

Prof. dr hab. Jerzy Bańbura
Katedra Zoologii Doświadczalnej
i Biologii Ewolucyjnej
Uniwersytet Łódzki
ul. Banacha 12/16
90-237 Łódź

**Recenzja rozprawy doktorskiej mgr Amie Wheeldon pt.
„Functions of calls in a tropical duetting bird species, the Yellow-
breasted boubou (*Laniarius atroflavus*)“**

Rozprawa doktorska mgr Amie Wheeldon została wykonana pod kierunkiem prof. dr. hab. Tomasza Osiejuka z Zakładu Ekologii Behawioralnej UAM. Rozprawa ma postać jednolitego manuskryptu-monografii w języku angielskim o klasycznym układzie, liczącego 110 stron druku.

Problematyka rozprawy obejmuje ekologiczno-behawioralne aspekty wokalizacji ptaków wróblowych na przykładzie gatunku charakteryzującego się występowaniem skoordynowanego śpiewu samców i samic w duecie. Takie duety są stosunkowo częste u ptaków regionów tropikalnych, a rzadkie w strefie umiarkowanej. Doktorantka przeprowadziła badania nad umiejętnie dobranym gatunkiem, jakim jest dzierzyk żółto brzuchy *Laniarius atroflavus*. Jest to gatunek endemiczny w górskich lasach Kamerunu i południowej Nigerii. Badania terenowe były prowadzone w Kamerunie.

Śpiew samców i samic ptaków w duecie ma z pewnością różne funkcje sygnalizacyjne, uczestniczące w integracji zachowań pary rozrodczej, jak i w relacjach z innymi parami/osobnikami tego samego gatunku. Wokalizacja współwystępujących gatunków wpisuje się łącznie w krajobraz dźwiękowy całego ugrupowania – w sieć komunikacyjną. Na występowanie śpiewu duetowego u dzierzyków, które obecna systematyka zalicza do liczącej ok. 50 gatunków rodziny Malaconotidae, zwrócono uwagę już kilkadziesiąt lat temu. Niektóre gatunki były przedmiotem szczegółowych badań, jednak o dzierzyku żółto brzuchym wciąż niewiele wiadomo.

Bardzo roztropnie Doktorantka zaczęła swoje badania od eksploracji naturalnej aktywności głosowej dzierzyków żółto brzuchych. Następnie, przy pomocy eksperymentów z odtwarzaniem nagranych głosów solowych samców i samic oraz duetów naśladowała wtargnięcie obcych osobników na terytorium wytypowanych par. Ponadto, Doktorantka

zbadala także właściwości propagacyjne różnych rodzajów wokalizacji dzierzyków w różnych typach siedliska.

Domyślam się, że niemałym wyzwaniem dla Doktorantki było prowadzenie badań terenowych w warunkach Afryki Zachodniej. Jednak projekt doktorski wymagał od Amie Wheeldon przede wszystkim opanowania całego warsztatu pracy z nagraniami wokalizacji, edycji nagrań, tworzenia nagrań do eksperymentów, aż do rejestracji i opracowania odpowiedzi dźwiękowej stymulowanych eksperymentalnie par. Ważnym elementem do opanowania był jakościowy i ilościowy opis wokalizacji, zarówno w funkcji zmiennych objaśnianych, jak i objaśniających. To umożliwiło analizę statystyczną dla wykrycia wzorca organizacji wokalizacji dzierzyka oraz dla testowania wpływu efektów eksperymentalnych.

Główne rezultaty dysertacji to pełna charakterystyka wokalizacji dzierzyków żółto brzuchych, ich słyszalności (degradacja) w różnych warunkach środowiskowych oraz, przede wszystkim, wnioski dotyczące funkcji duetów wokalnych par.

Ocena części pracy

WSTĘP dostarcza dobrego tła dla całej dysertacji poprzez zwięzły, ale dokładny przegląd wiedzy o śpiewie ptaków, komunikacji akustycznej oraz funkcji różnych rodzajów wokalizacji. Te najogólniejsze zagadnienia doprowadziły do syntetycznego przedstawienia wiedzy o duetach wokalnych i, ostatecznie, do bioakustyki dzierzyków Moloconotidae i do sprecyzowania celów pracy. Oceniam WSTĘP jako tekst bardzo dobrze wprowadzający w podstawowe zagadnienia analizowane w pracy.

Drobne pomyłki, jakie znalazłem we WSTĘPIE nie zmieniają wysokiej oceny. Po pierwsze łacińska nazwa pierwiosnka to oczywiście *Phylloscopus collybita*, a nie *Fringilla coelebs* (zięba), jak napisano na str. 13. Po drugie, na stronie 20 Doktorantka pomyliła autorów jednej z publikacji pisząc Wickler et al. 2020, podczas gdy najwyraźniej chodziło o inny zespół autorski, Winkler et al. 2020.

W rozdziale METODY Doktorantka krótko, ale wystarczająco opisała miejsce badań i przedstawiła charakterystykę panujących tam warunków pogodowych. Z oczywistych powodów najwięcej miejsca w tym rozdziale poświęciła opisowi metod analizy wokalizacji we wszystkich kontekstach badawczych rozprawy, zaczynając od naturalnych wokalizacji i przedstawiając dalej wszystkie plany eksperymentalne. Dużym ułatwieniem dla czytelnika jest zebranie na początku sekcji poświęconej naturalnym wokalizacjom podstawowej

terminologii (str. 31). Opis nagrań oraz sprzętu nagrywającego i odtwarzającego jest szczegółowy i stosunkowo obszerny.

Każda z sekcji tematycznych dotyczących metod w zakresie kolejnych podejść do badania wokalizacji dzierzaka żółto brzuchego zawiera podsekcję poświęconą zastosowanym metodom statystycznym analizy danych. Zaletą takiego usytuowania tych opisów jest zachowanie związku opisu analiz statystycznych z opisem danego planu eksperymentalnego i badanych w jego ramach zmiennych. Wadą natomiast jest fakt, że w ten sposób trudniej jest się całościowo zorientować w przesłankach doboru konkretnych metod.

Zmiennymi objaśnianymi (zależnymi) były zliczenia i częstości sesji różnych kategorii wokalizacji i zachowań ptaków w różnych konfiguracjach (w tym duety i sesje solo, zbliżenie się do głośnika). Stosownie do rozkładu błędów Doktorantka stosowała odpowiednie funkcje łączące w modelach. W przypadku eksperymentów E1 i E2, gdzie różne zmienne zależne były ze sobą skorelowane użyto dwóch pierwszych głównych składowych jako zredukowanych indeksów charakteryzujących wokalizację i inne aspekty reakcji na nagranie. To było bardzo słuszne posunięcie, gdyż pozwoliło uzyskać dwa niezależne od siebie indeksy charakteryzujące reakcję par dzierzaków na odtwarzane eksperymentalne nagrania. Uważam, że wykorzystanie tych dwóch indeksów było uzasadnione, mimo że PC1 i PC2 wyjaśniały niecałe 55% całkowitej zmienności.

Doktorantka zastosowała do analizy różne wersje uogólnionych i ogólnych liniowych modeli mieszanych oraz pokrewny model zwany uogólnionymi równaniami estymującymi (GEE). Te modele zapewniały zarówno prawidłowe potraktowanie rozkładu błędów zmiennych zależnych, jak i umożliwiały uwzględnienie braku niezależności pomiędzy jednostkami obserwacyjnymi/pomiarowymi (pary, terytoria). Dlatego sam dobór i zastosowanie metod analizy oceniam jako prawidłowe. Natomiast mam pewien niedosyt w zakresie uzasadnienia poszczególnych decyzji o tym, a nie innym modelu. W jednolitym manuskrypcie dysertacji o charakterze monografii spodziewałbym się nieco więcej szczegółowych wyjaśnień. Dla przykładu, chciałbym wiedzieć, czy użycie w analizie eksperymentów E1 i E3 uogólnionych równań estymujących miało jakieś specjalne uwarunkowania/uzasadnienie. Chociaż ten model był tu użyty poprawnie, to bez jakiegoś dodatkowego wyjaśnienia w dysertacji zastanawiam się jako czytelnik, dlaczego użyto innego podejścia niż w całej reszcie pracy (liniowe modele mieszane).

Podobnie, moim zdaniem, Doktorantka powinna nieco więcej napisać o podejściu do modelowania w zakresie ewentualnego upraszczania modelu w analizach. Chodzi mi przede wszystkim o proste stwierdzenie, czy Doktorantka z założenia nie usuwa z wyjściowego

modelu nieistotnych interakcji (i innych nieistotnych zmiennych niezależnych/czynników), tylko traktuje go jako model ostateczny. Takie podejście ma swoich zwolenników, ale częściej badacze starają się usunąć z modeli co najmniej nieistotne interakcje, co często jednak zmienia obraz efektów. Naturalnie, można także dokonywać selekcji alternatywnych modeli innymi metodami, jeśli rozpatruje się alternatywne modele. Jednak zawsze warto wprost uzasadnić wszystkie decyzje dotyczące analizy danych. Z tym wszystkim wiąże się także sposób prezentowania efektów poszczególnych modeli w WYNIKACH, do czego jeszcze wrócę.

W czterech sekcjach rozdziału WYNIKI, odpowiadających wątkom tematycznym i przeprowadzonym eksperymentom, Doktorantka przedstawiła rezultaty swoich badań. Sekcja pierwsza jest poświęcona naturalnej wokalizacji dzierzyka żółtobrzuchego, z charakterystyką typów głosów i śpiewu, częstości solowych wokalizacji samców i samic oraz duetów, a także ich organizacji w czasie dnia i sezony lęgowego. Opis wyników w tej sekcji jest jasny i dobrze zilustrowany spektrogramami i wykresami. Natomiast nietrafny wydaje mi się sposób prezentacji wyników testowania statystycznego. Mianowicie, Doktorantka nie przedstawiła tabelarycznych podsumowań analizowanych modeli, z uwzględnieniem wszystkich efektów, a jedynie przedstawiła rezultaty dotyczące poszczególnych, wybranych efektów w tekście, co nie pozwala się zorientować w strukturze całych testowanych modeli. Te wybrane efekty zostały przedstawione poprzez podanie w nawiasie pojedynczego estymatora współczynnika β z błędem standardowym, statystyką z i poziomem istotności. To jest mylące, gdyż duża część prezentowanych efektów była związana z czynnikami, które miały więcej niż dwie kategorie, a więc powinno się pokazać więcej niż jeden estymator β . Dla przykładu, pierwszy taki przypadek przedstawiony na stronie 49, gdzie Autorka badała proporcje trzech typów fraz, H, L i W, jest właśnie w takiej formie, z pojedynczym estymatorem β . Wprawdzie dalej są przedstawione trzy częstości występowania tych fraz, więc można się zorientować w charakterze tego zróżnicowania fraz, ale to nie zmienia faktu, że sam model testujący nie został pokazany w sposób poprawny. Nie rozumiem, dlaczego Doktorantka przyjęła taki sposób prezentacji modeli w tej sekcji, skoro w dalszych sekcjach przedstawia kolejne analizy za pomocą znacznie użyteczniejszych tabel.

Druga sekcja rozdziału WYNIKI dotyczy eksperymentów E1 i E2, których istotą było odtwarzanie nagrań śpiewu solowego samców i samic oraz duetów w obcych terytoriach, co naśladowało sytuację wtargnięcia. Doktorantka badała w tych eksperymentach reakcję par zajmujących terytorium na głosy ptaków obcych. Ponieważ ta reakcja była złożona z szeregu komponentów wokalnych i nie-wokalnych, to pierwotne zmienne zależne Doktorantka

zredukowała do dwóch głównych składowych. Okazało się, że w odniesieniu do PC1 efekty uwzględnionych czynników były istotne (eksperyment: jeden v. dwa głośniki; zabieg: solo samca, solo samicy, duet), zaś w odniesieniu do PC2 nie było istotnych efektów. W tym drugim przypadku warto byłoby sprawdzić, czy nie zmieniłoby tego rezultatu usunięcie z modelu nieistotnej interakcji.

W sekcji trzeciej Doktorantka przedstawiła wyniki eksperymentu E3, polegającego na odtwarzaniu w obcych terytoriach nagrań duetów dzierzyków, w których zróżnicowano komponenty śpiewu samca. Badano reakcję wokalną par zajmujących terytorium (duety, solo samców, solo samic i zbliżanie się do głośników). Prezentacja tabelaryczna podsumowania analizowanych modeli znakomicie ułatwia orientację w ich strukturze i w wynikach testowania. Jako zwolennik usuwania z modeli nieistotnych interakcji, bardzo bym był ciekaw finalnych zredukowanych modeli.

Sekcja czwarta WYNIKÓW jest poświęcona badanej eksperymentalnie (E4) propagacji głosów dzierzyków w różnych warunkach środowiska i tła dźwiękowego. Ponownie, pełna prezentacja tabelaryczna podsumowań modeli ułatwia ocenę ich wyników. Wykryto dość oczywiste, ale rzadko ściśle badane efekty różnych rodzajów naturalnych środowisk i panujących w nich dźwięków abiotycznych na propagację głosów dzierzyków. Wykryto także związek z płcią.

Wyniki uzyskane w ramach projektu doktorskiego Amie Wheeldon wskazują, że w przypadku dzierzyka żółtobrzuchego, mimo występowania duetów wokalnych, dominująca jest aktywność głosowa samców, która nakłada się na specyficzne dla płci realizowanie zróżnicowanej aktywności wokalne. Wykonane w ramach tego projektu eksperymenty terenowe wykazały, że najprawdopodobniej aktywność dźwiękowa samic jest związana z komunikacją w obrębie pary, natomiast śpiew samców służy do obrony terytorium i partnerki. Agresywna motywacja samców może być sygnalizowana różnymi sposobami. Śpiewy samców są propagowane na dalszą odległość niż śpiewy samic, co ma jasne uzasadnienie przystosowawcze. W oczywisty sposób nieożywione źródła dźwięków (hałas), mają negatywny wpływ na rozchodzenie się wokalizacji dzierzyków w środowisku bytowania.

Wszystkie wyniki zostały kompetentnie przedyskutowane w rozdziale DYSKUSJA na szerokim tle literatury przedmiotu. W efekcie, rozprawa doktorska Amie Wheeldon stanowi poważny wkład do bioakustyki ekologicznej poprzez dostarczenie unikalnych nowych danych o zróżnicowaniu wokalizacyjnym oraz o behawioralnych uwarunkowaniach i skutkach aktywności głosowej bardzo interesującego, a słabo poznanego gatunku, dzierzyka żółtobrzuchego.

Konkluzja

W podsumowaniu mojej recenzji chciałbym stwierdzić, że pracę doktorską Amie Wheeldon przeczytałem z wielkim zainteresowaniem i uważam, że jest to dobra dysertacja z obszaru ekologii behawioralnej. Moje uwagi krytyczne nie zmieniają tego w żadnym stopniu. Stwierdzam zatem bez wahania, że rozprawa doktorska mgr Amie Wheeldon spełnia wymagania określone w art. 187 ust. 1 i 2 ustawy z dnia 20 lipca 2018 r. Prawo o szkolnictwie wyższym i nauce (Dz. U. z dnia 30 sierpnia 2018 r., poz. 1668, z późniejszymi zmianami) oraz w art. 13 ust. 1 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym (Dz. U. z 2017 r. poz. 1789). Doktorantka wykazała się wiedzą teoretyczną i umiejętnością pracy terenowej. Opanowała metodykę bioakustyki i pracy eksperymentalnej w warunkach terenowych. Mogę stwierdzić, że Doktorantka potrafi rozwiązywać problemy naukowe. Biorąc to wszystko pod uwagę, przedstawiam Komisji ds. Stopni Naukowych w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych, w dyscyplinie nauki biologiczne Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu wniosek o dopuszczenie Pani mgr Amie Wheeldon do dalszych etapów przewodu doktorskiego i publicznej obrony rozprawy doktorskiej.

Łódź, 12 sierpnia 2021 r.



prof. dr hab. Jerzy Bańbura