



אקולוגיה וברירה זויגית אצל השלדג לבן־החזה: מין מקומי ייחודי שלא נחקר

דנה סלע־קליין¹ | יזהר לבנר² | יוני וורטמן³

- | | |
|---|---|
| מוקד מחקרים החולה, החוג לביוטכנולוגיה, המכללה האקדמית תל־חי | 1 |
| המעבדה לעיבוד אותות, החוג למדעי המחשב, המכללה האקדמית תל־חי | 2 |
| מוקד מחקרים החולה, החוג למדעי החי, המכללה האקדמית תל־חי | 3 |
- vortmany@gmail.com

תקציר

רפרטואר קולי רחב המורכב לפחות מ־13 סוגי קולות שונים, בעלי אפיון זויגי, התנהגותי ועונתי. נוסף על כך, נמצא כי אצל השלדג לבן־החזה קיימת דו־צורתיות זויגית המתבטאת בהבדלים בהפקת הקולות ובביטוי של צבע הנצות: הזכרים בעלי גוון כחול רווי יותר ובעלי גוון חום כהה יותר ביחס לנקבות. יתר על כן, נמצא כי תכונות אלה, של שירה וצבע, מנבאות את הצלחת הרבייה בצורה מובהקת: זכרים בעלי קצב הברות גבוה בשירת long trill נטו להיות בעלי מספר ביצים גדול יותר בתטולה בקינם, וזכרים בעלי גוון כחול יותר או בעלי צבע חום כהה יותר נטו גם הם להיות בעלי הצלחת רבייה גבוהה יותר.

הברירה הזויגית היא כוח מניע להיווצרות מגוון תכונות מוחצנות בעולם החי. אותות סקסואליים (sexual signals), כלומר, אותות המשפיעים על תהליכי בחירת בן הזוג ועברו התאמות בהתאם לכך, הם גורם משמעותי ביצירת המגוון העשיר הנגלה לעינינו בטבע. אותות סקסואליים יכולים להיות קוליים, חזותיים או התנהגותיים, והם מאופיינים בדו־צורתיות זויגית וביכולתם לנבא את הצלחת הרבייה. שלדג לבן־חזה הוא מין יציב ונפוץ מאוד בישראל, המתאפיין בצבעים עזים ובשירה חזקה ומגוונת. באופן מפתיע, על אף תכונות בולטות אלה והיותו טורף כוללן (generalist), קיים מידע מחקרי מועט על אקולוגיית המין. במחקר זה בחנו את אקולוגיית הרבייה של השלדג לבן־החזה, את קיומה של דו־צורתיות זויגית בדגש על שירה וצבע, ואת תפקיד השירה והצבע כאותות סקסואליים במין זה. לצורך כך, במהלך שתי עונות קינון בשנים 2016–2017 ביצענו מעקב, ניטור ודגימה של 52 קינים פעילים של שלדג לבן־חזה באזור אגמון החולה. ממצאי המחקר האקוסטי הראו כי לשלדג לבן־החזה קיים

מילות מפתח

אבולוציה, אותות סקסואליים, דו־צורתיות זויגית, הצלחת רבייה

רקע

של ציפורים (Gil and Gahr, 2002). המגוון התפקודי של קולות הציפורים מסמן כי ניתן לקבל מידע רב על התנהגותן באמצעות חקר התקשורת הקולית שלהן. עם זאת, ציפורים שאינן משתייכות לסדרת ציפורי השיר (non-passerine), כדוגמת השלדג לבן־החזה (סדרת הכחלאים), לרוב אינן מאופיינות בשירה ארוכה, וניתן לראות אצלן שימוש בקולות קצרים ופשוטים במגוון של הקשרים התנהגותיים (Khan and Qureshi, 2017). בהשוואה לציפורי שיר, שהתנהגותן התקשורתית מתוארת היטב בספרות, מערכת התקשורת מבוססת הקולות אצל ציפורים מכל הסדרות שאינן ציפורי שיר זוכה לתשומת לב פחותה יחסית בתחום הביוראקוסטיקה (Grievess et al., 2015).

צבע הנוצות ותפקידו כאות סקסואלי

העופות הם בעלי החוליות היבשתיים המציגים את מגוון הצבעים הגדול ביותר בתחום הנראה לבני האדם (Stoddard and Prum, 2011). לצבעי הנוצות של העופות תפקודי איתות רבים ושונים, בין אם בתקשורת הבין־מינית, כצבעי הסוואה ואזהרה, ובין אם בתקשורת התוך־מינית, כאות חברתי או במשיכת בני זוג (יום טוב, 2014; Hill and McGraw, 2006; Stoddard and Prum, 2011). בעוד תפקיד צבעי הנוצות נחקר רבות אצל מגוון מיני עופות, הכוחות האבולוציוניים המשמרים את הצבעים הבולטים במין שלדג לבן־חזה לא נחקרו מעולם.

שלדג לבן־חזה בישראל

שלדג לבן־חזה הוא טורף כוללן (generalist), יציב (שאינו נודד) ונפוץ מאוד בישראל, בעל תפקיד אקולוגי חשוב (ענבר, 1996). למין תפוצה אוריינטלית רחבה, ולאורך השנים קיימת מגמת התרחבות בגודל אוכלוסיית המין ובתפוצתו, יחד עם התרחבות התיישבות האדם ושטחי החקלאות (del Hoyo and Collar, 2014). מגמה עולמית זו של התרחבות נכונה גם עבור האוכלוסייה בישראל (Tristram, 1866). עם זאת, המין מעולם לא נחקר באופן אקדמי בישראל, ומעטים המחקרים שנעשו עליו בעולם. נוסף על כך, השלדג לבן־חזה מתאפיין באותות בולטים – של צבעים עזים ושירה חזקה ומגוונת – המרמזים על תפקיד בהעברת מסר לבני מינו, ייתכן שבתהליך של ברירה זוויתית. עד כה לא תואר תפקיד השירה וצבעי הנוצות בחיזור או כאות כלשהו במין זה.

שיטות וחומרים

אוכלוסיית המחקר

המחקר בוצע על אוכלוסיית תת־המין שלדג לבן־חזה הקיימת בשטחי אגמון החולה ובשטחי החקלאות המקיפים

אחת השאלות המרכזיות העומדות בבסיס המחקר בביוֹלוגיה האבולוציונית, קשורה לשאלה מה הם הכוחות המניעים את האבולוציה של אותות סקסואליים משוכללים (sexual signals) ואת העדפתם על ידי הנקבות (Darwin, 1871; Andersson, 1994). אותות סקסואליים הם תכונות נבררות (משתמרות במהלך האבולוציה) המשפיעות על תהליכי בחירת בני זוג, והן יכולות להיות קוליות, חזותיות או התנהגותיות. באופן מפתיע, נמצא שהתכונות הללו פוגעות בשרידות הפרט הנושא אותן, עובדה שהעלתה קושי בהבנת ההשתמרות שלהן בתהליכים של ברירה טבעית (Darwin, 1859). מספר שנים מאוחר יותר העלה דרווין עצמו את הרעיון כי התכונות האלה אכן פוגעות בשרידות הפרט, אך השתמרותן קשורה לשיפור הצלחת הרבייה (Darwin, 1871). פיתוח התאוריה הזו הביא, בין היתר, להתבססות מספר תאוריות, המנסות להסביר מהם הכוחות המניעים את ההתפתחות וההשתמרות של האותות הסקסואליים, והבולטות שבהן הן 'עקרון ההכבדה' של אמוץ זהבי (Zahavi, 1975) ו'עקרון כדור השלג' של פישר (Fisher, 1930). ללא כל תלות במנגנון המסביר את השתמרות האות, אנו מצפים כי האותות יתאפיינו בדו־צורתיות זוויתית, בקיום מתאם חיובי עם מדדי הצלחת רבייה ובניבוי דפוסיים של בחירת בני זוג (Andersson, 1994; Vortman et al., 2011). בשנים האחרונות יותר ויותר מחקרים מצביעים על כך שנקבות מבססות את הבחירה הזוויתית שלהן על ריבוי אותות סקסואליים מסוגים שונים (Candolin, 2003; Vortman et al., 2013). השלדג לבן־חזה (*Halcyon smyrnensis*) מתאפיין הן בצבעים עזים הן בהפקת שירה קולנית ומגוונת, עובדה המרמזת על כך שהשירה והצבע עשויים לשמש אותות סקסואליים, ועל כן התמקדנו במחקר זה בתפקיד הקוליות והצבע כאותות סקסואליים אצל שלדג לבן־חזה.

שירת ציפורים ותפקידה כאות סקסואלי

קולות ציפורים הם אותות עשירים מבחינה תפקודית, ומשמשים במגוון רחב של הקשרים התנהגותיים, כגון מאבקים טריטוריאליים (Baker, 2004), חיזור (Warrington et al., 2014), תקשורת בין הורים וצאצאים (Lefevre et al., 1998), תקשורת עם שכנים (Radford, 2005), שיחור לטרף, האכלה (Evans and Evans, 2007), שיוך לקבוצה וזיהוי פרטים (Keen et al., 2013). חשיבות שירת הזכר אצל ציפורים מתבטאת בשני מישורים עיקריים: אטרקטיביות במציאת זיווג והגנה טריטוריאליית אל מול זכרים אחרים, ועל כן היא בעלת קשר הדוק לברירה הזוויתית (Catchpole and Slater, 1995; Gil and Gahr, 2002). בהתאם לכך, שירת הציפורים נמצאה כמנבאת הצלחת רבייה אצל מגוון גדול

צולם פעמיים כדי לתקן את הבדלי החשיפה לאור. הצילומים נעשו בסביבה עם חשיפה מופחתת לאור כדי לאפשר להבזק המובנה של המצלמה להיות מקור האור העיקרי. הפרט שצולם הונח על משטח רקע אפור 18%, ובכל חשיפה הונח לצידו כרטיס איזון לבן (Vortman et al., 2011). ב. דגימת נוצות מארבעה אזורים – נוצות לבנות מהחזה, חומות מהבטן, כחול-טורקיז מהסוככות בגב העליון וכחולות מהגב התחתון נדגמו מכל פרט, והונחו על כרטיס אינדקס לבן ששימש לניתוח הצבע בספקטרומטר.

תצפיות והקלטות

הקלטת הקולות התבצעה לאורך כל השנה. סימון הפרטים בטבעות צבעוניות אמור לאפשר לנו לזהות את הפרט המוקלט ולבצע שיוך לקן, אך תנוחת העמידה של השלדג לבן-החזה (איורים 1א, 1ב) לא אפשרה זיהוי אינדיווידואלי של הפרטים המוקלטים שתועדו בעונת הקינון הראשונה (2016). מאחר שהרגליים מכוסות ושורש הרגל (tarsus) מוסתר, גם שעות רבות של הקלטה ותצפיות לא אפשרו זאת. פריצת הדרך הגיעה עם ההבחנה כי עמידה של הפרט על משטח ישר (איורים 1ג, 1ד) משנה את מנח גופו, וגורמת לעמידה מתוחה ולחשיפה ברורה של שורש הרגל, בניגוד לעמידה על כבל, מקל או ענף, המאפשרת מנח גוף מכוסה והסתרה של הטבעת. שינוי עמדות הנחיתה בהתאם לכך אפשר את זיהוי טבעות השלדגים ממרחק או בצילום, ובהמשך גם קישור בין נתוני הפרט, נתוני השירה ונתוני הקינון שלו. נוסף על כך, נערך סקר אקוסטי עקבי של תיעוד קולות השלדג שהושמעו ברחבי שטח המחקר. ההקלטות נעשו באמצעות מכשיר הקלטה דיגיטלי (Marantz PMD661MKII) תוך שימוש במיקרופון כיווני (Sennheizer ME67 long shotgun). כל ההקלטות נדגמו בקצב דגימה של 44,100 דגימות לשנייה ונשמרו בפורמט קובץ wav.

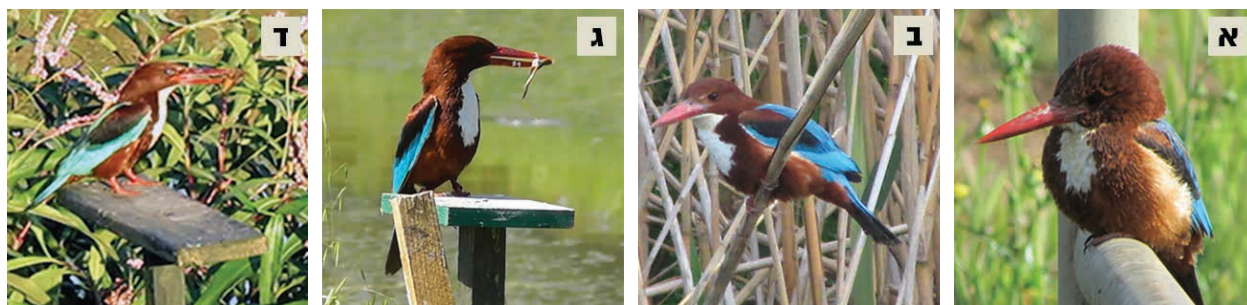
אותו. בשתי עונות הקינון של המחקר (2016–2017) בוצע מעקב אחר 52 קינים פעילים של מין זה.

עבודת שדה

המחקר נערך בסביבת פארק אגמון החולה (N35°36';E33°06') בתחום המשתרע על כ-20 קמ"ר ומכיל בתוכו מרחבים פתוחים לצד שטחי חקלאות מעובדים ומתחמי תיירות. בשלב הראשון בוצע ניטור יום-יומי של שטח המחקר לצורך מיפוי אזורי קינון וטריטוריות פוטנציאליות. מאמצי המיפוי והתצפיות אפשרו מעקב אחר בניית הקן, מיפוי מדויק של קינים פעילים ושל נתיבי תעופה אופייניים לכל קן. בסביבת כל קן ועל בסיס נתיבי התעופה שנלמדו, נעשתה לכידה של פרטים. כל פרט נדגם (דגימת נוצות ודגימת דם), צולם, סומן והותקן עליו משדר. הפרט טובע בטבעת תקנית וממוספרת, שהוצמד אליה שבב זיהוי פסיבי RFID12 מ"מ. כדי לזהות את הפרט בשטח צופו טבעת המתכת והשבב בסרט צבעוני דביק, והרגל השנייה טובעה בטבעת דגל צבעונית (INTERREX - Coloured leg flag) הותקנו משדרי ATLAS במשקל 3–3.4 גרם, המשדרים אותם בהפרשים של 4 שניות (Toledo et al., 2014). הצמדת המשדר נעשתה באחת משתי שיטות: הדבקה לגב בדבק כירורגי (Permatype) או חיבור רתמת-רגל על גב השלדג (Naef-Daenzer leg-loop) (Naef-daenzer, 2007).

מידות מורפולוגיות ודגימות

הפרטים שנלכדו נשקלו, ונמדדו אורך הכנף, הזנב והמקור שלהם. מכל פרט שנלכד נלקחה דגימת דם מווריד הכנף, והיא הוכנסה למבחנה המכילה 1 מ"ל בופר עם 2% SDS (Sodium dodecyl sulfates) (White and Densmore, 1992). איסוף מדדי הצבע נעשה בשתי שיטות: א. צילום נוצות – כל פרט צולם במספר אזורים נבחרים, וכל אזור



איור 1

חשיפת רגלי שלדג לבן-החזה בעמדות השונות

א, ב: שורש הרגל של השלדג לבן-החזה מוסתר כאשר הוא עומד על גוף צר כדוגמת ענף, דבר המקשה על זיהוי הפרט.
 ג, ד: עמדות נחיתה שטוחות, שהותקנו לקראת עונת הקינון השנייה (2017), מאפשרות את חשיפת טבעות הרגליים וזיהוי הפרט.
 (צילום: דנה סלע-קליין, מצלמת מחקר).

שיטות מולקולריות

הפקת DNA גנומי מדגימות הדם נעשתה באמצעות הפקת DNA Genaid Blood/Tissue DNA kit. לצורך זיהוי זויג ביצענו הגברת מקטעים ספציפיים מהגן, chromo-helicase-DNA-binding (CHD-Z, CHD-W) לזיהוי זויג. לצורך כך השתמשנו בסט פריימרים P2/P8, בהתאם לכרוטוקול של Griffiths ושות' (1998).

ניתוח אקוסטי

מתוך ההקלטות שבוצעו בשתי עונות הקינן 2016–2017, נגזרו ותויגו מקטעי הקולות בעלי האיכות הגבוהה. גזירת המקטעים נעשתה בתוכנת Audacity (Mazzoni and Dannenbergand, 2014) ועבור כל מקטע צוינו סוג הקול, מיקום ההקלטה או שיוך לקן, התנהגות הפרט, מספר הטבעת שלו (אם התאפשר זיהוי) ושלב הרבייה שלו. ניתוח אקוסטי וכמותי של מקטעי קולות השלדג נעשה באמצעות תוכנת Avisoft SASLab Pro (Avisoft SASLab Pro) (Specht, 2004).

בניית רפרטואר קולות

תיאור הרפרטואר הקולי של השלדג לבן־החזה נעשה בשתי גישות: בתחילה כל קטע קול תויג קטגוריאלית על פי שמיעת החוקר בשטח. בהמשך ביצענו ויזואליזציה באמצעות אלגוריתם t-SNE (t-distribution Stochastic Neighbor Embedding) (van der Maaten and Hinton, 2015).

2008), כדי לבדוק אם ניתן להבחין בין הקולות בצורה כמותית, בהתבסס על הפרמטרים האקוסטיים המאפיינים אותם, ואם האשכולות של הקולות השונים המתקבלים באופן אובייקטיבי מהאלגוריתם וההמחשה שלהם על מפה דו־ממדית מאמתים את חלוקת הקולות לקטגוריות על בסיס השמיעה האנושית.

ניתוח צבע

השלדג לבן־החזה נושא נוצות כחולות (כחול וטורקיז), חומות ולבנות. נוצות כחולות, באופן ספציפי, עשויות להחזיר אור גם בטווח ה־UV של הספקטרום. כדי לאפיין באופן כמותי את צבע הנוצות השתמשנו בשתי גישות משלימות: ספקטרומטר 200–1100nm (Flame-S, Ocean Optics) וצילום דיגיטלי באמצעות Canon EOS 1200D. הצילום הדיגיטלי אומנם מאפשר מדידת צבע משטחים גדולים ומורכבים במקומות שאי אפשר לדגום (למשל מהמקור) או שנעדיף לא לדגום (למשל מנוצות התעופה), אך הוא חסר רגישות לטווחי ה־UV של הספקטרום, מדויק פחות ומושפע מתנאי התאורה הסביבתיים. מאחר שכך, נוסף על צילום של כל פרט נלקחה גם דגימת נוצות (מדידות מורפולוגיות ודגימה לעיל) לצורך מדידת ההחזרה, כולל בטווח ה־UV של הספקטרום (300–390nm). חשוב להדגיש כי כדי לא לפגוע בכשירות הפרט, נדגמו רק נוצות צורה ולא נוצות תעופה או נוצות זנב. באמצעות תוכנת Hirundo (Vortman et al., 2011) נערך תַקנן לאיזון צבע של כל צילום, והחזרת ה־RGB

P	df	F	שגיאת תקן (SE)	ממוצע	n	זויג	תכונה
0.0182	65	5.869	0.885	96.96 101.24	43 25	זכרים נקבות	משקל (גרם)
0.1575	73.56	2.093	0.308	124.87 125.73	45 31	זכרים נקבות	כנף (מ"מ)
0.1344	72.14	2.293	0.349	89.35 90.42	45 30	זכרים נקבות	זנב (מ"מ)
0.6308	71.55	0.233	0.289	71.97 71.7	44 30	זכרים נקבות	אורך מקור (מ"מ)
0.9375	71.05	0.006	0.081	16.08 16.09	43 31	זכרים נקבות	רוחב מקור (מ"מ)

טבלה 1

דו־צורתיות זויגית במדדי הגוף של שלדג לבן־החזה

ארבעה חודשים, מתהליך החיזור ועד סיום הטיפול ההורי מחוץ לקן. באמצעות ניטור תכוף של הקינים עקבנו אחר אקולוגיית הרבייה של השלדג לבן-החזה במשך שנתיים רצופות (2016–2017). בעונת הקינון 2016 נטרו 26 קינים פעילים, מתוכם 24 הגיעו לשלב בקיעה (92.3%), ו-23 הגיעו לשלב פריחה (88.5%). בעונת הקינון 2017 נטרו 26 קינים פעילים, מתוכם 22 הגיעו לשלב בקיעה (84.6%), ו-20 הגיעו לשלב פריחה (76.9%). בהתבסס על סקרים אלה אנו מתארים כאן את מאפייני הרבייה של אוכלוסייה זו (טבלה 2). לכל אחד מהזוגות באתר המחקר שלנו הייתה תטולה אחת בלבד בעונת הרבייה.

פרטואר קולות

במהלך ניתוח הקולות, באמצעות ספקטרוגרמות ושמיעה, הצלחנו להבחין ב-13 קולות שונים של השלדג לבן-החזה (איור 2). כדי לתקף את החלוקה לקולות, שנעשתה על סמך הקשבה ותצפית, נערכה בחינה אובייקטיבית של הפרדת הקולות באמצעות אלגוריתם אוטומטי t-SNE (t-distribution Stochastic Neighbor Embedding, van der Maaten and Hinton, 2008) בהתבסס על נתוני הניתוח הספקטריים. השימוש בשיטת t-SNE הראה סיווג והפרדה של הקולות באופן דומה להגדרתם על בסיס שמיעתי. בעוד ש־long trill (רֶטט ארוך) הוא קול מובדל באופן מובהק משאר הקולות, בין הקולות rattle ('להג צורמני') ו־alert ('אזהרה') קיימת לעיתים חפיפה והם פחות מובחנים זה מזה. בחינת שכיחות השמעת הקולות הראתה כי שלושת הקולות הללו היו המושמעים ביותר, והם מהווים כ-70% מסך הקולות שנספרו. יתר על כן, שיאי שכיחות השמעת קולות של long trill נמצאו בהתאמה לשלבים שונים בעונת הרבייה: עם מספר הקינים הנמצאים בשלב החיזור (שלב זה כולל את ההתכנסות לטריטוריות, בניית הקן וההזדווגות) ($R=0.434$, $n=42$, $P<0.004$), עם מספר הקינים שהביצים בהם בקעו והגוזלים נמצאים בשלב הטיפול ההורי בקן ($R=0.469$, $n=42$, $P<0.002$), ועם מספר הקינים שהגוזלים בהם פרחו ונמצאים בשלב הטיפול ההורי מחוץ לקן ($R=0.465$, $n=42$, $P<0.002$). כלומר, בעונת הקינון נשמעו שירות long trill בשכיחות רבה יותר מאשר בשאר עונות השנה.

דו־צורתיות זוויתית בקולות

התעמקות נוספת וממוקדת בקולות השכיחים של השלדג לבן-החזה בדקה את שכיחות השמעת הקולות long trill ו־rattle על ידי הזכרים והנקבות. לשם כך השתמשנו רק בקולות מוקלטים שהצלחנו לשייכם לפרטים מזהים (באמצעות שילוב הצבעים בטבעות הרגל). מתוך 31 הקלטות long trill עם זיהוי של הפרט המבצע, 28 הופקו על ידי זכרים ו־3 הופקו על ידי נקבות; נראה כי זכרים נוטים

של כל אזור שנבחן נרשמה. החזרת האור נמדדה באחוזים והומרה למדדי גוון, רוויה ובהירות (Hue, Saturation, Brightness) בעזרת PAVO Package בתוכנת R (Maia et al., 2013). המרת נתוני ההחזרה למדדי גוון הייתה שונה עבור צבעים שונים: עבור גוון הבטן החומה השתמשנו ב־Hue3 (חצי מההחזרה בתחום שבין 600–730 ננומטר) ואילו עבור הנוצות בעלות הגוון הכחול השתמשנו בפונקציה Hue1 (אורך הגל בשיא ההחזרה).

תוצאות

לכידות ומורפולוגיה

במהלך עונות הקינון 2016–2017 נלכדו 90 פרטים בוגרים ו־142 גוזלים. ניתוח מדדים מורפולוגיים התבסס על אוכלוסיית השלדגים הבוגרים שנדגמה, תוך הסרת לכידות חוזרות באותה העונה, מדידות שגויות או חריגות ונקבות במועד סמוך להטלה ($n=78$). נמצא מתאם בין חלק מהתכונות המורפולוגיות לתכונות מורפולוגיות אחרות: משקל ואורך הכנף ($R=0.29$, $n=70$, $P=0.014$), משקל ואורך הזנב ($R=0.36$, $n=70$, $P=0.002$), וגם אורך הזנב ואורך הכנף ($R=0.63$, $n=77$, $P<0.0001$). עם זאת, לא נמצא מתאם בין אף אחת מתכונות אלה לאורך המקור ($R<0.22$, $P=n.s.$), בעוד שיש מתאם בין אורך המקור ורוחב המקור ($R=0.29$, $n=76$, $P=0.01$).

דו־צורתיות זוויתית במדדי הגוף

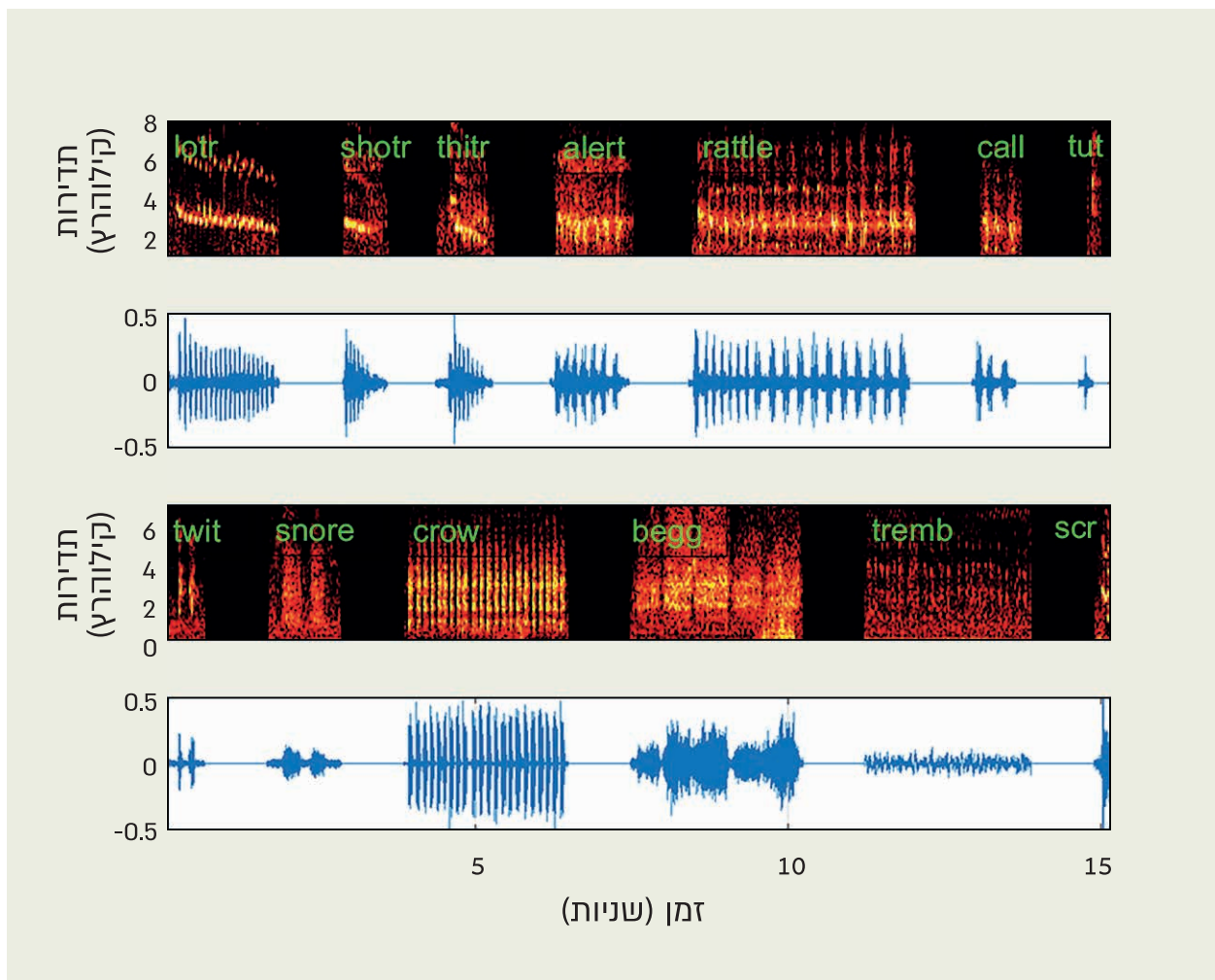
בדיקה נוספת של הממצאים המורפולוגיים בחנה אם התכונות האלה מציגות דו־צורתיות זוויתית, כלומר אם הביטוי שלהן שונה אצל זכרים ונקבות. מכל התכונות שהוזכרו לעיל, המשקל היה התכונה היחידה שהפגינה דו־צורתיות זוויתית משמעותית, מאחר שנקבות שקלו באופן מובהק יותר מזכרים. כדי לוודא שהבדלי המשקל אינם מוטים מנשיאת ביצה בצינור הביצים, הוצאנו מניתוח המשקל את נתוני כל הנקבות שהיו במהלך ההטלה או ממש לפנייה. גם לאחר הסרתם, הדו־צורתיות במשקל נותרת משמעותית (טבלה 1). יתר על כן, הבדלים בין הזוויגים באורך הכנף ובאורך הזנב מראים מגמה דומה (נקבות נוטות להיות גדולות יותר), אם כי השוני בין הזוויגים אינו מובהק (טבלה 1). בעקבות הממצאים בדקנו אם גם הגוזלים שבקן (בגילי 17–23 יום) מראים הבדלי משקל בין הזוויגים. מצאנו כי גוזלי הנקבות והזכרים מציגים מגמה דומה (נקבה: $n_f=56$, ממוצע \pm שגיאת תקן $=101.03\pm 0.92$; זכר: $n_m=46$, ממוצע \pm שגיאת תקן $=96.53\pm 1.27$; $F_{1,77}=3.21$, $P=0.077$; $\#nest_{random}=33$).

אקולוגיית הרבייה של השלדג לבן-החזה באגמון החולה
עונת הקינון של השלדג לבן-החזה נמשכת שלושה עד

סטיית תקן (SD)	ממוצע	טווח	n	שנה	
0.75	4.96	6-3	24	2016	גודל
0.79	5.04	6-4	25	2017	תטולה
0.42	23	24-22	24	2016	זמן דגירה (ימים)
1.04	26.24	28-24	21	2017	
1.18	23.69	26-22	13	2016	גיל פריחה (ימים)
1.39	22.85	27-22	30	2017	

טבלה 2

אקולוגיית הרבייה של השלדג לבן-החזה באגמון החולה



איור 2

רפרטואר הקולות של השלדג לבן-החזה

סוגי קולות שונים אשר זהו אצל השלדג לבן-החזה: Long trill (lotr), Short trill (short), Thin trill (thitr), Alert, Rattle, Call, Tut, Twittering (twit), Snore, Crowing (crow), Begging (begg), Trembling (tremb), Scream (scr).

באזורים הכחולים של השלדג לבן-החזה לזכרים יש נוצות כחולות רוויות (saturated) ובהירות יותר באופן מובהק מאשר לנקבות. ניתוחי נוצות הגב העליון והתחתון הציגו תוצאות דומות כאשר נותחו באמצעות ספקטרומטר בעל רגישות לתחום ה-UV, וכאשר נותחו באמצעות צילום דיגיטלי (צילום דיגיטלי: $t=5.19$, $n_m=27$, $n_f=25$, $P<0.0001$, איור 3א, ניתוח ספקטרומטר: $F_{1,71.54}=5.31$, $n_m=44$, $n_f=30$, $P=0.0241$). יתר על כן, גם כאשר מנתחים את כל האזורים הכחולים, כולל אברות היד (באמצעות צילום דיגיטלי), הזכרים כחולים יותר מהנקבות ($F_{1,15}=3.9$, $n_m=8$, $n_f=10$, $P=0.066$). גם בצבע החום של הנוצות קיימת דו־צורתיות זוויגית. הצבע החום של נוצות הבטן אצל הזכרים כהה ורווי יותר באופן מובהק ביחס לנקבות. תוצאות דומות התקבלו בשימוש בשתי שיטות ניתוח הצבע (צילום דיגיטלי: ניתוח ספקטרומטר: $F_{1,68}=7.035$, $n_m=42$, $n_f=29$, $P=0.009$).

שירה וצבע כמנבאי הצלחת רבייה

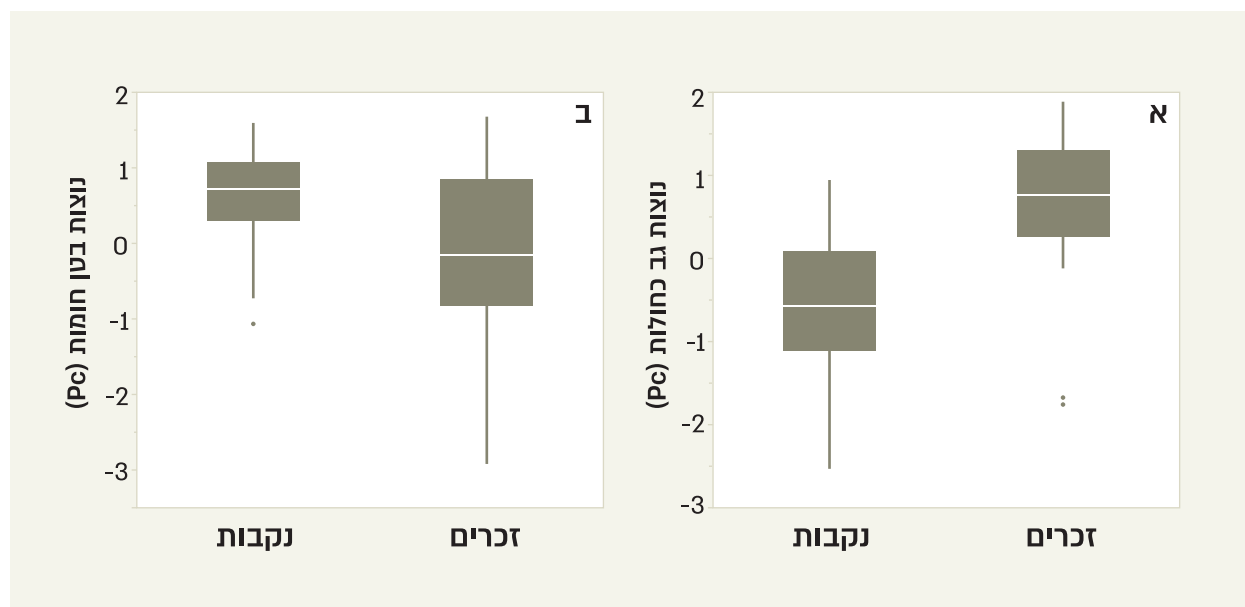
צבעי נוצות השלדג, כמו גם קול long trill, מציגים דו־צורתיות זוויגית. בהתאם לכך, בדקנו אם יש מתאם בין התכונות האלה למדדי הצלחת הרבייה של הזכרים ושל הנקבות.

במספר גדול של פרמטרים אקוסטיים שונים בשירת long trill קיים מתאם בין פרמטרים מבניים לספקטריים.

יותר להשמיע long trill ($P<0.0001$), בהנחת התפלגות בינומית של 0.5). מתוך 7 קריאות מזהות של הקול rattle, 5 הופקו על ידי נקבות ו-2 הופקו על ידי זכרים ($P=0.164$). בהנחת התפלגות בינומית של 0.5). בהמשך לכך, נבחנו הבדלים במאפייני השירה בין הזוויגים, מתוך ההקלטות שאפשרו ניתוח אקוסטי. מאחר שמספר הנקבות המזהות שתועדו מבצעות שירת long trill היה נמוך ($n=3$) אל מול מספר הזכרים שתועדו וזהו ($n=21$), ברוב המאפיינים היה קושי באיתור הבדלים מובהקים בין מאפייני שירת הזכרים והנקבות. עם זאת, נמצא שנקבות מבצעות שירת long trill בקצב איטי יותר באופן מובהק (נקבות: $n_f=3$, ממוצע \pm שגיאת תקן $=13.3\pm 0.19$; זכרים: $n_m=21$, ממוצע \pm שגיאת תקן $=14.3\pm 0.19$, $p<0.026$ Wilcoxon Rank test).

דו־צורתיות זוויגית בצבע

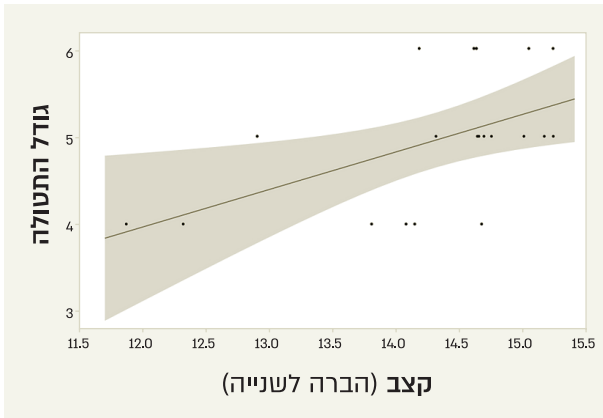
בבחינת תחומי החזרת האור בשלושה אזורי צבע, נמצא כי הצבע הטורקיז מסוככות הגב העליון (מוגדר אזור מס' 9) מראה החזרה בתחום ה-UV (320–400nm) ובתחום הנראה (400–450nm). נוצות הגב התחתון הכחולות (מוגדר אזור מס' 10) גם הן מראות החזרה בתחום ה-UV, אך שיא ההחזרה נמצא בגבולות התחום הנראה (400–450nm). נוצות הבטן החומות מראות החזרה בתחום הנראה (450–750nm) ואף מעבר לגבולות התחום הנראה (750nm).



איור 3

דו־צורתיות זוויגית בצבע הכחול והחום של נוצות השלדג לבן-החזה

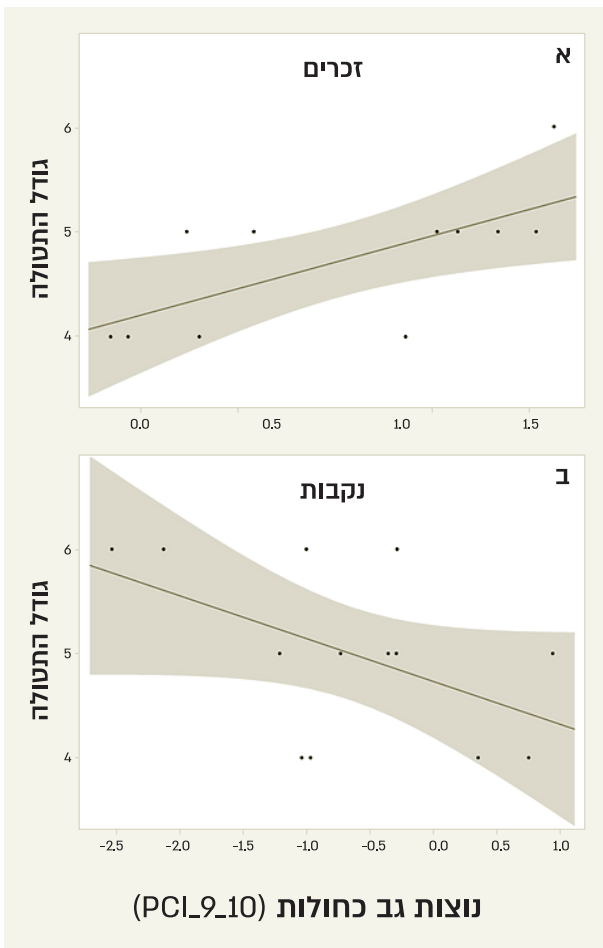
בניתוח הצילום הדיגיטלי נמצא כי קיימת דו־צורתיות זוויגית מובהקת הן בצבע הכחול הן בצבע החום של הנוצות: א. בגוונים הכחולים (הכחול והטורקיז) ערכים גבוהים מעידים על צבע כחלחל ובהיר יותר. ב. בצבע החום ערכים נמוכים יותר מעידים על חום כהה ורווי יותר. מגמות זהות נמצאו גם בניתוח ההחזרה בספקטרומטר.



איור 4

קצב שירת long trill כמנבא הצלחת רבייה

קשר בין קצב ההברות בשירת long trill אצל הזכרים למספר הביצים בקן



איור 5

קשר בין הצבע הכחול של נוצות השלדג לבן־החזה לגודל התטולה

קשר בין הצבע הכחול של נוצות הגב התחתון (מס' 10) והצבע הטורקיז בסוככות בגב העליון (מס' 9) לגודל התטולה אצל א. זכרים, ב. נקבות.

באמצעות קריטריון Akaike בחרנו את מודל הפרמטרים של long trill, המנבאים הצלחה רבייה, עם ציון AICc הנמוך ביותר. שילוב של קצב גבוה עם רוחב פס גדול נמצא כמנבא המובהק ביותר של גודל התטולה, ובעל ציון AICc הנמוך ביותר ($F_{1,17}=6.35, P<0.008$). (איור 4).

נוסף על כך, בדקנו אם צבע הנוצות מנבא את הצלחת הרבייה. נמצא מתאם חיובי מובהק בין הצבע הכחול של הזכרים לגודל התטולה, ולזכרים בעלי צבע כחול רווי ובהיר יותר נמצא שיש יותר ביצים בקן ($r_s=0.739, n=11, P=0.009$), מגמה הפוכה, אם כי לא מובהקת, נמצאה אצל הנקבות. לנקבות בעלות צבע כחול רווי יותר יש מספר ביצים קטן יותר בקן ($r_s=-0.39, n=13, P=0.18$). ובבחינה נפרדת של הצבע הכחול בנוצות הגב התחתון נמצא מתאם מובהק בינו לבין מספר ביצים קטן יותר בקן ($r_s=-0.68, n=13, P=0.01$).

מאידך גיסא, מגמה שלילית, אם כי לא מובהקת, נמצאה בין הצבע החום של נוצות הבטן אצל זכרים, כאשר לזכרים חומים יותר, יש מספר ביצים גדול יותר בקן ($r_s=-0.4, n=12, P=0.19$). הצבע החום אצל הנקבות לא נמצא בהתאמה מובהקת עם גודל התטולה ($r_s=0.05, n=13, P=0.865$). לא נמצא מתאם בין תאריך ההטלה לגודל התטולה, ככל הנראה בשל היות המין מקומי ויציב. נמצא מתאם בין צבע הנוצות החום אצל הנקבות לתאריך ההטלה, ונקבות כהות יותר מתרבות מוקדם יותר בעונה ($r_s=0.741, n=13, P=0.0038$). בשל מגבלות הגודל של המדגם, הכולל שילוב שלוש תנונים עבור פרטים מזהים (צבע, שירה מזהה, מספר ביצים משויכות), היה קושי לבצע מבחן של ריבוי אותות.

דיון

מהמחקר עולה כי אצל תת־המין שלדג לבן־החזה קיימת דו־צורתיות זויגית המתבטאת במאפיינים חזותיים, כמו נקבות גדולות יותר וזכרים כחולים וחומים יותר, ובמאפיינים התנהגותיים, היות שזכרים שרים יותר מנקבות, והם היחידים שמבצעים 'האכלת חיזור'. כמו כן, חלק מהתכונות הללו נמצאו כמנבאות הצלחת רבייה.

דו־צורתיות הפוכה בגודל

הספרות המצומצמת על השלדג לבן־החזה מציינת, ברוב המקרים, כי מדובר במין חד־צורתי, כלומר שאין הבדל בין מופע הזכר ומופע הנקבה (Cramp et al., 1983; Ali et al., 2010; Fry and Fry, 2010). למרות זאת, כאן אנו מראים כי מספר תכונות שונות אצל השלדג לבן־החזה מציגות דו־צורתיות זויגית מובהקת. פרמטר המשקל מראה דו־צורתיות זויגית הפוכה, היות שנקבות שוקלות יותר מזכרים. הבדל

יחסי גבוה יותר בקרב פרטים בעלי איכות ירודה, ולכן הם מדד אמין לאיכות הפרט (Zahavi, 1975; Grafen, 1990). נקבות שברוב המקרים צפויות להיות בררניות יותר מזכרים, עשויות 'להרוויח' מבחירת זכר בעל גנים איכותיים. בהמשך לכך נטען (Zahavi, 1975) כי ככל שיכולת ההבחנה באיכות הגנטית של הזכר טובה יותר, בחירה על פי סימנים אלה תהיה סתגלנית יותר. עם זאת, קיימות גם תאוריות אחרות שמציעות הסבר להתפתחות האותות הסקסואליים, למשל 'עקרון כדור השלג של פישר' (Fisher, 1930). בתאוריות אלה, מחיר האות המיני אינו צפוי להיות דיפרנציאלי ולא בהכרח קשור לאיכות הגנטית של הפרט הנושא אותו. במחקר זה לא בדקנו אם לשירה או לצבע יש מחיר דיפרנציאלי, המעיד על האיכות הגנטית של הפרט, ומשך לא נוכל לבחון אם התפתחות התכונות הללו מתאימה לתאוריית ההכבדה של זהבי או לעקרון כדור השלג של פישר (Fisher, 1930; Zahavi, 1975). עם זאת, השילוב של דו־צורתיות זוויגית ומתאם בינו לבין הצלחת הרבייה, מצביע על כך שגם הצבע הכחול והחום וגם שירת long trill משמשים אות סקסואלי. לכן, השלדג לבן־החזה יכול לשמש מודל ייחודי לבחינת הכוחות האבולוציוניים המשמרים את האותות הללו. למשל, אם גידול ונשיאה של נוצות כחולות וחומות גובים מחיר גבוה יותר מזכרים נחותים, ובכך מעידים על איכות הפרט, הרי שהחזקת הצבעים הבולטים אצל הזכרים מתאימה לעקרון ההכבדה של זהבי.

ריבוי אותות סקסואליים

השימוש במספר אותות סקסואליים בתהליך החיזור מעלה שאלות תאורטיות רבות, ועד היום מנסים להבין למה משתמר במהלך האבולוציה שימוש במספר אותות מכבידים, ומדוע לא מופעל מנגנון אבולוציוני שמסתפק באות אחד (Candolin, 2003; Vortman, 2013). כיום מחקרים רבים מצביעים על כך שנקבות מבססות את בחירת בן הזוג על מספר אותות סקסואליים, והם מציעים מספר הסברים לקיומם ולהשתמרותם במהלך האבולוציה (Candolin, 2003; Bro-jørgensen, 2010). בין אם ריבוי האותות מתווך איכויות שונות של בן הזוג (Møller and Pomiankowski, 1993) או מתווך את אותו המסר במספר ערוצים שונים (Schluter and Price, 1993; Birkhead et al., 1998; Candolin, 2003), ריבוי אותות סקסואליים יכול לשמש זרז לבידוד רבייה בין אוכלוסיות ואולי בסופו של דבר להתמיינות טקסונומית של מינים (Andersson, 1994; Vortman et al., 2013; Safran et al., 2016; Wilkins et al., 2016). ככל הנראה, השלדג לבן־החזה משתמש בצבע החום, בצבע הכחול ובמרכיבי שירת long trill כדי להשפיע על תהליכי בחירת בני הזוג של הנקבה, בין אם האותות השונים מעידים על מספר איכויות של הזכר או מצטרפים יחד להעברת מסר שלם על איכותו הכללית. כל אלה יחד

זה בין הזוויגים ניכר כבר בשלב מוקדם, בעודם גוזלים בקן, ואינו קשור במיוחד לתקופת הקינון והטלת הביצים. באופן מפתיע, הבדלים אלה לא באים לידי ביטוי באופן מובהק באורך הכנף, אף על פי שקיימת מגמה עקבית כזו.

רפרטואר הקולות של השלדג לבן־החזה

רפרטואר הקולות אצל ציפורים שאינן ציפורי שיר נחקר פחות מזה של ציפורי שיר. על פי ממצאי המחקר שלנו אנו יכולים לקבוע כי לשלדג לבן־החזה קיים רפרטואר מגוון המורכב לפחות מ־13 קולות שונים. סיווג הקולות הראשוני, שנעשה על בסיס שמיעה והקשר התנהגותי, אומת באמצעות אלגוריתם אוטומטי המבצע הפחתת ממדים וויזואליזציה. המפה הדו־ממדית המתקבלת מניתוח אובייקטיבי זה הציגה הגדרה ברורה של רוב הקולות. מבין הקולות שהוגדרו, קולות rattle, long trill ו־alert נשמעו בשכיחות הגבוהה ביותר (מסך הקולות שהוקלטו: long trill 37.84%, rattle/alert 32.11%). מעניין היה לגלות כי גם הזכרים וגם הנקבות מפיקים את הצלילים הנפוצים, ובהקשר לכך חשוב לציין כי שירה נקבית אצל עופות נחקרה פחות, והמידע הקיים עליה מועט (Wilkins et al., 2020). נראה כי קול ה־rattle החזק נפוץ יותר אצל הנקבות, אולם אין ביכולתנו לקבוע באופן מוחלט את תפקידו. עם זאת, העובדה שהוא מושמע יותר בסוף עונת הרבייה, בייחוד בשלב הטיפול ההורי, ושלא נמצא מתאם בינו לבין מדדי הצלחת הרבייה, תומכת בכך שהוא משמש לתקשורת, וכחות סביר שהוא משמש לחיזור. מנגד, שירת long trill מושמעת בעיקר ובאופן מובהק על ידי הזכרים, והם שרים בקצב מהיר יותר. נוסף על כך, נמצא מתאם בין קצב שירת long trill ורוחב הפס אצל הזכרים ובין הצלחת הרבייה. כלומר, ככל שלזכר קצב מהיר יותר, הוא בעל הצלחת רבייה רבה יותר. כל אלה תומכים בכך ששירת long trill משמשת לחיזור אצל שלדג לבן־החזה.

דו־צורתיות זוויגית בצבע הנוצות

הצבעוניות המרשימה של מיני עופות שימשה מודל מחקרי תהליכי ברירה זוויגית (Hill and McGraw, 2006; Dale et al., 2015), אך אצל מינים שאינם נודדים, הדו־צורתיות הזוויגית מצטמצמת (Dale et al., 2015). במחקר זה הראינו שהשלדג לבן־החזה, מין יציב שנחשב חד־צורתי, נמצא בעל דו־צורתיות זוויגית בצבע הנוצות: זכרים באופן מובהק כחולים יותר וחומים יותר מנקבות. הדו־צורתיות הזוויגית בצבע הכחול והחום, בשילוב מתאם הצבעים הללו עם מדדי הצלחת הרבייה של הזכרים, מצביעה על כך שהצבע הכחול והצבע החום עשויים לתפקד כאותות סקסואליים. אחת התאוריות המסבירות את ההתפתחות וההשתמרות של אותות סקסואליים אלה היא עקרון ההכבדה שפיתח אמוץ זהבי. לפי התאוריה, אותות קיצוניים, שביטויים דורש השקעה רבה של אנרגיה, יוצרים מחיר דיפרנציאלי ובאופן

עשויות לפגוע במהלך התקין של תהליך הרבייה של השלדג לבן-החזה (כמו גם מינים אחרים). כדי להימנע מפגיעה שכזו, נכון להוסיף למערך השיקולים בבניית התוכנית השנתית של כיסוח התעלות גם את החודשים המשמעותיים בשנה בתהליך הרבייה ואת מאפייני האכלוס של כל אחת מהתעלות. מאחר שהתאריך הראשון להטלה מתרחש לרוב בתחילת מרץ ורוב הקינים פורחים עד חודש יולי, ההמלצה היא להימנע ככל הניתן מכיסוח תעלות רוויות בקינים בחודשים מרץ-יולי.

ממצאי המחקר ותוצאותיו הם מקור ידע ראשוני, מבוסס מחקר, עבור אוכלוסיית השלדג לבן-החזה בישראל, והם יוצרים בסיס נתונים רחב שעשוי לשמש למחקרי המשך בתחומים שונים כביואקוסטיקה, זיהום סביבתי, שמירת טבע, אבולוציה וגנטיקה של אוכלוסיות.

המאמר המוצג מבוסס על עבודת הגמר לתואר מוסמך של דנה סלע-קליין (2021) ועל מאמר שהוגש בעקבותיה (Sela-Klein et al., under review).

תודות

ברצוננו להודות למכללת תל-חי, שמטעמה נערך מחקר זה, לקק"ל על התמיכה והסיוע במימון, לאנשי מוקד מחקרים החולה, לאנשי אגמון החולה ולכלל השותפים והמסייעים למחקר. השימוש במחקר בספקטרומטר נעשה באדיבות ד"ר רועי דור ועל כך תודה.

מדגימים את המורכבות הרבה שהאבולוציה יצרה בתהליכי בחירת בני זוג.

ממשק ושמירת טבע

המחקר נערך בשטחי אגמון החולה, הנמצאים באחריות קק"ל. נוסף על הידע האקולוגי הבסיסי, עלו מהמחקר גם המלצות ממשק הקשורות לניהול ולשמירת הטבע באזור. השלדג לבן-החזה, כמו מיני שלדגים וכחלאים רבים אחרים, חופר את קינו כמחילה אופקית עמוקה, הממוקמת, על פי רוב, בדפנות התלולות של גדות נחלים ותעלות. רשת התעלות וגופי המים בשטחי החקלאות והתיירות של המיזם לשיקום אדמות החולה מעניקים בסיס נוח לקינון עבור מינים אלה, ואכן ניתן לראות כי רוב קיני השלדגים שאותרו במחקר זה נמצאו בגדות המלאכותיות בשטחי המיזם. תפוצת קיני השלדגים באגמון מציגה העדפה לאזורים מסוימים או לתעלות מסוימות, שנצפתה בהן צפיפות גבוהה. מאפייני האכלוס של התעלות חזרו על עצמם בשתי השנים, ותעלות רוויות בקינים בשנת 2016 נמצאו רוויות גם בשנים שלאחר מכן. לצורך שימור מערך ההשקיה והתעלות ומניעת קריסה של הגדות, מתבצעת תחזוקה שוטפת של התעלות לאורך השנה. תוכנית התחזוקה כוללת, בין היתר, את כיסוח דופן התעלות, קצירה של צמחיית התעלות ודיפון של תעלות הנוטות לקרוס (קק"ל, 2016). ההתנגשות בין החשיבות האקולוגית הרבה הקיימת לנוכחות מין זה בשטחי האגמון אל מול הצרכים הכלכליים מבליטה את הקונפליקט בין הפעילות החקלאית והתיירותית בשטחי המיזם לבין שיקולים אקולוגיים וסביבתיים. פעולות השימור והתחזוקה של תעלות האגמון, המתבצעות לאורך השנה,

מקורות

- Catchpole CK and Slater PJ. 1995. Bird Song: *Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press.
- Dale J, Dey CJ, Delhey K, Kempenaers B, and Valeu M. 2015. The effects of life-history and social selection on male and female plumage coloration. *Nature*, 572(7578), 367–370.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray.
- Evans CS and Evans L. 2007. Representational signalling in birds. *Biology Letters*, 3(1), 8–11.
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford.
- Gil D and Gahr M. 2002. The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(3), 133–141.
- Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144(4), 517–546.
- Grieves LA, Logue DM, and Quinn JS. 2015. Vocal repertoire of cooperatively breeding Smooth-billed Anis. *Journal of Field Ornithology*, 86(2), 130–143.
- יום טוב י. 2014. **בילוגיה של חולייתנים יבשתיים. כרך ג: עופות**. האוניברסיטה הפתוחה. עמ' 62–63.
- סלע-קליין ד. 2021. אקולוגיה וסיגנלים סקסואליים בשלדג לבן-החזה (*Halcyon s. smyrnensis*): מין מקומי ייחודי שלא נחקר (עבודת גמר לתואר מוסמך). תל-חי: המכללה האקדמית תל-חי.
- ענבר ר. 1996. **ציפורי ארץ ישראל**, כרך ה. יבנה. עמודים 154–161.
- נעים א. 2016. **תכנית לתחזוקת פרויקט החולה לשנת 2016**. קק"ל.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Baker MC. 2004. The Chorus Song of Cooperatively Breeding Laughing Kookaburras (Coraciiformes, Halcyonidae: Dacelo novaeguineae): Characterization and Comparison among Groups. *Ethology*, 110(1), 21–35.
- Birkhead TR, Fletcher F, and Pellatt EJ. 1998. Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. Condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44(3), 179–191.
- Bro-jørgensen J. 2010. Dynamics of multiple signalling systems: Animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(5), 292–300.
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78(4), 575–595.

- Sela-Klein D, Lavner Y, and Vortman Y. Ecology of the white-breasted kingfisher *Halcyon smyrnensis smyrnensis* with emphasis on color and vocalization. Under review.
- Specht R. 2004. Avisoft-SASLab pro: Sound analysis and synthesis laboratory. Avisoft Bioacoustics, Berlin.
- Stoddard MC and Prum RO. 2011. How colorful are birds? Evolution of the avian plumage color gamut. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1042–1052.
- Toledo S, Kishon O, Orchan Y, Bartan Y, Sapir N, Vortman Y, and Nathan R. 2014. Lightweight low-cost wildlife tracking tags using integrated transceivers. In: *2014 6th European Embedded Design in Education and Research Conference (EDERC)*. IEEE. pp. 287–291.
- Tristram HB. 1866. *On the Ornithology of Palestine*. Part III. Ibis, 8(1), 84–88.
- Vortman Y, Lotem A, Dor R, Lovette I, and Safran RJ. 2013. Multiple Sexual Signals and Behavioral Reproductive Isolation in a Diverging Population. *The American Naturalist*, 182(4), 514–523.
- Vortman Y. 2013. The evolution of multiple sexual signals in the East-Mediterranean barn swallow (*Hirundo rustica transitiva*) (PhD dissertation). Tel Aviv: Tel Aviv University.
- Vortman Y, Lotem A, Dor R, Lovette I, and Safran RJ. 2011. The sexual signals of the East-Mediterranean barn swallow: A different swallow tale. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1344–1352.
- Warrington MH, McDonald PG, Rollins LA, Griffith SC. 2014. All signals are not equal: Acoustic signalling of individuality, sex and breeding status in a cooperative breeder. *Animal Behaviour*, 93, 249–260.
- Wilkins MR, Karaardic H, Vortman Y, Parchman TL, Albrecht T, Petrzekova A, Ozkan L, Pap PL, Hubbard JK, Hund AK, and Safran RJ. 2016. Phenotypic differentiation is associated with divergent sexual selection among closely related barn swallow populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(12), 2410–2421.
- Zahavi A. 1975. Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), 205–214.
- Hill GE and McGraw KJ (Eds). 2006. *Bird Coloration. Volume 2: Function and Evolution*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- del Hoyo J and Collar NJ. 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 1: Non-passerines*. Lynx: Barcelona.
- Keen S, Meliza D, and Rubenstein D. 2013. Flight calls signal group and individual identity but not kinship in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology*, 24(6), 1279–1285.
- Khan AA and Qureshi IZ. 2017. Vocalizations of adult male Asian koels (*Eudynamys scolopacea*) in the breeding season. *PLoS ONE*, 12(10), 1–13.
- Lefevre K, Montgomerie R, and Gaston AJ. 1998. Parent-offspring recognition in thick-billed murre (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, 55, 925–938.
- van der Maaten L and Hinton G. 2008. Visualizing Data using t-SNE. *Journal of Machine Learning Research*, 9, 2579–2605.
- Maia R, Eliason CM, Bitton PP, Doucet SM, and Shawkey MD. 2013. Pavo: An R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(10), 906–913.
- Mazzoni D and Dannenbergand R. 2014. Audacity (computer program). Version 2.2.0.
- Møller AP and Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(3), 167–176.
- Naef-daenzer B. 2007. An allometric function to fit leg-loop harnesses to terrestrial birds. *Journal of Avian Biology*, 38(3), 404–407.
- Radford AN. 2005. Group-specific vocal signatures and neighbour-stranger discrimination in the cooperatively breeding green woodhoopoe. *Animal Behavior*, 70(5), 1227–1234.
- Safran RJ, Vortman Y, Jenkins BR, Hubbard JK, Wilkins MR, Bradley RJ, and Lotem A. 2016. The maintenance of phenotypic divergence through sexual selection: An experimental study in barn swallows *Hirundo rustica*. *Evolution*, 70(9), 2074–2084.
- Schluter D and Price T. 1993. Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 253(1336), 117–122.



שלדגים לבני־חזה
צילום: שימי עיני