KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 71 2022
Numer 4 (337)
Strony 427-433

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

KATARZYNA KWIATKOWSKA

Zakład Ekologii Behawioralnej
Instytut Biologii Środowiska
Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań
E-mail: cath_tepes@onet.eu

ORIENTACJA PRZESTRZENNA ZWIERZĄT – POTRZEBA BADAŃ NAD WYKORZYSTANIEM DŹWIĘKÓW W WARUNKACH OGRANICZONEJ WIDOCZNOŚCI

EWOLUCJA NARZĄDÓW ZMYSŁÓW JAKO PRZYSTOSOWANIE DO WARUNKÓW ŚRODOWISKOWYCH

W toku ewolucji organizmy wykształciły różne mechanizmy umożliwiające im orientowanie się w otoczeniu. Zróżnicowanie tych mechanizmów jest efektem odmiennego poziomu zaawansowania rozwoju narządów zmysłów u zwierząt. Zmysły są przystosowane do odbierania określonych bodźców w zależności od rodzaju receptorów zlokalizowanych w wyspecjalizowanych do tego strukturach (SMITH 2008). Wśród podstawowych zmysłów zwierząt wyróżniamy: wzrok, słuch, węch, dotyk i smak (STEVENS 2013). Pierwsze cztery zmysły w znacznym stopniu przysługują się orientacji przestrzennej, jednak pierwszorzędnym zmysłem dla większości gatunków jest wzrok (CRONIN i DOUGLAS 2014, HUTMACHER 2019). Dynamiczny rozwój wzroku uznaje się za jeden z kluczowych momentów w ewolucji organizmów podczas eksplozji kambryjskiej (PARKER 1998). Choć to mechanoreceptory wyewoluowały jako pierwsze, ewolucja fotoreceptorów pozwoliła organizmom na interakcje z otoczeniem na bardziej niż dotychczas złożonym poziomie (MARSHALL i LUMPKIN 2012, NILSSON 2013). Obecnie najlepszym wzrokiem charakteryzują się dzienne ptaki drapieżne z rzędu szponiastych (Accipitriformes), przy czym rozwój narządu wzroku u tej grupy jest zróżnicowany w zależności od taktyki żerowania (JONES i współaut. 2007, PORTIER i współaut. 2018). Dzięki wyściełającej relatywnie dużą gałkę oczną (15% masy głowy) siatkówce, która zawiera więcej komórek wzrokowych niż u innych kręgowców, oraz soczewce o wysokiej rozdzielczości przestrzennej (142 cykle/stopień), orły zdolne są do wypatrzenia z powietrza królika (długość ciała 20–50 cm) z odległości ponad 3 km (MITKUS i współaut. 2018). Tymczasem kiwi (Apterygiformes), charakteryzujące się wśród ptaków najmniejszym stosunkiem masy gałki ocznej do masy ciała oraz bardzo niską rozdzielczością przestrzenną soczewki, mają znacznie ograniczone pole oraz jakość widzenia (MARTIN i współaut. 2007).

Ewolucja narządów zmysłów jest swoistą adaptacją do orientowania się w przestrzeni w danych warunkach środowiskowych (CARIANI 2001, DANGLES i współaut. 2009). Zwierzęta występują w niemal wszystkich typach środowisk lądowych i wodnych, przystosowując się do warunków w nich występujących. W określonych środowiskach niektóre zmysły rozwijają się intensywniej i stają się kluczowe dla przeżycia organizmów, podczas gdy pozostałe narządy poznawcze mogą mieć charakter drugorzędny lub ulegać redukcji (FULLER i ENDLER 2018, CUMMINGS i ENDLER 2018). Dzienne ptaki drapieżne lokalizujące swoje ofiary z powietrza na otwartych terenach mają przede wszystkim doskonały wzrok (PORTIER i współaut. 2018, MITKUS i współaut. 2018). Zwierzęta prowadzące podziemny tryb życia

Słowa kluczowe: ograniczona widoczność, orientacja przestrzenna, sygnały akustyczne

Praca finansowana z Narodowego Centrum Nauki w ramach projektu 2016/21/N/NZ8/01358.

mają natomiast silnie rozwinięty zmysł węchu i dotyku (CATANIA i REMPLE 2002, HETH i współaut. 2002). Przykładowo, gwiazdonos amerykański (*Condylura cristata*) z rodziny kretowatych (Talpidae) wyspecjalizował bardzo czułe mechanoreceptory w naskórku, tzw. narządy Eimera, dzięki którym sprawnie orientuje się w otoczeniu oraz lokalizuje i identyfikuje swoje ofiary w podziemnych korytarzach (CATANIA 2011). Niektóre gatunki zwierząt żyjące w ciemnych jaskiniach mają dodatkowo znakomity słuch (ROMERO 2009). Nietoperze (Chiroptera) rozwinęły zmysł echolokacji pozwalający na orientacją przestrzenną z wykorzystaniem echa akustycznego (SCHNITZLER i współaut. 2003, JONES i HOLDERIED 2007). Tymczasem u motyli z rodziny mrocznicowatych (Erebidae) wyewoluowały receptory echolokacyjne, umożliwiające im wykrywanie sygnałów owadożernych nietoperzy (FULLARD i współaut. 2008, HOFSTEDE i współaut. 2013). W środowiskach wodnych ryby i niektóre płazy rozwinęły narząd linii bocznej wyposażony w liczne receptory wrażliwe na ruch wody, dzięki któremu mogą sprawnie orientować się w przestrzeni (SCHLOSSER 2002, MOGDANS 2019).

W procesie ewolucji redukowane są narządy zmysłów, które nie są przystosowaniem do życia organizmu w danych warunkach środowiskowych (PORTER i CRANDALL 2003, JOHNSON i współaut. 2012). W środowiskach lądowych nośnikiem informacji jest powietrze, w środowiskach wodnych – woda. Woda ze względu na większą gęstość jest lepszym ośrodkiem rozchodzenia się dźwięku niż powietrze, jednak substancje chemiczne w środowisku wodnym rozprzestrzeniają się zdecydowanie wolniej niż w środowisku lądowym. Dlatego u większości ssaków wodnych narząd słuchu jest zdecydowanie lepiej rozwinięty niż narząd węchu (HANKE i DEHNHARDT 2013). Przykładowo, narząd węchu zębowców (Odontoceti) ma formę jedynie rudymentarną (KISHIDA i współaut. 2015). Zębowce rozwinęły natomiast, podobnie jak nietoperze, zmysł echolokacji (PARK i współaut. 2016). W podziemiach, jaskiniach i głębinach morskich narząd wzroku staje się nieprzydatny. U kreta europejskiego (*Talpa europaea*) prowadzącego podziemny tryb życia dochodzi do redukcji narządu wzroku na wczesnym etapie rozwoju (gałka oczna ma długość zaledwie 1 mm i jest przykryta sierścią) (LUND i LUND 1965). W efekcie krety są w stanie rejestrować jedynie niewielkie różnice w natężeniu bodźców świetlnych. Lustrzeń meksykański (*Astyanax mexicanus*), nazywany także ślepcem jaskiniowym, żyjący w wodach ciemnych jaskiń skalnych, ma całkowicie zdegradowany narząd wzroku (JEFFERY 2009). Redukcja narządu wzroku występuje także u niektórych gatunków prowadzących typowo nocny tryb życia (MARTIN i współaut. 2007, MOORE i współaut. 2017).

FUNKCJONOWANIE ZMYSŁÓW W WARUNKACH OGRANICZONEJ WIDOCZNOŚCI

Wszystkie organizmy muszą od czasu do czasu orientować się w ciemnościach, jednak nie wszystkie posiadają wyspecjalizowane ku temu adaptacje. Zwierzęta prowadzące nocny tryb życia są na ogół dobrze przystosowane do warunków ograniczonej widoczności. Nocny tryb życia jest strategią wielu gatunków zwierząt mającą na celu głównie unikanie zagrożenia ze strony drapieżników (SOUTAR i FULLARD 2004, BURNHAM i współaut. 2012). Nocna aktywność stanowi jednak również adaptację dla samych drapieżników, zwiększającą skuteczność polowania (ROOTS 2006). U nocnych zwierzęta wyewoluował narząd wzroku, który jest w stanie wychwytywać nawet pojedyncze fotony z otoczenia (WARRANT 1999, 2004). Narząd wzroku kręgowców prowadzących nocny tryb życia jest wyposażony w dużą rogówkę oraz błonę odblaskową, która wzmacnia bodźce świetlne i kieruje je do fotoreceptorów w siatkówce oka (OLLIVIER i współaut. 2004, HALL i współaut. 2012). Siatkówka nocnych ssaków, w porównaniu do gatunków dziennych, ma większą liczbę światłoczułych pręcików, co w znacznym stopniu usprawnia widzenie w ciemnościach (SOLOVEI i współaut. 2009). Zwierzęta nocne mają też odmienny kształt źrenicy oraz posiadają zdolność do jej znacznego rozszerzania, co również wspomaga proces wychwytywania fotonów w warunkach słabej widoczności (BANKS i współaut. 2015). Gatunki, które nie posiadają dostosowanego wzroku do orientowania się w warunkach ograniczonej widoczności, musiały wytworzyć alternatywne mechanizmy orientowania się i lokalizowania obiektów w ciemnościach (GLAESER i PAULUS 2015).

Dla zwierząt niemających narządu wzroku dostosowanego do orientacji przestrzennej w warunkach ograniczonej widoczności, dominującym narządem staje się narząd słuchu. Narząd słuchu w wielu przypadkach nieznacznie ustępuje narządowi wzroku pod względem efektywności namierzania celu. Przykładowo, sowy (Strigiformes), które żerują w warunkach nocnych, nie tylko doskonale widzą, ale również bardzo dobrze słyszą (TAKAHASHI 2010, WITTEN i współaut. 2010, HARMENING i WAGNER 2011, ORLOWSKI i współaut. 2012). Dzięki niesymetrycznie ułożonym pod warstwą piór otworom usznym, w zagłębieniach o odmiennym kształcie i rozmiarach, dźwięk nie dociera do otworów usznych jednocześnie. Umożliwia to sowom precyzyjne namierzanie potencjalnej

zdobyczy, bez względu na widoczność. Sowy, przy namierzaniu ofiary, poruszają głową, a następnie utrzymują ją dokładnie w tym kierunku, z którego dochodzi dźwięk, korygując w ten sposób tor lotu w przypadku przemieszczania się obiektu (TAKAHASHI 2010). Jednak, poza sowami oraz gatunkami z rozwiniętym zmysłem echolokacji, orientowanie się z wykorzystaniem dźwięków pozostaje wciąż słabo poznane.

LOKALIZACJA OBIEKTÓW WYDAJĄCYCH DŹWIĘKI

Zdolność do lokalizowania źródła dźwięku jest szczególnie istotna dla gatunków żerujących w nocy lub komunikujących się w oparciu o kanał akustyczny. Istnieje wiele potencjalnych mechanizmów pozwalających odbiorcy zlokalizować źródło dźwięku. Kierunek do źródła dźwięku jest względnie łatwy do oszacowania przez słuchacza zaopatrzonego w dwoje uszu, ponieważ przesunięcie fazy fali dźwiękowej między dwoma narządami rejestrującymi pozwala odbiorcy na mniej lub bardziej precyzyjną ocenę kierunku, z którego nadchodzi dźwięk (MAKITA 1962). Szacowanie dystansu do źródła dźwięku jest już procesem o wiele bardziej złożonym, ponieważ precyzja pomiaru zależy od wielu czynników, w tym od struktury sygnału akustycznego, zdefiniowanej jako spektrum częstotliwości i amplitudy oraz od warunków środowiskowych, poprzez które sygnał ten jest transmitowany (NAGUIB 1996, BRUMM i NAGUIB 2009). Osobnik szacujący odległość od nadawcy dźwięku powinien posiadać informacje dotyczące struktury sygnału i parametrów transmisyjnych otoczenia, ponieważ w trakcie propagacji sygnał akustyczny traci energię i ulega zniekształceniu przez środowisko (NAGUIB i WILEY 2001, RĘK i KWIATKOWSKA 2016). Organizmy mogą lokalizować źródło dźwięku posługując się takimi parametrami jak: amplituda dźwięku, akumulacja pogłosu czy tłumienie zależne od częstotliwości.

Amplituda dźwięku. Amplituda jest podstawową wskazówką przy szacowaniu dystansu do źródła dźwięku (NAGUIB 1997a, NELSON 2002). Jej wartość zmniejsza się wraz ze zwiększaniem odległości, ponieważ energia dźwięku, zgodnie z prawem odwrotnych kwadratów, spada w tempie 6 dB wraz z podwojeniem odległości. Sygnały o niższej amplitudzie są oceniane jako sygnały pochodzące z bardziej oddalonego źródła, sygnały o wyższej amplitudzie jako pochodzące z mniej oddalonego źródła. Przykładowo, w badaniu nad strzyżykiem karolińskim (*Thryothorus ludovicianus*) samce reagowały na odtwarzane głosy rywala o zmniejszonej amplitudzie jako na rywala oddalającego się, natomiast na odtwarzane głosy rywala o zwiększonej amplitudzie jako na rywala zbliżającego się (NAGUIB 1997b). Jednakże poza dystansem amplituda zależy także od poziomu pobudzenia emocjonalnego nadawcy, tzw. efektu Lombarda (BRUMM i ZOLLINGER 2011). W badaniu nad efektem maskowania sygnałów przez szum otoczenia w środowiskach zurbanizowanych wykazano, że słowik rdzawy (*Luscinia megarhynchos*) zwiększa amplitudę swoich głosów pod wpływem wzmożonego szumu (MANABE i współaut. 1998). W związku z tym szacowanie dystansu do źródła dźwięku na podstawie samej wartości amplitudy jest mało dokładne i daje jedynie informację przybliżoną.

Akumulacja pogłosu. Pogłos jest formą przedłużenia dźwięku źródłowego w efekcie wielkokrotnego odbicia od otoczenia i nakładania się fal akustycznych (NAGUIB 2003). Stopień akumulacji pogłosu może być dla odbiorcy wskazówką pozwalającą mu oszacować dystans do źródła dźwięku, ponieważ, podobnie jak amplituda dźwięku, może się zmieniać przewidywalnie wraz z odległością od źródła. W badaniu nad strzyżykiem karolińskim wykazano, że samce reagowały mniej intensywnie na odtwarzane głosy rywala z pogłosem niż na głosy rywala bez pogłosu (NAGUIB 1995). Oznacza to, że samce strzyżyka traktowały głosy z pogłosem jako bardziej oddalone. Energia pogłosu zanika wolniej od energii sygnału źródłowego. Wraz z upływem czasu amplituda pogłosu zmniejsza się aż do osiągnięcia wartości zerowej. Im dłuższy okres trwania pogłosu tym niższa intensywność sygnału źródłowego, którego struktura ulega większemu zniekształceniu. W środowiskach z silnym pogłosem, na przykład w lasach, gdzie sygnał odbija się od pni i koron drzewo oraz przy dużym poziomie szumu wytwarzanego przez liście, źródło sygnału zdaje się być bliżej niż w rzeczywistości, ponieważ dochodzi do interferencji fal akustycznych pogłosu z szumem otoczenia o zbliżonym paśmie częstotliwości (BRUMM i NAGUIB 2009).

Tłumienie zależne od częstotliwości. Odległość między nadawcą i odbiorcą można również oszacować na podstawie skumulowanej utraty energii sygnału postępującej wraz z wydłużeniem propagacji (NAGUIB 1995, 1997a). Oprócz utraty energii wynikającej z prawa odwrotnych kwadratów, tłumienie jest zależne od częstotliwości sygnału i powstaje dodatkowo wskutek absorpcji atmosferycznej oraz rozpraszania fali dźwiękowej przez podłoże i roślinność (FORREST 1994). Różne pasma częstotliwości mogą ulegać tłumieniu niezależnie od siebie, prowadząc do zmian spektrum częstotliwości głosu. W warunkach niesprzyjających transmisji dźwięków, sygnały o niższej energii nadawane z wyższą częstotliwością mogą być oceniane jako pochodzące z bardziej oddalonego źródła niż sygnały o wyższej energii, ale

nadawane z niższą częstotliwością (BRUMM i NAGUIB 2009). U strzyżyka karolińskiego oraz zięby zwyczajnej (*Fringilla coelebs*) wykazano, że samce reagowały mniej intensywnie na odtwarzane głosy rywala o stłumionych wysokich częstotliwościach niż na odtwarzanie czystych głosów (NAGUIB 1996, NAGUIB i WILEY 2001). Oznacza to, że samce traktowały głosy o stłumionych wysokich częstotliwości jako bardziej oddalone. Głosy o wyższych częstotliwościach, jak również o szerszym paśmie częstotliwości, są silniej tłumione przez środowisko.

Poza mechanizmami, w których odbiorca biernie wykorzystuje dźwięki z otoczenia, możliwe jest także aktywne szacowanie odległości do źródła dźwięku. Takim alternatywnym mechanizmem lokalizowania źródła dźwięku jest triangulacja. Triangulacja to metoda określająca odległość od źródła bodźca z przynajmniej dwóch pozycji, w przypadku większych dystansów, lub dwóch oddalonych od siebie narządów słuchu, w przypadku niewielkich dystansów (RĘK 2014). Osobnik, który z danego miejsca nie może namierzyć obiektu nadającego sygnał akustyczny, przemieszcza się do innego punktu lub porusza głową w taki sposób, by oszacować odległość do źródła sygnału na podstawie zwiększonej ilości informacji zebranych z kilku pozycji. Triangulacja jest wykorzystywana przez wiele grup zwierząt w celu zwiększenia precyzji namierzania obiektów w warunkach ograniczonej widoczności (BREED i MOORE 2015). Triangulację, w oparciu o dwa narządy słuchu, wykorzystują między innymi sowy (TAKAHASHI 2010).

ORIENTOWANIE SIĘ Z WYKORZYSTANIEM DŹWIĘKÓW

Orientacja przestrzenna zwierząt w warunkach ograniczonej widoczności może opierać się na akustycznych punktach orientacyjnych. Akustyczne punkty orientacyjne mogą mieć podłoże antropogeniczne lub naturalne (SLABBEKOORN i BOUTON 2008, STANSBURY i współaut. 2016). Akustyczne punkty orientacyjne o charakterze naturalnym wynikają z akustycznych własności środowiska lub stanowią naturalne sygnały dźwiękowe nadawane przez organizmy w danym środowisku (HAGSTRUM 2013, VELEZ i współaut. 2017). Przykładowo, migrujące ptaki wybierają miejsce odpoczynku w trakcie dalekodystansowej wędrówki kierując się głosami obecnych tam ptaków, co sugeruje, że na danym terenie jest mało drapieżników (NEWTON 2007). Akustyczne punkty mogą także mieć negatywny wpływ na orientację przestrzenną (OSIEJUK i współ. 2004). Bodźce dźwiękowe mogą się nawzajem maskować w wyniku zjawiska interferencji (ZHOU i współ. 2019). Silnej interferencji podlegają szczególnie dźwięki o podobnej częstotliwości. Aby temu zapobiec, gatunki żyjące w dużych zagęszczeniach komunikują się w odmiennych niszach akustycznych (ERBE i współ. 2016, HART i współ. 2021). Osobniki mogą również zagłuszać się intencjonalnie (HELFER i OSIEJUK 2015, ARAYA-SALAS i współ. 2017). Przykładowo, samiec zagłuszający samicę lub swojego terytorialnego rywala utrudnia im wzajemne zlokalizowanie się (LEGANDRE i współ. 2012). Orientacja przestrzenna z wykorzystaniem wyłącznie akustycznych punktów orientacyjnych została potwierdzona jedynie dla nietoperzy (JENSEN i współaut. 2005). W badaniu nad mroczkiem brunatnym (*Eptesicus fuscus*), w warunkach uniemożliwiających wykorzystanie innych modalności sensorycznych, wykazano, że osobniki z powodzeniem namierzały źródło pożywienia jedynie na podstawie akustycznego punktu orientacyjnego. Pozostałe badania pokazały, że orientowanie się w przestrzeni za pomocą bodźców wizualnych wspomaganych bodźcami akustycznymi jest szybsze i precyzyjniejsze oraz powszechnie wykorzystywane (ROSSIER i współaut. 2000, DOYLE i SNOWDEN 2001, GLEISS i KAYSER 2012).

Zwierzęta mogą się orientować w przestrzeni z wykorzystaniem echa akustycznego. Zmysł echolokacji rozwinął się u ssaków i ptaków zamieszkujących ciemne jaskinie, podziemia czy głębiny morskie (FORSMAN i MALMQUIST 1988, THOMAS i współaut. 2002, BRINKLOV i współ. 2013). Osobnik wykorzystujący echo akustyczne do orientacji wytwarza krótki dźwięk i analizuje powracającą falę dźwiękową odbitą od przeszkód. Dokładność skanowania otoczenia zależy od tego, z jak wysoką częstotliwością gatunek produkuje dźwięki. Przykładowo, butlonos (*Tursiops truncatus*) jest w stanie wytwarzać dźwięki o częstotliwości do 300 kHz, podczas gdy tłuszczaki (Steatornithidae) i jerzyki (Apodidae) do zaledwie około 8 kHz (THOMAS i współaut. 2002, BRINKLOV i współaut. 2013). Pośrodku klasyfikują się nietoperze i ryjówki (JONES i HOLDERIED 2007, SIEMERS i współ. 2009). Zasadniczo u gatunków echolokacyjnych wyższe częstotliwości służą do skutecznego żerowania, natomiast niższe do omijania przeszkód w ciemnościach. Przykładowo, w badaniach nad ryjówką pazurzastą (*Sorex unguiculatus*) wytwarzającą dźwięki do około 60 kHz wykazano, że osobniki wykorzystywały echo akustyczne do omijania przeszkód z dostosowywaniem częstotliwości i czasu trwania dźwięku do rodzaju przeszkody (SANCHEZ i współ. 2019).

PODSUMOWANIE

Badania nad orientacją przestrzenną bazującą na przekazie akustycznym były prowa-

dzone od lat. Dotyczyły one jednak jedynie przystosowań do warunków skrajnych, takich jak jaskinie, podziemia czy głębiny morskie. Niewiele badań dotyczyło zjawiska szerszego, polegającego na wykorzystywaniu i integracji prostych bodźców akustycznych do orientowania się i lokalizowania obiektów w warunkach ograniczonej widoczności. Jest to problem o znaczeniu ogólnym, ponieważ wszystkie organizmy muszą od czasu do czasu orientować się w ciemnościach. Skupienie uwagi badaczy na niniejszej problematyce pozwoliłoby na pogłębienie wiedzy na temat mechanizmów behawioralnych zwierząt, które nie tylko orientują się w przestrzeni w warunkach nocnych, ale i powszechnie komunikują się przy udziale kanału akustycznego.

Streszczenie

Wszystkie organizmy muszą od czasu do czasu orientować się w ciemnościach, jednak u niewielu gatunków wyewoluowały specyficzne ku temu adaptacje. W warunkach ograniczonej widoczności, u zwierząt bez wyspecjalizowanego wzroku, dominującym zmysłem orientacyjnym staje się słuch. Sowy oraz gatunki posługujące się echolokacją znane są z doskonałego słuchu, jednak poza tymi przykładami mechanizmy lokalizacji własnego położenia oraz innych obiektów z wykorzystaniem dźwięków pozostają wciąż słabo zbadane. Zwierzęta mogą lokalizować źródło dźwięku na podstawie jego parametrów akustycznych, takich jak amplituda, akumulacja pogłosu czy tłumienie zależne od częstotliwości lub z użyciem bardziej aktywnych metod, takich jak triangulacja. Ponadto orientacja przestrzenna z wykorzystaniem dźwięków może opierać się na akustycznych punktach orientacyjnych lub mechanizmie echo-orientacji. Badania dotyczące odbioru, przetwarzania oraz wykorzystania sygnałów akustycznych do lokalizowania własnego położenia i innych obiektów w przestrzeni pogłębiłyby wiedzę na temat adaptacji behawioralnych do życia w warunkach ograniczonej widoczności.

LITERATURA

Araya-Salas M., Wojczulanis-Jakubas K., Phillips E., Mennill D., Wright T., 2017. *To overlap or not to overlap: context-dependent coordinated singing in lekking long-billed hermits.* Anim. Behav. 124, 57-64.

Banks M. S., Sprague W. W., Schmoll J., Parnell J. A. Q., Love G. D., 2015. *Why do animal eyes have pupils of different shapes?* Sci. Adv. 1, doi:10.1126/sciadv.1500391.

Breed M., Moore J., 2015. *Animal Behavior.* Academic Press, Massachusetts.

Brinklov S., Fenton M. B., Ratcliffe J. M., 2013. *Echolocation in oilbirds and swiftlets.* Front. Physiol. 4, doi:10.3389/fphys.2013.00123.

Brumm H., Naguib M., 2009. *Environmental acoustics and the evolution of bird song.* Adv. Study Behav. 40, 1-33.

Brumm H., Zollinger S. A., 2011. *The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research.* Behaviour 148, 1173-1198.

Burnham D. S. K., Bearder S. K., Cheyne S. M., Dunbar R. I. M., Macdonald D. W., 2012. *Predation by mammalian carnivores on nocturnal primates: is the lack of evidence support for the effectiveness of nocturnality as an antipredator strategy?* Int. J. Primatol. 83, 236-251.

Cariani P. A., 2001. *Specialist and generalist strategies in sensory evolution.* Artif. Life 7, 211-214.

Catania K., 2011. *The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain.* Philosoph. Transact. Royal Soc. London, Series B, Biol. Sci.s 366, 3016-3025.

Catania K. C., Remple M. S., 2002. *Somatosensory cortex dominated by the representation of teeth in the naked mole-rat brain.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 5692-5697.

Cronin T. W., Douglas R. H., 2014. *Seeing and doing: how vision shapes animal behaviour.* Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 369, doi:10.1098/rstb.2013.0030.

Cummings M. E., Endler J. A., 2018. *25 years of sensory drive: the evidence and its watery bias.* Curr. Zool. 64, 471-483.

Dangles O., Irschick D., Chittka L., Casas J., 2009. *Variability in sensory ecology: expanding the bridge between physiology and evolutionary biology.* Quart. Rev. Biol. 84, 51-74.

Doyle M. C., Snowden R., 2001. *Identification of visual stimuli is improved by accompanying auditory stimuli: the role of eye movements and sound location.* Perception 30, 795-810.

Erbe C., Reichmuth C., Cunningham K., Lucke K., Dolling R., 2016. *Communication masking in marine mammals: a review and research strategy.* Marine Pollut. Bull. 103, 15-38.

Forrest T. G., 1994. *From sender to receiver: propagation and environmental effect on acoustic signals.* Am. Zool. 34, 644-654.

Forsman K. A., Malmquist M. G., 1988. *Evidence for echolocation in the common shrew Sorex araneus.* J. Zool. 216, 655-662.

Fullard J. H., Jackson M. E., Jacobs D. S., Pavey C. R., Burwell C. J., 2008. *Surviving cave bats: auditory and behavioural defences in the australian noctuid moth, Speiredonia spectans.* J. Exp. Biol. 211, 3808-3815.

Fuller R. C., Endler J. A., 2018. *A perspective on sensory drive.* Curr. Zool. 64, 465-470.

Glaeser G., Paulus H. F., 2015. *Alternative senses.* [W:] *The Evolution of the Eye.* Glaeser G., Paulus H. F. (red.). Springer International Publishing, New York, 151-168.

Gleiss S., Kayser C., 2012. *Audio-visual detection benefits in the rat.* PLoS One 7, doi:10.1371/journal.pone.0045677.

Hagstrum J. T., 2013. *Atmospheric propagation modeling indicates homing pigeons use loft-specific infrasonic 'map' cues.* J. Exp. Biol. 216, 687-699.

Hall M. I., Kamilar J. M., Kirk E. C., 2012. *Eye shape and the nocturnal bottleneck of mammals.* Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci. 279, 4962-4968.

Hanke W., Dehnhardt G., 2013. *Sensory biology of aquatic mammals.* J. Comparat. Physiol. 199, 417-420.

Harmening W. M., Wagner H., 2011. *From optics to attention: visual perception in barn owls.* J. Comparat. Physiol.197, 1031-1042.

Hart P., Ibanez T., Paxton K. L., Tredinnick G., Sebastian-gonzalez E., Tanimoto-Johnson A., 2021. *Timing is everything: acoustic niche partitioning in two tropical wet forest bird communities.* Front. Ecol. Evol. 9, doi:10.3389/fevo.2021.753363.

HELFER B., OSIEJUK T. S., 2015. *It takes all kinds in acoustic communication: a new perspective on the song overlapping phenomenon.* Ethology 121, 315-326.

HETH G., TODRANK J., BEGALL S., KOCH R., ZILBIGER Y., NEVO E., BRAUDE S. H., BURDA H., 2002. *Odour-guided foraging: "blind" subterranean rodents do not search "blindly".* Behav. Ecol. Sociobiol. 52, 53-58.

HOFSTEDE H. M., GOERLITZ H. R., RATCLIFFE J. M., HOLDERIED M. W., SURLYKKE A., 2013. *The simple ears of noctuoid moths are tuned to the calls of their sympatric bat community.* J. Exp. Biol. 216, 3954-3962.

HUTMACHER F., 2019. *Why is there so much more research on vision than on any other sensory modality?* Front. Psychol. 10, doi:10.3389/fpsyg.2019.02246.

JEFFERY W. R., 2009. *Regressive evolution in Astyanax cavefish.* Ann. Rev. Genetics 43, 25-47.

JENSEN M. E., MOSS C. F., SURLYKKE A., 2005. *Echolocating bats can use acoustic landmarks for spatial orientation.* J. Exp. Biol. 208, 4399-4410.

JOHNSON N. A., LAHTI D. C., BLUMSTEIN D. T., 2012. *Combating the assumption of evolutionary progress: lessons from the decay and loss of traits.* Evol. Educat. Outreach 5, 128-138.

JONES G., HOLDERIED M. W., 2007. *Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution.* Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci. 274, 905-912.

JONES M. P., PIERCE K. E., WARD D., 2007. *Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey.* J. Exotic Pet Med. 16, 69-87.

KISHIDA T., THEWISSEN J. G. M., HAYAKAWA T., IMAI H., AGATA K., 2015. *Aquatic adaptation and the evolution of smell and taste in whales.* Zool. Lett. 1, doi: 10.1186/s40851-014-0002-z.

LEGANDRE F., MARTING P. R., COCROFT R. B., 2012. *Competitive masking of vibrational signals during mate searching in a treehopper.* Anim. Behav. 83, 361-368.

LUND R. D., LUND J. S., 1965. *The visual system of the mole, Talpa europaea.* Exp. Neurol. 13, 302-316.

MAKITA Y., 1962. *On the directional localization of sound in the stereophonic sound field.* EBU Rev. 73, 1536-1539.

MANABE K., SADR E. I, DOOLING R. J., 1998. *Control of vocal intensity in budgerigars (Melopsittacusundulatus): differential reinforcement of vocal intensity and the lombard effect.* J. Acoustic. Soc. Am. 103, 1190-1198.

MARSHALL K. L., LUMPKINS E. A., 2012. *The molecular basis of mechanosensory transduction.* Adv. Exp. Med. Biol. 739, 142-155.

MARTIN G. R., WILSON K-J., WILD J. M., PARSON S., KUBKE M. F., CORFIELD J., 2007. *Kiwi forego vision in the guidance of their nocturnal activities.* PLoS One 2, doi:10.1371/journal.pone.0000198.

MITKUS M., POTIER S., MARTIN G. R., DURIEZ O., KELBEER A., 2018. *Raptor Vision.* Oxford Press, Oxford.

MOGDANS J., 2019. *Sensory ecology of the fish lateral line system: morphological and physiological adaptations for the perception of hydrodynamic stimuli.* J. Fish Biol. 95, 53-72.

MOORE B. A., PAUL-MURPHY J. R., TENNYSON A. J. D., MURPHY C. J., 2017. *Blind free-living kiwi offer a unique window into the ecology and evolution of vertebrate vision.* BMC Biol. 15, doi:10.1186/s12915-017-0424-0.

NAGUIB M., 1995. *Auditory distance assessment of singing conspecifics in Carolina wrens: the role of reverberation and frequency-dependent attenuation.* Anim. Behav. 50, 1297-1307.

NAGUIB M., 1996. *Auditory distance estimation in song birds: implications, methodologies and perspectives.* Behav. Proc. 38, 163-168.

NAGUIB M., 1997a. *Ranging of songs in carolina wrens: effects of familiarity with the song type on use of different cues.* Behav. Ecol. Sociobiol. 40, 385-393.

NAGUIB M., 1997b. *Use of song amplitude for ranging in carolina wrens, Thryothorus ludovicianus.* Ethology 103, 723-731.

NAGUIB M., 2003. *Reverberation of rapid and slow trills: implications for signal adaptations to long range communication.* J. Acoust. Soc. Am. 133, 1749-1756.

NAGUIB M., WILEY R. H., 2001. *Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication.* Anim. Behav. 62, 825-837.

NELSON B. S., 2002. *Duplex auditory distance assessment in a small passerine bird (Pipilo erythrophthalmus).* Behav. Ecol. Sociobiol. 53, 42-50.

NEWTON I., 2007. *The Migration Ecology of Birds.* Academic Press, Massachusetts.

NILSSON D.-E., 2013. *Eye evolution and its functional basis.* Visual Neurosci. 30, 5-20.

OLLIVIER F. J., SAMUELSON D. A., BROOKS D. E., LEWIS P. A., KALLBERG M. E., KOMAROMY A. M., 2004. *Comparative morphology of the Tapetum Lucidum (among selected species).* Veter. Ophthalmol. 7, 11-22.

ORLOWSKI J., HARMENING W., WAGNER H., 2012. *Night vision in barn owls: visual acuity and contrast sensitivity under dark adaptation.* J. Vision 12, doi:10.1167/12.13.4.

OSIEJUK T. S., ŁOSAK K., CYGAN J. P., 2004. *Signal value of alternating and overlapping singing in the yellowhammer Emberiza citronella.* J. Ethol. 22, 55-61.

PARK T., FITZGERARD E. M. G., EVANS A. R., 2016. *Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales.* Biol. Lett. 12, doi:10.1098/rsbl.2016.0060.

PARKER A. R., 1998. *Colour in burgess shale animals and the effect of light on evolution in the cambrian.* Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci. 265, 967-972.

PORTER M. L., CRANDALL K. A., 2003. *Lost along the way: The significance of evolution in reverse.* Trends Ecol. Evol. 18, 541-547.

PORTIER S., DURIEZ O., CUNNINGHAM G. B., BONHOMME V., O'ROURKE C. O., FERNANDEZ-JURICIC E., i współaut. 2018. *Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors.* J. Exp. Biol. 221, doi: 10.1242/jeb.177295.

RĘK P., 2014. *Acoustic location of conspecifics in a nocturnal bird: the corncrake Crex crex.* Acta Ethologica 17, 31-35.

RĘK P., KWIATKOWSKA K., 2016. *Habitat complexity and the structure of vocalizations: a test of the acoustic adaptation hypothesis in three rail species (Rallidae).* Ibis 158, 416-427.

ROMERO A., 2009. *Cave Biology: Life in Darkness.* Cambridge University Press, Cambridge.

ROOTS C., 2006. *Nocturnal Animals.* Greenwood Press, London.

ROSSIER J., HAEBERLI C., SCHENK F., 2000. *Auditory cues support place navigation in rats when*

associated with a visual cue. Behav. Brain Res. 117, 209-214.

SANCHEZ L., OHDACHI S., KAWAHARA A., ECHENIQUE-DIAZ L. M., 2019. *Acoustic emissions of Sorex unguiculatus (Mammalia: Soricidae): assessing the echo-based orientation hypothesis.* Ecol. Evol. 9, 2629-2639.

SCHLOSSER G., 2002. *Development and evolution of lateral line placodes in amphibians – II. Evolutionary Diversification.* Zoology 105, 177-193.

SCHNITZLER H-U., MOSS C. F., DENZINGER A., 2003. *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats.* Trends Ecol. Evol. 18, 386-394.

SIEMERS B. M., SCHAUERMANN G., TURNI H., VON MERTEN S., 2009. *Why do shrews twitter? Communication or simple echo-based orientation.* Biol. Lett. 5, 593-596.

SLABBEKOORN H., BOUTON N., 2008. *Soundscape orientation: a new field in need of sound investigation.* Anim. Behav. 76, doi:10.1016/j.anbehav.2008.06.010.

SMITH C. U. M., 2008. *Biology of Sensory System.* John Wiley & Sons, New Jersey.

SOLOVEI I., KREYSING M., LANCTOT C., CREMER T., GUCK J., JOFFE B., 2009. *Nuclear architecture of rod photoreceptor cells adapts to vision in mammalian evolution.* Cell 137, 356-368.

SOUTAR A. R., FULLARD J. H., 2004. *Nocturnal anti-predator adaptations in eared and earless Nearctic Lepidoptera.* Behav. Ecol. 15, 1016-1022.

STANSBURY A., DEECKE V., GOTZ T., JANIK V. M., 2016. *Potential uses of anthropogenic noise as a source of information in animal sensory and communication systems.* Adv. Exp. Med. Biol. 875, 1105-1111.

STEVENS M., 2013. *Sensory Ecology, Behaviour, and Evolution.* Oxford University Press, Oxford.

TAKAHASHI T., 2010. *How the owl tracks its prey – II.* J. Exp. Biol. 213, 3399-3408.

THOMAS J. A., MOSS C. F., VATER M., 2002. *Echolocation in Bats and Dolphins.* University of Chicago Press, Chicago.

VELEZ A., GORDON N. M., BEE M. A., 2017. *The signal in noise: acoustic information for soundscape orientation in two north american tree frogs.* Behav. Ecol. 28, 844-853.

WARRANT E. J., 1999. *Seeing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation.* Vision Res. 39, 1611-1630.

WARRANT E. J., 2004. *Vision in the dimmest habitats on earth.* J. Comparat. Physiol. 190, 765-789.

WITTEN I. B., KNUDSEN P. F., KNUDSEN E. I., 2010. *A dominance hierarchy of auditory spatial cues in barn owls.* PLoS One 5, doi:10.1371/journal.pone.0010396.

ZHOU Y., RADFORD A. N., MAGRATH R. D., 2019. *Why does noise reduce response to alarm calls? Experimental assessment of masking, distraction and greater vigilance in wild birds.* Funct. Ecol. 33, 1280-1289.

KOSMOS Vol. 71, 4, 427-433, 2022

KATARZYNA KWIATKOWSKA

Department of Behavioural Ecology, Institute of Environmental Biology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University, Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań, E-mail: cath_tepes@onet.eu

SPATIAL ORIENTATION OF ANIMALS – THE NEED FOR RESEARCH ON THE USE OF SOUNDS IN CONDITIONS OF LIMITED VISIBILITY

Summary

All organisms need to orientate themselves in the dark from time to time, but not all have developed specific adaptations to do so. In conditions of limited visibility, hearing becomes the dominant orientation sense in animals without specialized eyesight. Owls and species that use echolocation are known for their excellent hearing, but apart from these examples, the mechanisms of locate one's own and other objects using sounds are still poorly studied. Animals can locate a sound source based on its acoustic parameters, such as amplitude, accumulation of reverberations and frequency-dependent attenuation or more active methods like triangulation. Meanwhile, spatial orientation using sounds may be based on acoustic landmarks or an echo-orientation mechanism. Research on the reception, processing and use of acoustic signals to locate one's own location and other objects in space would deepen our knowledge about behavioural adaptations to living in conditions of limited visibility.

Keywords: acoustic signals, limited visibility, spatial orientation