

# **Zmienność i funkcje głosu derkacza *Crex crex***

**Michał Budka**

*Rozprawa Doktorska*

Wydział Biologii

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

2013, Poznań

Rozprawa doktorska została wykonana  
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej  
© ZEB 2013, Poznań

Promotor:

prof. dr hab. Tomasz Stanisław Osiejuk

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

Recenzenci:

dr hab. Adrian Surmacki

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

dr hab. Krzysztof Kujawa, prof. nadzw.

*Zakład Biologii Środowiska, Instytut Środowiska Rolniczego i Leśnego  
Polskiej Akademii Nauk w Poznaniu*

## SPIS TREŚCI

Streszczenie	5
Abstract [In English]	6
Wstęp ogólny	7
Cel badań	11
Obiekt badań	12
I. Makrogeograficzna zmienność głosu derkacza	16
Wprowadzenie	16
Metody	18
Wyniki	22
Dyskusja	27
II. Mikrogeograficzna zmienność głosu derkacza	31
Wprowadzenie	31
Metody	33
Wyniki	35
Dyskusja	40
III. Rozpoznawanie sąsiadów i ptaków obcych na podstawie głosu	44
Wprowadzenie	44
Metody	46
Wyniki	50
Dyskusja	55
IV. Obecność indywidualnych charakterystyk głosu nie oznacza, że ptaki wykorzystują je do indywidualnego rozpoznawania	59
Wprowadzenie	59
Metody	60
Wyniki	64
Dyskusja	64

V. Częstotliwości formantów pozwalają na identyfikację nadawcy ale są słabą wskazówką wielkości jego ciała	67
Wprowadzenie	67
Metody	69
Wyniki	73
Dyskusja	76
VI. Samce derkacza wykorzystują częstotliwości formantów do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych	82
Wprowadzenie	82
Metody	84
Wyniki	88
Dyskusja	90
Podsumowanie	92
Finansowanie i zezwolenia na przeprowadzenie badań	95
Podziękowania	96
Bibliografia	97

## STRESZCZENIE

W trakcie czterech sezonów lęgowych (2009 – 2012) badałem akustyczną komunikację samców derkacza (*Crex crex*). Skupiłem się na zmienności i funkcjach terytorialnego głosu, a w szczególności na: mikro i makro-geograficznej zmienności, rozpoznawaniu sąsiadów i ptaków obcych oraz akustycznym sygnalizowaniu wielkości ciała. Wyniki oparłem o badania eksperymentalne i opisowe zebranych próbek głosów, wykorzystując przy tym eksperymenty z interaktywnym playbackiem, nagrywanie głosów oraz pomiary wielkości ciała samców.

Wyniki poszczególnych rozdziałów pracy są następujące. **(1)** Samce różnią się istotnie między populacjami pod względem czasowych parametrów głosu oraz rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości, natomiast różnice takie nie występują w wewnętrznej pulsacyjnej strukturze sylab (PPD). Geograficzna zmienność głosu ma łagodne przejścia, gdzie oddalone populacje różnią się bardziej pod względem charakterystyk głosu niż populacje sąsiadujące. Jednocześnie zmienność wewnątrzpopulacyjna wykazuje zbliżony zakres jak zmienność międzypopulacyjna. **(2)** Zmienność głosu występuje również w skali mikrogeograficznej, jednak brak jest spójnego wzorca we wszystkich analizowanych populacjach. Najbliżsi sąsiedzi mają bardziej, mniej, lub tak samo podobny głos jak ptaki oddalone. Podobieństwo głosu niektórych charakterystyk wzrasta wraz ze zwiększaniem odległości między ptakami podczas gdy innych maleje. **(3)** Eksperymentalnie potwierdzono, że samce derkacza wykorzystują głos do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych. Samce odpowiadały bardziej agresywnie na playback nieznanego ptaka niż znanego sąsiada. Akustyczne rozpoznawanie osobników może mieć kluczowe znaczenie podczas agresywnych interakcji między ptakami zamieszkującymi gęste środowisko. **(4)** Pomimo, iż PPD ma mniejszą zmienność wewnątrz- niż między-osobniczą oraz jest stałe w trakcie życia ptaka, eksperymentalne badanie pokazało, że samce derkacza nie używają PPD do indywidualnego rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych lub, że nie używają jedynie PPD. **(5)** Częstotliwości formantów mają mniejszą zmienność wewnątrz- niż między-osobniczą, oraz posiadają duży potencjał do indywidualnego kodowania. Przez to, teoretycznie, mogą być wykorzystywane do rozpoznawania osobników. Jednocześnie częstotliwości formantów są słabą wskazówką wielkości ciała nadawcy. **(6)** Eksperymentalne badanie potwierdziło, że samce derkacza wykorzystują częstotliwości formantów do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych. Niezależnie od tego czy częstotliwościami formantów manipulowano w próbie głosu sąsiada czy ptaka obcego, reakcja w stosunku do nieznanego ptaka obcego była bardziej agresywna.

## ABSTRACT

During four breeding seasons (2009–2012) I studied acoustic communication of corncrake males (*Crex crex*). In my study I focused on variation and functions of territorial call, including: micro and macro-geographic variation, neighbour-stranger discrimination, and acoustical signalling the size of the sender. The results were grounded both on experimental and descriptive analysis of data. Among methods used were interactive playback, recording of calling males, body size measurements.

The results of successive parts of the study were as follows. **(1)** Males significantly differed in temporal and frequency call parameters between populations, but did not differ in the inner call structure of cracking call (PPD). Geographic variation in calls showed clinal distance-dependence, where distant populations showed larger differences in call characteristics than neighbouring populations. I also found that within-population variation may occur on the same scale as between-population variation. **(2)** Variation in call was also found in a microgeographic scale, but the spatial pattern of such variation was not consistent across all studied populations. Closer males had more, less or the same similarity in call structure as distant ones. Similarity in some call characteristics decreased with enlargement the distance between birds, while in another increased. **(3)** The study provided the first experimental evidence that corncrake males indeed use calls for neighbour-stranger discrimination. Birds responded more aggressively to the playback of a stranger's calls. Acoustic individual discrimination may be crucial for making correct decisions during aggressive encounters with rivals in dense habitat. **(4)** Despite the fact, that PPD has smaller within- than between-individual variation and is stable during birds' life, my experimental study showed that males do not use this characteristic of call to discriminate neighbours and strangers, or that they do not use only PPD. **(5)** The formant frequencies in corncrake call have smaller within- than between-individual coefficients of variation, what means, that this call characteristic has a high potential for individual coding and might potentially provide acoustic cues to individual discrimination. Simultaneously, the formant frequencies are a weak indicator of the body size of the sender in the corncrake. **(6)** The experimental study showed, that corncrake males use formant frequencies for neighbour-stranger discrimination. Independently, if formant frequency manipulation has been done in a neighbour or in a stranger calls', birds responded more aggressively to the playback of a stranger's calls.

## WSTĘP OGÓLNY

Komunikację w wąskim znaczeniu zdefiniować można jako proces przekazywania informacji zachodzący pomiędzy nadawcą a odbiorcą, w którym to intencją nadawcy jest wywołanie określonej reakcji odbiorcy, natomiast odbiorca uzyskuje korzyść z docierającej do niego informacji (Bradbury & Vehrencamp 2011). Spośród wielu możliwych kanałów komunikowania się, ptaki powszechnie wykorzystują kanał dźwiękowy. Dźwięki wydawane przez ptaki dzielone są najczęściej na głosy i śpiewy, chociaż różnice między tymi dwoma typami sygnałów są często trudne do jednoznacznego zdefiniowania (Catchpole & Slater 2008). Kierując się kryterium taksonomicznym, terminem śpiewu należałoby określić dość skomplikowane, powtarzane często w długich seriach, sygnały dźwiękowe ptaków śpiewających (podrząd *Oscines*). Jeżeli natomiast funkcja wydawanego dźwięku byłaby czynnikiem, na podstawie którego dokonuje się rozgraniczenia na głosy i śpiewy, wówczas mianem śpiewu należałoby określić sygnały dźwiękowe wszystkich gatunków ptaków, zarówno te proste jak i te skomplikowane, wydawane podczas sezonu lęgowego w celu zwabienia partnera oraz zdobycia i utrzymania terytorium. Głosy należałoby zdefiniować wówczas jako dość proste sygnały dźwiękowe, wydawane w ściśle określonym kontekście, na przykład w celu utrzymania kontaktu pomiędzy osobnikami tworzącymi stado, sygnalizowania zagrożenia czy głodu (Catchpole & Slater 2008). W niniejszej pracy rozpatrywane są wybrane aspekty komunikacji dźwiękowej derkacza, a więc gatunku spoza podrzędu *Oscines*. Dlatego też terminy głosy oraz śpiewy używane tu w odniesieniu do derkacza należy traktować jako synonimy, określające terytorialne nawoływanie samców, spełniające analogiczną funkcję do śpiewu u ptaków śpiewających (Cramp & Simmons 1980).

Specyfiką komunikacji dźwiękowej jest jej wielowymiarowość. Oznacza to, że sygnał dźwiękowy na poszczególnych poziomach organizacji może równocześnie kodować zróżnicowane informacje, skierowane do różnych typów odbiorców. Innymi słowy, różne charakterystyki tego samego sygnału mogą być wykorzystywane równocześnie do komunikowania się pomiędzy terytorialnymi sąsiadami (Stoddard 1996), partnerami z pary (Clark et al. 2006) czy rodzicami i potomstwem (Jouventin et al. 1999). Przykładowo, wielkość repertuaru może mieć istotne znaczenie przy wyborze partnera przez samicę (Searcy & Yasukawa 1996; Reid et al. 2004). Jednocześnie samice mogą kierować się długością piosenki i/lub amplitudą sygnału, ponieważ właśnie te charakterystyki głosu w sposób wiarygodny informują o stopniu zainfekowania samca przez pasożyty zewnętrzne

(Garamszegi et al. 2005) lub wirusy (Laiolo et al. 2007). Natomiast w interakcjach pomiędzy samcami, długość piosenki może powodować zróżnicowanie agresji w stosunku do intruza podczas gdy samo bogactwo repertuaru nie musi odgrywać ważnej roli (Balsby & Dabelsteen 2001). Jednak terytoria samców o większym repertuarze mogą być znacznie rzadziej atakowane przez intruzów niż terytoria samców o małym repertuarze (Krebs 1977). Jednocześnie, w oparciu o liczbę wspólnych piosenek w repertuarze, samce mogą rozpoznawać swoich sąsiadów i nieznane im ptaki obce (Briefer et al. 2008a). Natomiast kombinacja długości poszczególnych sylab oraz modulacje amplitudy sygnału mogą służyć do indywidualnego rozpoznawania rodziców przez potomstwo (Searby et al. 2004). Przytoczone powyżej przykłady wskazują, że poszczególne poziomy organizacji śpiewu mogą pełnić odmienne funkcje. Należy więc oczekiwać, że ewolucyjne mechanizmy kształtujące poszczególne poziomy zmienności śpiewu, na skutek zróżnicowanej presji selekcji naturalnej, mogą działać niezależnie od siebie.

Niektóre parametry sygnału dźwiękowego są silnie skorelowane z określonymi cechami nadawcy, bądź też środowiskiem, przez które sygnał jest transmitowany. Jeżeli odbiorca sygnału odnosi korzyści z tytułu posiadania tych informacji, wówczas sygnał można uznać za wiarygodny. Jeżeli natomiast nadawca manipuluje parametrem sygnału w taki sposób, że odbiorca reaguje w sposób niekorzystny dla siebie, a korzystny dla nadawcy wówczas mamy do czynienia z oszustwem (Searcy & Nowicki 2005). Każdy dźwięk wydawany jest w określonym paśmie częstotliwości, może posiadać specyficzne modulacje amplitudy i częstotliwości, wreszcie w poszczególnych pasmach widma dźwięku alokowana jest zwykle odmienna ilość energii akustycznej. Częstotliwość sygnału dźwiękowego w sposób nierozłączny związana jest z anatomiczną budową całego aparatu głosowego, a dokładnie z rozmiarem źródła dźwięku oraz z długością i kształtem kanału dźwiękowego (Fant 1960). Ponieważ wielkość aparatu głosowego nie może zwiększać się niezależnie od reszty ciała nadawcy (Fitch 2000a, b), większe osobniki powinny wydawać dźwięki o niższych częstotliwościach (Bradbury & Vehrencamp 2011) lub mniejszym tempie powtarzania sylab i węższym zakresie częstotliwości (Podos 2001). Dlatego też osobniki są zdolne do modyfikowania częstotliwość sygnału jedynie w specyficznym dla danego gatunku zakresie, ponieważ posiadają anatomiczne ograniczenia w postaci budowy aparatu produkcji dźwięku. W konsekwencji charakterystyki związane z rozkładem energii sygnału w paśmie częstotliwości mogą dostarczać odbiorcy wiarygodnych informacji dotyczących płci, wieku, wielkości ciała czy tożsamości nadawcy (Reby & McComb 2003; Charlton et al. 2005;

Ghazanfar & Rendall 2008; Taylor & Reby 2010; Briefer & McElligott 2011; Boeckle & Bugnyar 2012; Gamba et al. 2012). Należy jednak zauważyć, że częstotliwość, na której nadawany jest sygnał nie zawsze jest wiarygodną wskazówką wielkości ciała nadawcy (Patel et al. 2010), a u szeregu gatunków obserwowane są anatomiczne adaptacje umożliwiające akustyczne sygnalizowanie większego rozmiaru ciała niż ma to miejsce w rzeczywistości (Schneider et al. 1967; Fitch 1999; Fitch & Reby 2001; McElligott et al. 2006). Wskazuje to na brak jednolitego systemu sygnalizowania wielkości ciała u ptaków, bądź też ignorowanie akustycznego sygnału o wielkości nadawcy przez przedstawicieli niektórych gatunków.

Ptaki charakteryzują się ogromnym zróżnicowaniem sygnałów dźwiękowych (Catchpole & Slater 2008). Obserwuje się zarówno gatunki o bardzo skomplikowanym śpiewie (Kroodsma & Parker 1977; Kipper et al. 2004) jak i gatunki o prostych piosenkach, składających się nieraz z jednej, powtarzanej monotonicznie sylaby (Grimes 1974; Bjerke & Bjerke 1981). Pomijając wielkość repertuaru, jeżeli którakolwiek z charakterystyk śpiewu posiada mniejszą zmienność w obrębie osobnika niż pomiędzy osobnikami, wówczas, przynajmniej teoretycznie, śpiew może być wykorzystywany do wzajemnego rozpoznawania się osobników (Peake et al. 1998; Delport et al. 2002; Hoodless et al. 2008). Indywidualne rozpoznawanie osobników na podstawie śpiewu lub głosu wykryto dotychczas u szeregu gatunków, a charakterystyki sygnałów dźwiękowych wykorzystywane w tym procesie były dość zróżnicowane (np. Stoddard 1996; Jouvenin et al. 1999; Clark et al. 2006). Niemniej jednak, u wielu rodzin czy nawet rzędów mechanizm ten jest nadal nierozpoznany.

Zróżnicowanie śpiewu wśród sąsiadujących ze sobą osobników, między którymi dochodzi do bezpośrednich interakcji, określane jest mianem zmienności mikrogeograficznej (Mundinger 1982). Mikrogeograficzna zmienność śpiewu przybiera różne przestrzenne wzorce, w których podobieństwo śpiewu może być większe zarówno pomiędzy najbliższymi sąsiadami jak i osobnikami oddalonymi z lokalnej populacji (Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Sama funkcja oraz mechanizm powstawania mikrogeograficznej zmienności śpiewu różnią się u poszczególnych gatunków. W chwili obecnej kilka niewykluczających się wzajemnie hipotez próbuje wyjaśnić występowanie mikrogeograficznej zmienności śpiewu jako konsekwencje procesów uczenia się śpiewu, dopasowywania do lokalnych warunków środowiska czy też adaptacji genetycznych i socjalnych (Catchpole & Slater 2008).

Różnice w śpiewie ptaków występują także między populacjami oddalonymi od siebie o setki kilometrów bądź oddzielonymi barierami, pomiędzy którymi wymiana osobników jest

utrudniona. Takie przestrzenne zróżnicowanie śpiewu określane jest mianem zmienności makrogeograficznej (Nottebohm 1969; Mundinger 1982). Podobnie jak w przypadku zmienności mikrogeograficznej, mechanizm oraz sam proces powstawania zmienności makrogeograficznej śpiewu ptaków tłumaczony jest poprzez kilka niewykluczających się wzajemnie hipotez, w tym przede wszystkim poprzez: adaptację do lokalnych warunków środowiska, różnice genetyczne między populacjami, adaptacje socjalne, obecność barier utrudniających wymianę ptaków między populacjami, przekaz kulturowy oraz błędy występujące podczas nauki (Catchpole & Slater 2008).

Należy jednak zauważyć, że zdecydowana większość prac dotyczących zmienności śpiewu ptaków skupia się na gatunkach, u których występuje nauka śpiewu, a więc na ptakach śpiewających *Oscines*, papugowych *Psittaciformes* i kolibrach *Trochillidae* (Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Przekaz kulturowy jest kluczowym czynnikiem odpowiedzialnym za zmienność śpiewu w tych grupach i ma on ogromny wpływ na ostateczny charakter śpiewu (Beecher & Brenowitz 2005; Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Wśród gatunków nieuczących się śpiewu, u których charakterystyki głosu są zasadniczo dziedziczne, zmienność wokalizacji była rozpatrywana dość rzadko (np. Peake & McGregor 1999; Isler et al. 2005; Walcott et al. 2006; Ippi et al. 2011; Odom & Mennill 2012; Lovell & Lein 2013). Niemniej jednak, kształtowanie zmienności wokalizacji zarówno u gatunków nieuczących jak i uczących się śpiewu powinno następować na skutek oddziaływania dokładnie tych samych biologicznych i ekologicznych czynników (Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Fundamentalna różnica pomiędzy tymi dwoma grupami dotyczy sposobu przekazywania poszczególnych charakterystyk głosu między osobnikami: transmisji genetycznej i kulturowej u ptaków uczących się śpiewu i jedynie transmisji genetycznej u gatunków nieuczących się śpiewu.

Pomimo, iż badania nad komunikacją dźwiękową ptaków rozwijają się dość intensywnie w ostatnim pięćdziesięcioleciu, przedstawiony powyżej przegląd literatury wskazuje potrzebę weryfikacji niektórych z dotychczasowych hipotez oraz uzupełnienie wiedzy w zakresie zmienności i funkcji śpiewu u gatunków, u których nauka śpiewu nie występuje. W pracy tej podjąłem próbę wyjaśnienia zagadnień dotyczących wybranych aspektów zmienności i funkcji głosu derkacza, czyli przedstawiciela gatunków nieuczących się śpiewu. Skupiłem się przede wszystkim na: (1) scharakteryzowaniu geograficznej zmienności głosu w różnych skalach przestrzennych, (2) indywidualnym rozpoznawaniu osobników na podstawie głosu oraz (3) akustycznej sygnalizacji wielkości ciała nadawcy.

## CEL BADAŃ

Ogromna zmienność śpiewu ptaków była jednym ze źródeł inspiracji do intensywnych badań nad komunikacją dźwiękową w tej gromadzie zwierząt. Pomimo kilkudziesięciu lat badań, odpowiedź na dwa podstawowe pytania, dotyczące funkcji oraz mechanizmu powstawania owej zmienności, jest nadal niejednoznaczna (Catchpole & Slater 2008). Taki stan wiedzy może być spowodowany skupianiem się przede wszystkim na komunikacji dźwiękowej u przedstawicieli ptaków śpiewających (*Oscines*), a więc gatunków, u których występuje przekaz kulturowy. Przekaz kulturowy, uznawany za jedno z bardziej niezwykłych zjawisk w świecie zwierząt, może paradoksalnie utrudniać właściwe wskazanie i zrozumienie biologicznych i ekologicznych czynników wpływających na ewolucję całego systemu komunikacji dźwiękowej. Dlatego też pełne zrozumienie mechanizmów i przyczyn różnicowania się śpiewu ptaków wymaga podjęcia badań także na gatunkach spoza podrzędu *Oscines*, w celu weryfikacji lub modyfikacji dotychczasowych hipotez.

Celem niniejszej pracy jest scharakteryzowanie zmienności terytorialnego głosu samców derkacza oraz przeanalizowanie funkcji wybranych charakterystyk głosu. Punktem wyjściowym całego procesu badawczego jest zmienność głosu na poziomie międzypopulacyjnym. Kolejne etapy pracy rozważają zmienność zarówno w obrębie populacji jak i na poziomie osobniczym. Analizowane są także wybrane charakterystyki głosu pod kątem funkcji, jakie pełnią w sygnalizowaniu wielkości ciała oraz kodowaniu informacji o tożsamości nadawcy. Praca obejmuje zarówno badania opisowe w oparciu o zgromadzone próbki głosów, jak również badania eksperymentalne, testujące konkretne hipotezy. Układ pracy odzwierciedla przebieg całego procesu badawczego, gdzie poszczególne rozdziały rozpatrują konkretne problemy badawcze i stanowią samodzielną całość. Jednocześnie problemy badawcze poruszane w kolejnych rozdziałach czerpią źródło z wyników uzyskanych na wcześniejszych etapach pracy. Konsekwencją zastosowanego podejścia badawczego jest utrzymanie określonego charakteru pracy, który odzwierciedla dynamiczny proces planowania i wykonywania badań, w których to kierunek następnego etapu uwarunkowany jest wynikami uzyskanymi na wcześniejszych etapach.

## OBIEKT BADAŃ

Derkacz (*Crex crex*) jest przedstawicielem rzędu żurawiowych (*Gruiformes*), rodziny chruścieli (*Rallidae*). Jego tereny lęgowe obejmują Europę i znaczną część Azji, natomiast zimowiska zlokalizowane są w Afryce Subsaharyjskiej (Cramp & Simmons 1980). W okresie lęgowym ptaki zamieszkują mokradła, turzycowiska, łąki, pastwiska i nieużytki (Green et al. 1997; Schäffer 1999; Berg & Gustafson 2007; Berg & Hiron 2012). Poruszają się głównie pieszo wśród gęstej roślinności trawiastej i niezwykle rzadko wzbijają się do lotu. Przez to są bardzo trudne do obserwacji wizualnej. Intensyfikacja gospodarki rolnej na terenach występowania derkacza, w tym przede wszystkim jednoczesne wykaszanie dużych powierzchni, mechanizacja oraz przyśpieszenie terminu wykaszania, doprowadziły do silnych spadków liczebności tego gatunku w ciągu ostatnich dziesięcioleci. Były one widoczne zwłaszcza w Europie Zachodniej (Green & Stowe 1993; Schäffer & Green 2001). W Polsce także obserwowano spadki liczebności derkacza, jednak w wielu rejonach kraju jest on nadal gatunkiem średniolicznym bądź nawet liczny (Tomiałojć & Stawarczyk 2003; Budka et al. 2012). System rozrodczy derkacza określany jest mianem sekwencyjnej poligamii. Oznacza to, że zarówno samce jak i samice zmieniają partnerów w trakcie sezonu lęgowego. Samce bronią swoich terytoriów, których wielkość waha się od kilku do kilkudziesięciu hektarów (Schäffer 1999). Wysiadywaniem jaj i opieką nad potomstwem zajmuje się wyłącznie samica (Cramp & Simmons 1980).

Samce derkacza są aktywne głosowo nocą. Wówczas wydają tysiące razy swój charakterystyczny, donośny głos (około 95 dB SPL w odległości 1 m; Green et al. 1997). Głos derkacza składa się z powtarzanych monotonicznie dwóch sylab: nieco krótszej sylaby pierwszej (SYL1) oraz dłuższej sylaby drugiej (SYL2). Sylaby przedzielone są krótszym odstępem (INT1), natomiast poszczególne głosy rozdziela dłuższy odstęp (INT2) (Ryc. 1). Samce derkacza, w dość niewielkim zakresie, są w stanie zmieniać długości SYL1, SYL2 oraz INT1, natomiast w znacznie większym długość INT2. Zmiany te obserwowano zarówno w trakcie jednej nocy jak i w czasie całego sezonu lęgowego. Zmiany sezonowe w długości SYL1 i SYL2 mają charakter malejący. Oznacza to, iż na początku sezonu lęgowego obie sylaby są najdłuższe, natomiast w miarę upływu czasu długość sylab maleje. W przypadku INT1 i INT2 największe wartości obserwowane są na początku i na końcu sezonu lęgowego, natomiast najmniejsze w jego połowie (Osiejuk et al. 2004). Stosunek pomiędzy długością głosu a długością INT2 określony został przez Osiejuka i współautorów (2004) mianem rytmu:

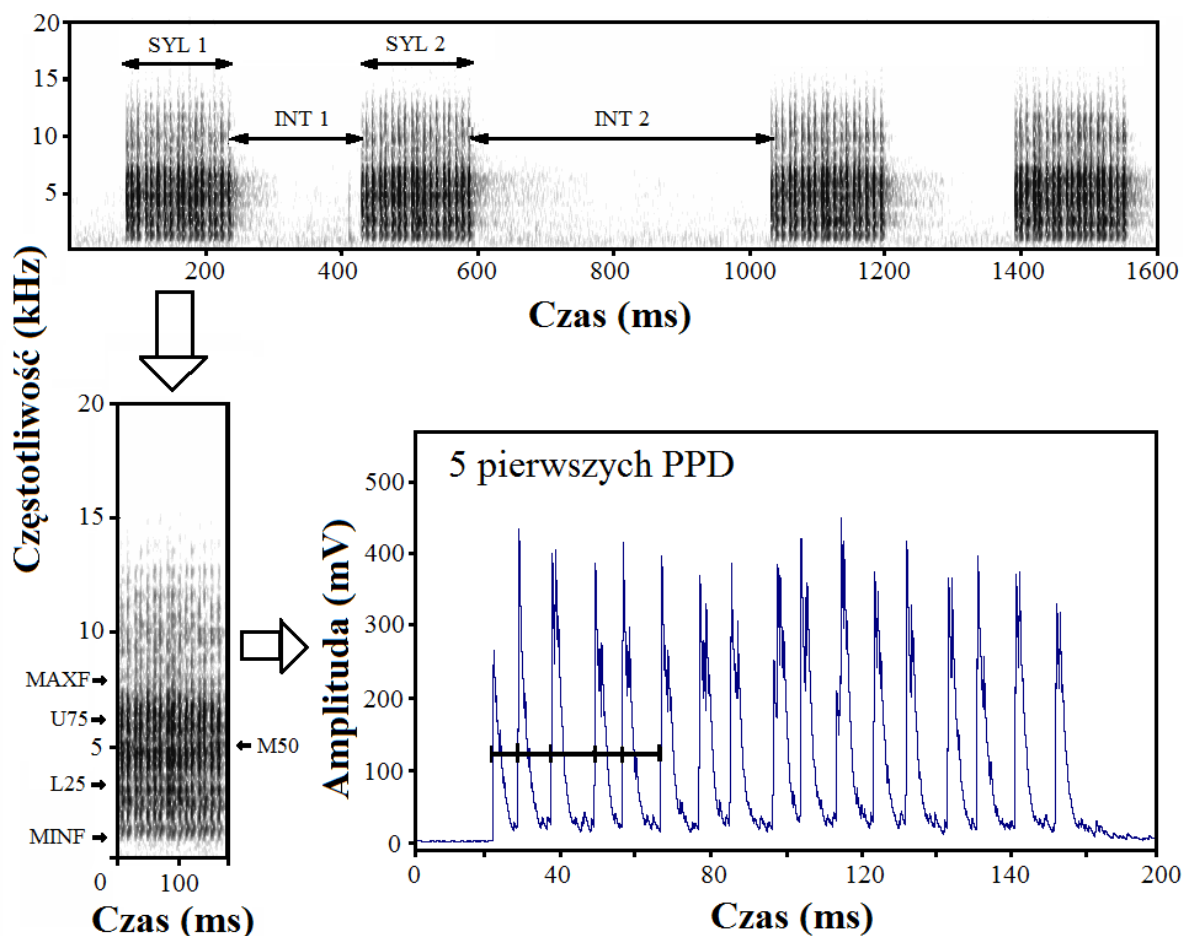
$$\text{RYTM} = \text{INT2} / (\text{SYL1} + \text{INT1} + \text{SYL2})$$

Rytm derkania jest dość zmienną charakterystyką głosu, a monotony (niska wartość rytmu) lub przerywany (wysoka wartość rytmu) jego charakter jest łatwy do wykrycia nawet przez ucho ludzkie. Samce są w stanie zmieniać rytm derkania w ciągu jednej nocy, a sezonowe zmiany rytmu mają kształt U, zbliżony do tego obserwowanego w przypadku długości interwałów (Osiejuk et al. 2004). Rytm derkania jest sygnałem agresywnej motywacji samca oraz jego jakości, a wartość rytmu stabilizowana jest w drodze interakcji między osobnikami (Osiejuk et al. 2004; Ręć & Osiejuk 2010, 2013). Samce reagują bardziej agresywnie na głos rytmiczny niż na głos monotony, jak również rytmicznie odzywające się samce są bardziej agresywne (Ręć & Osiejuk 2010).

Sylaby głosu derkacza mają pulsacyjną strukturę. Każda z nich składa się z kilkunastu do dwudziestu kilku pulsów, czyli szczytów amplitudy sygnału (dalej: NP SYL1 – liczba pulsów w sylabie pierwszej, NP SYL2 – liczba pulsów w sylabie drugiej; Ryc. 1). Odstępy pomiędzy kolejnymi pulsami [*ang.* pulse-to-pulse duration; dalej PPD], zwłaszcza tymi w początkowej części sylaby, posiadają znacznie mniejszą zmienność wewnątrzosobniczą niż międzyosobniczą oraz są stałe w trakcie życia ptaka (Peake et al. 1998). Stanowią więc swego rodzaju „głosowy odcisk palca”, na podstawie którego z dużym prawdopodobieństwem można zidentyfikować osobnika (Peake et al. 1998). Z tego też względu odstępy pomiędzy poszczególnymi pulsami wykorzystywane są do indywidualnego rozróżniania osobników na podstawie głosu, jako narzędzie w monitoringu i ochronie gatunku (Peake & McGregor 2001; Terry & McGregor 2002; Mikkelsen et al. 2013). Nie wiadomo jednak czy puls są wykorzystywane przez samce do indywidualnego rozpoznawania, gdyż nie zostało to do tej pory eksperymentalnie zweryfikowane.

Rozkład amplitudy sygnału w zakresie częstotliwości jest kolejną charakterystyką głosu derkacza, która wykazuje większą zmienność między osobnikami niż w obrębie osobnika oraz jest słabo ale istotnie skorelowany z wielkością ciała nadawcy (Osiejuk & Olech 2004). Charakterystykę tą opisać można poprzez kilka parametrów głosu, takich jak: częstotliwość minimalną sygnału (MINF), częstotliwości poniżej których znajduje się 25%, 50%, 75% energii sygnału (odpowiednio: L25, M50, U75) oraz częstotliwość maksymalną sygnału (MAXF). Rozkład amplitudy sygnału w głosie derkacza, podobnie jak u innych gatunków ptaków, może odgrywać istotną rolę podczas efektywnej transmisji głosu przez środowisko.

Oprócz typowego derkania, podczas agresywnych interakcji pomiędzy samcami, ptaki wydają również niskie, słyszalne z niewielkiej odległości głosy określane mianem piania (Cramp & Simmons 1980; Schäffer et al. 1995). Ten typ wokalizacji nie jest analizowany w niniejszej pracy. Piania są odpowiednikiem cichych piosenek u ptaków śpiewających, a ich emisja informuje odbiorcę o groźbie ataku ze strony nadawcy (Ręk & Osiejuk 2011b).



Rycina 1. Sonogram przedstawiający głos derkacza. Głos składa się z dwóch sylab, sylaby pierwszej (SYL1) i sylaby drugiej (SYL2), odstępu między sylabami (INT1) oraz odstępu między głosami (INT2). Każda z sylab zbudowana jest z kilkunastu do dwudziestu kilku pulsów, a odstępy pomiędzy poszczególnymi pulsami określane są mianem PPD [*ang.* pulse-to-pulse duration]. Rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości w obrębie sylaby może być opisany za pomocą kilku podstawowych parametrów : L25 – częstotliwość poniżej której znajduje się 25% energii sygnału; M50 – częstotliwość poniżej której znajduje się 50% energii sygnału; U75 - częstotliwość poniżej której znajduje się 75% energii sygnału; MINF – minimalna częstotliwość; MAXF – maksymalna częstotliwość.

Jak przedstawiono powyżej, z pozoru prosty, pozbawiony repertuaru głos derkacza, w rzeczywistości kryje w sobie znaczne pokłady zmienności. Pełni on podobną funkcję jak śpiew u ptaków śpiewających. Jest więc sygnałem wykorzystywanym przez samce w obronie terytorium, informuje o jakości i agresywnej motywacji nadawcy oraz ma na celu przywabienie samicy (Cramp & Simmons 1980). Warto jest pamiętać, iż w przeciwieństwie do ptaków śpiewających, u derkacza nie występuje nauka śpiewu (Brenowitz 1991). Należy więc oczekiwać, że poszczególne parametry głosu kształtowane są na skutek przekazu genetycznego i ewentualnych modyfikacji, mogących być wynikiem rozwoju osobnika w specyficznych warunkach środowiska.

# I. MAKROGEOGRAFICZNA ZMIENNOŚĆ GŁOSU DERKACZA

## WPROWADZENIE

Ptaki posiadają niezwykle dobrze rozwinięty system komunikacji dźwiękowej, a ogromne zróżnicowanie sygnałów dźwiękowych obserwowane jest zarówno na poziomie międzygatunkowym jak i w obrębie gatunku (Catchpole & Slater 2008). Zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe śpiewu rozpatrywane jest najczęściej w dwóch skalach przestrzennych: mikro i makrogeograficznej (Mundinger 1982). Takie rozgraniczenie opiera się najczęściej na odległości dzielącej poszczególne osobniki oraz na zasięgu i możliwościach ich dyspersji (Nottebohm 1969; Mundinger 1982). Pomijając skalę przestrzenną, w której rozpatrywana jest zmienność śpiewu ptaków, zdecydowana większość dotychczasowych badań skupiała się na gatunkach, które uczą się śpiewu podczas rozwoju osobniczego (przegląd w Podos & Warren 2007). Stosunkowo niewiele uwagi poświęcano ptakom, u których nauka śpiewu nie występuje (np. Bretagnolle 1996; Galeotti et al. 1996; Appleby & Redpath 1997; Bretagnolle & Genevois 1997; Mager et al. 2007; Podos & Warren 2007; Odom & Mennill 2012). Główna różnica między tymi dwoma grupami polega na tym, iż u gatunków uczących się śpiewu, zarówno genetyczne (dziedziczone) jak i kulturowe (proces nauki) mechanizmy wpływają na różnicowanie się śpiewu, podczas gdy u gatunków nieuczących się śpiewu, głos jest zasadniczo dziedziczony (Catchpole & Slater 2008). Dlatego też zmienność śpiewu u gatunków nieuczących się powinna być kształtowana na skutek oddziaływania biologicznych i ekologicznych czynników takich jak: dryf genetyczny, dobór płciowy, ewolucja budowy aparatu głosowego, specyfika zamieszkiwanego przez osobniki środowiska, warunki abiotyczne i biotyczne podczas ontogenezy czy zmiany klimatyczne. W przypadku ptaków uczących się, oprócz wymienionych powyżej czynników, również wszystkie aspekty procesu nauki śpiewu muszą być rozważane, ponieważ przekaz kulturowy jest niezmiernie istotny w tej grupie. W konsekwencji, u nieuczących się gatunków geograficzne zróżnicowanie śpiewu powinno odzwierciedlać głównie genetyczne różnice między populacjami. Różnice te powinny wzrastać wraz z odległością dzielącą populacje bądź też wraz z wydłużeniem czasu izolacji. Dlatego też można oczekiwać dwóch równie prawdopodobnych przestrzennych wzorców geograficznej zmienności głosu. W pierwszym przypadku, różnice pomiędzy populacjami powinny wzrastać w sposób ciągły wraz ze zwiększaniem odległości między

nimi, jako konsekwencja dużej wymiany ptaków pomiędzy sąsiednimi populacjami oraz ograniczonej wymiany pomiędzy populacjami odległymi (Isler et al. 2005). W drugim przypadku, zmienność głosu nie musi mieć ciągłego charakteru, a wyraźne i ostre różnice mogą występować zarówno pomiędzy sąsiednimi jak i oddalonymi populacjami, jako skutek lokalnego genetycznego zróżnicowania (Bretagnolle & Genevois 1997; Peake & McGregor 1999; Lein 2008; Odom & Mennill 2012).

Geograficzna zmienność głosu derkacza analizowana była przez Peakea i McGregora (1999), którzy odkryli istotne różnice między populacjami zarówno w długości sylab jak i długości odstępów między sylabami oraz głosami. Jednak późniejsze badania pokazały, że samce derkacza zmieniają długość sylab i odstępów nawet w ciągu jednej nocy oraz, że długości sylab i odstępów zmieniają się także wraz z upływem sezonu lęgowego (Osiejuk et al. 2004). Dlatego też, zmienność długości sylab i odstępów może w rzeczywistości odzwierciedlać jedynie czas, w którym wykonano nagrania, a nie rzeczywistą zmienność geograficzną. Aby poprawnie zdefiniować źródło zmienności, konieczne jest więc uwzględnienie czasu w sezonie, w którym to wykonane zostały nagrania. Ponadto długość odstępów oraz rytm derkania stabilizowane są w drodze interakcji między osobnikami (Ręć & Osiejuk 2010, 2013). Dlatego też wzorce tych parametrów głosu mogłyby ewoluować w różnych kierunkach w zależności od populacji.

Celem badań przedstawionych w tym rozdziale jest przeanalizowanie makrogeograficznej zmienności głosu samców derkacza pomiędzy populacjami oddalonymi od siebie o setki kilometrów. W badaniach skupiłem się na trzech poziomach organizacji głosu derkacza: (1) zmienności długości sylab i odstępów oraz rytmie derkania, (2) zmienności odległości pomiędzy poszczególnymi pulsami (PPD) w obrębie sylaby, (3) zmienności rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości. Te trzy poziomy zmienności głosu powinny wykazywać różne przestrzenne wzory, jako konsekwencja różnych funkcji, jakie pełnią w komunikowaniu się ptaków oraz różnych mechanizmów odpowiedzialnych za ich kształtowanie. Dodatkowo, przetestowane zostały dwie bardziej szczegółowe hipotezy: (1) czy charakterystyki głosu są stałe w obrębie populacji w kolejnych latach oraz (2) czy różnice w charakterystykach głosu między populacjami wzrastają wraz ze zwiększaniem odległości między nimi.

## **METODY**

### **Badane populacje oraz technika nagrywania głosów**

Głosy odzywających się samców derkacza nagrywano podczas sezonów lęgowych 2009-2012 na obszarze Czech, Francji, Norwegii i Polski (Ryc. 2). Nagrania wykonywano w godzinach nocnych (od ok. 22:00 do 04:00 czasu lokalnego), pomiędzy 24 maja a 17 lipca. Odległość z jakiej nagrywano ptaki wahała się od 5 do 20 m. Nagrania z Francji wykonano przy użyciu rejestratora Sony DAT TCD-D8 i mikrofonu kierunkowego EM 700. Pozostałe nagrania wykonano przy użyciu rejestratorów cyfrowych Marantz PMD 620 i mikrofonów kierunkowych Sennheiser ME67 z modułami zasilającymi K6. Ptaki nie były znakowane indywidualnie. Dlatego też, w celu uniknięcia wielokrotnego nagrywania tego samego osobnika, poszczególne fragmenty odpowiednich dla derkacza siedlisk w obrębie danej lokalizacji kontrolowano w całości podczas jednej nocy.

Zgromadzono 352 nagrania samców z ośmiu różnych populacji: po jednej z Czech (n = 27) i Francji (n = 20), dwóch z Norwegii (Norwegia zachodnia, n = 24; Norwegia wschodnia, n = 31) oraz czterech z Polski (Bieszczady, n = 62; Kampinoski Park Narodowy, n = 87; Dolina Górnego Nurca, n = 57; Mazury, n = 44). W przypadku dwóch populacji nagrania wykonywano w trakcie dwóch różnych sezonów lęgowych. Były to populacje z Kampinoskiego Parku Narodowego, nagrywane w latach 2010 (n = 55) i 2011 (n = 32), oraz z Doliny Górnego Nurca, nagrywane w latach 2010 (n = 21) i 2012 (n = 36). W obu przypadkach w głównych analizach wykorzystane zostały jedynie lata z większą liczbą nagranych ptaków, czyli rok 2010 w Kampinoskim Parku Narodowym oraz rok 2012 w Dolinie Górnego Nurca. Odległości między analizowanymi populacjami wahały się od 184 do 1710 km. Każdorazowo dokładną pozycję nagrywanego ptaka zapisywano w urządzeniu GPS. Następnie wszystkie dane z urządzeń GPS zgrywano do komputera i kalibrowano do tego samego układu odniesienia WGS 84. Oprogramowanie ArcGIS v.9.3 zostało wykorzystane do obliczenia odległości między populacjami.

### **Analiza głosów**

Populacje z Norwegii oraz Francji nagrano z częstotliwością próbkowania 48,0 kHz / 16 bit. Reszta nagrań została wykonana z częstotliwością próbkowania 44,1 kHz / 16 bit. Dlatego też w pierwszej kolejności wszystkie nagrania przekształcono do tej samej jakości cyfrowej (44,1 kHz / 16 bit). Następnie, z około 3-5 minutowego nagrania każdego z samców, wybierano 20

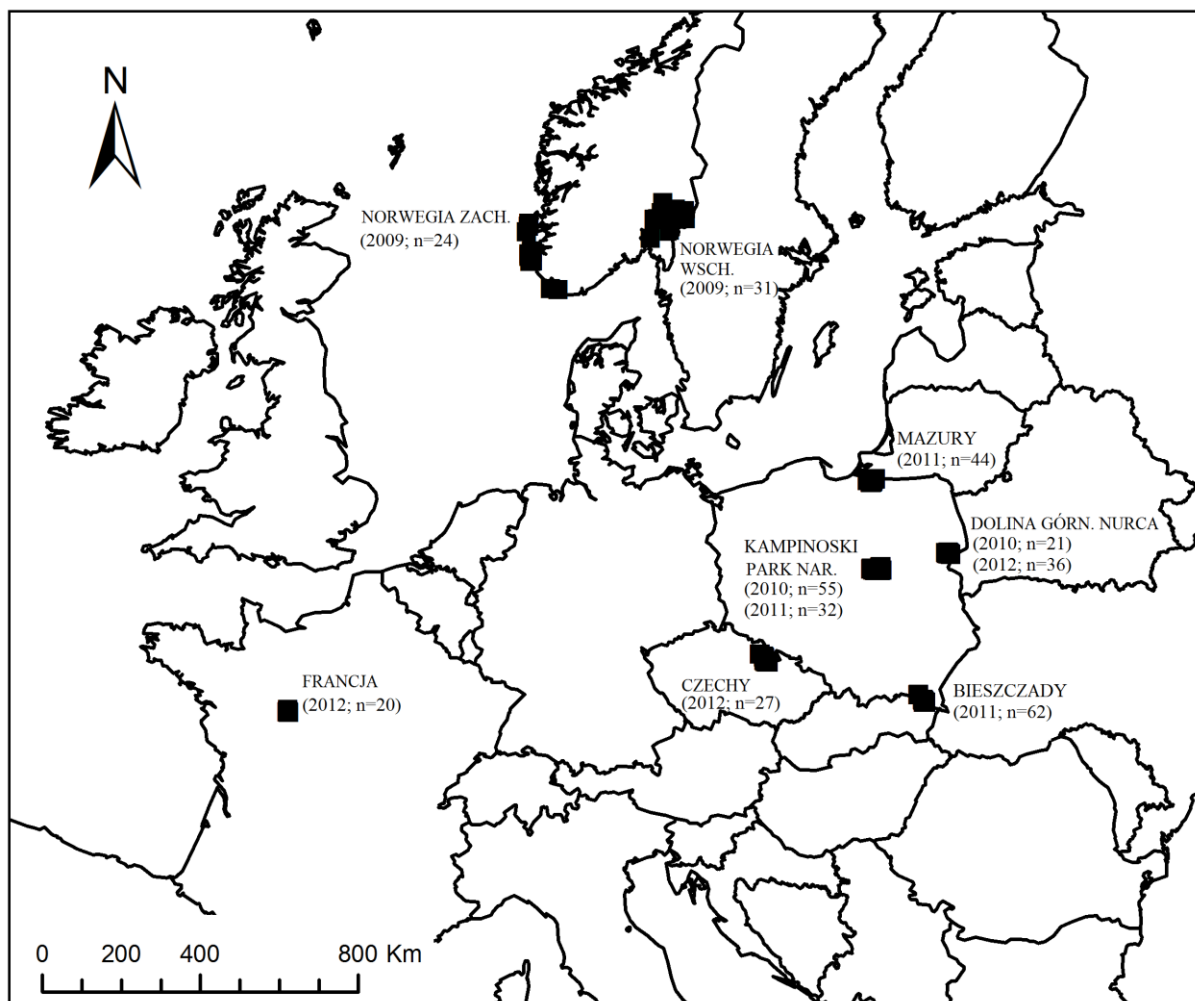
głosów (głos = SYL1 + INT1 + SYL2). Było to zawsze 20 pierwszych głosów z nagrania samca, bez wyraźnych zakłóceń w postaci śpiewu innych ptaków, głosów owadów czy podmuchów wiatru, które uniemożliwiałyby prawidłowe wykonanie pomiarów. Z tego też względu wybór nagrań do analiz można uznać za losowy.

Głosy analizowano za pomocą oprogramowania Avisoft SASLab Pro v. 5.2.04, stosując następujące ustawienia: FFT = 512, ramka [Frame] = 25%, okno [Window] = Hamming, pokrywanie [Temporal Overlap] = 87.50%. Zastosowanie powyższych ustawień pozwoliło otrzymać pasmo szerokości 448-Hz i rozdzielczości piksela 86 Hz x 1.45 ms (Specht 2007). W ten sposób mierzono następujące czasowe charakterystyki głosu: SYL1 – długość pierwszej sylaby; SYL2 – długość drugiej sylaby; INT1 – długość odstępu między sylabami; INT2 – długość odstępu między głosami. Następnie obliczono rytm derkania, który odzwierciedla monotony lub przerywany charakter głosu i jest sygnałem agresywnej motywacji i/lub jakości samca (Osiejuk et al. 2004; Ręć & Osiejuk 2010).

W celu przeanalizowania struktury (PPD) oraz liczby pulsów w obrębie obu sylab (NP SYL1, NP SYL2) wykorzystano funkcję określoną nazwą „Pulse Train Analysis” w programie Avisoft SASLab Pro. Przed pomiarem pulsów, w celu usunięcia hałasów środowiska o niskich częstotliwościach, każde nagranie było filtrowane za pomocą filtra „FIR time-domain filter”, a jego parametr (high pass setting) ustawiono na 500 Hz. Podczas pomiaru PPD wykorzystano metodę określoną jako „rectification + exponential decay”. Główne parametry pomiaru zostały ustawione w następujący sposób: stała czasu [time constant] = 1 ms, próg [threshold] = 0,10 V, histereza [hysteresis] = 10 dB, próg początku i końca [start end threshold] = -8 dB. Jednak w przypadku kilku nagrań, aby poprawnie wykryć wszystkie pulsy, zaistniała konieczność zmiany ustawień progu i histerezy w zakresie od 9 do 12 dB. Każdy pomiar był wizualnie sprawdzany na spektrogramie, pod kątem poprawnego wykrycia wszystkich pulsów.

Zmienność rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości mierzono przy użyciu jednowymiarowej funkcji zwanej „Amplitude spectrum (linear)” oraz okna „Hamming” w programie Avisoft SasLab Pro. Mierzono następujące parametry głosu: L25 – częstotliwość, poniżej której znajduje się 25% całkowitej energii sygnału, M50 – częstotliwość, poniżej której znajduje się 50% całkowitej energii sygnału, U75 – częstotliwość, poniżej której znajduje się 75% całkowitej energii sygnału, MINF – minimalną częstotliwość, MAXF – maksymalną częstotliwość, dla której amplituda spada poniżej poziomu -20 dB (w stosunku do maksymalnej amplitudy). Aby usunąć hałasy środowiska w ustawieniach charakterystyk spektralnych [Spectral Characteristics] wybrano opcję „total”, przez co minimalna

częstotliwość została ograniczona do 0,5 kHz. Wartość tą ustalono w oparciu o wskazania zawarte w pracy Osiejuka i Olech (2004). Wszystkie mierzone parametry głosu pokazano na rycinie 1.



Rycina 2. Mapa przedstawiająca rozmieszczenie analizowanych populacji. Na mapie podano rok nagrania oraz liczbę nagranych samców.

### **Analiza statystyczna**

Testowano różnice w charakterystykach głosu pomiędzy ośmioma europejskimi populacjami oraz pomiędzy latami w dwóch spośród badanych populacji (Dolina Górnego Nurca rok 2010 i 2012 oraz Kampinoski Park Narodowy rok 2010 i 2011). Na początku, w oparciu o pomiary 20 głosów każdego samca, policzono średnie wartości poszczególnych charakterystyk głosu dla każdego osobnika. Wartości średnie zostały użyte w dalszych analizach. Wielowymiarowa analiza wariancji (MANOVA) została wykorzystana do zbadania różnic pomiędzy

populacjami oraz pomiędzy latami. Charakterystyki głosu włączono do modeli jako zmienne zależne, natomiast populację lub rok nagrania włączono jako czynnik stały. Wyraz wolny był każdorazowo uwzględniany w modelu. Wszystkie modele zdefiniowano jako pełne czynnikowe, z sumą kwadratów typu III. Ponieważ czasowe charakterystyki głosu derkacza, zwłaszcza INT2 i RYTM, mogą zmieniać się w trakcie trwania sezonu lęgowego (Osiejuk et al. 2004), w pierwszej kolejności sprawdzono, czy wartości SYL1, SYL2, INT1, INT2, RYTM są skorelowane z czasem w sezonie, w którym wykonano nagranie. Analizę taką wykonano zarówno dla każdej populacji oddzielnie jak i dla całego zbioru danych. We wszystkich wariantach wpływ czasu w sezonie na poszczególne czasowe parametry głosu okazał się nieistotny (korelacja Pearsona;  $P > 0,05$  we wszystkich przypadkach). Dlatego też czas w sezonie nie został uwzględniony jako współzmienna w modelach badających geograficzną zmienność głosu derkacza.

Charakterystyki głosu opisujące rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości (L25, M50, U75, MINF, MAXF) były silnie i istotnie skorelowane pomiędzy pierwszą i drugą sylabą (korelacja Pearsona:  $r > 0,96$ ;  $P < 0,0001$  we wszystkich przypadkach). Dlatego też w analizach użyto jedynie wartości dla pierwszej sylaby. Ponieważ L25, MINF, i MAXF nie spełniały założeń równości wariancji błędu we wszystkich grupach (test Levene'a:  $P < 0,05$ ), do testowania różnic pomiędzy populacjami i latami wykorzystano nieparametryczny test Kruskala-Wallisa. Każda charakterystyka głosu testowana była oddzielnie. Istotność wyników została skorygowana poprawką Bonferroni (metoda Holma) dla porównań wielokrotnych (Holm 1979).

Makrogeograficzna zmienność struktury pulsów w obrębie sylab została przeanalizowana przy użyciu testów randomizacyjnych. W analizowanych populacjach najmniejsza liczba pulsów w sylabie pierwszej wynosiła 12 oraz 14 w sylabie drugiej, co odpowiadało 11 oraz 13 pomiarom PPD. Wartości pierwszych 11 PPD były silnie i istotnie skorelowane pomiędzy sylabą pierwszą i drugą (korelacja Pearsona:  $r > 0,96$ ;  $P < 0,0001$ ). Dlatego też w analizach wykorzystano jedynie 11 PPD sylaby pierwszej. Ograniczenie analizowanych PPD do pierwszych 11 jest również uzasadnione z tego względu, iż wewnątrzsobnicza zmienność pulsów w początkowej części sylaby jest niewielka, natomiast w miarę wydłużania sylaby wyraźnie wzrasta (Peake et al. 1998). Testowano, czy pary ptaków pochodzące z tej samej populacji i nagrane w tym samym roku mają bardziej podobną strukturę PPD niż pary ptaków pochodzące z różnych populacji. Aby nadać większe znaczenie obiektom najbardziej niepodobnym policzono kwadrat odległości euklidesowej pomiędzy

wszystkimi możliwymi kombinacjami samców w obrębie każdej z populacji. Następnie wartości te zostały porównane z taką samą, wybraną losowo, liczbą par ptaków pochodzących z różnych populacji. Dodatkowo, aby sprawdzić czy różnice w charakterystykach głosu wzrastają wraz ze zwiększaniem odległości między populacjami, przeprowadzono serie testów Mantela. Na początku policzono wartości średnie wszystkich charakterystyk głosu dla każdej populacji (SYL1, INT1, SYL2, INT2, NP SYL1, NP SYL2, RYTM, L25, M50, U75, MINF, MAXF). Następnie przeprowadzono dokładne testy Mantela (liczba permutacji = 40 320; rozmiar macierzy 8 x 8), gdzie porównano macierz geograficznej odległości między populacjami (średnie koordynaty dla każdej populacji, odległość wyrażona w km) z macierzami różnic w poszczególnych charakterystykach głosu między nimi (odległość euklidesowa). Aby potwierdzić, że zmienność geograficzna głosu ma stały, zależny od odległości trend, testy wykonano w czterech wariantach, zawierających wszystkie możliwe kombinacje lat, w których wykonano nagrania w Kampinoskim Parku Narodowym oraz w Dolinie Górnego Nurca. Poprawka Bonferroniego (metoda Holma) została wykorzystana w celu ograniczenia możliwości popełnienia błędu pierwszego rodzaju podczas porównań wielokrotnych. Testy Mantela wykonano przy użyciu oprogramowanie Rndom Pro 3.14 (Jadwiszczak 2009).

Wszystkie analizowane zmienne miały rozkład normalny w obrębie populacji (test Z Kolmogorova-Smirnova: wartości  $P > 0,05$  we wszystkich przypadkach). Wszystkie analizy statystyczne wykonano w programie IBM SPSS Statistics v. 21, z wyjątkiem procedur, gdzie wskazano wykorzystanie innego oprogramowania. Podane wartości  $P$  są wartościami dwustronnymi.

## **WYNIKI**

### **Zmienność czasowych parametrów głosu**

Wielowymiarowa analiza wariancji pokazała, że czasowe charakterystyki głosu derkacza różnią się istotnie między populacjami (test śladu Pillaia:  $F_{49, 2037} = 1,860$ ;  $P < 0,0001$ ). Różnice obserwowane były we wszystkich analizowanych charakterystykach głosu (Tabela 1.1, Ryc. 3). Testy Mantela, badające zależność pomiędzy charakterystykami głosu, a odległością dzielącą populacje, pokazały istotne, dodatnie zależności, gdy nagrania z Kampinoskiego Parku Narodowego z roku 2010 oraz z Doliny Górnego Nurca z roku 2012 zostały użyte do porównań (Tabela 1.2). Oznacza to, że wraz ze wzrostem odległości dzielącej

populacje wzrastały także różnice w charakterystykach głosu między nimi. Jednak gdy w modelach uwzględniono inne kombinacje lat, w których wykonano nagrania, wówczas jedynie liczba pulsów w sylabie wykazywała istotny, zależny od odległości trend lub też różnice w żadnej z charakterystyk głosu nie były istotnie związane z odległością dzielącą populacje (Tabela 1.2).

Międzysezonowe porównanie czasowych charakterystyk głosu, w obrębie dwóch spośród badanych populacji, pokazało istotne różnice pomiędzy rokiem 2010 i 2011 w Kampinoskim Parku Narodowym (test śladu Pillai:  $F_{7,79} = 3,691$ ;  $P = 0,002$ ) oraz brak takich różnic w obrębie populacji z Doliny Górnego Nurca pomiędzy sezonami 2010 i 2012 (test śladu Pillai:  $F_{7,51} = 1,925$ ;  $P = 0,085$ ). Populacja z Kampinoskiego Parku Narodowego różniła się między latami pod względem SYL1 ( $F_1 = 11,573$ ;  $P = 0,001$ ), SYL2 ( $F_1 = 18,077$ ;  $P < 0,0001$ ), INT2 ( $F_1 = 6,237$ ;  $P = 0,014$ ), NP SYL1 ( $F_1 = 7,985$ ;  $P = 0,006$ ), oraz NP SYL2 ( $F_1 = 11,932$ ;  $P = 0,001$ ). Nie zaobserwowano natomiast istotnych różnic w INT1 ( $F_1 = 0,334$ ;  $P = 0,565$ ) i RYTM ( $F_1 = 2,018$ ;  $P = 0,159$ ).

Tabela 1.1 Wyniki wielowymiarowej analizy wariancji, pokazujące różnice w czasowych parametrach głosu samców derkacza pomiędzy populacjami.

	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Wielowymiarowy test Śladu Pillai			
Stała	36962	7,285	0,0001
Populacja	1,86	49, 2037	0,0001
Efekty międzyobiektywne			
SYL 1	2,68	7	0,011
INT 1	1,39	7	0,210
SYL 2	4,04	7	0,001
INT 2	2,47	7	0,018
RYTM	1,99	7	0,056
NP SYL1	2,50	7	0,017
NP SYL2	3,85	7	0,001

W modelu SYL1, INT1, SYL2, INT2, NP SYL1, NP SYL2 i RYTM zostały włączone jako zmienne zależne, natomiast populacja jako czynnik stały.

Tabela 1.2 Wyniki testu Mantela, badające zależności pomiędzy charakterystykami głosów osobników a odległością dzielącą ptaki.

Wariant testu	KP10&NV12		KP10&NV10		KP11&NV12		KP11&NV10	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Czasowe parametry głosu								
SYL 1	0,67	0,001*	0,38	0,052	0,45	0,017	0,09	0,630
INT 1	0,27	0,153	0,07	0,737	0,31	0,114	0,10	0,603
SYL 2	0,53	0,003*	0,47	0,010	0,38	0,050	0,24	0,220
INT 2	0,20	0,295	-0,01	0,982	0,12	0,550	0,04	0,841
RYTM	0,48	0,010*	0,08	0,687	0,42	0,030	0,09	0,644
NP SYL1	0,67	0,001*	0,44	0,022	0,59	0,001*	0,22	0,271
NP SYL2	0,51	0,004*	0,54	0,003*	0,53	0,005*	0,41	0,032
Rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości								
L25	0,71	0,001*	0,57	0,003*	0,59	0,001*	0,41	0,029
M50	0,50	0,009*	0,223	0,256	0,31	0,109	0,05	0,816
U75	0,78	0,001*	0,50	0,011*	0,21	0,295	0,05	0,816
MINF	0,51	0,006*	0,51	0,006*	0,65	0,001*	0,65	0,001*
MAXF	0,63	0,001*	0,74	0,001*	0,19	0,323	0,22	0,257

Porównano macierz odległości między populacjami (w km) z macierzami podobieństwa poszczególnych charakterystyk głosu (odległość euklidesowa). Wszystkie cztery możliwe warianty lat wykonania nagrań zostały rozważone. Skrótly oznaczają: KP10 i KP11 – testy, w których nagrania z Kampinoskiego Parku Narodowego z roku 2010 lub 2011 zostały uwzględnione; NV10 i NV12 - testy, w których nagrania z Doliny Górnego Nurca z roku 2010 lub 2012 zostały uwzględnione. Wysokie, dodatnie wartości współczynnika *r* oznaczają, iż wraz ze wzrostem odległości między populacjami wzrasta różnica w danej charakterystyce głosu. \* oznacza istotną statystycznie zależność po wprowadzeniu poprawki Bonferroniego (metoda Holma).

### Zmienność rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości

Badane populacje różniły się istotnie pod względem ilości energii lokowanej w poszczególnych zakresach częstotliwości sygnału. Testy Kruskala-Wallisa, po skorygowaniu wartości *P* poprawką Bonferroniego z metodą Holma, pokazały istotne różnice ( $P < 0,0001$ ;  $df = 7$ ) we wszystkich badanych parametrach: L25 ( $\chi^2 = 32,45$ ), M50 ( $\chi^2 = 33,34$ ), U75 ( $\chi^2 = 37,07$ ), MINF ( $\chi^2 = 34,54$ ) i MAXF ( $\chi^2 = 43,20$ ). Różnice w MINF pomiędzy populacjami

wzrastały wraz ze zwiększaniem odległości pomiędzy nimi, niezależnie od tego, która kombinacja lat wykonania nagrań została uwzględniona w modelu (Tabela 1.2). Test Mantela pokazał również, że różnice w L25, M50, U75 i MAXF pomiędzy populacjami są dodatnio i istotnie skorelowane z odległością między nimi, jednak nie we wszystkich wariantach lat użytych w modelach (Tabela 1.2). Porównania pomiędzy kolejnymi sezonami lęgowymi w obrębie populacji z Kampinoskiego Parku Narodowego oraz z Doliny Górnego Nurca pokazały istotne różnice w większości analizowanych charakterystyk głosu (Tabela 1.3).

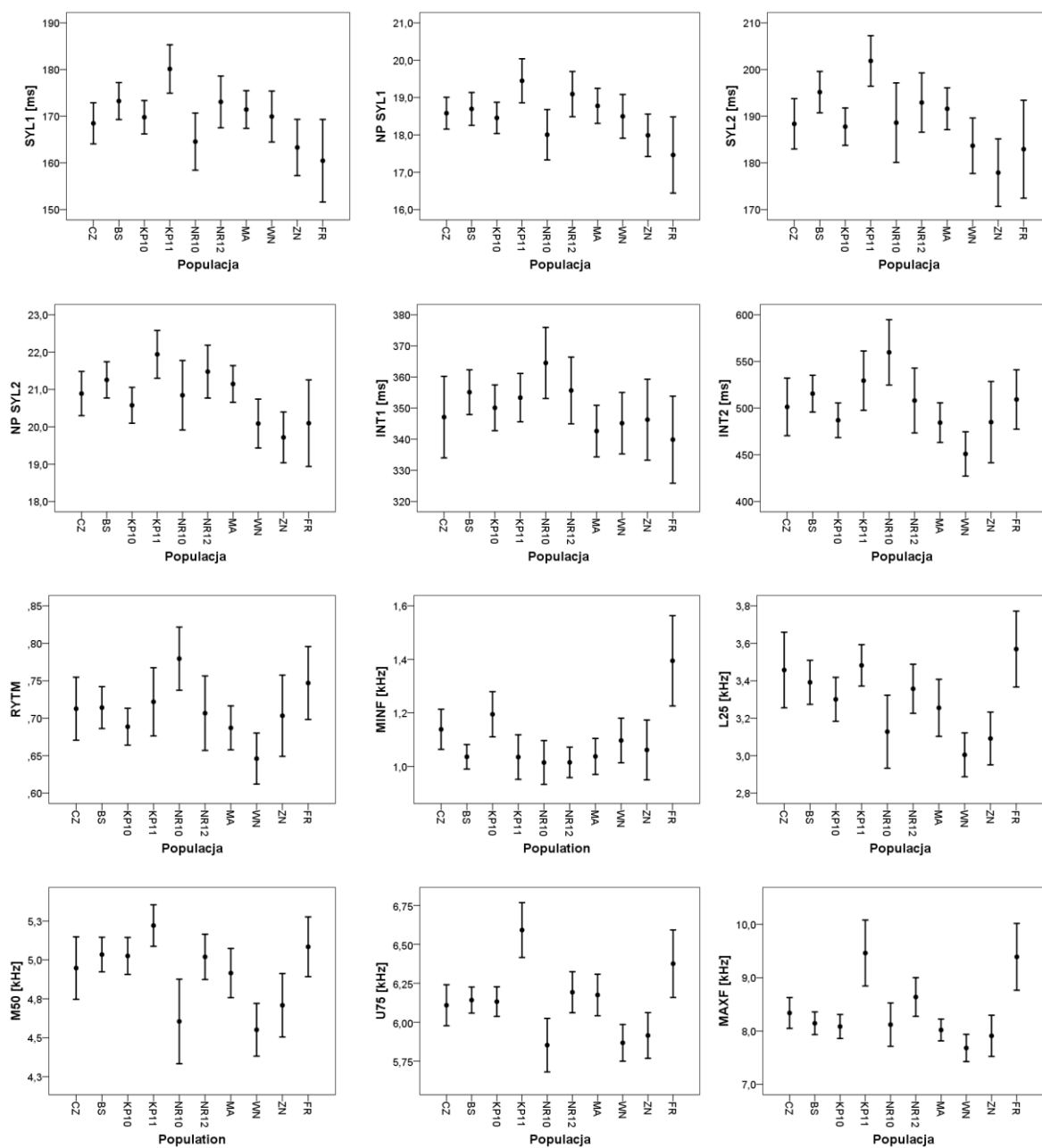
Tabela 1.3 Różnice w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości pomiędzy kolejnymi latami w obrębie dwóch analizowanych populacji.

	Kampinoski Park Narodowy				Dolina Górnego Nurca			
	2010	2011			2010	2012		
	Średnia	Średnia	Z	P	Średnia	Średnia	Z	P
L25	3,30	3,48	-2,23	0,025*	3,13	3,37	-1,92	0,055
M50	5,03	5,22	-1,78	0,075	4,61	5,04	-2,66	0,008*
U75	6,13	6,59	-4,15	0,0001*	5,85	6,20	-3,33	0,001*
MINF	1,20	1,04	-2,44	0,015*	1,02	1,04	-0,66	0,511
MAXF	8,09	8,59	-4,04	0,0001*	8,12	8,64	-1,92	0,055

Porównano nagrania w populacjach: Kampinoski Park Narodowy (2010 r., n = 55; 2011 r., n = 32) oraz Dolina Górnego Nurca (2010 r., n = 21; 2012 r., n = 36). Wartości średnie (kHz) oraz wyniki testu *U* Manna-Whitneya są podane. \*oznacza istotną statystycznie różnicę po wprowadzeniu poprawki Bonferroniego (metoda Holma).

### **Zmienność struktury pulsów w obrębie sylaby**

Porównano podobieństwo struktury odstępów pomiędzy poszczególnymi pulsami w sylabie pierwszej (11 pierwszych PPD), wyrażone kwadratem odległości euklidesowej, pomiędzy wszystkimi możliwymi kombinacjami par ptaków pochodzących z tej samej populacji (6234 par) z taką samą liczbą losowo wybranych par ptaków pochodzących z różnych populacji. Nie zaobserwowano istotnych różnic w PPD pomiędzy parami ptaków pochodzącymi z tej samej oraz z różnych populacji (test *U* Manna-Whitneya:  $Z = -1,148$ ;  $P = 0,251$ ).



Rycina 3. Różnice w charakterystykach głosu derkacza pomiędzy populacjami oraz pomiędzy latami w obrębie populacji. Pokazano wartości średnie oraz 95% przedział ufności średniej. Skróty populacji oznaczają: CZ – Czechy, BS – Bieszczady, KP10 – Kampinoski Park Narodowy (nagrania z roku 2010), KP11 – Kampinoski Park Narodowy (nagrania z roku 2011), NR10 – Dolina Górnego Nurca (nagrania z roku 2010), NR12 – Dolina Górnego Nurca (nagrania z roku 2012), MA – Mazury, WN – wschodnia Norwegia, ZN – zachodnia Norwegia, FR – Francja.

## DYSKUSJA

Wyniki zaprezentowanych w tym rozdziale badań w sposób jednoznaczny dowodzą występowania makrogeograficznej zmienności głosu derkacza – przedstawiciela słabo zbadanej pod tym kątem grupy ptaków, u których nauka śpiewu nie występuje. Istotne różnice między populacjami obserwowano zarówno w przypadku długości sylab i odstępów jak również w przypadku rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości. Nie znaleziono natomiast istotnych różnic w strukturze pulsów w obrębie sylaby, pomimo, iż to właśnie ta charakterystyka jest niezmienna w trakcie życia samca (Peake et al. 1998) i prawdopodobnie związana jest z anatomiczną budową aparatu głosowego. W ten sposób potwierdzone zostały wcześniejsze odkrycia Peakea i McGregora (1999), którzy to wykazali występowanie różnic w SYL1 i SYL2 pomiędzy populacjami w Europie zachodniej. Jednak uzyskane tu wyniki pokazały, że populacje różnią się także liczbą pulsów w poszczególnych sylabach, podczas gdy charakterystyka ta była nieistotna we wspomnianej wcześniej pracy. Ponadto Peake i McGregor (1999) przeprowadzili analizę dyskryminacyjną, w oparciu o pierwsze 10 PPD, SYL1, SYL2, NP SYL1, NP SYL2, która to prawidłowo sklasyfikowała na podstawie głosów 54-88% osobników do populacji, z której pochodziły. Niniejsze badania pokazały natomiast, że populacje nie różnią się istotnie pod względem INT1 i pierwszych 11 PPD. Powyższe fakty sugerują, iż zmienność głosu derkacza pomiędzy populacjami nie jest wartością stałą i może zmieniać się na przestrzeni czasu. Ponadto, różnice między kolejnymi latami w obrębie populacji mogą być zbliżone do tych obserwowanych pomiędzy populacjami (Ryc. 3). Takie krótkookresowe zmiany w przypadku gatunków nieuczących się śpiewu wytłumaczyć można specyficzną dyspersją oraz dość niską powracalnością ptaków dorosłych (Mikkelsen et al. 2013) i młodych (Green 1999). Jednak w chwili obecnej brak jest danych pozwalających na jednoznaczne potwierdzenie powyższej hipotezy.

Geograficzna zmienność głosu pod względem charakterystyk opisujących czasowe parametry czy rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości udokumentowana została również w przypadku kilku innych gatunków należących do grupy nieuczących się śpiewu: petrela niebieskiego (*Halobaena caerulea*) (Bretagnolle & Genevois 1997), nura lodowca (*Gavia immer*) (Mager et al. 2007), puszczyka zwyczajnego (*Strix aluco*) (Appleby & Redpath 1997), puszczyka kreskowanego (*Strix varia*) (Odom & Mennill 2012) czy chronki zmiennej (*Thamnophilus caerulescens*) (Isler et al. 2005). Jednak nadal pozostaje niewyjaśnionym, jakie biologiczne i ekologiczne czynniki oraz jakie mechanizmy powodują geograficzne

różnicowanie się głosu w tej grupie ptaków. Najbardziej oczywistym i najprostszym wytłumaczeniem występowania makrogeograficznej zmienności głosu wśród gatunków nieuczących się śpiewu wydają się być różnice genetyczne między populacjami. Można oczekiwać, iż charakterystyki głosu, podobnie jak inne cechy, są przekazywane na drodze dziedziczenia. Wówczas różnice między populacjami powinny występować tam, gdzie populacje są w jakiś sposób od siebie izolowane, a czynniki wpływające na kształtowanie poszczególnych cech działają w populacjach w nieco innych kierunkach (Caizergues et al. 2003). W podobny sposób kształtowana może być zmienność głosu derkacza. Wówczas ptaki z odległych geograficznie populacji lub populacji, które w jakikolwiek inny sposób są od siebie izolowane powinny wykazywać większe różnice w charakterystykach głosu niż sąsiadujące populacje, pomiędzy którymi następuje wymiana osobników (np. Harrison & Hastings 1996; Oyler-McCance et al. 1999; Sosa-López et al. 2013). Uzyskane wyniki pokazały wyraźny trend zmienności głosu, zależny od odległości, jaka dzieliła populacje, gdy nagrania z Kampinoskiego Parku Narodowego z roku 2010 oraz z Doliny Górnego Nurca z roku 2012 zostały uwzględnione. Jednak gdy inne kombinacje lat, w których wykonano nagrania, zostały rozważone, zależność ta nie była już tak oczywista (Tabela 1.2). Jedynie różnice w MINF wzrastały wraz ze zwiększaniem odległości między populacjami we wszystkich kombinacjach lat. Należy jednak zauważyć, iż we wszystkich przypadkach istotne statystycznie zależności wskazywały, iż odległe od siebie populacje różnią się bardziej pod względem charakterystyk głosu niż populacje sąsiadujące. Ten przestrzenny wzór zmienności głosu derkacza, z dość dużą zmiennością w obrębie populacji oraz brakiem ostrych granic pomiędzy sąsiadującymi populacjami sugeruje, iż osobniki przemieszczają się pomiędzy populacjami, lub że czynniki oddziałujące na kształtowanie się zmienności głosu są do siebie bardziej zbliżone w sąsiednich niż w oddalonych populacjach.

Należy jednak rozważyć także alternatywne hipotezy wyjaśniające występowanie geograficznej zmienności głosu derkacza. Na przykład, samce zamieszkujące różne typy środowisk mogą różnić się pod względem charakterystyk głosu, ponieważ na drodze doboru naturalnego faworyzowane są osobniki o maksymalnym dostosowaniu głosu do lokalnych warunków środowiska (Morton 1975; Hansen 1979; Ippi et al. 2011). Można wówczas oczekiwać, że samce derkacza będą emitowały sygnały w paśmie częstotliwości, które zapewnia najmniejsze pochłanianie i degradację sygnału podczas jego transmisji przez lokalne środowisko. W kilku badaniach udokumentowano wpływ środowiska na charakter wokalizacji ptaków. Były to głównie badania porównujące skrajnie różne siedliska takie jak lasy oraz

tereny otwarte czy naturalne środowiska oraz miasta z hałasem miejskim (Slabbekoorn & Smith 2002; van Dongen & Mulder 2006; Nicholls & Goldizen 2006; Warren et al. 2006). Jednak Cosens i Falls (1984) pokazali również różnice w pochłanianiu i degradacji śpiewu pomiędzy bagnami oraz łąkami. Oba te środowiska są zamieszkiwane przez derkacze. Ponadto, rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości, a zwłaszcza najniższe częstotliwości, jest silnie związany z wielkością ciała nadawcy. Dlatego też większe zwierzęta są w stanie wydawać sygnały o niższych częstotliwościach (Fletcher 2004; Bradbury & Vehrencamp 2011). Wielkość ciała u ptaków jest także dodatnio skorelowana z anatomicznymi i fizjologicznymi cechami osobnika, takimi jak: długość tchawicy, wielkość krtani dolnej, własności rezonansowe kanału głosowego, które to bezpośrednio wpływają na ostateczny charakter sygnału dźwiękowego (Lambrechts 1996; Fitch 1999). Dlatego też makrogeograficzna zmienność w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości u derkacza może być jedynie efektem ubocznym różnic w wielkości osobników pomiędzy populacjami. Jest to o tyle prawdopodobne, iż różnice w wielkości ciała pomiędzy europejskimi populacjami zostały udokumentowane (Cramp & Simmons 1980; Schäffer 1999; Keiss et al. 2004). Ponadto, Keiss i współautorzy (2004) znaleźli istotne zależności między długością skrzydła derkacza a typem środowiska, które ptak zamieszkuje. Okazało się, że optymalne płaty środowiska są zasiedlane przez większe osobniki niż płaty suboptymalne. Jeżeli rzeczywiście różnice w wielkości samców są odzwierciedlone w rozkładzie energii sygnału, wówczas można oczekiwać, że większe samce z optymalnych siedlisk będą produkować sygnały o niższych częstotliwościach niż mniejsze osobniki z suboptymalnych siedlisk. W takim przypadku różnice w typach siedlisk pomiędzy populacjami powinny zostać odzwierciedlone w różnicach w wokalizacji między ptakami. Czasowe parametry głosu mogą być natomiast modyfikowane przez samce w dość krótkich przedziałach czasu. Następuje to w drodze interakcji między osobnikami, zarówno na etapie zajmowania terytoriów jak i również w trakcie trwania sezonu lęgowego. Dlatego też makrogeograficzna zmienność głosu może wynikać z „procesu uczenia” także u derkacza, w tym sensie, że samce mogą zmieniać poszczególne parametry głosu na skutek interakcji między sobą (Ręk & Osiejuk 2013). Wówczas należałoby oczekiwać dość przypadkowych przestrzennych różnic między populacjami oraz niskiej stabilności charakterystyk głosu w obrębie populacji.

Makrogeograficzna zmienność głosu derkacza pod względem jej przestrzennej organizacji wydaje się być bardziej zbliżona do ciągłej zmienności o łagodnych granicach między sąsiednimi populacjami, obserwowanej np. u nura lodowca (Mager et al. 2007) niż do

dość przypadkowej, występującej u puszczyka kreskowanego (Odom & Mennill 2012). Powyżej zaproponowano kilka hipotez, mogących wyjaśnić mechanizm kształtowania się makrogeograficznej zmienności u przedstawicieli gatunków nieuczących się śpiewu. Zasadnicza różnica między gatunkami nieuczącymi i uczącymi się śpiewu opiera się na różnych sposobach przekazywania i stabilizacji charakterystyk głosu w tych grupach: genach oraz genach i przekazie kulturowym. Pomimo tych różnic, ewolucyjne mechanizmy kształtowania zmienności powinny być dokładnie takie same w obu grupach. Jednak zmienność u nieuczących się gatunków powinna narastać znacznie wolniej, ponieważ przekaz genetyczny jest znacznie wolniejszy niż przekaz kulturowy. Ponadto, zmienność charakterystyk głosu między kolejnymi latami w jednych populacjach oraz brak takiej zmienności w innych sugeruje, że wzór geograficznej zmienności może być bardzo dynamiczny. Aby w pełni zrozumieć mechanizm kształtowania geograficznej zmienności głosu u gatunków nieuczących się śpiewu niezbędne są bardziej szczegółowe i kompleksowe badania, w których to uwzględnione zostaną takie czynniki jak: dyspersja osobników, różnice genetyczne oraz różnice w wielkości samców między populacjami jak również charakterystyka siedlisk zamieszkiwanych przez ptaki w poszczególnych populacjach.

## II. MIKROGEOGRAFICZNA ZMIENNOŚĆ GŁOSU DERKACZA

### WPROWADZENIE

Mikrogeograficzną zmienność wokalizacji ptaków, nazywaną także zmiennością w skali lokalnej, zdefiniować można jako podobieństwo bądź odmienność sygnałów dźwiękowych, występujące pomiędzy grupami osobników, które przynajmniej potencjalnie mogą wzajemnie na siebie oddziaływać poprzez bezpośredni kontakt (Mundinger 1982). Zmienność w skali lokalnej obserwowano u szeregu gatunków, demonstrując przy tym wiele przestrzennych wzorców takiej zmienności (przegląd w: Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Przykładowo, u trznadla cynamonowego (*Emberiza tahapisi*) czy słowika szarego (*Luscinia luscinia*) większe podobieństwo śpiewu obserwowano pomiędzy sąsiadami niż pomiędzy ptakami oddalonymi (Griessmann & Naguib 2002; Osiejuk 2011). Jednak odwrotny wzór był obserwowany chociażby u zięby (*Fringilla coelebs*), gdzie samce śpiewały w sposób bardziej podobny do ptaków oddalonych niż do najbliższych sąsiadów (Lachlan & Slater 2003). Z kolei u świergotka drzewnego (*Anthus trivialis*) nie obserwowano konkretnego przestrzennego wzorca, gdyż podobieństwo śpiewu pomiędzy sąsiadami i ptakami oddalonymi było takie samo (Petrušková et al. 2010). Same różnice w śpiewie pomiędzy poszczególnymi grupami ptaków w obrębie populacji miały zarówno łagodne przejścia, obserwowane np. u chronki zmiennej (*Thamnophilus caerulescens*) (Isler et al. 2005), jak i raptowne, ostre granice występujące np. u nektarnika palestyńskiego (*Cinnyris osea*) (Leader et al. 2000). Lokalna zmienność śpiewu występowała w niektórych populacjach skowrończyka sierpodziobego (*Chersophilus duponti*), podczas gdy w innych była nieobecna (Laiolo & Tella 2005). U pasówki białobrewej (*Zonotrichia leucophrys*) przestrzenny wzór lokalnej zmienności utrzymywał się przez wiele lat (Harbison et al. 1999) podczas gdy u zapylaka klinosternego (*Campylopterus curvipennis*) zanikał w dość krótkich okresach czasu (González & Ornelas 2005). Warto jednak wspomnieć, że ogromna większość badań nad zmiennością geograficzną śpiewu ptaków dotyczyła gatunków, które uczą się go podczas swego życia (Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008). Przekaz kulturowy jest kluczowym czynnikiem odpowiedzialnym za zmienność śpiewu w tej grupie, zaś czas, w którym osobnik uczy się (tzn. zapamiętuje wzorce), dostępne wzorce do naśladowania (ile i jak śpiewających osobników jest w zasięgu), błędy podczas nauki oraz zasięg dyspersji osobników,

bezpośrednio wpływają na ostateczny przestrzenny wzorec geograficznej zmienności (Beecher & Brenowitz 2005; Podos & Warren 2007; Catchpole & Slater 2008).

Wśród gatunków nieuczących się śpiewu, geograficzna zmienność głosu była rozpatrywana dość rzadko, głównie w skali makrogeograficznej (np. Peake & McGregor 1999; Isler et al. 2005; Walcott et al. 2006; Ippi et al. 2011; Odom & Mennill 2012; Lovell & Lein 2013). Z tego też względu niewiele wiadomo na temat mikrogeograficznej zmienności głosu w tej grupie ptaków, zwłaszcza jak powszechne jest to zjawisko oraz w jaki sposób mikrogeograficzna zmienność jest kształtowana i utrzymywana. Niemniej jednak można oczekiwać, iż mechanizmy powstawania lokalnej zmienności śpiewu u gatunków, które zasadniczo dziedziczą swój głos powinny opierać się dokładnie na tych samych biologicznych i ekologicznych czynnikach jak u ptaków, u których nauka śpiewu występuje, tzn. na: dryfie genetycznym, doborze płciowym, ewolucji budowy aparatu produkcji dźwięku, wpływie środowiska, czy zmianach klimatycznych. Jedyna istotna różnica polega na tym, że nieuczące się gatunki zasadniczo dziedziczą swój głos i nie transmitują go w drodze przekazu kulturowego. Można się więc spodziewać, iż pewne procesy związane ze zmianami charakterystyki głosów będą zachodzić wolniej niż u ptaków uczących się śpiewu.

W tej części pracy skupiłem się na mikrogeograficznej zmienności głosu derkacza. Przeanalizowałem trzy poziomy zmienności: (1) długości sylab, interwałów oraz rytm derkania; (2) strukturę pulsów w obrębie sylab (PPD) oraz (3) charakterystyki opisujące rozkład energii akustycznej sygnału w domenie częstotliwości. Badałem: (1) czy pod względem poszczególnych charakterystyk głosu najbliżsi sąsiedzi są do siebie bardziej podobni niż ptaki oddalone z tej samej populacji, oraz (2) czy różnice w poszczególnych charakterystykach głosu wzrastają bądź maleją wraz ze zwiększaniem odległości między ptakami. Analiza mikrogeograficznej zmienności głosu w czterech różnych populacjach pozwoliła stwierdzić na ile obserwowane przestrzenne wzorce są jednolite w szerszym zasięgu występowania gatunku. Wskazałem też potencjalne mechanizmy, mogące kształtować zmienność poszczególnych poziomów organizacji głosu u przedstawicieli nieuczących się śpiewu gatunków.

## METODY

### Teren badań oraz nagrywanie głosu ptaków

Głosy samców derkacza nagrywane były w czterech populacjach w Polsce, podczas sezonów lęgowych 2010-2012 (Tabela 2.1). Odległości pomiędzy analizowanymi populacjami wahały się od 187 do 571 km. Ptaki w Kampinoskim Parku Narodowym nagrywano w ciągu dwóch różnych sezonów lęgowych: w roku 2010 i w roku 2011. We wszystkich populacjach nagrania wykonywano nocą, w godzinach od około 22:00 do 04:00 (czas lokalny), pomiędzy 24 maja a 30 czerwca. Ptaki w każdej populacji nagrano w ciągu 6-15 kolejnych dni. Odległość z jakiej nagrywano ptaki wahała się od kilku do ok. 15 m. Wszystkie nagrania wykonano przy użyciu rejestratora cyfrowego Marantz PMD 620 oraz mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME67 z modułem zasilającym K6, w jakości cyfrowej 44,1 kHz / 16 bit. Nagrywane ptaki nie były znakowane indywidualnie. Dlatego też w celu uniknięcia wielokrotnego nagrywania tego samego osobnika wszystkie ptaki w danym fragmencie odpowiednich siedlisk nagrywano w czasie jednej nocy. Lokalizację każdego nagranych osobnika zapisywano przy użyciu urządzenia GPS. Po zakończeniu prac terenowych wszystkie dane z urządzenia GPS skopiowano na dysk twardy komputera i zapisano w układzie odniesienia WGS 84. Oprogramowanie ArcGis v. 9.3 z rozszerzeniem Hawth's Analysis Tools dla ArcGis (Beyer 2004) zostało użyte do obliczenia odległości pomiędzy osobnikami oraz populacjami.

Tabela 2.1 Charakterystyka badanych populacji.

Lokalizacja	N	Wsp. geogr. (°)	Wys. (m)	Data	Odl. (km)
Bieszczady	62	N49,279 E22,071	552	08 – 18 VI 2011	27,2
Kampinoski P.N.	54	N52,293 E20,563	69	01 – 14 VI 2010	27,4
Kampinoski P.N.	32	N52,325 E20,510	69	24 – 31 V 2011	24,6
Dolina Górnego Nurca	34	N52,587 E23,231	153	08 – 23 VI 2012	13,8
Mazury	44	N54,309 E20,405	132	20 – 30 VI 2011	21,5
Razem	226			24 V – 30 VI	27,4

W tabeli podano: liczbę nagranych samców (N), współrzędne geograficzne populacji, jako średnią wartość dla wszystkich nagranych w danej populacji osobników (Wsp. geogr.), średnią wysokość nad poziomem morza (Wys.), przedział czasu, w którym wykonano nagrania (Data) oraz maksymalną odległość między skrajnymi ptakami w obrębie populacji (Odl.).

## **Analiza akustyczna**

Spośród trwającego od dwóch do pięciu minut nagrania każdego samca, do dalszej analizy wybierano ciągłą serię 20 pierwszych głosów (głos = SYL1 + INT1 + SYL2), bez wyraźnych hałasów w tle, które mogłyby uniemożliwić prawidłowy pomiar. Wszystkie pomiary charakterystyk głosu wykonane zostały w programie Avisoft SASLab Pro v. 5.2.04 (Specht 2007). Wykonano je w sposób identyczny jak opisany w rozdziale I, dotyczącym makrogeograficznej zmienności głosu derkacza. Wszystkie mierzone parametry głosu, wraz z objaśnieniem poszczególnych skrótów, pokazano w rozdziale charakteryzującym obiekt badań, na rycinie 1.

## **Analiza statystyczna**

Skoncentrowano się na uzyskaniu odpowiedzi na dwa podstawowe pytania dotyczące zmienności mikrogeograficznej głosu derkacza: (1) czy sąsiadujące ze sobą samce mają bardziej podobną strukturę głosu niż osobniki bardziej oddalone oraz (2) czy różnice w charakterystykach głosu między osobnikami wzrastają wraz ze zwiększaniem odległości pomiędzy nimi. Każda z lokalizacji została przeanalizowana oddzielnie. Nagrania z Kampinoskiego Parku Narodowego, pochodzące z różnych lat traktowano jak pochodzące z różnych populacji. W ten sposób analizie poddano pięć zestawów danych pochodzących z czterech populacji.

W pierwszej kolejności, w oparciu o 20 głosów pomierzonych od każdego samca, policzono wartości średnie charakterystyk głosu dla każdego osobnika, które następnie zostały użyte w dalszych analizach. Charakterystyki głosu opisujące rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości (L25, M50, U75, MINF, MAXF) były silnie skorelowane pomiędzy pierwszą i drugą sylabą (korelacja Pearsona:  $r > 0,96$ ;  $P < 0,0001$  we wszystkich przypadkach). Dlatego też w analizach wykorzystane zostały jedynie charakterystyki pierwszej sylaby. Najmniejsza liczba pulsów w sylabie pierwszej wynosiła 12 oraz 14 w sylabie drugiej. Korelacja pomiędzy pierwszymi jedenastoma PPD sylaby pierwszej i drugiej była istotna i bardzo wysoka (korelacja Pearsona:  $r > 0,93$ ;  $P < 0,0001$ ). Ponadto, wiadomym jest, że wewnątrzosobnicza zmienność pulsów w początkowej części sylaby jest niewielka, natomiast w miarę wydłużania sylaby zmienność ta staje się wyraźniej losowa (Peake et al. 1998). Dlatego też w analizach wykorzystano jedynie 11 pierwszych PPD sylaby pierwszej.

Do analizy zmienności mikrogeograficznej głosu derkacza wykorzystano dwie metody: testy randomizacyjne oraz testy Mantela. W pierwszej kolejności, aby sprawdzić czy

występują jakiegokolwiek różnice w charakterystykach głosu pomiędzy bezpośrednio sąsiadującymi ze sobą samcami a osobnikami oddalonymi, utworzone zostały wszystkie możliwe kombinacje par ptaków w obrębie każdej z lokalizacji. Następnie policzone zostały różnice w poszczególnych charakterystykach głosu (odległość euklidesowa) oraz odległość (w metrach) pomiędzy osobnikami tworzącymi parę. W dalszej kolejności porównano różnice w charakterystykach głosu pomiędzy najbliższymi sąsiadami (ptakami oddalonymi od siebie o mniej niż 500 m) a ptakami oddalonymi od siebie o ponad 2 km. Jako że zasięg słyszalności głosu derkacza może przekraczać nawet 1 km, zastosowano tu konserwatywne podejście, w którym założono, że ptaki znajdujące się w promieniu 500 m na pewno słyszą się wzajemnie natomiast ptaki oddalone o ponad 2 km nie pozostają ze sobą w kontakcie głosowym. W obrębie każdej populacji porównano 1000 losowych par najbliższych sąsiadów z losowo przyporządkowanym do nich zestawem 1000 par ptaków oddalonych. Wykorzystano w tym celu test Wilcoxon dla zmiennych zależnych.

Testy Mantela wykorzystano, by sprawdzić, czy wraz ze wzrostem odległości pomiędzy osobnikami wzrastają również różnice w poszczególnych charakterystykach głosu. Porównane zostały macierze odległości (w metrach) pomiędzy ptakami nagranyymi w przeciągu tego samego roku w obrębie każdej z lokalizacji z macierzami różnic w poszczególnych charakterystykach głosu (odległość euklidesowa). Jako że wykonywano tu wielokrotne porównania tej samej zmiennej, zastosowano poprawkę Bonferroniego z modyfikacją Holma, w celu ograniczenia prawdopodobieństwa popełnienia błędu pierwszego rodzaju (Holm 1979). Wszystkie analizy statystyczne przeprowadzono w programie Rndom Pro 3.14 (Jadwiszczak 2009). Rozkład wszystkich mierzonych zmiennych nie odbiegał istotnie od rozkładu normalnego (test Kolmogorova-Smirnowa;  $P > 0,05$  we wszystkich przypadkach). Wszystkie podane wartości  $P$  są wartościami dwustronnymi.

## **WYNIKI**

Przeanalizowane zostały nagrania 226 samców derkacza, pochodzące z czterech populacji w Polsce. Istotnie statystycznie różnice w poszczególnych charakterystykach głosu pomiędzy najbliższymi sąsiadami (oddalonymi o mniej niż 500 m) i ptakami oddalonymi o ponad 2 km obserwowano we wszystkich analizowanych populacjach. Jakkolwiek, charakterystyki głosu wykazujące istotne różnice były różne w poszczególnych populacjach i nie obserwowano jednolitego wzorca lokalnej zmienności głosu we wszystkich analizowanych populacjach

(Tabela 2.2, Ryc. 4.). Na przykład sąsiedzi i ptaki oddalone w populacji z Bieszczad różniły się między sobą jedynie pod względem M50. W Kampinoskim Parku Narodowym (nagrania z 2010 roku) różnice obserwowano w dwóch czasowych parametrach głosu (SYL2 i INT1) oraz w dwóch charakterystykach opisujących rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości (M50, U75). Natomiast w pozostałych populacjach różnice występowały zarówno w czasowych parametrach głosu, strukturze PPD jak również w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości. Uogólniając, lokalna zmienność głosu miała dość przypadkowy wzór. Sąsiedzi byli do siebie bardziej podobni pod względem INT2, RYTM, MINF, M50 i U75 niż ptaki oddalone. Odwrotny wzór obserwowano w przypadku SYL1, SYL2 i NP SYL2, gdzie oddalone ptaki były do siebie bardziej podobne niż najbliżsi sąsiedzi. Natomiast w niektórych populacjach sąsiedzi charakteryzowali się większym podobieństwem pod względem INT1, NP SYL2, PPD, L25 podczas gdy w innych sytuacja była odwrotna. Większe podobieństwo występowało pomiędzy ptakami oddalonymi niż pomiędzy bliskimi sąsiadami pod względem dokładnie tych samych charakterystyk głosu (Ryc. 4, Tabela 2.2).

Testy Mantela pokazały słabe, ale istotne, zależności pomiędzy odległością dzielącą osobniki, a wielkością różnic w poszczególnych charakterystykach głosu (Tabela 2.3). Jednak zależności te miały dość przypadkowy wzorzec. Podobieństwo niektórych charakterystyk głosu malało wraz ze zwiększaniem odległości między ptakami podczas gdy innych wzrastało. Również odmienny wzorzec poszczególnych charakterystyk głosu był obserwowany w różnych populacjach, gdzie różnice w tej samej charakterystyce głosu wzrastały wraz ze zwiększaniem odległości dzielącej samce w jednej populacji, podczas gdy w innej populacji malały (Tabela 2.3).

Tabela 2.2 Wyniki testu Wilcoxon dla zmiennych zależnych, badające podobieństwo głosu pomiędzy najbliższymi sąsiadami i ptakami oddalonymi w czterech różnych populacjach derkacza w Polsce.

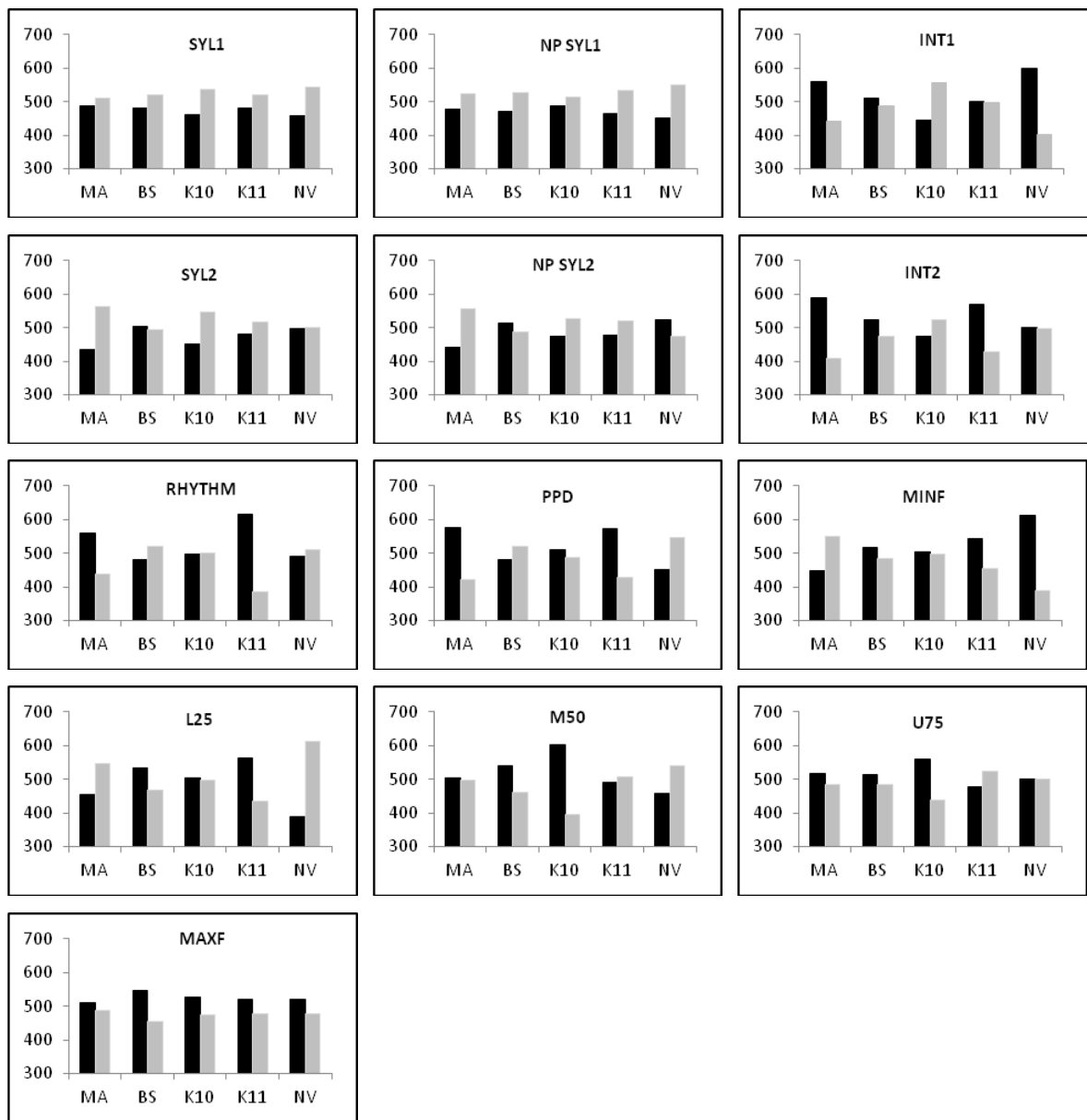
Charakterystyka głosu	Bieszczady		Kampinoski Park Narodowy 2010		Kampinoski Park Narodowy 2011		Dolina Górnego Nurca		Mazury	
	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
SYL1	-0,73	0,468	-2,19	0,029	-0,62	0,536	<b>-2,73</b>	<b>0,006</b>	-0,07	0,947
SYL2	-1,01	0,315	<b>-2,53</b>	<b>0,011</b>	-1,90	0,057	-0,69	0,493	<b>-5,15</b>	<b>0,0001</b>
INT1	-7,38	0,461	<b>-4,07</b>	<b>0,0001</b>	-0,12	0,901	<b>-6,51</b>	<b>0,0001</b>	-2,03	0,042
INT2	-2,08	0,038	-1,17	0,241	<b>-6,34</b>	<b>0,0001</b>	-1,71	0,087	<b>-7,20</b>	<b>0,0001</b>
RHYTHM	-0,82	0,411	-1,01	0,312	<b>-7,84</b>	<b>0,0001</b>	-0,92	0,355	<b>-5,70</b>	<b>0,001</b>
MINF	-1,86	0,063	-0,33	0,742	<b>-4,31</b>	<b>0,0001</b>	<b>-9,53</b>	<b>0,0001</b>	-2,05	0,040
L25	-1,87	0,061	-0,61	0,542	<b>-4,61</b>	<b>0,0001</b>	<b>-8,55</b>	<b>0,0001</b>	<b>-4,46</b>	<b>0,0001</b>
M50	<b>-2,71</b>	<b>0,007</b>	<b>-7,76</b>	<b>0,0001</b>	-0,61	0,544	-1,92	0,055	-1,80	0,072
U75	-2,15	0,031	<b>-5,37</b>	<b>0,0001</b>	-1,62	0,106	-1,27	0,204	-0,24	0,812
MAXF	-1,86	0,63	-1,53	0,126	-1,70	0,089	-0,47	0,638	-1,63	0,102
NP SYL1	-0,71	0,480	-0,73	0,467	<b>-2,47</b>	<b>0,014</b>	-2,06	0,040	-0,02	0,983
NP SYL2	-0,73	0,464	-0,39	0,697	<b>-2,25</b>	<b>0,024</b>	<b>-3,48</b>	<b>0,0001</b>	<b>-5,02</b>	<b>0,0001</b>
11 PPD	-0,88	0,376	-0,73	0,463	<b>-4,76</b>	<b>0,0001</b>	<b>-2,20</b>	<b>0,028</b>	<b>-5,48</b>	<b>0,0001</b>

Porównano 1000 losowych par ptaków będących najbliższymi sąsiadami (oddalonymi o mniej niż 500 m) z losowo wybranym 1000-em par ptaków oddalonych od siebie o ponad 2 km. Istotne statystycznie różnice po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego z modyfikacją Holma zostały wytłuszczone. Populacja z Kampinoskiego Parku Narodowego nagrywana była w przeciągu dwóch kolejnych lat. W analizach nagrania samców wykonane w różnych latach traktowano jako pochodzące z różnych populacji.

Tabela 2.3. Wyniki testów Mantela. Porównano macierz odległości między ptakami (w metrach) z macierzami podobieństwa poszczególnych charakterystyk głosu między nimi (odległość euklidesowa).

Charakterystyka głosu	Bieszczady		Kampinoski Park Narodowy 2010		Kampinoski Park Narodowy 2011		Dolina Górnego Nurca		Mazury	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
SYL1	<b>-0,07</b>	<b>0,007</b>	-0,04	0,126	0,05	0,335	0,02	0,619	-0,02	0,551
SYL2	<b>-0,07</b>	<b>0,004</b>	-0,03	0,330	-0,04	0,420	-0,04	0,413	-0,04	0,290
INT1	<b>0,12</b>	<b>0,001</b>	-0,05	0,114	-0,01	0,932	<b>-0,12</b>	<b>0,003</b>	<b>-0,13</b>	<b>0,0001</b>
INT2	-0,05	0,056	-0,06	0,047	0,07	0,166	-0,01	0,850	<b>0,09</b>	<b>0,011</b>
RHYTHM	<b>-0,06</b>	<b>0,010</b>	-0,07	0,011	0,10	0,054	-0,01	0,977	<b>0,09</b>	<b>0,006</b>
MINF	<b>-0,13</b>	<b>0,001</b>	0,03	0,337	-0,01	0,905	-0,09	0,035	<b>-0,11</b>	<b>0,005</b>
L25	<b>-0,07</b>	<b>0,002</b>	0,07	0,025	-0,01	0,856	-0,10	0,021	0,08	0,013
M50	0,02	0,528	0,02	0,566	-0,01	0,820	-0,04	0,333	-0,01	0,975
U75	<b>0,07</b>	<b>0,005</b>	0,05	0,071	0,03	0,462	-0,06	0,132	-0,05	0,142
MAXF	-0,01	0,744	-0,01	0,900	-0,03	0,526	0,03	0,440	0,05	0,117
NP SYL1	<b>-0,06</b>	<b>0,021</b>	-0,02	0,503	0,03	0,553	-0,04	0,366	-0,03	0,420
NP SYL2	<b>-0,06</b>	<b>0,012</b>	0,01	0,964	-0,01	0,808	-0,08	0,047	-0,03	0,361
11 PPD	-0,03	0,160	<b>0,07</b>	<b>0,013</b>	0,01	0,968	-0,03	0,449	-0,05	0,121

Dodatknie wartości *r* oznaczają, że wraz ze wzrostem odległości między ptakami rośnie również różnica w danej charakterystyce głosu. Istotne statystycznie różnice po uwzględnieniu poprawki Bonferroniego z modyfikacją Holma zostały wytłuszczone. Populacja z Kampinoskiego Parku Narodowego nagrywana była w przeciągu dwóch kolejnych lat. W analizach nagrania samców wykonane w różnych latach traktowano jako pochodzące z różnych populacji.



Rycina 4. Podobieństwo poszczególnych charakterystyk głosu pomiędzy najbliższymi sąsiadami (oddalonymi o mniej niż 500 m) oraz ptakami oddalonymi o ponad 2 km. Wykresy pokazują liczbę par, z większym podobieństwem między najbliższymi sąsiadami (czarne słupki) oraz liczbę par z większym podobieństwem między ptakami oddalonych (szare słupki). Porównano 1000 losowych par sąsiadów oraz 1000 losowych par ptaków oddalonych w każdej populacji. Skróty populacji oznaczają: MA – Mazury; BS – Bieszczady; K10 i K11 – Kampinoski Park Narodowy (odpowiednio 2010 r. i 2011 r.); NV – Dolina Górnego Nurca. Skróty charakterystyk głosu oznaczają: SYL1, SYL2 – długość pierwszej i drugiej sylaby; NP SYL1, NP SYL2 – liczba pulsów w sylabie pierwszej i drugiej; INT1 i INT2 – długość odstępu między sylabami i między głosami; RHYTHM – rytm derkania; PPD – odstępy pomiędzy pulsami; MINF i MAXF – częstotliwość minimalna i maksymalna; L25, M50; U75 – częstotliwości, poniżej których znajduje się 25%, 50% i 75% całkowitej energii sygnału.

## DYSKUSJA

Mikrogeograficzna zmienność głosu u gatunków nieuczących się śpiewu była niezwykle rzadko analizowana w przeszłości. Trainer i Persons (2001) badali ją u przedstawiciela spoza podrzędu śpiewających, modrogrzbiecika długosternego (*Chiroxiphia linearis*), jednak nie udało się im znaleźć jakiegoś wyraźnego przestrzennego wzorca. Galeotti i współautorzy (1996) sugerowali jej występowanie u puszczyka zwyczajnego (*Strix aluco*). Przedstawione w tym rozdziale wyniki pokazały dość przypadkowe przestrzenne wzorce mikrogeograficznej zmienności głosu derkacza. Różnice pomiędzy najbliższymi sąsiadami, a ptakami oddalonymi w badanych populacjach obserwowane były na jednym, dwóch lub wszystkich trzech spośród analizowanych poziomów zmienności (Ryc. 4, Tabela 2.2). Pod względem niektórych charakterystyk głosu osobniki były bardziej podobne do swoich najbliższych sąsiadów niż do ptaków oddalonych. Jednak inne charakterystyki głosu wykazywały większe podobieństwo pomiędzy ptakami oddalonymi niż bliskimi sąsiadami, bądź też nie obserwowano żadnych różnic pomiędzy tymi dwoma grupami (Ryc. 4). Sugeruje to, że zmienność czasowych parametrów głosu, struktury pulsów w sylabach oraz rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości może być kształtowana poprzez różne, niezależne od siebie mechanizmy. Pokazano również, że różnice w tych samych charakterystykach głosu mogą zwiększać się wraz ze wzrostem odległości pomiędzy ptakami w jednej populacji, podczas gdy w innej mogą maleć (Tabela 2.3). Wskazuje to, iż odległość między ptakami nie odgrywa kluczowej roli w kształtowaniu się przestrzennej zmienności głosu derkacza w skali lokalnej. Według mojej wiedzy jest to jedna z pierwszych prac, pokazujących mikrogeograficzną zmienności głosu u gatunku nieuczącego się śpiewu.

Najbardziej interesującą kwestią wydaje się być to jak mikrogeograficzna zmienność głosu powstaje i jaka jest jej biologiczna funkcja u gatunków, u których głos nie jest przekazywany kulturowo. Najbardziej oczywistym wytłumaczeniem wydają się być różnice genetyczne między grupami osobników w obrębie populacji (Brumfield 2005). Jednak jest mało prawdopodobne, aby takie różnice występowały między osobnikami oddalonymi od siebie zaledwie o kilka terytoriów. Ponadto genetyczne różnice nie muszą odzwierciedlać różnic w wokalizacji (Leader et al. 2008; Potvin et al. 2013). Występowanie stabilnej w czasie, opartej na różnicach genetycznych, mikrogeograficznej zmienności głosu wymagałoby także wysokiej powracalności w miejsce urodzenia zarówno ptaków młodych jak i dorosłych, oraz powinno być obserwowane znacznie częściej u gatunków osiadłych niż migrujących

(Peters et al. 2000; Nelson et al. 2001). Innym czynnikiem, potencjalnie wpływającym na kształtowanie lokalnej zmienności głosu może być środowisko zamieszkiwane przez osobniki. Sygnały dźwiękowe są niezwykle istotne w komunikowaniu się na znaczne odległości. Dlatego też powinny być one tak modyfikowane przez nadawcę, aby zapewnić optymalną transmisję w danym środowisku (Naguib & Wiley 2001). Równocześnie, w przestrzeni geograficznej, obiekty znajdujące się blisko siebie są ze sobą bardziej powiązane niż obiekty oddalone (Miller 2004). Oznacza to, że w skali krajobrazowej, fragmenty siedlisk położone blisko siebie powinny być bardziej podobne do siebie niż do fragmentów oddalonych. Dlatego też, lokalna zmienność głosu mogłaby być kształtowana poprzez maksymalne dopasowywanie charakterystyk głosu do lokalnych warunków środowiska (Morton 1975). Wówczas sąsiadujące za sobą osobniki powinny odzywać się w podobny sposób, ponieważ zamieszkują one zbliżone pod względem akustycznym środowisko (van Dongen & Mulder 2006). Z drugiej strony, przestrzenne rozmieszczenie różnej jakości siedlisk powinno odzwierciedlać także przestrzenne rozmieszczenia samców o różnej jakości, gdzie większe osobniki zajmują bardziej optymalne fragmenty siedlisk niż osobniki mniejsze (Keiss et al. 2004). Jednocześnie wielkość ciała nadawcy sygnału jest silnie związana z zakresem częstotliwości, w którym sygnał jest nadawany (Bradbury & Vehrencamp 2011). Tak więc przestrzenne rozmieszczenie samców o różnej wielkości mogłoby odzwierciedlać także różnice w głosie. Wówczas bliskie ptaki powinny śpiewać podobnie do siebie, ponieważ posiadają one zbliżoną jakość i wielkość. Wyniki badań zaprezentowane w tym rozdziale pokazały, że spośród ośmiu parametrów opisujących rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości pomiędzy ptakami oddalonymi i sąsiadami, w sześciu przypadkach najbliżsi sąsiedzi byli do siebie bardziej podobni niż ptaki oddalone (Ryc. 4, Tabela 2.2). Dlatego też obie wymienione powyżej hipotezy są prawdopodobne w przypadku derkacza. Jednak przystosowanie do lokalnych warunków środowiska musiałoby być kształtowane poprzez przekaz genetyczny i wymagałoby niezwykle wysokiej powracalności zarówno ptaków młodych jak i dorosłych w te same środowiska, co jest mało prawdopodobne w przypadku derkacza (Green 1999; Mikklesen et al. 2013). Dlatego też wydaje się, że u derkacza lokalna zmienność rozkładu energii sygnału w domenie częstotliwości jest raczej wynikiem przestrzennego rozmieszczenia różnej wielkości samców niż przystosowania do lokalnych warunków środowiska.

Derkacze, podobnie jak inne nieuczące się śpiewu gatunki, są w stanie modyfikować niektóre parametry swego głosu, takie jak chociażby intensywność czy tempo śpiewu. Następuje to w wyniku zmiany agresywnej motywacji samca bądź na skutek interakcji

między osobnikami (Osiejuk et al. 2004; Ręć & Osiejuk 2010, 2013; Ręć 2013). Dlatego też, mikrogeograficzna zmienność czasowych parametrów głosu derkacza, zwłaszcza INT2 i RYTM, może być kształtowana w podobny sposób jak śpiew u ptaków śpiewających. Z tą różnicą, iż u derkacza czasowe charakterystyki głosu nie będą transmitowane i utrzymywane poprzez przekaz kulturowy ale poprzez odwetową reakcję odbiorcy na sygnał nadawcy (Bradbury & Vehrencamp 2011). Przedstawione w tym rozdziale wyniki pokazują, że w dwóch spośród analizowanych populacji samce są rzeczywiście bardziej podobne pod względem INT2 i RYTM do bliskich sąsiadów niż do ptaków oddalonych (Tabela 2.2). Równocześnie zaobserwowany został odwrotny przestrzenny wzorec pod względem SYL1 i SYL2, gdzie oddalone osobniki były do siebie bardziej podobne niż najbliżsi sąsiedzi. Samce derkacza odzywają się z dość stabilną długością sylab, z sezonowymi różnicami w obrębie osobnika nie przekraczającymi najczęściej 20 ms (Osiejuk et al. 2004). Możliwe jest więc, że długości poszczególnych sylab nie są kształtowane podczas interakcji pomiędzy samcami, jednak z jakiegoś powodu preferowane są maksymalne różnice w ich długości pomiędzy sąsiadami.

Struktura pulsów w sylabach jest bardziej zróżnicowana pomiędzy osobnikami niż w obrębie osobnika, dlatego, przynajmniej teoretycznie, może być używana przez samce derkacza do indywidualnego rozpoznawania (Peake et al. 1998; Terry et al. 2005). Z tego też względu, zajęcie terytorium obok podobnie śpiewającego ptaka mogłoby ułatwić rozpoznanie i wykrycie intruzów, ponieważ wszyscy sąsiedzi śpiewaliby wówczas w ten sam sposób, natomiast pojawiający się osobnik obcy mógłby być łatwo wykryty, gdyż śpiewałby innym typem śpiewu (Wilson & Vehrencamp 2001). Alternatywnie, taki sposób przestrzennego rozmieszczenia PPD może wynikać ze specyficznego modelu dyspersji, w którym to osobniki osiedlają się w pobliżu terytoriów spokrewnionych samców, czyli swoich ojców i braci (Paradis et al. 1998). Obserwowany u derkacza przestrzenny wzór PPD, gdzie najbliżsi sąsiedzi są bardziej, mniej lub tak samo podobni do siebie jak do ptaków oddalonych, sugeruje, że ptaki nie wykorzystują tzw. „podpisu grupowego” [*ang.* group signature], opartego na strukturze pulsów, do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych (Radford 2005; Briefer et al. 2008a). Ponadto, różne przestrzenne wzorce PPD w różnych populacjach mogą sugerować, że ta charakterystyka głosu jest jedynie efektem ubocznym anatomicznej budowy źródła dźwięku, oraz że ptaki nie wykorzystują jej w jakimkolwiek procesie indywidualnego rozpoznawania.

Podsumowując, przedstawione wyniki pokazały występowanie mikrogeograficznej zmienności głosu derkacza. Nie obserwowano jednak jednolitego przestrzennego wzorca lokalnej zmienności we wszystkich analizowanych populacjach. Pod względem poszczególnych charakterystyk głosu osobniki były zarówno bardziej podobne do sąsiadów, ptaków oddalonych bądź nie obserwowano istotnych różnic między tymi dwoma grupami. Sugeruje to, iż u nieuczących się śpiewu gatunków różne poziomy organizacji głosu mogą być kształtowane niezależnie od siebie, na skutek oddziaływania zróżnicowanych czynników, oraz że biologiczna rola lokalnej zmienności jest nadal niewystarczająco poznana. Alternatywnie, kształtowanie się zmienności głosu u nieuczących się gatunków może postępować w kompletnie przypadkowy sposób, jako rezultat przestrzennego rozmieszczenia różne śpiewających samców, bez jakiegokolwiek biologicznej funkcji.

### III. ROZPOZNAWANIE SĄSIADÓW I PTAKÓW OBCYCH NA PODSTAWIE GŁOSU

#### WPROWADZENIE

Obrona dostępu do ograniczonych zasobów w postaci pokarmu, partnerów, miejsc schronienia czy gniazdowania dostarcza korzyści osobnikowi. Jednocześnie generowane są wysokie koszty takiej obrony, związane z koniecznością sygnalizacji swojej obecności, patrołowaniem i obroną terenu czy ryzykowaniem zranienia podczas agresywnych interakcji z intruzami. Jeżeli korzyści wynikające z obrony ograniczonych zasobów przewyższają koszty obrony, wówczas osobnikowi opłaca się posiadanie zasobów na wyłączność, a takie zachowanie definiowane jest jako terytorializm (Brown 1964). Jednym z mechanizmów pozwalających na zmniejszenie kosztów obrony terytorium jest unikanie niepotrzebnych konfliktów ze znanymi sąsiadami (Temeles 1994). Pojawienie się znanego sąsiada w obrębie terytorium może wynikać chociażby z błędu w ocenie własnej pozycji przez intruza. Nie stanowi to więc poważnej groźby w stosunku do właściciela terytorium. Pojawienie się natomiast zupełnie nieznanego intruza jest znacznie bardziej niebezpieczne, ponieważ jest on potencjalnym konkurentem poszukującym własnego terytorium. W efekcie istnieje większe ryzyko, że nieznanemu intruz będzie próbował przejąć terytorium. Dlatego też po ustaleniu granic terytoriów, reakcja posiadacza terytorium w stosunku do znanych mu sąsiadów powinna być mniej agresywna niż w stosunku do nieznanymi osobników obcych. Złagodzenie agresywności reakcji w stosunku do znanych sąsiadów określone zostało przez Fishera (1954) mianem fenomenu drogiego wroga [*ang.* dear-enemy phenomenon]. Fenomen drogiego wroga zaobserwowany został u wielu terytorialnych gatunków zwierząt, zarówno u ssaków, ptaków, gadów, płazów i owadów (Davis 1987; Temeles 1994). Należy jednak pamiętać, że stopień agresji w stosunku do sąsiadów i osobników obcych może być dość elastyczny i zmienny w zależności od socjalnego czy ekologicznego kontekstu (Briefer et al. 2008b). W niektórych przypadkach to sąsiedzi mogą stanowić większe zagrożenie niż osobniki obce (Temeles 1990). Obecność samicy w terytorium samca może modyfikować stopień agresywnej reakcji na pojawienie się intruza (Leiser 2003). Mniej agresywna reakcja w stosunku do znanych sąsiadów może być też obserwowana jedynie w środku okresu rozrodczego, gdy terytoria są już ustalone, natomiast na początku i końcu okresu rozrodczego posiadacze terytorium mogą

jednakowo agresywnie reagować na pojawiających się intruzów, niezależnie od tego, czy są znanymi im sąsiadami, czy nieznanymi ptakami obcymi (Briefer et al. 2008b). Ponadto, rozpoznawanie sąsiadów i obcych może opierać się jedynie na rozróżnianiu osobników miejscowych od pozostałych, śpiewających innym typem śpiewu (Briefer et al. 2008a). We wszystkich wymienionych powyżej przykładach sąsiedzi i ptaki obce reprezentują jednak różny stopień zagrożenia w stosunku do właściciela terytorium. Dlatego też można oczekiwać zróżnicowanych reakcji w odpowiedzi na wtargnięcie sąsiadów i ptaków obcych, o ile posiadacz terytorium jest w stanie rozróżnić przedstawicieli tych dwóch grup.

Ptaki często wykorzystują sygnały dźwiękowe do indywidualnego rozpoznawania osobników (Catchpole & Slater 2008). Śpiewy i/lub głosy pozwalają na rozpoznawanie rodziców przez potomstwo i odwrotnie (Jouventin et al. 1999), partnerów z pary (Clark et al. 2006) czy znanych sąsiadów i nieznanne ptaki obce (Stoddard 1996). Rozpoznawanie sąsiadów i ptaków obcych w kontekście obrony terytorialnej było dotychczas badane głównie wśród przedstawicieli podrzędu ptaków śpiewających *Oscines*, u których występuje nauka śpiewu podczas rozwoju osobniczego (Catchpole & Slater 2008; Podos & Warren 2007). Niewiele natomiast wiadomo o rozpoznawaniu sąsiadów i ptaków obcych u przedstawicieli gatunków nieuczących się śpiewu, u których charakterystyki głosu są dziedziczne. Jedynie kilka prac prezentuje zdolność rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych u przedstawicieli kurowatych (*Phasianidae*) (Falls & McNicholl 1979), tyrankowatych (*Tyrannidae*) (Lovell & Lein 2004), petrełowatych (*Procellariidae*) (Mackin 2005), nurów (*Gaviidae*) (Mager et al. 2010), sierpodudków (*Phoeniculidae*) (Radford 2005) i puszczykowatych (*Strigidae*) (Hardouin et al. 2006). Ponadto obecność indywidualnie rozpoznawalnych charakterystyk głosu u innych przedstawicieli nieuczących się gatunków sugeruje, że rozpoznawanie sąsiadów i ptaków obcych może być szerzej spotykane również w tej grupie ptaków (np. Peake et al. 1998; Rebbeck et al. 2001; Hoodless et al. 2008; Ręk & Osiejuk 2011a).

Celem badań zaprezentowanych w tym rozdziale było eksperymentalne sprawdzenie, czy samce derkacza są zdolne do rozpoznawania znanych im sąsiadów od nieznanymi ptaków obcych z lokalnej populacji na podstawie głosu. Zgodnie z hipotezą Fishera (1954), reakcja w stosunku do znanego sąsiada powinna być mniej agresywna niż w stosunku do nieznanego ptaka obcego. Jeżeli sąsiedzi i ptaki obce stanowią różny poziom zagrożenia, a samce derkacza są zdolne do odróżnienia głosu przedstawicieli tych dwóch grup, wówczas należy oczekiwać odmiennych reakcji w stosunku do wtargnięcia przez sąsiada i ptaka obcego. Dlatego też w eksperymencie samcom w losowej kolejności był odtwarzany głos sąsiada i

ptaka obcego. Podczas eksperymentu obserwowano zachowanie testowanego ptaka oraz nagrywano głos, którym ptak odpowiadał. Następnie przeanalizowana została reakcja samców w odpowiedzi na wtargnięcie intruzów reprezentujących różny stopień zagrożenia.

## **METODY**

### **Teren badań**

Sezon lęgowy derkacza w Polsce rozpoczyna się od połowy maja i trwa do połowy sierpnia (Green et al. 1997). Zaprezentowane tu badania zostały przeprowadzone w 2010 roku, w okresie od 5 czerwca do 1 lipca, a więc w połowie sezonu lęgowego tego gatunku. Przetestowane zostały 43 samce w dwóch lokalizacjach w Polsce: na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego (n = 28) i na obszarze Doliny Górnego Nurca (n = 15). Obie lokalizacje są ostojami ptaków o znaczeniu międzynarodowym. Populacja derkacza szacowana jest w nich odpowiednio na 110-140 oraz 206-229 odzywających się samców (Wilk et al. 2010). W obu lokalizacjach samce derkacza były nieregularnie rozmieszczone. Odległość pomiędzy dwoma najbliższymi sąsiadami wahała się od 50 do 340 m. Średnio wynosiła 191 m (SD = 76,5 m). Ptaki nie były indywidualnie znakowane. Tożsamość osobnika każdorazowo potwierdzana była na podstawie analizy głosu. Oparto się tu na odstępach pomiędzy poszczególnymi pulsami w obrębie pierwszej sylaby, zgodnie z zaleceniami zaproponowanymi przez Peakea i współautorów (1998).

### **Przygotowanie próbek głosów do playbacku**

Aby przygotować próbki głosów sąsiadów, nagrywano naturalnie odzywające się samce derkacza na 1-3 dni przed eksperymentem. Nagrania wykonywano w godzinach nocnych (22:00-04:00, czas lokalny), z odległości około 10 m. Użyto rejestratora cyfrowego Edirol R-09 i mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67 z modułem zasilającym K6. Dokładna lokalizacja każdego odzywającego się ptaka zapisywana była w urządzeniu GPS. Próbki głosów ptaków obcych zostały wykonane w oparciu o nagrania samców z lokalnych populacji wykonane w latach 2007 i 2008 (Kampinoski Park Narodowy, n = 103; Dolina Górnego Nurca, n = 58). Ponieważ nagrania z Kampinoskiego Parku Narodowego z lat 2007-2008 miały niższą częstotliwość próbkowania (22,05 kHz / 16 bit) niż pozostała część materiału dźwiękowego (44,1 kHz / 16 bit), wszystkie nagrania zostały przekształcone do tej samej cyfrowej jakości (22,05 kHz / 16 bit). Amplitudę wszystkich playbacków ustawiono w ten

sposób, aby odtwarzany głos mógł być słyszalny z natężeniem dźwięku  $95 \pm 5$  dB SPL (w odległości 1 m od głośnika). Wartość ta odpowiada naturalnej amplitudzie głosu derkacza. Wcześniejsze prace nad komunikacją dźwiękową derkacza pokazały, że charakterystyka głosu określana mianem rytmu jest dość zmienna w obrębie osobnika i zależy od jego wielkości oraz poziomu testosteronu (Osiejuk et al. 2004). Samce reagują bardziej agresywnie na głos rytmiczny niż na głos monotony, jak również rytmicznie odzywające się samce są bardziej agresywne (Ręk & Osiejuk 2010). Aby ominąć ten problem, w eksperymencie kontrolowano wartość rytmu. Do głosu każdego sąsiada wykorzystanego w eksperymencie w sposób losowy dobierano głos ptaka obcego o zbliżonym rytmie. W ten sposób playbacki sąsiadów i ptaków obcych nie różniły się istotnie między sobą pod względem rytmu.

Wszystkie pomiary głosu derkacza oraz próbki głosów eksperymentalnych wykonane zostały w programie Avisoft SASLab Pro v.5.0.16 (Specht 2007). Do pomiaru czasowych parametrów głosu (SYL1, SYL2, INT1, INT2) użyte zostały następujące ustawienia: FFT = 1024, ramka [Frame] = 25%, okno [Window] = Hamming, pokrywanie [Temporal overlap] = 98.43%. Powyższe ustawienia dały pasmo szerokości 122 Hz i rozdzielczość piksela 21 Hz x 0.72 ms (Specht 2007).

### **Przebieg eksperymentu**

Przeprowadzone zostały serie eksperymentów z interaktywnym playbackiem, w których to testowanym samcom derkacza w losowej kolejności odtwarzano głosy sąsiada i ptaka obcego. Jako sąsiadów traktowano ptaki, których terytoria przylegały bezpośrednio do terytorium testowanego osobnika, a miejsca śpiewu ptaków oddalone były na mniej niż 300 m. Jako osobniki obce traktowane były wszystkie samce pochodzące z lokalnej populacji, których terytoria oddalone były o co najmniej 5 km od testowanego osobnika i których głosy nagrane zostały w innym roku. Oba zabiegi eksperymentalne (playback sąsiada i obcego) przeprowadzano podczas tej samej nocy, w godzinach od 22:30 do 03:30. Czas między poszczególnymi zabiegami wynosił od 1 do 3,5 godziny. Był on wystarczający, by samiec mógł powrócić do swego naturalnego zachowania sprzed eksperymentu. Jednocześnie, w ten sposób wykluczono potencjalny wpływ zmiennych warunków pogodowych czy też zmiany statusu samca pomiędzy kolejnymi zabiegami. W celu uniknięcia pseudoreplikacji użyte zostały próbki głosów pochodzące od 43 różnych sąsiadów i 43 różnych ptaków obcych (Kroodsma 1989; Kroodsma et al. 2001). Obecność samicy w terytorium samca nie była kontrolowana podczas eksperymentu. Jednak wiadomym jest, iż samce posiadające samice nie

są aktywne głosowo, podczas gdy samce niesparowane z samicami odzywają się intensywnie, poświęcając na wokalizację około 95% czasu swojej nocnej aktywności (Tyler & Green 1996). Dlatego też można założyć, że testowane samce w momencie przeprowadzania eksperymentu nie były sparowane.

Podczas każdego zabiegu imitowano sytuację, w której to sąsiad lub ptak obcy pojawia się w terytorium testowanego ptaka. Przed eksperymentem jedna osoba umieszczała głośnik (SEKAKU WA-320, 20-W wzmacniacz, zakres częstotliwości 50 Hz – 15 kHz; Taichung, ROC, Taiwan) połączony z odtwarzaczem Creative ZEN pomiędzy testowanym ptakiem a jego sąsiadem. Głośnik umieszczany był na plastikowej skrzyni (30 cm nad ziemią), około 20 m od testowanego ptaka. W drugim zabiegu głośnik był umieszczany również pomiędzy sąsiadem a ptakiem testowanym, około 20 m od ptaka testowanego, jednak w nieco innym miejscu, oddalonym o 20-30 m od poprzedniej lokalizacji. Równocześnie druga osoba udawała się w kierunku sąsiada ptaka testowanego. Obecność człowieka powodowała, iż sąsiad milczał podczas eksperymentu. Obserwator nie wiedział, który z zabiegów (sąsiada czy obcego) będzie w danym momencie odtwarzany. Każdy zabieg eksperymentalny trwał 6 minut i składał się z dwóch części. W pierwszej części, trwającej 1 minutę nagrywany był głos naturalnie odzywającego się ptaka testowanego. W drugiej części, trwającej 5 minut, odtwarzane były próbki głosów eksperymentalnych oraz rejestrowany był głos i zachowanie ptaka testowanego. Playback był włączany w momencie odzywania się ptaka testowanego i był wyłączany 10 sekund po jego zamilknięciu. Playback był włączany ponownie w momencie, gdy ptak testowany zaczął się odzywać. W konsekwencji, długość playbacku odtwarzanego każdemu testowanemu osobnikowi w eksperymencie mogła wahać się od 10 sekund (gdy ptak od razu zamilkł po usłyszeniu pierwszej sylaby playbacku) do 5 minut (gdy podczas całego eksperymentu nie wystąpiły przerwy w wokalizacji testowanego ptaka przekraczające 10 sekund). Takie podejście, w którym testowany osobnik sam decyduje o długości odtwarzanego playbacku, jest najbardziej zbliżone do zachowania ptaków podczas interakcji występujących naturalnie. Podobne podejście było już stosowane z powodzeniem w eksperymentach z derkaczem (Ręk & Osiejuk 2011b).

### **Reakcja na playback i analiza statystyczna**

Podczas eksperymentu obserwowane było zachowanie testowanego ptaka oraz nagrywany był głos, którym samiec odpowiadał. Do tego celu wykorzystano rejestrator cyfrowy Edirol R-09 i mikrofon kierunkowy Sennheiser ME 67 z modułem zasilającym K6. Samce derkacza

wykazują dość silne terytorialne zachowania w odpowiedzi na symulowane za pomocą głośnika wtargnięcie intruza w terytorium. Podchodzą wówczas do głośnika pieszo lub podlatują, zmieniają rytm derkania oraz wydają niskie, piejące głosy, a w ostateczności atakują głośnik (Ręk & Osiejuk 2010, 2011b). W niniejszym eksperymencie do opisu reakcji testowanego osobnika na playback sąsiada i ptaka obcego wybranych zostało 10 miar odpowiedzi. Opisywały one wokalizacje, podchodzenie do głośnika, atak głośnika i szybkość reakcji (Tabela 3.1). Ponieważ obserwator nie był w stanie precyzyjnie ustalić odległości dzielącej ptaka i głośnik podczas eksperymentu, zawsze przed eksperymentem wyznaczany był pięciometrowy promień wokół głośnika. Obserwator skupiał się na zanotowaniu, w którym momencie ptak zbliżył się na odległość mniejszą niż 5 m i kiedy opuścił tą przestrzeń. Atak głośnika był łatwy do wykrycia nawet nocą, ponieważ głośnik umieszczony był na plastikowej skrzyni, więc uderzenie ptaka w skrzynię było wyraźnie słyszalne.

Zachowanie testowanych samców podczas sparowanych eksperymentów z playbackiem analizowano przy użyciu uogólnionych równań estymujących [*ang.* Generalized Estimating Equations; dalej GEE]. Wykorzystano tu dwumianowe zmienne zależne, przyjmujące wartość 0 lub 1, by opisać zachowanie ptaków podczas eksperymentu: (1) liczbę ataków głośnika; (2) szybkość podejścia na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika; (3) łączny czas spędzony w odległości mniejszej niż 5 m od głośnika; (4) liczbę piejących głosów wydawanych podczas eksperymentu. We wszystkich przypadkach wartość zmiennej zależnej równa 1 oznaczała odpowiednio: (1) częstsze ataki głośnika; (2) szybsze podejście do głośnika; (3) większą ilość czasu spędzonego w pobliżu głośnika; (4) częstsze wydawanie piejących głosów. W modelach z użyciem powyższych zmiennych dane dopasowano rozkładem dwumianowym z funkcją łączenia typu logit. Aby opisać pozostałe wokalne miary reakcji na playback, pomierzone zostały długości SYL1, SYL2, INT1, INT2, obliczony został rytm derkania oraz policzona została liczba sylab (SYL1 + SYL2) wydanych przez ptaka podczas pięciominutowego eksperymentu. Samce derkacza mogą robić stosunkowo duże przerwy pomiędzy kolejnymi głosami, wówczas INT2 jest znacznie wydłużany. W tej części oparto się jedynie na ciągłych seriach głosu. Dlatego też zdecydowano, iż ciągle nawoływanie derkacza ma miejsce wówczas, gdy INT2 jest krótszy niż 2 s. Wartość ta ustalona została w oparciu o pomiary setek nagrań naturalnie odzywających się samców derkacza z obszaru Polski, gdzie najdłuższy INT2 wynosił 1,92 s. Zmierzone zostały wszystkie głosy wydane podczas eksperymentu. Następnie policzone zostały wartości średnie dla każdego zabiegu. Wartości średnie zostały użyte w dalszych analizach. W modelach ze zmiennymi SYL1,

SYL2, INT1, INT2 i RYTM dane zostały dopasowane rozkładem gamma z funkcją wiążącą typu logit. Natomiast w modelach z liczbą sylab wydawanych podczas eksperymentu jako zmienną zależną, dane dopasowano rozkładem ujemnym dwumianowym z funkcją wiążącą typu logit. Jako predyktory użyte zostały następujące zmienne: (1) zabieg eksperymentalny (playback sąsiada lub playback obcego); (2) lokalizacja (Kampinoski Park Narodowy lub Dolina Górnego Nurca); (3) kolejność zabiegów (najpierw sąsiad lub najpierw obcy). Najlepszy model dla każdej zmiennej zależnej został wybrany w oparciu o kryteria informacyjne: QIC – do wyboru najlepszej macierzy korelacji oraz QICC – do wyboru najlepszego zbioru predyktorów (Burnham & Anderson 2002). W konsekwencji zaprezentowanych zostało 10 najlepszych modeli, po jednym dla każdej miary zachowania ptaków podczas eksperymentu.

Dodatkowo, aby opisać ogólną wokalną odpowiedź na wtargnięcie intruza, porównane zostały charakterystyki głosu wydawanego w sposób naturalny w ciągu jednej minuty przed eksperymentem oraz głosu wydawanego podczas pięciominutowego zabiegu eksperymentalnego. Dla obydwu przedziałów czasowych policzone zostały wartości średnie charakterystyk głosu. Następnie wykonane zostały testy dla zmiennych powiązanych: test t Studenta dla zmiennych: SYL1, SYL2, INT1, INT2 i RYTM, oraz test Wilcoxon dla zmiennej liczba sylab w przeliczeniu na jedną minutę  $((SYL1 + SYL2) / 1 \text{ min})$ . Samce, które odzywały się przed eksperymentem, a w czasie eksperymentu milczały lub wydały mniej niż 5 głosów, zostały wykluczone z porównań zmiennych: SYL1, SYL2, INT1, INT2 i RYTM. Poprawka Bonferroniego dla wielokrotnych porównań została uwzględniona. Wszystkie podane wartości *P* są wartościami dwustronnymi. Wszystkie analizy statystyczne zostały wykonane w programie PASW Statistics 18.

## WYNIKI

Aby sprawdzić, czy samce derkacza ( $n = 43$ ) są zdolne do rozpoznawania głosów sąsiadów i ptaków obcych, wykonane zostały eksperymenty z interaktywnym playbackiem, w których to testowanym ptakom w losowej kolejności odtwarzano głosy znanych im sąsiadów oraz nieznanymi ptaków obcych. Wykazane zostały istotne statystycznie różnice w zachowaniu ptaków podczas dwóch zabiegów eksperymentalnych (liczba ataków głośnika, szybkość podchodzenia na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika, czas spędzony w odległości mniejszej niż 5 m do głośnika) (Tabela 3.2) oraz nie obserwowano różnic w wokalnej reakcji

testowanych samców (Tabela 3.3). Różnica w długości playbacku, jaki otrzymały ptaki podczas dwóch zabiegów eksperymentalnych, nie była istotna statystycznie (test  $t$  dla par związanych:  $t = 0,188$ ;  $df = 42$ ;  $P = 0,857$ ).

Tabela 3.1 Miary odpowiedzi testowanych ptaków na playback sąsiada i ptaka obcego.

Miara reakcji	N	Playback sąsiada	Playback obcego	Średnia różnica
SYL 1 (ms)	40	168 ± 16,4	172 ± 26,1	13 ± 17,9
SYL 2 (ms)	40	187 ± 16,7	189 ± 19,2	9 ± 8,8
INT 1 (ms)	40	368 ± 38,9	372 ± 58,2	35 ± 72,1
INT 2 (ms)	39	669 ± 122,8	679 ± 161,5	105 ± 100,1
RYTM	39	0,93 ± 0,16	0,92 ± 0,19	0,13 ± 0,11
Łączna liczba sylab podczas 5-u minut eksperymentu	43	182 ± 147,5	193 ± 150,2	100 ± 104,2
Liczba piejących głosów	43	0,79 ± 1,81	1,07 ± 2,59	2,35 ± 1,46
Szybkość podejścia na < 5 m do głośnika (s)	43	59 ± 78,4	90 ± 95,0	94 ± 66,8
Łączny czas spędzony w odległości < 5 m od głośnika (s)	43	50 ± 69,0	85 ± 92,7	90 ± 62,3
Liczba ataków głośnika	43	0,16 ± 0,57	0,51 ± 0,91	1,50 ± 0,94

Podano wartości średnie (wraz z odchyleniem standardowym) dla każdego z zabiegów oraz średnią różnicę w reakcji pomiędzy zabiegiem sąsiada i ptaka obcego. Szybkość podejścia do głośnika na odległość mniejszą niż 5 m została podana w odwróconej skali (300 sekund - moment podejścia liczony od początku eksperymentu), dlatego wyższa wartość oznacza szybsze podejście.

### Reakcja behawioralna

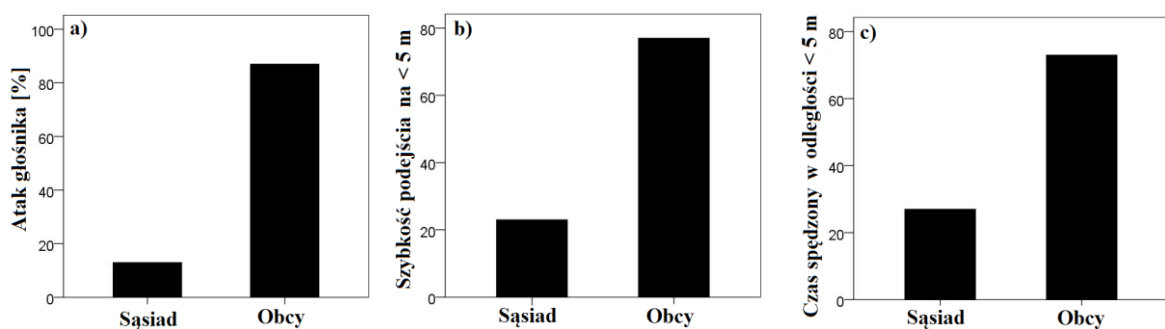
Podczas eksperymentu z playbackiem 26 samców podeszło na mniej niż 5 m do głośnika, a 14 spośród nich zaatakowało głośnik. Kolejnych 7 samców zbliżyło się do głośnika, jednak na odległość większą niż 5 m, natomiast 10 samców nie zbliżyło się w ogóle do głośnika podczas obu zabiegów eksperymentalnych. Uogólnione równania estymujące pokazały istotne statystycznie różnice w zachowaniu ptaków w reakcji na playback sąsiada i ptaka obcego (Tabela 3.2). Podczas odtwarzania głosu ptaka obcego testowane osobniki częściej atakowały głośnik, podchodziły szybciej na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika oraz spędzały więcej czasu w promieniu 5 m od głośnika (Tabela 3.1 i 3.2., Ryc. 5). We wszystkich przypadkach

kolejność zabiegów (sąsiad pierwszy lub obcy pierwszy) oraz populacja, z której pochodziły ptaki, nie miały istotnego wpływu na reakcje testowanych ptaków (Tabela 3.2)

Tabela 3.2. Wyniki uogólnionych równań estymujących pokazujące różnice w zachowaniu ptaków podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego.

Zmienna zależna	Atak głośnika			Szybkość podejścia na < 5 m do głośnika			Czas spędzony w odległości < 5 m od głośnika		
	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P
Wyraz wolny	1,78	1	0,182	0,01	1	1,000	0,01	1	1,000
Zabieg	9,40	1	0,002	6,40	1	0,011	4,68	1	0,031
Kolejność	0,39	1	0,533	0,19	1	0,665	0,84	1	0,358
Populacja	1,78	1	0,182	0,01	1	1,000	0,01	1	1,000
QIC / QICC	24,76 / 26,01			63,81 / 63,81			66,86 / 66,86		

W modelach uwzględniono: zabieg (playback sąsiada i playback obcego), populację (Kampinoski Park Narodowy lub Dolina Górnego Nurca) oraz kolejność zabiegów (sąsiad pierwszy lub obcy pierwszy). Zmienne zależne są w skali dwumianowej (wartości 0 lub 1), gdzie 1 oznacza: częstsze ataki głośnika, szybsze podejście do głośnika, więcej czasu spędzonego w promieniu 5 m wokół głośnika. Statystyka Walda, wartości *P*, oraz kryteria informacyjne wyboru najlepszego modelu OIC i QICC są podane.



Rycina 5. Porównanie reakcji ptaków na playback sąsiada i ptaka obcego. Jedynie samce, które wykazały reakcje przynajmniej w jednym z zabiegów zostały uwzględnione. Ryciny przedstawiają procentowy udział samców: a) atakujących głośnik częściej podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego (n = 14); b) podchodzących do głośnika szybciej podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego (n = 26); c) spędzających więcej czasu w promieniu 5 m od głośnika podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego (n = 26).

### **Reakcja wokalna**

Jedynie 3 samce milczały podczas trwającego 5 minut eksperymentu z playbackiem. Piejące głosy wydawane były przez 10 samców podczas odtwarzania próbek głosu sąsiada oraz przez 13 samców podczas odtwarzania próbek głosów ptaka obcego. Ten typ głosu nie był wydawany bezpośrednio przed eksperymentem, a jedynie 2 samce piały tuż po zakończeniu eksperymentu. Uogólnione równania estymujące nie pokazały istotnych różnic w wokalnych reakcjach na playback sąsiada i ptaka obcego (we wszystkich przypadkach  $P > 0,05$ ; więcej szczegółów podano w Tabeli 3.3). Jednak porównanie wokalizacji ptaków przed eksperymentem z wokalizacją podczas eksperymentu pokazało wyraźną wokalną reakcję na wtargnięcie intruza, niezależnie od tego, czy jest on znany posiadaczowi terytorium czy też nie. Podczas eksperymentu samce wydłużały INT1, INT2, zwiększały rytm derkania oraz wydawały mniej sylab w ciągu minuty niż przed eksperymentem. Różnice w długości SYL1 (po poprawce Bonferroniego) i SYL2 okazały się nieistotne statystycznie. Więcej szczegółów przedstawia Tabela 3.4.

Tabela 3.3 Wyniki uogólnionych równań estymujących (GEE), pokazujące różnice w wokalne reakcji ptaków podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego.

Zmienna zależna	Wyraz wolny		Zabieg		Kolejność		Populacja		QIC/QICC
	Wald $\chi^2$	$P_{df=1}$	Wald $\chi^2$	$P_{df=1}$	Wald $\chi^2$	$P_{df=1}$	Wald $\chi^2$	$P_{df=1}$	
SYL1	100393,28	<0,001	1,28	0,258	3,90	0,048	0,14	0,708	9,7 / 9,1
SYL2	119200,18	<0,001	1,31	0,252	1,69	0,194	0,01	0,913	9,6 / 8,7
INT1	145858,95	<0,001	0,13	0,721	1,83	0,176	3,54	0,060	9,0 / 9,2
INT2	62329,28	<0,001	0,13	0,716	0,54	0,464	0,70	0,403	11,3 / 11,4
RYTM	9,66	0,002	0,06	0,799	1,23	0,268	0,09	0,764	10,6 / 11,0
N SYL	2828,91	<0,001	0,63	0,427	3,11	0,078	3,15	0,076	114,7 / 118,0
N PG	1,11	0,292	1,04	0,308	3,83	0,050	1,11	0,292	44,8 / 45,1

W modelach uwzględniono: zabieg (playback sąsiada i playback obcego), populację (Kampinoski Park Narodowy lub Dolina Górnego Nurca) oraz kolejność zabiegów (sąsiad pierwszy lub obcy pierwszy). Modele ze zmiennymi SYL1, SYL2, INT1, INT2 i RYTM zostały dopasowane rozkładem gamma. Modele, w których analizowano liczbę sylab (N SYL) oraz liczbę piejących głosów (N PG) dopasowano rozkładem ujemnym dwumianowym. Statystyka Walda, wartości  $P$ , oraz kryteria informacyjne wyboru najlepszego modelu OIC i QICC są podane.

Tabela 3.4 Wyniki testów dla zmiennych powiązanych, pokazujące ogólną wokalną reakcję na wtargnięcie intruza.

Charakterystyka głosu	Przed eksperymentem	Podczas eksperymentu	<i>t</i> / <i>Z</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
SYL1 (ms)	165 [1,6]	170 [2,4]	-2,615	81	0,011 <sup>T</sup>
SYL2 (ms)	186 [1,9]	188 [2,0]	-1,833	81	0,070 <sup>T</sup>
INT1 (ms)	356 [2,7]	369 [5,5]	-3,042	81	0,003 <sup>T</sup>
INT2 (ms)	528 [10,5]	674 [15,8]	-11,856	81	<0,001 <sup>T</sup>
RYTM	0,75 [0,016]	0,93 [0,019]	-10,844	81	<0,001 <sup>T</sup>
N SYL	83 [29,2]	37 [29,6]	-7,536	85	<0,001 <sup>Z</sup>

Wartości średnie (wraz z błędem standardowym) poszczególnych charakterystyk głosu przed i podczas playbacku są podane. Po wprowadzeniu poprawki Bonferroniego wszystkie wyniki z  $P < 0,008$  są istotne statystycznie. <sup>T</sup> - t-test Studenta; <sup>Z</sup> – test Wilcoxon.

## DYSKUSJA

Wyniki przeprowadzonych eksperymentów pokazują, że samce derkacza są zdolne do rozróżniania głosów swoich sąsiadów oraz ptaków obcych. Zjawisko to dotychczas nie było znane w rzędzie żurawiowych (*Gruiiformes*), a jedynie kilka prac zademonstrowało wokalne rozpoznawanie sąsiadów i ptaków obcych u przedstawicieli gatunków, u których nauka śpiewu nie występuje. Uzyskane wyniki są zgodne z regułą drogiego wroga (Fisher 1954). Pokazują, że samce derkacza ograniczają koszty obrony terytorium poprzez unikanie niepotrzebnych konfliktów z najbliższymi, znanymi sąsiadami. Szybsze podejście do głośnika, dłuższy czas spędzony w jego pobliżu i większa liczba ataków podczas playbacku ptaka obcego jednoznacznie wskazują na bardziej agresywną reakcję na wtargnięcie nieznanego im osobnika niż znanego sąsiada. Samce derkacza często podejmują wyprawy w terytoria swoich sąsiadów, zwłaszcza gdy sąsiedzi nie są aktywni głosowo. Zamilknięcie terytorialnego samca na kilka dni oznacza, że jest on sparowany z samicą (Tyler & Green 1996). Dlatego też cicha wyprawa w terytorium sąsiada ma na celu przejęcie samicy, a brak aktywności głosowej intruza podczas takiej wyprawy prawdopodobnie zapobiega konfrontacji (Skliba & Fuchs 2004). Dlatego też pojawienie się aktywnego głosowo sąsiada

w terytorium może wynikać z błędnej oceny własnego położenia przez intruza, podczas gdy odzywający się ptak obcy powinien stanowić znacznie większe zagrożenie.

U ptaków komunikacja dźwiękowa odgrywa niezwykle ważną rolę w kontekście terytorialnych interakcji między osobnikami (Catchpole & Slater 2008). Zmiana liczby treli i gwizdów (Sprau et al. 2010), liczby głosów i piosenek (Lovell & Lein 2005; Hyman & Hughes 2006), ciche piosenki (Ballentine et al. 2008), zakres częstotliwości sygnału (DuBois et al. 2009) czy długość piosenki (Rios-Chelén & Garcia 2007) mogą sygnalizować większą lub mniejszą agresywną motywację nadawcy. Głos derkacza jest bardzo prosty w budowie, ponieważ składa się z powtarzanych monotonnie dwóch sylab, jakkolwiek samce są w stanie modyfikować intensywność i rytm głosu. Przedstawione tu wyniki pokazały, że samce w trakcie imitowanego podczas eksperymentu wtargnięcia intruza zwiększają rytm derkania oraz wydają mniej sylab na minutę niż miało to miejsce przed eksperymentem. Zwiększenie rytmu derkania sygnalizuje wzrost agresywnej motywacji nadawcy (Ręć & Osiejuk 2010). Z kolei zmniejszenie liczby sylab podczas agresywnych interakcji między ptakami może zostać wytłumaczone w dwojaki sposób. Po pierwsze, samce nie mogą przemieszczać się i odzywać jednocześnie. Dlatego też wydają mniej sylab gdyż podchodzą do głośnika. Alternatywnie, może być trudnym nadawanie i odbiór tak głośnego sygnału (przekraczającego 95 dB w odległości 1 m; Ręć & Osiejuk 2011a) i jednocześnie namierzanie nadawcy.

Oprócz typowego derkania, samce derkacza wydają również słyszalne z niewielkiej odległości, piejące głosy (Cramp & Simmons 1980; Schäffer 1995). Piania obserwowane były podczas 23 eksperymentów, zawsze podczas odtwarzania lub tuż po playbacku, ale nigdy przed playbackiem. Pianie jest odpowiednikiem cichych piosenek u ptaków śpiewających i sygnalizuje agresywną motywację nadawcy (Ręć & Osiejuk 2011b). Dlatego też, zarówno zmiana rytmu derkania jak i wydawanie piejących głosów, wskazują na sygnalizowanie zwiększonej agresywności. Jednak akustyczna odpowiedź na wtargnięcie intruza jest taka sama w stosunku do wtargnięcia znanego sąsiada jak i nieznanego ptaka obcego. Sugeruje to, że głos derkacza jest pierwszą linią obrony terytorium (Catchpole & Slater 2008). Samce wokalnie sygnalizują agresję w stosunku do obu typów intruzów jednak podejmują ryzyko ataku znacznie częściej w stosunku do ptaków obcych. Brak różnic w wokalne odpowiedzi na wtargnięcie różnych typów intruzów oraz wyraźne różnice w innych behawioralnych odpowiedziach wskazują, że brak

zróznicowanej odpowiedzi nie musi przesądzać o braku rozpoznawania. Jest to niezmiernie ważne w kontekście interpretacji wyników badań, w których to nie zostały stwierdzone istotne różnice w odpowiedzi.

Ewolucja mechanizmu rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych wśród gatunków nieuczących się śpiewu jest niezwykle ciekawym zagadnieniem. Niezależnie od tego czy, ostateczny charakter głosu uzyskiwany jest w procesie nauki czy też nie, aby rozpoznawanie osobników mogło być możliwe, muszą występować indywidualne cechy głosu (Falls 1982; Stoddard 1996). Ponadto osobniki muszą być zdolne, aby na podstawie tych cech rozpoznać i zapamiętać głosy poszczególnych sąsiadów. Śpiew ptaków śpiewających powstaje na drodze nauki poszczególnych zwrotek bądź też całych piosenek od bliższych bądź dalszych sąsiadów. Proces ten bez wątpienia wpływa na mechanizm rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych poprzez kształtowanie wielkości repertuaru czy też zakres współdzielenia poszczególnych piosenek przez najbliższych sąsiadów (Stoddard 1996). U derkacza, podobnie jak u innych żurawiowych, nauka śpiewu nie występuje (Brenowitz 1991). Dlatego też, każda z potencjalnych charakterystyk głosu umożliwiających indywidualne rozpoznawanie, musiała ewoluować niezależnie od procesu uczenia. Ponadto, samce derkacza również muszą uczyć się głosu sąsiadów w tym sensie, że nauczanie się i zapamiętanie głosu sąsiada jest niezbędne do jego rozpoznania w późniejszym okresie. Czas, w którym samce zapamiętują głosy sąsiadów, podobnie jak charakterystyki głosu wykorzystywane w procesie rozpoznawania są nadal niepoznane u derkacza. Możliwym jest, że właśnie odstępy pomiędzy pulsami w sylabie (PPD) są wykorzystywane do tego celu. PPD ma znacznie mniejszą zmienność w obrębie osobnika niż pomiędzy osobnikami oraz jest stałe w trakcie życia ptaka, przez co posiada duży potencjał do indywidualnego rozpoznawania (Peake et al. 1998). Ponadto informacja kodowana w PPD nie jest tracona podczas transmisji głosu w środowisku (Ręć & Osiejuk 2011a). Warto jest jednak wspomnieć, że pulsy mają długość zaledwie 3-5 ms, a odstęp między nimi wynosi najczęściej od 4 do 8 ms (Peake et al. 1998). Daje to niewielki zakres zmienności PPD, mieszczący się w granicach od 7 do 13 ms. Tak mała zmienność może być trudna do percepcji przez ptaki (Dooling et al. 2000; Dooling 2004). Alternatywnie, Fitch i Kelley (2000) pokazali, że u żurawiowych częstotliwości formantów mogą stanowić wiarygodny sygnał wielkości ciała oraz mają potencjał do indywidualnego rozpoznawania. Także Suthers (1994) sugerował, że formanty mogą być wykorzystywane do

indywidualnego rozpoznawania przez tłuszczaki (*Steatornis caripensis*) – kolonijny gatunek ptaka o nocnej aktywności, zamieszkujący jaskinie.

Wyniki przeprowadzonego eksperymentu pokazały, że samce derkacza rzeczywiście wykorzystują głos do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych. Gatunek ten zamieszkuje gęste zbiorowiska trawiaste i jest aktywny nocą, przez co kontakt wzrokowy między osobnikami jest znacznie utrudniony. Komunikowanie się poprzez kanał dźwiękowy wydaje się być u derkacza najbardziej efektywne, a zdolność rozpoznawania sąsiadów na podstawie głosu znacznie zmniejsza koszty obrony terytorium poprzez unikanie niepotrzebnych konfliktów (Fisher 1954). Jednak nadal nie jest wiadomym, która charakterystyka głosu wykorzystywana jest w tym procesie.

## **IV. OBECNOŚĆ INDYWIDUALNYCH CHARAKTERYSTYK GŁOSU NIE OZNACZA, ŻE PTAKI WYKORZYSTUJĄ JE DO ROZPOZNAWANIA OSOBNIKÓW**

### **WPROWADZENIE**

Indywidualne rozpoznawanie osobników na podstawie głosu jest możliwe wówczas, gdy zmienność przynajmniej jednej charakterystyki głosu w obrębie osobnika jest znacznie mniejsza niż jej zmienność pomiędzy osobnikami (Falls 1982; Charrier et al. 2001). Sytuację taką pokazano u szeregu gatunków ptaków (np. Clark et al. 2006; Dragonetti 2007; Hoodles et al. 2008), a indywidualne charakterystyki głosu wymieniane były jako ważne, praktyczne narzędzie w monitoringu i cenzusie populacji (Terry et al. 2005). Teoretyczne prace pokazują duży potencjał do indywidualnego kodowania przez różne charakterystyki głosu, zarówno związane z czasowymi parametrami głosu, rozkładem akustycznej energii sygnału w zakresie częstotliwości czy też liczbą i rozmieszczeniem szczytów amplitudy w poszczególnych sylabach (Lessells et al. 1995; Peake et al. 1998; Grava et al. 2008). Jednak samo występowanie indywidualnych charakterystyk głosu nie oznacza, że są one rzeczywiście wykorzystywane przez osobniki w procesie indywidualnego rozpoznawania. Badając indywidualne charakterystyki głosu ptaków, część badaczy ograniczyła się jedynie do stwierdzenia ich obecności, pozostawiając nierozpoznaną ich biologiczną funkcję (np. Peake et al. 1998; Rebbeck et al. 2001; Delpont et al. 2002). Nieliczne prace podchodzą do tematu w sposób bardziej kompleksowy, wskazując od strony teoretycznej występowanie charakterystyk głosu o wysokim potencjale do indywidualnego kodowania a następnie, w sposób eksperymentalny, potwierdzają ich wykorzystywanie przez ptaki (np. Lengagne et al. 1997; Aubin & Jouventin 1998; Jouventin & Aubin 2002; Clark et al. 2006; Briefer et al. 2008a).

U derkacza zdolność samców do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych na podstawie głosu została eksperymentalnie potwierdzona w badaniach opisanych w poprzednim rozdziale. Samce reagowały bardziej agresywnie na playback nieznanego ptaka obcego niż na playback znanego sąsiada. Podchodziły wówczas szybciej do głośnika, spędzały więcej czasu w pobliżu głośnika oraz fizycznie częściej atakowały głośnik. Jednocześnie Peake i współautorzy (1998) zaprezentowali, że odstępstwa pomiędzy kolejnymi

pulsami w sylabie (PPD), są charakterystyką głosu stałą osobniczo oraz posiadającą wysoki potencjał do indywidualnego kodowania.

W rozdziale tym eksperymentalnie zbadano czy charakterystyka głosu derkacza, określana mianem PPD, jest rzeczywiście wykorzystywana przez samce do rozpoznawania znanych sąsiadów i nieznanymi ptaków obcych. Testowanym ptakom odtwarzano z głośnika syntetyczne głosy o strukturze PPD zgodnej ze strukturą PPD występującą u sąsiadów i ptaków obcych oraz obserwowano reakcję testowanych osobników na odtwarzany playback. Zgodnie z regułą drogiego wroga (Fisher 1954), reakcja w stosunku do znanych sąsiadów powinna być mniej agresywna niż w stosunku do nieznanymi ptaków obcych.

## **METODY**

### **Teren badań**

Badania przeprowadzono na obszarze Kampinoskiego Parku Narodowego (N 52,325° E 20,510°), w okresie od 23 maja do 7 czerwca 2011 roku. Przetestowano 47 samców derkacza. Ptaki nie były indywidualnie znakowane a tożsamość testowanych osobników każdorazowo potwierdzano na podstawie PPD. Próbkę głosów sąsiadów przygotowano w oparciu o nagrania naturalnie odzywających się samców, wykonane na 1-3 dni przed eksperymentem. Jako ptaki obce wykorzystano nagrania wykonane na obszarze Kampinoskiego Parku Narodowego w 2010 roku. W obydwu przypadkach nagrania wykonywano w godzinach nocnych (22:00 - 04:00), przy użyciu rejestratora cyfrowego Edirol R-09 lub Marantz PMD 620 oraz mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67 z modułem zasilającym K6. Wszystkie nagrania posiadały tę samą jakość cyfrową (44,1 kHz / 16 bit). Dokładna lokalizacja nagrywanego samca zapisywana była w urządzeniu GPS.

### **Przygotowanie próbek głosów eksperymentalnych**

W eksperymencie wykorzystano syntetyczne próbki głosów derkacza, różniące się między sobą jedynie strukturą pulsów. W pierwszej kolejności mierzono PPD w sylabach pochodzących z nagrań naturalnie odzywającego się sąsiada i ptaka obcego. Ze względu na dużą pracochłonność podczas przygotowywania próbek syntetycznych głosów, dla każdego zabiegu (sąsiada lub obcego) wykonywano dwa syntetyczne głosy (głos = SYL1 + INT1 +

SYL2), które były następnie powielane. Długości obu sylab oraz obu interwałów były identyczne w obu zabiegach eksperymentalnych. Amplituda wszystkich użytych w eksperymencie nagrań została ustawiona na takim samym poziomie ( $95 \pm 5$  dB SPL w odległości 1 m od głośnika). Wartość ta odpowiada naturalnej amplitudzie głosu derkacza (Green et al. 1997).

Wszystkie pomiary głosu derkacza wykonane zostały w programie Avisoft SASLab Pro v.5.0.16 (Specht 2007). Ogólne ustawienia programu były następujące: FFT = 1024, ramka [Frame] = 25%, okno [Window] = Hamming, pokrywanie [Temporal overlap] = 98.43%. Do pomiaru PPD wykorzystano funkcję określoną nazwą „Pulse Train Analysis”. Przed pomiarem PPD, w celu usunięcia hałasów środowiska o niskich częstotliwościach, każde nagranie było filtrowane przy pomocy filtra „FIR time-domain filter”, a jego parametr (high pass setting) ustawiono na 500 Hz. Podczas pomiaru PPD wykorzystano metodę „rectification+exponential decay”. Parametry pomiaru zostały ustawione w następujący sposób: stała czasu [time constant] = 1 ms, próg [threshold] = 0,10 V, histereza [hysteresis] = 10 dB, próg początku i końca [start end threshold] = -8 dB. Każdy pomiar był wizualnie sprawdzany na spektrogramie, pod kątem poprawnego wykrycia wszystkich pulsów.

Syntetyczne próbki głosów eksperymentalnych wykonano w programie Adobe Audition 1.0. W pierwszej kolejności generowano ciszę długości 5 sekund. Następnie generowany był dźwięk typu „white noise” czyli taki, który posiada jednakową ilość energii we wszystkich pasmach częstotliwości. Długość wygenerowanego dźwięku odpowiadała długości pierwszego pulsu w kopiowanej sylabie. Następnie w takiej samej odległości, w jakiej znajdował się drugi puls względem pierwszego w naturalnej sylabie, generowano kolejny dźwięk typu „white noise”, którego długość odpowiadała długości drugiego pulsu. Analogicznie postępowano w przypadku kolejnych pulsów, aż do momentu skopiowania całej sylaby. Efektem tego etapu pracy były dwa syntetyczne głosy derkacza, o identycznym rozkładzie pulsów jak w naturalnej sylabie oraz o jednakowej energii sygnału we wszystkich pasmach częstotliwości. Podobieństwo pierwszych 11 PPD pomiędzy sylabami naturalnymi i syntetycznymi, mierzone korelacją Pearsona, we wszystkich przypadkach było bardzo wysokie ( $r > 0,98$ ). Ponieważ rozkład energii sygnału w głosie derkacza jest zróżnicowany w poszczególnych pasmach częstotliwości, syntetyczna próbka głosu była filtrowana przy użyciu filtra określonego jako Graphic

Equalizer (30 Bands 1/3 octave). Aby właściwie określić parametry filtra pomierzono rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości u 55 samców derkacza (20 głosów od każdego samca), nagranych w Kampinoskim Parku Narodowym w 2010 roku (Tab. 4.1). Następnie ustalono parametry filtra tak, aby po przefiltrowaniu syntetyczny głos posiadał rozkład energii sygnału zbliżony do przeciętnego w populacji. Do wszystkich syntetycznych próbek głosu zastosowano te same ustawienia filtra. Rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości syntetycznych próbek głosu mieścił się w przedziale  $\pm$  jednego odchylenia standardowego w stosunku do wartości średnich, podanych w tabeli 4.1.

Tabela 4.1. Charakterystyka rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości w populacji derkacza w Kampinoskim Parku Narodowym.

Charakterystyka głosu	MINF (kHz)	L25 (kHz)	M50 (kHz)	U75 (kHz)	MAXF (kHz)
	1,19 [0,31]	3,30 [0,43]	5,03 [0,44]	6,13 [0,35]	8,09 [0,83]

Podano wartości średnie oraz odchylenia standardowe w oparciu o pomiary nagrań 55 samców, wykonane w 2010 roku w Kampinoskim Parku Narodowym.

### Przebieg eksperymentu

Testowanym samcom ( $n = 47$ ) w losowej kolejności odtwarzano z głośnika głos sąsiada i ptaka obcego. Za sąsiadów uznawano osobniki, których terytoria przylegały bezpośrednio do terytorium testowanego samca, a miejsca śpiewu ptaków oddalone były o mniej niż 300 m. Za osobniki obce uznawano wszystkie samce nagrane w poprzednim roku, których terytoria oddalone były co najmniej o 5 km od testowanego osobnika. Oba zabiegi przeprowadzono podczas tej samej nocy (od godziny 22:30 do 03:30). Czas pomiędzy poszczególnymi zabiegami wahał się od 1 do 4 godzin. Zarówno playbacki sąsiadów jak i ptaków obcych wykorzystywano tylko raz w całej procedurze eksperymentalnej, unikając w ten sposób pseudoreplikacji (Kroodsma 1989; Kroodsma et al. 2001). Podczas eksperymentu imitowano wtargnięcie intruza w terytorium testowanego ptaka. Głośnik (SEKAKU WA-320, 20-W wzmacniacz, zakres częstotliwości 50 Hz – 15 kHz; Taichung, ROC, Taiwan) połączony z odtwarzaczem Creative ZEN umieszczano około 20 m od testowanego ptaka, pomiędzy testowanym ptakiem a jego sąsiadem. W kolejnym zabiegu zmieniano pozycję głośnika o około 20-30 m, jednak odległość od testowanego ptaka oraz

kierunek względem sąsiada były utrzymywane. Podczas obu zabiegów eksperymentalnych, sąsiad którego głos naśladowano w jednym z zabiegów był uciszany. Aby uniknąć subiektywności w opisie zachowania testowanego ptaka obserwator nie wiedział, który z zabiegów (sąsiada czy obcego) jest w danym momencie odtwarzany.

Każdy zabieg eksperymentalny składał się z części wstępnej (1 minuta), podczas której nagrywano głos naturalnie odzywającego się samca oraz właściwej procedury eksperymentalnej (5 minut), podczas której odtwarzano próbkę głosu eksperymentalnego oraz rejestrowano zachowanie ptaka. Przebieg eksperymentu nagrywano przy pomocy rejestratora cyfrowego Marantz PMD 620 oraz mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67. Każdorazowo playback włączano w momencie aktywności wokalne testowanego osobnika oraz wyłączano 10 sekund po jego zamknięciu. Ponowne włączenie playbacku następowało w momencie, gdy testowany ptak zaczął się odzywać. W konsekwencji długość odtwarzanego playbacku mogła wahać się od 10-u sekund do 5-u minut, Zastosowana tu procedura eksperymentalna była identyczna z tą, opisaną w rozdziale III.

### **Reakcja na playback i analiza statystyczna**

Do opisu reakcji testowanego samca na playback sąsiada i ptaka obcego wybrano trzy miary, opisujące szybkość podejścia do głośnika, czas spędzony w pobliżu głośnika oraz fizyczny atak głośnika. Jak pokazano w poprzednim rozdziale, zmienne te w jednoznaczny sposób wskazują zróżnicowanie agresywnej reakcji oraz są łatwe do jednoznacznego stwierdzenia w terenie. Zachowanie testowanych ptaków podczas sparowanych eksperymentów z playbackiem analizowano przy użyciu uogólnionych równań estymujących [*ang.* Generalized Estimating Equations]. Podobnie jak w poprzednim rozdziale, wykorzystano tu dwumianowe zmienne zależne, przyjmujące wartość 0 lub 1, by opisać zachowanie ptaków podczas eksperymentu: (1) liczbę ataków głośnika; (2) szybkość podejścia na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika; (3) łączny czas spędzony w odległości mniejszej niż 5 m od głośnika. We wszystkich przypadkach wartość zmiennej zależnej równa 1 oznaczała odpowiednio: (1) częstsze ataki głośnika; (2) szybsze podejście do głośnika oraz (3) większą ilość czasu spędzonego w pobliżu głośnika. W modelach dane dopasowano rozkładem dwumianowym z funkcją łączenia typu logit. Jako predyktorów użyto zmiennych: (1) zabieg eksperymentalny (playback sąsiada lub playback obcego) oraz (2) kolejność zabiegów (najpierw sąsiad lub najpierw obcy). Najlepszy model dla każdej

zmiennej zależnej został wybrany w oparciu o kryteria informacyjne: QIC – do wyboru najlepszej macierzy korelacji oraz QICC – do wyboru najlepszego zbioru predyktorów (Burnham & Anderson 2002). Wszystkie analizy statystyczne zostały wykonane w programie IBM SPSS Statistics 21. Wszystkie podane wartości *P* są wartościami dwustronnymi.

## **WYNIKI**

Przetestowano 47 samców derkacza, którym to w losowej kolejności odtwarzano syntetyczny głos znanego im sąsiada oraz nieznanego ptaka obcego. Spośród wszystkich testowanych ptaków 27 zbliżyło się na mniej niż 5 m do głośnika, spośród których 17 zaatakowało głośnik przynajmniej w jednym z zabiegów eksperymentalnych. Podczas playbacku sąsiada 29 samców zbliżyło się do głośnika, spośród nich 22 podeszło na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika oraz 9 samców zaatakowało głośnik. Podczas playbacku ptaka obcego 27 samców zbliżyło się do głośnika, spośród nich 22 podeszło bliżej niż na 5 m do głośnika oraz 10 zaatakowało głośnik.

Uogólnione równania estymujące nie wykazały istotnych statystycznie różnic w częstości ataków głośnika, szybkości podchodzenia oraz w ilości czasu spędzonego w pobliżu głośnika podczas odtwarzania próbek głosów sąsiadów i ptaków obcych (Tabela 4.2). Również kolejność zabiegów (najpierw sąsiad lub najpierw obcy) nie była istotna.

## **DYSKUSJA**

PPD jest charakterystyką głosu derkacza, która z teoretycznego punktów widzenia spełnia wszystkie założenia, niezbędne do indywidualnego rozpoznawania osobników na jej podstawie: zmienność osobnicza jest znacznie mniejsza niż zmienność międzyosobnicza, struktura PPD nie zmienia się w trakcie życia ptaka (Peake et al. 1998), a informacja zawarta w PPD nie jest tracona podczas transmisji głosu przez środowisko, nawet na znaczne odległości (Ręk & Osiejuk 2011a). Pomimo to, wyniki zaprezentowanych tutaj badań wskazują, że samce derkacza nie wykorzystują struktury pulsów do indywidualnego rozpoznawania osobników, lub że charakterystyka ta nie jest jedyną, na której ptaki opierają rozpoznawanie. Wykorzystywanie kilku charakterystyk głosu do indywidualnego

rozpoznawania potwierdzono eksperymentalnie chociażby u pingwinów. Ptaki te wykorzystywały zarówno czasowe parametry głosu jak również charakterystyki związane z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości by rozpoznawać swoje potomstwo czy rodziców (Searby et al. 2004; Aubin et al. 2000). Podobna sytuacja może występować również u derkacza.

Tabela 4.2. Wyniki uogólnionych równań estymujących pokazujące różnice w zachowaniu ptaków podczas eksperymentów z syntetycznym głosem sąsiada i ptaka obcego.

Zmienna zależna	Atak głośnika			Szybkość podejścia na < 5 m do głośnika			Czas spędzony w odległości < 5 m od głośnika		
	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P
Wyraz wolny	39,05	1	0,001	26,52	1	0,001	24,88	1	0,001
Zabieg	2,24	1	0,134	0,34	1	0,561	0,58	1	0,446
Kolejność	0,30	1	0,586	0,04	1	0,837	0,16	1	0,693
QIC / QICC	89,0 / 88,8			119,0 / 118,2			120,3 / 119,5		

W modelach uwzględniono: zabieg (playback sąsiada i playback ptaka obcego) oraz kolejność zabiegów (sąsiad pierwszy lub obcy pierwszy). Zmienne zależne są w skali dwumianowej (wartości 0 lub 1), gdzie 1 oznacza: częstsze ataki głośnika, szybsze podejście do głośnika, więcej czasu spędzonego w promieniu 5 m od głośnika. Statystyka Walda, wartości *P*, oraz kryteria informacyjne wyboru najlepszego modelu OIC i QICC są podane.

Zwierzęta posiadają pewne ograniczenia w percepcji sygnałów dźwiękowych w zależności od częstotliwości na jakiej są nadawane, natężenia, amplitudy czy odstępów pomiędzy poszczególnymi dźwiękami (Bradbury & Vehrencamp 2011). Wysoki potencjał PPD do indywidualnego rozpoznawania u derkacza wynika z możliwości występowania po sobie różnych sekwencji dłuższych i krótszych PPD (Peake et al. 1998). Same odstępy pomiędzy początkiem pierwszego a początkiem kolejnego pulsu są niewielkie, wynoszą średnio od 7 do 13 ms (Peake et al. 1998). Po uwzględnieniu długości pulsów (średnio 3-5 ms), same przerwy pomiędzy poszczególnymi pulsami wynoszą 4-8 ms (Peake et al. 1998). Ptaki są w stanie słyszeć dwa dźwięki, jeżeli odstęp między nimi wynosi co najmniej 1-4 ms (Dooling 2004). Tak więc samce derkacza, teoretycznie, powinny słyszeć każdy puls jako oddzielny dźwięk. Jednak, aby rozpoznawanie na podstawie PPD było możliwe,

samce musiałyby wówczas efektywnie wykrywać niewielką zmienność odstępów pomiędzy poszczególnymi pulsami, mieszczącą się w zakresie od 0 do 4 ms.

W dobie intensywnego rozwoju technik komputerowych pomiaru wielu charakterystyk głosu można dokonać w bardzo prosty, szybki i zautomatyzowany sposób. W konsekwencji, mierząc dziesiątki parametrów, znalezienie charakterystyki o dużym potencjale do indywidualnego kodowania jest dość łatwe, a obecność takiej charakterystyki głosu może być przydatna w monitoringu czy cenzusie populacji, ponieważ pozwala zidentyfikować osobniki bez konieczności ich chwytania i znakowania (Terry et al. 2005). Jednak obecność indywidualnej charakterystyki głosu może nie mieć żadnego biologicznego znaczenia, ponieważ komunikujące się osobniki z jakiś powodów nie są zdolne do jej percepcji. Tak więc niezwykle ważnym jest odgraniczenie dwóch aspektów indywidualnej zmienności głosu: teoretycznego – informującego jedynie o obecności indywidualnych charakterystyk głosu oraz biologicznego – wyjaśniającego funkcję, jaką indywidualna charakterystyka głosu pełni w komunikacji dźwiękowej danego gatunku.

Wyniki zaprezentowanych w niniejszym rozdziale badań sugerują, że mechanizm indywidualnego rozpoznawania na podstawie głosu u derkacza może działać na kilku poziomach, podobnie jak ma to miejsce u pingwinów (Searby et al. 2004; Aubin et al. 2000) czy mewy trójpalczastej (*Rissa tridactyla*) (Aubin et al. 2007). Ze względu na dość specyficzną zmienność struktury PPD, opartą raczej na sekwencji dłuższych i krótszych PPD niż na wartościach bezwzględnych różnic w PPD, informacja zawarta w PPD może być wykorzystywana do identyfikacji przedstawiciela własnego gatunku. Natomiast inne charakterystyki głosu, związane chociażby z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości mogą kodować informację o tożsamości nadawcy.

## V. CZĘSTOTLIWOŚCI FORMANTÓW POZWALAJĄ NA IDENTYFIKACJĘ NADAWCY, ALE SĄ SŁABĄ WSKAZÓWKĄ WIELKOŚCI JEGO CIAŁA

### WPROWADZENIE

Akustyczna teoria produkcji dźwięku zakłada, że źródło dźwięku oraz kanał głosowy działają niezależnie od siebie (Fant 1960). Sygnały dźwiękowe generowane są poprzez wibracje specjalnych struktur w źródle dźwięku, czyli w krtani u ssaków lub w krtani dolnej u ptaków. W ten sposób powstaje pierwotny sygnał wyjściowy, który podlega dalszym modyfikacjom w kanale głosowym. Kanał głosowy, czyli jama gardłowa ustna i nosowa u ssaków lub tchawica i dziób u ptaków, są swego rodzaju układem filtrów o określonych częstotliwościach rezonansowych. Fala dźwiękowa po przejściu przez ten układ filtrów charakteryzuje się występowaniem lokalnych minimów i maksimów widma dźwięku. To właśnie maksima widma określane są mianem formantów (Fant 1960). Częstotliwości formantów mogą dostarczać wielu istotnych informacji dotyczących nadawcy: jego płci, wieku, wielkości ciała czy tożsamości (Reby & McComb 2003; Charlton et al. 2005; Ghazanfar & Rendall 2008; Taylor & Reby 2010; Briefer & McElligott 2011; Boeckle & Bugnyar 2012; Gamba et al. 2012). Częstotliwości formantów zależą bezpośrednio od długości i kształtu kanału głosowego (Fant 1960; Lieberman & Blumstein 1988). Ujemną zależność pomiędzy częstotliwościami formantów i dyspersją formantów, a długością kanału głosowego pokazano u kilku gatunków zwierząt (przegląd w Taylor & Reby 2010). Ponieważ długość kanału głosowego nie może zwiększać się niezależnie od reszty ciała nadawcy (Fitch 2000a, b), większe osobniki powinny charakteryzować się niższymi częstotliwościami poszczególnych formantów oraz mniejszą dyspersją formantów (Fitch 2006). W związku z tą fizyczną zależnością, można oczekiwać, że informacja kodowana w formantach będzie niezwykle trudna do sfalszowania, przez co stanowić może wiarygodny akustyczny sygnał rozmiaru ciała nadawcy wśród ssaków i prawdopodobnie też wśród ptaków (Fitch 1997; Charlton et al. 2012). Jednak należy pamiętać, że u szeregu gatunków występują anatomiczne adaptacje pozwalające na zerwanie zależności pomiędzy długością kanału głosowego a wielkością ciała. Na przykład samce jeleni szlachetnych (*Cervus elaphus*) czy danieli (*Dama dama*) podczas wydawania

terytorialnych, ryczących głosów wydłużają kanał głosowy do anatomicznego maksimum, poprzez cofanie krtani aż do mostka (Fitch & Reby 2001; McElligott et al. 2006). Nosacze saudyjskie (*Nasalis larvatus*) i słonie (*Loxodonta* sp. i *Elephas maximus*) mają silnie wydłużone nosy, przez co zwiększają długość nosowego kanału głosowego. Największe afrykańskie nietoperze, wielkogłowy (*Hypsignathus monstrosus*), mają elastyczną krtani, która zajmuje niemal całą klatkę piersiową (Schneider et al. 1967). Wśród ptaków, co najmniej 60 gatunków posiada kilku lub nawet kilkudziesięciokrotnie wydłużoną tchawicę w porównaniu z tą, obserwowaną u „normalnych” gatunków o zbliżonej wielkości ciała (Fitch 1999). Wszystkie te anatomiczne przystosowania umożliwiają wydawanie dźwięków, które fałszywie wskazują, że nadawca sygnału jest większy niż ma to miejsce w rzeczywistości. Dlatego też informacja zawarta w formantach powinna być zawsze wiarygodną wskazówką długości kanału głosowego, jednak niekoniecznie wielkości nadawcy, ponieważ korelacja pomiędzy wielkością osobnika a długością kanału głosowego nie musi być zawsze silna.

Pierwotnie akustyczna teoria produkcji dźwięku skierowana była do ssaków (Fant 1960). Pomimo, że formanty są również obserwowane w wokalizacji ptaków, ich rola w akustycznej komunikacji w tej gromadzie zwierząt jest ciągle niedostatecznie poznana. Jedynie Fitch i Kelley (2000) zademonstrowali eksperymentalnie zdolność żurawi krzykliwych (*Grus americana*) do percepcji formantów. Kilka gatunków ptaków reagowało również na zmiany częstotliwości formantów w mowie ludzkiej (Hienz et al. 1981; Dooling et al. 1995; Ohms et al. 2010a). Z kolei Boeckle i Bugnyar (2012) pokazali, że kruki (*Corvus corax*) reagują na głosy nieznanymi im wcześniej osobników poprzez obniżenie dyspersji formantów, prawdopodobnie aby akustycznie wyolbrzymić wielkość swego ciała. Tak więc, przynajmniej w teorii, formanty mogą dostarczać informacji odnośnie tożsamości czy wielkości nadawcy również wśród ptaków (Suthers 1994; Fitch 1997; Jones & Witt 2012).

W rozdziale tym skupiłem się na roli częstotliwości formantów w komunikacji dźwiękowej derkacza. W oparciu o dane dotyczące wielkości ciała samców oraz charakterystyki ich głosu zbadałem: (1) czy częstotliwości formantów są wiarygodną wskazówką wielkości ciała nadawcy, (2) czy formanty posiadają potencjał do indywidualnego rozpoznawania osobników, oraz (3) czy formanty mogą być wykorzystane w praktyce, jako akustyczne narzędzie, pomocne w monitoringu populacji derkacza.

## **METODY**

### **Teren badań**

Badania przeprowadzone zostały na terenie trzech lokalizacji w Polsce (Bieszczady: N 49,30°, E 22,05°, n = 29; Mazury: N 54,30°, E 20,41°, n = 29; Dolina Górnego Nurca: N 52,60°, E 23,22°, n = 27) oraz jednej w Czechach (Orlickie Zahori: N 50,27°, E 16,50°, n = 19). Odległość między poszczególnymi lokalizacjami wahała się od 266 do 568 km. Prace terenowe wykonane zostały podczas dwóch sezonów lęgowych, w roku 2011 oraz 2012, w dniach od 8 do 30 czerwca. Naturalnie odzywające się samce derkacza nagrywano w godzinach nocnych (od 22:00 do 3:30, czas lokalny), z odległości około 5-10 m. Po nagraniu każdy ptak był chwytny. W celu zwabienia ptaka z głośnika odtwarzano głos innego samca. Gdy osobnik zbliżył się do głośnika na odpowiednią odległość, przy pomocy latarki, oświetlano teren wokół głośnika. Następnie chwytno samca przy użyciu sieci (o średnicy 70 cm) przymocowanej do kija długości 1,5 m. Schwytnego samca obrączkowano metalową obrączką ornitologiczną, ważono (wagą elektroniczną Soehnle Ultra, dokładność 0,1 g) oraz mierzono. Cała procedura trwała około 5 minut, po jej zakończeniu ptaka wypuszczano w miejscu jego schwytnia. Schwytnym ptakom mierzono kilka parametrów ciała: długość i wysokość dzioba, długość głowy z dziobem, długość skrzydła, skoku oraz skoku z palcem. U ptaków głos powstaje w krtani dolnej, następnie jest transmitowany przez tchawicę, głowę i dziób. Głowa z dziobem jest więc częścią kanału głosowego i dlatego powinna w sposób wyraźny korelować z długością całego kanału głosowego. Z tego względu na potrzeby przedstawionych tu badań wykorzystano jedynie długość głowy z dziobem, jako miarę opisującą wielkość ciała nadawcy. Wszystkie pomiary wielkości i wagi ciała schwytnych ptaków wykonane zostały przez tą samą osobę, przy użyciu tego samego sprzętu pomiarowego. Ponieważ wszystkie schwytno samce nosiły szatę ptaków dorosłych przyjęto, że miały one co najmniej 1 rok kalendarzowy (Baker 1993).

### **Nagrywanie oraz wybór głosów do analiz**

Wszystkie samce nagrywano przy użyciu mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67 z modułem zasilającym K6 oraz rejestratora cyfrowego Marantz PMD 620, z częstotliwością próbkowania 44,1 kHz / 16 bit. Nagrania zapisane zostały na dysku komputera w formacie

WAW. Oprogramowanie Avisoft SASLab Pro v 5.2.04 z następującymi ustawieniami: FFT = 512, Ramka [Frame] = 25%, okno [Window] = Hamming, pokrywanie [Temporal Overlap] = 87,5% zostało wykorzystane do wyboru nagrań do dalszej analizy (Specht 2007). Każdorazowo wybierano 10 pierwszych głosów (głos = SYL1 + INT1 + SYL2) bez wyraźnych hałasów w tle, uniemożliwiających wykonanie prawidłowego pomiaru.

### **Analiza akustyczna**

Do pomiaru częstotliwości poszczególnych formantów wykorzystano oprogramowanie Praat, wersję 5.3.06 (Boersma & Weenink 2012). W badanych populacjach najmniejsza obserwowana liczba formantów u osobnika wynosiła 5. Jednak pierwszy formant był najczęściej słabo widoczny i oprogramowanie Praat miało problemy z jego prawidłowym zlokalizowaniem czy wręcz wykryciem. Dlatego też ograniczono się do pomiaru częstotliwości czterech formantów, od drugiego do piątego włącznie (dalej: F2, F3, F4, F5; szczegóły na rycinie 6). Użyto techniki liniowej predykcji LPC [Linear Predictive Coding], która w oprogramowaniu Praat określona jest jako: [Sound: To Formant: Burg method]. Następujące parametry pomiaru zostały ustawione: rozdzielczość czasowa [time step] = auto, maksymalna liczba formantów [maximum number of formants] = 4, częstotliwość poniżej której szukane są formanty [maximum formant] = 6000-9000 Hz, długość okna [window length] = 0,03 s. Każda z sylab była mierzona oddzielnie a wynik pomiaru eksportowano do arkusza kalkulacyjnego programu Microsoft Excel. Dodatkowo, aby sprawdzić czy oprogramowanie poprawnie wykrywa wszystkie formanty każdy pomiar kontrolowano wizualnie na spektrogramie. Błędne pomiary usuwano z analizy. Ponieważ każda z sylab głosu derkacza ma zazwyczaj mniej niż 0,2 s, spośród wszystkich pomiarów pobranych z sylaby obliczano średnią wartość częstotliwości poszczególnych formantów. Wartości średnie użyte zostały w dalszych analizach.

W oparciu o pomiary częstotliwości formantów dla każdego analizowanego samca obliczono maksymalną długość kanału głosowego (dalej  $eVTL_{max}$ ) oraz minimalną dyspersję formantów (dalej  $FD_{min}$ ). Aby sprawdzić, czy oszacowane wartości  $eVTL_{max}$  odpowiadają rzeczywistym, w pierwszej kolejności wykonano zdjęcie rentgenowskie ośmiomiesięcznego, martwego samca derkacza. Ptak pochodził z Ogrodu Zoologicznego w Warszawie i zmarł śmiercią naturalną. Na zdjęciu dokonano pomiaru rzeczywistej długości kanału głosowego, od miejsca rozdzielenia się tchawicy na dwa oskrzela aż do końca

dzioba. Pomiar dał rezultat 120 mm. Nie zaobserwowano występowania wydłużenia tchawicy. Dla takiej długości kanału głosowego należy oczekiwać występowania pierwszego formantu na częstotliwości ok. 0,7 kHz, drugiego na 2,2 kHz, trzeciego na 3,6 kHz, czwartego na 5,1 kHz oraz piątego na 6,6 kHz. Do obliczenia  $eVTL_{max}$  oraz  $FD_{min}$  wykorzystano model tuby zamkniętej z jednej strony oraz otwartej z drugiej. W tym modelu częstotliwości poszczególnych formantów ( $F_1, F_2 \dots F_i$ ) wyrażone są za pomocą równania:

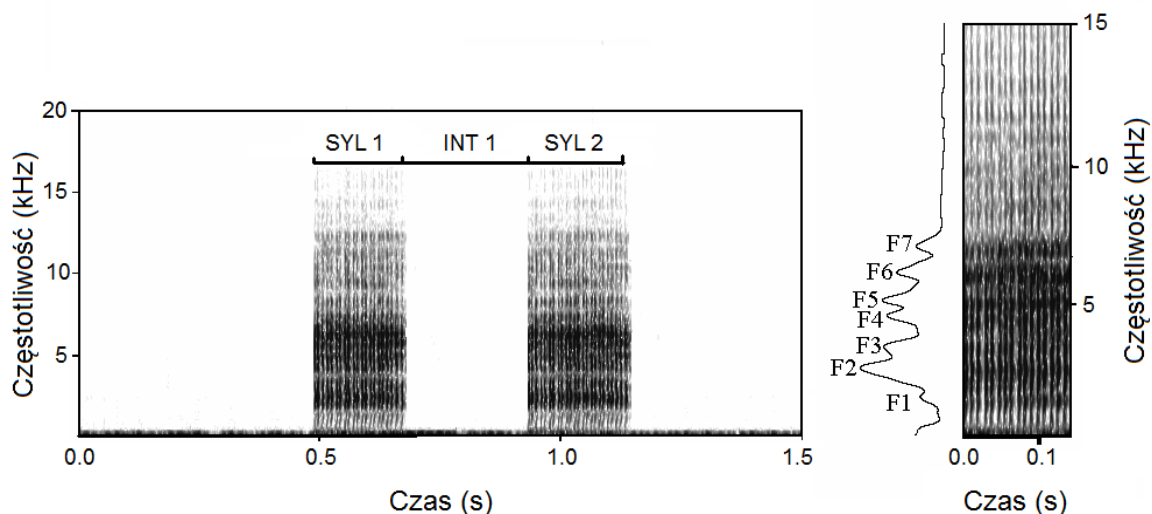
$$F_i = \frac{(2i - 1)c}{4VTL}$$

gdzie  $c$  oznacza prędkość dźwięku wewnątrz kanału głosowego (350 m/s) a  $VTL$  jest długością kanału głosowego (Titze 1994).  $FD_{min}$  zostało obliczone na podstawie metody zaproponowanej przez Reby'iego i McComb'a (2003), gdzie najlepsze dopasowanie do równania jest szukane:

$$F_i = \frac{2i - 1}{2} \Delta F$$

Następnie obliczono maksymalną długość kanału głosowego za pomocą równania:

$$eVTL_{max} = \frac{c}{2(\Delta FD_{min})}$$



Rycina 6. Spektrogram przedstawiający głos derkacza. Głos składa się z dwóch sylab (SYL1 i SYL2) oraz odstępu między nimi (INT1). Po prawej stronie pokazane zostały częstotliwości poszczególnych formantów ( $F_1$ - $F_7$ ), widoczne jako ciemniejsze miejsca na spektrogramie. Pierwszy formant jest obecny, jednak bardzo słabo widoczny. Spektrogram wykonano w programie Avisoft SASLab Pro v.5.0.16.

## Analiza statystyczna

Przeanalizowano nagrania 104 dorosłych samców derkacza, by określić, czy częstotliwości formantów są skorelowane z wielkością ciała nadawcy, wyrażoną jako masa ciała oraz długość głowy z dziobem. Nie zaobserwowano istotnych różnic w masie ciała (ANOVA:  $P > 0,11$ ;  $F_{3,99} = 2,084$ ) ani w długości głowy z dziobem (ANOVA:  $P > 0,62$ ,  $F_{3,97} = 0,596$ ) pomiędzy badanymi populacjami. Dlatego też wykorzystane zostały modele regresji liniowej bez uwzględnienia populacji, jako dodatkowej zmiennej. Ponieważ najniższe wartości częstotliwości i dyspersji formantów są najlepszym wskaźnikiem maksymalnej długości kanału głosowego, w pierwszej kolejności wybrane zostały najniższe wartości poszczególnych charakterystyk głosu (F2, F3, F4, F5, FD) dla każdego samca. Nie uwzględniano tu, czy pochodzą one z pierwszej, czy drugiej sylaby. Następnie, dla każdej charakterystyki głosu (F2, F3, F4, F5, FD), skonstruowano po jednym modelu testującym jej związek z masą ciała oraz z długością głowy wraz z dziobem. Charakterystyki głosu były umieszczane w modelach jako zmienne zależne, natomiast waga oraz głowa z dziobem jako zmienne niezależne. Pomimo, że nie zaobserwowano różnic w wielkości ciała pomiędzy populacjami, sprawdzono, czy występują międzypopulacyjne różnice w oszacowanej długości kanału głosowego oraz dyspersji formantów. W tym celu wykorzystano test Kruskala-Wallisa.

Aby sprawdzić, czy częstotliwości formantów i dyspersja formantów mogą być wykorzystywane przez samce do indywidualnego rozpoznawania osobników porównano współczynniki zmienności w obrębie osobnika ( $CV_i$ ) z współczynnikami zmienności pomiędzy osobnikami ( $CV_b$ ), a następnie określono potencjał każdej z charakterystyk głosu do indywidualnego kodowania (PIC), wyrażony jako  $CV_b / CV_i$ . Metoda ta stosowana była z powodzeniem chociażby w przypadku wydrzyka arktycznego (*Catharacta maccornicki*) (Charrier et al. 2001). Pomiędzy pierwszą i drugą sylabą głosu derkacza obserwowano istotne i wysokie korelacje Pearsona ( $r > 0,98$ ;  $P < 0,001$ ) pod względem częstotliwości poszczególnych formantów i dyspersji formantów. Dlatego też wykorzystane zostały jedynie charakterystyki głosu pierwszej sylaby. Dodatkowo przeprowadzona została analiza dyskryminacyjna, w której to poszczególne głosy były klasyfikowane do osobnika od którego pochodzą. W tym modelu częstotliwości poszczególnych formantów (F2, F3, F4, F5) umieszczono jako zmienne niezależne, natomiast osobnika jako zmienną grupującą. Zmienne niezależne zostały wprowadzone razem do modelu. Prawdopodobieństwo

prawidłowej klasyfikacji zostało ustalone jako równe dla każdej grupy, ponieważ analizowano 10 głosów od każdego osobnika. Zastosowana została metoda klasyfikacji typu pozostaw jedną poza [*ang.* leave-one-out procedure]. Częstotliwości poszczególnych formantów były ze sobą skorelowane. Pomimo naruszenia tego założenia, zastosowanie analizy dyskryminacyjnej wydaje się być uzasadnione do tego typu skorelowanych danych, a uzyskane w ten sposób wyniki można traktować jako wiarygodne (Mundry & Sommer 2007). Wszystkie analizy statystyczne przeprowadzono w programie IBM SPSS Statistics 20. Rozkład wszystkich zmiennych był zgodny z rozkładem normalnym (test  $Z$  Kolmogorova-Smirnova;  $P > 0,05$  we wszystkich przypadkach). Wszystkie podane wartości  $P$  są wartościami dwustronnymi.

## WYNIKI

### Formanty a wielkość osobnika

Przeanalizowano zależność pomiędzy wielkością ciała nadawcy, wyrażoną jako waga ciała oraz długość głowy wraz z dziobem, a częstotliwościami (F2, F3, F4, F5) i dyspersją formantów (FD) w oparciu o nagrania 104 samców derkacza (Tabela 5.1). Odkryto, że samce posiadające większą głowę wraz z dziobem mają istotnie mniejszą FD oraz niższe wartości częstotliwości formantów F4 i F5 (Tabela 5.2). Nie zaobserwowano natomiast istotnej zależności pomiędzy wagą nadawcy a którymkolwiek z analizowanych parametrów głosu (Tabela 5.2). Długość głowy wraz z dziobem, która powinna najsilniej odzwierciedlać rzeczywistą długość kanału głosowego, korelowała istotnie lecz dość słabo z oszacowaną  $VTL_{max}$  (regresja liniowa:  $r = 0,30$ ,  $F_{1,99} = 9,76$ ,  $P < 0,01$ ). Oszacowana  $VTL_{max}$  była dłuższa u cięższych ptaków, jednak ta zależność również była dość słaba (regresja liniowa:  $r = 0,19$ ,  $F_{1,99} = 3,94$ ,  $P < 0,05$ ). Istotne statystycznie różnice w FD i  $eVTL_{max}$  znalezione zostały pomiędzy czterema analizowanymi populacjami (test Kruskala-Wallisa:  $\chi^2 = 12,935$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0,01$ ). Szczegóły pokazano na rycinie 7.

Tabela 5.1 Charakterystyki głosu oraz miary wielkości ciała samców derkacza.

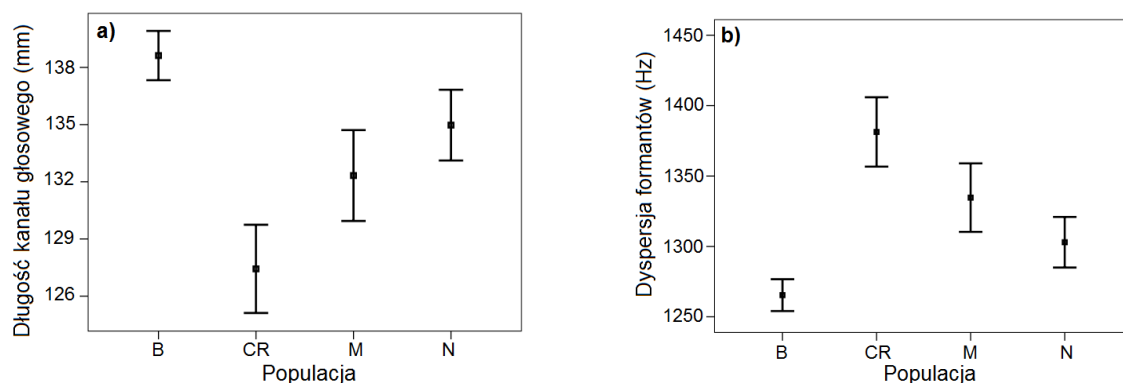
	N	Min	Max	Śr	SD
Głowa z dziobem (mm)	101	48,9	55,8	52,62	1,41
Waga (g)	103	135,0	180,7	162,15	10,33
eVTL <sub>max</sub> (mm)	104	110	159	133,7	10,43
F2 <sub>min</sub> (Hz)	104	1638	2732	2174,3	215,5
F3 <sub>min</sub> (Hz)	104	2367	4473	3501,6	490,9
F4 <sub>min</sub> (Hz)	104	3425	5976	4946,5	514,7
F5 <sub>min</sub> (Hz)	104	5318	7115	6148,7	417,6
FD <sub>min</sub> (Hz)	104	1066	1624	1315,6	107,4

Wartości minimalne (Min), maksymalne (Max), średnie (Śr) oraz odchylenie standardowe (SD) są podane.

Tabela 5.2 Wyniki modeli regresji liniowych. Modele opisują zależności pomiędzy częstotliwościami i dyspersją formantów a wielkością ciała samców derkacza.

Charakterystyka głosu	Długość głowy z dziobem				Waga ciała			
	$F_{1,99}$	$\beta$	$R^2$	$P$	$F_{1,101}$	$\beta$	$R^2$	$P$
F2 <sub>min</sub>	0,98	-0,099	0,010	0,325	2,07	-0,142	0,020	0,153
F3 <sub>min</sub>	0,74	-0,086	0,007	0,392	0,22	-0,046	0,002	0,643
F4 <sub>min</sub>	4,29	-0,204	0,042	<b>0,041</b>	3,16	-0,174	0,030	0,079
F5 <sub>min</sub>	5,39	-0,227	0,052	<b>0,022</b>	3,14	-0,174	0,030	0,079
FD <sub>min</sub>	8,75	-0,285	0,081	<b>0,004</b>	3,03	-0,171	0,029	0,085

Istotne statystycznie różnice są wytłuszczone.



Rycina 7. Międzypopulacyjne różnice w (a) oszacowanej długości kanału głosowego oraz (b) dyspersji formantów. Poszczególne skróty oznaczają: B – Bieszczady (n = 29); CR – Orlickie Zahori (n = 19); M – Mazury (n = 29), N – Dolina Górnego Nurca (n = 27). Podano wartości średnie oraz błąd standardowy.

### Potencjał do indywidualnego kodowania

Częstotliwości formantów (F2, F3, F4, F5) oraz dyspersja formantów (FD) posiadają duży potencjał do indywidualnego kodowania. Wszystkie te charakterystyki głosu posiadają znacznie mniejszą zmienność w obrębie osobnika niż pomiędzy osobnikami (Tabela 5.3). Analiza dyskryminacyjna również to potwierdziła, prawidłowo klasyfikując na podstawie F2, F3, F4, F5 aż 94.8% głosów do osobnika, od którego pochodziły. W najgorszym wypadku prawidłowo sklasyfikowanych zostało 50% głosów należących do danego osobnika (1 przypadek). Głosy 76-u samców zostały sklasyfikowane poprawnie w 100%, głosy kolejnych 20-u samców miały 90% poprawnych klasyfikacji. Kiedy zastosowano metodę klasyfikacji typu pozostaw jedną poza, udział poprawnych klasyfikacji spadł nieznacznie do poziomu 93.1%. Bardziej szczegółowe wyniki analizy dyskryminacyjnej przedstawiono w tabeli 5.4

Tabela 5.3 Potencjał do indywidualnego kodowania analizowanych parametrów głosu derkacza.

Zmienne	$CV_i$	$CV_b$	PIC
$F2_{min}$	0,0098	0,0966	9,9
$F3_{min}$	0,0114	0,1387	12,2
$F4_{min}$	0,0078	0,1049	13,4
$F5_{min}$	0,0058	0,0723	12,5
$FD_{min}$	0,0109	0,0847	7,7

W tabeli podano współczynniki zmienności w obrębie osobnika ( $CV_i$ ), współczynniki zmienności pomiędzy osobnikami ( $CV_b$ ) oraz potencjał do indywidualnego kodowania ( $PIC = CV_b / CV_i$ ) dla częstotliwości poszczególnych formantów (F2-F5) oraz dyspersji formantów (FD). Ponieważ zależności analizowanych charakterystyk głosu pomiędzy pierwszą i drugą sylabą były wysokie ( $r > 0,98$ ;  $P < 0,001$ ), jedynie charakterystyki pierwszej sylaby zostały rozważone.

## DYSKUSJA

### Akustyczne i anatomiczne zależności

Badania pokazały, że częstotliwości formantów oraz dyspersja formantów, które wynikają bezpośrednio z długości kanału głosowego, są istotnie ale słabo skorelowane z długością głowy wraz z dziobem oraz nie są istotnie skorelowane z masą ciała odzywającego się samca derkacza. Dlatego też nie można uznać tych charakterystyk głosu za dobrą akustyczną wskazówkę wielkości ciała nadawcy. Jest to wynik zaskakujący, zwłaszcza w porównaniu z istotnymi i silnymi zależnościami udokumentowanymi u kilku gatunków ssaków (Fitch 1997; Reby & McComb 2003). Jednak VTL u ssaków jest zazwyczaj ograniczony poprzez rozmiar czaszki. Wielkość czaszki skorelowana jest natomiast z rozmiarem ciała (Fitch 2000b). Narząd produkcji głosu u ptaków, czyli krtań dolna, zlokalizowany jest poza czaszką, w miejscu rozdzielania się tchawicy na dwa oskrzela. Dlatego też czaszka wraz z dziobem stanowi jedynie część kanału głosowego. U derkacza, pomimo licznych prób, nie udało się znaleźć pojedynczej zmiennej, która w zadawalający sposób wyjaśniałaby ogólną wielkość ciała osobnika. Zależności pomiędzy długością

skoku, głowy z dziobem, skrzydła czy wagą były istotne ale słabe (korelacja Pearsona:  $r < 0,46$  we wszystkich przypadkach). Dlatego też rozważono tu jedynie długość głowy z dziobem, która to powinna najsilniej korelować z długością kanału głosowego. Jednak zależność pomiędzy długością głowy z dziobem a oszacowaną długością kanału głosowego była również słaba (korelacja Pearsona:  $r = 0,30$ ;  $P < 0,01$ ).

Tabela 5.4 Wyniki analizy dyskryminacyjnej.

	Funkcja			
	1	2	3	4
Wartości własne	241,7	33,6	27,4	9,9
Korelacje kanoniczne	0,998	0,985	0,982	0,953
	Standaryzowane współczynniki			
F2	0,256	0,985	0,152	0,010
F3	0,481	-0,441	0,859	0,019
F4	0,476	-0,144	-0,549	-0,740
F5	0,468	-0,087	-0,391	-0,811
	Macierz struktury			
F4	0,694	-0,115	-0,384	0,598
F2	0,444	0,865	0,229	0,053
F3	0,644	-0,277	0,710	0,059
F5	0,613	-0,110	-0,369	-0,690

W modelu wykorzystano częstotliwości formantów pierwszej sylaby (F2-F5), aby sklasyfikować poszczególne głosy do osobnika od którego pochodzą. Przeanalizowano nagrania pochodzące od 104 samców (10 sylab od każdego osobnika). W tabeli podano wartości własne, korelacje kanoniczne, standaryzowane współczynniki kanonicznych funkcji dyskryminacyjnych oraz macierz struktury.

Podczas sezonu lęgowego derkacze zamieszkują gęste, trawiaste środowiska, które praktycznie uniemożliwiają kontakt wzrokowy pomiędzy ptakami (Green et al. 1997; Schäffer 1999; Berg & Gustafson 2007; Berg & Hiron 2012). Obecność wiarygodnego akustycznego sygnału, informującego o wielkości ciała nadawcy w takich warunkach wydaje się być pożądana z ewolucyjnego punktu widzenia, ponieważ pozwalałaby na ocenę wielkości nadawcy nawet ze znacznej odległości. Wielkość ciała z biologicznego punktu widzenia jest zawsze istotna, nie ma więc podstaw do oczekiwania, iż również u derkacza tak nie jest (Anderson 1994). Jeżeli więc z jakichś powodów większe samce są preferowane przez samice bądź rzadziej atakowane przez rywali, wówczas oszukiwanie, polegające na wydawaniu głosów imitujących większego osobnika niż ma to miejsce w rzeczywistości, przynosiłoby korzyści nadawcy. Takie oszustwo byłoby trudne do wykrycia, ponieważ gęste środowisko ogranicza kontakt wzrokowy, a duże odległości pomiędzy samcami zmniejszają prawdopodobieństwo bezpośredniego spotkania. Dlatego też słaba zależność pomiędzy długością głowy wraz z dziobem a FD oraz brak istotnej zależności pomiędzy wagą samca a FD sugeruje, że ewolucyjny proces wydłużania tchawicy u derkacza może być w początkowej fazie. U żurawionych są spotykane zarówno gatunki z tchawicą o normalnej długości jak i gatunki ze znacznym wydłużeniem tchawicy. Wydaje się więc, że wydłużenie tchawicy jest niedawnym ewolucyjnym „wynalazkiem” w tym rzędzie ptaków (Fitch 1999). Jednak równie dobrze, akustyczna wskazówka wielkości ciała oparta na częstotliwościach formantów może być ignorowana przez odbiorcę, ponieważ formanty przestały być wiarygodną wskazówką wielkości ciała nadawcy. W takim scenariuszu, proces wydłużania tchawicy zostałby zahamowany, ponieważ sygnalizowanie większej niż w rzeczywistości wielkości ciała nie przynosiłoby żadnych korzyści nadawcy (Bradbury & Vehrencamp 2011). Warto jest zauważyć, że rytm derkania, który jest niezwykle ważny w interakcjach pomiędzy samcami (Osiejuk et al. 2004), jest konwencjonalnym typem sygnału, ewolucyjnie stabilizowanym poprzez ryzyko odwetu, a znaczenie poszczególnych sygnałów jest arbitralnie powiązane z zawartą w nich informacją (Ręć & Osiejuk 2010). Podobnie piana, które bezpośrednio poprzedzają fizyczny atak, utrzymywane są zgodnie z regułą odwetu (Ręć & Osiejuk 2011b). Wynika z tego, że specyficzne środowisko zamieszkiwane przez derkacze, które wyklucza komunikację wzrokową oraz zmusza ptaki do oparcia się jedynie na sygnałach dźwiękowych, paradoksalnie doprowadza do rozdzielenia wiarygodności sygnału od prostych kosztów produkcji sygnału lub kosztów

bezpośrednio związanych z określonymi fizycznymi parametrami nadawcy. To rozumowanie mogłoby również odnosić się do częstotliwości formantów. Jednak aby ostatecznie wyjaśnić zmienność jakichkolwiek parametrów głosu derkacza należałoby rozważyć również komunikację głosową na linii samiec-samica. Samice mogą oceniać jakość samców po bardzo prostych a zarazem niezawodnych charakterystykach głosu, chociażby po intensywności derkania (Tyler & Green 1996). Możliwe jest również, że samice używają tzw. socjalnej informacji, opierając wybór konkretnego samca na rezultatach interakcji wokalnych oraz walk pomiędzy poszczególnymi osobnikami, tak jak ma to miejsce u ptaków śpiewających (Otter et al. 1999; Mennill et al. 2002). Niemniej jednak, w obu scenariuszach zarówno samce jak i samice powinni być zdolni do rozpoznawania siebie nawzajem.

Teoretyczny model akustyczny tuby zamkniętej z jednej strony i otwartej z drugiej przewiduje, że dla VTL długości od 11 do 16 cm pierwszy formant powinien znajdować się w paśmie częstotliwości od około 547 do 795 Hz. Po przeanalizowaniu nagrań samców derkacza okazało się, że pierwszy formant jest bardzo słabo widoczny, a jego dokładny pomiar jest praktycznie niemożliwy. Wydaje się, że jest to skutek specyficznego filtrowania i modulacji dźwięku w kanale głosowym (Nelson et al. 2004; Riede et al. 2004; Ohms et al. 2010b) lub interakcji w obrębie źródła dźwięku (Laje & Mindlin 2005). Pomimo nieuwzględnienia częstotliwości pierwszego formantu w przeprowadzonych tu analizach, równania regresji oparte o F2, F3, F4 i F5, pozwoliły na wiarygodne obliczenie  $FD_{\min}$  i  $eVTL_{\max}$  (Reby & McComb 2003). Brak pierwszego formantu nie wpłynął istotnie na uzyskane tu wyniki, powodował jedynie obliczenie nachylenia równań regresji w oparciu o 4 a nie 5 punktów. Ponadto brak wyraźnego pierwszego formantu może sugerować, że ptaki również nie wykorzystują go w procesie akustycznej komunikacji.

### **Rozpoznawanie indywidualne w oparciu o częstotliwości formantów**

W kontekście obrony terytorialnej, ptaki często wykorzystują rozmaite charakterystyki głosu do rozpoznawania się nawzajem (np. Skierczyński et al. 2007; Briefer et al. 2008a; Mager et al. 2010). Wykorzystywanie częstotliwości formantów do indywidualnego rozpoznawania zostało zademonstrowane u kilku gatunków ssaków, ale nigdy nie zostało eksperymentalnie potwierdzone wśród ptaków. W rozdziale tym pokazano, że F2, F3, F4, F5 i FD w terytorialnym głosie derkacza posiadają znacznie mniejszą zmienność w obrębie

osobnika niż pomiędzy osobnikami (Tabela 5.3). Dlatego też, analizowane tu charakterystyki głosu, przynajmniej teoretycznie, umożliwiają rozpoznawanie osobników. Ta możliwość jest wysoce prawdopodobna, ponieważ przedstawione wartości PIC są znacznie większe od 1, zbliżone dla tych uzyskanych u pingwinów (Lengagne et al. 1997), wśród których później potwierdzono eksperymentalnie zdolność rozpoznawania osobników w kontekście rodzice-potomstwo (Aubin & Jouventin 1998).

Zdolność ptaków do percepcji formantów udowodniono u kilku gatunków (Hienz et al. 1981; Dooling et al. 1995; Ohms et al. 2010a). Dlatego też percepcja formantów jest również możliwa u derkacza. Przedstawione w tym rozdziale wyniki wskazują potrzebę obszerniejszych badań nad rolą częstotliwości formantów w komunikacji dźwiękowej ptaków. Badania takie powinny uwzględniać zależności pomiędzy formantami a wielkością ciała u większej liczby gatunków oraz powinny przetestować odpowiedzi ptaków na głosy o różnych częstotliwościach i dyspersji formantów. Derkacz wydaje się być dobrym modelem do tego typu badań. Odzywające się samce nie widzą się wzajemnie, a akustyczny kanał komunikacji jest wyraźnie dominujący. Pulsacyjny, dwusylabowy głos derkacza jest bardzo prosty w budowie, dlatego też badania eksperymentalne z wykorzystaniem komputerowo modyfikowanych częstotliwości formantów wydają się być dość proste do przeprowadzenia, dając jednocześnie jednoznaczne odpowiedzi na stawiane hipotezy dotyczące roli częstotliwości formantów w komunikacji dźwiękowej tego gatunku.

### **Praktyczne rozwiązania w monitoringu i ochronie populacji**

Przydatność indywidualnie charakterystycznych cech głosu w monitoringu i ochronie populacji kilku gatunków ptaków przytaczana była we wcześniejszych badaniach (Tyler et al., 1994; Terry et al. 2005). Również u derkacza odnaleziono taką indywidualną charakterystykę głosu – PPD (Peake et al. 1998; Peake & McGregor 2001; Terry & McGregor 2002). Wykorzystanie głosu w monitoringu czy cenzusie populacji derkacza wydaje się być bardzo przydatne. Samce są bowiem bardzo trudne do obserwacji wizualnej, jednak intensywnie odzywają się nocą, a ich głos jest wówczas łatwy do nagrania. Indywidualne charakterystyki głosu, po ich komputerowym przeanalizowaniu, pozwalają na rozpoznanie nagranych osobników. Wówczas głos może nawet zastąpić konieczność chwytania i indywidualnego znakowania ptaków. W tym rozdziale zademonstrowano, że

częstotliwości formantów mogą być przydatne do akustycznego rozpoznawania samców derkacza. Jest to zaledwie druga praca, pokazująca możliwość wykorzystania częstotliwości formantów w monitoringu i cenzusie populacji wśród ptaków. U derkacza, zarówno częstotliwości formantów jak i dyspersja formantów, mają wysoki potencjał do indywidualnego kodowania (Tabela 5.3 i 5.4). Ponad 94% poprawnych klasyfikacji w analizie dyskryminacyjnej jest bardzo dobrym wynikiem, w porównaniu z rezultatami innych badań, opisującymi indywidualne charakterystyki głosu (Rebbeck et al. 2001; Delport et al. 2002; Hoodless et al. 2008). Ponadto, częstotliwości formantów bezpośrednio zależą od długości kanału głosowego, a kanał głosowy u dorosłych ptaków ma niezmienną długość. Dlatego też częstotliwości formantów powinny być stabilne podczas całego, dorosłego życia samca, umożliwiając przez to nie tylko rozróżnianie osobników, ale też indywidualne rozpoznawanie. Chociaż zmienność PPD reprezentuje godne zaufania źródło informacji o tożsamości samców (Peake et al. 1998; Peake & McGregor 2001), charakterystyka ta ma ograniczone możliwości kodowania, ponieważ poszczególne pulsy są odległe od siebie zaledwie o kilka milisekund, a układ następujących po sobie pulsów ma ograniczoną ilość możliwych kombinacji (Osiejuk et al. 2004). Dlatego też prawdopodobieństwo znalezienia dwóch lub większej liczby osobników o identycznej lub bardzo zbliżonej strukturze PPD wzrasta wraz ze zwiększaniem liczby analizowanych samców. Dodanie więc kolejnego źródła informacji o tożsamości – częstotliwości formantów, byłoby bardzo przydatne w monitoringu i cenzusie populacji ze znacznie większą liczbą osobników.

## **VI. SAMCE DERKACZA WYKORZYSTUJĄ CZĘSTOTLIWOŚCI FORMANTÓW DO ROZPOZNAWANIA SĄSIADÓW I PTAKÓW OBCYCH**

### **WPROWADZENIE**

Indywidualne rozpoznawanie osobników na podstawie głosu zostało szeroko udokumentowane wśród ptaków (Falls 1982; Lambrechts & Dhondt 1995; Stoddard 1996). Jednak zdecydowana większość prac prezentuje ten mechanizm opierając się na eksperymentach z playbackiem, w których to testowanym ptakom odtwarzane są śpiewy lub głosy znanych i nieznanymi osobników (Lovell & Lein 2005; Hardouin et al. 2006; Skierczyński et al. 2007; Wilson & Mennill 2010; Wei et al. 2011). Takie podejście w sposób jednoznaczny dowodzi występowania zdolności do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych, jednak nie udziela odpowiedzi na pytanie w oparciu o jaką lub jakie charakterystyki głosu to rozpoznawanie następuje. Inne podejście badawcze, polega na analizowaniu jedynie od strony teoretycznej możliwości wykorzystania poszczególnych charakterystyk głosu do indywidualnego rozpoznawania. Uzyskane w ten sposób wyniki są niezwykle przydatne, szczególnie jako potencjalne narzędzie w monitoringu i ochronie gatunków (Terry et al. 2005). Jednak samo wykrycie charakterystyk głosu o wysokim potencjale do indywidualnego rozpoznawania nie dowodzi, że ptaki są zdolne do percepcji właśnie tej charakterystyki głosu i że rzeczywiście wykorzystują ją do indywidualnego rozpoznawania (Rebbeck et al. 2001; Charrier et al. 2004; Dragonetti 2007; Grava 2008; Hoodles et al. 2008). Dopiero eksperymentalne badania, w których to modyfikowane są poszczególne parametry głosu, pozwalają na jednoznaczne stwierdzenie, na jakiej charakterystyce głosu proces indywidualnego rozpoznawania jest oparty (np. Aubin et al. 2000; Searby et al. 2004; Briefer et al. 2008a).

W procesie indywidualnego rozpoznawania bądź rozróżniania osobników ptaki mogą wykorzystywać różne charakterystyki głosu, a stopień komplikacji samego mechanizmu rozpoznawania bądź rozróżniania jest zmienny w zależności od gatunku. Przykładowo pingwiny cesarskie (*Aptenodytes forsteri*) czy pingwiny złotoczone (*Eudyptes hrysolophus*) wykorzystują podwójny system kodowania, opierający się na czasowych i spektralnych charakterystykach głosu (Aubin et al. 2000; Searby et al. 2004), podczas gdy

u pingwinów białookich (*Pygoscelis adeliae*) czy pingwinów białobrewych (*Pygoscelis papua*) mechanizm indywidualnego rozpoznawania jest znacznie prostszy i opiera się głównie na wysokości dźwięku (Jouventin & Aubin 2002). Skowronki polne (*Alauda arvensis*) natomiast, podczas rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych wykorzystują podobieństwo poszczególnych sylab oraz całych ich sekwencji. Sąsiadujące ze sobą samce w swoich piosenkach wykorzystują te same sylaby oraz całe ich sekwencje, podczas gdy osobniki obce śpiewają innym typem śpiewu. W ten sposób ptaki wykorzystują tzw. „podpis grupowy” [*ang.* group signature], umożliwiający szybkie wykrycie inaczej śpiewającego, obcego samca (Briefer et al. 2008a).

U derkacza struktura pulsów w sylabach (PPD) przedstawiona została przez Peaka i współautorów (1998) jako charakterystyka głosu pozwalająca na indywidualne rozpoznawanie osobników. Jednak wyniki badań eksperymentalnych, zaprezentowane w rozdziale IV niniejszej pracy, nie potwierdziły, że samce wykorzystują PPD do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych, bądź że nie tylko PPD jest wykorzystywane w tym procesie. Jednocześnie we wcześniejszych rozdziałach pracy zademonstrowano zdolność samców derkacza do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych na podstawie głosu (Rozdział III) oraz pokazano od strony teoretycznej przydatność częstotliwości formantów do kodowania informacji o tożsamości nadawcy (Rozdział V).

Podstawowym celem badań zaprezentowanych w tym rozdziale jest eksperymentalne sprawdzenie, czy częstotliwości formantów są wykorzystywane przez samce derkacza do rozpoznawania osobników na podstawie głosu. W sparowanych eksperymentach z playbackiem imitowano wtargnięcie znanych sąsiadów i nieznanymi ptaków obcych w terytorium testowanego osobnika. Manipulowano jedynie częstotliwościami poszczególnych formantów, pozostałe charakterystyki głosu były identyczne w odtwarzanych testowanemu samcowi próbkach głosów eksperymentalnych. Podczas eksperymentu obserwowano zachowanie ptaka oraz rejestrowano głos, którym ptak odpowiadał.

## **METODY**

### **Teren badań**

Badania przeprowadzone zostały na obszarze Natura 2000 Dolina Górnego Nurca. Dolina Górnego Nurca jest ważnym miejscem lęgowym derkacza w Polsce, z populacją tego gatunku szacowaną na 206-229 odzywających się samców (Wilk et al. 2010). Eksperymenty przeprowadzone zostały w dniach od 25 maja do 8 czerwca 2012 roku, w godzinach nocnych (od 22:30 do 02:30, czas lokalny). Przetestowane zostały 53 samce. Testowane ptaki były rozmieszczone nieregularnie. Odległość do najbliższego sąsiada wahała się od 46 do 295 m. Średnio wynosiła 194 m. Ptaki nie były znakowane indywidualnie. Tożsamość osobników każdorazowo sprawdzano na podstawie głosu, wykorzystując w tym celu odstępy pomiędzy poszczególnymi pulsami w sylabach (PPD) (Peake et al. 1998).

### **Przygotowanie próbek głosów eksperymentalnych**

W pierwszej kolejności nagrywano głosy naturalnie odzywających się samców derkacza. Każdorazowo pozycja nagrywanego ptaka zapisywana była w urządzeniu GPS. Nagrania wykonane zostały w godzinach nocnych (od 22:00 do 04:00, czas lokalny). Do przygotowania próbek głosów eksperymentalnych sąsiadów wykorzystano nagrania wykonane od 1 do 3 dni przed eksperymentem. Jako sąsiadów traktowano ptaki oddalone o mniej niż 300 m od testowanego osobnika. Aby przygotować próbki głosów ptaków obcych wykorzystano nagrania wykonane na obszarze Doliny Górnego Nurca w roku 2010 (n = 21) oraz w roku 2012 (n = 36). W przypadku ptaków obcych przyjęto założenie, że muszą być one oddalone od testowanego osobnika o ponad 5 km. W ten sposób minimalizowano prawdopodobieństwo wcześniejszego, bezpośredniego kontaktu pomiędzy ptakami. Zarówno nagrania sąsiadów jak i ptaków obcych wykonane zostały przy użyciu tego samego sprzętu: rejestratora cyfrowego Marantz PMD 620 oraz mikrofonu kierunkowego Sennheiser ME 67 z modułem zasilającym K6. Wszystkie nagrania wykonano w tej samej jakości cyfrowej 44,1 kHz / 16 bit.

W eksperymencie wykorzystano komputerowo zmodyfikowane próbki głosów sąsiadów i ptaków obcych, różniące się między sobą jedynie częstotliwościami poszczególnych formantów. W pierwszej kolejności mierzono częstotliwości formantów w

głosie naturalnie odzywającego się najbliższego sąsiada ptaka testowanego. Sposób pomiaru częstotliwości formantów szczegółowo opisano w rozdziale V. Każdorazowo mierzono 10 pierwszych głosów (głos = SYL1 + INT1 + SYL2) bez wyraźnych hałasów w tle, które mogłyby utrudnić lub uniemożliwić prawidłowy pomiar i manipulację. Następnie, spośród dostępnych nagrań ptaków obcych w sposób losowy wybierano osobnika o takiej samej liczbie formantów co sąsiad oraz wykonywano pomiar częstotliwości poszczególnych formantów w jego głosie. Wynikiem tego etapu pracy było przygotowanie próbek 10 głosów sąsiada oraz 10 głosów ptaka obcego o znanych częstotliwościach poszczególnych formantów. Następnie przygotowywano próbki głosów eksperymentalnych w dwóch wariantach. W wariacie pierwszym testowanemu osobnikowi odtwarzano w losowej kolejności naturalny głos sąsiada (zabieg 1) oraz głos tego samego sąsiada, w którym to komputerowo zmieniono częstotliwości poszczególnych formantów w ten sposób, iż były one zgodne z częstotliwościami formantów u ptaka obcego (zabieg 2). W wariacie drugim testowanemu osobnikowi odtwarzano w losowej kolejności naturalny głos ptaka obcego (zabieg 2) oraz głos tego samego ptaka obcego, w którym to komputerowo zmieniono częstotliwości poszczególnych formantów w ten sposób, iż były one zgodne w częstotliwościami formantów u sąsiada (zabieg 1). Z wariantem pierwszym przetestowano 24 ptaki natomiast z wariantem drugim 29 ptaków. Aby uprościć całą procedurę, w pierwszej kolejności obliczano średnią wartość częstotliwości każdego z formantów dla przygotowanych wcześniej próbek głosów sąsiada (10 głosów) i ptaka obcego (10 głosów). Następnie wyliczano różnicę w częstotliwości każdego z formantów pomiędzy sąsiadem i ptakiem obcym. Wartość ta była wykorzystywana do dalszej manipulacji jako stała, o którą zmniejszano lub zwiększano częstotliwość danego formantu w próbce głosu sąsiada lub ptaka obcego. Innymi słowy, jeżeli trzeci formant w głosie sąsiada znajdował się na częstotliwości o 100 Hz wyższej niż u ptaka obcego, wówczas w wariacie pierwszym obniżano wartość tego formantu o 100 Hz w całej eksperymentalnej próbce głosu, natomiast w wariacie drugim podwyższano o 100 Hz w całej eksperymentalnej próbce głosu.

Zarówno pomiary częstotliwości formantów jak i manipulacja częstotliwościami formantów wykonane zostały w oprogramowaniu Praat v. 5.3.06 (Boersma & Weenink 2012). Ponieważ do manipulacji częstotliwości formantów używano algorytmu liniowej predykcji LPC [Linear Predictive Coding, burg method], który automatycznie używa

częstotliwości Nyquista jako maksymalnej częstotliwości, każdorazowo konieczna była zmiana częstotliwości próbkowania nagrania przed manipulacją. Wykorzystywano w tym celu funkcję [Sound: Resample], która obniżała częstotliwość próbkowania nagrania z oryginalnej (44,1 kHz) do dwukrotnie większej niż ta, na której znajdował się najwyższy formant w głosie danego samca. Wartość tą zaokrąglano zawsze w górę, z dokładnością do 0,5 kHz. Na tak przekształconym nagraniu wykonywano dalszy proces manipulacji. Wartości poszczególnych formantów uzyskiwano przy pomocy algorytmu LPC (burg method). Stosowano następujące ustawienia: liczba przewidywanych współczynników liniowych [Prediction order] = dwukrotna liczba formantów w danym głosie powiększona o 1; długość okna [Analysis window duration] = 0,03 s; rozdzielczość czasowa [Time step] = 0,005 s; częstotliwość wstępnie uwydatniana [Pre-emphasis frequency] = 50 (kHz). Wartości te ustalono w oparciu o wskazówki autorów programu Praat (Boersma & Weenink 2012). Po zastosowaniu algorytmu LPC (burg method) otrzymywano obiekt LPC. Następnie stosowano filtr [Filter (inverse)], który pozwalał na uzyskanie dźwięku źródłowego, czyli powstającego bezpośrednio w źródle dźwięku, jeszcze przed przejściem przez kanał głosowy (obiekt źródło dźwięku). Z obiektu LPC za pomocą funkcji [To Formant] uzyskiwano obiekt z częstotliwościami poszczególnych formantów. Na tym obiekcie dokonywano manipulacji częstotliwości poszczególnych formantów, za pomocą algorytmu [Formula (frequencies)]. Algorytm ten umożliwia zmianę częstotliwości każdego z formantów o, teoretycznie, dowolną wartość. Jednak jego prawidłowe działanie, w praktyce, ogranicza się do zakresu manipulacji od 50 do 200 Hz (Boersma & Weenink 2012). Dlatego też w przypadku konieczności zmiany o wartość przekraczającą 200 Hz procedura była powtarzana wielokrotnie, w kilku krokach o zakresie manipulacji mieszczącym się w przedziale od 50 do 200 Hz. Po zmodyfikowaniu częstotliwości wszystkich formantów otrzymywano nowy filtr. Filtr ten nakładany był na obiekt źródło dźwięku przy użyciu funkcji [Filter]. W ten sposób uzyskiwano zmodyfikowane próbki głosów sąsiadów (wariant 1) lub ptaków obcych (wariant 2). Zmodyfikowane próbki głosu w porównaniu z nagraniem oryginalnym różniły się jedynie częstotliwościami poszczególnych formantów. Pozostałe charakterystyki głosu takie jak długości sylab, interwałów, rytm derkania, struktura pulsów w sylabach czy cyfrowa jakość nagrania były identyczne w obydwu zabiegach eksperymentalnych odtwarzanych testowanemu samcowi.

## **Przebieg eksperymentu**

Testowanym samcom, w losowej kolejności, odtwarzano próbki głosów eksperymentalnych z poziomem natężenia dźwięku równym  $95 \text{ dB} \pm 5 \text{ dB}$ . Aby uniknąć subiektywności podczas opisu reakcji testowanego ptaka na playback, obserwator w terenie nie wiedział, który wariant i który zabieg jest w danym momencie odtwarzany. Oba zabiegi eksperymentalne wykonywane były podczas jednej nocy (w godzinach od 22:15 do 02:30), a czas pomiędzy zabiegami wahał się od 1 do 3,5 godziny. Aby uniknąć pseudoreplikacji, nagranie głosu samca wykorzystywane było tylko jeden raz podczas całej procedury eksperymentalnej (Kroodsma 1989, Kroodsma et al. 2001). Próbkę głosów eksperymentalnych odtwarzane były z głośnika (SEKAKU WA 320, 20-W wzmacniacz, zakres częstotliwości 50 Hz – 15 kHz; Taichung, Roc, Taiwan) podłączonego do odtwarzacza Creative ZEN. Głośnik umieszczano na plastikowej skrzyni, 30 cm nad poziomem gruntu, pomiędzy testowanym ptakiem a jego sąsiadem, w odległości około 20 m od testowanego ptaka. W kolejnym zabiegu głośnik umieszczano około 20-30 m od poprzedniego miejsca, jednak z zachowaniem kierunku względem sąsiada oraz odległości do testowanego ptaka. W trakcie eksperymentu sąsiad testowanego ptaka był uciszany podczas obydwu zabiegów.

Każdy z zabiegów eksperymentalnych składał się z części wstępnej (1 minuta), w której to nagrywano głos odzywającego się naturalnie ptaka, oraz właściwej procedury eksperymentalnej (5 minut), w której to odtwarzano próbkę głosu eksperymentalnego i notowano zachowanie ptaka. Każdorazowo playback włączano w momencie aktywności wokalne testowanego osobnika oraz wyłączano 10 sekund po jego zamilknięciu. Ponowne włączenie playbacku następowało w momencie, gdy testowany ptak zaczął się odzywać. W konsekwencji długość odtwarzanego playbacku mogła wahać się od 10-u sekund do 5-u minut. Jednak to testowany ptak decydował, jak długo odtwarzany będzie playback. Zastosowana procedura eksperymentalna była identyczna z tą, opisaną w rozdziale III oraz IV.

## **Reakcja na playback i analiza statystyczna**

Do opisu reakcji testowanych samców na playback sąsiada i ptaka obcego, podobnie jak w rozdziałach III i IV, wykorzystano trzy dwumianowe zmienne zależne (przyjmujące wartość 0 lub 1) opisujące: (1) szybkość podejścia do głośnika, (2) czas spędzony w

poblizu głośnika oraz (3) fizyczny atak głośnika. We wszystkich przypadkach wartość zmiennej równa 1 oznaczała odpowiednio: (1) szybsze podejście do głośnika, (2) większą ilość czasu spędzonego w poblizu głośnika oraz (3) częstsze ataki głośnika. Zachowanie testowanych ptaków podczas sparowanych eksperymentów z playbackiem analizowano przy użyciu uogólnionych równań estymujących [*ang.* Generalized Estimating Equations]. We wszystkich modelach jako czynniki uwzględniono: wariant eksperymentu (W1 – naturalny głos sąsiada oraz zmodyfikowany głos sąsiada o częstotliwościach formantów zgodnych z ptakiem obcym; W2 – naturalny głos ptaka obcego oraz zmodyfikowany głos ptaka obcego o częstotliwościach formantów zgodnych z sąsiadem), zabieg (S – playback sąsiada; O – playback ptaka obcego), kolejność zabiegów (SP – pierwszy playback sąsiada; OP – pierwszy playback obcego). Dane dopasowano rozkładem dwumianowym z funkcją łączenia typu logit. Przetestowano wszystkie możliwe kombinacje czynników, włączając interakcje drugiego stopnia pomiędzy czynnikami. Najlepszy model dla każdej zmiennej zależnej został wybrany w oparciu o kryteria informacyjne: QIC – do wyboru najlepszej macierzy korelacji oraz QICC – do wyboru najlepszego zbioru predyktorów (Burnham & Anderson 2002). Wyraz wolny był uwzględniony we wszystkich modelach. Ostatecznie zaprezentowano po jednym najlepszym modelu dla każdej zmiennej zależnej. Wszystkie analizy statystyczne zostały wykonane w programie IBM SPSS Statistics 21. Wszystkie podane wartości *P* są wartościami dwustronnymi.

## WYNIKI

Przetestowano 53 samce derkacza, by sprawdzić czy ptaki wykorzystują częstotliwości formantów do rozpoznawania znanych sąsiadów oraz nieznanymi ptaków obcych. Zabiegi eksperymentalne wykonano w dwóch wariantach (W1 i W2). Testowanym osobnikom, w losowej kolejności, odtwarzano próbki głosów eksperymentalnych znanych sąsiadów i nieznanymi ptaków obcych oraz obserwowano zachowanie ptaków.

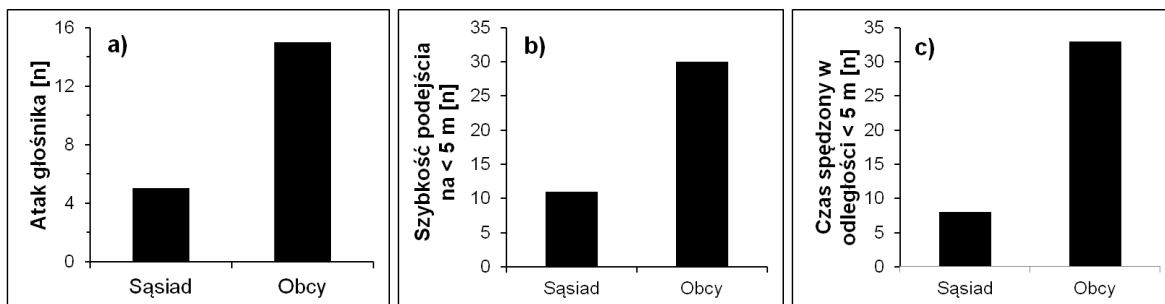
Podczas playbacku sąsiada 26 samców zbliżyło się do głośnika na odległość mniejszą niż 5 m. Spośród nich 7 ptaków zaatakowało głośnik. Podczas playbacku ptaka obcego 36 samców zbliżyło się do głośnika na mniej niż 5 m. Spośród nich 15 osobników zaatakowało głośnik. W oparciu o kryterium informacyjne wybrano po jednym najlepszym modelu dla każdej zmiennej zależnej: (1) częstości ataków głośnika, (2) szybkości

podejścia na mniej niż 5 m do głośnika oraz (3) ilości czasu spędzonego w odległości mniejszej niż 5 m od głośnika. Uogólnione równania estymujące pokazały istotne statystycznie różnice w reakcji testowanych samców na playback sąsiada i ptaka obcego (Tabela 6.1). Podczas odtwarzania głosu ptaka obcego testowane samce częściej atakowały głośnik, podchodziły szybciej na odległość mniejszą niż 5 m do głośnika oraz spędzały więcej czasu w bezpośrednim sąsiedztwie głośnika (Tabela 6.1, Ryc. 8). We wszystkich modelach wariant zabiegu nie był istotny statystycznie. Kolejność zabiegu była istotna jedynie w przypadku modelu ze zmienną zależną atak głośnika. Oznacza to, iż ptaki chętniej atakowały głośnik podczas pierwszego zabiegu eksperymentalnego przeprowadzanego z danym samcem.

Tabela 6.1. Wyniki uogólnionych równań estymujących (GEE) pokazujące różnice w zachowaniu ptaków podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego.

Zmienna zależna	Atak głośnika			Szybkość podejścia na < 5 m do głośnika			Czas spędzony w odległości < 5 m od głośnika		
	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P	Wald $\chi^2$	df	P
Wyraz wolny	36,64	1	<0,001	13,68	1	<0,001	13,33	1	<0,001
Zabieg	4,08	1	0,043	7,83	1	0,005	13,70	1	<0,001
Kolejność	5,87	1	0,015	2,12	1	0,146	1,13	1	0,289
Wariant	0,01	1	0,913	0,13	1	0,721	0,13	1	0,791
QIC / QICC	96,28 / 96,26			131,25 / 131,25			121,45 / 121,46		

W modelach uwzględniono: zabieg (playback sąsiada i playback obcego), kolejność zabiegów (sąsiad pierwszy lub obcy pierwszy) oraz wariant zabiegu (W1 – naturalny głos sąsiada i głos sąsiada zmodyfikowany na ptaka obcego oraz W2 – naturalny głos ptaka obcego oraz głos ptaka obcego zmodyfikowany na sąsiada). Zmienne zależne są w skali dwumianowej (wartości 0 lub 1), gdzie 1 oznacza: częstsze ataki głośnika, szybsze podejście do głośnika, więcej czasu spędzonego w odległości mniejszej niż 5 m od głośnika. Statystyka Walda, wartości *P*, oraz kryteria informacyjne wyboru najlepszego modelu OIC i QICC są podane.



Rycina 8. Porównanie reakcji ptaków na playback sąsiada i ptaka obcego. Jedynie samce, które wykazały reakcje przynajmniej w jednym z zabiegów zostały uwzględnione. Ryciny przedstawiają liczbę samców: a) atakujących głośnik częściej podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego ( $n = 20$ ); b) podchodzących do głośnika szybciej podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego ( $n = 41$ ); c) spędzających więcej czasu w promieniu 5 m od głośnika podczas playbacku sąsiada i ptaka obcego ( $n = 41$ ).

## DYSKUSJA

Zastosowane podejście badawcze, w którym to manipulowano zaledwie jedną charakterystyką głosu, pozwoliło jednoznacznie stwierdzić czy częstotliwości formantów są odpowiedzialne za kodowanie informacji o tożsamości nadawcy. Niezależnie od tego, czy modyfikowany był głos sąsiada czy też ptaka obcego, reakcja na wtargnięcie nieznanego intruza była zawsze bardziej agresywna niż na wtargnięcie znanego sąsiada. Takie zachowanie ptaków było zgodne z „regułą drogiego wroga” (Fisher 1954). Dzięki możliwości rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych na podstawie głosu, samce derkacza ograniczają koszty obrony terytorium poprzez unikanie niepotrzebnych konfliktów ze znanymi sąsiadami. Akustyczne rozpoznawanie osobników w przypadku derkacza wydaje się być niezwykle istotne z biologicznego punktu widzenia. Gatunek ten bowiem zamieszkuje gęste, trawiaste środowiska i jest aktywny głosowo głównie nocą (Schäffer 1995; Green et al. 1997; Schäffer 1999; Berg & Gustafson 2007), co ogranicza możliwości efektywnego komunikowania się praktycznie wyłącznie do kanału dźwiękowego.

Przedstawione w niniejszym rozdziale wyniki w sposób eksperymentalny dowiodły, że samce derkacza są zdolne do percepcji częstotliwości formantów, oraz że częstotliwości formantów wykorzystywane są przez ten gatunek do rozpoznawania znanych sąsiadów i nieznanymi ptaków obcych. Są to niezwykle ważne informacje nie tylko w kontekście komunikacji dźwiękowej derkacza, lecz także w szerszym znaczeniu, dotyczącym całego

systemu akustycznej komunikacji u ptaków. Rola częstotliwości formantów w komunikacji dźwiękowej ptaków jak dotąd była badana sporadycznie (np.: Dooling et al. 1995; Fitch & Kelley 2000; Ohms et al. 2010a; Boeckle & Bugnya 2012; Jones & Witt 2012), chociaż u ssaków prezentowano formanty jako nośnik informacji o wielkości ciała (Taylor et al. 2010; Charlton et al. 2012), wieku (Reby & McComb 2003), płci (Briefer & McElligott 2011) czy też tożsamości nadawcy (Gamba et al. 2012). Według mojej wiedzy, przedstawione w niniejszym rozdziale wyniki są jednymi z zaledwie kilku badań, pokazującymi eksperymentalnie zdolność ptaków do percepcji informacji zawartej w częstotliwościach formantów oraz drugą pracą, po badaniach Fitcha i Kelleyego (2000), która prezentuje zdolność percepcji formantów u przedstawicieli rzędu żurawiowych.

Częstotliwości formantów są silnie związane z wielkością i kształtem kanału głosowego (Fant 1960). Charakterystyka ta jest więc niezmienna w ciągu dorosłego życia ptaka, a osobniki mają małe możliwości jej manipulacji, praktycznie jedynie poprzez wyciągnięcie szyi do anatomicznego maximum. Wykorzystanie częstotliwości formantów do akustycznego rozpoznawania osobników minimalizuje więc ryzyko oszustwa. Z tego też względu informację kodowaną w częstotliwościach formantów można uznać za wiarygodną wskazówkę dotyczącą tożsamości nadawcy (Bradbury & Vehrencamp 2011). Przedstawione w niniejszym rozdziale wyniki poniekąd wyznaczają nowy kierunek w badaniach nad akustycznym kodowaniem informacji o tożsamości nadawcy i wskazują potrzebę poznania funkcji częstotliwości formantów w akustycznej komunikacji u większej liczby gatunków ptaków.

## **PODSUMOWANIE**

Poniżej przedstawione zostały wyniki oraz najważniejsze wnioski badań zaprezentowanych w poszczególnych rozdziałach pracy.

## **ROZDZIAŁ I**

### **Makrogeograficzna zmienność głosu derkacza**

1. Pomiedzy europejskimi populacjami derkacza występują istotne różnice w charakterystykach głosu, opisujących długości sylab i interwałów oraz rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości. Nie obserwuje się natomiast różnic pod względem struktury pulsów w sylabach (PPD).
2. Różnice w charakterystykach głosu pomiędzy kolejnymi latami w obrębie populacji mogą mieć zbliżoną wielkość jak różnice międzypopulacyjne. Wskazuje to na dość dynamiczny proces kształtowania się makrogeograficznej zmienności głosu derkacza.
3. Różnice w charakterystykach głosu mają łagodne przejścia między populacjami oraz wzrastają wraz ze zwiększaniem odległości pomiędzy nimi. Wskazuje to na kształtowanie się zmienności głosu pod wpływem izolacji poprzez odległość dzielącą poszczególne populacje.
4. Mechanizm kształtowania się makrogeograficznej zmienności głosu derkacza może być wyjaśniony poprzez kilka hipotez: (1) hipotezę różnic genetycznych pomiędzy populacjami; (2) hipotezę wpływu środowiska na kształtowanie sygnału; hipotezę efektu ubocznego (3) jakości środowiska, (4) wielkości osobnika, (5) modelu dyspersji na zmienność głosu.

## **ROZDZIAŁ II**

### **Mikrogeograficzna zmienność głosu derkacza**

1. Mikrogeograficzna zmienność występuje na wszystkich spośród analizowanych poziomów organizacji głosu derkacza.
2. Przestrzenny wzorzec podobieństwa głosu pomiędzy najbliższymi sąsiadami i ptakami oddalonymi jest dość przypadkowy. Pod względem analizowanych parametrów głosu osobniki są bardziej podobne zarówno do najbliższych sąsiadów, jak również do ptaków oddalonych z lokalnej populacji lub nie obserwuje się istotnych różnic

pomiędzy tymi dwoma grupami. Sugeruje to, że różne poziomy organizacji głosu w toku ewolucji mogą być kształtowane niezależnie od siebie.

3. Podobieństwo niektórych charakterystyk głosu rośnie wraz ze zwiększaniem odległości między ptakami w jednej populacji, podczas gdy w innej maleje. Pokazuje to, iż odległość między ptakami nie odgrywa kluczowej roli w kształtowaniu zmienności głosu w skali lokalnej.
4. Zaobserwowany przestrzenny wzorzec nie pozwala na jednoznaczne stwierdzenie czy lokalna zmienność pełni jakąkolwiek biologiczną funkcję czy też jest jedynie ubocznym skutkiem przestrzennego rozmieszczenia odmiennie śpiewających samców.

### **ROZDZIAŁ III**

#### **Rozpoznawanie sąsiadów i ptaków obcych na podstawie głosu**

1. Samce derkacza rozpoznają znanych im sąsiadów i nieznaną ptaki obce na podstawie głosu. Zgodnie z regułą Fishera, reakcja w stosunku do nieznanego intruza jest bardziej agresywna niż w stosunku do znanego sąsiada. W ten sposób ptaki ograniczają koszty obrony terytorium.
2. Podczas wtargnięcia intruza samce derkacza akustycznie sygnalizują swoją agresję, niezależnie od typu intruza. Zmniejszają intensywność derkania, zwiększają rytm derkania oraz wydają piejące głosy. Wskazuje to na używanie głosu jako pierwszej linii obrony terytorium.

### **ROZDZIAŁ IV**

#### **Obecność indywidualnych charakterystyk głosu nie oznacza, że ptaki wykorzystują je do indywidualnego rozpoznawania osobników**

1. Samce derkacza nie wykorzystują struktury PPD do indywidualnego rozpoznawania osobników, lub PPD nie jest jedyną charakterystyką głosu wykorzystywaną w tym procesie.
2. Ze względu na dość małe bezwzględne różnice pomiędzy poszczególnymi PPD, struktura pulsów może kodować informację o przynależności gatunkowej nadawcy.
3. Pomimo, iż dana charakterystyka głosu posiada wysoki potencjał do indywidualnego kodowania, nie oznacza to wcale, że jest ona wykorzystywana przez ptaki do indywidualnego rozpoznawania osobników.

## **ROZDZIAŁ V**

### **Częstotliwości formantów pozwalają na identyfikację nadawcy ale są słabą wskazówką wielkości jego ciała**

1. Częstotliwości i dyspersja formantów są istotnie, ale słabo skorelowane z wielkością osobnika. Samce o dłuższej głowie wraz z dziobem odzywają się głosem o mniejszej dyspersji formantów oraz o niższych częstotliwościach czwartego i piątego formantu. Częstotliwości formantów nie są więc wiarygodną wskazówką wielkości ciała nadawcy.
2. Częstotliwości formantów posiadają duży potencjał do indywidualnego kodowania. Charakterystyka ta może być przydatna w monitoringu i cenzusie populacji derkacza, jak również może być wykorzystywana przez samce do indywidualnego rozpoznawania.

## **ROZDZIAŁ VI**

### **Samce derkacza wykorzystują częstotliwości formantów do rozpoznawania sąsiadów i ptaków obcych**

1. Samce derkacza potrafią odbierać informację, która jest kodowana w częstotliwościach formantów.
2. Częstotliwości formantów są wykorzystywane przez samce derkacza do rozpoznawania znanych sąsiadów i nieznanymi ptaków obcych. Pokazuje to, iż ta niezwykle słabo poznana wśród ptaków charakterystyka głosu może pełnić wyjątkowo ważną rolę w akustycznej komunikacji w tej gromadzie zwierząt.

## **FINANSOWANIE I ZEZWOLENIA NA PRZEPROWADZENIE BADAŃ**

Badania, których wyniki zaprezentowano w rozdziałach III, IV i VI zostały w całości sfinansowane z funduszy przeznaczonych na działalność statutową Zakładu Ekologii Behavioralnej.

Badania, których wyniki zaprezentowano w rozdziałach I, II i V zostały sfinansowane z funduszy przeznaczonych na działalność statutową Zakładu Ekologii Behavioralnej oraz ze środków przyznanych przez Dziekana Wydziału Biologii, Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu (GDWB-02/2011).

Cała procedura eksperymentalna przeprowadzona została zgodnie z wytycznymi dotyczącymi postępowania ze zwierzętami w badaniach behawioralnych, opublikowanymi w *Animal Behaviour* (2012, 83, 301–309). Badania przeprowadzono respektując przepisy prawne obowiązujące na terenie Polski, Norwegii, Francji i Czech. Badania zostały zatwierdzone przez Lokalną Komisję Etyczną w Poznaniu (decyzja numer 31/2011). Na ich przeprowadzenie uzyskano wymagane zezwolenia Generalnego Dyrektora Ochrony Środowiska w Polsce (numer zezwolenia DOP-OZGIZ.6401.03.190.2011.dl) oraz Ministerstwa Ochrony Środowiska w Republice Czech (numer pozwolenia 00259/OH/2012). Badania na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego przeprowadzono w oparciu o wcześniejszą zgodę Dyrektora Parku na ich przeprowadzenie.

## **PODZIĘKOWANIA**

**Tomaszowi Osiejukowi** za pomoc i wsparcie na każdym etapie powstawania tej pracy, stworzenie odpowiednich warunków oraz dużą elastyczność i wyrozumiałość co do sposobu i miejsca wykonywania badań.

**Pawłowi Rękowi** za cenne uwagi oraz pomoc w pracach terenowych.

**Bogumile Olech** za pomoc w organizacji badań na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego i w Dolinie Górnego Nurca oraz za cenne uwagi i komentarze.

**Luci Turcokovej, Youanowi Fourcade, Gunvarovi Mikkelsenowi, Thorsteinowi Holtskog, Sylwestrowi Solaniukowi, Krzysztofowi Jurczakowi, Halszce Łożyńskiej** za pomoc w pracach terenowych.

**Agnieszce Czujkowskiej i Andrzejowi Kruszewiczowi** za udostępnienie martwego derkacza do wykonania zdjęć rentgenowskich.

**Sveinowi Dale i Terezie Petruskovej** za cenne uwagi dotyczące niektórych części pracy.

## BIBLIOGRAFIA

- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Aubin T. & Jouventin P. 1998. Cocktail-Party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **265**: 1665 – 1673.
- Aubin T., Jouventin P. & Hildebrand C. 2000. Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **267**: 1081 – 1087.
- Aubin T., Mathevon N., Staszewski V. & Boulinier T. 2007. Acoustic communication in the Kittiwake *Rissa tridactyla*: Potential cues for sexual and individual signatures in long calls. *Polar Biology* **30**: 1027 – 1033.
- Appleby B. M. & Redpath S. M. 1997. Variation in the male territorial hoot of the Tawny Owl *Strix aluco* in three English populations. *Ibis* **139**: 152 – 158.
- Baker K. 1993. *Identification Guide to European Non-Passerines: BTO Guide 24*. British Trust for Ornithology, Thetford.
- Ballentine B., Searcy W. A. & Nowicki S. 2008. Reliable aggressive signaling in swamp sparrows. *Animal Behaviour* **75**: 693 – 703.
- Balsby T. J. S. & Dabelsteen T. 2001. The meaning of song repertoire size and song length to male whitethroats *Sylvia communis*. *Behavioral Processes* **56**: 75 – 84.
- Beecher M. D. & Brenowitz E. A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 143 – 149.
- Berg A. & Gustafson T. 2007. Meadow management and occurrence of corncrake *Crex crex*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **120**: 139 – 144.
- Berg A. & Hiron M. 2012. Occurrence of Corncrakes *Crex crex* in mosaic farmland landscapes in south-central Sweden - Effects of habitat and landscape structure. *Bird Conservation International* **22**: 234 – 245.
- Beyer H. L. 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. Dostępne na stronie internetowej <http://www.spatial ecology.com/htools>.
- Bjerke T. K. & Bjerke T. H. 1981. Song dialects in the redwing, *Turdus iliacus*. *Ornis scandinavica* **12**: 40 – 50.
- Boeckle M. & Bugnyar T. 2012. Long-Term Memory for Affiliates in Ravens. *Current Biology* **22**: 801 – 806.

- Boersma P. & Weenink D. 2012. *Praat: doing phonetics by computer*. Dostępne na stronie internetowej <http://www.praat.org/>.
- Bradbury J. W. & Vehrencamp S. L. 2011. *Principles of Animal Communication*. 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Brenowitz E. A. 1991. Evolution of the vocal control system in the avian brain. *Seminars in Neuroscience* **3**: 339 – 407.
- Bretagnolle V. 1996. Acoustic communication in a group of nonpasserine birds, the petrels. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (ed. by D.E. Kroodsma & E.H. Miller), pp. 160–177. Cornell University Press, Ithaca.
- Bretagnolle V. & Genevois F. 1997. Geographic variation in the call of the blue petrel: effects of sex and geographical scale. *Condor* **99**: 985 – 989.
- Briefer E., Aubin T., Lehongre K. & Rybak F. 2008a. How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* **211**: 317 – 326.
- Briefer E. & McElligott A. G. 2011. Indicators of age, body size and sex in goat kid calls revealed using the source-filter theory. *Applied Animal Behaviour Science* **133**: 175 – 185.
- Briefer E., Rybak F., & Aubin T. 2008b. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour* **76**: 1319 – 1325.
- Brown J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* **76**: 160 – 169.
- Brumfield R. T. 2005. Mitochondrial variation in Bolivian populations of the variable antshrike (*Thamnophilus caerulescens*). *The Auk* **122**: 414 – 432.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York: Springer.
- Budka M., Ręk P., Osiejuk T. & Jurczak K. 2012. Zagęszczenie samców derkacza *Crex crex* na wybranych powierzchniach w Polsce. *Ornis Polonica* **53**: 156 – 174.
- Caizergues A., Rätti O., Helle P., Rotelli L., Ellison L. & Rasplus J-Y. 2003. Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes. *Molecular Ecology* **12**: 2297 – 2305.

- Catchpole C. K. & Slater P. J. B. 2008. *Bird song. Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Charlton B. D., Reby D. & McComb K. 2005. Female perception of size-related formant shifts in red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Behaviour* **74**: 707 – 714 .
- Charlton B. D., Ellis W. A. H., Larkin R. & Fitch W. T. 2012. Perception of size-related formant information in male koalas (*Phascolarctos cinereus*). *Animal Cognition* **15**: 999 – 1006.
- Charrier I., Bloomfield L. L. & Sturdy C. B. 2004. Note types and coding in parid vocalizations. I: The chick-a-dee call of the black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Canadian Journal of Zoology* **82**: 769 – 779.
- Charrier I., Jouventin P., Mathevon N. & Aubin T. 2001. Individual identity coding depends on call type in the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Polar Biology* **24**: 378 – 382.
- Clark J. A., Boersma P. D. & Olmsted D. M. 2006. Name that tune: call discrimination and individual recognition in Magellanic penguins. *Animal Behaviour* **72**: 1141 – 1148.
- Cosens S. E. & Falls J. B. 1984. A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **15**: 161 – 170.
- Cramp S. & Simmons K. E. L. 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, Vol.2. Oxford University Press, Oxford.
- Davis M. S. 1987. Acoustically mediated neighbor recognition in the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**: 185 – 190.
- Delport W., Kemp A. C. & Ferguson J. W. H. 2002. Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis* **144**: 30 – 39.
- van Dongen W. F. D. & Mulder R. A. 2006. Habitat density, song structure and dialects in the Madagascar paradise flycatcher *Terpsiphone mutata*. *Journal of Avian Biology* **37**: 349 – 356.
- Dooling R. J., Best C. T. & Brown S. D. 1995. Discrimination of synthetic full-formant and sinewave /ra-la/ continua by budgerigars (*Melopsittacus undulates*) and zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of the Acoustical Society of America* **97**: 1839 – 1846.

- Dooling R. J., Lohr B. & Dent M. L. 2000. Hearing in birds and reptiles. *Comparative Hearing: Birds and Reptiles* (ed. by R. J. Dooling, R. R. Fay & A. N. Popper), pp. 308 – 359. New York: Springer-Verlag.
- Dooling R. 2004. Audition: can birds hear everything they sing? *Nature's Music: The Science of Birdsong*. (ed. by P. Marler & H. Slabbekoorn), pp. 209 – 228. CA Academic Press, San Diego.
- Dragonetti M. 2007. Individuality in scops owl *Otus scopus* vocalisation. *Bioacoustics* **16**: 147 – 172.
- DuBois A. L., Nowicki S., Searcy W. A. 2009. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology Letters* **5**: 163 – 165.
- Falls J. B. 1982. Individual recognition by sound in birds. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. (ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 237 – 278. Academic Press, New York.
- Falls J. B. & McNicholl M. K. 1979. Neighbor-stranger discrimination by song in male blue grouse. *Canadian Journal of Zoology* **57**: 457 – 462.
- Fant G. 1960. *Acoustic theory of speech production*. The Hague (The Netherlands): Moutton.
- Fitch W. T. 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of the Acoustical Society of America* **102**: 1213 – 1222.
- Fitch W. T. 1999. Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *Journal of Zoology* **248**: 31 – 48.
- Fitch W. T. 2000a. The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cineradiographic observations of vocalizing animals. *Phonetica* **57**: 205 – 218.
- Fitch W. T. 2000b. Skull dimensions in relation to body size in nonhuman primates: the causal bases for acoustic allometry. *Zoology* **103**: 40 – 58.
- Fitch W. T. 2006. Production of Vocalizations in Mammals. *Encyclopedia of Language and Linguistics*. (ed. by K. Brown), pp. 115 – 121. Elsevier, Oxford.
- Fitch W. T. & Kelley J. P. 2000. Perception of Vocal Tract Resonances by Whooping Cranes *Grus americana*. *Ethology* **106**: 559 – 574.
- Fitch W. T. & Reby D. 2001. The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **268**: 1669 – 1675.

- Fisher J. 1954. Evolution and bird sociality. *Evolution as a Process*. (ed. by J. Huxley, H. C. Hardy & E. B. Ford), pp. 71 – 83. Allen and Unwin Press, London.
- Fletcher N. H. 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. *Journal of the Acoustical Society of America* **115**: 2234 – 2238.
- Galeotti P. R., Appleby N. M. & Redpath S. M. 1996. Macro and microgeographical variations in the ‘hoot’ of Italian and English tawny owls (*Strix aluco*). *Italian Journal of Zoology* **63**: 57 – 64.
- Gamba M., Colombo C. & Giacoma C. 2012. Acoustic cues to caller identity in lemurs: a case study. *Journal of Ethology* **30**: 191 – 196.
- Garamszegi L. Z., Heylen D., Møller A. P., Eens M. & de Lope F. 2005. Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology* **16**: 580 – 591.
- Ghazanfar A. A. & Rendall D. 2008. Evolution of human vocal production. *Current Biology* **18**: 457 – 460.
- Gonzalez C. & Ornelas J. F. 2005. Song structure and microgeographic song variation in wedge-tailed sabrewings (*Campylopterus curvipennis*) in Veracruz, Mexico. *The Auk* **122**: 593 – 607.
- Grava T., Mathevon N., Place E. & Balluet P. 2008. Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis* **150**: 279 – 287.
- Green R. E. 1999. Survival and dispersal of male Corncrakes *Crex crex* in a threatened population. *Bird Study* **46**: 218 – 229.
- Green E. R., Rocamora G. & Schäffer N. 1997. Populations, ecology and threats to the Corncrake *Crex crex* in Europe. *Vogelwelt* **118**: 117 – 134.
- Green R. E., Stowe T. J. 1993. The decline of the Corncrake *Crex crex* in Britain and Ireland in relation to habitat change. *Journal of Applied Ecology* **30**: 689 – 695.
- Griessmann B. & Naguib M. 2002. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implications for Communication. *Ethology* **108**: 377 – 387.
- Grimes L. G. 1974. Dialects and geographical variation in the song of the splendid sunbird *Nectarinia coccinigaster*. *Ibis* **116**: 314 – 329.
- Hansen P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* **27**: 1270 – 1271.

- Harbison H., Nelson D. A. & Hahn T. P. 1999. Long-term persistence of song dialects in the mountain White-crowned sparrow. *The Condor* **101**: 133 – 148.
- Hardouin L. A., Tabel P. & Bretagnolle V. 2006. Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour* **72**: 105–112.
- Harrison S. & Hastings A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 180 – 183.
- Hienz R. D., Sachs M. B. & Sinnott J. M. 1981. Discrimination of steady-state vowels by blackbirds and pigeons. *Journal of the Acoustical Society of America* **70**: 699 – 706.
- Holm S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* **6**: 65 – 70.
- Hoodless A. N., Inglis J. G. & Doucet J. P. 2008. Vocal individuality in the roding calls of Woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis* **150**: 80 – 89.
- Hyman J. & Hughes M. 2006. Territory owners discriminate between aggressive and nonaggressive neighbours. *Animal Behaviour* **72**: 209 – 215.
- Ippi S., Vásquez R. A., van Dongen W. F. D. & Lazzoni I. 2011. Geographical variation in the vocalizations of the suboscine Thorn-tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda*. *Ibis* **153**: 789 – 805.
- Isler M. L., Isler P. R. & Brumfield R. T. 2005. Clinal variation in vocalizations of an antbirds (*Thamnophilidae*) and implications for defining species limits. *Auk* **122**: 433 – 444.
- Jadwiszczak P. 2009. Rndom Pro 3.14. Software for classical and computer-intensive statistics available free from the New Rndom Site (<http://pjadw.tripod.com>).
- Jones M. R. & Witt C. C. 2012. Utility of vocal formant spacing for monitoring sandhill crane subspecies. *Wildlife Society Bulletin* **36**: 46 – 53.
- Jouventin P. & Aubin T. 2002. Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour* **64**: 747 – 757.
- Jouventin P., Aubin T. & Lengagne T. 1999. Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour* **57**: 1175 – 1183.
- Keiss O., Granats J. & Mednis A. 2004 Use of biometrical data to study Corncrake *Crex crex* population in Latvia. *Acta Universitatis Latviensis ser. Biology* **676**: 119 – 126.

- Kipper S., Mundry R., Hulstsch H. & Todt D. 2004. Long-term persistence of performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour* **141**: 371 – 390.
- Krebs J. R. 1977. Song and territory in the great tit *Parus major*. *Evolutionary Ecology*. (ed. by B. Stonehouse & C. Perrins), pp. 47 – 64. Macmillan, London.
- Kroodsma D. E. 1989. Suggested experimental designs for song playbacks. *Animal Behaviour* **37**: 600 – 609.
- Kroodsma D. E., Byers B. E., Goodale E., Johnson S. & Liu W-C. 2001. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Animal Behaviour* **61**: 1029 – 1033.
- Kroodsma D. E. & Parker L. D. 1977. Vocal virtuosity in the brown thrasher. *Auk* **94**: 783 – 785.
- Lachlan R. F. & Slater P. J. B. 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? *Animal Behaviour* **65**: 957 – 969.
- Laiolo P., Serrano D., Tella J. L., Carrete M., Lopez G. & Navarro C. 2007. Distress calls reflects poxvirus infection in lesser short-toed lark *Calandrella rufescens*. *Behavioral Ecology* **18**: 507 – 512.
- Laiolo P. & Tella J. L. 2005. Habitat fragmentation affects cultural transmission: patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology* **42**: 1183 – 1193.
- Laje R. & Mindlin G. B. 2005. Modeling source-source and source-filter acoustic interaction in birdsong. *Physical Review E* **72**: 036218.
- Lambrechts M. M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 305 – 320. Cornell University Press, Ithaca.
- Lambrechts M. M. & Dhondt A. A. 1995. Individual voice discrimination in birds. *Current Ornithology* **12**: 115 – 139.
- Leader N., Geffen E., Mokady O. & Yom-Tov Y. 2008. Song dialects do not restrict gene flow in an urban population of the orange-tufted sunbird, *Nectarina osea*. *Behavior Ecology and Sociobiology* **62**: 1299 – 1305.
- Leader N., Wright J. & Yom-Tov Y. 2000. Microgeographic song dialects in the orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea*). *Behaviour* **137**: 1613 – 1627.

- Lein M. R. 2008. Song variation in buff-breasted flycatchers (*Empidonax fulvifrons*). *The Wilson Journal of Ornithology* **120**: 256 – 267.
- Leiser J. K. 2003. When are neighbours ‘dear enemies’ and when are they not? The responses of territorial male variegated pupfish, *Cyprinodon variegatus*, to neighbours, strangers and heterospecifics. *Animal Behaviour* **65**: 453 – 462.
- Lengagne T., Lauga J. & Jouventin P. 1997. A method of independent time and frequency decomposition of bioacoustics signals: inter-individual recognition in four species of penguins. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **320**: 885 – 891.
- Lessells C. M., Rowe C. L. & McGregor P. K. Individual and sex differences in the provisioning calls of European bee-eaters. *Animal Behaviour* **49**: 244 – 247.
- Lieberman P. & Blumstein S. E. 1988. *Speech Physiology, Speech Perception, and Acoustic Phonetics*. Cambridge U.P., New York.
- Lovell S. F. & Lein M. R. 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a subsongbird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology* **15**: 799 – 804.
- Lovell S. F. & Lein M. R. 2005. Individual recognition of neighbors by song in a subsongbird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57**: 623 – 630.
- Lovell S. F. & Lein M. R. 2013. Geographical variation in songs of a subsongbird passerine, the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*). *Wilson Journal of Ornithology* **125**: 15 – 23.
- Mackin W. A. 2005. Neighbor-stranger discrimination in Audubon’s shearwater (*Puffinus l. lherminieri*) explained by a “real enemy” effect. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**: 326 – 332.
- Mager J. N., Walcott C. & Evers D. 2007. Macrogeographic variation in the body size and territorial vocalizations of male common loons (*Gavia immer*). *Waterbirds* **30**: 64 – 67.
- Mager J. N., Walcott C. & Piper W. H. 2010. Common Loons can differentiate yodels of neighboring and non-neighboring conspecifics. *Journal of Field Ornithology* **81**: 392 – 401.
- McElligott A. G., Birrer M. & Vannoni E. 2006. Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies. *Journal of Zoology* **270**: 340 – 345.

- Mennill D. J., Ratcliffe L. M. & Boag P. T. 2002. Female eavesdropping on male contests in songbirds. *Science* **296**: 873.
- Mikkelsen G., Dale S., Holtskog T., Budka M. & Osiejuk T. S. 2013. Can individually characteristic calls be used to identify long-distance movements of Corncrakes *Crex crex*? *Journal of Ornithology* **in press**. DOI: 10.1007/s10336-013-0939-2.
- Miller H. J. 2004. Tobler's First Law and Spatial Analysis. *Annals of the Association of American Geographers* **94**: 284 – 289.
- Morton E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* **109**: 17 – 34.
- Mundinger P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 147 – 208. Cornell University Press, Ithaca.
- Mundry R. & Sommer C. 2007. Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Animal Behaviour* **74**: 965 – 976.
- Naguib M. & Wiley R. H. 2001. Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour* **62**: 825 – 837.
- Nelson D. A., Khanna H. & Marler P. 2001. Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour* **138**: 1137 – 1160.
- Nelson B. S., Beckers G. J. L. & Suthers R. A. 2004. Vocal tract filtering and sound radiation in a songbird. *The Journal of Experimental Biology* **208**: 297 – 308.
- Nicholls J. A. & Goldizen A. W. 2006. Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* **75**: 549 – 558.
- Nottebohm F. 1969. The song of the Chingolo (*Zonotrichia capensis*) in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *Condor* **71**: 299 – 315.
- Ohms V. R., Gill A., Heijningen C. A. A., Beckers G. J. L. & Cate C. T. 2010a. Zebra finches exhibit speaker-independent phonetic perception of human speech. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **277**: 1003–1009.
- Ohms V. R., Snelderwaard P. C., ten Cate C. & Beckers G. J. L. 2010b. Vocal tract articulation in Zebra Finches. *PLOS ONE* **5**: e11923.

- Odom K. J. & Mennill D. J. 2012. Inconsistent geographic variation in the calls and duets of barred owls (*Strix varia*) across an area of genetic introgression. *The Auk* **129**: 387 – 298.
- Osiejuk T. S. 2011. The song of the Cinnamon-breasted Bunting, *Emberiza tahapisi*, in the Bamenda Highlands (NW Cameroon). *Journal of Ornithology* **152**: 651 – 659.
- Osiejuk T. S. & Olech B. 2004. Amplitude spectra of Corncrake calls: what do they signalise? *Animal Biology* **54**: 207 – 220.
- Osiejuk T. S., Olech B., Ratyńska K., Owskiński A. & Gromadzka-Ostrowska J. 2004. Effect of season, plasma testosterone and body size on corncrake (*Crex crex*) call rhythm. *Annales Zoologici Fennici* **41**: 647 – 659.
- Otter K., McGregor P. K., Terry A. M. R., Burford F. R. L., Peake T. M. & Dabelsteen T. 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **266**: 1305 – 1309.
- Oyler-McCance S. J., Kahn N. W., Burnham K. P., Braun C. E. & Quinn T. W. 1999. A population genetic comparison of large- and small-bodied sage grouse in Colorado using microsatellite and mitochondrial DNA markers. *Molecular Ecology* **8**: 1457 – 1465.
- Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J. & Gregory R. D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* **67**: 518 – 536.
- Patel R., Mulder R. A. & Cardoso G. C. 2010. What makes vocalisation frequency an unreliable signal of body size in birds? A study on black swans. *Ethology* **116**: 554 – 563.
- Peake T. M. & McGregor P. K. 1999. Geographical variation in the vocalization of the corncrake *Crex crex*. *Ethology Ecology & Evolution* **11**: 123 – 137.
- Peake T. M. & McGregor P. K. 2001. Corncrake *Crex crex* census estimates: a conservation application of vocal individuality. *Animal Biodiversity and Conservation* **24**: 81 – 90.
- Peake T. M., McGregor P. K., Smith K. W., Tyler G., Gilbert G. & Green R. E. 1998. Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalization. *Ibis* **140**: 120 – 127.
- Peters S., Searcy W. A., Beecher M. D. & Nowicki S. 2000. Geographic variation in the organization of song sparrow repertoires. *The Auk* **117**: 936 – 942.

- Petrusková T., Osiejuk T. S. & Petrusek A. 2010. Geographic variation in songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. *The Auk* **127**: 274 – 282.
- Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* **409**: 185 – 188.
- Podos J. & Warren P. S. 2007. The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. *Advances in the Study of Behavior* **37**: 403 – 458.
- Potvin D. A., Parris K. M. & Mulder R. A. 2013. Limited genetic differentiation between acoustically divergent populations of urban and rural silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Evolutionary Ecology* **27**: 381 – 391.
- Radford A. N. 2005. Group-specific vocal signatures and neighbour-stranger discrimination in the cooperatively breeding green woodhoopoe. *Animal Behaviour* **70**: 1227 – 1234.
- Reby D. & McComb K. 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* **65**: 519 – 530.
- Rebbeck M., Corrick R., Eaglestone B. & Stainton C. 2001. Recognition of individual European Nightjars *Caprimulgus europaeus* from their song. *Ibis* **143**: 468 – 475.
- Reid J. M., Arcese P., Cassidy A. L. E. V., Hiebert S. M. & Smith J. N. M. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* **68**: 1055 – 1063.
- Ręk P. & Osiejuk T. S. 2010. Sophistication and simplicity: conventional communication in a rudimentary system. *Behavioral Ecology* **21**: 1203 – 1210.
- Ręk P. & Osiejuk T. S. 2011a. No male identity information loss during call propagation through dense vegetation: The case of the corncrake. *Behavioural Processes* **86**: 323 – 328.
- Ręk P. & Osiejuk T. S. 2011b. Non-passerine bird produces soft calls and pays retaliation cost. *Behavioral Ecology* **22**: 657 – 662.
- Ręk P. & Osiejuk T. S. 2013. Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. *Behavioral Ecology*, **in press**. DOI: 10.1093/beheco/ars196.
- Ręk P. 2013. Corncrake males acquire new signal meanings during aggressive interactions. *Animal Behaviour* DOI: 10.1016/j.anbehav.2013.05.042.

- Riede T., Beckers G. J. L., Blevins W. & Suthers R. A. 2004. Inflation of the esophagus and vocal filtering in ring doves. *The Journal of Experimental Biology* **207**: 4025 – 4036.
- Ríos-Chelén A. A. & Garcia C. M. 2007. Responses of a sub-oscine bird during playback: Effects of different song variants and breeding period. *Behavioural Processes* **74**: 319 – 325.
- Schäffer N. 1995. Calling behaviour and functions of calls in the Corncrake *Crex crex*. *Vogelwelt* **116**: 141 – 151.
- Schäffer N. 1999. Habitatwahl und Partnerschaftssystem von Tüpfelralle *Porzana porzana* und Wachtelkönig *Crex crex*. *Ökologie der Vögel* **21**: 1 – 267.
- Schäffer N. & Green R. E. 2001. The Global Status of the Corncrake. *RSPB Conservation Review* **13**: 18 – 24.
- Schneider R., Kuhn H-J. & Kelemen G. 1967. Der Larynx des männlichen *Hypsignathus monstrosus* Allen, 1861 (*Pteropodidae*, *Megachiroptera*, *Mammlaia*). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **175**: 1 – 53.
- Searby A., Jouventin P. & Aubin T. 2004. Acoustic recognition in macaroni penguins: an original signature system. *Animal Behaviour* **67**: 615 – 625.
- Searcy W. A. & Nowicki S. 2005. *The evolution of animal communication : reliability and deception in signaling systems*. *Monographs in behavior and ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Searcy W. A. & Yasukawa K. 1996. Song and female choice. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. (ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 454 – 473. Cornell University Press, New York.
- Skierczyński M., Czarnecka M. K. & Osiejuk T. S. 2007. Neighbour-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *Journal of Avian Biology* **38**: 415 – 420.
- Skliba J. & Fuchs R. 2004. Male Corncrakes *Crex crex* extend their home ranges by visiting the territories of neighbouring. *Bird Study* **51**: 113 – 118.
- Slabbekoorn H. & Smith T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **29**: 493 – 503.

- Sosa-López J. R., Mennill D. J. & Navarro-Sigüenza A. G. 2013. Geographic variation and the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*. *Journal of Avian Biology* **44**: 27 – 38.
- Specht R. 2007. Avisoft-SASLab Pro ver. 4.39. Sound analysis and synthesis software. Avisoft Bioacustics, Berlin, Germany.
- Sprau P., Roth T., Schmidt R., Amrhein V. & Naguib M. 2010. Communication across territory boundaries: distance-dependent responses in nightingales. *Behavioral Ecology* **21**: 1011 – 1017.
- Stoddard P. K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. (ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller). Cornell University Press, Ithaca.
- Suthers R. A. 1994. Variable asymmetry and resonance in the avian vocal tract: a structural basis for individually distinct vocalizations. *Journal of Comparative Physiology A* **175**: 457 – 66.
- Taylor A. M. & Reby D. 2010. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communications research. *Journal of Zoology* **280**: 221 – 236.
- Taylor A. M., Reby D. & McComb K. 2010. Size communication in domestic dog, *Canis familiaris*, growls. *Animal Behaviour* **79**: 2015 – 210.
- Temeles E. J. 1990. Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**: 57 – 63.
- Temeles E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? *Animal Behaviour* **47**: 339 – 350.
- Terry A. M. R. & McGregor P. K. 2002. Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations: the role of neural networks. *Animal Conservation* **5**: 103 – 111.
- Terry A. M. R., Peake T. M. & McGregor P. K. 2005. The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology* **2**: 10.
- Titze I. R. 1994. *Principles of voice production*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall.
- Tomiałojć L. & Stawarczyk T. 2003. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. PTPP „pro Natura”, Wrocław.

- Trainer J. M. & Parsons R. J. 2001. Uniformity of long-tailed Manakin songs from three localities in Costa Rica. *Wilson Bulletin* **113**: 431 – 434.
- Tyler G., Gilbert G. & McGregor P. K. 1994. Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of field ornithology* **65**: 335 – 348.
- Tyler G. A. & Green R. E. 1996. The incidence of nocturnal song by male Corncrakes *Crex crex* is reduced during pairing. *Bird Study* **43**: 214 – 219.
- Walcott C., Mager J. N. & Pippner W. 2006. Changing territories, changing tunes: males loons, *Gavia immer* change their vocalisations when they change territories. *Animal Behaviour* **71**: 673 – 683.
- Warren P. S., Katti M., Ermann M. & Brazel A. 2006. Urban bioacoustics: It's not just noise. *Animal Behaviour* **71**: 491 – 502.
- Wei M., Lloyd H. & Zhang Y. 2011. Neighbour-stranger discrimination by Yellow-bellied Tit *Parus venustulus*: evidence for the “dear-enemy” effect. *Journal of Ornithology* **152**: 431 – 438.
- Wilk T., Jujka M., Krogulec J. & Chylarecki P. 2010. Important Bird Areas of international importance in Poland. OTOP, Marki.
- Wilson D. R. & Mennill D. J. 2010. Black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*, can use individually distinctive songs to discriminate among conspecifics. *Animal Behaviour* **79**: 1267 – 1275.
- Wilson P. L. & Vehrencamp S. L. 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour* **62**: 1197 – 1205.