

1. Imię i Nazwisko

Paweł Ręć

2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe:

- a) **Doktor nauk biologicznych** w zakresie biologii; Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adam Mickiewicza w Poznaniu 2010;
Tytułu rozprawy doktorskiej: „Komunikacja dźwiękowa u derkacza *Crex crex*”
- b) **Magister biologii**; Wydział Nauk Przyrodniczych, Uniwersytet Wrocławski, 2003
- c) **Licencjat biologii**; Wydział Nauk Przyrodniczych, Uniwersytet Wrocławski, 2001

3. Informacje o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych.

1.10.2011 – obecnie: adiunkt, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, Wydział Biologii, Instytut Biologii Eksperymentalnej, Zakład Ekologii Behawioralnej

4. Wskazanie osiągnięcia wynikającego z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65, poz. 595 ze zm.):

a) **Adaptacje funkcjonalne w sygnalizacji akustycznej zwierząt,**

b) Publikacje wchodzące w zakres osiągnięcia naukowego:

- **Ręć, P.** (100%) Soft calls and broadcast calls in the corncrake as adaptations to short and long range communication. 2013. Behavioural Processes 99: 121—129. (IF=1,507; MNiSW=20)
- **Ręć, P.** (100%) Corncrake males learn new signal meanings during aggressive interactions. 2013. Animal Behaviour 86: 451—457. (IF=3,068; MNiSW=40)
- **Ręć, P.** (90%), Osiejuk, T.S. Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. 2013. Behavioral Ecology 24: 547—552. (IF=3,216; MNiSW=35)
- **Ręć, P.** (100%) Does mating experience of male house crickets affect their behavior to subsequent females and female choice? 2012. Behavioral Ecology and Sociobiology 66: 1629—1637. (IF=2,752; MNiSW=30)

- c) omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania,

Prowadzone przeze mnie badania dotyczą słabo poznanych aspektów komunikacji zwierząt. Staram się zrozumieć czym jest komunikacja, jak powstała i jak przebiega. Prowadzę proste eksperymenty w warunkach naturalnych i sztucznych, wykorzystując sygnały akustyczne ptaków i owadów jako materiał badawczy. W ostatnich latach skupiałem się na następujących zagadnieniach: (1) kodowaniu informacji bazującym na czasowym rozmieszczeniu dźwięków, (2) procesach odpowiedzialnych za powstawanie sygnałów syntaktycznych i przepływ informacji, (3) znaczeniu adaptatywnym tzw. cichych głosów podczas interakcji agresywnych, oraz na (4) wpływie doświadczenia na strukturę i funkcjonalność sygnałów godowych.

Wykazałem (1), że nawet u prymitywnego gatunku ptaka jakim jest derkacz (*Crex crex*), informacja o charakterze motywacyjnym może być kodowana za pomocą prostej składni, niezależnie od struktury akustycznej nośnika (Ręk & Osiejuk 2013, *Behav. Ecol.* 24). Ponadto dowiodłem (2), że tego typu składnia może być przekazywana kulturowo, pomimo że struktura akustyczna tworzących ją głosów jest warunkowana genetycznie a sam gatunek należy do ptaków nieuczących się śpiewu (Ręk 2013, *Anim. Behav.* 86). W badaniach nad cichymi głosami (3) pokazałem, że wbrew powszechnemu przekonaniu, krótki zasięg cichych głosów może mieć swoje źródło nie tylko w ich niskiej amplitudzie, ale przede wszystkim w wąskim i niskim zakresie częstotliwości, ułatwiającym maskowanie głosu przez szum tła (Ręk 2013, *Behav. Proc.* 99). W badaniach nad złożonością funkcjonalną głosów godowych u świerszcza domowego (*Acheta domestica*) (4) wykazałem, że istnieje silny związek między doświadczeniem samca, strukturą akustyczną wytwarzanych przez niego dźwięków i decyzjami rozrodczymi samic (Ręk 2012, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66).

1. Jedną z najbardziej uderzających cech systemów komunikacji zwierząt jest nieprzypadkowy związek formy sygnałów z przekazywaną informacją (Clarke et al., 2006). Innymi słowy, zwykle istnieją praktyczne i dosyć oczywiste powody dla których dany sygnał przekazuje pewien typ informacji a nie inny. Oznacza to, że liczba możliwych kombinacji form i funkcji sygnału nie jest równa ich iloczynowi bez powtórzeń, ale że jest ograniczona do pewnej mniejszej liczby kombinacji, charakteryzujących się dodatkowo różnym prawdopodobieństwem wystąpienia. Na przykład, tylko zachowania wymagające od nadawcy dużego nakładu energii, czasu lub sprawności fizycznej będą mogły pełnić funkcje sygnałów godowych, ponieważ sposób ich powstawania implikuje ich funkcje. Jaskrawym wyjątkiem od tej reguły jest system komunikacji człowieka, który bazuje głównie na sygnałach o arbitralnym (przypadkowym) związku funkcji i formy. Nie ma nic psiego w słowie pies, a jedynym powodem dla którego strony rozumieją się nawzajem jest konwencja (umowa) zawarta między nadawcą i odbiorcą sygnału konwencjonalnego (Guilford and Dawkins, 1995; Tomasello, 2008). Stąd też liczba możliwych kombinacji form i funkcji sygnałów jest teoretycznie nieograniczona.

Z perspektywy ewolucyjnej, każde ograniczenie arbitralności sygnału jest jak punkt zaczepienia dla selekcji naturalnej i ma kluczowe znaczenie dla zachowania wiarygodności i funkcji sygnału (Maynard Smith and Harper, 2003). Ograniczenia te pełnią rolę mniej lub bardziej eksponowanych kosztów jakie nadawca musi ponieść by odbiorca uznał sygnał za wiarygodny i w ogóle zareagował na sygnał. Dzięki temu różnicują one nadawców i stabilizują wiarygodność sygnałów, ponieważ nie każdy nadawca jest w stanie ponieść ten sam koszt. Sygnały konwencjonalne nie są ograniczone przyczynowo ani funkcjonalnie, przez co stają się

wrażliwe na oszustwo jeśli cele nadawcy i odbiorcy sygnału są sprzeczne, tj. np. podczas interakcji terytorialnych czy godów, i wymagają dodatkowych mechanizmów zabezpieczających. Nie ma zatem przesady w stwierdzeniu, że badanie ograniczeń arbitralności sygnałów ma kluczowe znaczenie dla zrozumienia ewolucji komunikacji zwierząt.

Poza mową ludzką, badania nad wokalną komunikacją konwencjonalną prowadzono także na ptakach. Sugerowano, że strategie wokalne polegające na dopasowywaniu typów śpiewu i tempa zmian typów śpiewu są agresywnymi sygnałami konwencjonalnymi u strzyżyka przegobocznego (*Thryothorus pleurostictus*) i pasówki śpiewnej (Molles and Vehrencamp, 2001; Vehrencamp, 2001). Jednakże, późniejsze badania wskazywały na niearbitralny charakter tych sygnałów, kwestionując ich konwencjonalny charakter (Bradbury and Vehrencamp, 2011; Collins, 2004). W międzyczasie wykazano natomiast, że czasowe rozmieszczenie sylab w głosach terytorialnych derkacza (*Crex crex*) może być specyficznym systemem konwencjonalnym bazującym na składni (Ręk and Osiejuk, 2010).

Głos terytorialny derkacza (tzw. derkanie) składa się z sekwencji sylab (S1 i S2) i interwałów (Int1 i Int2). Derkanie jest powtarzane w bardzo długich seriach. Jeśli następujące po sobie interwały mają podobną długość ($Int1 \approx Int2$), głosy brzmią monotonnie. Jeśli następujące po sobie interwały są długie i krótkie ($Int1 \ll Int2$), głosy brzmią przerywanie. Dowiedziono, że w tym prostym systemie zakodowana jest informacja o motywacji agresywnej samca, przy czym samce o niższej motywacji śpiewają monotonnie a o wyższej motywacji śpiewają przerywanie (Ręk and Osiejuk, 2010). W kolejnych badaniach odrzucono szereg hipotez przeczących arbitralnemu charakterowi tej zmienności, w tym jedną z poważniejszych, zakładającą, że składnia głosów derkacza jest stabilizowana poziomem androgenów (Ręk and Osiejuk, 2011b). Badania te miały jednak w sobie pewną fundamentalną słabość; nie stanowiły jednoznacznego testu na arbitralność składni, pozwalały jedynie na odrzucanie coraz to nowszych hipotez alternatywnych.

Zasadnicze pytanie – dlaczego głos przerywany jest sygnałem agresywnym a głos monotonny sygnałem submisywnym, pozostawało zatem wciąż bez odpowiedzi, a problem dotyczył zaplanowania eksperymentu dla tak postawionego pytania. Ostatecznie idea okazała się być dosyć prosta, choć na dojście do niej potrzebowałem dwóch lat. W odniesieniu do systemu derkacza, różnica między kodowaniem arbitralnym i niearbitralnym dotyczy czułości odbiorcy sygnału albo na samą składnię albo na długości absolutne jego elementów. W systemie arbitralnym odbiorcy powinni reagować na względne rozmieszczenie sylab i interwałów – znaczenie ma tylko ich kolejność; natomiast w systemie niearbitralnym, odbiorcy powinni reagować przede wszystkim na rzeczywistą długość sylab i interwałów. Wynika to z tego, że w przeciwieństwie do miar względnych, miary absolutne nie są neutralne dla doboru naturalnego, a więc ich potencjał do kodowania informacji jest ograniczony ich formą.

Przeprowadziłem eksperyment w którym manipulowałem długością elementów głosu derkacza, kontrolując ich rozmieszczenie. Wyniki były jednoznaczne; w przeciwieństwie do rozmieszczenia elementów, długość elementów nie miała znaczenia dla odbiorców. Dowiodłem zatem, że zmiana rozmieszczenia elementów w głosie derkacza, skutkująca zmianą znaczenia sygnału, stanowi arbitralny system konwencjonalnego kodowania informacji w sygnale akustycznym. Wynik ten pozwolił na rozstrzygnięcie istotnej kwestii, a mianowicie, czy sygnały zwierząt wytwarzane podczas interakcji konfliktowych mogą dostarczać informacji o motywacji nadawcy za pośrednictwem arbitralnych systemów kodowania, tj. tam gdzie struktura sygnału nie zabezpiecza wiarygodności sygnału (Enquist, 1985; Searcy and Nowicki, 2005; Zahavi, 1993).

2. Systemy komunikacji większości wokalnie aktywnych zwierząt bazują na genetycznie kodowanych dźwiękach, wykorzystywanych w ograniczonym zakresie sytuacji (Hultsch and Todt, 2004; Saranathan et al., 2007; Seyfarth and Cheney, 2010). Rola przekazu kulturowego jest mniejsza i odnosi się do uczenia kontekstowego, czyli do nauki rozumienia i użycia znanych dźwięków, oraz do uczenia wokalnego, czyli do nauki wytwarzania nowych dźwięków (Janik and Slater, 2000). Zdolność do uczenia kontekstowego wydaje się być powszechniejsza, ponieważ uczenie kontekstowe nie wymaga tak złożonej aktywności mięśniowej aparatu wokalnego (Adret, 1992). Niemniej jednak, zdolność do imitowania dźwięków bez ich zrozumienia, występująca u wielu zwierząt, wskazuje, iż uczenie wokalne niekoniecznie wymaga wyższych zdolności kognitywnych niż uczenie kontekstowe. Jakkolwiek uczenie wokalne musiało odegrać ważną rolę w ewolucji złożonych systemów komunikacji, niewiele wiadomo o roli uczenia kontekstowego w ewolucji systemów prostych; pomimo długiej listy gatunków, u których wykazano zdolność do warunkowego reagowania na obce dźwięki.

W wyniku przekazu kulturowego, repertuary wokalizacji gatunków uczących się wokalnie są przeciętnie dużo większe niż repertuary gatunków nieuczących się. Niemniej jednak, doświadczenie nie musi wiązać się jedynie z przyswajaniem nowych dźwięków, ale może także dotyczyć uczenia się czasowego rozmieszczenia dźwięków w sekwencji, czyli składni (Rose et al., 2004). W tym drugim przypadku, uczeniu podlegałyby kolejności głosów, wchodzących w skład dotychczasowego repertuaru osobnika, ale użytych w nowym kontekście. Poza badaniami nad mową ludzką, dotychczas wykonano niewiele badań nad uczeniem się reguł syntaktycznych (Kershenbaum et al., 2012; ten Cate and Okanoya, 2012).

Potencjalnym modelem do badań nad tym zagadnieniem są wzorce czasowe głosów chruścieli (Rallidae). Jak większość ptaków spoza rzędu wróblowych, chruściele posiadają małe repertuary genetycznie kodowanych głosów. Niektóre z tych głosów są wytwarzane w długich seriach ze specyficzną czasową organizacją, dostarczając sposobności do kodowania informacji z wykorzystaniem reguł syntaktycznych (Hailman, 2008; Yip, 2006). Z tego typu kodowaniem mamy do czynienia np. w głosach terytorialnych derkacza (Ręk and Osiejuk, 2010) (opis w punkcie 1). Ponieważ system ten bazuje na arbitralnym kodowaniu informacji (Ręk and Osiejuk, 2013), jest wielce prawdopodobne, że czasowe rozmieszczenie głosów derkacza podlega uczeniu w przeciwieństwie do samych głosów kodowanych genetycznie.

Celem tych badań była odpowiedź na pytanie czy samce derkacza są zdolne do nauczenia się nowej reguły składniowej poprzez powiązanie znanej składni z nowym znaczeniem. Postawiłem hipotezę, że system komunikacji derkacza jest konwencją kulturową, w której związek między różnymi regułami składniowymi i ich znaczeniem jest efektem przekazu kulturowego. W tym konkretnym przypadku, dowód wymagał wykazania zrozumienia nowego sygnału jak i użycia nowego sygnału. W sytuacji naturalnej, głos samców staje się bardziej przerywany wraz z eskalacją konfliktu i zbliżaniem się do intruza lub bardziej monotony jeśli samiec ustępuje intruzowi i oddala się. Postanowiłem odwrócić powyższy schemat i imitować wtargnięcie intruza odzywającego się jednak coraz to bardziej monotonicznie, czyli submisywnie. Podczas tej tzw. fazy uczenia się, badany samiec otrzymywał zatem sprzeczną informację. Gdyby naturalna reguła składniowa derkacza miała podłoże genetyczne, powyższe oddziaływanie powinno pozostać bez wpływu na zachowanie samca w późniejszym okresie i ten powinien wciąż atakować głównie intruzów odzywających się w sposób przerywany. Gdyby jednak naturalna reguła składniowa derkacza miała podłoże kulturowe, samce powinny nauczyć się wiązać zachowanie intruza z nowym sygnałem lub stary sygnał z nowym zachowaniem i atakować głównie intruzów odzywających się w sposób

monotonny. Tak przeprowadzony eksperyment pozwoliłby jednak tylko na wykazanie zrozumienia nowej reguły. Dla przekazu kulturowego niezbędne jest przede wszystkim wykazanie, że po zrozumieniu nowej reguły samce potrafią jej użyć. Należało zatem sprawdzić czy 'szkolony' samiec atakując intruzów odzywających się monotonnie, tj. agresywnie zgodnie z nową regułą, sam odzywa się monotonnie, tj. sygnalizuje agresywnie zgodnie z nową regułą.

W przeprowadzonych eksperymentach wykazałem, że derkacze były w stanie zrozumieć nową regułę składniową już po kilku minutach ekspozycji. W przeciwieństwie do sytuacji naturalnej, samce atakowały głównie intruzów odzywających się monotonnie a ignorowały tych odzywających się przerywanie. Ponadto, poza zrozumieniem nowej reguły, ptaki same zaczęły sygnalizować motywację agresywną z wykorzystaniem nowej strategii sygnalizacyjnej. Wyniki te dowiodły, że genetyczne kodowanie głosów nie stanowi bariery dla uczenia się czasowego rozmieszczenia głosów i nie stanowi bariery dla przekazu kulturowego.

Jednocześnie, wydaje się zaskakującym, że kilka minut uczenia się wystarczyło do zmiany kodu sygnału wykorzystywanego powszechnie, nie tylko w okresie danego sezonu rozrodczego, ale prawdopodobnie całego życia ptaka. To zaskoczenie wynika jednak z powszechnego choć nieuzasadnionego odnoszenia wszelkich procesów uczenia się u ptaków do procesu uczenia wokalnego ptaków śpiewających (Oscines). W przypadku derkacza mamy raczej do czynienia z procesem zbliżonym do prostego warunkowania. Jednakże im prostszy jest mechanizm tego zjawiska, tym bardziej powszechny i potencjalnie znaczący może być jego wpływ na ewolucję systemów komunikacji zwierząt o małych repertuarach wokalizacji. Dlatego też, kolejnym krokiem powinno być zbadanie czy i jak przekaz kulturowy u derkacza odbywa się w warunkach naturalnych.

3. Podczas interakcji antagonistycznych, kiedy dystans między nadawcą i odbiorcą sygnału jest niewielki, samce wielu gatunków ptaków wytwarzają ciche piosenki lub głosy (Dabelsteen et al., 1998; Dabelsteen and Pedersen, 1988; Ręk and Osiejuk, 2011a). Tego typu zachowanie wydaje się być sprzeczne z intuicją, ponieważ od osobników wysokiej jakości i pewnych siebie należałoby się oczekiwać raczej sygnałów głośnych niż cichych. Zaproponowano wiele hipotez tłumaczących znaczenie adaptatywne cichych głosów, jednakże dotychczasowe badania (przegląd w Osiejuk, 2011) nie pozwoliły na wyciągnięcie jednoznacznych wniosków.

Najprostszego wyjaśnienia dostarczyła hipoteza unikania podsłuchiwanie (HUP) (McGregor and Dabelsteen, 1996). Zgodnie z HUP, struktura akustyczna cichych wokalizacji powinna ograniczać adaptatywnie liczbę niepożądanych odbiorców lub zapewniać anonimowość nadawcy, ponieważ anonimowość utrudnia podsłuchiwaczom wykorzystanie uzyskanych informacji (Dabelsteen, 2005). Dlatego też, sygnał zaprojektowany w ten sposób powinien być nie tylko cichy, ale powinien charakteryzować się strukturą specyficzną ograniczającą zasięg sygnału. Dotychczas jednak nie przeprowadzono eksperymentu zaprojektowanego specyficznym do testowania HUP.

Badanie to miało na celu wypełnienie owej luki w oparciu o eksperyment kwantyfikujący degradację dźwięku w dwóch typach głosów derkacza: naturalnie donośnych i cichych oraz w głosach o sztucznie zmienionej amplitudzie. Głosy donośne to sygnały terytorialne o wysokiej amplitudzie (~96 dB na 1 m) i strukturze odpornej na długodystansową propagację (Ręk and Osiejuk, 2011a). Głosy ciche cechują się niską amplitudą (~70 dB na 1 m) i częstotliwością i są wytwarzane blisko odbiorcy (Ręk and Osiejuk, 2011b). Składają się one z

dwóch sylab: pomruku o silnej modulacji amplitudy ($\sim 0.13\text{--}0.6$ kHz) i odrobinę głośniejszego, ale słabo modulowanego miażdżenia ($\sim 0.38\text{--}2.84$ kHz).

Zgodnie z HUP, głosy ciche powinny mieć krótsze zasięgi niż głosy donośne jeśli są odtwarzane z tą samą amplitudą. Istnieją dwa mechanizmy (poza redukcją amplitudy), pozwalające ograniczyć zasięg sygnału: dźwięki mogą cechować się względnie wysokim rozpraszaniem nadmiarowym lub znacznym poziomem maskowania przez szum tła. Zasadą jest, że dźwięki rozpraszając się tracą 6 dB podwajając dystans od źródła, co wynika ze sferycznego rozpraszania. Dlatego poziom rozpraszania ponad wartość rozpraszania sferycznego może być użyty do opisu oporu dźwięku na rozpraszanie na różnych odległościach od źródła. Dźwięk może mieć krótki zasięg także wtedy, gdy maskowanie szumem tła jest dostatecznie silne. Ten mechanizm wydaje się bardziej obiecujący, ponieważ szum tła jest zwykle silniejszy w niższych częstotliwościach. Ostatnie przewidywanie HUP odnosi się do pomiarów odległości. Zmiany kumulujące się w dźwiękach podczas transmisji pozwalają odbiorcom na szacowanie odległości do nadawcy, ułatwiając podsłuchiwanie (Dabelsteen, 2005; Holland et al., 2001). Najbardziej oczywistą wskazówką odległości jest amplituda, ale ptaki wykorzystują także inne parametry zmieniające się przewidywanie z odległością, takie jak kumulacja pogłosu czy rozpraszanie zależne od częstotliwości (Slabbekoorn, 2004). Takie parametry jak stosunek energii sygnału do energii pogłosu czy tempo spadku energii pogłosu, jeśli zmieniają się regularnie z odległością, mogą być także użyte jako wskazówki do oceny odległości. Dlatego, jeśli ciche głosy chronią nadawcę przed podsłuchiowaniem, nie powinny dostarczać odbiorcom wskazówek ułatwiających namierzenie nadawcy.

Dane z transmisji przez środowisko głosów donośnych i cichych derkacza dostarczyły silnych argumentów za HUP. Z racji różnych amplitud wyjściowych, oba typy głosów cechowały się różnymi stosunkami sygnału do szumu na poszczególnych odległościach od źródła. Jednakże, jeśli odtwarzano je z taką samą amplitudą, głosy ciche miały wciąż krótsze zasięgi niż głosy donośne. Ponadto, struktury akustyczne obu głosów ulegały odmiennym zmianom transmisyjnym. Wzrastające rozpraszanie nadmiarowe głosów donośnych na większych odległościach wskazuje na ciągłą utratę energii w wyższych pasmach częstotliwości. Z racji szerokiego pasma głosów donośnych, wynik ten wskazuje na ich długodystansowy charakter, nakierowany na sygnalizację międzyterytorialną lub na wabienie samic. Wreszcie, wyniki wskazują, że ciche głosy nie dostarczają odbiorcom spójnej informacji o odległości do nadawcy. Energia pogłosu w cichych głosach była często tak niska, że pogłos był akustycznie niewykrywalny lub nieodróżnialny od szumu tła. Ale nawet jeśli pogłos był wykrywalny, jego energia spadała liniowo wraz z odległością, co oznacza, że poza amplitudą energia pogłosu cichych głosów nie dostarczała odbiorcom informacji pozwalających na namierzenie nadawcy. Wyniki te potwierdzają zatem założenia HUP, świadcząc, że ciche głosy derkacza posiadają cechy akustyczne poza amplitudą, będące adaptacjami do ograniczania zasięgu ich transmisji. Wydaje się, że efekt ten wynika głównie z niskiego i wąskiego pasma częstotliwości cichych głosów, sprzyjającego maskowaniu szumem tła.

4. Idea, że motywacja pośredniczy w podejmowaniu decyzji ma długą historię w badaniach nad zachowaniem (Anselme, 2007; Bindra, 1978; Hogan, 1997; Lorenz, 1950). Motywacja jest pochodną obiektywnej wartości zasobu lub doświadczenia z czynnikiem, zarówno pozytywnego jak i negatywnego. W kontekście rozrodczym, dowiedziono, że motywacja odrywa ważną rolę w rozstrzygnięciu konfliktów między samcami (Dissanayake et al., 2009). Samce bez uprzedniego dostępu do samic są bardziej agresywne podczas konfliktów od ich

bardziej doświadczonych rywali (Brown et al., 2006). Nie wiele wiadomo jednak o tym czy i jak motywacja wywołana zróżnicowanym doświadczeniem rozrodczym wpływa na zachowanie samca podczas interakcji międzyplciowych i na same decyzje samic.

Ponieważ ograniczony dostęp do samic wzmacnia agresję samców podczas walk, decyzja samca co do rozpoczęcia zalotów i wybór właściwej strategii rozrodczej mogą także zależeć od stanu motywacyjnego i doświadczenia samca (Zuk et al., 2008). Niemniej jednak, dotychczasowe badania nie dostarczyły dowodów ani na wybiórczość samic ani na różnice w zachowaniach rozrodczych samców wynikające z asymetrii we wcześniejszym dostępie do samic (Brown et al., 2007). Postanowiłem zatem rozwikłać ten problem bazując na zachowaniach rozrodczych świerszczy domowych (*Acheta domestica*).

U świerszczy, zaloty samców są złożonym i swoistym zestawem zachowań. Pieśń godowa jest kosztowna w produkcji, przez co sugerowano, że informuje ona o cechach indywidualnych nadawcy (Zuk et al., 2008). By zrozumieć związek zachowań godowych samca i doboru partnera przez samicę, niezbędny jest eksperyment łączący interakcję jeden-do-jeden między samcem i samicą z bezpośrednim porównaniem samców przez samicę, ale wykluczający agresję fizyczną między samcami. Wynika to z faktu, iż agresja wewnątrzplciowa może efektywnie hamować selekcję międzyplciową (Wong and Candolin, 2005). Jednakże w żadnych z dotychczasowych badań, efekt bezpośredniego porównania samców przez samice nie był testowany przy jednoczesnym kontrolowaniu efektów międzysamczej agresji.

Przeprowadziłem eksperyment na samicach świerszcza z asymetrią w uprzednim dostępie samców do samic jako głównym czynnikiem oddziaływania. W eksperymencie tym, samice miały jednoczesny dostęp do dwóch fizycznie odizolowane od siebie samców. Głównym celem badania było powiązanie zachowania samicy z szeregiem bodźców wytwarzanych przez samce podczas zalotów, uwzględniając świadomy (tj. zależny od motywacji) jak i dziedziczny charakter bodźców. W kolejnych grupach zabiegowych, samice były wystawione na: (a) zalecające się samce, (b) playbacki naturalnych pieśni godowych, (c) playbacki pieśni godowych zmodyfikowanych komputerowo z wyrównaną amplitudą i długością sygnalizacji w jednostce czasu (tzw. współczynnikiem wypełnienia), (d) playbacki pieśni zmodyfikowanych jw. i kontakt dotykowy z samcami znieczulonymi, oraz na (e) playbacki pieśni zmodyfikowanych jw. i kontakt dotykowy z samcami znieczulonymi, z pieśniami odtwarzanymi tak by pieśń danego samca nadchodziła od strony drugiego samca.

Po pierwsze, eksperyment wykazał, że samce izolowane od samic były bardziej aktywne podczas zalotów od samców uprzednio sparowanych z receptywnymi samicami. Po drugie, wyniki dowiodły, że taka zmienność w zachowaniu samców wpływała na wybiórczość samic. Samice spędzały istotnie więcej czasu w pobliżu samców izolowanych niż sparowanych, jednakże skłonność ta zależała od tego czy bodźce napływające do samicy informowały od kosztowności pokazu (tylko w grupach a i b). Najbardziej kosztownymi zachowaniami godowymi samców są chodzenie i pieśń godowa (w kolejności). Samce izolowane i sparowane różniły się czasem chodzenia i wsp. wypełnienia pieśni godowych (a) lub tylko wsp. wypełnienia (b). Dlatego, fakt, iż samice spędziły więcej czasu w pobliżu samców izolowanych w grupach a i b potwierdza przewidywanie, że zachowania godowe samców świerszcza dostarczają samicom ważnych informacji o kosztowności samczych pokazów.

W grupach, gdzie różnica między samcami izolowanymi i sparowanymi ograniczała się do struktury akustycznej pieśni godowej (c) lub struktury akustycznej pieśni godowej i parametrów wizualnych i chemicznych samca (grupy d i e), wpływ wcześniejszego dostępu do

samic był niewykrywalny, co wyklucza potencjalny związek między parametrami morfologicznymi lub chemicznymi samców (e.g. profilami feromonów) i ich przeszłością rozrodczą. Z drugiej strony, w grupach *d* i *e* samice preferowały samce większe pomimo ignorowania wielkości samców w grupach *a b c*. Wynik ten wskazuje na specyficzną hierarchię ważności cech samczych dla samic. Przy braku zmienności cech preferowanych, samice skupiały się na cechach drugorzędnych, choć wciąż wystarczających dla podjęcia wyboru.

5. Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo - badawczych.

Mój kontakt z pracą naukową rozpoczął się podczas studiów magisterskich na Uniwersytecie Wrocławskim. Badałem ekologię lęgową łyski (*Fulica atra*) w rezerwacie Stawy Milickie w Dolinie Baryczy. Badania stanowiące meritum tej pracy opublikowałem już kilka lat po ukończeniu studiów w dwóch czasopismach ornitologicznych a listy JCR: *Acta Ornithologica* (2009) i *Journal of Ornithology* (2010). Przez dwa lata po ukończeniu studiów (2004-2005) pracowałem w kilku projektach z pogranicza biologii konserwatorskiej i ekologii behawioralnej w obu Amerykach. Zajmowałem się m.in. badaniami nad ekologią i ochroną lisa Darwina (*Pseudalopex fulvipes*) w południowym Chile, gatunku zagrożonego wymarciem i żyjącego jedynie w lasach deszczowych strefy umiarkowanej Chile.

W 2006 roku, rozpocząłem studia doktoranckie na Uniwersytecie im. Adama Mickiewicza w Poznaniu. Tematem mojej rozprawy doktorskiej była „Komunikacja dźwiękowa u derkacza *Crex crex*”. Praca ta w całości opierała się na danych z kilku eksperymentów terenowych, które zostały zaprezentowane w kolejnych czterech rozdziałach. Wszystkie rozdziały, łącznie ze wstępem, opublikowanym jako samodzielny artykuł przeglądowy w 'Kosmosie', zostały opublikowane w prestiżowych czasopismach naukowych z listy JCR. Rezultaty tych badań zaprezentowałem także na międzynarodowych konferencjach w Stanach Zjednoczonych (2008), Francji (2009) i Australii (2010), przy czym koszty wyjazdów do Francji i Australii zostały pokryte przez organizatorów konferencji. Badania te okazały się na tyle przełomowe, że w 2011 ukazał się ich szeroki opis w drugim wydaniu bardzo popularnego anglojęzycznego podręcznika do komunikacji zwierząt – „Principles of animal communication” (Bradbury and Vehrencamp, 2011); zostały one także nagrodzone przez Wydział II Nauk Biologicznych i Rolniczych PAN.

Po obronie doktoratu, w październiku 2010 r., skupiłem się na badaniu ogólnych mechanizmów, odpowiedzialnych za funkcjonowanie i ewolucję sygnalizacji zwierząt. Badania te wymagały rozbudowanej bazy sprzętowej i sporego strumienia pieniędzy. Ponadto wiązały się z potrzebą wzmocnienia międzynarodowego wymiaru mojej pracy badawczej. Dosyć szybko, bo w niespełna rok po uzyskaniu zatrudnienia na Uniwersytecie im. Adama Mickiewicza otrzymałem dwa granty badawcze na sumę blisko 1,2 mln PLN. Pieniądze te pozwoliły mi na stworzenie pokaźnego warsztatu badawczego i samodzielne rozwinięcie kilku projektów badawczych, które tylko na przestrzeni ostatnich dwóch lat zaowocowały pięcioma publikacjami. W międzyczasie udało mi się uzyskać finansowanie na trzyletni staż podoktorski na Australijskim Uniwersytecie Narodowym w Canberze.

Literatura:

Adret P, 1992. Vocal learning induced with operant techniques: an overview. *Neth J Zool* 43:125–142.

- Anselme P, 2007. Some conceptual problems with the classical theory of behaviour. *Behav Process* 75:259–275.
- Bindra D, 1978. How adaptive behaviour is produced: a perceptual-motivational alternative to response-reinforcement. *Behav Brain Sci* 1:41–91.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL, 2011. *Principles of animal communication*, 2 ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc.
- Brown WD, Chimenti AJ, Siebert JR, 2007. The payoff of fighting in house crickets: motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology* 113:457–465.
- Brown WD, Smith AT, Moskalik B, Gabriel J, 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Anim Behav* 72:225–233.
- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K, 2006. The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS One* 1:e73.
- Collins S, 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: Marler P, Slabbekoorn H, editors. *Nature's Music The Science of Birdsong* San Diego, London: Elsevier Academic Press. p. 39–79.
- Dabelsteen T, 2005. Public, private or anonymous? Facilitating and countering eavesdropping. In: McGregor PK, editor. *Animal Communication Networks* Cambridge: Cambridge University Press. p. 38–62.
- Dabelsteen T, McGregor PK, Lampe HM, Langmore NE, Holland J, 1998. Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. *Bioacoustics* 9:89–105.
- Dabelsteen T, Pedersen SB, 1988. Song parts adapted to function both at long and short ranges may communicate information about the species to female blackbirds *Turdus merula*. *Ornis Scand* 19:195–198.
- Dissanayake A, Galloway TS, Jones MB, 2009. Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *J Exp Mar Biol Ecol* 375:57–63.
- Enquist M, 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Anim Behav* 33:1152–1161.
- Guilford T, Dawkins MS, 1995. What are conventional signals? *Anim Behav* 49:1689–1695.
- Hailman JP, 2008. *Coding and redundancy: man-made and animal-evolved signals*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Hogan JA, 1997. Energy models of motivation: a reconsideration. *Appl Anim Behav Sci* 53:89–105.
- Holland J, Dabelsteen T, Pedersen SB, 2001. The location of ranging cues in wren song: Evidence from calibrated interactive playback experiments. *Behaviour* 138:189–206.
- Hultsch H, Todt D, 2004. Learning to sing. In: Marler P, Slabbekoorn H, editors. *Nature's Music The Science of Birdsong* San Diego, London: Elsevier Academic Press. p. 80–107.
- Janik VM, Slater PJB, 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Anim Behav* 60:1–11.
- Kershenbaum A, Ilany A, Blaustein L, Geffen E, 2012. Syntactic structure and geographical dialects in the songs of male rock hyraxes. *Proc R Soc Lond B* 279:2974–2981.
- Lorenz K, 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp Soc Exp Biol* 4:221–268.
- Maynard Smith J, Harper D, 2003. *Animal signals*, 1st ed. New York: Oxford University Press.
- McGregor PK, Dabelsteen T, 1996. Communication networks. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* Ithaca, New York: Cornell University Press. p. 409–425.
- Molles LE, Vehrencamp SL, 2001. Songbird cheaters pay a retaliation cost: evidence for auditory conventional signals. *Proc R Soc Lond B* 268:2013–2019.

- Osiejuk TS, 2011. Soft song and the readiness hypothesis: comments on Akçay et al. (2011). *Anim Behav* 82:e1–e3.
- Ręć P, Osiejuk TS, 2010. Sophistication and simplicity: conventional communication in a rudimentary system. *Behav Ecol* 21:1203–1210.
- Ręć P, Osiejuk TS, 2011a. No male identity information loss during call propagation through dense vegetation: The case of the corncrake. *Behav Process* 86:323–328.
- Ręć P, Osiejuk TS, 2011b. Nonpasserine bird produces soft calls and pays retaliation cost. *Behav Ecol* 22:657–662.
- Ręć P, Osiejuk TS, 2013. Temporal patterns of broadcast calls in the corncrake encode information arbitrarily. *Behav Ecol* 24:547–552.
- Rose GJ, Goller F, Gritton HJ, Plamondon SL, Baugh AT, Cooper BG, 2004. Species-typical songs in white-crowned sparrows tutored with only phrase pairs. *Nature* 432:753–758.
- Saranathan V, Hamilton D, Powell GVN, Kroodsma DE, Prum RO, 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). *Mol Ecol* 16:3689–3702.
- Searcy WA, Nowicki S, 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Seyfarth RM, Cheney DL, 2010. Production, usage, and comprehension in animal vocalizations. *Brain Lang* 115:92–100.
- Slabbekoorn H, 2004. Singing in the wild: the ecology of birdsong. In: Marler P, Slabbekoorn H, editors. *Nature's Music The Science of Birdsong* San Diego, London: Elsevier Academic Press. p. 178–205.
- ten Cate C, Okanoya K, 2012. Revisiting the syntactic abilities of non-human animals: natural vocalizations and artificial grammar learning. *Phil Trans R Soc Lond B* 367:1984–1994.
- Tomasello M, 2008. *Origin of human communication*. Cambridge, London: MIT Press.
- Vehrencamp SL, 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proc R Soc Lond B* 268:1637–1642.
- Wong BBM, Candolin U, 2005. How is female mate choice affected by male competition? *Biol Rev* 80:559–571.
- Yip MJ, 2006. The search for phonology in other species. *Trends Cogn Sci* 10:442–446.
- Zahavi A, 1993. The fallacy of conventional signalling. *Phil Trans R Soc Lond B* 340:227–230.
- Zuk M, Rebar D, Scott SP, 2008. Courtship song is more variable than calling song in the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Anim Behav* 76:1065–1071.

