



Vokalizace člunozobce afrického (*Balaeniceps rex*) v podmínkách chovu v zajetí

Vocalisation in Shoebills (*Balaeniceps rex*) kept in captivity

RICHARD POLICHT¹, KAREL PITHART² & DANIEL FRYNTA¹

1 Přírodovědecká fakulta UK Praha, katedra zoologie

2 Zoologická zahrada Praha

Úvod

Člunozobec africký *Balaeniceps rex* (Gould, 1850) je monogamně hnízdící pták, obývající sladkovodní bažiny zarostlé rákosím a papyrem, ve střední a východní Africe (jižní Súdán, západní Tanzánie, severní Uganda, Zambie, východní Kongo a Rwanda). Morfologickými znaky a chováním připomíná volavky (Ardeidae), kládívouše (Scopidae), čápy (Ciconiidae) a pelikány (Pelecanidae).

Některé molekulární studie ho řadí do čeledi Pelecanidae (ELLIOT, 1992). Poslední recentní kladistická práce (LIVEZEY et al., 2007) podpořila monofyletický status řádu Pelecaniformes sensu lato, včetně člunozobce jako sesterského taxonu ostatních zástupců tohoto řádu.

I přes jeho značnou velikost, zůstává překvapivě málo prostudovaným ptačím druhem.

O vokalizaci tohoto vzácného ptáka nebyla překvapivě dosud publikována žádná bioakustická studie. Akustický repertoár je popisován pouze slovně (ELLIOT, 1992).

Cílem studie bylo zaznamenat hlasy vydávané pěti jedinci chovanými v Zoo Praha za účelem popisu vokálního repertoáru tohoto vzácného druhu. Dalším cílem bylo ověřit naši klasifikaci zaznamenaných hlasů použitím mnohorozměrných exploračních statistických metod, analýzy hlavních komponent (PCA) a diskriminační analýzy (DFA). Závěrem, bylo provedeno porovnání akustického signálu „klapání zobákem“ (bill-clapping) člunozobce afrického a čápa bílého *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758).

Materiál a metody

Výzkum byl prováděn v průběhu března 2005, února 2006 a dubna 2007 kdy studovaní ptáci byli akusticky aktivní. Člunozobci, dva samci a tři samice, původem z volné přírody jsou chováni v Zoo Praha. Ptáci jsou drženi ve vnitřních ubikacích. I když jsou jednotlivci drženi odděleně, tak mají možnost vzájemného optického a vokálního kontaktu.

Hlasy člunozobců byly nahrávány pomocí směrového mikrofону Sennheiser ME 67 (frekvenční odezva 50-20000 Hz; 2,5 dB), s napájecím modulem K6 a digitálního rekordéru Marantz PMD 671, samplovací frekvencí 44.1 kHz (16 bitů). Během nahrávání bylo simultánně zaznamenáváno doprovodné chování.

Analýza dat

Nahrávky byly analyzovány pomocí Avisoft SASLab Pro 4.38 (Specht, 2006)-software. U zvukových souborů byla snížena samplovací frekvence 44,1 kHz na 22,05 kHz (s použitím antialiasing filtru). Zvuky byly vizualizovány pomocí

spektrogramů těchto parametrů: hamming window, FFT-length 1024, frame size 1005 %, overlap 87,5 %. Toto nastavení vedlo k frekvenčnímu rozlišení 22 Hz, časovému rozlišení 5,8 ms a frekvenční šířce pásma 28 Hz. Uvedené parametry byly měřeny kombinací manuální a automatické procedury. Jednotlivé elementy signálů byly vyčleněny manuálně pomocí amplitudní křivky a spektrogramu. Časové parametry, kterými byly délka signálu, interval mezi elementy a časový úsek do maximální amplitudy, byly měřeny automaticky. Frekvenční parametry měřené pomocí funkce „Spectral Characteristics“ byly následující: maximální frekvence, minimální frekvence, frekvenční rozsah, frekvence maximální amplitudy (tj. frekvence největší intenzity měřená z průměrného spektra celého spektrogramu signálu), 25 %, 50 % a 75 % quartile (pod kterými se nalézá 25 %, 50 % a 75 % celkové akustické energie). V případě repetitivní vokalizace „Vomit“ byly do multivariátních statistik zahrnuty parametry z jednotlivých elementů signálu.

Provedli jsme analýzu hlavních komponent (PCA) dat frekvenčních a časových charakteristik. Následně byla provedena diskriminační analýza (DFA) za účelem ověření úspěšnosti použité klasifikace. PCA extrahuje hlavní a nekorelované složky měření z obsáhlých sad potenciálně korelovaných proměnných a tak redukuje výsledný počet proměnných (CORTOPASSI a BRABURY, 2000). DFA je schopna využít velký počet vstupních proměnných pro popis a kvantifikaci mezi skupinami (TARRY et al., 2001).

Před provedením zmíněných analýz byla provedena logaritmická transformace za účelem vylepšení distribuce dat. Zdrojem dat pro tyto multivariátní procedury bylo následujících 10 proměnných: délka signálu, interval mezi elementy, časový úsek do maximální amplitudy, frekvence maximální amplitudy, 25 %, 50 % a 75 % kvartil, maximální frekvence a minimální frekvence, mezikvartilové rozpětí a frekvenční rozsah.

Pro všechny výpočty byl použit program STATISTICA (release 6.0).

Výsledky

Deskriptivní statistika byla počítána pro 129 zaznamenaných hlasů, čtyři z nich nebyly zahrnuty do vícerozměrných statistik z důvodu některých chybějících parametrů. Zaznamenané hlasy byly na základě vizuálního posouzení spektrogramů (Obr. 1-5) kategorizovány do následujících vokálních kategorií: „clapping (klapání zobákem), moan (kňourání), growl (bručení), grumble (hlas před vzletem) a vomit (dávivý hlas)“. Mnohorozměrné statistiky potvrdily rozlišení čtyřech zmíněných vokálních kategorií s výjimkou „growl“ (bručení) kterou pak lze považovat za součást „moan“ (kňourání) - obr. 6).

Obr. 1: Klapání zobákem

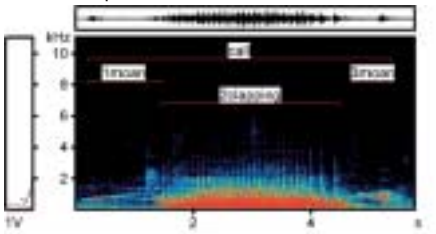


Fig. 1: Clapping

Obr. 2: Kňourání

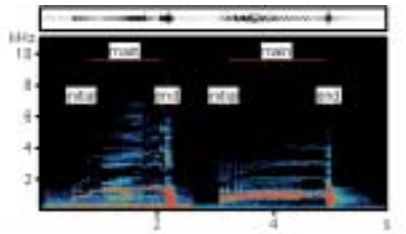


Fig. 2: Moan

Clapping (N = 5 jedinců; n = 31 hlasů) a **Moan** (N = 2 jedinci; n = 63 hlasů) byly nejčastější hlasy v našem souboru. Nejčastěji je dělají samci a jsou směřovány vůči ošetřovatelům nebo když jeden pták začne klapat zobákem, ostatní se často

přidávají. Jeden či více kňouravých hlasů předchází klapání a nakonec celou sekvencí ukončují. Klapání se vyskytuje jednotlivě či v sériích. Tento nevolání hlas trvající 0.13 - 11.17 s (průměr 2.56 ± 2.59 S.D., Fig. 1) je nejhlasitější vokalizací zaznamenanou u člunozobců. Je produkován klapáním čelistí zobáku a je často doprovázen houpavými pohyby nahoru a dolů. Kňourání, trvající 0.075-3.31 s (1.28 ± 0.68 s, Fig. 2) jsou zvuky hlukové charakteristiky kombinované s harmonickými frekvenčně modulovanými komponenty. Počátek iniciálního elementu je frekvenčně modulován z frekvence 421 - 921 Hz ($705.8 \text{ Hz} \pm 111.3$) na 421 - 1420 Hz (795.8 ± 222.5 Hz). Následuje jeden či více konstantnějších výraznějších frekvenční pruhů a konečná oblast signálu je tvořena frekvenčně modulovaným hlukem.

Obr. 3: Bručení

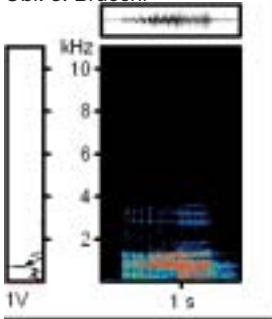


Fig. 3: Growl

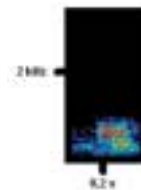
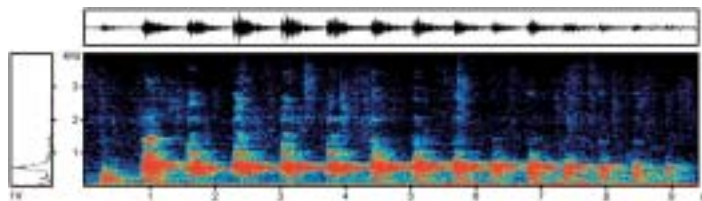
Kňourání je v některých případech následováno spektrálně strukturovaným hlukem s několika spektrálními vrcholy, v tomto případě se jedná o odlišný typ vokalizace. Bručení bylo zaznamenáno pouze u jediného samce ($N = 1$; $n = 6$). Hlas před vzletem je poněkud více vrčivý nízko-frekvenční hlas s minimální frekvencí 74 - 141 Hz (107.8 ± 32.2 Hz) trvající 0,145 - 1,3 s ($0,68 \pm 0,47$).

Hlas před vzletem ($N = 2$; $n = 15$) je krátký 0.1 - 0.59 s (0.16 ± 0.12) nízko-frekvenční harmonický signál, který byl nejčastěji zaznamenán u jednoho samce na začátku vzletání ($n = 14$) a v jednom případě u samice manipulované během ošetřování. Hlas před vzletem je také jistá forma bručení, ale vydávaná v odlišném behaviorálním kontextu a charakterizován menším frekvenčním rozsahem (mean 521 ± 252.7 Hz) než je v případě vokalizace bručení (3658.2 ± 1303 Hz).

Dávivý hlas ($N = 1$; $n = 1$) je dlouhá vokalizace (8.8 s) s hlukovou frekvenční charakteristikou, tvořená repeticí širokospektrých elementů (15), kde počáteční element se liší od zbývajících nižšími frekvencemi. Průměrná délka elementu je 0.31 s ($n = 15$) a intervalu mezi elementy je 0.27 s ($n = 14$). Tento hlas byl slyšen několikrát u samců, ale bohužel zaznamenán pouze jednou. Vokalizace doprovází opakované vyvrhování a žraní ryby.

Obr. 5: Dávivý hlas

Fig. 5: Vomit



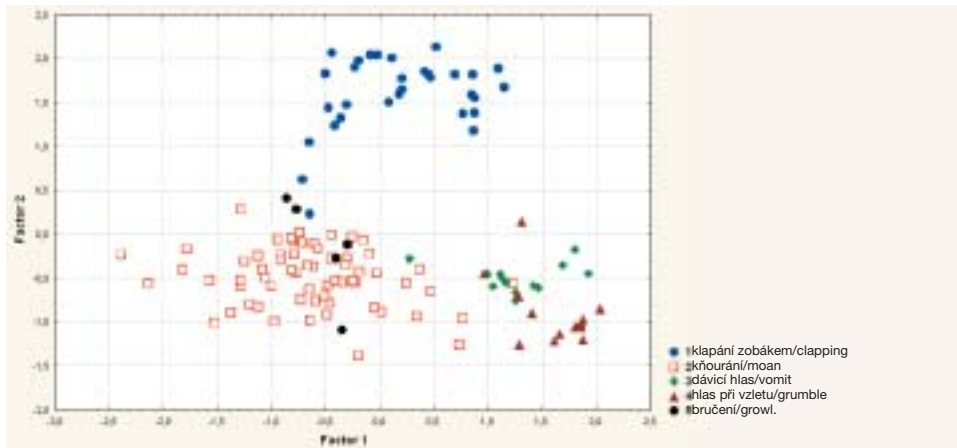
Obr. 4: Předvzletový hlas

Fig. 4: Grumble

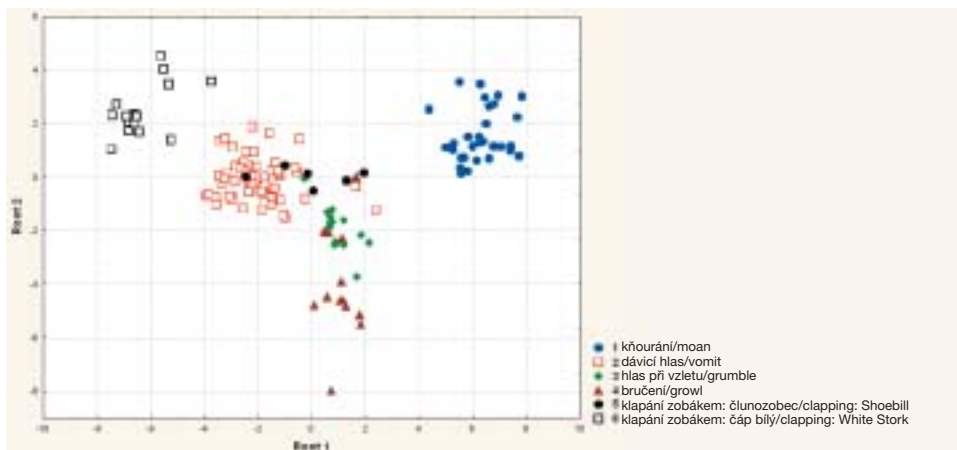
Ověření použité klasifikace

PCA generovala dvě hlavní komponenty s eigenvalues větší než 1 které vysvětlují více než 75 % variance výsledných proměnných. PC1 byla nejvíce korelována s maximální frekvencí ($r = -0,94$) a frekvenčním rozsahem ($r = -0,93$), zatímco PC2 frekvencí s maximální amplitudou ($r = -0,86$) a spodním kvantilem ($r = -0,84$, viz Tab. 1). Pět a priori definovaných hlasů vytvořilo čtyři rozdílné shluky (obr. 6) když byly vyneseny v prostoru dvou hlavních komponent.

DFA odhalila vysokou úspěšnost použité klasifikace (91 %, Wilks' lambda = 0.00762, $P < 0.0001$). Pouze 11 ze 125 jednotlivých hlasů bylo klasifikováno chybně (Tab. 2). Poté, co bylo do analýzy přidáno pro srovnání 15 vokalizací „klapání zobákem“ čápa bílého, DFA zřetelně odhalila distinktní shluky (100 % úspěšnost) těchto vokalizací, které odpovídají jejich druhové identitě (Wilks' lambda = 0,0038104).



Obr. 6: Zobrazení hlasů člunozobců v prostoru hlavních os variability PCA
Fig. 6: Plot of the first two principal components for Shoebill calls



Obr. 7: Zobrazení hlasů člunozobců a vokalizace bill-clapping čápa bílého v prostoru hlavních os variability DFA
Fig. 7: Scatterplot of the first two canonical variates produced by DFA in which all Shoebill calls as well as 15 clappings of the White Stork were included.

Tab. 1: Korelace tří hlavních os PCA a jednotlivých akustických parametrů

Table 1: Correlations of individual factors with the first three principal components

	PC 1	PC 2	PC 3
dist to max	-0.53	0.63	0.50
F max ampl	-0.48	0.60	0.55
quartil 25%	-0.41	-0.86	0.16
quartil 50%	-0.45	-0.84	0.23
quartil 75%	-0.71	-0.65	0.06
F min	-0.87	0.20	-0.32
F max	0.47	-0.41	0.11
bandwidth	-0.94	-0.02	-0.07
75-25 quart	-0.93	0.07	-0.05
call duration	-0.67	0.48	-0.45

Tab. 2: Klasifikační matice DFA s vysokou úspěšností klasifikace. 11 ze 125 hlasů bylo klasifikováno chybně (př. 2 moan jako vomit a 1 moan jako growl)

Table 2: Classification matrix. DFA revealed high classification success, 11 of 125 individual sounds were misclassified (e.g., 2 moans as vomit and 1 moan as growl)

	%	clapping	moan	vomiting	grumble	growl
clapping	100	31	0	0	0	0
moan	95	0	60	2	0	1
vomit	85	0	1	11	1	0
grumble	69	0	0	4	9	0
growl	60	0	2	0	0	3
Celkem- -Total	91	31	63	17	10	4

Diskuse

Mnohorozměrné statistiky potvrdily platnost čtyřech z pěti subjektivně stanovených kategorií hlasů člunozobců. Tento přehled typů hlasů zjevně není dosud kompletní, neboť neobsahuje hlasy doprovázející hnízdění, jako jsou například signály pro komunikaci rodičů s mláďaty, žadonění mláďat apod. Z přírody jsou známy jakési kňučivé nebo mňoukavé hlasy dospělých ptáků („whining, mewing“) vydávaných na hnízdě a „škytavé“ hlasy mláďat („hiccupping“). Podrobnější popis projevů doprovázejících tvorbu páru dosud chybí. Zahrnují jak klapání zobákem „bill clattering“, tak houpavé pohyby nahoru a dolů, které se podobají těm, jaké předvádějí čápi (ELLIOT, 1992). Další pokračování tohoto výzkumu je možné na úspěšně se rozmnožujících člunozobcích. Pro tyto účely, nové podmínky „ustájení“, které by významně usnadnily šanci na jejich reprodukci, jsou nanejvýš žádoucí.

Díky pleziomorfní absenci syringeálních svalů nemohou člunozobci produkovat opravdové vokální hlasy (MC LELLAND, 1990; GILL, 1995). V důsledku toho, nejhlasitějším projevem je klapání zobákem, produkovaným pohybem čelistí. Tento zvuk - „bill clapping“ by mohl mít význam z fylogenetického hlediska. Srovnatelné chování je pozorováno u řady druhů čápů (KAHL, 1971). Podobně jako čápi, klapání zobákem provádějí obě pohlaví během hnízdění v rámci dvoření (ELLIOT, 1992). Kromě toho připomínají čápy také zvykem defekovat na své nohy, čímž

se ochlazují pomocí odpařování (ELLIOT, 1992). Pozice člunozobce a jeho vztah k čápům (Ciconiidae) ve fylogenetickém stromu byly předmětem dlouhých sporů (viz review Mayr, 2003). Současná obsáhlá kladistická analýza morfologických souborů dat diskutující také všechny předešlé fylogenetické hypotézy (LIVEZEY et al., 2007) podepřela monofylii Pelecanimorphae zahrnující jak člunozobce, tak jeho sesterské monofylum obsahující Pelecaniformes ve svém tradičním složení zahrnujícím Anhingidae, Phalacrocoracidae, Sulidae, Pelecanidae, Fregatidae a Phaetonidae. Celé skupina Pelecanimorphae je sesterskou skupinou vývojové větve Ciconiimorphae, zahrnující Ciconiidae, Scopidae a Ardeidae. To se shoduje s některými molekulárními fylogenezemi (např. VAN TUINEN et al., 2001; viz review MAYR, 2003 a LIVEZEY et al., 2007), které zpravidla podporují sesterský vztah mezi člunozobcem a Pelecanidae (nebo celými Pelecaniformes). Pokud bude tento vztah definitivně potvrzen, sdílené znaky mezi čápy a člunozobcem by měly být interpretovány buď jako homoplázie (nezávisle vzniklé stavy znaku) nebo jako apomorfie vyššího taxonu, které musely být přítomny již u společného předka celé větve Pelecanimorphae-Ciconiimorphae.

S U M M A R Y

Introduction

The Shoebill *Balaeniceps rex* (Gould, 1850) is monogamous territorial breeder inhabiting freshwater swamps of papyrus and reedbeds of the east-central areas of Africa (southern Sudan, western Tanzania, northern Uganda, Zambia and east of Congo and Rwanda). Shoebill has morphological and behavioural affinities with Ardeidae, Scopidae, Ciconiidae and Pelecanidae. Some molecular studies suggest its position within Pelecanidae (Elliot, 1992). The most recent morphological cladistic study of Livezey et al. (2007) corroborated monophyletic status of the Pelecaniformes sensu lato, including Shoebill as a sister-taxon of the remaining species of this order.

In spite of its giant size, the Shoebill belongs to rather poorly studied species of African birds. Surprisingly, no bioacoustic study concerning vocalisation of this rare bird, except simple verbal description of acoustic repertoire (Elliot, 1992), has been published, yet.

The aim of this paper was to record the calls produced by five individuals kept in Prague Zoo in order to describe the basic vocal repertoire of this rare bird species. The second aim was to validate our classification of recorded sounds using multivariate exploratory statistics, Principal component analysis (PCA) and Discriminant function analysis (DFA). Finally, we compared bill-clapping in Shoebill and White Stork *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758).

Material and methods

The study was carried out in May 2005, February 2006 and April 2007 when the studied birds were emitted sounds frequently. Subjects were wild-born shoebills, two males and three females, kept at Zoo Praha (Czech Republic). They were housed in individual stalls inside a barn, where were separated physically, but both visual and vocal contact was allowed.

The calls of Shoebills were recorded with a Sennheiser ME 67 directional microphone (frequency response 50-20000 Hz; 2,5 dB), with K6 powering modul and Marantz PMD 671 digital recorder at sampling rate of 44.1 kHz (16 bit). Behavioural data were collected simultaneously.

Data Analysis

The records were analysed with Avisoft SASLab Pro 4.38 (Specht 2006) software. Sampling rate 44.1 kHz files were changed to 22.05 kHz (with using antialiasing filtering) from which the measurements were taken. Sounds were displayed as spectrograms with following parameter settings: ham-

ming window, FFT-length 1024, frame size 100 %, overlap 87.5 %. This setting provided frequency resolution of 22 Hz, time resolution 5.8 ms and bandwidth 28 Hz. Used parameters were measured in a combination of manual and automatic procedures. Elements of signals were separated manually with the help of an envelope curve and the spectrogram. Temporal parameters were computed automatically. These were duration, interval between elements, and distance from start to max. For spectral measurements Amplitude spectrum (linear) was used. The parameters measured under the Spectral Characteristics function were following: maximum frequency, minimum frequency, bandwidth, frequency of maximal amplitude (max frequency peak measured on the mean spectrum of the entire spectrogram), 25 %, 50 % and 75 % quartile (below this frequency is 25 %, 50 % and 75 % of the total energy). In the case of repetitive sound "Vomit", single syllables we adopted as data for multivariate statistics.

We performed the Principal Component Analysis (PCA) on the frequency and duration measures, and next also the Discriminant Function Analysis (DFA) to assess the reclassification success for each call. PCA extracts dominant and uncorrelated compound measures from a larger set of potentially correlated measure data and so reduces the number of variables (Cortopassi & Bradbury, 2000). DFA can use a large number of input variables to describe and quantify the variation between a series of groups (Terry et al., 2001).

The data were log transformed prior these analyses to improving normality of the distribution. The following 10 variables were used as source data for these multivariate procedures: duration, distance to maximum, frequency of maximum amplitude, median, lower quartile, upper quartile, maximum and minimum frequency, inter quartile range, bandwidth). The STATISTICA Analysis System (release 6.0) was run for all calculations.

Results

Descriptive statistics were calculated for 129 records, four of which were incomplete and thus further not treated by multivariate statistics. Recorded sounds were categorised by visual inspection of spectrograms (Fig. 1-5) into following calls: clapping, moan, growl, grumble and vomit. Multivariate statistics confirmed distinctness of the above categories except growl that may be understood as a part of moan call category (Fig. 6).

Clapping (N = 5 individuals; n = 31 records) and **Moan** (N = 2 individuals; n = 63 records) were the most frequent sounds in our sample. These calls were recorded more frequently in males. They were either directed toward bird keeper when greeting or to other bird. If one bird starts clapping, the others often add to him as well. One or more Moans often initiate and ending the Clapping sequence. This call may occur separately, usually in a series. Clappings of the Shoebills in our study are long non vocal calls of 0.13 - 11.17 s (mean 2.56 ± 2.59 S.D., Fig. 1). They are the loudest sounds when compared to the other shoebill calls. The call is produced by claps of the mandibles, which are frequently associated with the up and down bobbing movements. Moan lasting 0.075-3.31 s (1.28 ± 0.68 s, Fig. 2) are the noisy sounds with combination of harmonic frequency modulated components. The element onset is often frequently modulated from start frequency 421 - 921 Hz ($705.8 \text{ Hz} \pm 111.3$) up to end frequency 421 - 1420 Hz (795.8 ± 222.5 Hz). It is followed by more constant emphasized frequency band(s), and finally the ending region of Moan is chaotic and rapidly frequency modulated.

Moan is sometimes followed by spectrally structured noise with several spectral peaks occasionally resulting in a distinct call referred as **Growl**. The latter call was, however, recorded exclusively in one male (N = 1; n = 6). Growl is more grumbling low-frequency sound with minimum frequency 74 - 141 Hz (107.8 ± 32.2 Hz) lasting 0.145 - 1.3 s, (0.68 ± 0.47).

Grumble (N = 2; n = 15) is a short 0.1 - 0.59 s (0.16 ± 0.12) low-frequency harmonic signal which was recorded most frequently in male on the start of taking off (n = 14) and once also in a female during handling. Grumble is also a certain type of growling sounds, but it is emitted in different behavioural contexts and characterised by smaller frequency bandwidth (mean 521 ± 252.7 Hz) than Growl (3658.2 ± 1303 Hz).

Tab. 3: Deskriptivní statistika jednotlivých vokalizací
Table 3: Call descriptive statistics

	Clapping n = 31 min max.	Moan n = 63 min max	Growl n = 6 min max.	Grumble n = 15 min max	Vomit (syllab.) n = 14 min max
duration	0.13 11.17	0.08 3.31	0.15 1.31	0.10 0.59	0.16 0.40
dist to max	0.02 5.45	0.01 3.20	0.00 1.04	0.02 0.49	0.00 0.14
F max ampl	199.00 426.00	600.00 1392.00	621.00 872.00	446.00 662.00	423.00 640.00
quartile 25%	216.00 382.00	320.00 859.00	374.00 689.00	285.00 613.00	337.00 519.00
quartile 50%	345.80 934.00	550.00 1331.00	671.00 882.00	489.00 705.00	488.00 667.00
quartile 75%	626.00 1915.00	769.00 3125.00	890.00 1235.00	619.00 1146.00	578.00 1113.0
F min	88.00 174.00	55.00 652.00	74.00 141.00	123.00 565.00	107.00 216.00
F max	912.00 4029.00	1216.00 6127.00	2269.00 5439.00	667.00 1313.00	648.00 1587.0
bandwidth	783.00 3893.00	1055.00 5875.00	2127.00 5357.00	209.00 1028.00	445.00 1458.0
inter-quart range	382.00 1547.00	198.00 2380.00	438.00 831.00	134.00 587.00	146.00 606.00

	Clapping n = 31 mean std.dev.	Moan n = 63 mean std.dev.	Growl n = 6 mean std.dev.	Grumble n = 15 mean std.dev.	Vomit (syllab.) n = 14 mean std.dev.
duration	2.56	1.28	0.68	0.16	0.31
dist to max	1.35	0.70	0.38	0.08	0.07
F max ampl	238.99	873.27	693.17	590.28	549.50
quartile 25%	270.04	670.10	495.67	464.38	455.00
quartile 50%	491.51	890.70	745.50	592.65	556.71
quartile 75%	1118.99	1248.47	1133.17	751.05	682.14
F min	117.02	150.14	107.83	340.39	178.36
F max	2119.87	3734.29	3766.50	861.92	1218.36
bandwidth	2075.37	3583.44	3658.16	520.99	1039.64
inter-quart range	848.96	578.38	637.50	286.67	227.14

Vomit ($N = 1$; $n = 1$) is a long (8.8 s) noisy vocalization consisting of repetitive broadband syllables (15), where the initial element is different from the others by its lower frequencies. Mean duration of elements is 0.31 s ($n = 15$) and interval between elements 0.27 s ($n = 14$). Males produced this sound several times, usually during vomiting and/or repeated eating of the fish. Unfortunately, it was successfully recorded only once.

Verification of used classification

PCA generated two principal components with eigenvalues higher than 1 explaining more than 75 % of the variance in the response variables. PC1 was correlated mostly with F max ($r = -0.94$) and bandwidth ($r = -0.93$), while PC2 with frequency maximum amplitude and lower quartile ($r = -0.86$ and -0.84 , respectively; Table 1). Five a priori defined calls formed four distinct clusters (Fig. 6) when plotted in a space of the first two principal components.

DFA revealed high classification success (91 %, Wilks' lambda = 0.00762, $P < 0.0001$), only 11 of 125 individual records were misclassified (Table 2). When 15 clapping calls of the White Stork were added for comparison, DFA (Wilks' lambda = 0.0038104) produced two distinct (100 % classification success) clusters of these clapping calls corresponding to their species identity (Fig. 7).

Discussion

Multivariate analyses confirmed validity of four of five subjective categories of sounds produced by shorebill. The list of calls, however, is obviously not complete as records from breeding events were not available, and consequently, signals used for parent-offspring communication, e.g., begging calls were omitted. In nature, adults were also recorded as „whining or mewing“ at the nest, while young make a „hiccupping“ noise, when begging for food. Displays during pair formation are not well known, but include both bill-clattering and some up and down bobbing movements, which are similar to displays performed by storks. (Elliott, 1992). Thus, further continuation of the research with successfully breeding shoebills is needed. For this purpose, however, a new housing considerably facilitating the chance of breeding is required.

Plesiomorphic absence of syringeal muscles cause that shoebills cannot produce true vocal sounds (MC LELLAND, 1990; GILL, 1995). Consequently, the only conspicuous vocal display of shoebill is bill-clapping produced by mandibles. Nevertheless, bill-clapping is worth of interest from phylogenetic point of view. Comparable behavior is regularly observed also in many stork species (Kahl, 1971). Like storks, both sexes of shoebill produce clapping in the context of courtship during the breeding season (Elliott, 1992). Moreover, they resemble the storks also by defecation on the legs, in order to induce cooling by evaporation (Elliott, 1992). The position of shoebill and its relationship to storks (Ciconiidae) in the phylogenetic tree has been a matter of disputes (for a review see Mayr 2003). Current comprehensive cladistic analysis of morphological data set discussing also all previous phylogenetic hypotheses (Livezey et al., 2007) corroborated monophyly of Pelecanimorphae including both Balaeniceps and its sister monophylum comprising Pelecaniformes with its traditional content, i.e., Anhingidae, Phalacrocoracidae, Sulidae, Pelecanidae, Fregatidae and Phaetonidae. The whole Pelecanimorphae is sister of the clade Ciconiimorphae that contains Ciconiidae, Scopidae and Ardeidae. It conforms some molecular phylogenies (e.g., Van Tuinen et al. 2001, for a review see Mayr 2003 and Livezey et al., 2007) tending to support sister relationship between Balaeniceps and Pelecanidae (or whole Pelecaniformes). If proved, shared characters between storks and shoebill should be interpreted either as homoplasy or as apomorphies of the higher order clade Pelecanimorphae-Ciconiimorphae.

Acknowledgements

The research was supported by the Grant Agency of the Charles University, project No. B-BIO-185/2004. Personal costs for R.P. were provided by Grant Agency of the Czech Republic (No.206/05/H012).

Literatura - References

- CORTOPASSI, K. A. & BRADBURY, J. W. (2000): The comparison of harmonically rich sounds using spectrographic cross-correlation and principal coordinates analysis. *Bioacoustics* 11: 89-127.
- EDA-FUJIWARA, H., YAMAMOTO, A., SUGITA, H., TAKAHASHI, Y., KOJIMA, Y., SAKASHITA, R., OGAWA, H., MIYAMOTO, T. & KIMURA, T. (2004): Sexual Dimorphism of Acoustic Signals in the Oriental White Stork: Non-invasive Identification of Sex in Birds. *Zoological Science* 21: 817-821.
- ELLIOTT, A. (1992): Family Balaenicipitidae (Shoebill). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (eds.): *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1: 466-471. Barcelona: Birdlife/Lynx Edicions.
- GILL, F. B., 1995: *Ornithology*. New York, USA: W. H. Freeman and Company, pp. 238-239.
- GUILLET, A. (1979): Aspects of the foraging behaviour of the shoebill. *Ostrich*, 50: 252-255.
- HOESE, W. J., PODOS, J., BOETTICHER, N. C. & NOWICKI, S. (2000): Vocal tract function in bird-song production: experimental manipulation of beak movements. *The Journal of Experimental Biology* (203): 1845-1855.
- HUBER, S. K. & PODOS, J. (2006): Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). *Biological Journal of the Linnean Society* (88): 489-498.
- KAHL, M. P. (1971): Social behavior and taxonomic relationships of the storks. *Living Bird* 10: 151-170.
- LIVEZEY, B. C. & ZUSI, R. L. (2007): Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* (149): 1-95.
- MCLELLAND, J., 1990: *Avian Anatomy*. England: Wolfe Publishing Ltd., 100 pp.
- PALACIOS, M. G. & TUBARO, P. L. (2000): Does beak size effect acoustic frequencies in woodcreepers? *The Condor* (102): 553-560.
- PODOS, J. (2001): Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409: 185-188
- PODOS, J., SOUTHALLI, J. A. & ROSSI-SANTOS, M. R. (2004): Vocal mechanics in Darwin's finches: correlation of beak gape and song frequency. *The Journal of Experimental Biology* 207: 607-619.
- RYAN, M. J. & BRENOWITZ, E. A. (1985): The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126: 87-100.
- SPECHT, R. (2006): *Avisoft-SASLab Pro Sound Analysis and Synthesis Laboratory*. R. Specht, Berlin, Germany.
- TERRY, A. M. R., MCGREGOR, P. K. & PEAKE, T. M. (2001): A comparison of some techniques used to assess vocal individuality. *Bioacoustics* 11: 169-188.