samców przy ustanawianiu terytoriów w sąsiedztwie autostrady. Okazuje się, iż starsze piecuszki zajmowały terytoria przy autostradzie znacznie rzadziej niż samce jednoroczne. W przypadku tych drugich, termin zajmowania terytoriów jest opóźniony, a sukces lęgowy istotnie mniejszy w porównaniu do samców jednorocznych lęgnących się w dalszej odległości od autostrady. Wyniki te wskazują na obniżoną atrakcyjność siedlisk położonych w sąsiedztwie ruchliwych dróg generujących hałas,

na które wypierane są młode i prawdopodobnie gorsze jakościowo samce. Samo rozmieszczenie ptaków w gradiencie od ruchliwych dróg było badane dość intensywnie, i w przypadku większości badań można zaobserwować trend wskazujący na spadek zagęszczenia oraz różnorodności gatunkowej (np. Reijnen et al. 1996; Palomino i Carrascal 2007; Polak et al. 2013).

Życie w bezpośrednim sąsiedztwie dróg, oprócz hałasu antropogenicznego ograniczającego komunikację dźwiękową, niesie ze sobą różne konsekwencje w postaci zanieczyszczenia środowiska sztucznym światłem (Da Silva et al. 2014) i spalinami (Summers et al. 2011) bądź śmiertelności spowodowanej przez kolizje z samochodami (Orłowski 2005, 2008). Z tego powodu możemy się spodziewać, iż miejskie piecuszki w pierwszej kolejności będą unikać ustanawiania terytoriów w bliskim sąsiedztwie szlaków komunikacyjnych o wysokim natężeniu hałasu antropogenicznego, co utrudni wykrycie potencjalnych zmian w ich komunikacji dźwiękowej spowodowanych przez hałas antropogeniczny. Szczególnie w przypadku Poznania, miasta posiadającego liczne tereny zielone stanowiące potencjalne siedliska lęgowe piecuszka.

Mimo braku różnic w śpiewie miejskiej i leśnej populacji piecuszka, analiza śpiewu dostarczyła kilku ciekawych obserwacji. Po pierwsze, okazało się iż repertuar sylab z którym śpiewają samce jest większy niż początkowo zakładano. Analiza 25 kolejnych strof pokazała iż samce mogą posiadać minimum 99 unikalnych typów sylab, gdzie w przypadku wcześniejszych badań Gil i Slater (2000a) stwierdzili u jednego samca występowanie 67 różnych typów sylab w obrębie 100 kolejnych strof. Z racji iż nowe sylaby pojawiały się podczas śpiewu kolejnych strof w grupach, ciężko jest określić jak długiej próby śpiewu potrzeba do poznania pełnego repertuaru danego samca piecuszka. Dlatego też należy uznać, iż analiza ograniczona do kolejnych 15-u strof zaproponowana we wcześniejszych pracach (Gil i Slater 2000a, b) nie pozwala w wiarygodny sposób określić przybliżonej wielkości repertuaru piecuszka.

Okazuje się również, iż obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie wyjaśnia część zmienności parametrów opisujących repertuar oraz czasową organizację śpiewu piecuszka. Dotychczasowe badania pokazują, iż grupy socjalne mogą wpływać na komunikację dźwiękową osobników je tworzących (McGregor 2005; Catchpole i Slater 2008). Badania pokazują również, iż ssaki (Blumstein i Armitage 1997; McComb i Semple 2005) oraz ptaki (Freeberg 2006; Freeberg i Harvey 2008) żyjące w bardziej złożonych

grupach socjalnych używają komunikacji dźwiękowej charakteryzującej się większą złożonością. Zależność ta została opisana w ramach *Machiavellian Intelligence Hypothesis* (Byrne i Whiten 1988; Shettleworth 1998). W przypadku piecuszka obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie powodowała między innymi wzrost złożoności strof. Mogło to być spowodowane współdzieleniem sylab, które u piecuszka zostało stwierdzone wcześniej (Beecher et al. 1994; Gil et al. 2001), aczkolwiek nie było przeze mnie analizowane. Badania pokazują, że wzrost złożoności strof spowodowany przez współdzielenie sylab może być istotny podczas interakcji z sąsiadującymi samcami podczas obrony terytorium (np. Beecher et al. 2000; Laiolo i Tella 2005). Samce współdzielące konkretne sylaby bądź ich sekwencje, charakterystyczne dla danej populacji bądź grupy dialektowej, mogą być również preferowane przez samice (np. Riebel et al. 2002; Briefer et al. 2008; Węgrzyn i Leniowski 2010; Węgrzyn et al. 2010). Z drugiej strony odmienność kompozycji strof i unikanie współdzielenia sylab przez sąsiadujące samce muchołówki białoszyjej *Ficedula albicollis* ma na celu ułatwienie identyfikacji poszczególnych samców przez potencjalne partnerki (Garamszegi et al. 2012). Zaobserwowana zmienność śpiewu może być również spowodowana doborem płciowym bądź charakterystyką środowiska w którym żyją ptaki (Catchpole i Slater 2008). Dlatego aby w pełni zrozumieć zaobserwowaną zmienność w śpiewie piecuszka, badania musiałyby również uwzględnić analizę struktury populacji oraz środowiskową charakterystykę terytoriów zajmowanych przez ptaki.

## **ROZDZIAŁ IV**

### **Charakterystyka śpiewu miejskiej oraz leśnej populacji śpiewaka**

## WSTĘP

W tej części rozprawy przyjrę się bliżej śpiewakowi, który jest gatunkiem posiadającym duży repertuar sylab oraz charakterystyczną tendencję do powtarzania części z nich w seriach. Dlatego, jeśli hałas antropogeniczny faktycznie ogranicza przestrzeń aktywną śpiewu śpiewaka, może on wykorzystać różne strategie do przekazania informacji zawartej w sygnale dźwiękowym, podczas komunikacji w środowisku zanieczyszczonym hałasem. Mimo, iż jako gatunek jest częstym obiektem badań, to jego śpiew został opisany w zaledwie dwóch pracach. W pierwszej z nich, Ince i Slater (1985) analizowali śpiew 14 gatunków drozdów *Turdus* spp. w poszukiwaniu zależności między ciągłością śpiewu a jego zróżnicowaniem. W przypadku śpiewaka zróżnicowanie śpiewu określono za pomocą wielkości repertuaru typów strof. Niestety autorzy nie opisali w jaki sposób określano typy strof, a do analizy wykorzystano nagrania pochodzące od zaledwie trzech samców. Druga praca jest podsumowaniem dziesięciu lat obserwacji lokalnej populacji w miejscowości Wingrave w południowej Anglii (Snow 2003). W tym wypadku głównym celem było porównanie aktywności wokalne podczas okresu zimowego i sezonu lęgowego oraz odniesienie uzyskanych wyników do warunków atmosferycznych oraz sukcesu lęgowego u obserwowanej populacji. Badania te wykazały m.in., iż samce śpiewają znacznie intensywniej kiedy ich terytoria są bardziej skoncentrowane. Natomiast praca ta nie zawiera żadnej analizy parametrów za pomocą których można byłoby opisać śpiew śpiewaka.

Celem pierwszej części Rozdziału IV jest scharakteryzowanie zmienności śpiewu śpiewaka między leśną i miejską populacją, różniącą się poziomem natężenia hałasu antropogenicznego. Z racji, iż śpiewaki są stałymi bywalcami obszarów zurbanizowanych można założyć, iż wykorzystują mechanizmy podobne do tych, które zaobserwowano u innych gatunków ptaków śpiewających w środowisku zanieczyszczonym hałasem miejskim. Dlatego chciałbym odpowiedzieć na poniższe pytania:

- (1) Czy śpiewaki zwiększają ogólną częstotliwość sylab w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym?
- (2) Czy śpiewaki wykazują nadmiarowość sygnałów (np. poprzez wydłużanie sekwencji sylab) w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym?
- (3) Czy hałas antropogeniczny w różnym stopniu wpływa na dwa akustycznie odmienne typy sylab: gwizdy oraz ćwierknięcia? Różnice te mogą wynikać z przesunięcia

częstotliwości, lecz również z tego w jakich wzajemnych proporcjach są produkowane w populacji miejskiej i leśnej.

(4) Czy istnieją istotne różnice w pozostałych parametrach śpiewu (np. czas trwania sylaby, tempo śpiewu itp.) między badanymi populacjami?

Druga część Rozdziału IV odnosić się będzie do czasowej organizacji śpiewu. Jak już wspomniałem wcześniej, śpiewak charakteryzuje się ciągłym śpiewem i bogatym repertuarem sylab, które można podzielić na gwizdy oraz ćwierknięcia. Biorąc pod uwagę badania przeprowadzone na podobnych gatunkach można założyć, iż owe dwa typy sylab służą do komunikacji na różne odległości (Catchpole i Slater 2008). Dodatkowo, część sylab jest śpiewana w seriach składających się z kilku powtórzeń. Nie jest jednak wiadomo, dlaczego śpiewaki posiadają tak duży repertuar sylab oraz dlaczego część z nich jest powtarzana w seriach. Bardzo możliwe, iż terytorialne samce w ten sposób przekazują informację o swojej jakości lub tożsamości dla potencjalnych partnerek bądź rywali. Sekwencje sylab mogą świadczyć o jakości samca ze względu na swoją budowę i trudność w ich produkcji (Suthers et al. 2004). Zostało to zaobserwowane u kanarków *Serinus canaria*, których samce wplatały w śpiew frazy zbudowane z szybkich powtórzeń sylab o niskiej częstotliwości, które były preferowane przez samice (Vallet and Kreutzer 1995). Wśród ptaków posiadających ciągły śpiew oraz duży repertuar sylab zaobserwowano również występowanie krótkich sekwencji sylab które mogą świadczyć o tożsamości śpiewającego ptaka (Briefer et al. 2008). Informacja ta może być wykorzystywana przy rozróżnianiu sąsiadujących ptaków od obcych. Jeśli sekwencje sylab faktycznie pozwalają na rozróżnianie konkretnych samców, powinny być zbudowane z kilku sylab względnie często powtarzanych w trakcie śpiewu. Dlatego chciałbym też sprawdzić dodatkowo:

(5) Czy sekwencje sylab występujące w śpiewie śpiewaka mogą funkcjonować jako sygnały jakości bądź tożsamości samca ?

## **METODY**

### **Nagrywanie oraz analiza śpiewu**

W trakcie sezonów 2012-2015 nagrałem śpiew 23 samców w parkach i lasach miasta Poznań, oraz śpiew 35 samców na obszarze Puszczy Zielonki i Puszczy Noteckiej.

Śpiewające śpiewaki były nagrywane od 17 marca do 13 czerwca, do czterech godzin po wschodzie słońca. W celu wykluczenia możliwości nagrania śpiewu tego samego osobnika dwukrotnie, każdy samiec nagrywany był w innym miejscu, które nie było odwiedzane w bieżącym oraz kolejnych sezonach. Interakcje wokalne między sąsiadującymi rywalami mogą powodować zmiany w parametrach ich śpiewu (np. Todt i Naguib 2000; Naguib 2005). Z tego powodu podczas wykonywania nagrań rejestrowałem obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie. Śpiew był nagrywany przy pomocy cyfrowego rejestratora Marantz PMD670 (Marantz Professional, Kanagawa, Japonia) oraz mikrofonu typu parabola Telinga Pro 6 (Telinga Microphones, Uppsala, Szwecja). Wszystkie nagrania były zapisywane jako jednokanałowe, nieskompresowane pliki formatu PCM WAV z próbkowaniem 48 kHz i rozdzielczością 16 bitów. Nagrania były wykonywane podczas sprzyjających warunków pogodowych (słaby wiatr, brak opadu). Po zakończeniu każdego nagrania wykonywałem 10 pomiarów poziomu hałasu przy pomocy cyfrowego decybelomierza CHY 650 (zakres: 35–130 dB SPL re 20  $\mu$ Pa; korekcja częstotliwości: A; charakterystyka czasowa: szybka; CHY Firemate Co., Ningbo, Chiny), które były uśredniane na potrzeby dalszej analizy.

Pliki dźwiękowe były analizowane przy pomocy programu Raven Pro 1.5 Beta v. 23 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, USA). Pomiary były wykonywane ręcznie przy następujących ustawieniach: typ okna – hamming, wielkość okna – 256, pokrywanie czasowe – 50%. Na potrzeby badań przeanalizowałem 1000 kolejnych sylab dla każdego nagrzanego samca. Sylabą był określany każdy pojedynczy element bez widocznych odstępów dłuższych niż 0,015 s (Hesler et al. 2011; Rycina 1). Sylaby były klasyfikowane na podstawie wyglądu, częstotliwości oraz czasowej charakterystyki widocznej na sonogramie. Wielkość repertuaru była określana jako liczba unikalnych sylab, sklasyfikowana w ramach próby 1000 kolejnych sylab. Każda sylaba była równocześnie przydzielana do jednego z dwóch typów: gwizdów bądź ćwierknięć (Rycina 1). Oba typy sylab przypominają swoje odpowiedniki u blisko spokrewnionego kosa, którego śpiew był badany znacznie intensywniej (np. Dabelsteen 1984; Hesler et al. 2011; Hesler et al. 2012). Dlatego możemy się spodziewać, iż funkcja gwizdów oraz ćwierknięć u obu gatunków jest zbliżona. Gwizdy są głośne i charakteryzują się prostą budową, dlatego wydają się być przystosowane do komunikacji długodystansowej. Z drugiej strony przestrzeń aktywna ćwierknięć jest mocno ograniczana przez wegetację (Marten i Marler 1977; Michelsen 1978), a ich budowa sugeruje, iż są lepiej dostosowane do komunikacji krótkodystansowej. Zarówno gwizdy jak i ćwierki są powtarzane

w sekwencjach, co wpływa na redundancję śpiewu śpiewaka, a co prawdopodobnie zwiększa szansę jego odbioru.

Częstotliwość sylab została scharakteryzowana przy pomocy poniższych zmiennych: częstotliwość minimalna (Hz), częstotliwość maksymalna (Hz), pierwszy kwartył częstotliwości (częstotliwość zawierająca 25% energii; Hz), trzeci kwartył częstotliwości (częstotliwość zawierająca 75% energii; Hz), częstotliwość szczytowa (Hz). W celu charakterystyki repertuaru uzyskałem następujące zmienne: wielkość repertuaru sylab (liczba unikalnych typów sylab w próbie 1000 sylab), repertuar gwizdów (liczba unikalnych typów gwizdów w próbie 1000 sylab), repertuar ćwierknięć (liczba unikalnych typów ćwierknięć w próbie 1000 sylab), frakcję gwizdów (suma gwizdów w próbie 1000 sylab), frakcję ćwierknięć (suma ćwierknięć w próbie 1000 sylab) oraz współczynnik proporcji gwizdów do ćwierknięć. Na potrzeby charakterystyki czasowej organizacji śpiewu zmierzyłem odstęp między sylabami (s), czas trwania sylaby (s), tempo śpiewu sylab (sylaby/minutę), oraz obliczyłem dwa indeksy: redundancji oraz liniowości. Jak już wspomniałem wcześniej, śpiewak w trakcie śpiewu w charakterystyczny sposób powtarza część sylab. Im więcej powtórzeń sylab danego typu mierzonych dla próby sylab (w tym przypadku 1000), tym mniejsza jest wielkość repertuaru a jednocześnie większa wartość indeksu redundancji. Indeks redundancji zdefiniowany jest tutaj jako suma powtórzeń danej sylaby podzielona przez całkowitą liczbę możliwych powtórzeń (liczba analizowanych sylab – 1). Indeks redundancji wynosi 1 gdy ptak śpiewa cały czas jeden typ sylaby, a osiąga wartość 0 w przypadku kiedy typ sylaby poprzedzającej jest zawsze inny niż kolejnej. Z racji, iż analizowane samce śpiewały sylaby w seriach wynoszących od dwóch do 19 powtórzeń, zastosowałem również indeks liniowości do zmierzenia sekwencyjnej złożoności śpiewu (Scharff i Nottenbohm 1991). Indeks liniowości jest obliczany poprzez podzielenie sumy unikalnych typów sylab przez liczbę przejść między różnymi typami sylab. Indeks liniowości wynosi 1 w przypadku kiedy sekwencja sylab jest identyczna, a osiąga wartość 0 kiedy sekwencja sylab jest losowa. Warto zauważyć, że chociaż oba indeksy odnoszą się do powtórzeń sylab, opisują różne aspekty złożoności śpiewu. Przykładowy samiec posiadający tylko dwa typy sylab w swoim repertuarze może śpiewać z *immediate variety* (ABABAB...) bądź *eventual variety* (AAABBB...), co istotnie zmienia indeks liniowości przy równoczesnym braku wpływu na indeks redundancji.

## Analiza statystyczna

Zmienne opisujące częstotliwość sylab były ze sobą dodatnio skorelowane i zostały zredukowane do dwóch składowych głównych, oddzielnie dla gwizdów (PC1 gwizdów) oraz ćwierknień (PC1 ćwierknień; Tabela 15). Pomiar rzetelności próby Kaisera–Meyera–Olkina wraz z testem sferyczności Bartletta potwierdził, iż wyjściowy zestaw danych jest odpowiedni do tego typu analizy (Tabela 15).

Tabela 15. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych opisujące parametry częstotliwości gwizdów oraz ćwierknień, zgrupowane w dwa główne komponenty metodą analizy składowych głównych.

Zmienna	PC1 gwizdów	PC1 ćwierknień
miara Kaiser–Meyer–Olkina	0,731	0,768
test Bartletta	526,181	509,666
<i>df</i>	10	10
<i>P</i>	< 0,001	< 0,001
Częstotliwość minimalna	0,714	0,808
Częstotliwość maksymalna	0,928	0,853
Pierwszy kwartył częstotliwości	0,978	0,985
Trzeci kwartył częstotliwości	0,976	0,983
Częstotliwość szczytowa	0,975	0,978
Wartości własne	4,231	4,273
% wariancji	84,626	85,454

Następnie testem t-Studenta sprawdziłem czy zmienne opisujące częstotliwość, repertuar oraz czasową organizację śpiewu różnią się między miejską i leśną populacją śpiewaka. W przypadku pozytywnego wyniku wykorzystałem uogólniony model liniowy (ang. *generalized linear model*, GLM) w celu oceny wpływu dnia w sezonie, godziny po wschodzie słońca, populacji (miejska/leśna) i obecności innych śpiewających samców w okolicy na wybrane zmienne. Uzyskane modele porównałem na podstawie Kryterium Informacyjnego Akaikego, skorygowanego dla małych prób ( $AIC_c$ ). Modele były oceniane przy pomocy  $\Delta AIC_c$ , czyli różnicy między najlepszym (najniższa wartość  $AIC_c$ ) i każdym innym modelem. Wartości z najlepiej dopasowanych modeli ( $\Delta AIC_c < 2$ ; Richards 2005) zostały przeliczone na dwie miary pomocne przy ocenie siły modelu. Współczynnik wagi Akaikego ( $w_i$ ) został zastosowany w celu zapewnienia znormalizowanego prawdopodobieństwa modelu, gdzie wyższe wartości określały model z lepiej dobranymi czynnikami wyjaśniającymi. Współczynnik ER (ang. *evidence ratio*) pozwalał na porównanie danego modelu do najlepiej dopasowanego i poprzez wartość wskazuje „ile razy” dany model

jest od niego gorszy (Symonds i Moussalli 2011). Na końcu wykorzystałem regresję liniową metodą eliminacji wstecznej (ang. *linear regression, backward stepwise method, LR*) aby sprawdzić, jak poziom natężenia hałasu oraz typ siedliska wpływa na wybrane zmienne opisujące charakterystykę śpiewu śpiewaka.

Uzyskane wartości są prezentowane wraz z odchyleniem standardowym, chyba że wskazano inaczej. Zgodność z rozkładem normalnym poszczególnych zmiennych została sprawdzona przy pomocy testu Kołmogorowa-Smirnowa. Wszystkie analizy statystyczne były dwustronne i zostały wykonane w programie IBM SPSS Statistics v. 24 (IBM Corp, Chicago, IL, USA) oraz STATA v. 14.2 (StataCorp, College Station, TX, USA).

## WYNIKI

### Ogólna charakterystyka hałasu oraz parametrów śpiewu w badanych populacjach

Poziom natężenia hałasu różnił się istotnie między miejską ( $49,6 \pm 3,45$  dB SPL,  $n = 23$ ) a leśną ( $40,7 \pm 2,14$  dB SPL,  $n = 35$ ) populacją ( $t = 12,10$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ). Czas trwania nagrania zawierający 1000 kolejnych sylab poddanych analizie wahał się między 309,6 a 1036,8 sekund, średnio wynosząc  $490,2 \pm 131,98$  sekund. Wielkość repertuaru wahała się od 95 do 598 unikalnych typów sylab i wynosiła średnio  $336,6 \pm 95,90$  na samca. Repertuar gwizdów wśród 1000 analizowanych sylab wahał się od 50 do 206 typów sylab (średnio  $117,8 \pm 33,51$ ), natomiast ćwierknięć między 31 a 448 typów sylab (średnio  $218,7 \pm 79,29$ ). Frakcja gwizdów wśród 1000 sylab wahała się między 286 a 955 sylab (średnio  $556,3 \pm 139,04$ ), natomiast frakcja ćwierknięć między 45 a 714 sylab (średnio  $443,7 \pm 139,04$ ). W rezultacie współczynnik proporcji gwizdów do ćwierknięć wahał się między 0,40 a 21,22, średnio wynosząc  $1,8 \pm 2,80$ . Wśród wszystkich nagranych samców czas trwania sylaby wahał się między 0,08 a 0,14 s (średnia  $0,1 \pm 0,01$  s), czas trwania odstępu między sylabami wahał się między 0,22 a 0,93 s (średnia  $0,39 \pm 0,13$  s). Natomiast tempo produkcji sylab wahało się między 57,9 a 193,8 sylab na sekundę, uzyskując średnią wartość  $129,5 \pm 28,32$ .

### Różnice w częstotliwości sylab między miejską i leśną populacją

Gwizdy śpiewane przez miejskie samce charakteryzowały się wyższą częstotliwością w porównaniu do tych, śpiewanych przez leśne ptaki (Tabela 16). Najlepiej dopasowany model ( $\Delta AIC_C < 2$ ) uzyskany przy pomocy analizy GLM wskazał z 64%

prawdopodobieństwem ( $w_i = 0,64$ ; Tabela 17) istotny wpływ populacji na zmienną PC1 gwizdów (Tabela 18). Częstotliwość gwizdów opisana przez zmienną PC1 okazała się być również pozytywnie skorelowana z poziomem hałasu ( $r = 0,479$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ; Rycina 13A), lecz jedynie w przypadku jednoczesnego porównywania obu populacji (Tabela 19). Nie znaleziono natomiast żadnych relacji między częstotliwością ćwierknięć a typem siedliska (Tabela 16) bądź poziomem natężenia hałasu ( $r = 0,206$ ,  $p = 0,121$ ,  $n = 58$ ).

Tabela 16. Przedziały ufności (95%) dla średniej wartości parametrów śpiewu śpiewaka, opisujących różnice w (A) częstotliwości, (B) repertuarze oraz (C) czasowej organizacji śpiewu między badanymi populacjami.

Zmienna	Miasto	Las	<i>t</i>	<i>p</i>
A PC1 gwizdów	0,34 – 1,07	-0,74 – -0,18	5,246	< <b>0,001</b>
PC1 ćwierknięć	-0,23 – 0,67	-0,48 – 0,19	1,373	0,175
B Repertuar sylab	343,58 – 422,85	276,05 – 335,72	3,246	<b>0,002</b>
Repertuar gwizdów	117,78 – 146,48	108,43 – 97,89	2,787	<b>0,007</b>
Repertuar ćwierknięć	216,14 – 286,04	172,83 – 222,08	2,649	<b>0,010</b>
Frakcja gwizdów	456,36 – 566,94	537,51 – 633,69	-2,035	<b>0,047</b>
Frakcja ćwierknięć	433,06 – 543,64	366,31 – 462,49	2,035	<b>0,047</b>
Proporcja gwizdów do ćwierknięć	0,93 – 1,48	1,02 – 3,44	-1,868	0,062
C Czas trwania sylab	0,10 – 0,11	0,10 – 0,11	-0,337	0,737
Czas trwania przerwy między sylabami	0,33 – 0,42	0,36 – 0,45	-0,715	0,474
Tempo śpiewu sylab	122,19 – 145,07	116,64 – 136,93	0,898	0,373
Indeks redundancji	0,20 – 0,24	0,22 – 0,26	-1,138	0,260
Indeks liniowości	0,44 – 0,54	0,36 – 0,44	2,811	<b>0,007</b>

### Różnice w frakcji sylab i wielkości repertuaru

Miejskie samce śpiewały istotnie mniej gwizdów niż leśne śpiewaki. Przekładało się to na większy udział ćwierknięć w próbie 1000 analizowanych sylab wśród ptaków z miejskiej populacji (Tabela 16, Rycina 14). Udział ćwierknięć w próbie 1000 analizowanych sylab był dodatnio skorelowany z poziomem natężenia hałasu ( $r = 0,29$ ,  $p = 0,027$ ,  $n = 58$ ; Rycina 13B), oraz negatywnie skorelowany z dniem w sezonie ( $r = -0,28$ ,  $p = 0,035$ ,  $n = 58$ ). Nie zaobserwowano natomiast żadnych istotnych różnic między współczynnikiem proporcji gwizdów do ćwierknięć w badanych populacjach (Tabela 16).

Śpiewaki z miejskiej populacji posiadały istotnie większy repertuar sylab (Rycina 13C), repertuar gwizdów oraz repertuar ćwierknięć w porównaniu do leśnych ptaków (Tabela 16). Najlepiej dopasowane modele ( $\Delta AIC_C < 2$ ) uzyskane przy pomocy analizy GLM wskazały z dużym prawdopodobieństwem (Tabela 17) istotny wpływ powierzchni badawczej

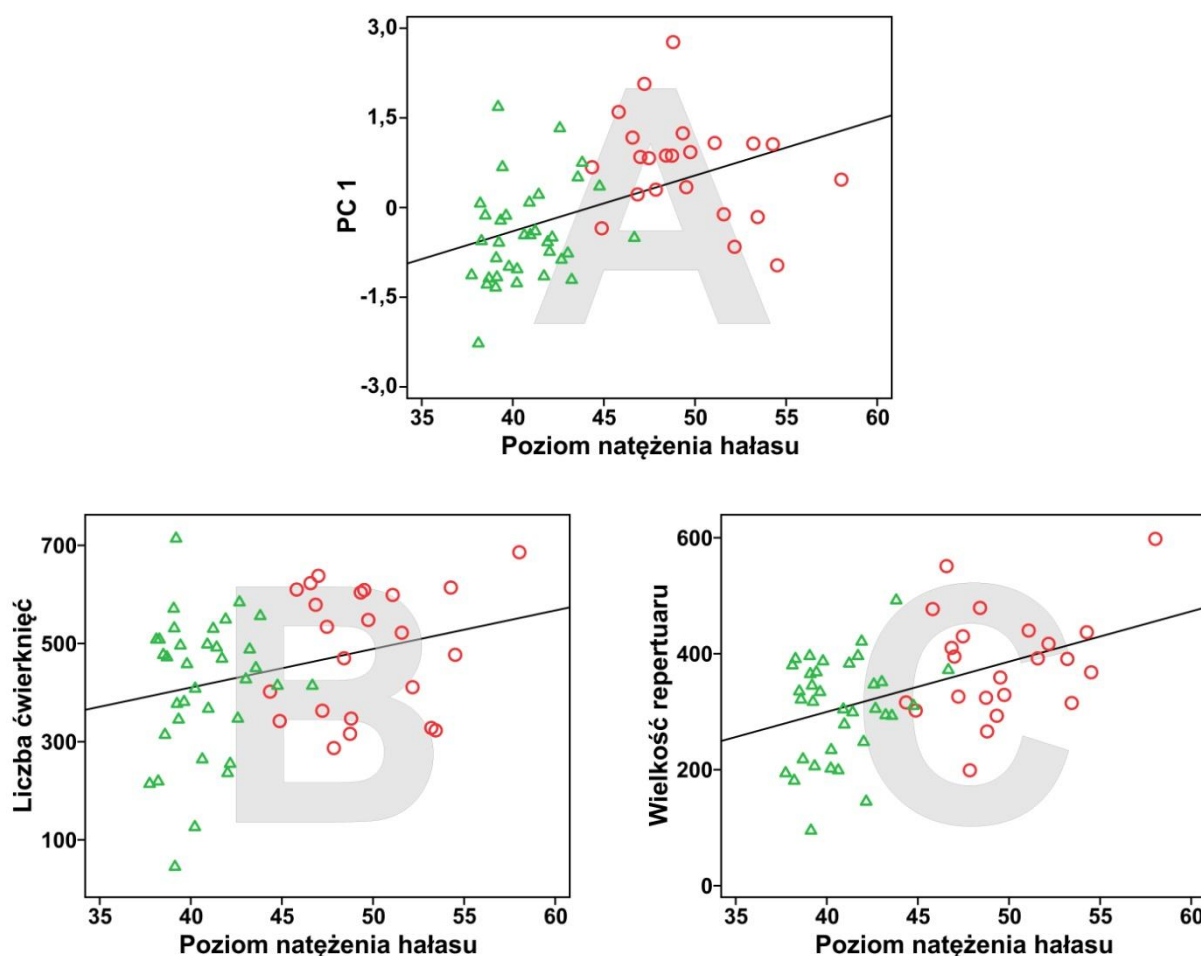
na repertuar sylab, repertuar gwizdów oraz repertuar ćwierknień (Tabela 18). W przypadku repertuaru ćwierknień analiza GLM wykazała również istotny wpływ dnia w sezonie na badaną zmienną (Tabela 18). Poziom natężenia hałasu był pozytywnie skorelowany z repertuarem sylab ( $r = 0,465$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ), repertuarem gwizdów ( $r = 0,400$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 58$ ) oraz repertuarem ćwierknień ( $r = 0,393$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 58$ ).

Tabela 17. Najlepiej dopasowane uogólnione modele liniowe ( $\Delta AIC_C < 2$ ) wskazujące czynniki wpływające na parametry śpiewu śpiewaka. Miara Akaike ( $w_i$ ) oraz współczynnik ER zostały obliczone na podstawie Kryterium Informacyjnego Akaikego, skorygowanego dla małych prób. Zmienne: DZIEŃ, dzień w sezonie; POPULACJA, rodzaj populacji (miejska/leśna).

Model	AIC <sub>C</sub>	$\Delta AIC_C$	$w_i$	ER
PC1 gwizdów				
POPULACJA	146,62	0,00	0,64	
Repertuar sylab				
DZIEŃ + POPULACJA	688,02	0,00	0,47	
POPULACJA	689,16	1,14	0,27	0,57
Repertuar gwizdów				
POPULACJA	569,64	0,00	0,59	
DZIEŃ + POPULACJA	571,62	1,98	0,22	2,68
Repertuar ćwierknień				
DZIEŃ + POPULACJA	666,73	0,00	0,49	
DZIEŃ	668,52	1,80	0,20	2,46
Fracja ćwierknień				
DZIEŃ + POPULACJA	737,42	0,00	0,30	
DZIEŃ	737,58	0,16	0,28	1,09
POPULACJA	738,10	0,68	0,22	1,41
Indeks liniowości				
POPULACJA	-80,18	0,00	0,45	
DZIEŃ + POPULACJA	-79,59	0,59	0,34	0,76

### Czasowa organizacja śpiewu

Tempo śpiewu sylab obniżało się wraz z postępem sezonu ( $r = -0,268$ ,  $p = 0,042$ ,  $n = 58$ ). Indeksy redundancji oraz liniowości opisujące inne aspekty czasowej organizacji śpiewu nie były ze sobą istotnie skorelowane ( $r = 0,200$ ,  $p = 0,130$ ,  $n = 58$ ). Wartości indeksu redundancji nie różniły się między samcami z miejskiej i leśnej populacji, w przeciwieństwie do indeksu liniowości, gdzie zaobserwowano istotne różnice (Tabela 16).



Rycina 13. Relacja między poziomem natężenia hałasu (dB SPL) a (A) częstotliwością gwizdów, scharakteryzowanych przy pomocy zmiennej PC1, (B) frakcją ćwierknień oraz (C) wielkością repertuaru dla samców śpiewających w mieście (koło) oraz lesie (trójkąt).

Najlepiej dopasowane modele ( $\Delta AIC_C < 2$ ) uzyskane przy za pomocą analizy GLM odzwierciedlały dane z dużym prawdopodobieństwem ( $\Sigma w_i = 0,79$ ; Tabela 17). Zgodnie z przewidywaniami, samce śpiewaka powtarzały sekwencje sylab znacznie częściej podczas śpiewu w mieście (Tabela 18), oraz przy wysokim natężeniu hałasu antropogenicznego (Tabela 19). Indeks liniowości był również silnie skorelowany z wielkością repertuaru ( $r = 0,969$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ) oraz współczynnikiem proporcji gwizdów do ćwierknień ( $r = -0,553$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ). Wynika z tego, iż samce powtarzały sekwencje sylab znacznie częściej przy większym udziale ćwierknień w ich śpiewie.

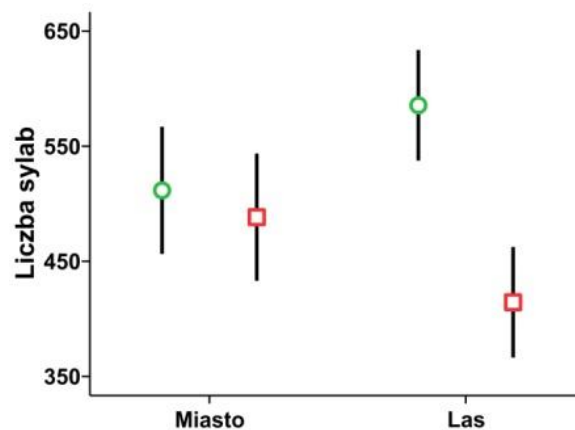
Tabela 18. Najlepiej dopasowane uogólnione modele liniowe ( $\Delta AIC_c < 2$ ) wskazujące czynniki wpływające na parametry śpiewu śpiewaka. Zmienne: DZIEŃ, dzień w sezonie; POPULACJA, rodzaj populacji (miejska/leśna).

Zmienna	Czynnik	$\beta$	SE	P
PC1 gwizdów				
1	Stała	1,865	0,365	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-1,163	0,218	< <b>0,001</b>
Repertuar sylab				
1	Stała	486,735	40,640	< <b>0,001</b>
	DZIEŃ	-0,991	0,533	0,063
	POPULACJA	-65,123	23,670	<b>0,006</b>
2	Stała	460,549	39,248	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-77,332	23,412	<b>0,001</b>
Repertuar gwizdów				
1	Stała	155,832	14,008	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-23,702	8,356	<b>0,005</b>
2	Stała	153,245	14,900	< <b>0,001</b>
	DZIEŃ	0,098	0,195	0,616
	POPULACJA	-24,908	8,678	<b>0,004</b>
Repertuar ćwierknięć				
1	Stała	333,491	33,825	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-40,215	19,701	<b>0,041</b>
	DZIEŃ	-1,089	0,443	<b>0,014</b>
2	Stała	280,586	22,503	< <b>0,001</b>
	DZIEŃ	-1,340	0,441	<b>0,002</b>
Fracja ćwierknięć				
1	Stała	599,485	62,218	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	56,609	36,238	0,118
	DZIEŃ	-1,408	0,815	0,084
2	Stała	525,013	40,812	< <b>0,001</b>
	DZIEŃ	-1,761	0,800	<b>0,028</b>
3	Stała	562,296	59,850	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-73,948	35,702	<b>0,038</b>
Indeks liniowości				
1	Stała	0,580	0,052	< <b>0,001</b>
	POPULACJA	-0,088	0,031	<b>0,004</b>
2	Stała	0,605	0,054	< <b>0,001</b>
	DZIEŃ	-0,001	0,001	0,197
	POPULACJA	-0,077	0,032	<b>0,015</b>

Tabela 19. Wyniki regresji liniowej metodą eliminacji wstecznej pokazujące relacje między poziomem natężenia hałasu (HAŁAS), typem populacji (Miasto, Las oraz Łącznie) a badanymi zmiennymi opisującymi charakterystykę śpiewu śpiewaka.

Model	Czynnik	$\beta$	SE	P
PC1 gwizdów				
Miasto	Stała	4,251	2,432	0,080
	HAŁAS	-0,072	0,049	0,144
Las	Stała	-4,678	2,524	0,064
	HAŁAS	0,104	0,062	0,094
Łącznie	Stała	-4,125	0,998	< <b>0,001</b>
	HAŁAS	0,093	0,022	< <b>0,001</b>
Repertuar sylab				
Miasto	Stała	-18,846	262,590	0,943
	HAŁAS	8,106	5,528	0,125
Las	Stała	-69,423	272,703	0,799
	HAŁAS	9,214	6,686	0,168
Łącznie	Stała	-46,920	96,565	0,627
	HAŁAS	8,666	2,168	< <b>0,001</b>
Repertuar gwizdów				
Miasto	Stała	28,491	97,465	0,770
	HAŁAS	2,089	1,961	0,287
Las	Stała	-14,900	96,640	0,877
	HAŁAS	3,028	2,369	0,201
Łącznie	Stała	2,394	34,919	0,945
	HAŁAS	2,609	0,784	<b>0,001</b>
Repertuar ćwierknień				
Miasto	Stała	-47,336	234,996	0,840
	HAŁAS	6,016	4,727	0,203
Las	Stała	-54,523	227,173	0,810
	HAŁAS	6,186	5,569	0,267
Łącznie	Stała	-49,314	82,920	0,552
	HAŁAS	6,057	1,862	<b>0,001</b>
Fracja ćwierknień				
Miasto	Stała	211,667	380,244	0,578
	HAŁAS	5,578	7,648	0,466
Las	Stała	79,008	447,804	0,860
	HAŁAS	8,234	10,979	0,453
Łącznie	Stała	96,327	151,302	0,524
	HAŁAS	7,851	3,397	<b>0,021</b>
Indeks liniowości				
Miasto	Stała	-0,120	0,329	0,716
	HAŁAS	0,012	0,007	0,062
Las	Stała	-0,155	0,364	0,671
	HAŁAS	0,014	0,009	0,125
Łącznie	Stała	-0,37	0,126	0,770
	HAŁAS	0,011	0,003	< <b>0,001</b>

Aczkolwiek, nie zaobserwowano aby samce wykazywały redundancję sylab śpiewanych pojedynczo ( $t = 0,719$ ,  $df = 56$ ,  $p = 0,475$ ), bądź zwiększały liczbę powtórzeń sylab w sekwencjach ( $t = -1,088$ ,  $df = 56$ ,  $p = 0,281$ ) między populacją miejską i leśną. Korelacje między wielkością repertuaru a czasem trwania sekwencji sylab ( $r = -0,077$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ), tempem śpiewu sekwencji sylab ( $r = 0,113$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ) oraz zakresem częstotliwości sekwencji sylab ( $r = 0,186$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 58$ ) były istotne statystycznie, aczkolwiek słabe.



Rycina 14. Różnice w proporcjach udziału gwizdów (koło) oraz ćwierknięć (kwadrat) w próbie 1000 analizowanych sylab między badanymi populacjami. Dane przedstawione jako średnie wraz z 95% przedziałem ufności.

## DYSKUSJA

Analiza parametrów śpiewu opisujących częstotliwość, repertuar oraz czasową organizację wykazała istotne różnice między miejską i leśną populacją śpiewaka, żyjącą w środowisku o różnym poziomie natężenia hałasu antropogenicznego. Typ siedliska wpływał istotnie na częstotliwość gwizdów przy równoczesnym braku różnic w przypadku ćwierknięć. Udział gwizdów oraz ćwierknięć w próbie 1000 przeanalizowanych sylab różnił się istotnie między miejskimi i leśnymi śpiewakami. Miejskie śpiewaki charakteryzowały się śpiewem bardziej różnorodnym i złożonym niż leśne samce. Było to spowodowane zarówno przez większy repertuar sylab, gwizdów oraz ćwierknięć, jak i częstsze powtarzanie sekwencji ćwierknięć. Relacje między dniem w sezonie a wielkością repertuaru sylab oraz

tempem śpiewu wskazują, iż samce mogą tracić motywację do śpiewu wraz z postępem sezonu. Wątpliwym natomiast jest, aby charakterystyka oraz struktura sekwencji sylab funkcjonowała jako sygnały tożsamości bądź seksowne sylaby (Vallet and Kreutzer 1995; Leitner et al. 2006; Briefer et al. 2008). Nie udało się znaleźć wystarczających dowodów w czasowej organizacji śpiewu na poparcie tej hipotezy.

Wyższa częstotliwość śpiewu ptaków w środowisku miejskim, zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym jest zgodna z wynikami dostępnymi dla innych gatunków (np. Slabbekoorn i Peet 2003). Zastanawiające jest natomiast, dlaczego owe zwiększenie częstotliwości dotyczyło tylko gwizdów, przy niezmiętej częstotliwości ćwierknień. Zamiast tego zaobserwowano, iż miejskie śpiewaki zwiększały udział ćwierknień w śpiewie, co może świadczyć o zwiększonej redundancji sylab tego typu podczas śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem. Aczkolwiek wydaje się to mało prawdopodobne ze względu na istotne, lecz niewielkie różnice w poziomie natężenia hałasu antropogenicznego między badanymi populacjami. Dodatkowo, najnowsza praca dotycząca śpiewu kosów żyjących w sąsiedztwie lotniska pokazuje, iż zmniejszają one proporcję ćwierków przy równoczesnym braku różnic w częstotliwości śpiewu (Sierro et al. 2017). Autorzy wielu prac sugerują, iż modyfikacje śpiewu przez ptaki żyjące w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym nie są liniowe i różnią się w zależności od źródła oraz charakterystyki hałasu (Brumm et al. 2009; Díaz et al. 2011; Gil et al. 2014; Sierro et al. 2017). Ostatnie badania wskazują również, iż owe zwiększenie częstotliwości śpiewu jedynie w niewielkim stopniu poprawia transmisję sygnałów dźwiękowych (Nemeth i Brumm 2010).

Dwie wcześniejsze prace porównujące śpiew miejskiej oraz leśnej populacji blisko spokrewnionego ze śpiewakiem kosa zaobserwowały podobną zmianę częstotliwości gwizdów (Nemeth i Brumm 2009) oraz gwizdów i ćwierknień (Ripmeester et al. 2010). Dodatkowo, w przypadku drugiej pracy miejskie kosy zwiększały udział ćwierknień w swoim śpiewie, co odpowiada wynikom uzyskanym na śpiewaku. W obu przypadkach autorzy powołując się na wcześniejsze badania na kosie (Dabelsteen 1985; Dabelsteen i Pedersen 1985) zasugerowali, iż wyższe częstotliwości gwizdów oraz większy udział ćwierknień w śpiewie mogą być wywołane przez zwiększone pobudzenie terytorialnych samców, spowodowane życiem w wyższych zagęszczeniach. Wymusza to intensywniejsze interakcje między sąsiadami, co wpływa na zmianę ich śpiewu. I faktycznie, Nemeth i Brumm (2009), Ripmeester et al. (2010) oraz inne liczne badania wskazują, iż kosy żyją w większych zagęszczeniach na obszarach zurbanizowanych (np. Snow 1958; Tratalos et al. 2007).

Dodatkowo, badania przeprowadzone na bogatkach wykazały, iż zagęszczenie samców wpływa na minimalną częstotliwość strof (Hamao et al. 2011), a samo życie w miastach okazuje się być stresujące (Bonier et al. 2007a, b) oraz zwiększa agresywność i pobudzenie u ptaków (Evans et al. 2010; Scales et al. 2011). Jeśli ćwierki faktycznie pełnią funkcję sygnałów krótkodystansowych, może to być powodem dla którego udział sylab tego typu jest większy w miastach. Dodatkowo, ćwierki mogą pełnić rolę tzw. cichego śpiewu (ang. *soft songs*), który jest opisywany jako agresywny sygnał (Dabelsteen et al. 1998; Akçay et al. 2015). Możliwe, że dlatego śpiewaki wydają ćwierknięcia z większą intensywnością na początku sezonu lęgowego, zmniejszając ich udział wraz z jego postępem.

Niestety, podczas badań nie monitorowałem zagęszczeń śpiewaka na żadnej z powierzchni. Badania dotyczące polskiej awifauny pokazują w przypadku śpiewaka, iż populacje miejskie (108 par/km<sup>2</sup>) oraz leśne (118 par/km<sup>2</sup>) nie różnią się istotnie między sobą (Dyrz 1963). Natomiast Tomiałojć (2011) w podsumowaniu 40-letniego monitoringu awifauny Wrocławia wskazuje na tendencję spadkową par lęgowych śpiewaka w miejskich parkach. Z drugiej strony badania dotyczące awifauny Wielkiej Brytanii wykazują, iż śpiewaki zwiększają liczebność i zagęszczenia na obszarach miejskich (Tratalos et al. 2007). Różnice te mogą być spowodowane warunkami klimatycznymi, ponieważ wilgotność oraz opad roczny różni się istotnie między Wielką Brytanią a Polską. Suche siedliska ograniczają możliwość budowy gniazd u śpiewaka, co w efekcie przekłada się na mniejsze zagęszczenia tego gatunku (Tomiałojć 1992). Aczkolwiek, zarówno miejskie jak i leśne powierzchnie na których prowadziłem badania nie były siedliskami suchymi, oraz posiadały różne źródła wody w postaci jezior oraz cieków wodnych. Dlatego aby w pełni zrozumieć ten problem, konieczne jest przeprowadzenie dalszych badań.

Zaobserwowane różnice w wielkości repertuaru między populacją miejską oraz leśną są szczególnie interesujące. Podczas wcześniejszych badań zauważono, że samce śpiewaka odwiedzają terytoria rywali podczas przerw w śpiewie (Tomiałojć i Lontkowski 1989). Również samice składają krótkie wizyty w terytoriach potencjalnych partnerów na początku sezonu lęgowego (Davies i Snow 1965). Owe zachowania wskazują, iż obie płcie mogą próbować oszacować jakość terytorialnych samców. Różne badania wskazują, iż wielkość repertuaru, wraz z powtarzalnością sekwencji sylab może być sygnałem jakości samca (np. Kipper et al. 2006; Hesler et al. 2012). W przypadku kosa oraz śpiewaka ta zależność jest pośrednio potwierdzona badaniami dotyczącymi jakości samca, wielkości lęgu i wielkości repertuaru (Najmanová and Adamík 2009). Wątpliwym jest, aby lepsze jakościowo samce

zajmowały terytoria wyłącznie w siedliskach miejskich. Dotychczasowe badania pokazują korelacje między zagęszczeniem populacji ptaków a wielkością repertuaru (Bitterbaum i Baptista 1979). Większe zagęszczenia osobników mogą również powodować zmiany w różnych parametrach śpiewu jak w przypadku zwiększenia tempa śpiewu u kosów (Nemeth i Brumm 2009). Aczkolwiek zaobserwowano również odwrotny trend. Badania Olinkiewicz i Osiejuka (2003) wykazały, iż samce potrzyszczka *Emberiza calandra* posiadające wielu sąsiadów istotnie obniżały tempo śpiewu, jednocześnie zwiększając produkcję głosów. Natomiast podczas moich badań nie zaobserwowałem żadnych różnic w tempie śpiewu sylab między miejską i leśną populacją.

Różnice w wielkości repertuaru między badanymi populacjami mogą być potencjalnie spowodowane zwiększonym współdzieleniem sylab u ptaków żyjących w większych zagęszczeniach. Badania na drożdziej brązowawym *Turdus grayi* pokazały, iż współdzielenie sylab u drozdów jest możliwe (Vargas-Castro et al. 2012), co może przyczyniać się do kształtowania wielkości repertuaru samca. Niemniej jednak, na chwilę obecną nie badałem współdzielenia sylab między osobnikami i populacjami, co wymagałoby dalszej bardzo żmudnej analizy. Ponadto, większe repertuary u miejskich samców mogą być wynikiem elastyczności fenotypowej, czy też rozmiaru mózgu. Liczne badania pokazują, iż większe mózgi pozwalają ptakom przystosować się do nowych warunków środowiskowych (np. Sol et al. 2005; Carrete i Tella 2011; Maklakov et al. 2011). Większy rozmiar mózgu może potencjalnie wpływać na zdolność uczenia się śpiewu, szczególnie w przypadku życia w większych zagęszczeniach powodujących konieczność częstszych interakcji społecznych między osobnikami i pozwalających na usłyszenie śpiewu większej liczby samców. Wydaje się więc możliwe, iż zdolność do przetrwania w nowych ekosystemach miejskich może kształtować repertuar ptaków. W tym przypadku zaobserwowane zmiany w śpiewie mogą być uznawane za produkt uboczny selekcji zachodzącej na obszarach zurbanizowanych.

Podsumowując, wieloczynnikowa analiza śpiewu śpiewaka opisana w Rozdziale IV wykazała po raz pierwszy istotne różnice w charakterystyce śpiewu między miejską i leśną populacją tego gatunku. Śpiew miejskich samców okazał się być pod wieloma względami bardziej różnorodny, a zaobserwowane różnice mogą potencjalnie być odpowiedzią na wyższe natężenia hałasu antropogenicznego. Niemniej jednak, śpiew ptaków jest złożonym fenomenem i trudno jest jednoznacznie wytypować czynniki na niego wpływające. Dlatego na podstawie uzyskanych wyników można uznać, iż ekosystemy miejskie wpływają na różne parametry śpiewu śpiewaka. Zaobserwowane różnice w śpiewie między miejską

a leśną populacją, na podstawie dostępnej literatury, wydają się być połączone z zagęszczeniem ptaków. Niestety, zagęszczenia ptaków nie były monitorowane w trakcie zbierania materiału do badań. Dlatego też dalsze badania powinny uwzględnić relacje między poziomem natężenia hałasu, zagęszczeniem i wielkością populacji, jakością samców a parametrami śpiewu śpiewaka.

## PODSUMOWANIE

Poniżej podsumowuje najistotniejsze wnioski opisane w czterech rozdziałach rozprawy doktorskiej, dotyczące zmian w organizacji śpiewu pospolitych ptaków lęgowych żyjących w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym:

### Rozdział I

- (1) Analiza śpiewu zięby pokazała, iż samce śpiewające w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym nie wykazują nadmiarowości sygnałów.
- (2) Nie zaobserwowano różnic w parametrach śpiewu zięby między osobnikami z miejskiej oraz leśnej populacji, które śpiewały w środowisku istotnie różniącym się poziomem natężenia hałasu antropogenicznego.
- (3) Samce zięby śpiewające z większym repertuarem śpiewały z wyższym tempem, co powodowało częstsze przełączanie się między różnymi typami śpiewu. Skutkowało to skróceniem czasu trwania strofy oraz serii śpiewu, jak i zmniejszeniem liczby powtórzeń strof w serii śpiewu. Wielkość repertuaru okazuje się być ważnym parametrem śpiewu, pomocnym w ocenie jakości samców zięby.

### Rozdział II

- (4) Informacja zakodowana w czasie trwania serii śpiewu wyzwała różne reakcje u terytorialnych samców zięby. Intensywność reakcji na czas trwania serii śpiewu jest również zależna od motywacji terytorialnego samca.
- (5) Liczba powtórzeń strof w serii nie wpływa na wykrywalność sygnału w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Natomiast odpowiedź samców, których terytoria były zlokalizowane w hałaśliwej okolicy świadczy o zwiększonej czujności spowodowanej wyższym poziomem natężenia hałasu antropogenicznego.

### Rozdział III

(6) Nie stwierdzono aby hałas antropogeniczny wpływał na zakres pasma częstotliwości śpiewu, czasową organizację śpiewu oraz repertuar sylab u piecuszka.

(7) Obecność innych śpiewających samców w sąsiedztwie wyjaśnia część zmienności parametrów opisujących repertuar oraz czasową organizację śpiewu piecuszka. Samce śpiewające w grupach charakteryzowały się większą złożonością śpiewu.

### Rozdział IV

(8) Miejskie śpiewaki zwiększały częstotliwość gwizdów przy niezmienionej częstotliwości ćwierknień, w porównaniu do osobników z populacji leśnej.

(9) Udział gwizdów oraz ćwierknień w śpiewie różnił się istotnie między miejską a leśną populacją śpiewaka.

(10) Zaobserwowano istotne różnice w repertuarze sylab, gwizdów oraz ćwierknień między badanymi populacjami.

(11) Nie zaobserwowano aby samce wykazywały redundancję sylab śpiewanych pojedynczo, bądź zwiększały liczbę powtórzeń sylab w sekwencjach między populacją miejską i leśną. Aczkolwiek, śpiewaki powtarzały sekwencje ćwierknień znacznie częściej podczas śpiewu w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym. Nie stwierdzono również różnic w czasie trwania sylab, czasie trwania przerw między sylabami oraz tempie śpiewu między badanymi populacjami.

(12) Nie udało się znaleźć wystarczających dowodów na to, żeby charakterystyka oraz struktura sekwencji sylab funkcjonowała jako sygnały jakości bądź tożsamości samca.

Wyniki uzyskane w ramach prowadzonych badań, jak i najnowsze publikacje naukowe pokazują bez żadnych wątpliwości, że hałas antropogeniczny wpływa na śpiew ptaków żyjących na obszarach zurbanizowanych. Mimo dużego zróżnicowania w odpowiedzi, występuje szereg dostosowań do komunikacji dźwiękowej w środowisku zanieczyszczonym hałasem antropogenicznym współdzielonych między gatunkami. Niestety w wielu

przypadkach istnieje podejrzenie, iż zaobserwowane różnice w śpiewie między populacjami miejskimi i naturalnymi nie są wywołane przez hałas antropogeniczny, lecz są powiązane ze specyfiką danej lokalizacji. Dodatkowo, hałas antropogeniczny jest tylko jednym z czynników obecnych na obszarach zurbanizowanych którym ptaki muszą stawić czoła aby przetrwać. Dlatego potrzebne są dalsze kompleksowe badania miejskiej awifauny ograniczające się nie tylko do analizy śpiewu w odniesieniu do poziomu natężenia hałasu, lecz biorące pod uwagę cały zakres zmiennych wliczając w to m.in. strukturę populacji, charakterystykę samca (jakość, wiek), sukces lęgowy oraz ocenę jakości środowiska.

## **PODZIĘKOWANIA**

**Tomaszowi Osiejukowi** za możliwość prowadzenia ciekawych badań. Dziękuję Tomku za to, że zdecydowałeś się na współpracę ze mną, za wsparcie, rady i czas który poświęciłeś, abym mógł realizować swoją bioakustyczną pasję.

**Katarzynie Łosak** za nieocenioną pomoc administracyjno–terenową, na którą mogłem liczyć w trakcie całego doktoratu.

**Pawłowi Szymańskiemu, Michałowi Budce** oraz **Michałowi Skierczyńskiemu** za współpracę, rady oraz sugestie dotyczące moich badań i wcześniejszych wersji rozprawy.

**Pawłowi Podkowie** za pomoc podczas wykonywania eksperymentów, z których materiału nie miałem jeszcze czasu przeanalizować.

**Torbenowi Debelsteenowi** za możliwość odbycia stażu na Uniwersytecie w Kopenhadze.

Mojej żonie **Justynie** oraz córce **Helenie** za to że jesteście, za wyrozumiałość, cierpliwość oraz wsparcie na które mogłem zawsze liczyć. Wasza obecność pozwalała mi momentami zapomnieć o pracy.

## LITERATURA

Airey DC, Buchanan KL, Szekely T, Catchpole CK, DeVoogd TJ. 2000. Song, sexual selection and a song control nucleus (HVC) in the brains of european sedge warblers. *J Neurobiol* 44:1–6.

Akçay Ç, Anderson CR, Nowicki S, Beecher MD, Searcy WA. 2015. Quiet threats: soft song as an aggressive signal in birds. *Anim Behav* 105:267–274.

Arroyo–Solís A, Castillo JM, Figueroa E, López–Sánchez JL, Slabbekoorn H. 2013. Experimental evidence for an impact of anthropogenic noise on dawn chorus timing in urban birds. *J Avian Biol* 44:288–296.

Arvidsson BL, Neergard R. 1991. Mate choice in the willow warbler: a field experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 29:225–229.

Atchison DA, Pritchard N, Schmid KL. 2006. Peripheral refraction along the horizontal and vertical visual fields in myopia. *Vision Res* 46:1450–1458.

Balzer AL, Williams TD. 1998. Do female zebra finches vary primary reproductive effort in relation to mate attractiveness? *Behaviour* 135:297–309.

Balassina D. 1984. *Amphibians of Europe: a colour field guide*. David & Charles.

Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM. 2010. The cost of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends Ecol Evol* 25:180–189.

Bartsch C, Weiss M, Kipper S. 2015. Multiple song features are related to parental effort in common nightingales. *BMC Evol Biol* 15:115.

Bee MA, Swanson EM. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Anim Behav* 74:1765–1776.

Bednekoff PA, Blumstein DT. 2009. Peripheral obstructions influence marmot vigilance: integrating observational and experimental results. *Behav Ecol* 20:1111–1117.

Bedrosian TA, Fonken LK., Walton JC, Nelson RJ. 2011. Chronic exposure to dim light at night suppresses immune responses in Siberian hamsters. *Biol. Lett.* 7:468–471.

- Beecher MD, Campbell SE, Burt JM. 1994. Song perception in the song sparrow: birds classify by song type but not by singer. *Anim Behav* 47:1343–1351.
- Beecher MD, Campbell SE, Nordby JC. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Anim Behav* 59:29–37.
- Bell BD, Borowiec M, Lontkowski J, Pledger S. 2004. Short records of marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success. *J Ornithol* 145:8–15.
- Bennie JA, Pedisic Z, van Uffelen JGZ et al. 2016. The descriptive epidemiology of total physical activity, muscle-strengthening exercises and sedentary behaviour among Australian adults – results from the National Nutrition and Physical Activity Survey. *BMC Public Health* 16:73.
- Bermudez–Cuamatzin E, Ríos-Chelén AA, Gil D, Garcia CM. 2011. Experimental evidence for real–time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biol Letters* 7:36–38.
- Bitterbaum E, Baptista LF. 1979. Geographical variation in songs of California House finches (*Carpodacus mexicanus*). *Auk* 96:462–474.
- Blumstein DT, Armitage KB. 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am Nat* 150:179–200.
- Böhner J, Wistel–Wozniak A. 1995. Chaffinch *Fringilla coelebs* song in western and southern Poland: song types, repertoire sizes, and the terminal element “kit”. *Acta Ornithol* 30:107–115.
- Bonier F. 2012. Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds. *Horm Behav* 61:763–772.
- Bonier F, Martin PR, Sheldon KS, Jensen JP, Foltz SL, Wingfield JC. 2007a. Sex–specific consequences of life in the city. *Behav Ecol* 18:121–129.
- Bonier F, Martin PR, Wingfield JC. 2007b. Urban birds have broader environmental tolerance. *Biol Letters* 3:670–673.

- Brenowitz EA. 1982. The active space of red-winged blackbird song. *J Comp Physiol A* 147:511–522.
- Briefer A, Aubin T, Lehongre K, Rybak F. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *J Exp Biol* 211:317–326.
- Briefier E, Osiejuk TS, Rybak F, Aubin T. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *J Theor Biol* 262:151–164.
- Brindley EL. 1991. Response of european robins to playback of song: neighbor recognition and overlapping. *Anim Behav* 41:503–512.
- Brumm H, Ritschard M. 2011. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behav Ecol* 22:310–316.
- Brumm H, Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. *Adv Stud Behav* 35:151–209.
- Brumm H, Slater PJB. 2006. Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behav Ecol Sociobiol* 60:475–481.
- Brumm H, Lachlan RF, Riebel K, Slater PJB. 2009. On the function of song type repertoires: testing the “antiexhaustion hypothesis” in chaffinches. *Anim Behav* 77:37–42.
- Brumm H, Todt D. 2002. Noise–dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Anim Behav* 63:891–897.
- Byrne R, Whiten A. 1988. Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans. Oxford University Press.
- Can A, Leclercq L, Lelong J, Botteldooren D. 2010. Traffic noise spectrum analysis: dynamic modeling vs. experimental observations. *Appl Acoust* 71:764–770.
- Carrete M, Tella JL. 2011. Inter–individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. *PLoS One* 6:e18859.
- Cartwright LA, Taylor DR, Wilson DR, Chow–Fraser P. 2014. Urban noise affects song structure and daily patterns of song production in red–winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Urban Ecosyst* 17:561–572.

- Catchpole CK. 1976. Temporal and sequential organisation of song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). Behaviour 59:226–246.
- Catchpole CK. 1980. Sexual selection and the evolution of song in European warblers of the genus *Acrocephalus*. Behaviour 74:149–166.
- Catchpole CK, Slater PBJ. 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge University Press.
- Collins S. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. W: Marler P, Slabbekoorn H (eds) Nature's music. The science of birdsong. Elsevier Academic Press.
- Dabelsteen T. 1984. An analysis of the full song of the blackbird *Turdus merula* with respect to message coding and adaptations for acoustic communication. Ornis Scand 15:227–239.
- Dabelsteen T. 1985 Messages and meanings of bird song with special reference to the blackbird (*Turdus merula*) and some methodology problems. Biol Skr Dan Vid Selsk 25:173–208.
- Dabelsteen T, Pedersen SB. 1985 Correspondence between messages in the full song of the blackbird *Turdus merula* and meanings to territorial males as inferred from responses to computerized modifications of natural song. Z Tierpsychol 69:149–165.
- Dabelsteen T, McGregor P, Lampe HM, Langmore N, Holland J. 1998. Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. Bioacoustics 9:89–105.
- Da Silva A, Samplonius JM, Schlicht E, Valcu M, Kempenaers B. 2014. Artificial night light rather than traffic noise affects the daily timing of dawn and dusk singing in common european songbirds. Behav Ecol 25:1037–1047.
- Dawson SM, Jenkins PF. 1983. Chaffinch song repertoires and the Beau Geste hypothesis. Behaviour 87:256-269.
- Davies PW, Snow DW. 1965. Territory and food of the Song Thrush. Br Birds 58:161–175.
- DeWolfe BB, Baptista LF, Petrinovich L. 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's white-crowned sparrows. Condor 91:397–407.
- Díaz M, Parra A, Gallardo C. 2011. Serins respond to anthropogenic noise by increasing vocal activity. Behav Ecol 22:332–336.

- Dominoni DM, Greif S, Nemeth E, Brumm H. 2016. Airport noise predicts song timing of European birds. *Ecol Evol* 6:6151–6159.
- Dunlop R. 2016. The effect of vessel noise on humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, communication behaviour. *Anim Behav* 111:13–21.
- Dyrce A. 1963. Comparative studies on the avifauna of wood and park. *Acta Ornithol* 7:337–385.
- Evans J, Boudreau K, Hyman J. 2010. Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethol* 116:588–595.
- Farrell TM, Weaver K, An Y-S, MacDougall-Shackleton SA. 2012. Song bout length is indicative of spatial learning in European starlings. *Behav Ecol* 23:101–111.
- Firebaugh A, Haynes KJ. 2016. Experimental tests of light-pollution impacts on nocturnal insect courtship and dispersal. *Oecol* 182:1203–1211.
- Fonken LK, Workman JL, Walton JC, Weil ZM, Morris JS, Haim A, Nelson RJ. 2010. Light at night increases body mass by shifting the time of food intake. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:18664–18669.
- Forsythe DM. 1979. The attractiveness of shredded garbage to gulls and other avian species potentially hazardous to aircraft. *Bird Control Seminars Proceedings* 8.
- Francis CD, Ortega CP, Cruz A. 2009. Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Curr Biol* 19:1415–1419.
- Francis CD, Ortega CP, Cruz A. 2011. Different behavioural responses to anthropogenic noise by two closely related passerine birds. *Biol Lett* 7:850–852.
- Freeberg TM. 2006. Social complexity can drive vocal complexity: Group size influences vocal information in Carolina chickadees. *Psychol Sci* 17:557–561.
- Freeberg TM, Harvey EM. 2008. Group size and social interactions are associated with calling behavior in Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*). *J Com Psychol* 122:312-318.
- Freeman HJ. 1981. Alpine swifts feeding by artificial light at night. *Brit Birds* 74: 149.

- Fuller RA, Irvine KN, Davies ZG, Armsworth PR, Gaston KJ. 2012. Interactions between people and birds in urban landscapes. W: Lepczyk CA, Warren PS (eds). Urban bird ecology and conservation. Studies in avian biology. University of California Press.
- Fuller RA, Warren PH, Gaston KJ. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biol Lett* 3:368–370.
- Garamszegi LZ, Zsebök S, Török J. 2012. The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *J Theor Biol* 295:68–76.
- Gavin SD, Komers PE. 2006. Do pronghorn (*Antilocapra americana*) perceive roads as a predation risk? *Canadian J Zool* 84:1775–1780.
- Gill D. 1998. Song characteristics and sexual selection in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*). University of St Andrews.
- Gil D, Brumm H. 2013. Avian urban ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Gil D, Cobb J, Slater PJB. 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Anim Behav* 62:689–694.
- Gil D, Graves JA, Slater PJB. 1999. Seasonal patterns of singing in the willow warbler: evidence against the fertility announcement hypothesis. *Anim Behav* 58:995–1000.
- Gil D, Honarmand M, Pascual J, Pérez–Mena E, Macías Garcia C. 2015. Birds living near airports advance their dawn chorus and reduce overlap with aircraft noise. *Behav Ecol* 26:435–443.
- Gil D, Slater PJB. 2000a. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. *Behav Ecol Sociobiol* 47:319–326.
- Gil D, Slater PJB. 2000b. Song organisation and singing patterns of the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour* 137:759–782.
- Gil D, Slater PJB, Graves JA. 2007. Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *J Avian Biol* 38:291–297.

- Goretskaia MI. 2004. Song structure and singing behaviour of willow warbler *Phylloscopus trochilus acredula* in populations of low and high density. *Bioacoustics* 14:183–195.
- Gough DC, Mennill DJ, Nol E. 2014. Singing seaside: pacific wrens (*Troglodytes pacificus*) change their songs in the presence of natural and anthropogenic noise. *Wilson J Ornithol* 126:269–278.
- Gross K, Pasinelli G, Kunc HP. 2010. Behavioral plasticity allows short-term adjustment to novel environment. *Amer Nat* 176:456–464.
- Grunst ML, Grunst AS. 2014. Song complexity, song rate and variation in the adrenocortical stress response in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Gen Comp Endocrinol* 200:67–76.
- Guilford T, Dawkins MS. 1995. What are conventional signals? *Anim Behav* 49:1689–1695.
- Güneralp B, Seto KC. 2013. Futures of global urban expansion: uncertainties and implications for biodiversity conservation. *Environ Res Lett* 8: 014025.
- Halfwerk W, Slabbekoorn H. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Anim Behav* 78:1301–1307.
- Halfwerk W, Holleman LJM, Lessellsand CM, Slabbekoorn H. 2011 Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *J Appl Ecol* 48:210–219.
- Hall ML, Kingma SA, Peters A. 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS One* 8:e56717.
- Hamao S, Watanabe M, Mori Y. 2011. Urban noise and male density affect songs in the great tit *Parus major*. *Ethol Ecol Evol* 23:111–119.
- Handford P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behav Ecol Sociobiol* 8:203–206.
- Hanna D, Blouin-Demers G, Wilson DR, Mennill DJ. 2011. Anthropogenic noise affects song structure in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *J Exp Biol* 214:3549–3556.
- Hanski IK, Laurila A. 1993. Variation in song rate during the breeding cycle of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ethology* 93:161–169.

- Harris MA, Lemon RE. 1976. Responses of male song sparrows *Melospiza melodia* to neighbouring and non-neighbouring individuals. *Ibis* 118:421–424.
- Hartshorne C. 1956. The monotony threshold in singing birds. *Auk* 83:176–192.
- Hasselquist D, Bensch S. 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behav Ecol Sociobiol* 28:187–193.
- Hesler N, Mundry R, Dabelsteen T. 2011. Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra sexual context? *J Ornithol* 152:591–601.
- Hesler N, Mundry R, Dabelsteen T. 2012. Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? *Acta Ethol* 15:203–210.
- Hilton GM, Ruxton GD, Cresswell W. 1999. Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks: the effects of weather and predator activity. *Oikos* 87:295–302.
- Hinde RA. 1958. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Anim Behav* 6:211–218.
- Hoi-Leitner M, Nechtelberger H, Hoi H. 1995. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav Ecol Sociobiol* 37:399–405.
- Horn AG, Falls JB. 1988. Repertoire and countersigning in Western Meadowlarks (*Sturnella neglecta*). *Ethology* 77: 337–343.
- Horn AG, Falls JB. 1991. Song switching in mate attraction and territory defense by western meadowlarks (*Strunella neglecta*). *Ethology* 87:262–268.
- Hughes M, Anderson RC, Searcy WA, Bottensek LM, Nowicki S. 2007. Song type sharing and territory tenure in eastern song sparrows: implications for the evolution of song repertoires. *Anim Behav* 73:701–710.
- Järvi T. 1983. The evolution of song versatility in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*: a case of evolution by intersexual selection explained by the “female’s choice of the best mate”. *Ornis Scand* 14:123–128.
- Kempenaers B, Borgström P, Loës P, Schlicht E, Valcu M. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Curr Biol* 20:1735–1739.

- Kipper S, Mundry R, Sommer C, Hultsch H, Todt D. 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Anim Behav* 71:211–217.
- Kleist NJ, Guralnick RP, Cruz A, Francis CD. 2016. Anthropogenic noise weakens territorial response to intruder's songs. *Ecosphere* 7.
- Kleist NJ, Guralnick RP, Cruz A, Francis CD. 2017. Sound settlement: noise surpasses land cover in explaining breeding habitat selection of secondary cavity nesting birds. *Ecol Appl* 27:260–273.
- Klett–Mingo JI, Pavón I, Gil D. 2016. Great tits *Parus major* increase vigilance time and reduce feeding effort during peaks of aircraft noise. *Anim Behav* 115:29–34.
- Kramer HG, Lemon RE. 1983. Dynamics of territorial singing between neighboring song sparrows (*Melospiza melodia*). *Behaviour* 85:198–223.
- Kramer HG, Lemon RE, Morris MJ. 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. *Anim Behav* 33:135–149.
- Krebs JR. 1977. The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Anim Behav* 25:475–478.
- Krebs JR, Ashcroft R, Webber M. 1978. Song repertoires and territory defense in the great tit. *Nature* 271:539–542.
- Laiolo P, Vögeli M, Serrano D, Tella JL. 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS One* 3:e1822.
- Lachlan RF, Slater PJB. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Anim Behav* 65:957–969.
- Lambrechts M, Dhondt A. 1995. Individual voice discrimination in birds. *Curr Ornithol* 12:115–139.
- Lambrechts M, Dhondt A. 1988. The anti-exhaustion hypothesis: a new hypothesis to explain song performance and song switching in the great tit. *Anim Behav* 36:327–334.
- LeGates TA, Altimus CM, Wang H et al. 2013. Aberrant light directly impairs mood and learning through melanopsin- expressing neurons. *Nature* 491:594–598.

- Leitão A, Cate Ct, Riebel K. 2006. Within-song complexity in a song- bird is meaningful to both male and female receivers. *Anim Behav* 71:1289–1296.
- Leitão A, Riebel K. 2003. Are good ornaments bad armaments? Male chaffinch perception of songs with varying flourish length. *Anim Behav* 66:161–167.
- Leitner S, Marshall RC, Leisler B, Catchpole CK. 2006. Male song quality egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* 112:554–563.
- Lengagne T, Aubin T, Lauga J, Jouventin P. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proc R Soc B* 266:1623–1628.
- Lenske AK, La VT. 2014. White-throated sparrows alter songs differentially in response to chorusing anuras and other background noise. *Behav Process* 105:28–35.
- Linhart P, Fuchs R. 2015. Song pitch indicates body size and correlates with males' response to playback in a songbird. *Anim Behav* 103:91–98.
- Li T, Shilling F, Thorne J, Li F, Schott H, Boynton R, Berry AM. 2010. Fragmentation of China's landscape by roads and urban areas. *Ecology* 25:839–853.
- Liu Z, He C, Zhou Y, Wu J 2014. How much of the world's land has been urbanized, really? A hierarchical framework for avoiding confusion. *Landsc Ecol* 29:763–771.
- Lohr B, Wright TF, Dooling RJ. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space signal. *Anim Behav* 65:763–777.
- Lombard E. 1911. Le signe de l'elevation de la voix. *Annales de Maladies de L'oreille et du Larynx* 37:101–119.
- Lowry H, Lill A, Wong BBM, 2013 Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biol Rev* 88:537–549
- Lu PL, Yu Q, Liu JD et al. 2006. Effects of changes in spring temperature on flowering dates of woody plants across china. *Bot Stud* 47:153–181.
- Luniak M. 2004. Synurbanization – adaptation of animal wildlife to urban development. W: Shaw WW, Harris LK, Vandruuff L (eds). *Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation*.

- Luther D, Gentry K. 2013. Sources of background noise and their influence on vertebrate acoustic communication. *Behaviour* 150:1045–1068.
- Luther D, Magnotti J. 2014. Can animals detect differences in vocalizations adjusted for anthropogenic noise? *Anim Behav* 92:111–116.
- Lynch A, Baker AJ. 1994. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: differentiation among populations. *Evol* 48: 351–359.
- Macdougall-Shackleton SA, Dindia L, Newman AEM, Potvin DA, Stewart KA, Macdougall-Shackleton EA. 2009. Stress, song and survival in sparrows. *Biol Lett* 5:746–748.
- Marini KLD, Otter KA, LaZerte SE, Reudink MW. 2017. Urban environments are associated with earlier clutches and faster nestling feather growth compared to natural habitats. *Urban Ecosyst w druku*.
- Maklakov AA, Immler S, Gonzalez–Voyer A, Kolm N. 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. *Biol Lett* 7:730–732.
- Marler P. 1956. The voice of the chaffinch and its function as a language. *Ibis* 98:231–261.
- Marler P. 2004 *Bird calls: a cornucopia for communication*. W: Marler P, Slabbekoorn H (eds). *Nature’s Music*. Elsevier.
- Marler P, Peters S. 1981. Sparrows learn adult song and more from memory. *Science* 213:780–782.
- Marler P, Tamura M. 1962. Song “dialects” in three populations of white-crowned sparrow. *Condor* 64:368–377.
- Marten K, Marler P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization – I. temperate habitats. *Behav Ecol Sociobiol* 2:271–290.
- Martina A, Gallarati M. 1997. Use of garbage dump by some mammal species in the Majella massif (Abruzzo, Italy). *Hystrix* 9:23–29.
- Marzluff JM. 2001 *Worldwide urbanisation and its effects on birds*. W: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R (eds). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Press, Norwell.

- McCarthy AH, Potvin DA, Aslam T, Bartlett R, Beebe S, Bennett J, Hitchcock DJ, Tee M. 2013: Differences between the songs of rural and urban Australian magpies (*Gymnorhina tibicen*) and the potential consequences for territorial interactions. *Notornis* 60:143–150.
- McComb K, Semple S. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biol Lett* 1:381–385.
- McGregor PK. 1992 Quantifying responses to playback: one, many, or composite multivariate measures? W: McGregor PK (ed) *Playback and studies of animal communication*. Plenum Press.
- McGregor PK. 2005. *Animal Communication Networks*. Cambridge University Press.
- McGregor PK, Dabelsteen T. 1996. Communication networks. W: Kroodsma DE, Miller EH (eds). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press.
- McGregor PK, Krebs JR, Perrins CM. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *Am Nat* 118:149–159.
- McGregor PK, Krebs JR. 1982. Song types in a population of great tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour* 79:126–152.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Cons* 127:247–260.
- McKinney ML. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosyst* 11:161–176.
- Meillere A, Brischoux F, Henry PY, Michaud B, Garcin R, Angelier F. 2017. Growing in a city: consequences on body size and plumage quality in an urban dweller, the house sparrow (*Passer domesticus*). *Landsc Urban Plan* 160:127–138.
- Mendes S, Colino-Rabanal VJ, Peris SJ. 2011. Bird song variations along an urban gradient: the case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape Urban Plan* 99:51–57.
- Michelsen A. 1978. Sound reception in different environments. W: Ali MA (ed). *Sensory ecology*. Plenum Publ Corp, New York.
- Moiron M, González-Lagos C, Slabbekoorn H, Sol D. 2015. Singing in the city: high song frequencies are not guarantee for urban success in birds. *Behav Ecol* 26:843–850.

- Møller AP. 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the western palearctic. *Oecol* 159:849–858.
- Møller AP, Henry PY, Erritzøe J. 2000. The evolution of song repertoires and immune defence in birds. *Proc R Soc Lond B* 267:165–169.
- Møller AP, Jokimäki J, Skorka P, Tryjanowski P. 2014. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*). *Oecol* 175:1019–1027
- Molles LE, Vehrencamp SL. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*). *Auk* 116:677–689.
- Montague MJ, Danek-Gontard M, Kunc HP. 2012. Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behav Ecol* 24:342–348.
- Montgomerie R, Weatherhead PJ. 1997. How robins find worms. *Anim Behav* 54:143–151.
- Morris-Drake A, Bracken AM, Kern JM, Radford AN. 2017. Anthropogenic noise alters dwarf mongoose responses to heterospecific alarm calls. *Environ Pollut* 223:476–483.
- Morton ES. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Amer Nat* 109:17–34.
- Morton ES. 1987. The effects of distance and isolation on song-type sharing in the Carolina wren. *Wilson Bull* 99:601–610.
- Mountjoy DJ, Lemon RE. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behav Ecol Sociobiol* 38:65–71.
- Naguib M. 2005. Singing interactions in song birds: implications for social relations, territoriality and territorial settlement. W: McGregor PK (ed). *Animal communication networks*. Cambridge University Press.
- Najmanová L, Adamík P. 2009. Effect of climatic change on the duration of the breeding season in three european thrushes. *Bird Study* 56:349–356.
- Neil K, Wu J. 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. *Urban Ecosyst* 9:243–257.
- Nelson DA. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behav Ecol Sociobiol* 30:415–424.

- Nemeth E, Brumm H. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Anim Behav* 78:637–641.
- Nemeth E, Brumm H. 2010. Birds and anthropogenic noise: are urban songs adaptive? *Am Nat* 176:465–475.
- Nemeth E, Pieretti N, Zollinger SA, Geberzah N, Pertecke J, Mirand AC, Brumm H. 2013. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proc R Soc B* 280:1–7.
- Neo YY, Hubert J, Bolle L, Winter HV, ten Cate C, Slabbekoorn H. 2016. Sound exposure changes European seabass behaviour in a large outdoor floating pen: effects of temporal structure and a ramp-up procedure. *Environ Pollut* 214:26–34.
- Nicholson J, Buchanan KL, Marshall RC, Catchpole CK. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Anim Behav* 74:1585–1592.
- Nielsen BMB, Vehrencamp SL. 1995. Responses of song sparrows to song-type matching via interactive playback. *Behav Ecol Sociobiol* 37:109–117.
- Nolan PM, Hill GE. 2004. Female choice for song characteristics in the house finch. *Anim Behav* 67:403–410.
- Nowicki S, Hasselquist D, Bensch S, Peters S. 2000. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proc R Soc Lond B* 267:2419–2424.
- Nyström K. 1997. Food density, song rate, and body condition in territory-establishing willow warblers (*Phylloscopus trochilus*). *Can J Zool* 75:47–58.
- Odom KJ, Hall ML, Riebel K, Omland KE, Langmore NE. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nat Commun* 5:3379.
- Olinkiewicz A, Osiejuk TS. 2003. Effect of time of season and neighbours on singing activity in the Corn Bunting *Miliaria calandra*. *Acta Ornithol* 38:117–122.
- Orci KM, Petroczki K, Barta Z. 2016. Instantaneous song modification in response to fluctuating traffick in the tree cricket *Oecanthus pellucens*. *Anim Behav* 112:187–194.

- Orłowski G. 2005. Factors affecting road mortality of the Barn Swallow *Hirundo rustica* in farmland. *Acta Ornithol* 40:117–125.
- Orłowski G. 2008. Roadside hedgerows and trees as factors increasing road mortality of birds: implications for management of roadside vegetation in rural landscapes. *Land Urban Plan* 86:153–161.
- Osiejuk TS. 2014. Differences in frequency of shared song types enables neighbour-stranger discrimination in a songbird species with small song repertoire. *Ethology* 120:893–903.
- Osiejuk TS, Ratyńska K, Cygan JP, Dale S. 2003. Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population. *Ann Zool Fennici* 40:3–16.
- Osiejuk TS, Ratyńska K, Dale S. 2007. What makes a 'local song' in a population of ortolan buntings without a common dialect? *Anim. Behav.* 74:121–130.
- Ota N, Soma M. 2014. Age-dependent song changes in a closed-ended vocal learner: elevation of song performance after song crystallization. *J Avian Biol* 45:566–573.
- Palomino D, Carrascal LM. 2007. Threshold distances to nearby cities and roads influence the bird community of a mosaic landscape. *Biol Cons* 140:100–109.
- Perillo A, Mazzoni LG, Passos LF, Goulart VDLR, Duca C, Young RJ. 2017. Anthropogenic noise reduces bird species richness and diversity in urban parks. *Ibis* 159:638–646.
- Poesel A, Kempnaers B. 2000. When a bird is tired from singing: a study of drift during the dawn chorus. *Etologia* 8:1–7.
- Polak M, Wiącek J, Kucharczyk M, Orzechowski R. 2013. The effect of road traffic on a breeding community of woodland birds. *Eur J For Res* 132:931–941.
- Price JJ. 2013. Why is birdsong so repetitive? Signal detection and the evolution of avian singing modes. *Behaviour* 150:1–19.
- Podos J, Warren PS. 2007. The evolution of geographic variation in bird songs. *Adv Study Behav* 37: 403-458.
- Proppe DS, Sturdy CB, Clair CC. 2013. Anthropogenic noise decreases urban songbird diversity and may contribute to homogenization. *Globa Chang Biol* 19:1075–1084.

- Quinn JL, Whittingham MJ, Butler SJ, Cresswell W. 2006. Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *J Avian Biol* 37:601–608.
- Raap T, Pinxten R, Eens M. 2015. Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Sci Rep* 5:13557.
- Rabin LA, Coss RG, Owings DH. 2006. The effects of wind turbines on anti-predator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Biol Cons* 131:410–420.
- Radesäter T, Jakobsson S. 1989. Song rate correlations of replacement territorial Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Scand* 20:71–73.
- Radesäter T, Jakobsson S, Andbjør N, Bylin A, Nyström K. 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Anim Behav* 35:1645–1651.
- Read, J, Jones, G. i Radford, A. N. 2014: Fitness costs as well as benefits are important when considering responses to anthropogenic noise. *Behav. Ecol.* 25, 4–7.
- Redondo P, Barrantes G, Sandoval L. 2013. Urban noise influences vocalization structure in the house wren *Troglodytes aedon*. *Ibis* 155:621–625.
- Reid JM, Arcese P, Cassidy A, Hiebert SM, Smith JNM, Stoddard PK, Marr AB, Keller LF. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Anim Behav* 68:1055–1063.
- Reijnen R, Foppen R. 1994. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. I. Evidence of reduced habitat quality for willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) breeding close to a highway. *J App Ecol* 31: 85–94.
- Reijnen R, Foppen R. 2006. Impact of road traffic on breeding bird populations. W: Davenport J. Davenport JL (ed). *The Ecology of Transportation: Managing Mobility for the Environment*. Springer-Verlag.
- Reijnen R, Foppen R, Meeuwsen H. 1996. The effects of traffic on the density of breeding birds in Dutch agricultural grasslands. *Biol Cons* 75:255–260.
- Rice WR. 1982. Acoustical location of prey by the Marsh Hawk: adaptation to concealed prey. *Auk* 99:403–413.

- Riebel K, Slater PJB. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting? *Anim Behav* 57:655–661.
- Riebel K, Slater PJB. 2000. Testing the flexibility of song type bout duration in the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Anim Behav* 59:1135–1142.
- Riebel K, Smallegange IM, Terpstra NJ, Bolhuis JJ. 2002. Sexual equality in zebra finch song preference: evidence for a dissociation between song recognition and production learning. *Proc R Soc B* 269:729–733.
- Richards SA. 2005. Testing ecological theory using the information theoretic approach: examples and cautionary results. *Ecology* 86:2805–2814.
- Ríos-Chelén AA, Quirós-Guerrero E, Gil D, Garcia CM. 2013. Dealing with urban noise: vermilion flycatchers sing longer song in noisier territories. *Behav Ecol Sociobiol* 67:145–152.
- Ríos-Chelén AA, McDonald AN, Berger A, Perry AC, Krakauer AH, Patricelli GL. 2017. Do birds vocalize at higher pitch in noise or is it a matter of measurement? *Behav Ecol Sociobiol* 71:29.
- Rivera-Cáceres K, Macías García C, Quirós-Guerrero E, Ríos-Chelén AA. 2011. An interactive playback experiment shows song bout size discrimination in the suboscine vermilion flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). *Ethology* 117:1120–1127.
- Rizwan AM, Leung DY, Chunho L. 2008. A review on the generation, determination and mitigation of urban heat island. *J Environ Sci* 20:120–128.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim Behav* 51:1077–1086.
- Ryan MJ, Cocroft RB, Wilczynski W. 1990. The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evol* 44:1869–1872.
- Sacchi R, Gentili A, Razzetti E, Barbieri F. 2002. Effects of building features on density and flock distribution of feral pigeons *Columba livia* Var. *domestica* in an urban environment. *Can J Zool* 80:48–54.

- Sapolsky RM, Romero M, Munck AU. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions. *Endocr Rev* 21:55–89.
- Scales J, Hyman J, Hughes M. 2011. Behavioral syndromes break down in urban song sparrow populations. *Ethology* 117:887–895.
- Scharff C, Nottebohm F. 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song system: implications for vocal learning. *J Neurosci* 11:2896–2913.
- Schaub A, Ostwald J, Siemers BM. 2008. Foraging bats avoid noise. *J Exp Biol* 211:3174–3180.
- Schroeder J, Nakagawa S, Cleasby IR, Burke T. 2012. Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS One* 7:e39200.
- Searcy WA, Yasukawa K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male Red-winged Blackbirds. *Behav Ecol Sociobiol* 27:123–128.
- Searcy WA, Yasukawa K. 1996. The reproductive success of the secondary females relative to that of monogamous and primary females in red-winged blackbirds. *J Avian Biol* 27:225–230.
- Searcy WA, MacArthur PD, Yasukawa K. 1985. Song repertoire size and male quality in song sparrows. *Condor* 87:222–228.
- Searcy WA, Nowicki S, Hogan C. 2000. Song type variants and aggressive context. *Behav Ecol Sociobiol* 48:358–363.
- Shannon G, Mckenna MF, Angeloni LM et al. 2016. A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife. *Biol Rev* 91:982–1005.
- Shettleworth S. 1998. *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press.
- Sierro J, Schloesing E, Pavon I, Gil D. 2017. European blackbirds exposed to aircraft noise advance their chorus, modify their song and spend more time singing. *Front Ecol Evol* 5:1–13.

Skierczyński M, Czarnecka KM, Osiejuk TS. 2007. Neighbour–stranger discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *J Avian Biol* 38:415–420.

Skierczyński M, Osiejuk T. 2010. Sharing songs within a local dialect does not hinder neighbour-stranger discrimination in ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Behaviour* 147:333–351.

Slabbekoorn H. 2013. Songs of the city: noise–dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Anim Behav* 85:1089–1099.

Slabbekoorn H, Bouton N, van Opzeeland I, Coers A, ten Cate C, Popper AN. 2010. A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends Ecol Evol* 25:419–427.

Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267.

Slabbekoorn H, Smith TB. 2002. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution* 56:1849–1858.

Slabbekoorn H, den Boer–Visser A. 2006. Cities change the songs of birds. *Curr Biol* 16:2326–2331.

Slater PJB. 1981. Chaffinch song repertoires: observations, experiments and a discussion of their significance. *Z Tierpsychol* 56:1–24.

Slater PJB. 1983. Sequences of song in chaffinches. *Anim Behav* 31:272–281.

Slater PJB, Catchpole CK. 1990. Responses of the two chaffinch species on Tennerife (*Fringilla teydea* and *F. coelebs tintillon*) to playback of the song of their own and the other species. *Behaviour* 115:143–152.

Slater PJB, Clements FA, Goodfellow DJ. 1984. Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects. *Behaviour* 88:76–97.

Slater PJB, Ince SA. 1979. Cultural evolution in chaffinch song. *Behaviour* 71:146–166.

Slater PJB, Ince SA. 1982. Song development in chaffinches: what is learnt and when? *Ibis* 124: 21–26.

- Slater PJB, Ince SA, Cologan P. 1980. Chaffinch song types – their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals. *Behaviour* 75:207–218.
- Slater PJB, Mann NI. 2004. Why do the females of many bird species sing in the tropics? *J Avian Biol* 35:289–294.
- Snow D. 2003. Song and territories of song thrushes in a Buckinghamshire village: a ten-year study. *Br Birds* 96:119–131.
- Sol D, Duncan RP, Blackburn TM, Cassey P, Lefebvre L. 2005. Big brains enhanced cognition and response of birds to novel environments. *P Natl Acad Sci USA* 102:5460–5465.
- Spiga I, Nicholas A, Caldwell GS. 2017. Anthropogenic noise compromises the anti-predator behaviour of the European seabass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Mar Pollut Bull* *in press*.
- Stoddard PK., Beecher MD, Willis MS. 1988. Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behav Ecol Sociobiol* 22:125–130.
- Sumasgutner P, Nemeth E, Tebb G, Krenn HW, Gamauf A. 2014. Hard times in the city – attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey. *Front Zool* 11:48.
- Summers PD, Cunnington GM, Fahrig L. 2011. Are the negative effects of roads on breeding birds caused by traffic noise? *J Appl Ecol* 48:1527–1534.
- Suthers RA, Vallet E, Tanvez A, Kreutzer M. 2004. Bilateral song production in domestic canaries. *J Neurobiol* 60:381–393.
- Swenson JJ, Franklin J. 2000. The effects of future urban development on habitat fragmentation in the Santa Monica mountains. *Landscape Ecol* 15:713–730.
- Symonds MRE, Moussalli A. 2011. A brief guide to model selection multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav Ecol Sociobiol* 65:13–21.
- Szymański P, Deoniziak K, Łosak K, Osiejuk TS. 2017. The song of Skylark *Alauda arvensis* indicates a deterioration of an acoustic environment resulting from wind farm start-up. *Ibis w druku*.

- Templeton CN, Zollinger SA, Brumm H. 2016. Traffic noise drowns out great tit alarm calls. *Curr Biol* 26:R1173–R1174.
- Thums M, Whiting SD, Reisser J et al. 2016. Artificial light on water attracts turtle hatchlings during their near shore transit. *R Soc Open Sci* 3:160142.
- Todt D, i Naguib M. 2000. Vocal interactions in birds: The use of song as a model in communication. *Adv Stud Behav* 29:247–296.
- Tomiałoć L, Lontkowski J. 1989. A technique for censusing territorial song thrushes *Turdus philomelos*. *Ann Zool Fenn* 26:235–244.
- Tomiałoć L. 1992. Colonization of dry habitats by the song thrush *Turdus philomelos*: is the type of nest material an important constraint? *Bull Br Ornithol Club* 112:27–34.
- Tomiałoć L. 2011. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators. *Ornis Polonica* 52:1–25.
- Tratalos J, Fuller RA, Evans KL, Davies RG, Newson SE, Greenwood JJD, Gaston KJ. 2007. Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biol* 13:1685–1695.
- Tryjanowski P, Sparks TH, Kuzniak S, Czechowski P, Jerzak L. 2013. Bird migration advances more strongly in urban environments. *PLoS One* 8:e63482.
- Tryjanowski P, Morelli F, Skórka P et al. 2015. Who started first? Bird species visiting novel bird feeders. *Sci Rep* 5:11858.
- Vallet E, Kreutzer M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim Behav* 49:1603–1610.
- Vargas–Castro LE, Sánchez NV, Barrantes G. 2012. Repertoire size and syllable sharing in the song of the clay–colored thrush (*Turdus grayi*). *Wilson J Ornithol* 124:446–453.
- Vehrencamp SL. 2000. Handicap, index and conventional signal elements of bird song. W: *Signalling and Signal Design in Animal Communication*, Epsmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G. (eds) Tapir Academic Press.

- Verzijden MN, Ripmeester EAP, Ohms VR, Snelderwaard P, Slabbekoorn H. 2010. Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *J Exp Biol* 213:2575–2581.
- Wallschläger D. 1980. Correlate of song frequency and body weight in passerine birds. *Cell Mol Life Sci* 36:412.
- Wasserman FE, Cigliano JA. 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behav Ecol Sociobiol* 29:55–60.
- Weary DM, Krebs JR, Eddyshaw R, McGregor PK, Horn A. 1988. Decline in song output by great tits: exhaustion or motivation? *Anim Behav* 36:1242–1244.
- Welbers AAMH, van Dis NE, Kolvoort AM et al. 2017. Artificial light at night reduces daily energy expenditure in breeding great tits (*Parus major*). *Front Ecol Evol* 5:1–10.
- Węgrzyn E, Leniowski K. 2010. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *J Ornithol* 151: 255–267.
- Węgrzyn E, Leniowski K, Osiejuk TS. 2010. Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warbler. *Anim Behav* 79:1363–1372.
- Wiley RH. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *Amer Nat* 138:973–993.
- Wiley RH, Richards DG. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav Ecol Sociobiol* 3:69–94.
- Wiley RH, Richards DG. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. W: Kroodsma DE, Miller EH (eds) *Acoustic communication in birds*, Vol. 1. Academic Press.
- Yang XJ, Slabbekoorn H. 2014. Timing vocal behavior: Lack of temporal overlap avoidance to fluctuating noise levels in singing eurasian wrens. *Behav Process* 108:131–137.
- Yasue M, Quinn JL, Cresswell W. 2003. Multiple effects of weather on the starvation and predation risk trade-off in choice of feeding location in redshanks. *Funct Ecol* 17:727–736.

Zahavi A. 1975. Mate selection: selection for a handicap. *J Theor Biol* 53:205–214.

Zahavi A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J Theor Biol* 67:603–605.

Zollinger SA, Podos J, Nemeth E, Goller F, Brumm H. 2012. On the relationship between, and measurement of amplitude and frequency in bird song. *Anim Behav* 84:1–9.