

GERINCESEK AKUSZTIKUS VIZSGÁLATA

– A GÉPI TANULÁS ALKALMAZÁSÁNAK LEHETŐSÉGEI

ZSEBŐK SÁNDOR

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
BIOLÓGIA DOKTORI ISKOLA
ZOOTAXONÓMIA, ÁLLATÖKOLÓGIA, HIDROBIOLÓGIA PROGRAM
DOKTORI ISKOLA VEZETŐJE: DR. ERDEI ANNA
PROGRAMVEZETŐ: DR. TÖRÖK JÁNOS

TÉMAVEZETŐ:
DR. FARKAS JÁNOS PhD, EGYETEMI ADJUNKTUS
KÜLSŐ KONZULENS:
DR. ORCI KIRILL MÁRK, PhD

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
ÁLLATRENDSZERTANI ÉS ÖKOLÓGIAI TANSZÉK
BUDAPEST

2012

Tartalomjegyzék

1	BEVEZETÉS	4
1.1	A BIOAKUSZTIKUS VIZSGÁLATOK JELENTŐSÉGE	4
1.2	MÓDSZERTANI ÁTTEKINTÉS	7
1.2.1	Paraméterek mérése	7
1.2.2	Paraméterek számának csökkentése	8
1.2.3	Tanulási módszerek	9
1.2.3.a	Önszerveződő térképek (SOM)	11
1.2.3.b	Diszkriminancia analízis (DFA)	14
1.2.3.c	Döntési fák (DT)	16
1.2.3.d	Szupport vektor gépek (SVM)	18
1.2.4	Osztályozási pontosság kiszámítása	22
1.2.5	Validáció	24
1.3	BEVEZETÉS A GERINCESEK KÖRÉBEN VÉGZETT TANULMÁNYOKHOZ	25
2	EUDISCOPUS DENTICULUS ECHOLOKÁCIÓS HANGJAINAK JELLEMZÉSE	26
2.1	BEVEZETÉS	26
2.2	ANYAG ÉS MÓDSZER	27
2.3	EREDMÉNYEK	29
2.4	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	32
3	A FEHÉRSZÉLŰ TÖRPEDENEVÉR ÉS A DURVAVITORLÁJŰ TÖRPEDENEVÉR AKUSZTIKUS ELKÜLÖNÍTÉSE ÉS FELMÉRÉSE	34
3.1	BEVEZETÉS	34
3.2	ANYAG ÉS MÓDSZER	37
3.3	EREDMÉNYEK	40
3.4	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	43
4	A REPERTOÁRHASONLÓSÁG ÉS PÁRBAÁLLÁSI SIKER KAPCSOLATA AZ ÖRVÖS LÉGYKAPÓNÁL	46
4.1	BEVEZETÉS	46
4.2	ANYAG ÉS MÓDSZER	49
4.3	EREDMÉNYEK	55
4.4	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	58
5	HAT KÖZÉP-EURÓPAI CICKÁNYFAJ AKUSZTIKUS FAJHATÁROZÁSA	60
5.1	BEVEZETÉS	60
5.2	ANYAG ÉS MÓDSZER	62
5.3	EREDMÉNYEK	68

5.4	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	74
6	REPERTOÁRMÉRETEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA MINIMÁLIS FESZÍTŐFA MÓDSZERREL	78
6.1	BEVEZETÉS	78
6.2	ANYAG ÉS MÓDSZER.....	81
6.3	EREDMÉNYEK.....	84
6.4	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	89
7	ÖSSZEFOGLALÁS.....	92
8	SUMMARY	93
9	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	94
10	IRODALOMJEGYZÉK	95

1 Bevezetés

Doktori dolgozatom témája tágabb értelemben az akusztikus paraméterek feldolgozási lehetőségeinek bemutatása. A legegyszerűbb, leíró jellegű és korrelációs módszerektől az adatok csoportosításán és osztályozásán át a gráfelmélet alapú összehasonlításáig sokféle technikát használtam fel a gerinces állatok körében végzett vizsgálataim során. A dolgozat módszertani megközelítése egyrészt lehetővé teszi, hogy a nagyon eltérő célú és különböző állatcsoportokon végzett vizsgálatok is együttesen bemutathatóak legyenek, másrészt az akusztikus irodalom ilyen jellegű összefoglalásának hiányát próbálja pótolni.

A dolgozatban öt tanulmány leírása szerepel, melyek különböző mélységben és módszerekkel igyekeznek az akusztikus paramétereket feltárni. Így szó lesz egy ritka dél-kelet ázsiai denevérfaj, az *Eudiscopus denticulus* tájékozódási hangjainak bemutatásáról, a fehérszélű törpedenevér (*Pipistrellus kuhlii*) fajfelismeréséről, illetve arról, hogyan lehet ez alapján az elterjedésének változását követni. Bemutatásra kerül egy módszer az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) példáján keresztül, melynek segítségével az ének komplexitásának hasonlóságát lehet tanulmányozni. A továbbiakban hat közép-európai cickányfaj hang alapján való elkülönítésének lehetőségeiről lesz szó. Végül pedig ismertetésre kerül egy új, akusztikus adatokra alkalmazható technika, melynek segítségével énekelemek csoportosítása nélkül lehet madarak repertoárméretét összehasonlítani.

1.1 A bioakusztikus vizsgálatok jelentősége

Az állatok és emberek hangjaival foglalkozó bioakusztika jellemzően interdiszciplináris terület. Módszerei a fizika, matematika, és a mérnöki tudományok legújabb vívmányain alapulnak. Eredményeinek jelentős részét mind a biológiai alap kutatásokban, mind az alkalmazott biológiai tudományokban széleskörűen használják.

Remek példája az akusztikus módszerek taxonómiában betöltött szerepének bemutatására a két európai rejtett (kriptikus) törpedenevér faj esete, ahol hangtani paraméterek eloszlásának leírása vetett fel egy sor újabb kérdést. Már Ahlen (1981) észrevette, az akkor még *Pipistrellus pipistrellus* néven ismert faj egyedei a tájékozódó hangimpulzusok (echolokációs hangok) legintenzívebb részének frekvenciájában bimodális

eloszlást követnek (45 és 55 kHz-es hangtípus). Jones és Vanparijs (1993) vetette fel annak lehetőségét, hogy esetleg 2 fajról van szó. Park és munkatársai (1996) írták le, hogy külön kolóniákat alkot a 2 hangtípus. A hangok alapján elkülönített példányok koponya méreteinek tanulmányozásával már kimutatható volt a morfológiai különbség (Barlow *et al.* 1997). A genetikai vizsgálatok eredményét Barratt és munkatársai (1997) a Nature-ben publikálták, majd a két hangtípust két fajként írták le (Jones & Barratt 1999) *P. pipistrellus* (közönséges törpedenevér) és *P. pygmaeus* (szoprán törpedenevér) néven. Intenzív kutatások eredménye képen ma már külső morfológiai bélyegek alapján is nagy százalékban azonosíthatóak a példányok (Haeussler *et al.* 1999, Dietz & Helversen 2004).

Azon fajok esetén, melyek gyakran produkálnak fajspecifikus akusztikus jeleket, elterjedt módszer jelenlétük hang alapján való regisztrálása. Így kiemelt jelentőségűek az akusztikus módszerek például az egyenesszárnyúak, kétéltűek, madarak, és számos emlős csoport faunisztikai vizsgálatában. Két fő típusát különböztetjük meg. A passzív akusztikus formája esetén zavarás nélkül lehet állatok jelenlétét, aktivitását tanulmányozni. Így denevérek esetén az echolokációs jelek regisztrálása az egyik legfontosabb módszer a faunisztikai vizsgálatok során. A nyolcvanas évektől kezdve vett nagy lendületet ez a módszer a denevérek kutatók körében. Előbb hallás útján való határozással (Ahlen 1981, Ahlen & Baagoe 1999), majd a későbbiekben a rögzített hangok pontos mérése segítségével (Vaughan *et al.* 1997). Ma már többváltozós automatikus felismerési technikák segítik a kutatók munkáját (Russo & Jones 2002, Jones *et al.* 2004, Obrist *et al.* 2004). Aktív akusztikus faunisztikai módszerekről akkor beszélünk, mikor a kutató maga indukálja kutatási alanyát jelenlétének jelzésére. Így a például a kutyafélék tanulmányozása körében elterjedtek a hangvisszajátszással stimulált válaszadásra épülő technikák, melyek a falkák közötti akusztikus kommunikációt használják ki (Robbins & McCreery 2003).

Az akusztikus monitorozás több szinten is megjelenik az elmúlt 2 évtized irodalmában. Így az egyes egyedektől a kisebb csoportok, populációk aktivitás vizsgálatán, nyomon követésén át akár egy egész faj elterjedését lehet ilyen módszerekkel tanulmányozni (Blumstein *et al.* 2011). Az ilyen esetek többségében a fő megoldandó problémák a felvétel és annak elemzésének automatizálása, illetve a jel és a háttérzaj elválasztása, valamint a faj, csoport, egyed elkülönítő felismerése. Ezen osztályozási feladatok módszereit részletesen tárgyalom a későbbiekben.

Az akusztikus jelek különösen alkalmasak az állati kommunikáció evolúciójának tanulmányozásához, mivel viszonylag könnyen lehet regisztrálni, elemezni, szintetizálni és hatékonyan visszajátszani ezeket a jeleket (Gerhardt & Huber 2002). Olyan fontos evolúciós kérdések tanulmányozásában játszanak fő szerepet, mint hogyan működik a szexuális szelekció, hogyan keletkeznek új fajok és hogy a természetes szelekció hogyan formálja a kommunikációt (Bradbury & Vehrencamp 1998, Searcy & Nowicki 2005). Ehhez a témakörhöz kapcsolódó főbb problémák az egyedek felismerése, az összetett jelek elemeinek csoportosítása, az akusztikus paraméterek összehasonlítása, melyekről szintén részletesen lesz szó a későbbiekben.

Konzervációbiológiai szempontból újabban fontos témakörnek bizonyul a zajszennyezés (Laiolo 2010). Az emberi tevékenységgel járó akusztikus zajkeltés az állatok egyik legfontosabb kommunikációs csatornájának használatát nehezíti meg. Egyre gyorsuló ütemben jelennek meg olyan tanulmányok, melyek azt vizsgálják, hogy ez a fajta antropogén hatás milyen módon befolyásolja az állatok viselkedését, a természetes és szexuális szelekciós folyamatokat (Brumm & Slabbekoorn 2005). Általában az ide kapcsolódó tanulmányokban a fajspecifikus jelzések háttérzajtól való megkülönböztetése az egyik legfontosabb megoldandó probléma technikailag.

Az emberi beszédfeldolgozás, hang- és nyelvfelismerés ma már a mindennapi életünk része. Fontosságának köszönhetően intenzív kutatás tárgya, melynek módszereit az állati bioakusztika folyamatosan ülteti át a saját tudományterületére. Az állati és emberi orvostudomány is felismerte az akusztikus diagnózis lehetőségét a hangképző csatornát érintő betegségek terén. Így osztályozó algoritmusokkal képesek különbséget tenni a különböző egészségi állapotok között (Vecerina-Volic *et al.* 1990, Lee *et al.* 1993, Gutierrez *et al.* 2010).

Amint a fenti néhány példán is látható, számos biológiai kutatási terület támaszkodik az akusztikus paraméterek felismerésére, csoportosítására, osztályozására, illetve összehasonlítására. Ezért fontos a hozzá kapcsolódó módszertan bemutatása, mely ennek a dolgozatnak egyik fő feladata.

1.2 Módszertani áttekintés

Az akusztikus vizsgálati módszerek folyamatos fejlődésének lehetünk tanúi. Ahogy a hangfelvételt és hangfeldolgozást segítő eszközök, illetve a matematikai és informatikai módszerek fejlődnek, úgy tapasztalhatunk újabb és újabb megoldásokat és felhasználási területeket. Az adatbányászati és mesterséges intelligencia kutatások módszerei közvetlenül segítik az akusztikában felmerülő osztályozási és csoportosítási problémákat.

Az akusztikus jelek laboratóriumban vagy terepen történő rögzítése után a felvételek szerkesztésével és esetleges szűrésével készítjük elő a hanganyagot. Ezekre a lépésekre számos részletes útmutatót találni az irodalomban (1998, Catchpole & Slater 2008, Parsons & Szewczak 2009).

1.2.1 Paraméterek mérése

A klasszikus akusztikus paraméterek, így az idő-, amplitúdó- és frekvenciaadatok mérése különböző megközelítéssel és pontossággal végezhető el. Történetileg a legelső mérési módszerek közé sorolhatjuk a hangnyomás pillanatnyi értékével arányos kitérést mutató oszcillográfok, később oszcilloszkópok használatát, melynek eredményeképpen kapott nyomásgörbe (amplitúdó görbe, oszcillogram) elemzésével nem csak az akusztikus jel erősségének időbeli változása volt követhető, hanem a periódusidő mérésével a frekvencia is meghatározhatóvá vált. A számítógéppel történő oszcillogramon végzett mérés a mai napig fontos módszer az olyan állatok vizsgálatában, melyek az időbeli paraméterekben kódolják a faji információt. Így például sok ízeltlábú a levegőben (például a szöcskék), a vízben (így a vízi poloskák), vagy éppen az aljzatban (például a pókok) terjedő rezgéseinek időbeli mintázata fajspecifikus (King 1999, Ganchev & Potamitis 2007, Dutto *et al.* 2011).

A frekvenciamérés egyik legrégebbi, bár egyszerűnek korántsem mondható eljárása a lassított hangfelvételek lekottázása hallás alapján, lásd Szőke Péter munkáját (1982) a madárhangok körében. Bár ez a módszer ma sem ismeretlen a kutatók, főleg a biológia és a művészetek határterületein dolgozók számára (Doolittle 2008). Azonban nagy előrelépést jelentett a „hordozható” frekvenciaelemző készülékek használata, melyek komplett frekvencia spektrumokat voltak képes megjeleníteni superheterodyne technika vagy Fourier-

transzformáció segítségével. A spektrum azt mutatja meg, hogy egy adott időablakban az egyes frekvencia komponensek milyen erősséggel vannak jelen a jelben. A szonogram pedig ennek időbeli változását jeleníti meg. Tulajdonképpen a manuálisan végzett frekvencia- és sokszor az időparaméterek mérése is a megjelenített szonogramon történik (lásd részletesen a tanulmányok ismertetésekor). Természetesen az utóbbi 2-3 évtized már egyértelműen a számítógépes megoldásokról szól. Rengeteg kereskedelmi és szabad szoftver készült a hangfeldolgozásra. Ezek közül számos programot célirányosan bioakusztikai projektek segítésére hoztak létre, így például a Batsound (Pettersson 1999), a Raven (Bioacoustics_Research_Program 2011a), az Xbat (Bioacoustics_Research_Program 2011b) szoftvereket.

A számítógép segítségével végzett akusztikus paraméterek mérését sokrétű módszertan segíti. A dolgozat tanulmányokat bemutató részeiben szó lesz arról, hogy milyen főbb paramétereket szokás az összetett jelekből kivonni, és milyen manuális, fél-automata és automatikus eljárások léteznek.

1.2.2 Paraméterek számának csökkentése

Sok esetben még nem lehet előre biztosan tudni, hogy mely változóknak lesz meghatározó szerepe a vizsgálatainkban, ezért általános megoldás, hogy sok paramétert mérünk le, majd később kiválasztjuk azokat, amelyek fontosak. A gyorsan fejlődő automatikus mérési lehetőségek különösen kedveznek a nagyszámú paraméter felvételének. A sok változó azonban egyrészt az adatok paramétertérbeli megjelenítését teszi nehezkessé, amennyiben a kutató vizuálisan szeretné értékelni adatait. Másrészt a csoportosítási és osztályozási algoritmusok hatékonyságát, sebességét negatívan befolyásolja. Szintén probléma lehet, hogy egyes módszerek, mint például a lineáris diszkriminancia elemzés érzékenyek a korreláló változókra.

Az egyik megoldás a változók számának csökkentésére a változók transzformálása és sorrendbe állítása, (ordináció, feature extraction), a másik pedig a változók egy részének kiválasztása transzformáció nélkül (feature selection, feature subset selection).

A legelterjedtebb ordinációs módszer a főkomponens elemzés (Principal Component Analysis, PCA). Az eljárás során az eredeti változók olyan lineáris kombinációit

(főkomponensek) állítjuk elő, ahol az új változók az adatok varianciájának mindig a lehető legnagyobb részét magyarázzák. Így sorrendben az 1. főkomponens a legfontosabb a variancia leképezésében, majd a második, és így tovább. Fontos, hogy az így létrehozott új változók nem korrelálnak egymással, így egy diszkriminancia analízis előkészítésére is alkalmazható a módszer. Annyi változót választunk ki ezek után, mely az adataink varianciájának többségét jól leírja. Ez a továbbiakban alkalmazott eljárásoktól is nagymértékben függ. Újabban olyan továbbfejlesztett technikák is megjelentek, mint például a kernel alapú PCA, mely a változók nem lineáris transzformációjára is képes (Muller *et al.* 2001), így bonyolultabb adateloszlások transzformálása is lehetővé válik már néhány változóval.

A változók kiválasztásának módszere (feature subset selection) alkalmanként előnyösebb lehet, mint az ordináció. Ilyen eset, mikor az eredeti változókat azért szeretnénk használni, hogy jobban interpretálható modelleket kapjunk később. Ilyen eset lehet, mikor kíváncsiak vagyunk, hogy mely eredeti paraméterek játszanak fő szerepet egy osztályozási problémában. Az egyik megoldás, hogy az egyes változók információtartalmát vizsgáljuk meg. Így például kiszámíthatjuk, hogy milyen távolságra van két osztály középpontja egymástól a kiválasztott változók alkotta paraméterterét szerint. Ezek után olyan paramétereket hagyunk meg a vizsgálatunkban, melyek lényegesen befolyásolják ezt a távolságot. Ezen eljárások előnye, hogy gyorsan végrehajthatók, azonban mivel sokszor nincs nagy ugrás a változók „fontossági értékében”, ezért a felhasználónak kell szubjektíven dönteni a változók végső számáról. Egy másik megközelítés lehet egy osztályozási feladat során, hogy a tévesztési mátrix (lásd 1.2.4 részt) alapján a modell pontosságát maximáljuk a változók megfelelő kombinációjának beállításával. Ennek előnye, hogy jobb osztályozási pontosságot lehet elérni, hátránya viszont, hogy időigényes lehet az eljárás.

1.2.3 Tanulási módszerek

Vizsgálódásaink egyik fő célja lehet adataink csoportosítása (klaszterezése). Ilyen eset például, mikor a madárénekek különböző hangelemeit próbáljuk meg csoportokba sorolni, hogy megállapíthassuk egy adott egyed repertoárméretét. Legegyszerűbb és még ma is sokat használt módszer a hangelemek valamilyen vizuális megjelenítése és ez alapján azok

manuális csoportosítása. Természetesen ez a módszer erősen szubjektív, és nagyobb adatbázis esetén nehézkes is. Számos adatbányászati módszer létezik a probléma objektívebb megoldására, mely a lemért hangelemek közötti paraméterterbéli távolságokon alapulnak. Felügyelet nélküli tanulási módszereknek is nevezik őket, mert a csoportok címkeit előre nem lehet tudni. Hierarchikus és nem-hierarchikus, illetve kemény és lágy csoportosítási módszerek is léteznek (Podani 2000b). Ezek közül a neurális háló alapú önszerveződő térképek használata kerül bemutatásra (lásd az 1.2.3.a részt).

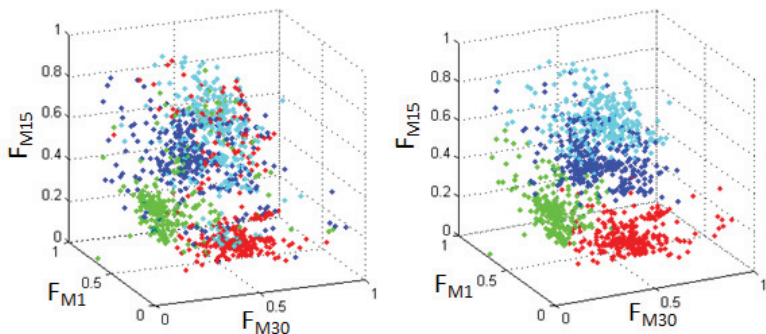
Másik nagy csoportja a paraméterek leírásának és felhasználásának az osztályozás. Erre példaként hozható a denevérfajok hang alapján való határozása. Ilyen esetben a már előre ismert csoportok tulajdonságai közötti különbségeket próbáljuk meg feltárni, mely segítségével ismeretlen csoportcímekjű adatokról lehet eldönteni, hogy hova tartoznak. Felügyelt tanulási módszereknek is nevezik őket. A későbbiekben a diszkriminancia analízis (1.2.3.b rész), a döntési fák (1.2.3.c rész) és a szupport vektor gépek (1.2.3.d rész) kerülnek bemutatásra, mert a kidolgozott tanulmányokban is ezek szerepelnek. Jelentős szerepe van még a bioakusztikában a valószínűségi hálóknak, így a Rejtett Markov Modelleknek (Hidden Markov Models, HMMs) illetve a neurális hálóknak (Artificial Neural Networks, ANNs), melyeket az emberi beszédfelismerés témakörében széleskörűen használnak (Lippmann 1989, Rabiner 1989, Cooke *et al.* 2001), akár ezeket a módszereket kombinálva is (Polur & Miller 2006). Az emberi beszédfeldolgozás hatására számos ilyen módszert próbáltak már ki a denevérek fajfelismerésére (Parsons & Jones 2000, Skowronski & Harris 2006) vagy épp hangelemek azonosítására több állatcsoport esetén is (Potter *et al.* 1994, Nickerson *et al.* 2006, Pozzi *et al.* 2010).

1.2.3.a Önszerveződő térképek (SOM)

A Kohonen-féle önszerveződő térkép (Self-organizing map, SOM) (Kohonen 1982) olyan neurális háló modell, mely az n -dimenziós bemeneti adattér egymáshoz közeli adatpontjait közeli neuronoknak felelteti meg. A neuronok általában egy 2-dimenziós (de lehet egy- vagy többdimenziós is) rácsszerkezetben helyezkednek el, ahol minden belső neuronnak 6 vagy 8 másik szomszédja van (hexagonális vagy négyzetrácsos szerkezet). Minden egyes neuron egy n -dimenziós súlyvektornak feleltethető meg. Az iterációs lépésekből álló tanulási folyamat végén a neurális háló az adathalmaz paramétertérbeli struktúráját veszi fel (Abonyi 2006).

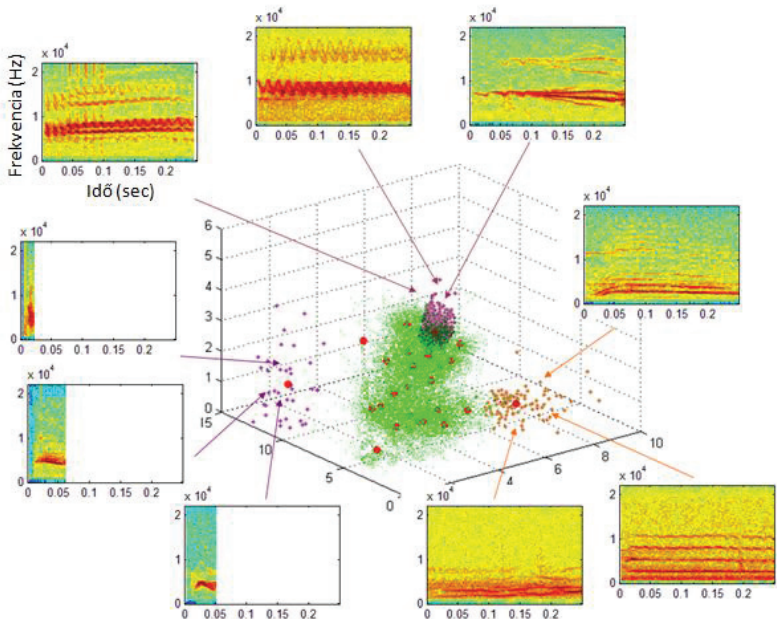
Az eljárást kemény és lágy csoportosításra is lehet használni aszerint, hogy az egyes adatpontokat egy adott neuronhoz (csoporthoz) soroljuk, vagy a neuronoktól való távolság alapján számolt valószínűséget vesszük alapul. Lényegében ez egy felügyelet nélküli tanulási módszer. Miután betanítottuk a hálót, ismeretlen adatpontokat is lehet az egyes neuronokhoz rendelni, így második lépésben osztályozási feladatokra is alkalmazható az önszerveződő térkép. Az egyes neuronok közötti távolságot az U -mátrix mutatja be, mely így lényegében az n -dimenziós adatteret egy 2-dimenziós neurális háló esetén 3 dimenzióban tudja megjeleníteni. Így ordinációs feladatokra is alkalmas a módszer. Az eljárás érzékeny az eltérő skálájú adatokra, ezért előtte az adatokat standardizálni kell.

Az örvös légykapó négy, már manuálisan csoportosított syllabus (rövid, jól elkülönülő hangeleme az éneknek) fajtájának újrcsoportosítására mutatok be először egy példát (1. ábra) saját adatokra. Minden egyes fajtából 300 syllabus összesen 8 lemért, és itt nem részletezett paraméterét (részletesen lásd a 4.2 részt) alapul véve egy 4 neuronból álló önszerveződő térkép került betanításra. Amint az ábrán jól látszik, a manuális csoportosításhoz nagyon hasonló eredményt kaptam. Ez egyrészt annak köszönhető, hogy tudtam, hogy 4 csoportot kell keresni, másrészt jelen esetben jól elkülönülő csoportokról van szó. Általában az önszerveződő térképeket akkor használják, mikor nem tudjuk, hogy hány csoportot (hangtípust) kell keresni, és azok között az átmenet folyamatos.



1. ábra. A manuálisan csoportosított madárhang syllabusok eloszlása a lemért nyolc, terjedelemmel standardizált változóból 3 kiválasztott változó paraméterterében (balra), és a SOM által létrehozott csoportok (jobbra). A változók leírásához részletesen lásd a 4.2 részt.

A második, szintén saját adatbázison alapuló példában 67 örvös légykapó hím mintegy 15000 syllabusának 8 lemért paramétere (részletesen lásd a 4.2 részt) alapján végzett csoportosítását mutatom be önszerveződő térképpel (a pontokat 3 paraméter terében mutatja a 2. ábra). A különböző egyedek syllabusainak egy része hasonlít egymásra, de az átmenet a különböző syllabusfajták között folyamatos, így manuálisan csak erősen szubjektív lehet a csoportosítás. Így nem tudjuk megmondani azt sem, hogy hány syllabus csoportot keresünk. Egy 25 neuronból álló önszerveződő térképet tanítottam be. Az ilyen módon csoportosított syllabusok alapján egyrészt minden egyedre ki lehet számítani a repertoárméretet és össze lehet az egyedeket ez alapján hasonlítani. Másrészt így lehetőség nyílik a syllabus átfedések mértékének meghatározására is. A manuálisan csoportosított syllabusok alapján számolt repertoárméretetek erős korrelációt mutatnak a SOM alapján meghatározott repertoárméretetekkel (Pearson-féle korrelációs együttható $R=0,76$). Többféle SOM kipróbálása után a legnagyobb egyezést a manuális és automatikus csoportosítás között a repertoárméretet illetően a 125 neuronból álló térkép alapján kaptam ($R=0,81$).



2. ábra. Közel 15000 syllabus csoportosítása 25 neuronból álló SOM segítségével. A főkomponens elemzés után kapott új változók első három dimenziót mutató paraméterterében a neuronok nagyméretű piros körökkel, az egyes syllabusok kis pontokkal vannak jelölve. Három neuronhoz tartozó syllabus csoportból 3-3 hang szonogramját mutatom be.

Az önszerveződő térképek alkalmazására számos példát találhatunk. A kis kardszárnyúdfelfin (*Pseudorca crassidens*) hangjainak csoportosítására (Murray *et al.* 1998), és a keresztcsőrű fajok (*Loxia spp.*) határozására (Tanttu *et al.* 2006) is már használták. A fiatal zebrapintyek (*Taeniopygia guttata*) hangfejlődésének követésére a SOM bemenetűl a hangelemek teljes szonogramjában található információt felhasználták, majd az egyes neuronokhoz tartozó adatpontok relatív gyakoriságának időbeli változását írták le (Janata 2001). Hierarchikus SOM-ra is található példát, így a trópusi hangyászmadárfélék (*Thamnophilidae*) fajhatározása esetén (Vallejo *et al.* 2007), ahol először a syllabusokat

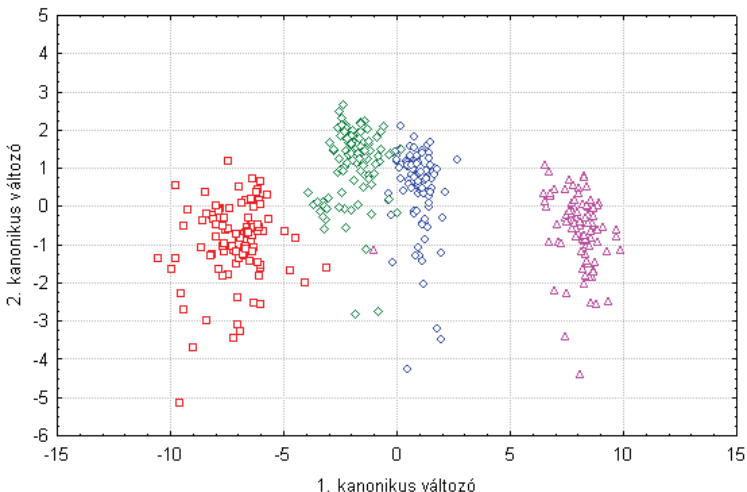
csoportosították, majd második lépésben az egyes syllabusfajták szekvenciáit leíró átmeneti táblázat (transition matrix) adataira tanítottak be önszerveződő térképet.

1.2.3.b Diszkriminancia analízis (DFA)

A diszkriminancia analízis az egyik legelterjedtebb statisztikus alapú osztályozási eljárás (Quinn & Keough 2002). A módszer eredeti formájában a bemeneti változók lineáris kombinációját állítja elő olyan módon, hogy a csoportok közötti és a csoporton belüli variancia arányát maximalizálja (Fisher 1936). Az eljárás során előállított diszkriminancia függvények segítségével lehet ismeretlen eseteket kategorizálni. A diszkriminancia analízist általánosan alkalmazzák egyszerűbb osztályozási problémákhoz és a változók fontosságának megállapításához (Podani 2000).

Használatának egyik feltétele az osztályok közötti variancia-kovariancia mátrixok homogenitása, melyet a Box-féle M-teszttel lehet ellenőrizni. Ha ennek nem felel meg, a kvadratikus DFA forma használható, vagy transzformált adatokkal kell dolgozni. Kvadratikus formájában a lineáris tagok mellett négyzetes tagok is szerepelnek a kombinációk között. A másik feltétel az adatok többváltozós normális eloszlása. Amennyiben osztályonként elegendően sok (legalább 20) megfigyelésünk van, és az osztályok száma viszonylag alacsony (kevesebb, mint 8) a modell általában robusztusan viselkedik akkor is, ha a normalitás feltételei nem teljesülnek. Erősen korreláló változók csökkentik az osztályozási pontosságot, így általánosan alkalmazott módszer, hogy ennek elkerülésére bizonyos változókat kizárnak a vizsgálatból, vagy főkomponens elemzést végeznek a klasszifikáció előtt (Hair *et al.* 1995).

A következő saját adatbázisra épülő példában az örvös légykapó 4 syllabus fajtájának osztályozása látható 8 paraméter (részletesen lásd a 4.2 részt) alapján (3. ábra). Az első kanonikus változó mutatja a csoportok közötti legnagyobb különbséget. Az első két kanonikus változó együtt pedig már ránézésre is jó elkülönítést ad. A felhasznált 8 paraméter közül 7 szignifikánsan hozzájárult az eredményhez (Wilk's $\lambda=0,0177$; $F_{24,1128}=141,93$; $p<0,001$). A modell valódi prediktív értékét validációs eljárás során kell megállapítani (lásd a 1.2.5 részt).



3. ábra. Diszkriminancia elemzés négy syllabusfajta osztályozására. Az ábra a syllabusokat mutatja az első két kanonikus változó alkotta transzformált paraméterterben.

Egy fajhatározó készítésekor a gyakorlatban általában egy egyedtől több hangelemet is felveszünk, azonban egyrészt a pszeudoreplikáció elkerülésére, illetve, hogy az osztályozó modell minél inkább a populáció variációját tükrözze, csak egy adatot használunk fel egy egyedtől. Ez elérhető úgy is, hogy ténylegesen egyetlen hangelem paramétereit (Russo & Jones 2002), vagy több hangelem átlagértékét használjuk (így a mi tanulmányunkban is, lásd a 3.2 részt). Egy alternatív, permutációs alapú megoldást javasol Mundry és Sommer (2007), ahol minden hangelem paramétereit fel lehet használni, anélkül, hogy az adatok közötti függetlenségi feltételt megsértenénk.

A DFA általánosan elterjedt az emlősök körében az intra- és interspecifikus akusztikus jelek osztályozásában és azonosításában. Így cettfélék fajfelismerésére (Oswald *et al.* 2007, Azzolin *et al.* 2009, Baumann-Pickering *et al.* 2010), farkas farkák csoportos hangjának (Passilongo *et al.* 2010) vagy éppen a denevérek (Burnett *et al.* 2001) és fókák egyedi hangjainak tanulmányozásában (Collins *et al.* 2006, Tripovich *et al.* 2006, Gwilliam *et al.* 2008).

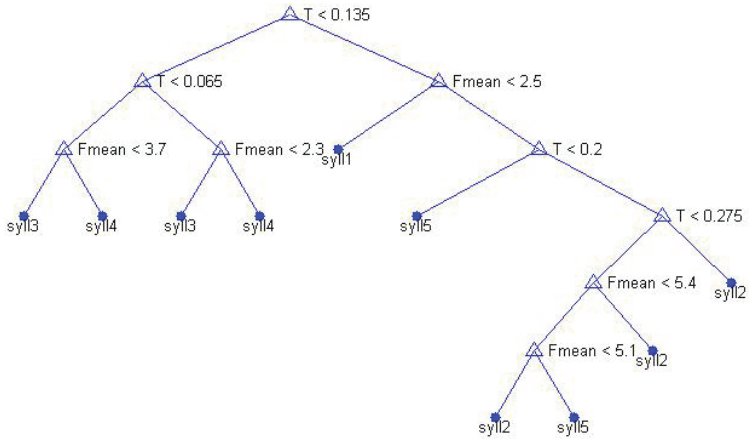
1.2.3.c Döntési fák (DT)

A döntési fa maga egy fa alakú folyamatábra (irányított gráf). A csomópontokban egy-egy kérdés szerepel, a belőlük kiinduló élek az egyes válaszokat, kimeneteket jelenti. Általában bináris fákat használnak, ahol 2 válasz adható a kérdésre, azaz minden csomópontból két újabb él indul ki. A fa gyökerétől indulva a kérdésekre válaszolva jutunk el a fa egyes leveleihez, ami egy-egy osztálycímkének felel meg. Többféle algoritmus is elterjedt a fák előállítására, ezek közül az egyik az ID3 (Interactive Dichotomizer 3) algoritmus, mely az információnyereség elvén alapul (Abonyi 2006).

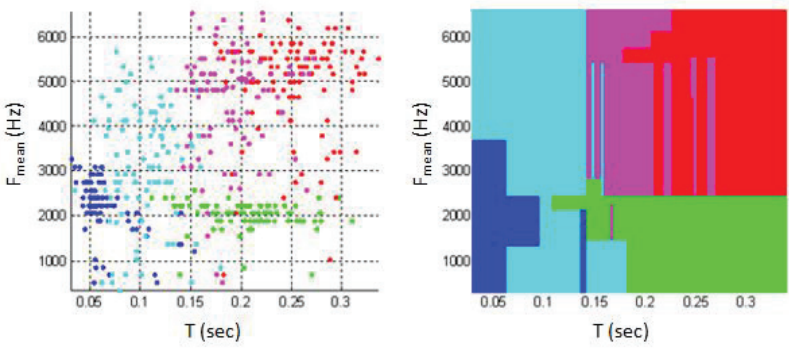
A tútanulás elkerülése végett, egyrészt meg lehet adni az elérni kívánt mélységet, illetve fametszést (tisztítást) lehet alkalmazni, melyet bizonyos ágak törlésével lehet elérni. Ezekre azért van szükség, mert bizonyos illeszkedésen túl már csak a tanuló mintákban jelenlévő sajátosságokat tanulja meg a modell, és emiatt kevésbé hatékonyan működik a teszt adatokra. Egy optimális értéket kell megtalálni, hiszen a fa túlzott redukálása szintén rontja az osztályozás pontosságát.

A döntési fa használatának nagy előnye azok könnyű értelmezhetősége és interpretálása. Szintén fontos lehet néhány alkalmazásban, hogy már minimális mintaszámra is működik, habár a megbízható osztályozáshoz természetesen nagyszámú mintára van szükség.

Az örvös légykapó 5 syllabus fajtájának osztályozására mutatok be egy saját adatokon nyugvó példát (4. ábra és 5. ábra). Minden egyes fajtából 100 syllabus időtartam (T) és átlagos hangmagasság (F_{mean}) adatára végeztem el az osztályozást döntési fa algoritmussal (a mért változók leírását részletesen lásd a 4.2 részben). A döntési fán (4. ábra) jól követhető a 2 paraméter alapján a syllabusok szétválasztása. A két változó alapján a syllabusok nem jól különülnek el a paraméterterben (lásd 5. ábra), és ennek megfelelően az egyes térrészek nem mutatnak homogén struktúrát. Jobb elkülönítés érdekében természetesen további paraméterek bevonására van szükség, jelen esetben csak a módszer bemutatása a cél.



4. ábra. Egy döntési fa felépítése az öt syllabusfajtára. A csomópontokban a döntési szabályok, az ágvégeken a syllabuscsoportok címkei láthatók (T – syllabus időtartama (msec), F_{mean} – átlagos hangmagasság (kHz)).



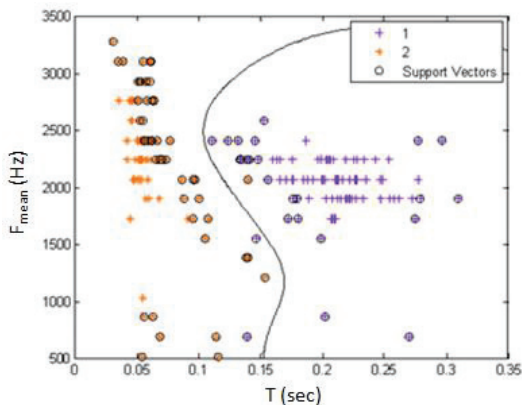
5. ábra. A syllabusok elhelyezkedése a paramétertérben (balra), és a döntési fa eljárás során generált szabályok alapján felosztott paramétertér (jobbra). Az egyes színek a manuálisan csoportosított különböző syllabusfajtákat jelölik (T – syllabus időtartama, F_{mean} – átlagos hangmagasság).

Döntési fákat használnak fajfelismerésre önállóan (Acevedo *et al.* 2009, Adams *et al.* 2010) vagy más módszerekkel kombinálva, például szupport vektor gépekkel a csomópontokban (Fagerlund 2007).

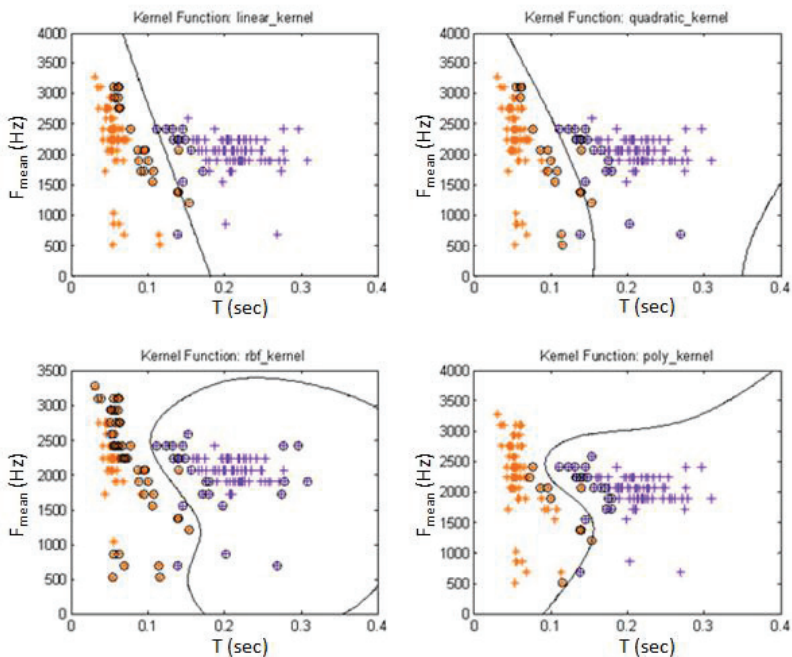
A döntési fa módszert a manuális csoportosítás segítésére is lehet használni, ahogy ezt az örvös légykapó hangkönyvtárának építéskor tettem (lásd a 4.2 részt). Ebben az esetben a már manuálisan csoportosított hangokat osztályozom döntési fa módszerrel, és az újabb ismeretlen osztálycímkéjű hangot azonosítom a fa alapján. Ilyen módon a legközelebbi osztályokat megjelenítve a felhasználó döntését könnyíti meg a módszer nagyszámú syllabus csoport esetén. Eszerint az új syllabuszt egy már létező osztályba sorolhatunk be, vagy egy új kategóriát hozhatunk létre számára. Természetesen ez a csoportosítási eljárás erősen szubjektív (lásd az önszerveződő térkép példáját vagy a 6.1 részt egy alternatív módszerért). A döntési fa módszer ebben az esetben azért jó választás, mert használható akkor is, amikor csak egyetlen syllabuszból áll egy csoport, ellentétben a diszkriminancia elemzéssel.

1.2.3.d Szupport vektor gépek (SVM)

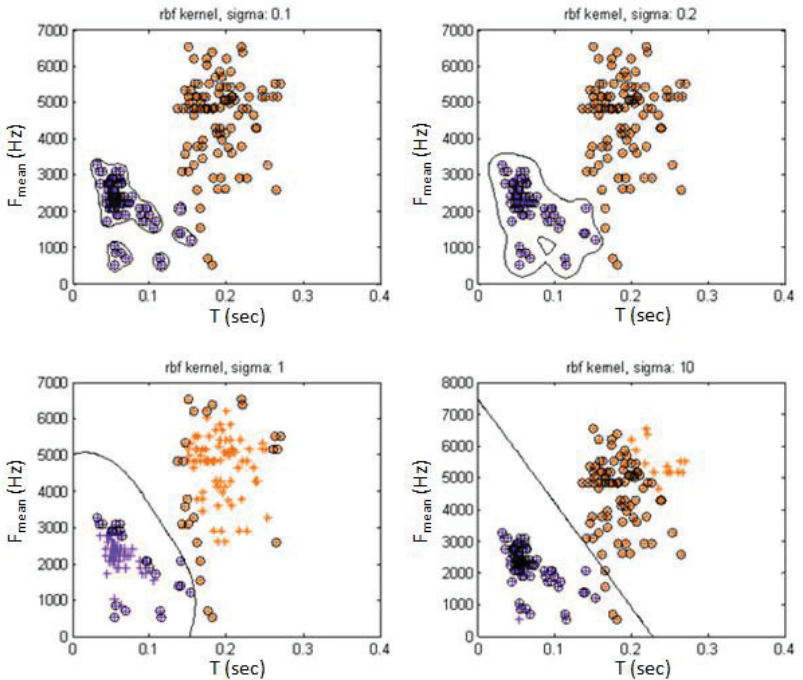
A szupport vektor gép az osztályozási eljárás során az n -dimenziós adattérben egy olyan, a csoportokat elválasztó $n-1$ dimenzióval rendelkező hipersíkot keres meg, melynek távolsága a csoportok legközelebbi pontjaitól (szupport vagy tartó vektorok) maximális. Fontos, hogy a módszer nem feltételezi, hogy adataink egy bizonyos eloszlást követnek, így ilyen jellegű, eloszlást tesztelő vizsgálatot sem kell használata előtt végezni (Burgess 1998, Hsu *et al.* 2000). Amennyiben az eredeti adattérben lineárisan nem lehet a csoportokat elkülöníteni, kernel függvény segítségével olyan módon lehet az eredeti paraméterteret transzformálni, ahol magasabb dimenziószám mellett már lehetséges a csoportok szeparálása. A nagyobb dimenzióban megtalált hipersík, a visszatranszformálás után egy nem lineáris görbeként jelenik meg (6. ábra). A leggyakoribb kernel függvények a lineáris, négyzetes, polinom és az RBF (Radial Basis Function) (7. ábra). A túlságosan magas dimenziószámúba való konvertálás esetén az elválasztó görbe a kelleténél szorosabban illesztett, a modell túltanított lesz (8. ábra). Ezért a modellt mindig valamilyen tanító-tesztelő eljárásos kell optimalizálni (1.2.5 rész). Az előző három ábra saját adatok felhasználásával készült.



6. ábra. SVM osztályozásának eredménye örvös légykapótól származó két szillabusfajta elkülönítésére. A két szín az eltérő szillabusfajtaikat jelöli. A körberajzolt pontok szolgálnak support vektorként a modellben.



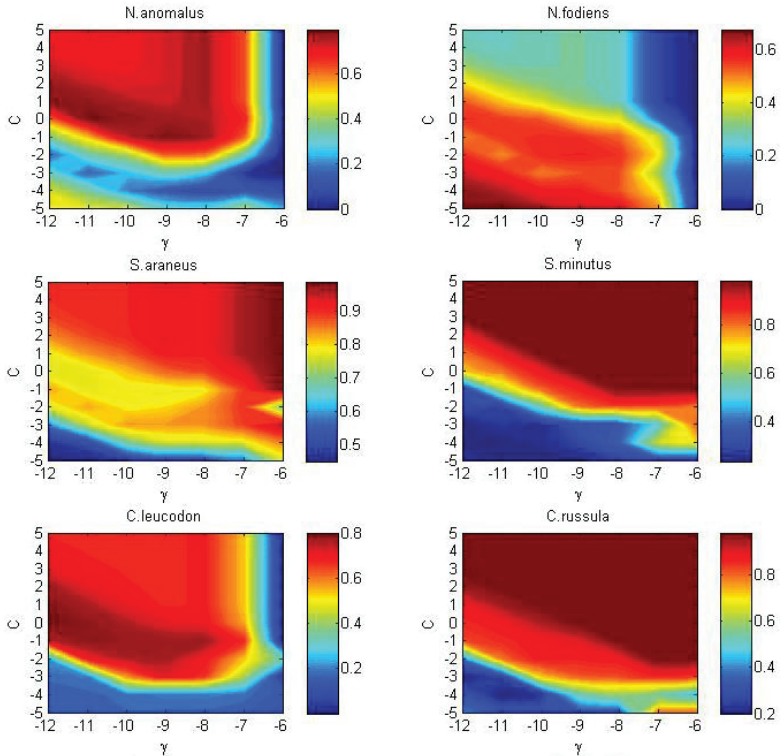
7. ábra. Két syllabusfajta SVM osztályozásai különböző kernel típusokkal (lineáris, négyzetes, RBF és polinom).



8. ábra. Két syllabusfajta SVM osztályozásai RBF kernel segítségével különböző sigma paraméterek mellett.

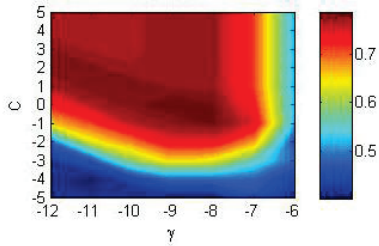
A cickányfajok akusztikus elkülönítésére tanított SVM esetén két paraméter alapján kellett a modellt optimalizálni (lásd az 5.2 részt és Chang és Lin 2001 munkáját a paraméterek részletes leírásáért). Ehhez egy rács-kereső (grid-search) algoritmust követtem. Így előbb nagyobb léptékben kerestem meg azt a régiót, melyben a modell a legjobb osztályozást adja, majd a megtalált régióon belül vizsgáltam a paraméterkombinációkat (9. ábra). Amint az ábrán látható, különböző paraméterkombinációk esetén fognak az egyes fajok a többitől jól elválni. Olyan paramétereket kerestem, melyek mellett a modell mind a 6 faj esetén kielégítő osztályozási pontosságot ad. Ehhez a „macro-averaged F-measure”

értékét használtam (10. ábra). A következő lépésben a $2^{-2} < C < 2^2$ és $2^{-11} < \gamma < 2^{-7}$ régióban kerestem a függvény maximális értékét.



9. ábra. Különböző C és γ paraméterek alapján betanított SVM a 6 cickányfaj akusztikus elkülönítésére. A színek az adott fajra vonatkozó osztályozási pontosságot mutatják. A tengelyek számértékei 2 kitevőiként szerepelnek a paraméterek kiszámításánál.

Jelentek már meg SVM akusztikus alkalmazások denevérek (Armitage & Ober 2010), madarak és kétélűek fajfelismerésére (Acevedo *et al.* 2009) valamint hosszúsárnyú bálnák egyedfelismerésére (Mazhar *et al.* 2007) is.



10. ábra. A C és γ paraméter különböző értékei mellett betanított SVM a 6 cickányfaj akusztikus elkülönítésére. A színek a hat cickányfajra számolt átlagos osztályozási F-mértéket mutatják. A tengelyek számértékei 2 kitevőiként szerepelnek a paraméterek kiszámításánál.

1.2.4 Osztályozási pontosság kiszámítása

Az osztályozási modellek pontosságának (teljesítmény, performance) kiértékelését a tévesztési táblázat (confusion matrix) alapján végezzük (1. táblázat).

	modell által jósolt pozitív esetek száma	modell által jósolt negatív esetek száma
valódi pozitív esetek száma	TP	FP
valódi negatív esetek száma	FN	TN

1. táblázat. A tévesztési táblázat általános alakja egy adott osztály szempontjából.

Tetszőleges számú osztályra fel lehet állítani a tévesztési mátrixot, melyben az általunk várt (valódi) és megfigyelt (modell által jósolt) esetek számát regisztráljuk. Egy adott csoport szempontjából, pozitívak azok az esetek, amelyek az adott kiszemelt osztályra vonatkoznak, negatívak azok, amelyek más osztályokra vonatkoznak. Ennek megfelelően négy féle módon számolhatjuk össze az osztályozott eseteket:

- TP (True Positive): azon pozitív minták száma, melyeket a modell helyesen azonosított
- FP (False Positive): azon pozitív minták száma, melyeket a modell rosszul azonosított

- FN (False Negative): azon negatív minták száma, melyeket a modell rosszul azonosított
- TN (True Negative): azon negatív minták száma, melyeket a modell helyesen azonosított

A tévesztési mátrix értékei alapján különböző mérőszámok segítségével értékelhetjük az osztályozási eredményünket. Az egyes osztályok szempontjából az alábbi mérőszámokat adhatjuk meg (Abonyi 2006, Tang *et al.* 2009):

- érzékenység (sensitivity, recall): $\rho_i = TP_i / (TP_i + FN_i)$ – a modell által pozitívnak vélt esetek közül a helyesny osztályozott esetek aránya
- megbízhatóság (precision): $\pi_i = TP_i / (TP_i + FP_i)$ – a valódi pozitív eseteket figyelembe véve a helyesen osztályozott esetek aránya
- sajátosság (specificity): $TN_i / (TN_i + FP_i)$ – a modell által negatívként jósolt esetek közül a helyesen osztályozott esetek aránya
- pontosság (accuracy): $(TP_i + TN_i) / (TP_i + TN_i + FP_i + FN_i)$ – a helyesen osztályozott tesztminták aránya

Ha kettőnél több osztályunk van, akkor attól, függően, hogy milyen módon csoportosítjuk az adatokat, kétféle, az osztályozási hatékonyságot jellemző F-mérték (F-measure) számítható ki (Ozgur *et al.* 2005). Az első esetben (micro-averaged F-measure) az egyes eseteket azonos módon vesszük figyelembe, így amelyik osztály (1-től M-ig) több esetet tartalmaz, az nagyobb súllyal fog részt venni az eredményben.



A második esetben (macro-averaged F-measure) esetén az egyes osztályokra külön számoljuk ki az érzékenységi (ρ_i) és megbízhatósági (π_i) értékeket és azokból képezzük az F-mértéket:



Ebben az esetben az egyes osztályok azonos súllyal vesznek részt az osztályozás hatékonyságának megadásában.

1.2.5 Validáció

Az osztályozási eljárás során a tanuló algoritmusok a paramétereiket olyan szűk intervallumon, határokon belül tanulják meg, hogy ugyanabból a populációból származó más adatokon már nem működik jól (túltanítás jelensége, overfitting) általános jellemzője a validációs módszereknek, hogy az adatokat 2 részre osztják, az egyik részét a paraméterek megtanulására használják (tanuló minta), a másikat a tesztelésre (teszt minta). Ilyen módon úgy lehet a tanuló mechanizmusok paramétereit beállítani, hogy azok elkerüljék a túltanítást, és így megbízhatóbb osztályozási pontosságot kapunk, mikor jellemezni szeretnénk az adott osztályozó modellünket. Több fajtája ismeretes.

Egyszerű esetben csak egyszer végezzük el a tesztelést az eredeti adatok megadott hányadán. Ez a módszer akkor lehet kielégítő, amennyiben elegendő tanító minta áll rendelkezésre. Így gyakran osztják például 2 egyenlő részre az alapadatokat.

A kereszt-validálás során több lépésben történik a modell ellenőrzése. Általánosan k -szoros kereszt validálásnak (k -fold cross-validation) hívjuk, melyben a k határozza meg, hogy hány lépésben végezzük el a folyamatot. Így ha $k=10$, akkor 10-szer validálunk olyan módon, hogy minden esetben más adatok alkotják a teszt mintát. Ezt célszerű úgy végezni, hogy az egyes osztályok az elemeik számával arányosan vegyenek részt a tesztelő és így a tanító mintában is. Minden egyes ciklusban kiszámítjuk a modellünk pontosságát, és a legvégén az átlagot használjuk fel a végső pontosság megállapításához. A módszer előnye, hogy a minta nagyságától függően választhatjuk meg a ciklusok számát, így kisebb minták esetén is jól működik.

A „hagyj ki egyet” (leave-one-out) módszer az előbbi módszer speciális esete, mikor a k megegyezik a minták számával. Ebben az esetben minden egyes ciklusban csak egyetlen minta szolgál tesztelésre. Jellemzően kis mintaszám esetén érdemes használni.

A bootstrap technika alkalmazásánál n minta esetén az ismétlések megengedésével véletlenszerűen n számot generálunk 1 és n között. Ezek lesznek azon minták sorszámai, melyeket a tanításnál használunk. A teszt minták számának várható értéke $n \cdot (1 - n^{-1})^n$.

Nagyobb mintaszámok esetén a teszt minták aránya a tanuló mintákhoz viszonyítva $\lim(1-n^{-1})^n=e^{-1}=0,368$. Mivel a tanuló minták aránya ekkor 63,2%, körüli ezért ezt a módszert 0.632 bootstrapnak is hívják.

1.3 Bevezetés a gerincesek körében végzett tanulmányokhoz

A következő tanulmányok az akusztikus paraméterek jellemzésének különböző megközelítéseit mutatják be. Az *Eudiscolopus denticulus* denevérfaj hangleírásában a leíró jellegű statisztika mellett korrelatív kapcsolatokat tárok fel az egyes hangjellemzők között, hogy a tájékozódási hang dinamikus természetét jellemezhessem. A *Pipistrellus kuhlii* és *P. nathusii* elkülönítésénél diszkriminancia analízissel osztályozom az echolokációs hangokat, az előállított diszkriminancia függvényekkel pedig ismeretlen hangokat azonosítok. A madarének komplexitása és a párbaállási siker kapcsolatának vizsgálatakor döntési fa algoritmusok segítik a syllabusok csoportosítását, illetve törzsfakészítési módszerrel történik a 2 jellemző összehasonlítása. A cickányok fajhatározásához a hangok csoportosítását önszerveződő neurális hálózatokkal végzem, majd az így kapott csoportokat osztályozom szupport vektor gépekkel. Az utolsó tanulmányban pedig minimális feszítőfa hosszal jellemzek madárhang mintázatokat, és ezt használom a syllabusok sokféleségének mérőszámaként.

2 *Eudiscopus denticulus* echolokációs hangjainak jellemzése

2.1 Bevezetés

Annak ellenére, hogy 80 éve írták le az *Eudiscopus denticulus* (Vespertilionidae) denevérfajt, a mai napig mindössze néhány példányt sikerült fogni Dél-Kelet Ázsiában és a róla szerzett ismeretink néhány sorban összefoglalhatók. Echolokációs hangjai, mely alapján lehetőségünk lenne több információt megtudni az elterjedéséről, ökológiai igényeiről, teljesen ismeretlen.

A fajt legelőször Laoszból írták le (Osgood 1932). Később jelentették MyanmARBól (Koopman 1970), Thaiföldről (Kock & Kovac 2000) és Vietnamból (Borissenko & Kruskop 2003). Szálláshelyét bambusz szárában találták meg (Kock & Kovac 2000), azonban további ismeretek nem állnak rendelkezésünkre.

Az echolokációs hangok leírása különösen fontos lenne az akusztikus felmérések szempontjából. Ez a módszer egyre elterjedtebb és egyre fontosabb a tropikus területeken is (Papadatou et al. 2008, Kofoky et al. 2009) a fajok elterjedésének meghatározásához és a természetvédelmi kezelések tervezéséhez. A hangok szerkezetének tanulmányozása szintén bepillantást nyújthat abba, hogy a faj milyen típusú táplálkozó helyeket kedvelhet és milyen táplálkozási stratégiát követ (Schnitzler et al. 2003).

Egy 2008 októberében zajlott vietnami biodiverzitás felmérés keretében 3 *Eudiscopus denticulus* egyed echolokációs hangjait rögzítette Csorba Gábor. Ebben a tanulmányban azzal a céllal írjuk le a hangok jellemzőit, hogy a terepi akusztikus hangrögzítések segítségével a faj további kimutatását segítsük Dél-Kelet Ázsiában.

Célkitűzéseink voltak:

- Az *Eudiscopus denticulus* tájékozódó hangjai paraméterének és szerkezetének leírása.
- A hangszerkezet tulajdonságai alapján a faj jellemző táplálkozási élőhelyének leírása.

2.2 Anyag és módszer

2008. október 5. és 8. között a Pu Huong Nemzeti Parkban (Nghe An tartomány, Vietnam, 19°20'12N 105°01'18E, 380 m) összesen kilenc *Eudiscopus denticulus* egyed került meg húrcspadával. Három egyed hangjai lettek a helyszínen rögzítve, majd később a preparátumaik a Magyar Természettudományi Múzeum Emlősgyűjteményébe kerültek 23030, 23052, 23057 leltári számmal ellátva. A befogás után 1-2 órát voltak az egyedek vászonzacskóban a felvétel készítése előtt. Szúnyoghálóból készült 6x3x3 méteres repülőszátor szolgált a felvétel helyszínéül. Az egyedek biometriai adatai az 2. táblázatban vannak összesítve.

HNHM No.	nem	alkarhossz (mm)	tömeg (g)
23030	nőstény	34,3	4,5
23052	hím	34,2	5
23057	nőstény	35,7	5

2. táblázat. A három *Eudiscopus denticulus* egyed biometriai adatai.

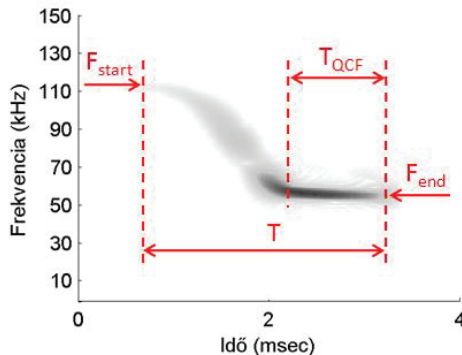
A hangok Pettersson D1000X ultrahang detektorral (Pettersson Elektronik AB) voltak rögzítve CF memóriakártyára, amíg az állatok repültek a sátorban. A mintavételezési frekvencia 500 kHz volt, 16 bites kvantálás mellett.

A három egyedtől összesen 602 echolokációs hangot szegmentáltunk. A hangok szerkezetét tekintve két fő típust különítettünk el. A ritka hangtípust mindössze 5 esetben és csak az egyik egyednél találtunk. Ezeket a hangokat külön mértük le, és külön szonogramot mutatunk be róla. A gyakoribb hangtípusból összesen 96 hangot választottunk véletlenszerűen (egyedenként 32 hangot), hogy statisztikai módszerekkel írjuk le jellemzőiket. A hangok 256 pontos 97%-os átfedésű FFT ablakkal készült szonogramokon lettek megjelenítve és lemérve egy saját készítésű program segítségével MATLAB 7.0 (The Mathworks, Inc.) környezetben.

Minden hang alaphangi frekvenciáját lemértük a hang elején (F_{start}) és végén (F_{end}), és a hang azon részén, ahol az alaphang erőssége maximális volt (F_{maxE}) 256 pontos FFT ablakot használva. A hangterjedelem (F_{band}) az $F_{\text{start}}-F_{\text{end}}$ képlet alapján lett kiszámolva, mivel a maximális frekvencia mindig megegyezett F_{start} -tal, a minimális frekvencia pedig F_{end} -del. A

hang időtartama (T) az impulzusok közötti időtartam (PI) valamint a a hangok második felében található kvázi konstans frekvenciájú rész időtartama (T_{QCF}) szintén lemérésre került (Kalko & Schnitzler 1993) (lásd 11. ábra). Az átlag, a szórás és a terjedelem minden egyedre ki lett számolva. A másodrendű leíró jellegű statisztikák a 3 egyed átlagaira vonatkoznak.

Annak érdekében, hogy a hangalak dinamikájára vonatkozó ismereteket szerezzünk, a releváns paraméterek (Kalko & Schnitzler 1993) között korrelációs elemzést végeztünk ugyanazon 96 adatra, amire a leíró statisztika is készült. Az extrém értékek kizárásra kerültek. Annak ellenőrzésére, hogy a két változó közötti esetleges szignifikáns korreláció biztosan nem az egyedek közötti különbségekre vezethető vissza, Általános Lineáris Kevert Modelt (General Linear Mixed Model, GLMM) használtunk, ahol a két vizsgált akusztikus változó folytonos fix változóként szerepelt, míg az egyedek random faktorként voltak a modelbe építve. A statisztikai számítások Statistica 8.0 (Statsoft, Inc.) programmal készültek.



11. ábra. Az *Eudiscopus denticulus* echolokációs hangjainak mérési pontjai a szonogramon. További paraméterek voltak az F_{maxE} és F_{bandr} , melyek definícióját lásd a szövegben.

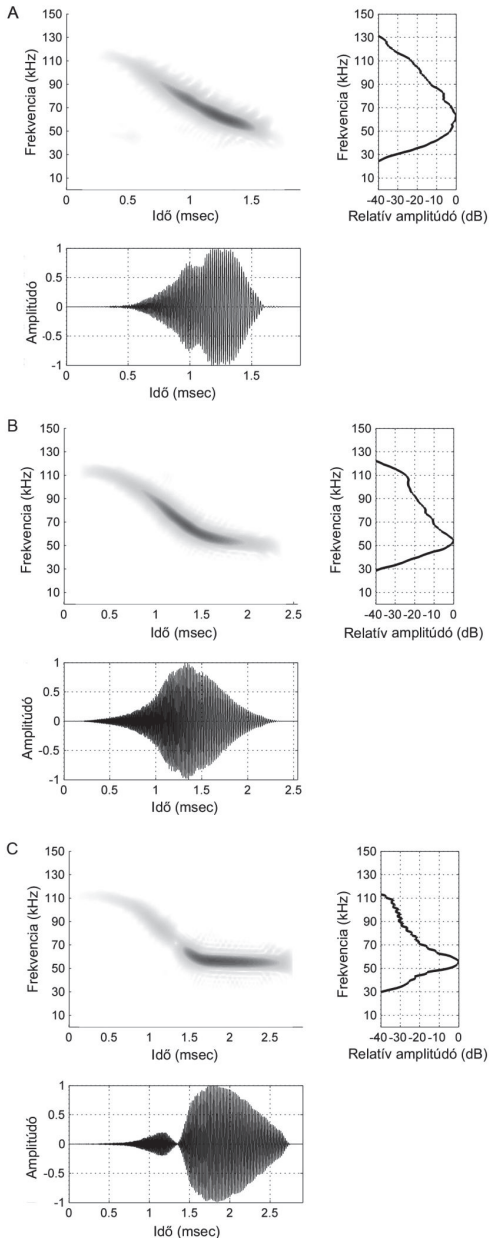
2.3 Eredmények

Általánosan elmondható, hogy minden hang tartalmazott egy erősen frekvenciamodulált részt közepesen nagy hangterjedelemmel (3. táblázat). A legmagasabb kezdeti frekvenciát 119 kHz körül, a legalacsonyabb hangvégi frekvenciát 45 kHz körül találtuk. A hangok többsége egy lankásabb, kvázi-konstans frekvenciájú (QCF) résszel kezdődött és végződött. A hangvégi QCF résznek a hossza nagy változatosságot mutatott (12. ábra). A hangok maximum erősségű része a hang második felére esett.

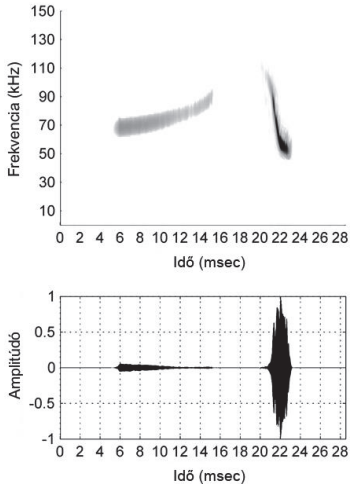
	HNHM 23030 (N=32)		HNHM 23052 (N=32)		HNHM 23057 (N=32)		összes egyedre (N=3)	
	átlag (SD)	min-max	átlag (SD)	min-max	átlag (SD)	min-max	átlag (SD)	min-max
F _{start} (kHz)	111,8 (7,0)	76,2 - 118,5	107,0 (6,1)	79,2 - 112,0	106,5 (4,2)	89,7 - 113,0	108,5 (2,9)	106,5 - 111,8
F _{end} (kHz)	50,6 (2,7)	45,4 - 57,4	54,0 (2,0)	49,9 - 58,4	51,1 (2,4)	46,9 - 58,4	51,9 (1,8)	50,6 - 54,0
F _{maxE} (kHz)	62,6 (7,1)	51,8 - 84,5	61,2 (5,7)	55,7 - 76,7	60,9 (7,1)	52,7 - 78,1	61,6 (0,9)	60,9 - 62,6
F _{band} (kHz)	61,3 (8,0)	23,8 - 69,0	53,2 (6,1)	26,8 - 59,1	55,5 (5,7)	31,3 - 63,1	56,7 (4,2)	53,2 - 61,3
T (msec)	1,84 (0,46)	0,86 - 2,61	2,10 (0,51)	1,04 - 2,97	2,10 (0,61)	0,74 - 3,25	2,01 (0,15)	1,84 - 2,10
T _{QCF} (msec)	0,46 (0,31)	0,09 - 1,13	0,75 (0,39)	0,12 - 1,43	0,63 (0,33)	0,08 - 1,39	0,61 (0,15)	0,46 - 0,75
PI (msec)	48,1 (30,0)	20,7 - 149,0	68,6 (35,7)	32,8 - 234,0	90,0 (130)	20,1 - 541,1	68,9 (21,0)	48,1 - 90,0

3. táblázat. A három Eudiscopus denticulus egyed hangjainak leíró statisztikai táblázata. Az első 6 oszlopban a 3 egyedre külön-külön számolt adatok 32 hang alapján, míg az utolsó oszlopban a 3 egyed átlagaira számolt másodlagos átlagértékek és terjedelmek láthatóak.

A három egyed közül az egyiknél 5 alkalommal - az összesen 602 szegmentált hang közül- speciális emelkedő frekvenciamenetű hangot találtunk (13. ábra), mely mindig közvetlenül egy gyakori hang előtt fordult elő. Ezen hangtípus $6,98 \pm 1,98$ msec (5,1 és 9,9 msec közötti terjedelemmel) hosszú volt, $3,78 \pm 0,35$ msec (3,6-4,4 msec) idővel egy gyakori hangtípus előtt. A kezdeti frekvencia $70,5 \pm 2,7$ kHz (67,6-74,2 kHz), a hangvégi frekvencia $92,2 \pm 1,6$ kHz (89,8-93,8 kHz) volt.



12. ábra. *Eudiscopus denticulus* gyakori hangtípusának szonogramja (balra), oszcillogramja (alul) és a teljes hangra számolt frekvencia spektrum (jobbra). (A) Erősen FM hang, (B) egy hang lankás FM résszel és (C) egy hang hosszabb kvázi konstans frekvenciájú résszel.



13. ábra. A ritkább hangtípus szonogramja és oszcillogramja, melyet egy gyakoribb hangtípus követ.

Korrelatív kapcsolatot kerestünk bizonyos hangparaméterek között, hogy a hangalak dinamikáját megismerhessük. Extrém hangparaméterekkel rendelkező hangok (PI nagyobb, mint 150 msec és F_{start} kisebb, mint 100 kHz) kizártunk a vizsgálatból. A hang hossza (T) főleg T_{QCF} -től függött, T_{QCF} pedig szignifikánsan korrelált PI és F_{start} (4. táblázat) értékeivel. A GLMM segítségével szignifikáns kapcsolatot találtunk a T_{QCF} illetve a T ($F_{1,92}=326,8$; $p<0,001$), F_{start} ($F_{1,88}=8,3$; $p=0,005$) és PI ($F_{1,85}=39,8$; $p<0,001$) változók között, eszerint a változók közti kapcsolat akkor is megmarad, ha az egyedek közötti varianciára kontrollálunk.

	R	R ²	p	N
T - T_{QCF}	0,88	0,78	< 0,001	96
PI - T_{QCF}	0,63	0,39	< 0,001	91
T_{QCF} - F_{start}	-0,39	0,15	< 0,001	92

4. táblázat. A hangparaméterek közötti összefüggések (R - Pearson-féle korrelációs koefficiens, N - az adott korrelációs vizsgálatban használt pontok száma az extrém esetek kizárása után).

2.4 Eredmények megvitatása

Az *Eudiscopus denticulus* echolokációs hangjainak leírása az akusztikus azonosításban és a denevérfajok niche-térbeli helyének meghatározásában játszhatnak szerepet (Schnitzler et al. 2003). Habár a mintaszám erősen limitált volt ebben a tanulmányban fontosnak tartjuk ezeket az eredményeket közölni, mert elősegítheti a faj további faunisztikai és ökológiai kutatását.

Annak ellenére, hogy a repülőstátor nem modellezheti a természetes élőhelyeket, esetenként, ritka fajok hangfelvételénél gyakran használt eljárás (például Thong et al. 2011). Mindenesetre az ilyen módon készült felvételeket körültekintően kell kezelni. Számításba kell venni, hogy az állatok ilyen zárt térben, mint a repülőstátor, inkább a sűrű élőhelyeken használt hangtípusai lesznek többségben (Siemers 2004). Ennek ellenére a hangvégi kvázi konstans frekvenciájú rész nagy változékonyságot mutatott az FM-CF denevérek (például a *Pipistrellus* fajok) hangjához hasonlóan, mikor azok a nyílt és sűrű környezetben produkált hangjaikat mutatják.

Szignifikáns korrelációs kapcsolatot találtunk bizonyos hangparaméterek között, melyek a hangalak dinamikáját tárják fel. Nagyrészt a hang végén található kvázi konstans frekvenciájú rész felelős a hang hosszának változásáért. Ennek a hangvégi kvázi konstans frekvenciájú résznek az időtartama növekszik az impulzusok közötti idő növekedésével és a kezdeti frekvencia csökkenésével. Ezen eredmények alapján feltételezzük, hogy az *Eudiscopus denticulus* echolokációs viselkedése hasonló az FM-CF denevérekéhez (Kalko & Schnitzler 1993). Egy tipikus FM-CF denevér hangjában nyílt élőhelyen repülve a hangvégi kvázi konstans frekvenciájú rész (CF) van túlsúlyban. Zártabb élőhelyhez közelítve a CF rész lerövidül, esetleg teljesen el is tűnik az echolokációs hangból. Ugyan a limitált felvételszám alapján nehéz megítélni, de ha a fenti elképzelés igaz, akkor az *Eudiscopus denticulus* nyílt élőhelyen az általunk táblázatban megadott értéknél hosszabb CF résszel, és alacsonyabb kezdeti frekvenciával is előfordulhat. Ez a faj határozásában lehet fontos a későbbiekben.

Ez a hangtípus, és annak ilyen típusú dinamikája az úgynevezett "edge-and-space aerial forager" fajokra (Schnitzler et al. 2003) jellemző, ahol a CF rész felelős a repülő zsákmány detektálásáért, és a meredek FM rész alkalmas a háttér lokalizációjára. Ezek alapján feltételezhetjük, hogy az *Eudiscopus denticulus* leginkább a növényzet széleiben, így

például erdőszélen, erdei utakon vadászik, habár képes nyílt élőhelyen is repülő rovar zsákmányolni.

A legjobb tudomásunk szerint a tanulmányunkban leírt ritkább növekvő frekvenciamenettel rendelkező hangtípust még egyetlen fajnál sem írtak le. Semmilyen funkciót nem merünk ehhez a hanghoz társítani, hiszen csak az egyik egyednél, és összesen csak 5 alkalommal találtuk meg. Mindenesetre az, hogy ez a hangtípus mindig közvetlenül egy gyakoribb hangtípus előtt jelent meg, jelentheti, hogy a normál hang képzésének fizikai folyamatával van szoros összefüggésben, és mindössze egy működési zavarról van szó. Kétségtelen, hogy további vizsgálatokra van szükség ennek tisztázására.

Néhány denevérfaj, mely nagy hangterjedelmű echolokációs hangot használ, mint a *Kerivoula* és *Murina* fajok, gyakran kezdik a hangjukat kampós résszel, ahol a kezdeti frekvencia alacsonyabb, mint a maximális frekvencia (Schmieder et al. 2010). Az *Eudiscopus denticulus* esetén ez a hangkezdeti szerkezet nem ennyire kifejezett, de úgy tűnik, erre a fajra jellemző a kvázi konstans frekvenciájú rész a hang elején is. Ennek a résznek a funkcióját az irodalomban még nem vitatták meg, de itt sem zárható ki a fentebb említett hangképzési kényszerek következtében létrejött ilyen típusú hangkezdet.

Érdemes megemlíteni, hogy a *Tylonycteris* és *Glischropus* fajoknak az *Eudiscopus denticulus*-hoz hasonló szerkezetű hangja van ugyanabból dél-kelet ázsiai régióból (Heller 1989). Morfológiai és genetikai vizsgálatok alapján (Tsytulina et al. 2007), a *Glischropus* a *Pipistrellus*-hoz közel álló genus, a *Tylonycteris* a *Vespertilio* nemhez közeli taxon, és az *Eudiscopus* pedig a *Myotis*-okkal rokon. Az FM-CF echolokációs hangtípus szintén ismert a újvilági trópusokon élő *Myotis nigricans* denevértől (Siemers et al. 2001) és az óvilági *Myotis siliigorensis* (Parsons & Szewczak 2009) denevérfajtól. A tanulmányunkban megismert *Eudiscopus denticulus* előbbi fajkéhez hasonló hangszerkezete szintén megerősíti a az ilyen jellegek konvergens evolúciós elméletét, mely szerint ezek a jellegek inkább az ökológiai adaptációt tükrözik, mint a törzsfajlódést (Jones & Teeling 2006, Jones & Holderied 2007).

Reménykedünk benne, hogy az ismertetett hangleírások és a feltételezések a vadászati stratégiára vonatkozóan megkönnyítik és elősegítik a további faunisztikai és ökológiai vizsgálatokat egy rendkívül ritka denevérfaj esetén.

3 A fehérszélű törpedenevér és a durvavitorlájú törpedenevér akusztikus elkülönítése és felmérése

3.1 Bevezetés

A fehérszélű törpedenevér (*Pipistrellus kuhlii*) Nyugat-Európától keleti irányban Afganisztán, Türkmenisztán és Kazahsztán vonaláig elterjedt, illetve jelen van Észak-Afrikában (Dietz et al. 2009). Az 1990-es évekig Európában elsődlegesen a mediterrán térség lakója volt, de azóta gyors áréa bővülésének lehettünk tanúi (Sachanowicz et al. 2006).

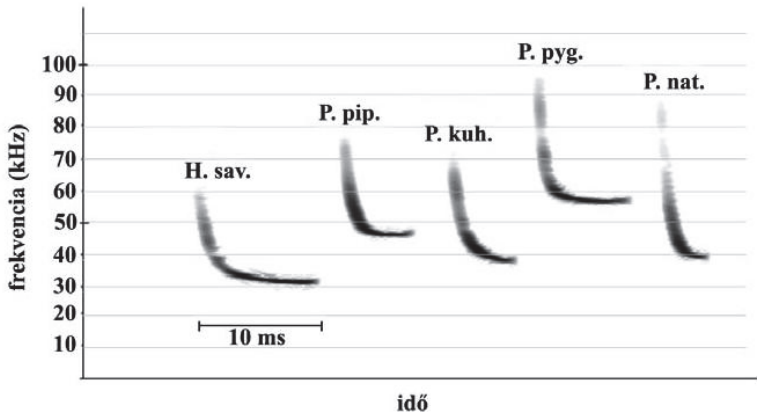
Magyarországról először 1993-ból jelezték, és még abban az évben a szülőkolóniáját is megtalálták (Fehér 1995). A faj azóta széleskörűen elterjedt az országban, sok szülőkolóniáját jelentették, főleg az ország déli feléből (Fehér 2007b). Sajnos szervezett és célirányos magyar *P. kuhlii* felmérési hiányában, csak olyan adatok állnak rendelkezésünkre, melyeket különböző módszerrel gyűjtöttek más célú felmérések kapcsán, így az adatok időben nem összehasonlíthatók, és főleg az egyes térségek denevérkutató tevékenységeit tükrözik inkább, mint a faj valós elterjedését (Fehér 2007b). Ezért nem tudjuk időben tanulmányozni a faj elterjedésében az elmúlt majdnem 2 évtized alatt bekövetkezett változásokat, sem azok okait.

Még nem született olyan hosszú távú tanulmány, mely a globális felmelegedés hatását mint lehetséges okot terepi adatokon vizsgálta volna a fehérszélű törpedenevér áréa expanziójával kapcsolatban, habár egy elméleti jellegű tanulmány vizsgálja a klímaváltozás hatását a különböző európai denevérfajokra (Rebello et al. 2010). Egyes tanulmányok a durvavitorlájú denevérek (*Pipistrellus nathusii*) téli elterjedésének bővülését (SACHANOWICZ & CIECHANOWSKI 2006), illetve az alpesi denevér (*Hypsugo savii*) számos országban tapasztalt áréa növekedését (Reiter et al. 2010) kapcsolják össze a klímaváltozással. Az ilyen jellegű tanulmányokhoz szükséges összehasonlítható terepi adatok hiánya nagyrészt arra vezethető vissza, hogy nem történt egy egységes európai monitoring a fehérszélű törpedenevérről vonatkozóan.

Ez a faj épületlakó, és így nehéz a szálláshelyeit felfedezni illetve számon tartani a barlanglakó denevérekkel szemben. Egy másik módszer elterjedésének vizsgálatára a hálózás, mely azonban a településeken egy eléggé nehézkes felmérési módszer, mert sok

esetben nincs megfelelő hálózóhely (például egy megfelelő méretű központi ivóhely). Szintén fontos szempont, hogy a hálózás és az épületellenőrzés jelentős mennyiségű időt vesz igénybe, főleg az akusztikus módszerekhez képest. A denevérek akusztikus viselkedéséhez köthető zavarás nélküli vizsgálati technikák egyre elterjedtebbek az élőhelyek felmérésében (Fischer et al. 2009) és az antropogén hatások vizsgálatában (Gehrt & Chelsvig 2004, Jones et al. 2009).

A fehérszélű törpedenevér echológiai hangja a durvavorlájú denevért leszámítva könnyen elkülöníthető (Russo & Jones 2002, Obrist et al. 2004) a többi európai denevérfaj hangjától frekvencia és időbeli paraméterek alapján (14. ábra).



14. ábra – A hazai *Hypsugo* és *Pipistrellus* fajok echológiai hangjainak szonogramjai (Görföl et al. 2007).

A *P. kuhlii* és a *P. nathusii* tájékozódási hangja egy frekvenciamodulált (FM) résszel kezdődik, melyet egy közel állandó frekvenciájú rész (CF) követ. Tipikus, úgy nevezett FM-CF típusú hangjuk van (Kalko & Schnitzler 1993). A két faj frekvencia és időbeli paraméterei nagyrészt átfednek, így jelentős probléma a határozásuk olyan térségekben, ahol mindkét faj előfordulhat. (Russo & Jones 2002, Obrist et al. 2004). Többváltozós osztályozási technikákkal, mint a diszkriminancia elemzés (DFA) vagy szinergetikus osztályozók (synergetic classifiers), az osztályozás pontossága 80% fölé is mehet (Obrist et al. 2004). Meg kell említeni azonban, hogy kommunikációs hangjaik alapján egyértelműen meg lehet őket

egymástól különböztetni, de ezeknek a hangtípusoknak az előfordulása időszak és kontextus függő (Barlow & Jones 1996, Russo & Jones 1999). Így a kommunikációs hangok használata a fehérszélű törpedenevér monitorozásában meglehetősen limitált, míg a tájékozódási hangok minden esetben jelen vannak, mikor az állatok az adott terület felett repülnek. Így ebben a tanulmányban is a tájékozódási hangokra koncentrálunk, a kommunikációs hangok elemzésével nem foglalkozunk.

A tanulmány célja egyrészt, hogy egy használható akusztikus módszert mutasson be olyan felmérésekhez, ahol különböző területeket vagy ugyanazon területről különböző időben származó adatokat szeretnénk összehasonlítani a *P. kuhlii* előfordulása szempontjából. Így ez a módszer alkalmas lehet olyan nagyobb léptékű felmérések esetén, mint a fehérszélű törpedenevér área változásának követése. A módszer a pontszámlálással gyűjtött tájékozódási hangok diszkriminancia elemzéssel történő osztályozásán alapul. A geográfiai eltérés kiküszöbölése végett, saját hangadatbázist építettünk a *P. nathusii* és *P. kuhlii* echolokációs hangjaiból. Másrészt, a módszer segítségével két térségben végzett felmérés adatai alapján összehasonlítottuk azok *P. kuhlii* aktivitását, és így szereztünk olyan új információkat a magyarországi elterjedésével kapcsolatban, melyek alapul szolgálhatnak a hosszú távú változások követésében.

Főbb célkitűzéseink tehát:

- Egy magyarországi hangadatbázis felállítása a *P. kuhlii* és *P. nathusii* hangjaiból
- Egy fajhatározó készítése a két faj elkülönítésére
- Két magyarországi térség összehasonlítása a településeken regisztrált tájékozódási hangok mennyisége alapján

3.2 Anyag és módszer

A hangkönyvtár létrehozása és a hangok elemzése

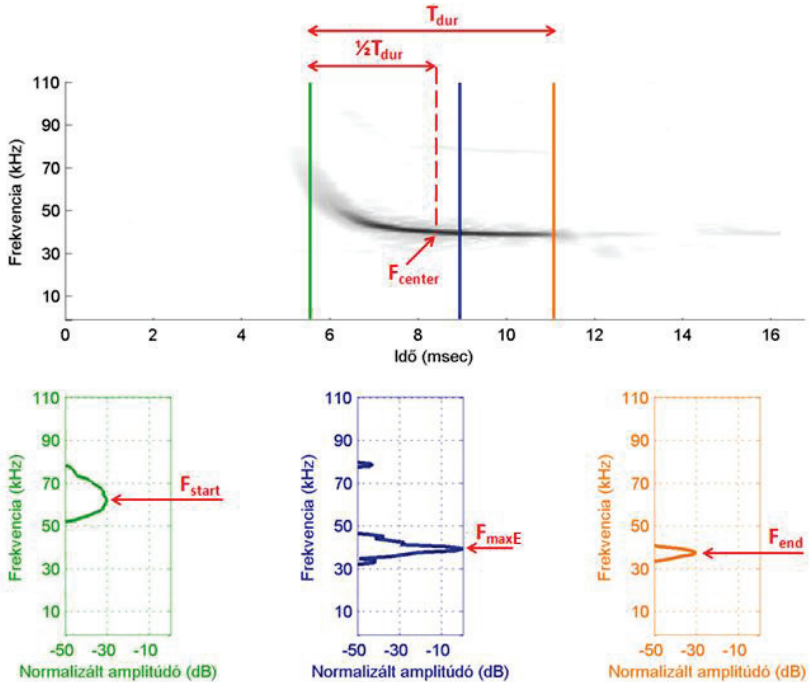
A *P. nathusii* és *P. kuhlii* tájékozódási hangjait szabadon repülő állatoktól rögzítettük ismert fajú kolóniák közelében, vagy amikor e fajoktól származó kommunikációs hangok is jelen voltak. Arra törekedtünk, hogy egyetlen szekvenciát használjunk fel minden egyedről. Így olyan szekvenciákat választottunk ki, melyeket időben és térben távol rögzítettünk egymástól, vagy más módon, de biztosak voltunk abban, hogy azok különböző egyedektől származnak.

93 hangsorozatot gyűjtöttünk *P.kuhlii*-től (13 helyszínről) és 67-et *P.nathusii*-től (5 térségből) Magyarország számos pontjáról. A felvételek Pettersson D240x ultrahang detektorral készültek, 307 kHz-es mintavételezéssel, 10-120 kHz-es frekvencia-átvitel mellett. A detektor beépített időnyújtásos funkciójának segítségével a hallható tartományba konvertált hangokat Sony WM-D6C professzionális kazettás magnóval, illetve M-Audio MicroTrack II digitális felvevővel rögzítettük. Később a felvételek számítógépre kerültek 48 kHz-es mintavételezéssel, 16 bites amplitúdó felbontásban.

Az echolokációs hangokat egy saját készítésű MATLAB 7.7 (Mathworks, Inc.) környezetben megírt program segítségével szegmentáltuk és mértük le. A szonogramok megjelenítésekor 256 pontos FFT ablakot használtunk 96%-os átfedéssel. Először az alaphang azon részét kerestük meg, ahol legerősebbnek mutatkozott az alaphang frekvencia (F_{maxE}). Majd ennek a frekvenciának az erősségéhez képest 30 dB-el kisebb értéknél határoztuk meg a hangok elejét és végét Siemers és Kerth (2006) munkájához hasonlóan. Minden frekvenciaparamétert 256 pontos FFT ablakméret mellett vettünk fel. A következőekben ezeket a paramétereket mértük le vagy számítottuk ki (lásd még 15. ábra):

- F_{start} – a hang kezdeténél mért frekvencia
- F_{end} – a hang végén mért frekvencia
- F_{center} – hang közepén mért frekvencia
- F_{maxE} – az alaphang legerősebb részén mért frekvencia
- F_{band} – hangterjedelem, kiszámítva, mint $F_{start}-F_{end}$,
- T_{dur} – a hang időtartama,

- T_{pi} – impulzusok közötti időtartam, mely a két egymás után következő hang eleje közötti időtartamot jelenti



15. ábra. *Pipistrellus kuhlii* és *P. nathusii* echolokációs hangjainak mérési pontjai. A szonogramon kék vonallal jelzett időpontban található az alaphang maximális energiája. A zöld és narancssárga vonal időpontjában az F_{maxE} -hez képest 30 dB-lel kisebb erősségű kezdeti és hangvégi frekvencia található.

Minden szekvenciára (6,8±3,6 impulzus/hangsorozat) kiszámoltuk a lemerő frekvencia és időbeli hangparaméterek átlagát és ezeket az egyes egyedekre jellemző értékeket használtuk fel a leírójellegű statisztikai elemzésben és a diszkriminancia elemzésben (DFA) is. Ennek oka, hogy így csökkentettük az egyes hangok lemerésénél jelentkező mérési hibát, másrészt pedig a vizsgálataink során így enyhén jobb határozót kaptunk. Mindkét fajra minden paraméterre kiszámoltuk az átlagot, a szórást és a terjedelmet. Egyváltozós statisztikai tesztekkel vizsgáltuk a két faj közötti különbségeket. ANOVA-t használtunk, ahol normális eloszlású

adatokat hasonlítottunk össze, és Mann-Whitney U-tesztet nem normális adateloszlás esetén Russo & Jones (2002) munkájához hasonlóan.

10-szeres keresztvalidáció keretében négyzetes diszkriminancia elemzést végeztünk a fenti hangparamétereket használva a két faj elválasztására. A hatásos változók kiválasztása előreléptetési módszerrel (forward stepwise), mely során olyan sorrendben építettük a változókat a modellbe egymás után, melyek minden egyes lépésben a legjobban növelték a határozás pontosságát. Minden statisztikai elemzés Statistica 8 (StatSoft, Inc.) és MATLAB 7.7 program segítségével történt.

A pontszámlálós felmérés

A *P. kuhlii* faj elsősorban a településeken fordul elő (Bogdanowicz 2004), így erre az élőhelytípusra koncentráltunk a felmérés során. Összesen 71 magyarországi településen (egy északi és egy déli térségben) végeztünk egyszer felmérést 2008 júniusában, ideális időjárási viszonyok között (20 fok feletti hőmérséklet, szél és csapadék nélkül). A 2 térségben a kiválasztott települések számának aránya a tengerszint feletti magasságot, a település méretét és a domborzatot tekintve hasonló volt. A felmérések fél órával naplemente után kezdődtek és három órán keresztül tartottak. Minden egyes település egyetlen "legzöldebb" pontja lett előtte kiválasztva a "Google Earth" internetes program segítségével, és ezen a településenkénti egy helyszínen 10 percig rögzítettük a denevérek hangját.

A hangok felvétele, kezelése és mérése ugyanúgy történt, mint a fent részletezett hangadatbázis létrehozásakor. Csak azokat a hangokat dolgoztuk fel, melyek *P. kuhlii* vagy *P. nathusii* fajhoz tartoztak. A klasszifikációs eljárás során született diszkriminancia függvényeket használtuk az ismeretlen hangok meghatározására MATLAB környezetben.

Minden egyes településen 4 eset fordulhatott elő: csak *P. kuhlii*, csak *P. nathusii*, mindkét faj, vagy egyik sem fordult elő. A fajok aktivitásbeli különbségeit a két terület között Yates-féle korrigált χ^2 teszttel vizsgáltuk (Yates 1934).

3.3 Eredmények

Hangparaméterek és fajhatározás

Összesen 160 szekvenciát gyűjtöttünk és elemeztünk a hangadatbázis építéséhez. A *P. nathusii*-nál szignifikánsan magasabb értékeket találtunk az F_{end} (Mann-Whitney $Z=-6,77$; $p<0,001$), F_{max} (Mann-Whitney $Z=-2,55$; $p=0,011$), és F_{center} (Mann-Whitney $Z=-3,15$; $p<0,001$) paraméterek esetében. A hangparaméterek leíró jellegű statisztikai adatait az 5. táblázatban foglaltuk össze.

	<i>P. kuhlii</i> (N = 92)	<i>P. nathusii</i> (N = 67)
F_{start} (kHz)	58,6 ± 11,8 (38,4-93,2)	59,6 ± 13,7 (39,3-97,3)
F_{end} (kHz)	38,3 ± 1,7 (32,1-44,4)	40,3 ± 1,7 (36,3-44,3)
F_{center} (kHz)	41,2 ± 2,6 (36,3-48,8)	42,2 ± 2,2 (37,5-48,5)
F_{maxE} (kHz)	41,6 ± 3,3 (36,6-52,3)	42,3 ± 2,6 (37,4-48,9)
F_{band} (kHz)	20,5 ± 11,3 (2,7-52,1)	19,6 ± 13,4 (1,7-55,6)
T_{dur} (msec)	5,2 ± 1,4 (2,1-9,9)	5,6 ± 1,5 (2,9-9,1)
T_{p} (msec)	108 ± 31 (68-242)	106 ± 38 (52-283)

5. táblázat. A két denevérfaj hangparamétereinek leíró jellegű statisztikai adatai átlag ± szórás (minimum-maximum) formában megadva, ahol N az adott faj esetén feldolgozott szekvenciák számát jelenti.

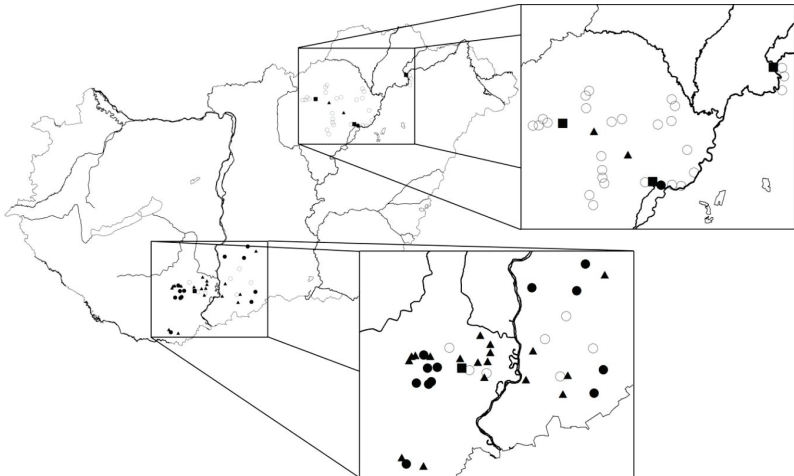
A diszkriminancia elemzéshez 5 paramétert választottunk ki előreléptetési módszerrel. A MANOVA szignifikáns elkülönülést mutatott a két faj esetében (Wilk's $\lambda = 0,614$; $F_{5,154} = 19,38$; $p<0,0001$). A Wilk's λ értékek a következő fontossági sorrendet mutatták az 5 változó között a diszkrimináció szempontjából: $F_{\text{end}}>T_{\text{dur}}>F_{\text{maxE}}>F_{\text{band}}>F_{\text{start}}$. A 10-szeres keresztvalidációs eljárásban vizsgált DFA 81.5%-os pontosságot adott (6. táblázat), a véletlenszerű határozás esetében ez az érték 50% lenne.

	<i>P. kuhlii</i> megfigyelt	<i>P. nathusii</i> megfigyelt
<i>P. kuhlii</i> várt	85 %	15 %
<i>P. nathusii</i> várt	22 %	78 %

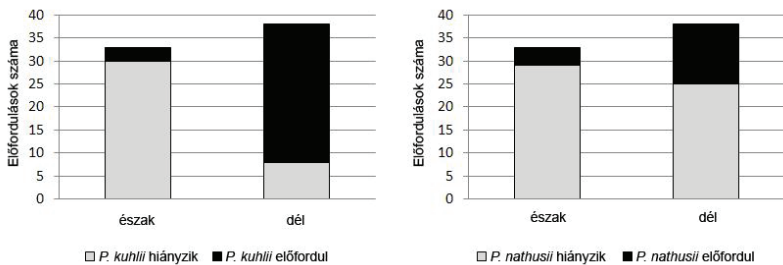
6. táblázat. A 10-szeres keresztvalidációban kapott DFA alapú osztályozási eredmények a két fajra. Az átlagos osztályozási pontosság 81% volt.

A detektoros felmérés eredményei

Összesen 71 településen végeztünk pontszámlálásos detektoros felmérést. 37 településen találtunk legalább egy szekvenciát a két fajtól, és összesen 128 impulzussorozatot gyűjtöttünk (3,2±2,5 szekvencia/település). Az osztályozás során kapott négyzetes diszkriminancia függvény segítségével azonosítottuk a szekvenciákat (16. ábra és 17. ábra). Szignifikáns különbséget találtunk a *P. kuhlii* ultrahangos aktivitásában az északi és a déli térség között (χ^2 test, $df=1$; $\chi^2=31,9$; $p<0,0001$). *P. nathusii* aktivitása nem különbözött szignifikáns mértékben a két térséget vizsgálva (χ^2 test, $df=1$; $\chi^2=3,60$; $p=0,058$).



16. ábra. A két faj előfordulása a vizsgált északi és déli területen (○ egyik faj sem fordult elő, ■ *P. nathusii*, ▲ *P. kuhlii*, ● mindkét fajt megtaláltuk).



17. ábra. A két faj oszlopdiagramokban összesített megkerülési adatai a vizsgált északi és déli területről.

3.4 Eredmények megvitatása

Hangparaméterek és a fajhatározó

A *P. kuhlii* határozásához használt hangparaméterek értékei jelentősen változhatnak tanulmányonként, attól függően, hogy honnan gyűjtötték a hangokat, milyen felvételi eszközöket használtak, milyen körülmények között történt a hangrögzítés (kézben tartott állat, elengedés közben, szálláshelyről való kirepüléskor vagy szabadon repülő egyed), valamint a paramétermérési technikától (Parsons & Szewczak 2009). Így például a hangvégi frekvencia - mely az egyik fontos paraméter volt a diszkriminancia elemzésben, - értéke az egyes tanulmányokban $33,6 \pm 1,3$ kHz (Obrist et al. 2004), $39,6 \pm 1,71$ kHz (Russo & Jones 2002), $37,5 \pm 1,3$ kHz (Papadatou et al. 2008) és ebben a munkában $38,3 \pm 1,7$ kHz értékűnek adódott. Úgy tűnik azonban, hogy a *P. kuhlii* és *P. nathusii* közötti viszony e paraméter tekintetében tanulmányonként azonos. Így mind az irodalomban, mind a mi tanulmányunkban is a hangvégi frekvencia enyhén alacsonyabb értékűnek adódott a *P. kuhlii* esetén a *P. nathusii*-hoz képest (Obrist et al. 2004, Papadatou et al. 2008).

A legtöbb esetben nehéz elkülöníteni a fent említett hatásokat, és meghatározni, hogy a földrajzi eltérésnek milyen szerepe van a hangaparaméterek változásában. Hogy biztosan elkerüljük ezt a problémát, nem más térségekben felállított határozót használtunk, hanem saját hangadatbázist építettünk, mely alapján a diszkriminancia függvényeken alapuló határozónk a magyar viszonyokra alkalmazható.

A 2 fajt érintő fajhatározásban elért pontosságunk értéke nagyon hasonló OBRIST és munkatársai (2004) Svájcban közölt DFA eredményeihez, melyet hasonló paraméterekre építettek (T_{dur} , F_{maxE} , F_{start} , F_{end}). Az általunk elért 81%-os határozási pontosság nem alkalmas olyan jellegű faunisztikai vizsgálatokra, mikor biztosan meg kell mondani, hogy egy faj előfordul-e az adott területen. Azonban olyan monitorozási vizsgálatokban, ahol a célunk két terület összehasonlítása, vagy egy adott terület állományváltozásának időbeli követése, ez a határozási pontosság elegendő lehet, amennyiben a módszer elegendően érzékeny és megfelelő mintaszámot tudunk produkálni (Vaughan et al. 1997, Russo & Jones 2003, Obrist et al. 2011).

A detektoros felmérés eredményeinek értékelése

Annak ellenére, hogy a határozónk csak mindössze 81%-os pontosságú volt, módszerünk segítségével szignifikáns különbséget találtunk a *P. kuhlii* aktivitásában a mintavételezett északi és déli terület között. A faj Magyarország déli térségében közönségesnek mondható, a települések túlnyomó többségében regisztráltak aktivitását, míg az északi térségben ritkának mutatkozott. Felmérésünk előtt ugyan számos településről volt adatunk a *P. kuhlii* előfordulásáról, különösen a nagyobb városokból (Fehér 2007, Estók, Görföl és Zsebők nem közölt adatok), de ilyen mértékű különbségre az északi és déli területek között nem számítottunk. Sajnos nem tudjuk követni a magyarországi *P. kuhlii* állományát érintő változásokat az elmúlt 2 évtizedben, mert nincsenek összehasonlítható adataink. Annyit állapíthatunk meg, hogy 15 évvel az után, hogy a *P. kuhlii* először került meg Magyarország területéről (Fehér 1995), manapság közönséges fajjává vált a vizsgált déli térségben. A jövőben felmérésünk időnkénti megismétlésével és további területek bevonásával összehasonlítható adatokat tudunk előállítani, és így számszerűen is követhetővé tesszük a *P. kuhlii* elterjedésének változását Magyarországon.

Az előző fajtól eltérően a *P. nathusii* aktivitásában nem találtunk szignifikáns eltérést a vizsgált két területen. Ez a faj Magyarországon főként a folyó- és állóvizeket kísérő természetes élőhelyeket részesíti előnyben (Fehér 2007a). Így egyrészt nem vártuk, hogy gyakori fajként találjuk meg a településeken, másrészt az egész országban elterjedt fajról van szó, így nem feltételeztünk különbséget az északi és a déli térség esetén. Mindenesetre a *P. nathusii* településeken való előfordulását nem zárhattuk ki, ezért is volt szükség akusztikus fajhatározónk felállítására.

A módszerről általában

A tanulmányunkban leírt technika más fajok área bővülésének felmérésében is hasznos lehet, így például az alpesi denevér (*Hypsugo savii*) esetén, mely az egyik nyertese lehet a klímaváltozásnak (Rebello *et al.* 2010). Habár ez a faj nem annyira elterjedt Magyarországon, mint a *P. kuhlii*, egyre több helyről jelentik szülőkolóniáinak megjelenését Közép-Európában (Bartonicka & Kanuch 2006, Görföl *et al.* 2007). Egy másik fontos alkalmazási lehetősége a módszernek, hogy a *P. kuhlii*-val szimpatrikusan előforduló más denevérfajok (például a

szoprán törpedenevér, *Pipistrellus pygmaeus*) mennyiségét is lehet vele követni, miközben a *P. kuhlii* egyedszáma nő. Egy ilyen jellegű, hosszú távú fajok közötti kompetíciós vizsgálatra remekül alkalmazható a fenti módszer.

Nagyobb léptékben gondolkodva, fontos lenne minden érintett európai országot bevonni egy közös programba, melynek keretében összehasonlítható adatokat tudnánk produkálni a *P. kuhlii* elterjedésének hosszú távú tanulmányozására. Egy ehhez hasonló kezdeményezés már elindult az iBats program keretében autóval történő detektoros denevérfelmérés (Jones et al. 2011) esetén. Az iBats programtól eltérően, a mi általunk javasolt technika csak a lakott településekre koncentrál, és onnan próbál minél rövidebb idő alatt viszonylag olcsó felszereléssel, minél több adatot gyűjteni. A *P. kuhlii* expanziójának számszerűsíthető vizsgálata a tanulmányunkban közölt módszer felhasználásával, reményeink szerint elősegítheti a klímaváltozás denevérekre gyakorolt hatásának tanulmányozását.

4 A repertoárhasonlóság és párbaállási siker kapcsolata az örvös légykapónál

4.1 Bevezetés

A madárhang komplexitása a szexuális szelekció egyik kulcsmodellje (Searcy & Yasukawa 1989, Catchpole & Slater 1995, Searcy & Nowicki 2000, Gil & Gahr 2002). Az összetett ének a hímek minőségének jelzője, amely szerint a tojók a jobb minőségű hímeket preferálják. Azonban az ének komplexitásának szerepe a szexuális szelekcióban nem egyértelmű (Garamszegi & Møller 2004, Byers & Kroodsma 2009, Soma & Garamszegi 2011b). Míg néhány tanulmány komplex énekkel rendelkező hímek reprodukciós sikerét bizonyítja, addig mások nem találtak összefüggést e vizsgált jellegek között. Ezek az ellentétes eredmények megkérdőjelezik az ének összetettségének egyértelmű szerepét a párválasztásban.

A repertoárméret egy széleskörűen használt mérőszáma az ének komplexitásának. Az egyedi hangelemtípusok számát értjük rajta, amelyet egy egyed használ vagy birtokol. (Wildenthal 1965, Kroodsma 1982, Garamszegi et al. 2002, Botero et al. 2007). Repertoármérettel dolgozni praktikus lehet, hiszen a különböző syllabusokat könnyen össze lehet számolni a szonogramon. Általánosan elfogadott, hogy a nagyobb repertoáru hímek jobb minőséget jeleznek (Catchpole & Slater 1995), habár az egyed és az énekek kompozíciója független is lehet egymástól. Így hasonló repertoárméretű egyedek teljesen különbözően is építhetnek a syllabusokból (Kroodsma 1982). Szintén érdekes lehet egyedi syllabusok szerepét megnézni, amennyiben egy univerzális könyvtárat használ egy populáció.

A repertoárméret azonban nem feltétlenül írja le a biológiai funkciót. Elég keveset tudunk arról, hogy a tojók hogyan "mintázzák" énekük alapján a hímeket (Bensch & Hasselquist 1992, Riebel et al. 2005, Riebel 2009), de nagyon valószínű, hogy nem képesek minden hím teljes repertoárját megismerni, hasonlóképpen, ahogyan a kutatók sem a komplex énekkel rendelkező fajok esetén (Garamszegi *et al.* 2005a). Ez a folyamat általában időbeli és térbeli korlátozás alatt áll (Wiegmann & Mukhopadhyay 1998, Uy et al. 2001). A tojók valószínűleg olyan mintázatra támaszkodnak, amely rövid mintavételezések alkalmával is ki lehet értékelni, így például az egy éneken belüli syllabus típusok számára vagy az énekek kompozíciójára koncentrálnak.

A hímek közötti kompozíciós különbségeket ritkán veszik a kutatók figyelembe. Esetenként lehetséges, hogy csak a repertoárméretre koncentrálva félrevezető eredményeket kapunk a szexuális szelekció működését tekintve.

Számos különböző mechanizmust írtak már le az énekek szerveződése és párbaállási siker közötti kapcsolatra, melyek a repertoármérettől függetlenek. Ennek megfelelően bizonyos speciális syllabusok fontosabbak lehetnek a többenél a tojók párválasztásában. Így például a kanárimadárnál (*Serinus canaria*), a gyors frekvenciamodulációval rendelkező hangelemekre a tojók preferenciát mutatnak (Vallet & Kreutzer 1995, Vallet et al. 1998, Leitner et al. 2001), talán mert az ilyen syllabusok repertoárba való beépítése költséges. Csak azok a hímek tudnak sikeresen a szaporodásban részt venni, melyek ezeket a "szexi" hangelemeket használják. Vannak olyan mechanizmusok is, melyek függetlenek a syllabusok előállításának költségétől. A speciális énekszervezés lehetővé teszi a szomszédos egyedek közötti syllabus megosztást (syllable sharing), mely a pázásért folytatott versengésben a territórium megtartó képességgel van összefüggésben (például Hulstsch & Todt 1981, Beecher et al. 2000, Laiolo & Tella 2005, Briefer et al. 2010). Leírtak olyan esetet is, mikor a hímek ugyanazt az éneket produkálják, és a tojók az előadások minőségét összehasonlítva választanak párt maguknak (Logue & Forstmeier 2008). A tojók preferenciát mutathatnak a lokális elterjedt és/vagy közönséges dialektusokra is (Riebel et al. 2002, Gonzalez & Ornelas 2005, Wegrzyn & Leniowski 2010). A hangelemek fajtáinak csoportjelző szerepe is lehet, így az ének ilyen jellegű syllabusokból való szerveződése segíthet a tojóknak a hímek eredetének felismerésében (Briefer et al. 2008, Wegrzyn et al. 2010). Mindezen mechanizmusok egyenként vagy kombinálódva is szerepet játszhatnak a hímek párbaállási sikerében.

Ebben a tanulmányban az egyedek énekének szerveződésére koncentrálunk, az örvös légykapót (*Ficedula albicollis*) használva modell fajként. A fajról eddig megjelent tanulmányoknak nem sikerült szoros összefüggést találni a repertoárméret és a párbaállási siker között, annak ellenére, hogy akár 60 különböző syllabustípust is képesek az egyedek produkálni, melyek többsége egyed specifikus (Garamszegi et al. 2004, 2006, 2008). Érdekes módon a nagy repertoármérettel rendelkező egyedek látszólag kevésbé vonzóak a tojók számára, mivel később állnak párba mint a kevesebb syllabustípusból építkező hímek (Hegyi et al. 2010). Ezzel ellentétben olyan tulajdonságai az éneklésnek, mint az éneklési ráta (időegység alatti énekek száma) és átlagos énekhossz, számos biológiailag értelmes

korrelációt mutat (Garamszegi et al. 2004, 2006). Eddig az ének komplexitása és az egyedek közötti szerveződésbeli különbségek szerepe ismeretlen volt.

Azt feltételezzük, hogy a hímek repertoár hasonlósága és párbaállási sikere kapcsolatban áll, amennyiben a tojók bizonyos syllabusokat vagy énekkompozíciókat preferálnak. Hogy ezt bizonyítsuk, hierarchikus "fa alapú csoportosítási" módszer segítségével soroltuk csoportokba a hímeket repertoárjuk hasonlósága alapján. Azután filogenetikus statisztikai módszerrel teszteltük az összhangot a fa struktúrája és a párbaállási siker között. A továbbiakban megnéztük, hogy az egyes syllabusfajták pázásbeli értéke vajon azonosak-e a hímek között. Ha bizonyos költséges "szexy" syllabusok a párbaállási sikerrel összefüggésben állnak, a fizikai jellemzőiknek prediktálniuk kellene a pázásbeli értéküket. Szintén megállapítottuk, hogy vajon a hímek közötti syllabus megosztás mértéke a hímek közötti távolsággal változik-e. Ha az énekek tartalma arra szelektálna, hogy erősítse a syllabusok megosztását, akkor nagyobb hasonlóságot várunk a helyileg egymáshoz közeli hímek esetén, hiszen azok gyakrabban hallják egymást, mint a távolibbak. Végül, amennyiben a tojók a helyi énekeket részesítik előnyben a populációra jellemző gyakori syllabusokkal, akkor azt feltételezzük, hogy ezen syllabusok használatának gyakorisága a párbaállási sikerrel összhangban van.

Összefoglalva, főbb célkitűzéseink voltak:

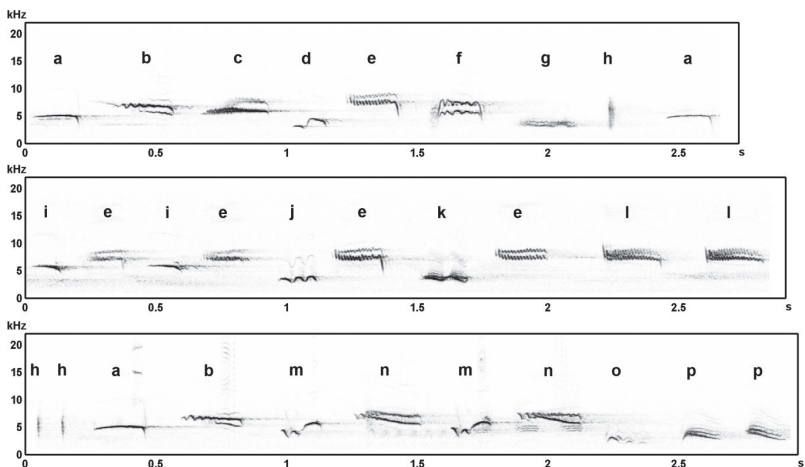
- Az örvös légykapó hímek énekeinek kompozíciója és párbaállási sikere közötti összefüggés vizsgálata.
- Az egyes syllabusok párbaállásban betöltött értékének hímek közötti konzisztens változásának tanulmányozása.
- A syllabusok párbaállási értéke, illetve azok fizikai jellemzői és populációs gyakorisága közötti kapcsolat feltárása.
- A hímek közötti fizikai távolság és a syllabusmegosztás közötti kapcsolat vizsgálata.

4.2 Anyag és módszer

A hangfelvételek gyűjtése és mérése

Az énekelvételek 63 éneklő hím örvös légykapótól (*Ficedula albicollis*) 3 egymás utáni évből származnak (2005-2007) az ELTE Viselkedésetkológiai Csoportjának pilisi odútelepén (a felvételezés módszereit lásd részletesen Garamszegi et al. 2004, 2006, 2008). Minden felvett egyed befogásra került, és gyűrűvel lett az egyedi azonosítás céljából ellátva, mely biztosította, hogy csak egyszer szerepeljen egy egyed a hangadatbázisban. A hímek 3 odútelepről származtak (k6, k7, k13) melyek néhány száz méter távolságra vannak egymástól. Bizonyítva látszik, hogy az egyedek mozognak az egyes telepek között (Török és munkatársai, nem publikált adat). Így feltételezhetjük, hogy a különböző telepekről származó hímek akusztikus kapcsolatban lehetnek egymással, azaz hallhatták egymás énekét, így egy populációnak tekintettük őket. Az év és telep szerinti egyedszámok így alakultak: $N_{2005}=14$, $N_{2006}=27$, $N_{2007}=22$ and $N_{k6}=37$, $N_{k7}=12$, $N_{k13}=4$.

Az örvös légykapó éneke 2-3 másodperc hosszú, jól felismerhető és időben jól elkülöníthető ének- és syllabushatárokkal (18. ábra). Minden ének 4 és 37 közötti syllabust tartalmazott ($10,41 \pm 0,28$; átlag \pm szórás). Minden egyedtől 20, jó minőségű, egymás után következő éneket használtunk fel. Előző tanulmányok bizonyították, hogy a 20 egymás utáni ének elegendő, hogy az egyed syllabusváltozatosságát jellemezze. Egyrészt 15 ének tartalmazza a az egyedre jellemző syllabusfajták többségét, azok után csak kevés új syllabusfajta fordul elő (Garamszegi et al. 2002). Másrészt ugyanazon egyed különböző napokon megismételt hangfelvételezése során számított repertoárméret nem különbözik lényegesen egymástól (Garamszegi et al. 2004).

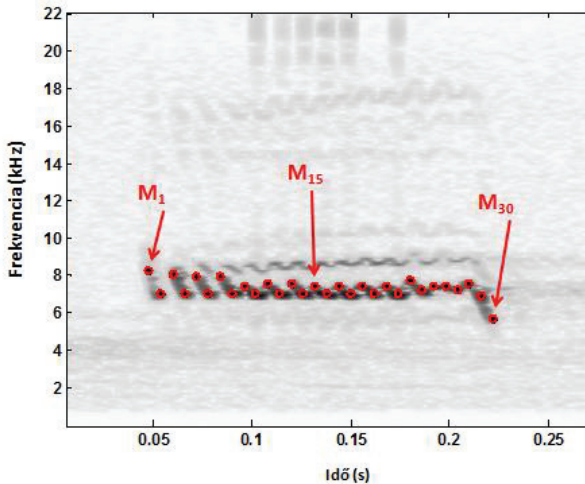


18. ábra. Három légykapóegyed egy-egy énekének szonogramja. Az azonos szyllabusfajták az univerzális könyvtár elképzelésének megfelelően azonos címkét kaptak.

A szyllabusokat egy a MATLAB 7.0 környezetben készült saját készítésű program segítségével mértük le és soroltuk csoportokba. Előbb manuálisan a szyllabus elejét és végét határoztuk meg, majd a program automatikusan 30 mérési időpontot vett fel (M_1 - M_{30} pontok, 19. ábra) a szyllabus mentén egyenletesen. Mind a 30 mérési helyen a program felvette a spektrumot 256 pontos FFT ablak használatával, és meghatározta az adott spektrum maximális energiájú frekvenciáját (F_{M1} - F_{M30}). Ezekből az adatokból a következő paramétereket származtattuk:

- kezdeti frekvencia = F_{M1} ,
- hang közepén mért frekvencia = F_{M15} ,
- hangvégi frekvencia = F_{M30} ,
- maximum hangmagasság = $\max(F_{M1-M30})$,
- minimum hangmagasság = $\min(F_{M1-M30})$,
- átlagos hangmagasság = $(\sum F_{M1-30})/30$,
- frekvencia modulációt jellemző mennyiség = $\sum(F_{M_{i+1}}-F_{M_i})/29$.
- szyllabus időtartama.

A syllabuskategóriák ezen 8 paraméter alapján készültek el, olyan módon, hogy egy univerzális, minden hímre alkalmazható syllabuskönyvtárát hoztunk létre. Ebben a fél-automata, döntési-fa alapú eljárásban a program csak javaslatokat tesz, hogy mely csoportok hasonlítsanak legjobban az új, meghatározni kívánt syllabusra, de a felhasználó dönti el, hogy végül milyen csoportba kerüljön a syllabus. A teljes csoportosítási folyamat végén a hangkönyvtár 63 hím-től 361 syllabusfajta-t tartalmazott. Feltételeztük, hogy a spektrografikus jellemzők alapján létrehozott csoportok biológiailag relevánsak, és hogy a tojók hasonló kategorizálást használnak.



19. ábra. Az őrös légykapó egy syllabusának szonogramja a 30 mérőponttal.

A párbaállási siker

A párbaállási siker becsléséhez a relatív párba állási időt használtuk, amely alatt a telelőterületről való megérkezéstől az első tojás lerakásáig eltelt időt értjük. A megérkezés idejének az egyed a költőterületen történt első megfogásának időpontját vettük, és ez még standardizálva lett a populációra számolt mediánnal, ami a nulla értéket képviselte. Feltételeztük, hogy ez a mérési mód jól reprezentálja a valós érkezési sorrendet, mert minden újonnan érkező egyedet megpróbáltunk azonnal megfogni a területen. 42 hímek sikertelen befogni fiókáztatás időszakában, így csak ezekről a hímekről van elérhető adat a

párba állási sebességről. A relatív párba állási idő általánosan használt mérőszáma annak, hogy egy hím milyen gyorsan talál partnert, mert feltételezzük, hogy ez a tojó preferenciáját tükrözi. (Catchpole 1980, Reid & Weatherhead 1990, Buchanan & Catchpole 1997, Gil & Slater 2000, Searcy 2004, Garamszegi et al. 2005b). Az érkezési időpont befolyásolhatja a párba állási időt, mert a korábban érkező hímeknek tovább kell várniuk, mint a később érkezőknek, hiszen a korai időszakban kevesebb tojó van jelen a területen. Hogy ezt a zavaró hatást kiküszöböljük, a relatív párba állási idő és az érkezési időpont közötti lineáris regresszióból származó reziduálisokat használtuk a párbaállási siker számértékeként.

A hímek közötti kapcsolat a syllabus megosztás alapján

A hímek közötti kompozícióbeli hasonlóságokat a használt syllabusok átfedésével lehet jellemezni. A hímek közötti kapcsolat megjelenítésére hierarchikus klaszterezési eljárást használtunk. Az egyedek a dendrogram mentén úgy helyezkednek el, hogy a csomópontok elhelyezkedése és az ágak hossza a kompozícióbeli hasonlóságokat tükrözi. A szorosabb kapcsolatban lévő egyedek számos syllabust osztanak meg egymással, míg az egymástól távolabbi egyedek kevesebb közös syllabust használnak, így énekük nagyobb mértékű különbségére következtethetünk.

A repertoárok hasonlósága alapján csoportátlag agglomerációs módszerrel készítettük el a fát (Podani 2000a). A hímek közötti kompozíciós hasonlóság kiszámításához a közös syllabusok relatív használatát vettük figyelembe az alábbi képlet szerint $s = 1 - 0.5 * \sum |o_{ik} - o_{jk}|$, ahol o_{ik} a k-adik syllabus relatív gyakorisága az i egyednél, míg o_{jk} a k-adik syllabus relatív gyakorisága a j egyednél. Azok a syllabusok, melyek nem fordulnak elő mindkét egyednél, egyáltalán nem járulnak a hasonlósági index növekedéséhez, míg azon közös syllabusok, melyek ritkán fordulnak elő valamelyik egyednél, csak kis mértékben járulnak hozzá. Habár az eddigi tanulmányok nem vették figyelembe a hangelemek relatív gyakoriságát (például Hultsch & Todt 1981, Briefer et al. 2010), mi olyan módszert használtunk, ahol figyelembe vesszük azt, mert az így kapott hasonlósági érték relevánsabb a megfigyelő (tojó) szempontjából. Így például hiába vannak 2 hím repertoárjában 50%-ban azonos syllabusok, ha ezeket a közös syllabusokat csak ritkán éneklük, hiszen a megfigyelő számára ilyenkor a két ének nem lesz hasonló. Másfelől, ha ezeket a közös syllabusokat gyakrabban használják ezek az egyedek, akkor a hasonlóság 50%-nál nagyobb mértékűnek hat. A kompozíciós

hasonlóság értéke 0 és 1 között változik, ahol is az 1 képviseli a teljes egyezést, 0 pedig a teljes különbözőséget. Mivel a klaszterezési eljárás távolságmátrix alapján dolgozik, így ehhez a kompozíciós hasonlósági értéket 1-ből kivontuk, így lényegében a $0,5 * \sum |o_{ik} - o_{jk}|$ képlet adta az egyedek közötti különbséget. Csak azokat a syllabusfajtákat használtuk fel, melyek legalább két egyednél előfordultak, így 157 syllabusfajtaival dolgoztunk a 361-ből.

A kompozíció hasonlósága és a párbaállási siker

Annak kiértékelésére, hogy vajon a hasonló syllabusokat megosztó egyedeknek hasonló párbaállási sikere van-e, filogenetikai módszert használtunk. Filogenetikai tanulmányokban gyakran fontos feladat megbecsülni a kapcsoltságot a filogenetikai rokonság és egy kiválasztott tulajdonság között (Blomberg et al. 2003). Ehhez hasonlóan feltehetjük a kérdést, hogy vajon az egyedek közötti syllabusbeli kompozíciós hasonlóság társul-e a párbaállási sikerben tapasztalható varianciával. A PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) módszerrel képesek vagyunk megbecsülni az összhangot a fa struktúrája és egy folytonos változó között a lambda (λ) statisztika segítségével (Martins & Hansen 1997, Pagel 1999).

Ezt a módszert mi most egy fajon belül az egyedekre alkalmazzuk. Amennyiben $\lambda=0$, a párbaállási siker a syllabus megosztástól független, míg növekvő λ érték (maximális értéke 1) erősebb kapcsolatot jelent. A modellezést a BayesTraits (Pagel et al. 2004) programmal hajtottuk végre. Ehhez a hímek repertoárhasonlóságon alapuló hierarchikus csoportosítása során kapott dendrogramot használtuk fel. Kiszámoltuk annak a modellnek a valószínűségét, mikor $\lambda=0$ (ez volt a null hipotézis, H_0), és amikor λ a becült értékkel egyenlő (alternatív hipotézis, H_1). Ezek összehasonlítására a valószínűségi arány tesztet (likelihood-ratio test) használtuk, ahol a próbastatisztika értéke $-2 * \log_e[H_0/H_1]$, mely χ^2 eloszlást követ és szabadságfoka jelen esetben 1. Amennyiben szignifikáns különbséget kapunk, az azt jelenti, hogy szignifikáns kapcsolat található az egyedek kompozíciója és párbaállási sikere között.

Szintén megvizsgáltuk az egyes syllabusok párbaállási sikerben betöltött szerepét. Ehhez minden egyes syllabushoz egy egyedben belül hozzárendeltük az adott egyed relatív párba állási idejét. Majd egy ANOVA modell segítségével felosztottuk a varianciát syllabusok közötti és syllabusokon belüli részre. Hogy figyelembe vehessük az egyes syllabusok egyedben belüli relatív gyakoriságát, egy súlyozott modellt használtunk. Ebből a modellből minden egyes

syllabusra kiszámoltuk az átlagos relatív párba állási időt, és megnéztük, hogy ezek a syllabus specifikus értékek hogyan függenek a lemért hangparamétereiktől, hogy tesztelhesük, vajon a syllabusok fizikai paraméterei meghatározzák-e a párzásban betöltött szerepüket.

Hogy tesztelhesük azt a predikciót, hogy a tojók valóban a helyi populációra jellemző énekeket részesítik előnyben párválasztásnál, és emiatt hasonlítanak a hímek repertoárjai egymásra, korrelációs vizsgálattal megnéztük az egyes syllabusfajták populációs szintű relatív gyakorisága és a hozzájuk tartozó párbaállási siker közötti összefüggést. A populációs szintű syllabushasználat értékének kiszámításához figyelembe vettük az egyeden belüli gyakoriságokat és azt is, hogy hány hím éneklie az adott syllabust.

Az éneklő hímek közötti fizikai távolság és a kompozícióbeli hasonlóság

Amennyiben a hímek közötti kompozícióbeli hasonlóság a közvetlen syllabus megosztással járó interakciónak köszönhető, azt várjuk, hogy a hasonlóság a hímek közötti távolsággal nőni fog, hiszen növekvő távolság mellett kisebb valószínűséggel fognak akusztikus interakcióba lépni a hímek.

Hogy ezt a lehetőséget teszteljük, minden hímegyed mellé választottunk egy másikat, és kiszámítottuk a kompozíciós hasonlóságot, valamint azon odúk közötti fizikai távolságot, melyek közelében a hímek énekeltek (GPS koordináták alapján). Olyan hímekeket párosítottunk ebben az elemzésben, melyek maximum 10 napon belül énekeltek. Ezt az időablakot arra a hosszú távú megfigyelésünkre alapoztuk, hogy egy hím átlagosan 2-7 nap közötti időtartamig énekel. Ha több ilyen hím is párosítható a vizsgált hím esetén, akkor a legközelebbit választottuk a párosításhoz. Egy elemzésben minden hímet csak egyszer használtunk fel. Ezekre a párokra számolt kompozíciós hasonlóságok és fizikai távolságok közötti összefüggést vizsgáltuk. Mivel sokféle képen párosíthatók a hímek, 100-szor futtattuk le az elemzést véletlenszerűen kiválasztott hímmel kezdve a párosítást. Az eredményeket ezen 100 megismételt elemzés átlagával adtuk meg.

4.3 Eredmények

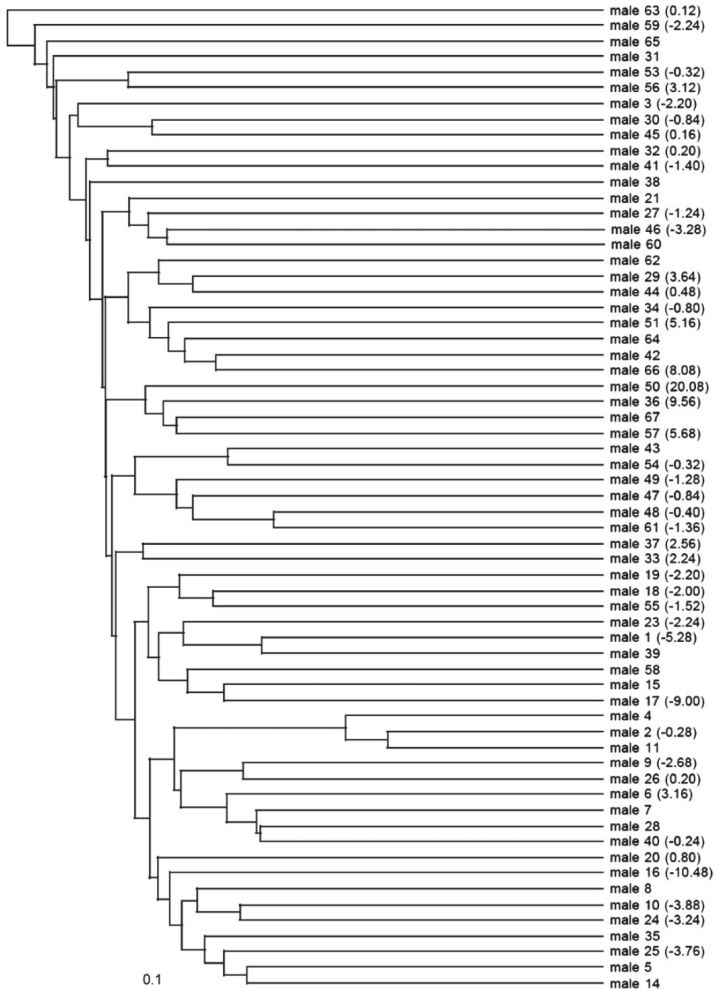
A hímek közötti syllabusmegosztás mintázata

Általánosan elmondható, hogy a hímek csak kis mértékben osztják meg egymással a syllabusokat, mivel a hímek közötti kapcsolat távolinak látszik a dendrogramon (20. ábra). A legtöbb csomópont a nagyobb kapcsoltsági távolságok régiójába esik, mely megfelel a körülbelül 30%-os kompozíciós hasonlóságnak (átlag±szórás: $0,268 \pm 0,002$, terjedelem: $0,028\text{--}0,686$). Eszerint a párbaállási időszakban hallatott syllabusok nagyobb részét a hímek nem osztják meg egymással.

Az énekek kompozíciója és a párbaállási siker

Megerősítést kaptunk a kompozíció és a párbaállási siker közötti kapcsolat létezését illetően, hiszen a $\lambda=1$ esetben illesztett PGLS modell szignifikánsan nagyobb valószínűséggel rendelkezett, mint a $\lambda=0$ esetben (logaritmusos valószínűség $=-123,310$; $\lambda =1,000$ esetben; logaritmusos valószínűség $=-125,657$; $\lambda = 0$ esetben; valószínűségi arány $=4,695$; $p=0,030$).

Vizsgáltuk, hogy vajon a párbaállási siker konzisztensen változott-e a syllabusokon belül az egyedek között. A syllabusok egyeden belüli gyakoriságára súlyozott ANOVA modellben azt az eredményt kaptuk, hogy az egyes syllabusok értéke a párbaállási sikerben konzisztensen változott ($F_{156,1314}=2,006$; $p<0,001$).



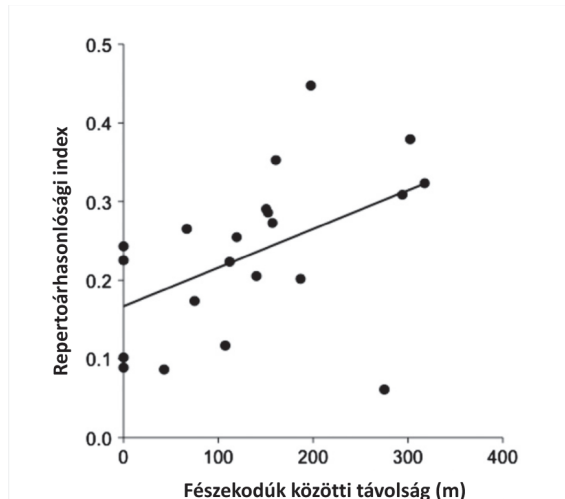
20. ábra. A hím légykapóegyedek repertoárhasonlósága alapján végzett hierarchikus csoportosítás eredményeképpen kapott dendrogram. A vízszintes tengelyen a kapcsoltsági távolság látható.

A syllabusokra számított relatív párba állási idő nem korrelált szignifikánsan azok fizikai paramétereivel (syllabus hossza a Pearson-féle korrelációs együttható $r=0,070$; a syllabusok száma $N=157$; az elsőfajú hiba valószínűsége $p=0,384$; maximum frekvenciára: $r=-0,070$; $p=0,384$; minimum frekvenciára: $r=-0,040$; $p=0,617$; átlag frekvenciára: $r=-0,088$; $p=0,275$; frekvencia modulációra: $r=-0,091$; $p=0,258$; kezdeti frekvencia: $r=0,069$; $p=0,392$; közép frekvencia: $r=-0,072$; $p=0,373$; hangvégi frekvencia: $r=-0,091$; $p=0,258$).

Nem találtunk szignifikáns összefüggést a syllabusok párbaállási siker értékei és előfordulási gyakorisága között ($r=-0,074$; $N=157$; $p=0,355$) sem.

Az éneklő hímek közötti fizikai távolság és a kompozíciós hasonlóság kapcsolata

Független hímpárosítások adataira támaszkodva, szignifikáns kapcsolatot találtunk a syllabusmegosztás és a hímek közti fizikai távolság értékei között. A várakozásunktól eltérően a növekvő távolsággal nőtt a hímek közötti kompozíciós hasonlóság ($r=0,452$; $p=0,044$; 100 ismétlés átlaga, 21. ábra).



21. ábra. A kompozíciós hasonlóság és az éneklő hímek közötti kapcsolat

4.4 Eredmények megvitatása

Ebben a tanulmányban egy közepesen nagy repertoárméretű faj esetén, az örvös légykapón mutattuk be, hogy az egyedek hogyan osztják meg egymás között a syllabusokat (syllable sharing), és a kompozíciónak milyen szerepe lehet a párválasztásban.

Annak ellenére, hogy a hímek repertoár átfedése viszonylag kismértékű, azt találtuk, hogy hasonló kompozícióban éneklő hímek hasonló párba állási sikerrel rendelkeznek, valamint, hogy az egyes syllabusfajtáknak egyedektől függetlenül van párba állás befolyásoló értéke. Ebből arra következtethetünk, hogy bizonyos mértékig egyes syllabusfajták jelenléte a repertoárban vonzóan hat a tojókra. Így az ilyen „szexi” syllabusokkal rendelkező hímek (*sensu* Vallet and Kreutzer 1995) hasonló előnyöket élveznek a párválasztás során.

Mindenesetre, nem tartjuk valószínűnek, hogy ezeknek a vonzó syllabusoknak az örvös légykapónál a kanárimadár „szexi” syllabusaihoz hasonlóan az előállítási költségen keresztül lenne szerepe. Nem találtunk ugyanis kapcsolatot a syllabusok párbaállási értéke és fizikai paraméterei között. Úgy tűnik tehát, hogy a párválasztást nem közvetlenül a syllabusok fizikai paraméterei határozzák meg, így más, nem az előállítási költséghez köthető alternatív mechanizmusokat is figyelembe kell vennünk.

Korrelatív eredményeink alapján, úgy látjuk, hogy a syllabusoknak azok alakján kívül más sajátosságai is vannak, melyek fontosabb szerepet töltenek be a párválasztási döntésben. A syllabusok szomszédok közötti megosztásának párbaállási sikerét több tanulmány is ismerteti (például Hultsch & Todt 1981, Beecher *et al.* 2000, Laiolo & Tella 2005, Logue & Forstmeier 2008, Briefer *et al.* 2010). Ilyen mechanizmusok azt jósolják, hogy azok a hímek, melyek nagyobb eséllyel találkoznak, és lépnek egymással vokális kapcsolatba, hasonlóbb éneket produkálnak, mint azok, melyek időben és térben messzebb vannak egymástól. Ennek ellenére mi pozitív összefüggést találtunk a hímek közötti távolság és a repertoárhasonlóság között. Ez azt sejteti, hogy a szomszédos hímek megpróbálják elkerülni a syllabus megosztást. Vagy éppen úgy foglalnak territóriumot, hogy a szomszédos hímek repertoárjától minél jobban különbözzön a sajátjuk, feltehetően, hogy egyedileg felismerhetőek legyenek a párt kereső tojók számára. Másik elképzelés erre a jelenségre, hogy esetleg a repertoár a genetikai rokonságot tükrözi, vagy éppen a tanító hím syllabushasználatát. Amennyiben a kapcsolatban lévő egyedek egymástól távol próbálnak

kerülni (például Van de Castele & Matthysen 2006), a hasonló énekű egyedek távol telepednek le egymástól, míg a különböző repertoárral rendelkezők szomszédok lesznek. Így lehetséges, hogy a kompozíció genetikailag vagy kulturálisan arra szelektálódott, hogy az egyedek közötti bizonyos kapcsolatról szolgáltatassanak információt. Ha a kompozíció a genetikai viszonyt tükrözi, akkor a tojó elkerülheti a közeli rokonokkal való párba állást (Stoddard 1996). Amennyiben az énekek kulturálisan szelektálódnak, a tojók talán a helyi syllabusokból szerveződő énekeket preferálják, hiszen ezen hímeknek nagyobb tapasztalata lehet az adott fészkelési területen és ez előnyös lehet fiókanevelésnél (Nelson 1992). Ilyen mechanizmust találtak a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) esetében, ahol specifikus énekelemek alapján ismeri fel a tojó a hím eredetét (Wegrzyn et al. 2010). Eredményeink nem támasztják alá a syllabusok éneklési valószínűsége és a párbaállási siker közötti kapcsolatot. Így nem valószínű, hogy a syllabus fajták és a párbaállási siker kapcsolatáért az a jelenség lenne a felelős, hogy a tojók szisztematikusan bizonyos syllabusok megléte alapján preferálnák a hímeket. Így azok a mechanizmusok, melyek kialakítják az egyes syllabusok bizonyos párbaállási sikerbeli értékét további tanulmányozást igényelnek.

Végül fontos megemlíteni, hogy a kapott eredmények megerősíteni látszanak, hogy az ének kompozíciója, szerveződése fontosabb lehet a megfigyelő szempontjából, mint a klasszikus módon meghatározott repertoár mérete.

5 Hat közép-európai cickányfaj akusztikus fajhatározása

5.1 Bevezetés

Az egyik legnagyobb kihívás a biológiában a Föld biodiverzitás változásának követése. Ez különösen nehéz lehet a rejtett életmódú állatok esetén. Számos ilyen esetben a passzív akusztikus módszerek jelenthetnek segítséget, különösen akkor, ha zavarás nélkül szeretnénk a felmérést végezni (Blumstein *et al.* 2011, Depraetere *et al.* 2012). Sok szárazföldi és vízi gerinces állat jelenléte követhető akusztikus fajhatározáson alapuló módszerekkel. Legelterjedtebbek ezek a monitorozó módszerek békák (Dorcas *et al.* 2010), madarak (Pieretti *et al.* 2011), denevérek (Rodhouse *et al.* 2011) és cetfélék (Andre *et al.* 2011) tanulmányozása esetén.

Számításba véve a cickányfajok számát, kijelenthetjük, hogy az emlősök között akusztikus szempontból alulkutatott csoportnak számít. Habár számos kutató tartja a cickányokat vokálisan különösen aktív állatoknak, az elmúlt 50 évben 30 körüli az ezzel kapcsolatban megjelent publikációk száma. Ez még inkább meglepő lehet, ha figyelembe vesszük ezen állatok akusztikus monitorozási lehetőségeit.

Churchfield (Churchfield 1990) összegyűjtötte a cickányok akusztikus viselkedéséről származó ismereteinket. Mintegy tucatnyi akusztikus hangtípust számolt össze. Ezek az explorációval, az egyedek közötti agresszív találkozással, az szülő-utód kommunikációval és a párzással kapcsolatos viselkedéssel függenek össze. Mindazonáltal meg kell jegyezni, hogy a legtöbbször ezek a hangféleségek frekvencia-időbeli paramétereik alapján átfednek, nincsenek tiszta határok.

A cickányok hangjainak időbeli paramétereit a néhány milliszekundum és a néhány másodperc között mozognak. A frekvencia tartomány néhány száz Hz-től indul, de a felső határa erősen fajfüggő. Gould és munkatársai (1964) bizonyítékot találtak arra, hogy a *Sorex vagrans*, *S. palustris*, *S. cinereus* valamint a *Blarina brevicauda* fajok ultrahanggal tájékozódnak, ahogy Buchler (1973) is a *Sorex vagrans* faj esetében ezt megerősítette. Mások, mint Grünwald (Grünwald 1969), valamint Irwin és Baxter (1980) nem találtak erre bizonyítékot a *Crocidura f. flavescens* és *Crocidura olivieri* taxonok esetén. Egy kissé ellentmondásosnak látszik, hogy Forsman és Malmquist (1988) talált ultrahangos

komponenseket a *Sorex araneus* esetén, de Siemers és munkatársai (2009) nem találtak ilyet ennél és a *Crocidura russula* fajnál sem.

Ebben a tanulmányban a hangsúlyt az úgynevezett "twittering" hangokra helyezük, melyeket a cickányok az explorációs viselkedésük közben produkálnak, mert feltételezzük, hogy ez az a hangtípus, amelyet a cickányok folyamatosan hallatnak, és így alkalmasak lehetnek jelenlétük regisztrálására egy monitorozás típusú kutatás esetében. Ezek alacsony intenzitású, rövid (0,01-0,1 sec), hallható tartományba eső, feltételezhetően a gégében képzett hangok (Köhler 1998). Siemers és munkatársai (2009) szerint ezek a hangok egy kezdetleges echo-orientációt tesznek lehetővé. Összehasonlító jellegű tanulmány eddig még nem jelent meg e hangok paramétereiről.

Hat közép-európai faj "twittering" hangját vizsgáltuk fajhatározás szempontjából: *Sorex minutus* (Linnaeus, 1766), *Sorex araneus* (Linnaeus, 1758), *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), *Neomys anomalus* (Cabrera, 1907), *Crocidura russula* (Hermann, 1780) és *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) hangjait. Kétféle fajhatározót építettem. Az elsőben azt vizsgáltam, hogy milyen pontosságú faji elkülönítés érhető el közvetlenül az egyes egyedek jellemző hangparamétereit figyelembe véve. A második esetben előbb csoportokat hoztam létre az egyes egyedek hangjaiból önszerveződő térképek segítségével, majd osztályozási eljárást végeztem az egyes hangtípusok relatív előfordulási adataira.

A tanulmány fő célkitűzései tehát:

- Egy hangadatbázis létrehozása a hat cickányfaj „twittering” típusú hangjaiból
- A hangok akusztikus paramétereinek leírása
- Akusztikus fajhatározók építése és használhatóságuk kiértékelése

5.2 Anyag és módszer

Az állatok és a hangrögzítés

Összesen 20 *Neomys anomalus*, 17 *Neomys fodiens*, 44 *Sorex araneus*, 10 *Sorex minutus*, 9 *Crocidura russula* and 21 *Crocidura leucodon* egyed hangjai lettek rögzítve élőscapdás megfogásuk után Magyarországon és Németországban, és a felvételezés után a fogás helyszínén elengedve (

7. táblázat). A befogás az illetékes hatóságok engedélyének birtokában történt (195-4/2007, 6541-1/2009 Magyarországon és 56-2/8852.15 and 56-6/8852.15 Németországban).

	Magyarország	Németország
<i>Neomys anomalus</i>	20	
<i>Neomys fodiens</i>	17	
<i>Sorex araneus</i>	28	16
<i>Sorex minutus</i>	3	7
<i>Crocidura leucodon</i>	13	8
<i>Crocidura russula</i>		9

7. táblázat. A tanulmányban felhasznált cickányok száma eredet és faj szerint

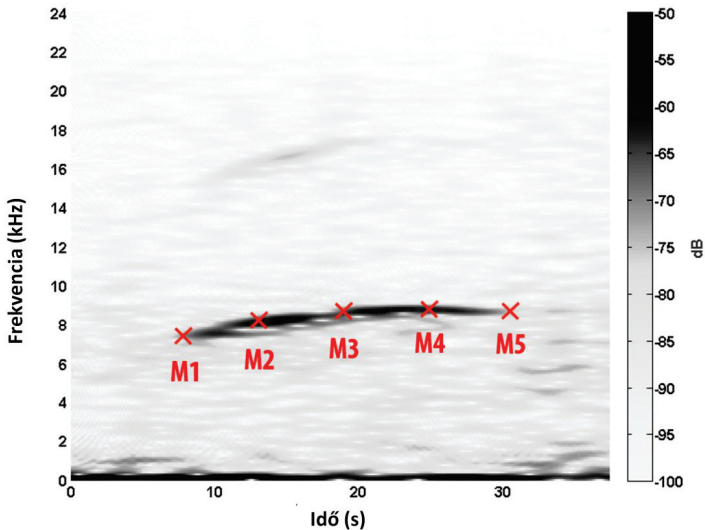
A hangfelvételeket egy 40*50*40 cm nagyságú dobozban készítettük az állatoktól 20-30 cm távolságra tartva a mikrofont. Egyrészt EMY-62N4 (EKULIT, frekvencia átvitel: 20-18000 Hz) típusú mikrofont SONY TCD-D100 DAT magnóval (48kHz, 16bit minőségben) használva, másrészt 26HH nagy érzékenyséű elektret kondenzátor mikrofont (G.R.A.S.,frekvencia átvitel: 20 Hz-50 KHz) külső A/D átalakítóval (Department of Animal Physiology, University of Tübingen, Germany, 256 kHz, 16 bit minőségben) működtetve.

Mindkét felvevő rendszer hasonló frekvencia-átviteli karakterisztikával rendelkezik a 2-15 kHz frekvenciasávban. Minden felvétel végül a számítógépre 48 kHz-es mintavételezéssel 16 bites minőségben került azonos hangerősségre normalizálva.

A hangparaméterek mérése

A hangok saját készítésű MATLAB (R2007b, The Mathworks Inc.) környezetben megírt programmal lettek szegmentálva és lemérve. Összesen 11797 hangot használtunk fel 121 egyedtől, egyedenként 50-100 közötti számban. 256 pontos, 97%-os átfedésű FFT Hanning-ablakokkal készült szonogramon lettek a mérések elvégezve.

Lemértük a hangok hosszát (T), két egymást követő hang eleje között eltelt időt (T_{Pi}) és 5 helyen a hang mentén az alaphang frekvenciáját, ezek az f_{0M1} - f_{0M5} frekvenciaértékek (lásd M_1 - M_5 mérési pontokat, 22. ábra). Mindössze 5 mérési pontot választottunk, mert előzetes megítélés alapján ennyi pont elegendőnek látszott a hang időbeli karakterisztikájának jellemzésére.



22. ábra. Mérési pontok (M_1 - M_5) egy példahangon bemutatva.

A lemért paraméterek alapján a következő mennyiségeket származtattuk:

- átlagos hangmagasság, $F_{\text{mean}} = (\Sigma F_{M1-5})/5$,

- maximum hangmagasság, $F_{\max} = \max(f_{0M1-M5})$,
- minimum hangmagasság, $F_{\min} = \min(f_{0M1-M5})$,
- hangterjedelem, $F_{\text{band}} = F_{\max} - F_{\min}$,
- frekvencia különbségek, $\Delta F_i = f_{0Mi+1} - f_{0Mi}$ (ahol i 1-től 4-ig terjed),
- „meredekség”, $FS_1 = \sum (\Delta F_i)$,
- „hullámosság”, $FS_2 = \sum \text{abs}(\Delta F_i)$,
- „U-alak”, $FS_3 = -\Delta F_1 - \Delta F_2 + \Delta F_3 + \Delta F_4$.

A leíró jellegű statisztikában a klasszikus (T , IPI , F_{mean} , F_{\max} , F_{\min} , F_{band}) és néhány levezetett (dF_{1-4} , FS_1 , FS_2 , FS_3) változót mutatok be. Minden statisztikai elemzés a MATLAB programmal készült.

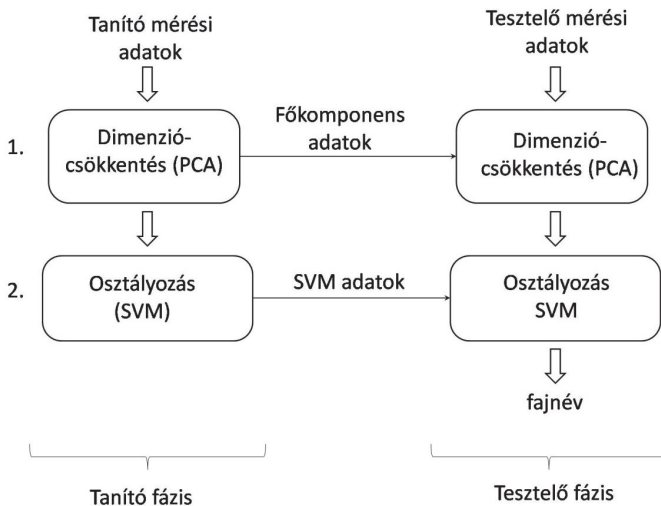
Figyelembe véve, hogy a hangparaméterek eloszlása erősen eltér a normálistól, histogramos megközelítést alkalmaztunk a fajok hangjainak jellemzésére. Először kiszámoltuk a minden egyedre minden változó esetén a normalizált histogramot az 50-100 hang alapján (1 Hz illetve 0,01 msec pontossággal). A következő lépésben minden faj esetén az egyedektől származó histogramok átlagát számítottuk ki, így minden egyedet azonos súllyal vettünk figyelembe. A mediánt, a felső és alsó kvartilist adtuk meg a fajokat jellemző táblázatban minden tulajdonságra.

Fajok osztályozása a hangparaméterek alapján

Az első típusú osztályozásban egy olyan adatbázist készítettünk elő, amelyben minden egyedre kiszámoltuk az egyes hangjellemzők átlagát, az 50-100 hang figyelembe vételével.

Egy 10-szeres keresztvalidációs eljárás keretében valósítottuk meg a tanítási-tesztelési lépéseket. A tanulóadatokon lemért és származtatott 19 idő és frekvencia változóra főkomponens analízist (PCA) végeztünk minden egyes validációs lépésben, hogy megszabaduljunk a korreláló változóktól és hogy csökkentjük a dimenziószámot (1. lépés, 23. ábra). Hogy elkerüljük az eltérő csoportméretekkel adódó problémát, túlmintavételezéses eljárást (oversampling method) végeztünk a kisebb csoportokra (Japkowicz 2000). Az első 10 főkomponenst használtuk, ami a variancia 99.9%-át magyarázza. Ezen 10 új változó segítségével tanítottuk be (2. lépés) a szupport vektor gépet

(Support Vector Machine, SVM, RBF kernelt használva) MATLAB környezetben a LibSVM programcsomag segítségével (Chang & Lin 2001) a fajok elkülönítésére. A tesztelő adatokat először a tanító adatokra kapott PCA adatok segítségével alakítottuk át (1. lépés, 23. ábra), majd a betanított SVM segítségével azonosítottuk az egyedeket (2. lépés). Ezeket a lépéseket tízszer ismételtük meg a keresztvalidációs eljárás során. A következő lépésben számoltuk ki az osztályozó modell pontosságát az úgynevezett „macro-averaged F-measure” (Ozgur et al. 2005) értéket megadva az összegzett tévesztési mátrixra. Ezen mérőszám segítségével állítottuk be egy rácskereső algoritmussal (grid-search algorithm) az optimális SVM paramétereket, a teljes fenti folyamat többszöri megismétlésével (Hsu et al. 2000).



23. ábra. Sematikus ábra keresztvalidáció egy lépésében történő tanítási-tesztelési folyamatáról a közvetlenül a hangparaméterekre épülő fajhatározói módszer esetén

Fajfelismerés a hangtípus csoportok arányaira

A lemért paraméterek nagymértékben átfednek a fajok között, azonban vizuálisan szemrevételezve az egy- és kétdimenziós hisztogramokat, találhatunk bizonyos eltéréseket a paraméterek eloszlásában. Az ötlet, hogy ne az átlagokat használjuk fel az egyedek

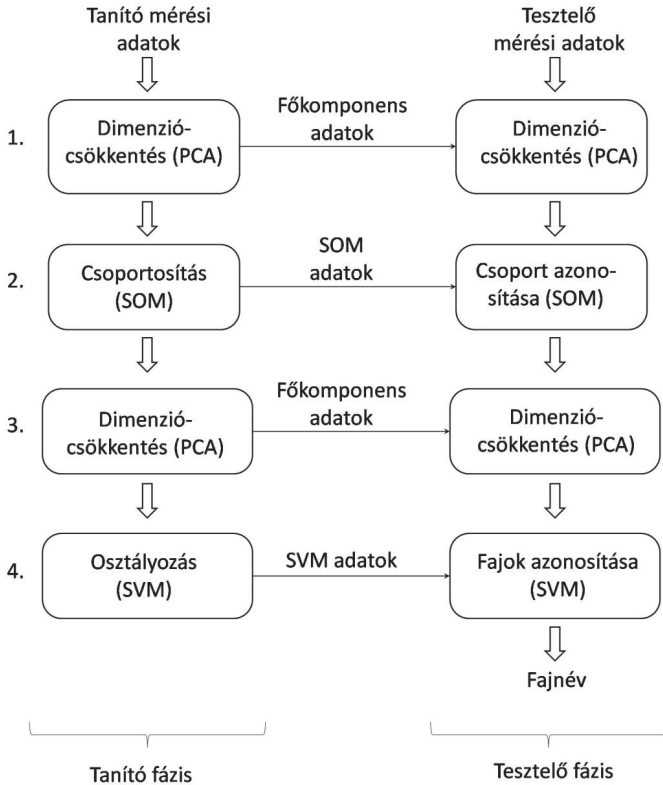
hangjainak jellemzésére, hanem az egyedek által használt hangok sokféleségét jellemző paramétereket, így a hangtípusok egymáshoz képesti arányát. Ehhez először csoportosítani kell a hangokat. Mivel azonban azok folytonos átmenetet mutatnak a paraméterterben, manuális csoportosítás helyett önszerveződő térkép módszer (Self-Organizing Map, SOM) használtunk, mely objektívebb módon alkot csoportokat, mint az ember. Ezt szintén MATLAB környezetben, annak Neural Network Toolbox programcsomagja segítségével végeztük.

A második fajta osztályozás is 10-szeres keresztvalidációs eljárás keretében valósult meg (24. ábra). A tanítási folyamat a következő lépésekből állt. Hasonlóan az első típusú osztályozáshoz, előbb PCA-t végeztünk, majd az első 10 főkomponenst használtuk a továbbiakban (1. lépés, 24. ábra). Ezek a változók szerepeltek bemenetként a SOM-hoz, melyet minden egyes fajra külön tanítottunk be egy 7x7-es méretű neurális hálót. Minden SOM tanítási iteratív folyamat 200 lépésből állt. Ezen a módon minden egyes fajra külön-külön 49 hangcsoportot kaptunk. Összesen 6 SOM-ot tanítottunk be, mindegyik egy-egy faj hangjainak a paraméterterbeli eloszlását tükrözi. A következő lépésben a 6 térképet egyesítettük, így 294 hangcsoport jött létre, mely most már mind a 6 faj hangjainak együttes eloszlását tükrözte. Ebbe a 294 csoportba soroltuk az összes tanító adatbázisba tartozó hangot (2. lépés). A hangparaméterek eloszlása érdekelt minket, ezért minden egyed esetén kiszámoltuk az egyes hangcsoportok relatív gyakoriságát. Ilyen módon 294 új változót generáltunk, a későbbiekben csak ezekkel a változókkal dolgoztunk.

Hogy csökkentjük a változók számát, és fontossági sorrendet állítsunk fel a változók között, egy második PCA-t végeztünk immár az új változókra (3. lépés). Miután túlmintavételezéssel kiegyenlítettük a csoportok nagysága közötti különbségeket, az első 100 PCA komponenst használtuk (mely a variancia 99.1%-t magyarázza) az SVM (RBF kernelt használva) betanítására (4. lépés).

A tesztfázisban a teszthangok adatait a tanító fázis 1. lépésében kapott PCA adatok alapján transzformáltuk (1. lépés, 24. ábra), majd minden hangot egyenként besoroltunk a 294 csoport egyikébe (2. lépés). A csoportarányok kiszámítása után a második PCA-t is elvégeztük (3. lépés). A betanított SVM végül azonosította az egyedek faji hovatartozását (4. lépés).

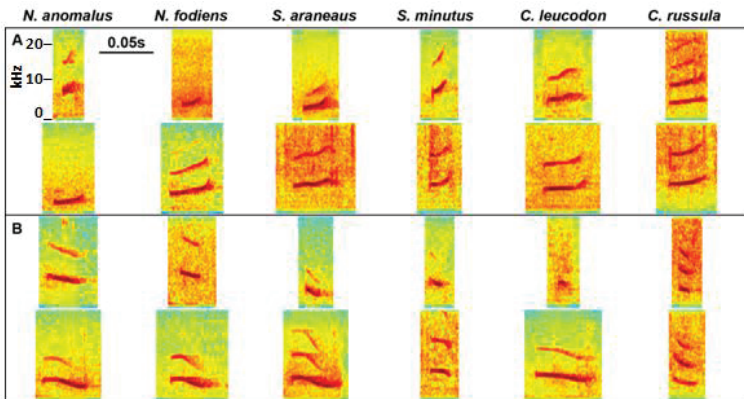
A teljes fenti leírás a 10-szeres keresztvalidációs folyamat egyetlen lépése. Az első osztályozáshoz hasonlóan itt is az SVM az F-mérték alapján lett optimalizálva.



24. ábra. A tanítási-tesztelési folyamat a hangtípusok relatív gyakoriságára épített fajhatározói módszer egy keresztvalidációs lépésében

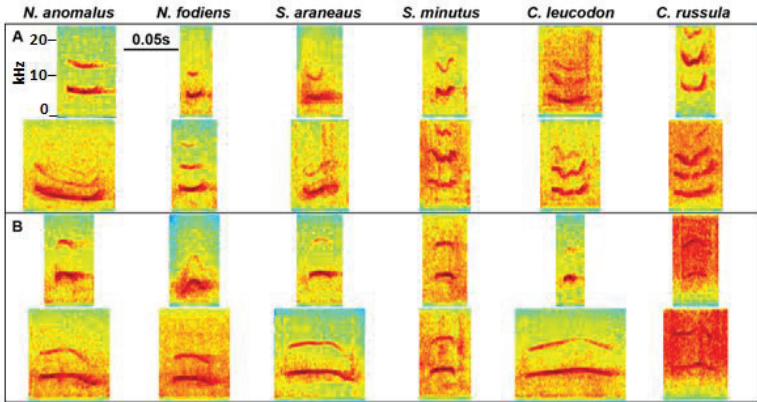
5.3 Eredmények

A szonogramok vizuális szemrevételezése után nagy hangelembeli változatosságot tapasztaltunk. Emelkedő és csökkenő frekvenciamenű hangokat (25. ábra), U-alakú és fordított U alakú frekvenciamenettel rendelkezőket (26. ábra), valamint egyszerű kvázi-konstans frekvenciájú hangokat és bonyolultabb lefutásúakat (27. ábra) mindegyik fajnál. Nem találtunk speciálisan csak egyetlen fajra jellemző gyakori hangtípust, illetve folytonos átmenetet tapasztaltunk a fent említett karakterisztikával bíró típusok között. Általában a hangok 0.1 és 2 másodperc közötti idővel követték egymást.



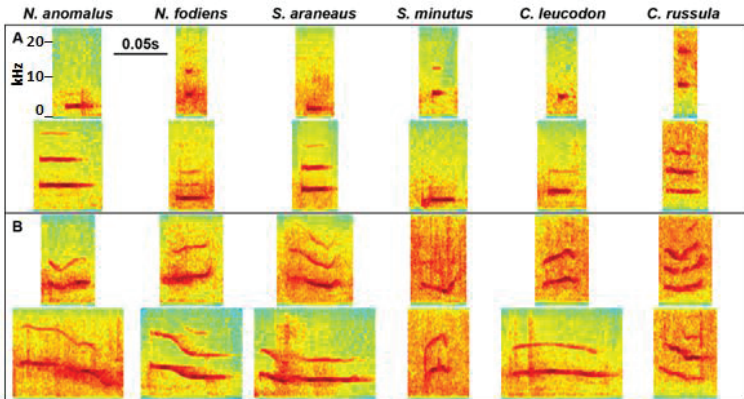
25. ábra. Cickány hangtípusok szonogramjai 1. (A) Növekvő és (B) csökkenő frekvenciamenű hangok.

A vizuális megfigyelésen túl, az egyes fajok és egyedek hangjainak paraméterbeli eloszlását is vizsgáltuk. Az egyes hangok átlagfrekvencia értékének megoszlása (28. ábra) nagy egyedek közötti különbséget és nagymértékű fajok közötti átfedést mutatott. Érdemes megjegyezni, hogy a *Neomys* and *Sorex* fajok nem normális eloszlást mutató hisztogramjai több mint egy csúccsal rendelkeznek, így számszerű leírásukhoz a mediánt, a felső és az alsó kvartilist használtuk (8. táblázat).

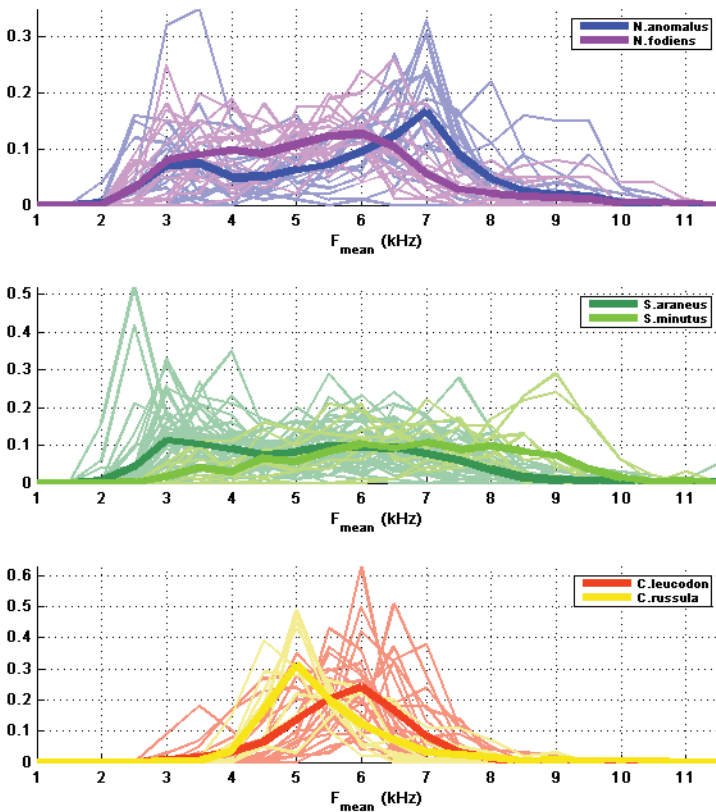


26. ábra. Cickány hangtípusok szonogramjai 2. (A) U-alakú és (B) fordított U-alakú hangok.

Annak ellenére, hogy hasonló hangtípusokat találhatunk mindegyik fajnál, különbség látszik azok relatív gyakorisága között. Több hangparamétert figyelembe véve, nagyobb különbségeket is találhatunk a fajok között. Így például az F_{mean} és az „U”-alakot leíró változók alapján készített két-dimenziós hisztogramon (29. ábra). A *C. russula* viszonylagosan több magasabb átlagfrekvenciával rendelkező U-alakú hangelemet használ, mint a *C. leucodon*.



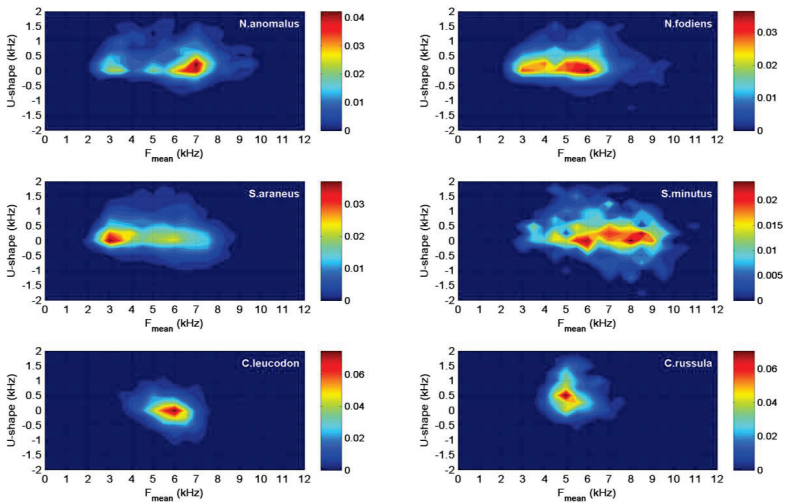
27. ábra. Cickány hangtípusok szonogramjai 3. (A) Kvázi konstans frekvenciájú és (B) komplex frekvenciamenetű hangok.



28. ábra. Az átlagfrekvencia paramétere alapján készített histogramok. A normalizált histogramokon vékony vonalak az egyedek, a vastag vonalak az adott fajra jellemző, átlagolt értékek eloszlását mutatják.

	<i>N. anomalus</i>	<i>N. fodiens</i>	<i>S. araneus</i>	<i>S. minutus</i>	<i>C. leucodon</i>	<i>C. russula</i>
T (msec)	12,1	11,9	11,4	9,8	11	11,8
	(8,7 - 17,1)	(8,5 - 16,8)	(8,6 - 15,4)	(7,2 - 13,5)	(8,4 - 14,6)	(8,6 - 16,1)
F _{min} (kHz)	5,95	5,02	4,85	6,43	5,58	4,88
	(4,1 - 6,85)	(3,75 - 6)	(3,5 - 6,18)	(5,11 - 7,83)	(4,98 - 6,11)	(4,51 - 5,47)
F _{max} (kHz)	6,55	5,59	5,62	7,27	6,04	5,66
	(4,94 - 7,47)	(4,25 - 6,58)	(3,95 - 6,96)	(5,98 - 8,42)	(5,44 - 6,63)	(5,17 - 6,36)
F _{mean} (kHz)	6,22	5,26	5,18	6,8	5,83	5,21
	(4,48 - 7,1)	(4 - 6,26)	(3,67 - 6,49)	(5,49 - 8,09)	(5,21 - 6,38)	(4,81 - 5,84)
T _{PI} (msec)	678	345	474	512	251	542
	(176 - 1939)	(130 - 918)	(165 - 1310)	(216 - 1202)	(106 - 787)	(252 - 1269)
F _{band} (kHz)	482	418	484	595	419	692
	(225 - 884)	(192 - 772)	(225 - 934)	(300 - 991)	(199 - 741)	(421 - 994)
ΔF ₁ (Hz)	-97	-36	-22	-47	64	-232
	(-258 - 12)	(-168 - 42)	(-166 - 115)	(-240 - 97)	(-65 - 225)	(-447 - -50)
ΔF ₂ (Hz)	-33	-3	1	1	1	-5
	(-188 - 1)	(-127 - 1)	(-30 - 56)	(-7 - 162)	(-1 - 181)	(-199 - 49)
ΔF ₃ (Hz)	1	1	1	1	1	1
	(-75 - 84)	(-3 - 150)	(-3 - 185)	(-12 - 186)	(-1 - 124)	(-101 - 149)
ΔF ₄ (Hz)	65	83	75	113	56	139
	(-33 - 279)	(-23 - 307)	(-51 - 298)	(-47 - 383)	(-60 - 234)	(-2 - 397)
FS ₁ (Hz)	-32	62	49	99	160	-99
	(-419 - 258)	(-199 - 407)	(-226 - 546)	(-200 - 691)	(-36 - 595)	(-548 - 349)
FS ₂ (Hz)	610	515	594	733	537	845
	(306 - 1011)	(259 - 903)	(315 - 1044)	(402 - 1133)	(290 - 871)	(545 - 1285)
FS ₃ (Hz)	257	198	153	214	-2	483
	(0 - 645)	(-28 - 528)	(-90 - 495)	(-80 - 625)	(-258 - 251)	(149 - 917)

8. táblázat. Az átlagolt histogramok alapján számolt medián (felső kvartilis – alsó kvartilis) a hat cickányfaj akusztikus paramétereire.



29. ábra. A két-dimenziós normalizált hisztogramok az átlagos hangmagasság és az U-alak paramétere alapján mutatják a hangok eloszlását fajonként.

A hangparamétereken alapuló fajhatározás

Az első típusú osztályozás esetében a fajhatározást az egyedeken úgy végeztük, hogy az egyedek hangparamétereinek átlagát vettük alapul. A 10-szeres keresztvalidációs eljárás keretében az optimalizált SVM ($\gamma=2^{-3}$; $c=2^{-2}$, paraméterek mellett) 56,8%-os pontosságot ért el (macro-averaged F-measure). 70 % feletti pontosságot kaptunk *C. russula* és *N. anomalus* esetén. A legrosszabb értéket, 50% alatti értékkel a *S. araneus* fajnál értük el (9. táblázat).

		megfigyelt gyakoriság					
		<i>N.anomalus</i>	<i>N.fodiens</i>	<i>S.araneus</i>	<i>S.minutus</i>	<i>C.leucodon</i>	<i>C.russula</i>
várt gyakoriság	<i>N.anomalus</i>	73,5	6,5	14,5	5,0	0,0	0,5
	<i>N.fodiens</i>	8,8	57,1	11,8	16,5	5,9	0,0
	<i>S.araneus</i>	10,0	20,9	43,9	11,1	11,8	2,3
	<i>S.minutus</i>	10,0	0,0	18,0	62,0	10,0	0,0
	<i>C.leucodon</i>	1,4	14,8	23,8	3,3	56,2	0,5
	<i>C.russula</i>	0,0	0,0	17,8	4,4	0,0	77,8

9. táblázat. A hangparamétereire végzett osztályozás tévesztési mátrixa százalékos értékekben megadva.

Fajhatározás a hangcsoportok gyakorisága alapján

A második típusú fajhatározóban a SOM segítségével 294 csoportba sorolt hangok egymáshoz képesti gyakoriságára tanítottuk meg egyenként az SVM-et 10-szeres keresztvalidációs eljárásban. Az optimalizált SVM ($\gamma=2^{-10,6}$; $c=2^{0,8}$ beállításoknál) által kapott osztályozási eredmény F-measure értéke 75,5%-os fajhatározási pontosságot adott. Öt faj ért el 75%-nál nagyobb pontosságot, egyedül a *N. fodiens* fajhatározási pontossága volt 60% alatti (10. táblázat).

		megfigyelt gyakoriság					<i>C. russula</i>
		<i>N. anomalus</i>	<i>N. fodiens</i>	<i>S. araneus</i>	<i>S. minutus</i>	<i>C. leucodon</i>	
várt gyakoriság	<i>N. anomalus</i>	79,0	9,5	6,5	5,0	0,0	0,0
	<i>N. fodiens</i>	6,5	58,8	33,5	0,0	1,2	0,0
	<i>S. araneus</i>	6,1	10,0	78,4	1,8	3,6	0,0
	<i>S. minutus</i>	0,0	1,0	11,0	88,0	0,0	0,0
	<i>C. leucodon</i>	0,0	9,0	9,0	0,0	78,6	3,3
	<i>C. russula</i>	0,0	1,1	7,8	0,0	0,0	91,1

10. táblázat. A csoportarányokra végzett osztályozás tévesztési mátrixa százalékos értékekkel megadva.

5.4 Eredmények megvitatása

A „twittering” hang és funkciója

A cickányok sokféle kommunikációs hangot használnak, melyek egy része jól ismert funkcióval rendelkezik (Gould 1969, Hutterer 1978), így fontos szerepük van az agonisztikus és párbaállási viselkedésben, az anya-utód kapcsolat fenntartásában is. Egyes szerzők szerint a cickányok akusztikus repertoárja elmarad a magasabb rendű emlősökétől (Hutterer & Vogel 1977). De mint ezt a tanulmányunk sejtetni engedi, ez erősen skálázás és definíció függvénye, hiszen csak a vizsgált „twittering” hangtípust tekintve sokféle frekvencia lefutású hangot találtunk. Hosszú ideig ismeretlen volt az ilyen „twittering” jellegű hangok funkciója, és megnyugtatóan mind a mai napig nincs is tisztázva.

Sokáig tartotta magát az az elképzelés, miszerint a cickányok a gyenge látásuk kompenzációjaként képesek ultrahangos tájékozódásra, azonban az ellentmondásos irodalmi tények inkább azt sejtetik, hogy taxonómiai csoportonként eltérő mértékű lehet ez a képesség (Branis & Burda 1994). Míg pozitív tanulmányok jelentek meg *Soricinae* taxon képviselőire, addig a *Crocidurinae* csoportba tartozó fajokra nem sikerült idáig ezt bizonyítani (lásd a bevezetőt). Érdekes elképzeléssel álltak elő Björn Siemers és kollégái (2009) miután semmilyen ultrahangos aktivitást nem tapasztaltak az általuk vizsgált *Sorex* és *Crocidura* fajoknál. Eszerint talán nem is szükséges ultrahang tartományba eső hangokat keresni, melyek a tájékozódást segíthetik. Már a néhány kHz-es, általunk is hallható hangok is szolgáltathatnak információt a cickányok számára a külvilágról, így például egy fél méterre helyezett téglát ezekkel a hangokkal is már ki lehet mutatni, legalábbis emberi műszerekkel. Ez a kísérleti eredmény, és az a megfigyelés, hogy a cickányok nagyobb gyakorisággal produkálják a „twittering” hangokat új környezetben (Churchfield 1990), abba az irányba mutatnak, hogy ezek a hangok nem is egyedek közötti kommunikációs funkcióval rendelkeznek, hanem talán egy kezdetleges környezetfelismerési célra szolgálnak (echo-orientáció). Sajnos azonban az a tény, hogy a mi műszereink képesek ilyen alacsony frekvenciájú hangokkal is információt szerezni a környezetünk struktúrájáról, még nem jelenti feltétlenül azt, hogy erre a cickányok is képesek, habár a hallható tartományba eső hangokkal való tájékozódás nem ismeretlen az élővilágból. Így találhatunk ilyen példákat a denevérek (Bayefsky-Anand et al. 2008), zsírfeckék (Thomassen et al. 2004), vagy éppen a

vak emberek (Schenkman & Nilsson 2010) körében. Mindenesetre cickányokkal végzett kísérleti eredmények még nem állnak rendelkezésünkre.

Nem szabad azonban elfeledkezni az utóbbi évek szemléletváltozásáról a denevérek tájékozódási hangjait illetően (Fenton 1985, Jones & Siemers 2011). Így az a régebbi elképzelés, miszerint a denevérek akusztikus viselkedését tisztán kommunikációs és echolokációs hangokra bonthatnánk, halványulni látszik. A jórészt ultrahang tartományba eső denevér tájékozódási hangok más egyedek által lehallgathatóak, így azok információt szerezhetnek a környék táplálékellátottságáról (Gillam 2007), a hang gazdájának méretéről, neméről, koráról (Jones & Kokurewicz 1994, Russo et al. 2001), vagy éppen egyedi felismerésre is szolgálhat (Kazial et al. 2001). Ezek alapján lehetséges, hogy a cickányok „twittering” hangjainak echo-orientációs és kommunikációs funkciója is van.

A közölt hisztogramok alapján a fajok között nagy paramétertérbeli átfedést tapasztaltunk. Amennyiben feltételezzük, hogy a lemért és származtatott hangparaméterek jól leírják a hangok változatosságát, úgy a tapasztalt nagy faji átfedések inkább az echo-orientációs hipotézist támogatják. Eszerint az egyes hangok szerkezete inkább a környezethez való alkalmazkodást tükrözik, mint a fajspecifikus kommunikációt (lásd denevéreknél Barclay 1999). Ebbe az irányba mutat az 50-100 hang alapján készített fajhatározónk 76%-os pontossága is. Amennyiben ezek a hangok vagy hangsorozatok fajspecifikus kommunikációban lennének fontosak, határozottabb különbségeket várnánk fajok között. Természetesen nem zárhatjuk ki annak a lehetőségét, hogy esetleg nem a releváns paraméterek alapján készítettük a határozót, és ezért nem találtunk nagyobb fajok közötti különbséget.

Tanulmányunkban, habár nem számszerűsítettük, mert ennek a munkának nem ez volt a célja, de nagy interindividuais varianciát tapasztaltunk a hangparaméterek eloszlását véve alapul. Adódik a kérdés, hogy a hangok vajon tárolnak-e információt a korra, nemre, kondícióra vonatkozóan? Vizsgálatunkban nem néztük az egyedek nemét, ezt külső morfológiai bélyegek alapján nehéz megállapítani, de Björn Siemers kutatócsoportjában Sophie von Merten-nel együtt már indult egy vizsgálat. Ennek során a széklettel együtt távozó bélhámsejtjek örökítő anyaga alapján történik nem meghatározása, és így lehetőség adódik az akusztikus különbségek feltárására a közeljövőben. A részletes egyeden belüli és egyedek közötti változatosság leírását Czabán Dávid ismerteti doktori dolgozatában (készítés alatt).

Fajhatározás, alkalmazási lehetőségek

Vizsgálatunk fő célja volt, hogy megállapíthassuk vajon fel lehet-e használni ezeket a „twittering” hangokat a hat cickányfaj akusztikus monitorozásában. Eredményeink mindenképpen valamiféle faji specifitást mutatnak, hiszen a véletlenszerű határozásnál adódó 16,6%-os pontosságnál lényegesen jobb osztályozó született, így a határozónk 57%-os pontossággal működött a hangparaméterek átlagára és 76 %-osan a hangcsoportok arányaira.

Faunisztikai vizsgálatokban az egyik legfontosabb követelmény, hogy a fajok a felmérés során a lehető legnagyobb bizonyossággal legyenek meghatározva. Így az általunk felállított határozó nem alkalmas fajok egyértelmű kimutatására egy adott területről.

Más a helyzet azonban, hogy ha összehasonlító jellegű vizsgálatokat szeretnénk végezni. Így kíváncsiak lehetünk különböző területeken élő fajok gyakorisága vagy közösségek összetétele közötti különbségekre (Rychlik 2004). Szintén fontos lehet egy adott terület időbeli változásainak követése (Rychlik 2005). Ilyen esetekben, feltételezve, hogy határozónk azonos pontossággal működik a felvételezések során, a területek közötti vagy időbeli különbségek feltárhatóak. Denevérkutatás esetén láthatunk például ilyen jellegű tanulmányokat, ahol nem 100%-os pontosságú akusztikus határozókat használnak élőhely típusok denevérközösségeinek összehasonlítására (Vaughan *et al.* 1997, Russo & Jones 2003, Obrist *et al.* 2011) vagy lásd jelen dolgozat két törpedenevérfajról szóló részét (3.2 rész).

Fontos megemlíteni, hogy amennyiben biztos információnk van egy adott terület lehetséges fajösszetételéről, akkor kevesebb számú faj esetén pontosabb határozót lehet készíteni. Így például amennyiben egy száraz élőhelyről irodalmi vagy saját korábbi adatok alapján kizárhatóak a *Neomys* fajok, határozónk pontossága 80-90% körülire emelkedhet.

Tanulmányunkban a hangtípusok relatív gyakoriságára épített határozónk egyedenként 50-100 hang alapján készült. Felmerülhet a kérdés, hogy vajon egy passzív akusztikus monitorozás esetén lehet-e ennyi hangot gyűjteni egy egyedtől. A felvételeink alapján átlagosan körülbelül fél másodpercenként produkáltak a cickányok „twittering” hangot. Ez alapján körülbelül fél-1 percig kellene az egyedeket a terepen passzív módon követni. Előzetes és még nem közölt terepi akusztikus eredményeink alapján ez egy reális időtartam, amit a cickányok a mikrofon közelében töltenek. Fontolóra lehet azonban venni rácsba

rendezett több mikrofon használatát is. Ilyen jellegű felvételi és hangelemző rendszerek ma már elérhetőek (Blumstein *et al.* 2011).

Szintén érdemes megemlíteni, hogy olyan paraméterek is tárolhatnak fajra vonatkozó információt, melyeket mi nem vizsgáltunk. Ilyenek lehet az amplitúdó változása egy hangon belül, a harmónikusok egymáshoz képesti erőssége és az egymás utáni hangok mintázata. Ezek jövőbeli vizsgálata tovább javíthatja a fajhatározás pontosságát.

Összegzés képen megállapítható, hogy a „twittering” hangok választása határozónk alapjaként fajspecifikusság szempontjából tehát nem a legjobb döntés, azonban a többi hangtípushoz képest kiszámítható módon, rendszeresen és gyakran produkált akusztikus jelként optimális lehet egy monitorozó rendszer alapjaként. A jövőben a módszer segítségével passzív módon, az állatok zavarása nélkül lehet a terepen kihelyezett mikrofonok segítségével hosszú távú összehasonlító jellegű vizsgálatokat végezni.

Remélhetőleg a dolgozat nem csak a cickányok akusztikus monitorozásának lehetőségeit mutatja be, hanem felhívás is egyben egy terjedelmes emlőscsoport intenzívebb akusztikus vizsgálatára.

6 Repertoárméreték összehasonlítása minimális feszítőfa módszerrel

6.1 Bevezetés

A repertoárméret és meghatározása

A repertoár nagyságát gyakran használják a madárénekek sokféleségének egyszerű jelzőjeként, és számos összehasonlító tanulmány használja fel a madárénekek szexuális szelekcióban betöltött szerepének vizsgálatára a múlt század közepétől a mai napig (Catchpole & Slater 2008). Alapvetően a repertoárméretet a különböző hangelemfajták számát jelenti. Leggyakrabban ehhez az egyes énekek legkisebb részeit (syllabusait) tekintik elemi egységként, de egyes fajoknál maguk a már nem változó énekek jelentik a repertoár elemeit (Lapierre *et al.* 2011). Jelen tanulmányban a továbbiakban repertoárméreten a syllabustípusok számát értjük. A repertoármérethez és egyben a madárénekekhez is 2 fő jelenség köthető: a territórium megtartása és tojók párválasztása (lásd az 4.1 részt). Hogy a repertoárnagyság meghatározása önmagában prediktálja-e a hím rátermettségét, erősen fajfüggő (Soma & Garamszegi 2011a), de sok esetben fontos, mint kiindulási mérőszám az egyedek által produkált akusztikus jelek diverzitásának számszerűsítéséhez.

Egyes fajok repertoármérete kiugróan magas, akár több száz különböző elemből állhat, mint például a feketeterigó (Hesler *et al.* 2011), a fülemüle (Kiefer *et al.* 2009), a seregély (Mountjoy & Lemon 1997) vagy éppen az énekes gezerigó (Price & Yuan 2011) esetén. Szintén nagy repertoármérettel kell számolni, amennyiben egy egyedenként kisebb repertoárméretű fajt tanulmányozunk, azonban az egész populációra szeretnénk a változatosságot megkapni.

Ilyen esetekben a repertoár méretének meghatározása több szempontból is problémás. Az egyik ilyen probléma, hogy az elterjedt vizuális énekelem azonosítás az ilyen esetekben jelentős erőfeszítést igényel a kutatótól. Ez a technika a képernyőn megjelenített vagy kinyomtatott szonogramok szemmel történő hasonlóságának megállapításán alapul. A másik fő probléma, hogy ahogy nő az elemtípusok száma, egyre többször ütközik az osztályozást végző személy olyan problémába, hogy nem tudja objektíven eldönteni, hogy az adott elem még besorolható-e valamelyik már létező kategóriába, vagy egy új elemcsoportot kell

létrehozni. Ehhez kapcsolódik a harmadik fő probléma is, mely abból következik, hogy az egyes énekelem típusok között nincsen jól definiálható határ, a legtöbb esetben az átmenet folytonos.

A fent említett problémák egy olyan megoldást igényelnek, amelyben kihagyható az emberi szubjektivitás és a kategorizálás problémája. A következőekben a közösségi ökológia utóbbi években elért módszertani eredményei alapján ajánlok megoldást a problémára.

Ökológiai módszerek és az akusztika kapcsolata

Az ének elemeinek (syllabusainak) frekvencia és időbeli paramétereit lemérve minden egyes énekelem egy-egy pontnak feleltethető meg a paraméterterben. N paraméter lemérésével N dimenziós térben ábrázolható minden egyes elem. A feladat, hogy a pontok (énekelemek) eloszlását jellemezzük a paraméterterben anélkül, hogy kategorizálnánk őket.

Hasonló problémával találkozunk, mikor a forrástengelyek alkotta N-dimenziós paraméterterben vizsgáljuk a fajok eloszlását. A fajok közötti funkcionális különbségek számszerű jellemzésére a funkcionális diverzitás fogalmát használja a közösségi ökológia (Tilman 2001). Általános mérése - a fajok által képzett funkcionális csoportok számának meghatározásával történik (Naeem & Li 1997, Fonseca & Ganade 2001, Tilman et al. 2001). Azonban sokáig nem volt egyszerű és kielégítő, standardizált módszer (Lavorel et al. 1997, Díaz & Cabido 2001, Tilman 2001).

Az első dendrogram alapú funkcionális diverzitást számszerűsítő technika Petchey és Gaston (2002) nevéhez köthető. A funkcionális diverzitást ők FD-nek rövidítették, a filogenetikus diverzitással (PD – Phylogenetic Diversity) (May 1990, Faith 1992) szoros kapcsolata miatt. A módszer lényege, hogy a pontok közötti euklideszi távolság kiszámítása után egy klaszter analízist kell végezni, és kapott dendrogram élei hosszának összege lesz a funkcionális diverzitás számértéke. Számos távolság- és fa-alapú diverzitási index látott napvilágot, lásd Petchey and Gaston (2006) összefoglalóját róla.

Azonban míg a törzsfákban általában nem átfedő, hierarchikus struktúrájú a mintázat, addig az ökológiában a forrástengelyek alkotta paraméterterben a mintázat átfedő és nem hierarchikus szerkezetű (Von Euler & Svensson 2001, Da Silva & Batalha 2006). A hierarchián alapuló funkcionális diverzitás mérések kevésbé lesznek alkalmazhatóak és interpretálhatóak, mikor a valós funkcionális kapcsolatok nem hierarchikusak (Petchey &

Gaston 2006). Ez hasonlóképp van a madárhangok paraméterterben való leképezése esetén is.

Ricotta and Moretti (2008) javasolta a funkcionális diverzitás mérésére a minimális költségű feszítőfa alkalmazását (FDM) a dendrogramon alapuló funkcionális diverzitás ellenében. A technika az előzőhöz hasonló, annyi különbséggel, hogy a pontok közötti euklideszi távolság kiszámítása után nincs szükség klaszterezésre, hanem egy minimális hosszúságú feszítőfát kell ponthalmazra illeszteni. Ez egy S fajra S-1 éllel rendelkező fa, mindegyik él hossza arányos a rá vonatkozó fajok közötti távolsággal, miközben a teljes fa hossza minimális (Podani 2000).

A minimális feszítőfa módszerének akusztikus alkalmazása

A közösségi ökológiában tehát már többféle módszert javasoltak a sokféleség jellemzésére. Most ezek közül a gráfokhoz kapcsolható megoldások alkalmazását veszem szemügyre, kiemelten foglalkozom a minimális feszítőfa alkalmazásának lehetőségeivel.

Előbb szimulációk eredményeire támaszkodva mutatom be, hogy miért lehet alkalmas a módszer hangelemek sokféleségének mérésére. Ezek során bemutatom, hogyan függ ez a fajta diverzitást jellemző szám a mérési paraméterek számától, az adatok szórásától, és az elemcsoportok méretbeli különbségétől. Ezek olyan problémák, amik kifejezetten madárhangelemzéshez köthetők. A folytatásban pedig bemutatom a módszer gyakorlatban való alkalmazását egy közepesen nagy egyedi repertoármérettel rendelkező fajon, az örvös légykapón.

Főbb célkitűzéseink tehát:

- Szimulációval vizsgálni az akusztikus szempontból fontos változók hatását a minimális feszítőfa hosszára.
- Az örvös légykapón tesztelni a módszer alkalmazhatóságát.

6.2 Anyag és módszer

Szimuláció

A szimuláció során különböző tulajdonságú mintázatokat hoztam létre a paramétertérben elhelyezett pontok együtteséből. Minden egyes mintázatra minimális feszítőfát (továbbiakban MST – Minimum Spanning Tree) illeszttem, és kiszámoltam a fa hosszát. Ezek után Általános Lineáris Modell segítségével (GLM – General Linear Model) vizsgáltam az egyes tulajdonságok hatását a fa hosszára.

A mintázatgeneráló algoritmus először N_{cs} mennyiségű csoport középpontját választotta ki a D dimenziójú paramétertér 0-tól 1-ig terjedő részében, azután adott N_{elem} számú pontot helyezett el a középpont körül normális eloszlás szerint meghatározott SD szórás mellett.

A paramétereket következőképpen állítottam be:

- a paramétertér dimenziószámát (D) 2, 4 és 6 között változtattam
- csoportok számát (N_{cs}) 20, 40, 60, 80 és 100 értékekben állapítottam meg
- a különböző nagyságú csoportok létrehozásakor a maximális elemszámot N_{max} határoztam meg, így minden egyes csoport 1 illetve 20, 40, 60, 80, 100 közötti tartományba eső egyenletes eloszlású random elemszámot (N_{elem}) tartalmazott.
- a csoporton belüli pontok szórását (SD) 10^{-5} , 10^{-4} , 10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1} értékekben határoztam meg

Minden mintázathoz összesen 200 pontot használtam fel, melyet technikailag úgy oldottam meg, hogy előbb legeneráltam minden egyes csoporthoz a megadott tartományba eső random számú elemet, aztán kiválasztottam az összes elemből véletlenszerűen 200-at.

Az összes kombinációból (3 dimenzió, 5 csoportszám, 5 maximális elemszám, 5 szórás) 10 ismétlést generáltam, így összesen 3750 mintázatot állítottam elő, és mindegyik esetén kiszámoltam a rá illesztett MST élei hosszának összegét (MST hossz).

A létrehozott adattábla tehát a fenti paraméterek, mint magyarázó változók értékeit illetve az MST hosszát, mint függő változó értékeit tartalmazta. Ez utóbbi mennyiséget vizsgáltam GLM módszerrel, hogy megtudjam, mely paraméterek hogyan befolyásolják az MST hosszát.

MST valós adatokra

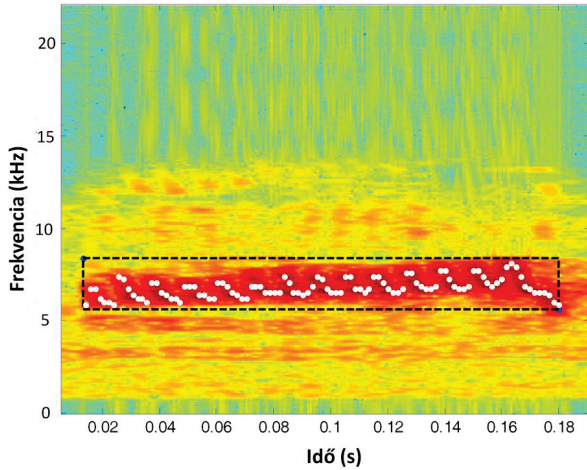
Az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) pilisi populációjától gyűjtött hangokat használtunk a módszer valós adatokon való ellenőrzésére. Összesen 20 hímtől felvett hanganyagot használtunk fel, minden egyes hímtől 20 éneket, összesen 5230 syllabust. Kétféle módon határoztuk meg a klasszikus repertoárméretet: manuális és fél-automata módszerrel. Azután ezeket a repertoárméreteket hasonlítottuk össze egymással illetve a feszítőfa módszerrel kapott hosszúságtétkkel.

A manuális feldolgozást kinyomatott szonogramok segítségével Garamszegi László Zsolt végezte. A félautomata módszer esetében a számítógép segítségével történt a hangelemek klasszifikációja, olyan módon, hogy az általam írt program döntési fa módszerrel segített megtalálni a kérdéses hangelemhez legjobban hasonlító már azonosított csoportokat, de a végső döntés a csoportba sorolást illetően általam manuálisan történt.

A feszítőfa módszer használatához először a hangok lemérésére volt szükség. Ez olyan módon történt, hogy az énekek syllabusokra való bontása után manuálisan meghatározásra került minden egyes hangelem eleje és vége. Ezek után egy saját készítésű MATLAB script segítségével 100 helyen készült automatikusan frekvenciamérés minden egyes syllabusról annak mentén egyenletesen felvéve (30. ábra), olyan módon, hogy minen egyes időpontban egy 256-os FFT ablakban lett a spektrum felvéve, és ott a legintenzívebb frekvencia meghatározva. Ezeken a mérési adatokon nyugszik a következő 9 meghatározott paraméter, melyet a későbbiekben használok: a syllabus hossza, a minimális, maximális és az átlagos hangmagasság, illetve a hangelem 5 egyenlő részre osztása után minden egyes rész átlagos hangmagassága.

Minden egyes mérési változó esetén, olyan módon standardizáltam az adatokat, hogy azok értékei 0 és 1 közé essenek. Lényegében minden egyes hangelem egy 9 dimenziós paramétertérbe helyezett pontként értelmezhető. Minden egyed esetén a syllabusok alkotta ponthalmazra minimális feszítőfát illesztettem, és annak hosszát meghatároztam.

A továbbiakban a 2 klasszikus módon meghatározott repertoárméretet és a feszítőfa hosszértékek közötti korrelációt vizsgáltam. Minden statisztikai elemzést a Statistica 8 (StatSoft, Inc) programmal, a szimulációkat és a hangparaméterek mérését MATLAB 7 (Mathworks, Inc) program segítségével végeztem.

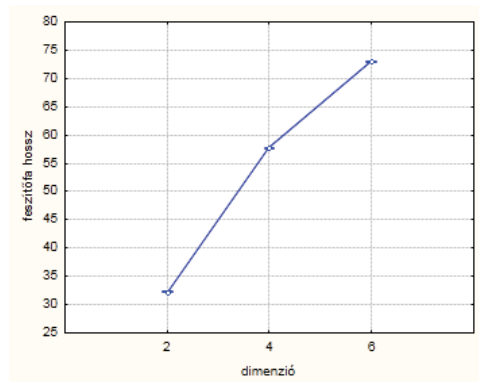


30. ábra. Az örvös légykapó egyetlen szilabusának szonogramja a 100 mérési ponttal.

6.3 Eredmények

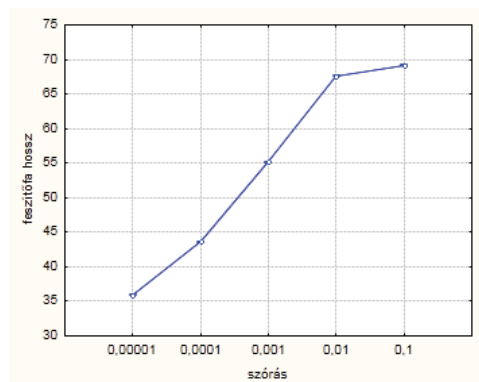
Szimuláció

A szimuláció során a mesterségesen generált adatokra illesztett feszítőfák hosszértékeinek különböző paraméterektől való függését vizsgáltam GLM módszerrel. A legerősebb magyarázó változó a dimenziószám volt ($df=2$; $F=291711$; $p<0.001$). Ezek szerint magasabb dimenziószámú paraméterterben a fa hossza jelentősen nagyobb (31. ábra).



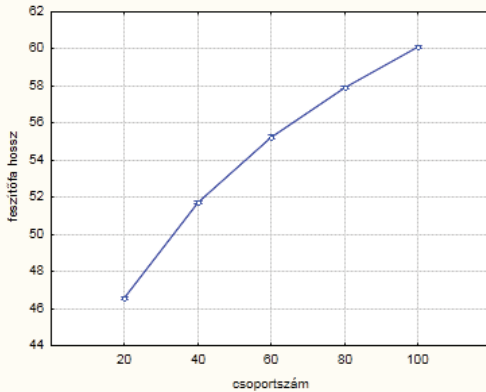
31. ábra. A feszítőfa hosszának változása a dimenziószám növekedésével.

Második legfontosabb prediktornak a csoportközéppontok körüli pontok szórása bizonyult ($df=4$; $F=87964$; $p<0,001$), amely szerint 0,01 értékig jelentősen, nagyobb érték esetén pedig már kevésbé módosítja a szórás a fa hosszát (32. ábra).



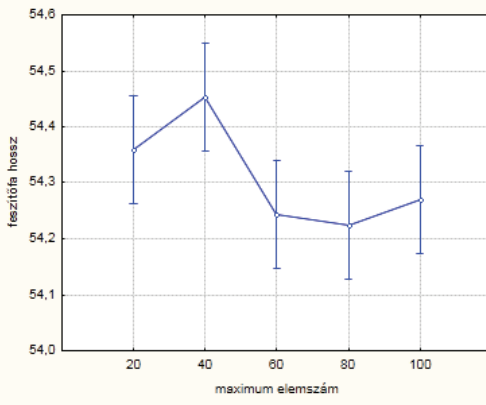
32. ábra. A feszítőfa hossza a szórás függvényében.

Sorrendben a következő legfontosabb változó a generált csoportok száma volt ($df=4$, $F=11796$; $p<0,001$), mely egy telítődési görbe szerint növeli a fa hosszát (33. ábra).



33. ábra. A feszítőfa hossza a csoportszám függvényében.

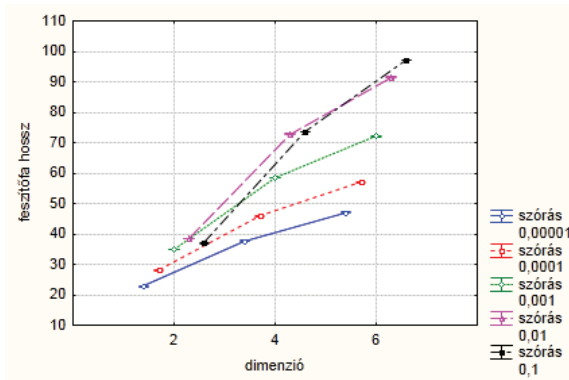
Az előző vizsgált változókhoz képest a csoportok maximális nagysága csak elhanyagolható mértékben módosítja a feszítőfa hossz értékét ($df=4$; $F=5$; $p<0,01$), és világos tendencia sem látható a mintázatban (34. ábra).



34. ábra. A feszítőfa hossza a csoportonkénti maximum elemszám függvényében.

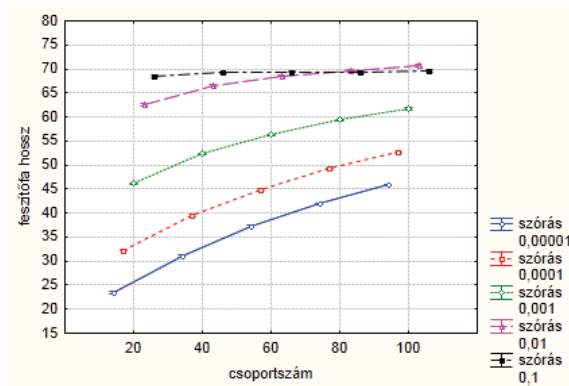
Fontos magyarázó változó volt a modellben a dimenzió és a szórás ($df=8$; $F=8432$; $p<0,001$) illetve a csoportszám és a szórás interakciója ($df=16$; $F=1021$; $p<0,001$). Ezek szerint nagyobb értékű szórások mellett a dimenziószám növekedésével gyorsabb növekedést (35.

ábra), illetve a csoportszám növekedésével kisebb változást tapasztalunk a feszítőfa hosszában (36. ábra).



35. ábra.

A dimenzió és a szórás hatásai a feszítőfa hosszára.

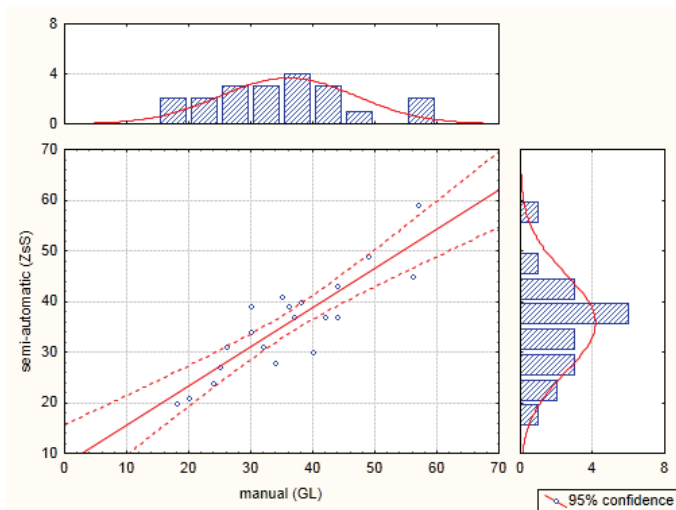


36. ábra.

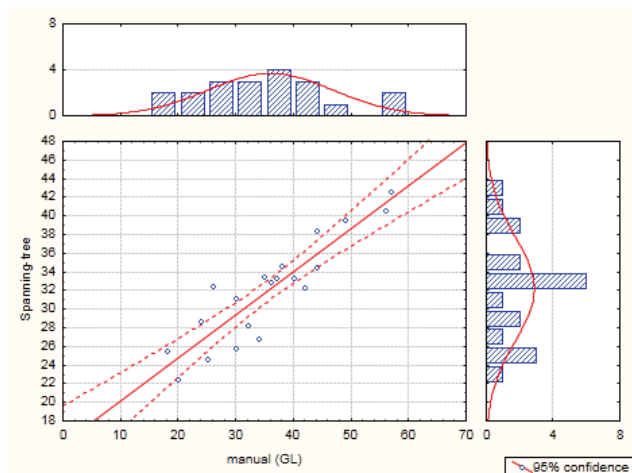
A csoportszám és a szórás hatásai a feszítőfa hosszára.

MST alkalmazása valós adatokra

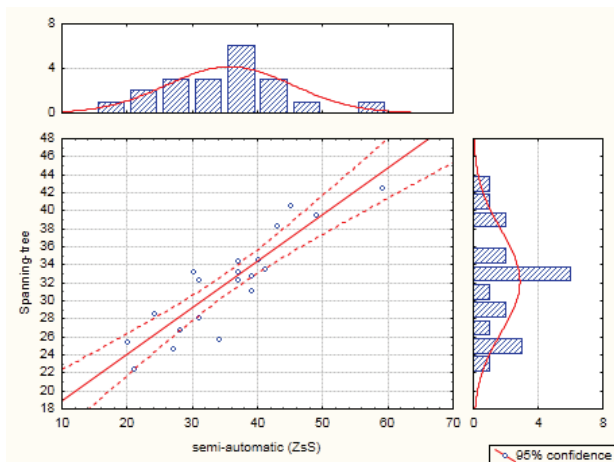
A két klasszikus, syllabusok csoportosításán alapuló módszer segítségével kapott repertoárméretek közötti Pearson-féle korreláció $R=0,88$ körüli érték volt (37. ábra), a manuális és az MST között $R=0,90$ (38. ábra), illetve a fél-automata és az MST között $R=0,89$ (39. ábra) értékek adódtak (mindhárom esetben $p<0,001$).



37. ábra. A két klasszikus módon meghatározott repertoárméret értékek közötti korreláció



38. ábra. A feszítőfa hosszak és a manuális módon meghatározott repertoárméretetek közötti összefüggés



39. ábra. A feszítőfa hosszak és a fél-automata módon meghatározott repertoárméretetek közötti összefüggés

6.4 Eredmények megvitatása

A szimuláció eredményeinek értékelése

Aldous and Steele (1992) korábban már bizonyította, hogy mikor egy hipertéglatestben egyenletesen helyezünk el pontokat, akkor a minimális feszítőfa hossza a pontok számának növelésével egy telítődési görbe szerint alakul. Egy a téglatest méretétől és dimenziójától függő konstans mellett $n^{((d-1)/d)}$ alakú szorzótényező is szerepel a közelítő hosszúságot megadó képletben, ahol n a pontok száma, d a dimenzió. A szimuláció során kapott eredmények szerint is a minimális feszítőfa hossza a növekvő csoportszám függvényében telítődési görbét ad. Ez a gyakorlatban való használat során akkor kaphat fontos szerepet, amennyiben nagymértékben eltérő repertoárnagyságokat hasonlítunk össze, hiszen ilyenkor a repertoárnagyság és az fa hossza között nem lineáris a viszony.

A szimuláció során minden paraméterkombináció esetében 200 pontból állt a pontthalmaz, így a pontok száma nem befolyásolta a fa hosszát. Azonban a fentiek alapján ez azt is jelenti, hogy a gyakorlatban közel azonos mennyiségű hangelemet kell bevonni a repertoár összehasonlító vizsgálatba. Ha ez elkerülhetetlen, akkor van rá lehetőség, hogy újra-mintavételezéses (resampling) technikával a görbénket kalibráljuk, és ez alapján korrigáljuk a kapott hosszértékeket, ahogy ezt Ricotta és Moretti (2008) ajánlja.

Ahogy a fenti képlet alapján várható volt és a szimuláció során tapasztaltuk, a dimenziószám fontos meghatározója a fa hosszának. Így amikor összehasonlító vizsgálatokat végzünk, fontos, hogy minden egyedtől azonos számú paramétert mérjünk le a hangelemeken és használjunk fel.

A csoportközéppontok körüli adatpontok szórása is erősen befolyásolja a fa hosszát. A minimális feszítőfa módszer használatához ezért feltételezni kell, hogy az összehasonlítandó mintázatokban a hipotetikus hangelemek paramétertérbeli középpontjai körüli szórások várható értéke hasonlóan alakul. A feltételezhetően azonos csoportba tartozó hangelemek paraméterbeli eltéréseinek számos forrása lehet. Az egyik ilyen ok, hogy mivel biológiai szervezetekről lévén szó, nem képes egy adott egyed teljesen ugyanúgy produkálni egy adott elemfaját (intra-individuális variancia). Ha több egyed együttes repertoárját szeretnénk másik egyedcsoport repertoárjával összevetni, ebben az esetben számolni kell az inter-individuális különbségekkel is. Szintén fontos tényező lehet a felvétel körülménye is. Így a

felvevő eszköz és a hangforrás távolsága és egymáshoz képesti orientációja, valamint az időjárás elemek szintén befolyásolják a felvett hang jellemzőit (Hopp *et al.* 1998). Végül érdemes megemlíteni magát a mérési hibát is, legyen szó automatikus vagy manuális módon végzett akusztikus mérésről. Az előbbiek figyelembe vételével érdemes a vizsgálatot megtervezni, hogy feszítőfa módszerrel összehasonlítható adatokat kaphassunk.

A csoportonkénti elemszám szórása befolyásolta legkevésbé a fa hosszát, melynek ott van jelentősége, hogy egyes fajoknak, mint például a tanulmányozott örvös légykapó egyedeknek is vannak ritkábban és gyakrabban használt syllabusfajtái (Garamszegi *et al.* 2012). A modellezés eredményei szerint ez a jelenség nem jelent problémát a módszer gyakorlati alkalmazásánál.

A valós adatokon végzett elemzés

Az örvös légykapó adatokon használt kétféle hagyományos módszer közötti korreláció hasonló mértékűnek adódott, mint a két hagyományos módszer illetve a feszítőfa módszer közötti korrelációs értékek. Ez azt jelenti, hogy a feszítőfa hossz hasonlóan jó prediktor az egyedek közötti repertoárnagyságok összehasonlításában, mint a hagyományos klasszifikáción alapuló technikák.

Fontos azonban megjegyezni, hogy mivel a fent említett hipotetikus szórás paraméter fajonként eltérő nagyságú lehet, érdemes lenne a módszert minél több fajra kipróbálni. Ha a hangelemek értékei csak bizonytalanul mérhetőek le vagy például nagy egyedi variabilitás tapasztalható egy adott elemfajta esetén és ezért nagyobb szórásértékek adódnak elemcsoporton belül, a technika várhatóan kisebb hatékonysággal fog működni a hagyományos módszerekkel szemben. Így érdemes minden egyes faj esetén a módszert ebben a tanulmányban részletezett módon már létező adatbázison letesztelni, mielőtt az adott fajnál használni kezdik.

Általában a módszerről és adalékok

Érdemes megjegyezni, hogy Podani and Schmera (2006) javasol megoldást különböző típusú adatok - nominális, ordinális, intervallum és arány skálájú (Anderberg 1973) - használatára a közösségi ökológiában. Ők Gower (1971) módszerét ajánlják, hogy ezeket a

különböző típusú változókat egyetlen paramétertér megalkotásához lehessen használni. Az akusztikus mérések esetén is hasznos lehet ennek alkalmazása, hiszen sok esetben találkozunk azzal a jelenséggel, hogy ugyan vizuálisan könnyű a hangot egy adott szempontból jellemezni, azonban a mérése nehézkes. Ilyen típusú mérési változók, hogy például hány csúcs van a frekvenciamenetben, milyen mértékű frekvenciamodulációt tartalmaz, vagy éppen nemlineáris összetevőt tartalmaz-e az adott hangelem (például Zollinger *et al.* 2008).

Szintén Podani and Schmera (2006) javasol ki- és beléptetési technikát arra, hogyan kell vizsgálni egy-egy faj vagy forrásváltozó szerepét a funkcionális diverzitás értékében. Érdemes lehet egyes hangelemek vagy mérési változók szerepét megnézni, hogyan járulnak hozzá a diverzitási index értékéhez. Egyrészt így el lehet hagyni olyan paramétereket, melyek nem szükségesek a repertoárnagyság becslésében. Másrészt, például ha feltételezzük, hogy a légykapó hímek minél változatosabban próbálnak énekelni, akkor olyan hipotézist lehet tesztelni, hogy vajon igaz-e hogy azok a syllabusok, melyek nagymértékben járulnak hozzá a repertoár sokféleségéhez nagyobb arányban vannak-e a rövidebb párba állási idővel rendelkező hímeknél.

A közösségi ökológiában egyes szerzők úgy gondolják, hogy a funkcionális diverzitás (FD) nem írható le egyetlen számmal (Mason *et al.* 2005, Villeger *et al.* 2008). Így a FD-t 3 komponensével jellemzik: gazdagság (richness), egyenletesség (evenness) és különbözőség (divergence). Mindegyik összetevő értelmezhető az akusztikus paramétertérben is, és biológiailag is értelmes kérdéseket lehet vizsgálni velük kapcsolatban. Így például, hogy egy adott faj egyede, milyen mértékben használja ki a fiziológiailag számára lehetséges hangtér egészét (gazdagság), milyen eloszlásban teszi ezt a paramétertérben (egyenletesség és divergencia), és hogy ezek a paraméterek kapcsolatba hozhatók-e annak egyedi párbaállási sikerével, rátermettségével.

Végül érdemes megemlíteni, hogy a felvázolt módszer nem csak madárhangok repertoár összehasonlításában játszhat szerepet, hanem taxontól függetlenül minden olyan tanulmányban ahol az emberi szubjektív csoportosítást kihagyva szeretnénk összehasonlítani biológiai entitások (egyedek, csoportok, populációk, fajok) akusztikus diverzitását.

7 Összefoglalás

Az állati bioakusztikus vizsgálatok számos biológiai probléma feltárásában játszanak kiemelkedő szerepet, így fontosak a taxonómiai, faunisztikai, ökológiai, evolúciós vizsgálatokban és a gyakorlati természetvédelemben is. Dolgozatomban főleg a csoportosítással és osztályozással kapcsolatos tanulási módszereket mutatom be és öt gerincesek körében végzett tanulmányt ismertetek.

Az első tanulmányban egy ritka, és ismeretlen ökológiai háttérű délkelet-ázsiai denevérfaj, az *Eudiscopus denticulus* tájékozódási hangjainak jellemzőit és azok egymással való kapcsolatát írom le, így segítve a faj kimutatási lehetőségeit.

A továbbiakban egy a fehérszélű törpedenevér (*Pipistrellus kuhlii*) és a durvavitrolájú törpedenevér (*P. nathusii*) echolokációs hangjait diszkriminancia analízis segítségével osztályozó modellt és egy monitorozó módszert mutatok be, melyet egy északi és déli magyarországi terület összehasonlítására használok fel. Eredményül egy a hazai denevérállományra használható adatbázist és fajhatározót kaptam, valamint kiderült, hogy a *P.kuhlii* a déli településeken gyakorinak, míg északon ritkának mondható.

A harmadik tanulmányban a madárének kompozíciója és párbaállási siker kapcsolatát vizsgáltuk örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*). A döntési fa módszer segítségével fél-automata módon csoportosított hangelemek alapján egy a populációra érvényes syllabus könyvtárat hoztam létre, majd ez alapján számoltuk ki az egyedek közötti kompozíciós hasonlóságot, és annak párbaállási sikerben való szerepét vizsgáltuk számos nézőpontból különböző módszerek segítségével. Összefüggést mutattunk ki a kompozíció és a párbaállási siker között, mely alátámasztja a kompozíciós vizsgálatok fontosságát a klasszikus repertoárbecslő módszerek mellett.

A következőekben hat közép-európai cickányfaj akusztikus határozásának lehetőségeit vizsgáltam. A Kohonen-féle önszerveződő térkép segítségével csoportosított hangelemek szuport vektor gépekkel történő osztályozása alapján elért 75%-os eredmény egy új akusztikus monitorozási módszer alapját jelentheti.

Az utolsó tanulmányban egy új akusztikus diverzitás összehasonlító módszert ismertetek, mely segítségével a csoportosítás problémáját kikerülve válik lehetővé például madáregyek repertoárméretének összehasonlítása.

8 Summary

Animal bioacoustic studies are especially important in taxonomical, faunistic, ecological and evolutionary research as well as in practical nature conservation. In this thesis, I introduce the classification and clustering applications in bioacoustics, and describe five studies connected with this topic.

Firstly, I describe the echolocation call characteristics of the very rare South-East Asian bat species *Eudiscopus denticulus*. With revealing the correlative relationship between call parameters I predict this species as a so called edge-and-space aerial forager.

In the second study, I discriminate the echolocation calls of *Pipistrellus kuhlii* and *Pipistrellus nathusii* by means of Discriminant Function Analysis. Based on the described monitoring method we managed to show the distribution pattern of *P. kuhlii* between two areas in Hungary. This method seems suitable for monitoring the range expansion of *P. kuhlii*.

Thirdly, we studied the relationship between the pairing success and song composition in *Ficedula albicollis*. With the help of a semi-automatic clustering process based on Decision Tree method, I built a universal syllable library. Using phylogenetic methods we revealed significant relationship between song composition and pairing success. Our results infer that individual-specific song organization may be more relevant from the listener's perspective than repertoire size.

In the next study, I describe an acoustic species identification system for six Central-European shrew species *Sorex minutus*, *Sorex araneus*, *Neomys fodiens*, *Neomys anomalus*, *Crociodura russula* and *Crociodura leucodon* based on their twittering sounds. After clustering the shrew calls with Self-Organizing Maps, the Support Vector Machine was able to discriminate the species with 75% accuracy. Based on the results we suggest a new passive acoustic monitoring technique for shrews.

In the last study, I introduce a new acoustic method for comparing acoustic diversity of sound production in *Ficedula albicollis* individuals. The procedure is based on the Minimum Spanning Tree method. The technique is suitable for comparing repertoires without clustering song elements in many taxa on different organizing levels.

9 Köszönetnyilvánítás

Köszönöm Farkas János és Orczi Kirill Márk témavezetőimnek sokéves segítségét és támogatását. A dolgozatban ismertetett tanulmányok nem jöhettek volna létre Csorba Gábor, Czabán Dávid, Estók Péter, Garamszegi László Zsolt, Görföl Tamás, Björn Siemers és Sophie von Merten segítségével nélkül. Rajtuk kívül köszönettel tartozom az ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék, az MTM-MTA Állatökológiai Kutatócsoport, a Max-Planck Institute of Ornithology munkatársainak, illetve a hazai és nemzetközi denevér- és madárkutató társadalom mindazon tagjának, akikhez az elmúlt másfél évtizedben jó beszélgetések, konferenciák és rengeteg terepi élmény kapcsolható.

10 Irodalomjegyzék

- Abonyi, J. 2006. Adatbányászat a hatékonyság eszköze. Computerbooks.
- Acevedo, M. A., Corrada-Bravo, C. J., Corrada-Bravo, H., Villanueva-Rivera, L. J., & Aide, T. M. 2009. Automated classification of bird and amphibian calls using machine learning: A comparison of methods. *Ecological Informatics* 4:206-214.
- Adams, M. D., Law, B. S., & Gibson, M. S. 2010. Reliable automation of bat call identification for eastern New South Wales, Australia, using classification trees and AnaScheme software. *Acta Chiropterologica* 12:231-245.
- Ahlen, I. 1981. Identification of Scandinavian bats by their sounds. Sveriges Lantbruksuniversitet Institutionen for Viltekologi Rapport:1-56.
- Ahlen, I. & Baagoe, H. J. 1999. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1:137-150.
- Aldous, D. & Steele, J. M. 1992. Asymptotics for euclidean minimal spanning-trees on random points. *Probability Theory and Related Fields* 92:247-258.
- Anderberg, M. R. 1973. Cluster Analysis for Applications.
- Andre, M., van der Schaar, M., Zaugg, S., Houegnigan, L., Sanchez, A. M., & Castell, J. V. 2011. Listening to the Deep: Live monitoring of ocean noise and cetacean acoustic signals. *Marine Pollution Bulletin* 63:18-26.
- Armitage, D. W. & Ober, H. K. 2010. A comparison of supervised learning techniques in the classification of bat echolocation calls. *Ecological Informatics* In Press, Corrected Proof.
- Azzolin, M., Gannier, A., Canadas, A., Perez-Gimeno, N., Lammers, M. O., & Giacoma, C. 2009. Acoustic identification of five odontocete species in the mediterranean sea. *European Research on Cetaceans* 22:Unpaginated.
- Barclay, R. M. R. 1999. Bats are not birds - A cautionary note on using echolocation calls to identify bats: A comment. *Journal of Mammalogy* 80:290-296.
- Barlow, K. E. & Jones, G. 1996. *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Britain in the mating season. *Journal of Zoology* 240:767-773.
- Barlow, K. E., Jones, G., & Barratt, E. M. 1997. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264:1695-1700.
- Barratt, E. M., Deaville, R., Burland, T. M., Bruford, M. W., Jones, G., Racey, P. A., & Wayne, R. K. 1997. DNA answers the call of pipistrelle bat species. *Nature* 387:138-139.
- Bartonicka, T. & Kanuch, P. 2006. Savi's pipistrelle (*Hypsugo savii*): bat species breeding in the Czech Republic (Chiroptera: Vespertilionidae). *Lynx (Prague)* 37:19-21.
- Baumann-Pickering, S., Wiggins, S. M., Hildebrand, J. A., Roch, M. A., & Schnitz, H.-U. 2010. Discriminating features of echolocation clicks of melon-headed whales (*Peponocephala electra*), bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), and Gray's

- spinner dolphins (*Stenella longirostris longirostris*). *Journal of the Acoustical Society of America* 128:2212-2224.
- Bayefsky-Anand, S., Skowronski, M. D., Fenton, M. B., Korine, C., & Holderied, M. W. 2008. Variations in the echolocation calls of the European free-tailed bat. *Journal of Zoology* 275:115-123.
- Beecher, M. D., Cambell, S. E., & Nordby, J. C. 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal Behaviour* 59:29-37.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44:301-311.
- Bioacoustics_Research_Program. 2011a. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4). Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Bioacoustics_Research_Program. 2011b. XBAT: Extensible bioacoustic tool 5.0. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://xbat.org/home/projects.html>.
- Blomberg, S., Garland, T. J., & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more laible. *Evolution* 57:717-745.
- Blumstein, D. T., Mennill, D. J., Clemins, P., Girod, L., Yao, K., Patricelli, G., Deppe, J. L., Krakauer, A. H., Clark, C., Cortopassi, K. A., Hanser, S. F., McCowan, B., Ali, A. M., & Kirschel, A. N. G. 2011. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology* 48:758-767.
- Bogdanowicz, W. 2004. *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) - Weißbrandfledermaus. Pp. 875-908. In: KRAPP, F. (ed): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4: Fledertiere. Teil II: Chiroptera II. Vespertilionidae 2, Molossidae, Nycteridae*. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Borissenko, A. V. & Kruskop, S. V. 2003. Bats of Vietnam and adjacent territories - An identification manual. Pages 134-135. *Biodiversity of Vietnam*. Geos.
- Botero, C. A., Mudge, A. E., Koltz, A. M., Hochachka, W. M., & Vehrencamp, S. L. 2007. How reliable are the methods for estimating repertoire size in songbirds? *Ethology* 114:1227-1238.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Inc.
- Branis, M. & Burda, H. 1994. Visual and hearing biology of shrews. *Carnegie Museum of Natural History Special Publication* 18:189-200.
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, T., & Rybak, F. 2008. How to identify dear-enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Experimental Biology* 211:317-326.
- Briefer, E., Osiejuk, T. S., Rybak, F., & Aubin, T. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology* 262:151-164.

- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic communication in noise. Pages 151-209 in P. J. B. S. C. T. B. H. J. R. T. J. N. M. Slater, editor. *Advances in the Study of Behavior*, Vol 35.
- Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 1997. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264:521-526.
- Buchler, E. R. 1973. The use of echolocation by the wandering shrew, *Sorex vagrans* Baird. *Dissertation Abstr. Int.* 33B:3380.
- Burges, C. J. C. 1998. A tutorial on Support Vector Machines for pattern recognition. *Data Mining and Knowledge Discovery* 2:121-167.
- Burnett, S. C., Kazial, K. A., & Masters, W. M. 2001. Discriminating individual big brown bat (*Eptesicus fuscus*) sonar vocalizations in different recording situations. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording* 11:189-210.
- Byers, B. E. & Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77:13-22.
- Catchpole, C. K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74:149-166.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 1995. *Bird song: Biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 2008. *Bird song: biological themes and variations*. Second edition. Cambridge University Press.
- Chang, C.-c. & Lin, C.-J. 2001. LIBSVM: a Library for Support Vector Machines.
- Churchfield, J. 1990. *The natural history of shrews*. Christopher Helm, London.
- Collins, K. T., Terhune, J. M., Rogers, T. L., Wheatley, K. E., & Harcourt, R. G. 2006. Vocal individuality of in-air weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) pup "primary" calls. *Marine Mammal Science* 22:933-951.
- Cooke, M., Green, P., Josifovski, L., & Vizinho, A. 2001. Robust automatic speech recognition with missing and unreliable acoustic data. *Speech Communication* 34:267-285.
- Da Silva, I. A. & Batalha, M. A. 2006. Taxonomic distinctness and diversity of a hyperseasonal savanna in central Brazil. *Diversity and Distributions* 12:725-730.
- Depraetere, M., Pavoine, S., Jiguet, F., Gasc, A., Duvail, S., & Sueur, J. 2012. Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. *Ecological Indicators* 13:46-54.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.
- Dietz, C. & Helversen, O. V. 2004. *Illustrated identification key to the bats of Europe*. Europe 1:0-72.
- Dietz, C., Helversen, O. v., & Nill, D. 2009. Kuhl's Pipistrelle Bat - *Pipistrellus kuhlii*. Pp. 301-305. In: Dietz, C., Helversen, O. Von & Nill, D. (eds): *Bats of Britain, Europe & Northwest Africa*. A&C Black Publishers Ltd., London.

- Doolittle, E. 2008. Crickets in the Concert Hall: A History of Animals in Western Music. *TRANS-Transcultural Music Review* 12. [accessed date: 27 Nov 2011.].
- Dorcas, M. E., Price, S. J., Walls, S. C., & Barichivich, W. J. 2010. Auditory monitoring of anuran populations. Oxford University Press.
- Dutto, M. S., Calbacho-Rosa, L., & Peretti, A. V. 2011. Signalling and Sexual Conflict: Female Spiders Use Stridulation to Inform Males of Sexual Receptivity. *Ethology* 117:1040-1049.
- Fagerlund, S. 2007. Bird species recognition using support vector machines. *Eurasip Journal on Advances in Signal Processing*.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61:1-10.
- Fehér, C. E. 1995. A fehérszélű denevér (*Pipistrellus kuhli*) első magyarországi adatai. [First data of Kuhl's pipistrelle (*Pipistrellus kuhli*) from Hungary.] *Denevérkutatás - Hungarian Bat Research News* 1: 16-17.
- Fehér, C. E. 2007a. Durvavitorlájú törpedenevér - *Pipistrellus nathusii* (Keyserling and Blasius, 1839) - Pp. 85-86. In: Bihari, Z., Csorba, G. & Heltai, M. (eds): Magyarország emlőseinek atlasza. [Atlas of mammals of Hungary.] Kossuth Kiadó, Budapest.
- Fehér, C. E. 2007b. Fehérszélű törpedenevér - *Pipistrellus kuhli* (Kuhl, 1819) - Pp. 79-80. In: Bihari, Z., Csorba, G. & Heltai, M. (eds): Magyarország emlőseinek atlasza. [Atlas of mammals of Hungary.] Kossuth Kiadó, Budapest.
- Fenton, M. B. 1985. Communication in the Chiroptera.
- Fischer, J., Stott, J., Law, B. S., Adams, M. D., & Forrester, R. I. 2009. Designing effective habitat studies: quantifying multiple sources of variability in bat activity. *Acta Chiropterologica* 11:127-137.
- Fisher, R. A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Human Genetics* 7:179-188.
- Fonseca, C. R. & Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89:118-125.
- Forsman, K. A. & Malmquist, M. G. 1988. Evidence for echolocation in the common shrew, *Sorex araneus*. *Journal of Zoology* 216:655-662.
- Ganchev, T. & Potamitis, I. 2007. Automatic acoustic identification of singing insects. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording* 16:281-328.
- Garamszegi, L. Z., Balsby, T. J. S., Bell, B. D., Borowiec, M., Byers, B. E., Draganoiu, T., Eens, M., Forstmeier, W., Galeotti, P., Gil, D., Gorissen, L., Hansen, P., Lampe, H. M., Leitner, S., Lontkowski, J., Nagle, L., Nemeth, E., Pinxten, R., Rossi, J.-M., Saino, N., Tanvez, A., Titus, R., Török, J., Van Duyse, E., & Møller, A. P. 2005a. Estimating the complexity of bird song by using capture-recapture approaches from community ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:305-317.
- Garamszegi, L. Z., Boulinier, T., Møller, A. P., Török, J., Michl, G., & Nichols, J. D. 2002. The estimation of size and change in composition of avian song repertoires. *Animal Behaviour* 63:623-630.

- Garamszegi, L. Z., Eens, M., & Török, J. 2008. Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE* 3:e2647.
- Garamszegi, L. Z., Heylen, D., Møller, A. P., Eens, M., & de Lope, F. 2005b. Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology* 16:580–591.
- Garamszegi, L. Z., Merino, S., Török, J., Eens, M., & Martínez, J. 2006. Indicators of physiological stress and the elaboration of sexual traits in the collared flycatcher. *Behavioral Ecology* 17:399-404.
- Garamszegi, L. Z. & Møller, A. P. 2004. Extra-pair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology* 15:508-519.
- Garamszegi, L. Z., Møller, A. P., Török, J., Michl, G., Péczely, P., & Richard, M. 2004. Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology* 15:148-157.
- Garamszegi, L. Z., Zsebők, S., & Török, J. 2012. The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *Journal of Theoretical Biology* 295:68-76.
- Gehrt, S. D. & Chelsvig, J. E. 2004. Species-specific patterns of bat activity in an urban landscape. *Ecological Applications* 14:625-635.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press.
- Gil, D. & Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17:133-141.
- Gil, D. & Slater, P. J. B. 2000. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:319-326.
- Gillam, E. H. 2007. Eavesdropping by bats on the feeding buzzes of conspecifics. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 85:795-801.
- Gonzalez, C. & Ornelas, J. F. 2005. Song structure and microgeographic song variation in wedge-tailed sabrewings (*Campylopterus curvipennis*) in Veracruz, Mexico. *Auk* 122:593-607.
- Görföl, T., Dombi, I., & Zsebők, S. 2007. Az alpesi denevér (*Hypsugo savii* Bonaparte, 1837) Magyarországon - a faj hazai adatainak áttekintése, új eredmények. [Savi's pipistrelle (*Hypsugo savii* Bonaparte, 1837) in Hungary - review of Hungarian data and new results.] Pp. 85-97. In: MOLNÁR, V. (ed.): *Az V. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Pécs, 2005. december 3-4.) és a VI. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Mártély, 2007. október 12-14.) kiadványa*. [Proceedings of the 5th Conference on the Bat Conservation in Hungary (Pécs, 3rd to 4th of December 2005) and the 6th Conference on the Bat Conservation in Hungary (Mártély, 12th to 14th of October 2007).] CSEMETE Egyesület, Szeged.
- Gould, E. 1969. Communication in three genera of shrews (Soricidae): *Suncus*, *Blarina* & *Cryptotis*. *Communs behav. Biol. (Ser. A)* 3:11-31.

- Gould, E., Novick, A., & Negus, N. C. 1964. Evidence for echolocation in shrews. *Journal of Experimental Zoology* 156:19-&.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857-871.
- Grunwald, A. 1969. Investigation on orientation in white-tooth-shrews (Soricidae-Crocridurinae). *Zeitschrift Fur Vergleichende Physiologie* 65:191-&.
- Gutierrez, W. M., Kim, S., Kim, D. H., Yeon, S. C., & Chang, H. H. 2010. Classification of Porcine Wasting Diseases Using Sound Analysis. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* 23:1096-1104.
- Gwilliam, J., Charrier, I., & Harcourt, R. G. 2008. Vocal identity and species recognition in male Australian sea lions, *Neophoca cinerea*. *Journal of Experimental Biology* 211:2288-2295.
- Haeussler, U., Nagel, A., Braun, M., & Arnold, A. 1999. External characters discriminating sibling species of European pipistrelles, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *P. pygmaeus* (Leach, 1825). *Myotis* 37:27-40.
- Hair, J. F., Anderson, R. E., Tatham, R. L., & Black, W. C. 1995. *Multivariate Data Analysis*.
- Hegyí, G., Szöllösi, E., Jenni-Eiermann, S., Török, J., Eens, M., & Garamszegi, L. Z. 2010. Nutritional correlates and mate acquisition role of multiple sexual traits in male collared flycatchers. *Naturwissenschaften* 97:567-576.
- Heller, K. G. 1989. Echolocation calls of Malaysian bats. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 54:1-8.
- Hesler, N., Mundry, R., & Dabelsteen, T. 2011. Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra-sexual context? *Journal of Ornithology* 152:591-601.
- Hopp, S. L., Owren, M. J., & Evans, C. S. 1998. *Animal acoustic communication: sound analysis and research methods*. Springer.
- Hsu, C.-W., Chang, C.-C., & Lin, C.-J. 2000. *A Practical Guide to Support Vector Classification*.
- Hultsch, H. & Todt, D. 1981. Repertoire sharing and song-post distance in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:183-188.
- Hutterer, R. 1978. Courtship calls of the water-shrew (*Neomys fodiens*) and related vocalizations of further species of Soricidae. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 43:330-336.
- Hutterer, R. & Vogel, P. 1977. Defense sounds of african shrews of the genus *Crocridura* and their taxonomic significance. *Bonner Zoologische Beitrage* 28:218-227.
- Irwin, D. V. & Baxter, R. M. 1980. Evidence against the use of echolocation by *Crocridura f. flavescens* (Soricidae). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 28:323.
- Janata, P. 2001. Quantitative assessment of vocal development in the zebra finch using self-organizing neural networks. *Journal of the Acoustical Society of America* 110:2593-2603.
- Japkowicz, N. 2000. Learning from imbalanced data sets: a comparison of various strategies. *Learning from Imbalanced Data Sets. Papers from the AAAI Workshop (Technical Report WS-00-05):10-1515*.

- Jones, G. & Barratt, E. M. 1999. *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774 and *V. pygmaeus* Leach, 1825 (currently *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*; Mammalia, Chiroptera): Proposed designation of neotypes. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 56:182-186.
- Jones, G. & Holderied, M. W. 2007. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:905-912.
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Willig, M. R., & Racey, P. A. 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research* 8:93-115.
- Jones, G. & Kokurewicz, T. 1994. Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's bats *Myotis daubentonii*. *Mammalia* 58:41-50.
- Jones, G. & Siemers, B. M. 2011. The communicative potential of bat echolocation pulses. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 197:447-457.
- Jones, G. & Teeling, E. C. 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution* 21:149-156.
- Jones, G. & Vanparijs, S. M. 1993. Bimodal echolocation in pipistrelle bats - are cryptic species present. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 251:119-125.
- Jones, G., Vaughan, N., Russo, D., Wickramasinghe, L. P., & Harris, S. 2004. Designing bat activity surveys using time expansion and direct sampling of ultrasound.
- Jones, K. E., Russ, J. A., Bashta, A.-T., Bilhari, Z., Catto, C., Csósz, I., Gorbachev, A., Gyórfi, P., Hughes, A., Ivashkiv, I., Koryagina, N., Kurali, A., Langton, S., Maltby, A., Margiean, G., Pandourski, I., Parsons, S., Prokofev, I., Szodoray-Paradi, A., Szodoray-Paradi, F., Tilova, E., Walters, C., Weatherill, A., & Zavarzin, O. 2011. Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats. In: Collen, B. P., Pettorelli, N., Durant, S. M., Krueger, L. & Baillie, J. (eds.): *Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gaps between global commitment and local action*. Blackwell Press, London.
- Kalko, E. K. V. & Schnitzler, H. U. 1993. Plasticity in echolocation signals of European Pipistrelle bats in search flight - implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:415-428.
- Kazial, K. A., Burnett, S. C., & Masters, W. M. 2001. Individual and group variation in echolocation calls of big brown bats, *Eptesicus fuscus* (Chiroptera : Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* 82:339-351.
- Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C., Kipper, S., & Mundry, R. 2009. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *Journal of Avian Biology* 40:231-236.
- King, I. M. 1999. Acoustic communication and mating behaviour in water bugs of the genus *Micronecta*. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording* 10:115-130.

- Kock, D. & Kovac, D. 2000. *Eudiscopus denticulus* (Osgood 1932) in Thailand with notes on its roost (Chiroptera : Vespertilionidae). *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 65:121-123.
- Kofoky, A. F., Randrianandrianina, F., Russ, J., Raharinantenaina, I., Cardiff, S. G., Jenkins, R. K. B., & Racey, P. A. 2009. Forest bats of Madagascar: results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica* 11:375-392.
- Köhler, D. 1998. Zur lautgebung einiger paläarktischer Soriciden: Analyse von Abwehr- und Positionsrufen Brandenburgischer Umwelt Berichte 3:91-98.
- Kohonen, T. 1982. Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics* 43:59-69.
- Koopman, K. F. 1970. A second locality for *Eudiscopus denticulus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *J. Mammal.* 51:191.
- Kroodsma, D. E. 1982. Song repertoires: problems in their definition and use. Pages 125-146 in D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editors. *Acoustic communication in birds*. Academic Press, New York.
- Laiolo, P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation* 143:1635-1645.
- Laiolo, P. & Tella, J. L. 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology* 42:1183-1193.
- Lapierre, J., Mennill, D., & MacDougall-Shackleton, E. 2011. Spatial and age-related variation in use of locally common song elements in dawn singing of song sparrows & Melospiza melodia: old males sing the hits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:2149-2160.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- Lee, L., Loudon, R. G., Jacobson, B. H., & Stuebing, R. 1993. Speech breathing in patients with lung-disease. *American Review of Respiratory Disease* 147:1199-1206.
- Leitner, S., Voigt, C., & Gahr, M. 2001. Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*), a field study. *Behaviour* 138:885-904.
- Lippmann, R. P. 1989. Review of neural networks for speech recognition. *Neural Computation* 1:1-3838.
- Logue, D. M. & Forstmeier, W. 2008. Constrained performance in a communication network: implications for the function of song-type matching and for the evolution of multiple ornaments. *American Naturalist* 172:34-41.
- Martins, E. P. & Hansen, T. F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist* 149:646-667.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.

- May, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature* 347:129-130.
- Mazhar, S., Ura, T., & Bahl, R. 2007. Vocalization based individual classification of humpback whales using support vector machine. *Oceans* 2007.
- Mountjoy, D. J. & Lemon, R. E. 1997. Male song complexity and parental care in the European starling. *Behaviour* 134:661-675.
- Muller, K. R., Mika, S., Ratsch, G., Tsuda, K., & Scholkopf, B. 2001. An introduction to kernel-based learning algorithms. *Neural Networks, IEEE Transactions on* 12:181-201.
- Mundry, R. & Sommer, C. 2007. Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Animal Behaviour* 74:965-976.
- Murray, S. O., Mercado, E., & Roitblat, H. L. 1998. The neural network classification of false killer whale (*Pseudorca crassidens*) vocalizations. *Journal of the Acoustical Society of America* 104:3626-3633.
- Naeem, S. & Li, S. B. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390:507-509.
- Nelson, D. A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:415-424.
- Nickerson, C. M., Bloomfield, L. L., Dawson, M. R. W., & Sturdy, C. B. 2006. Artificial neural network discrimination of black-capped chickadee (*Parus atricapillus*) call notes. *Journal of the Acoustical Society of America* 120:1111-1117.
- Obrist, M. K., Boesch, R., & Fluckiger, P. F. 2004. Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia* 68:307-322.
- Obrist, M. K., Rathey, E., Bontadina, F., Martinoli, A., Conedera, M., Christe, P., & Moretti, M. 2011. Response of bat species to sylvo-pastoral abandonment. *Forest Ecology and Management* 261:789-798.
- Osgood, W. K. 1932. Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 18:193-339.
- Oswald, J. N., Rankin, S., Barlow, J., & Lammers, M. O. 2007. A tool for real-time acoustic species identification of delphinid whistles. *Journal of the Acoustical Society of America* 122:587-595.
- Ozgur, A., Ozgur, L., & Gungor, T. 2005. Text categorization with class-based and corpus-based keyword selection. Pages 606-615 in P. G. T. G. F. O. C. Yolum, editor. *Computer and Information Sciences - Iscis 2005, Proceedings*.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877-884.
- Pagel, M., Meade, A., & Barker, D. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology* 53:673-684.
- Papadatou, E., Butlin, R. K., & Altringham, J. D. 2008. Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica* 10:127-143.
- Park, K. J., Altringham, J. D., & Jones, G. 1996. Assortative roosting in the two phonic types of *Pipistrellus pipistrellus* during the mating season. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 263:1495-1499.

- Parsons, S. & Jones, G. 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *Journal of Experimental Biology* 203:2641-2656.
- Parsons, S. & Szewczak, J. M. 2009. Detecting, recording and analyzing the vocalizations of bats. Johns Hopkins University Press.
- Passilongo, D., Buccianti, A., Dessi-Fulgheri, F., Gazzola, A., Zaccaroni, M., & Apollonio, M. 2010. The acoustic structure of wolf howls in some Eastern Tuscany (Central Italy) free ranging packs. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording* 19:159-175.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.
- Pettersson, L. 1999. BatSound. Real-time spectrogram sound analysis software for Windows 95. Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Sweden. <http://www.batsound.com>.
- Pieretti, N., Farina, A., & Morri, D. 2011. A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The Acoustic Complexity Index (ACI). *Ecological Indicators* 11:868-873.
- Podani, J. 2000a. Introduction to the exploration of multivariate biological data. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Podani, J. 2000b. Introduction to the exploration of multivariate biological data. Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data.
- Podani, J. & Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115:179-185.
- Polur, P. D. & Miller, G. E. 2006. Investigation of an HMM/ANN hybrid structure in pattern recognition application using cepstral analysis of dysarthric (distorted) speech signals. *Medical Engineering & Physics* 28:741-748.
- Potter, J. R., Mellinger, D. K., & Clark, C. W. 1994. Marine mammal call discrimination using artificial neural networks. *Journal of the Acoustical Society of America* 96:1255-1262.
- Pozzi, L., Gamba, M., & Giacoma, C. 2010. The Use of Artificial Neural Networks to Classify Primate Vocalizations: A Pilot Study on Black Lemurs. *American Journal of Primatology* 72:337-348.
- Price, J. J. & Yuan, D. H. 2011. Song-type sharing and matching in a bird with very large song repertoires, the tropical mockingbird. *Behaviour* 148:673-689.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists.
- Rabiner, L. R. 1989. A tutorial on Hidden Markov-Models and selected applications in speech recognition. *Proceedings of the IEEE* 77:257-286.
- Rebelo, H., Tarroso, P., & Jones, G. 2010. Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Global Change Biology* 16:561-576.
- Reid, M. L. & Weatherhead, P. J. 1990. Mate-choice criteria of Ipswich sparrows: the importance of variability. *Animal Behaviour* 40.

- Reiter, G., Wegleitner, S., Hüttmeir, U., & Pollheimer, M. 2010. Die Alpenfledermaus, *Hypsugo savii* (Bonaparte, 1837), in Mitteleuropa. *Nyctalus* (N.F.) 15(2-3): 158-170.
- Ricotta, C. & Moretti, M. 2008. Quantifying functional diversity with graph-theoretical measures: advantages and pitfalls. *Community Ecology* 9:11-16.
- Riebel, K. 2009. Song and female mate choice in the zebra finches: a review. *Advances in the Study of Behavior* 40:197-238.
- Riebel, K., Hall, M. L., & Langmore, N. E. 2005. Female songbirds still struggling to be heard. *Trends in Ecology and Evolution* 20:419-420.
- Riebel, K., Smallegange, I. M., Terpstra, N. J., & Bolhuis, J. J. 2002. Sexual equality in zebra finch song preference: evidence for a dissociation between song recognition and production learning. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269:729-733.
- Robbins, R. L. & McCreery, E. K. 2003. Acoustic stimulation as a tool in African wild dog conservation. *Biological Conservation* 111:263-267.
- Rodhouse, T. J., Vierling, K. T., & Irvine, K. M. 2011. A Practical Sampling Design for Acoustic Surveys of Bats. *Journal of Wildlife Management* 75:1094-1102.
- Russo, D. & Jones, G. 1999. The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera : Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 249:476-481.
- Russo, D. & Jones, G. 2002. Identification of twenty-two bat species (Mammalia : Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology* 258:91-103.
- Russo, D. & Jones, G. 2003. Use of Foraging Habitats by Bats in a Mediterranean Area Determined by Acoustic Surveys: Conservation Implications. *Ecography* 26:197-209.
- Russo, D., Jones, G., & Mucedda, M. 2001. Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R-mehelyi* (Chiroptera : Rhinotophidae). *Mammalia* 65:429-436.
- Rychlik, L. 2004. Competition and coexistence of shrews. *Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences*.
- Rychlik, L. 2005. Overlap of temporal niches among four sympatric species of shrews. *Acta Theriologica* 50:175-188.
- Sachanowicz, K. & Ciechanowski, M. 2006. First winter record of the migratory bat *Pipistrellus nathusii* (Keyserling and Blasius 1839) (Chiroptera : Vespertilionidae) in Poland: yet more evidence of global warming? *Mammalia* 70:168-169.
- Sachanowicz, K., Wower, A., & Bashta, A.-T. 2006. Further range extension of *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817) in central and eastern Europe. *Acta Chiropterologica* 8:543-548.
- Schenkman, B. N. & Nilsson, M. E. 2010. Human echolocation: Blind and sighted persons' ability to detect sounds recorded in the presence of a reflecting object. *Perception* 39:483-501.

- Schmieder, D. A., Kingston, T., Hashim, R., & Siemers, B. M. 2010. Breaking the trade-off: rainforest bats maximize bandwidth and repetition rate of echolocation calls as they approach prey. *Biology Letters* 6:604-609.
- Schnitzler, H. U., Moss, C. F., & Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 18:386-394.
- Searcy, W. A. 2004. Song repertoire size and female preferences in song sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:281-286.
- Searcy, W. A. & Nowicki, S. 2000. Male-male competition and female choice in the evolution of vocal signaling. Pages 301-315 *in* Y. Espmark, T. Amundsen, and T. Rosenqvist, editors. *Animal signals: signaling and signal design in animal communication*. Tapir Academic Press, Trondheim.
- Searcy, W. A. & Nowicki, S. 2005. *The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems*. Princeton University Press.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1989. Alternative models of territorial polygyny in birds. *The American Naturalist* 134:323-343.
- Siemers, B. M. 2004. Bats in the field and in a flight cage: recording and analysis of their echolocation calls and behaviour. pp. 107-113. *In*: Brigham, R. M., Kalko, E. K. V., Jones, G., Parsons, S., Limpens, H. J. G. A. (eds.), *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. Bat Conservation International.
- Siemers, B. M., Kalko, E. K. V., & Schnitzler, H. U. 2001. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:317-328.
- Siemers, B. M. & Kerth, G. 2006. Do echolocation calls of wild colony-living Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*) provide individual-specific signatures? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:443-454.
- Siemers, B. M., Schauerer, G., Turni, H., & von Merten, S. 2009. Why do shrews twitter? Communication or simple echo-based orientation. *Biology Letters* 5:593-596.
- Skowronski, M. D. & Harris, J. G. 2006. Acoustic detection and classification of microchiroptera using machine learning: Lessons learned from automatic speech recognition. *Journal of the Acoustical Society of America* 119:1817-1833.
- Soma, M. & Garamszegi, L. Z. 2011a. Rethinking birdsong evolution: Meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology* 22:363-371.
- Soma, M. & Garamszegi, L. Z. 2011b. Rethinking birdsong evolution: Meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology* 22:in press.
- Stoddard, P. K. 1996. Vocal recognition of neighbours by territorial passerines. Pages 356-374 *in* D. E. Kroodsma and E. H. Miller, editors. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Comstock, New York.

- Szöke, P. 1982. *A zene eredete és három világa - Az élet előtti, az állati és az emberi lét szintjén.* Magvető, Budapest.
- Tang, Y., Zhang, Y.-Q., Chawla, N. V., & Krasser, S. 2009. SVMs modeling for highly imbalanced classification. *Trans. Sys. Man Cyber. Part B* 39:281-288.
- Tanttu, J. T., Turunen, J., Selin, A., & Ojanen, M. 2006. Automatic feature extraction and classification of crossbill (*Loxia* spp.) flight calls. *Bioacoustics-the International Journal of Animal Sound and Its Recording* 15:251-269.
- Thomassen, H. A., Djasim, U. M., & Povel, G. D. E. 2004. Echoclick design in swiftlets: single as well as double clicks. *Ibis* 146:173-174.
- Thong, V. D., Dietz, C., Denzinger, A., Bates, P. J. J., Furey, N. M., Csorba, G., Hoye, G., Le Dinh, T., & Schnitzler, H.-U. 2011. Further records of *Murina tiensa* from Vietnam with first information on its echolocation calls. *Hystrix-Italian Journal of Mammalogy* 22:129-138.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. Pages pp. 109–120. *in* S. A. Levin, editor. *Encyclopedia of Biodiversity.* Academic Press, San Diego, CA.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.
- Tripovich, J. S., Rogers, T. L., Canfield, R., & Arnould, J. P. Y. 2006. Individual variation in the pup attraction call produced by female Australian fur seals during early lactation. *Journal of the Acoustical Society of America* 120:502-509.
- Tsytsulina, K., Sergei, K., & Masuda, R. 2007. Taxonomical position of the genus *eudiscopus* (Mammalia, chiroptera) among vespertilionid bats. *Bat Research News* 48:309.
- Uy, J. A. C., Patricelli, G. L., & Borgia, G. 2001. Complex mate searching in the satin bowerbird *Ptilonorhynchus violaceus*. *American Naturalist* 158:530-542.
- Vallejo, E. E., Cody, M. L., & Taylor, C. E. 2007. Unsupervised acoustic classification of bird species using hierarchical self-organizing maps. Pages 212-221 *in* M. Randall, H. A. Abbass, and J. Wiles, editors. *Progress in Artificial Life, Proceedings.* Springer-Verlag Berlin, Berlin.
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. 1998. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour* 55:291-297.
- Vallet, E. & Kreutzer, M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour* 49:1603-1610.
- Van de Castele, T. & Matthysen, E. 2006. Natal dispersal and parental escorting predict relatedness between mates in a passerine bird. *Molecular Ecology* 15:2557-2565.
- Vaughan, N., Jones, G., & Harris, S. 1997. Habitat Use by Bats (Chiroptera) Assessed by Means of a Broad-Band Acoustic Method. *Journal of Applied Ecology* 34:716-730.
- Vecerina-Volic, S., Klauznicer, M., Katic, V., & Jurkovic, J. 1990. Acoustical characteristics of voice in vocal fold cancer. *Radovi Medicinskog Fakulteta u Zagrebu* 31:179-184.
- Viliger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301.

- Von Euler, F. & Svensson, S. 2001. Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. *Oecologia* 129:304-311.
- Wegrzyn, E. & Leniowski, K. 2010. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* 151:255-267.
- Wegrzyn, E., Leniowski, K., & Osiejuk, T. S. 2010. Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warblers. *Animal Behaviour* 79:1363-1372.
- Wiegmann, D. D. & Mukhopadhyay, K. 1998. The fixed sample search rule and use of an indicator character to evaluate mate quality. *Journal of Theoretical Biology* 193:709-715.
- Wildenthal, J. L. 1965. Structure in primary song of the mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 82:161-189.
- Yates, F. 1934. Contingency Tables Involving Small Numbers and the χ^2 Test. Supplement to the *Journal of the Royal Statistical Society* 1:217-235.
- Zollinger, S. A., Riede, T., & Suthers, R. A. 2008. Two-voice complexity from a single side of the syrinx in northern mockingbird *Mimus polyglottos* vocalizations. *Journal of Experimental Biology* 211:1978-1991.