

METODY – METHODS

Przemysław Busse

WSKAŹNIKI KSZTAŁTU SKRZYDŁA I PROBLEMY ZWIĄZANE Z ICH INTERPRETACJĄ

PRACE AKCJI BAŁTYCKIEJ. NR 66

Pomiary formuły skrzydła zyskały w Europie popularność po 1973 roku, kiedy to ukazały się drukiem materiały z konferencji standaryzacyjnej w Tring, gdzie włączono je do zalecanych pomiarów biometrycznych (Sales 1973). Wcześniejsze prace oparte na pomiarach formuły skrzydła (Williamson 1960; Scott 1962; Hołyński 1965; Busse 1967; Nitecki 1969) nie podawały techniki wykonywania tego pomiaru, co doprowadziło do ukształtowania się różnych jego wariantów. W swoich przewodnikach do oznaczania ptaków wróblowatych Svensson (1970, 1975, 1984) powtarzał opis metody, która w zastosowaniu do żywych ptaków powodowała wiele niedogodności w pracy terenowej, zniechęcając do włączania pomiaru formuły skrzydła do rutynowych badań schwytych ptaków. Opis wygodniejszej metody opracowanej w czasie prac Akcji Bałtyckiej był publikowany w standardach metodycznych Akcji (Busse 1974, 1983a).

Wykorzystanie pomiarów formuły skrzydła do obliczania wskaźników kształtu skrzydła zostało zaproponowane przez Hołyńskiego (1965) i rozszerzone przez Bussego (1967). Wskaźniki, nazwane pierwotnie nieprawidłowo współczynnikami, zostały opublikowane w formie:

$$e = \Sigma p - \Sigma d, \quad (1)$$

$$l = \Sigma p + \Sigma d, \quad (2)$$

gdzie Σp – suma odległości od szczytu skrzydła końców lotek proksymalnych, Σd – analogiczna suma dla lotek distalnych. Wskaźniki te były używane w wielu pracach nad zróżnicowaniem populacyjnym migrantów (Busse 1967, 1976, 1983b; Nitecki 1969; Lövei 1983). We wszystkich wypadkach opracowania bogatych danych biometrycznych znaleziono wysoce istotne statystycznie zróżnicowania między ptakami schwytanymi w różnych stacjach badawczych lub wędrujących w kolejnych falach przelotu. Zróżnico-

wania te stwierdzono u mysikrólika (*Regulus regulus*), rudzika (*Erithacus rubecula*), drozda śpiewaka (*Turdus philomelos*), zięby (*Fringilla coelebs*), pokrzywnicy (*Prunella modularis*), pierwiosnka (*Phylloscopus collybita*) i sosenówki (*Parus ater*). Oba wymienione wskaźniki okazały się równie przydatne w tych badaniach. W zależności od kształtu skrzydła danego gatunku wartości tych wskaźników były ze sobą znacznie skorelowane (*F. coelebs* – $r = 0,96$, *P. modularis* – $r = 0,74$), skorelowane umiarkowanie (*R. regulus* – $r = 0,43$) lub też zmieniały się zupełnie niezależnie (*P. ater* – $r = -0,01$).

Idea tworzenia liczbowych wskaźników do określenia kształtu skrzydła znalazła zupełnie inne ucieleśnienie we wskaźnikach zaproponowanych przez Mlikovsky'ego (1978, 1982) i te właśnie propozycje spowodowały, że do kwestii interpretacji wskaźników kształtu skrzydła wróciłem ponownie w niniejszym artykule.

Omówienie wskaźników kształtu skrzydła

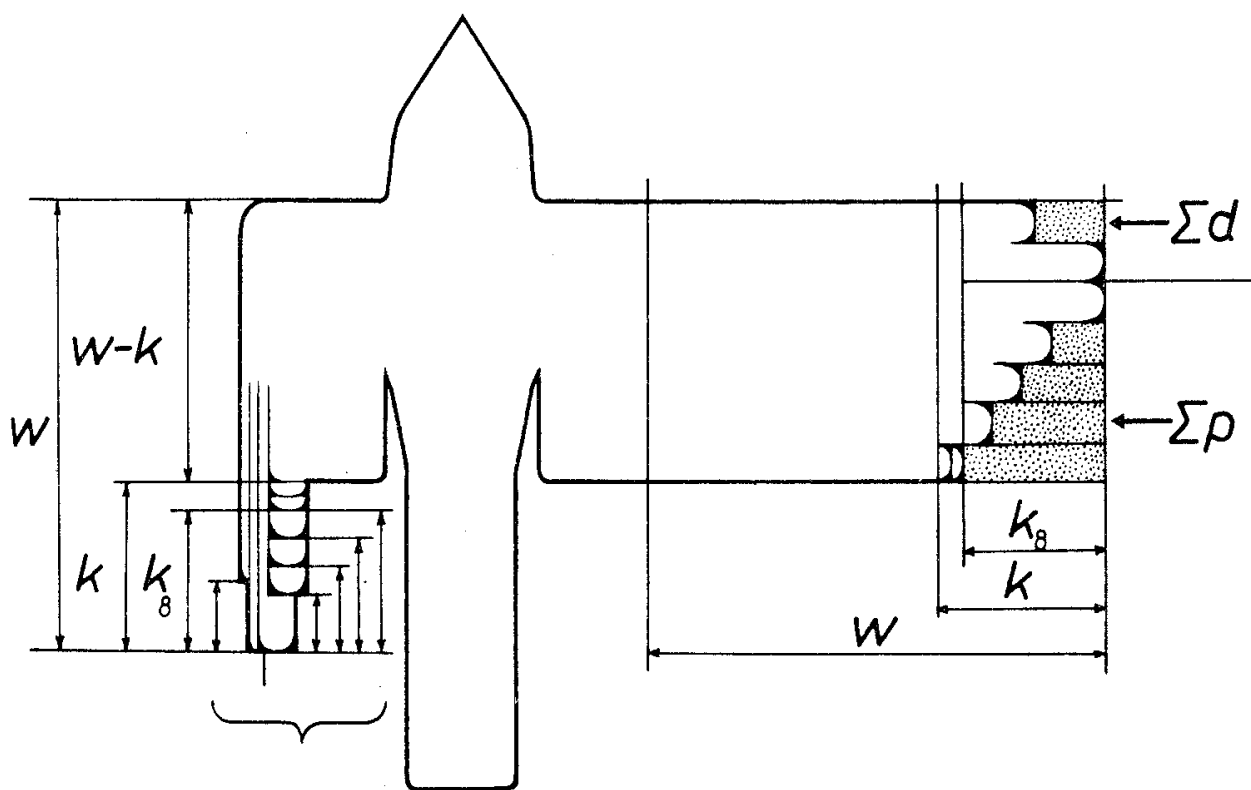
W pierwszej z wyżej wymienionych prac Mlikovsky'ego (1978) znalazł się przegląd metod zapisu i wykorzystania pomiarów formuły skrzydła. Autor zaproponował tam inny niż w standardach Akcji Bałtyckiej sposób linearnego zapisu formuły. Choć logiczny w swych założeniach, sposób ten nie nadaje się do zastosowania w masowych badaniach, gdyż zmusza do zmiany techniki pomiaru na znacznie bardziej czasochłonną. Wspomniana sprawa techniczna nie wpływa jednak na sprawę podejścia do opisu kształtu skrzydła za pomocą wskaźników. Zaproponowane przez Mlikovsky'ego nowe wskaźniki kształtu skrzydła P i S mogłyby mieć natomiast ważne znaczenie, gdyż oparte zostały na zupełnie odmiennych niż poprzednie wskaźniki założeniach teoretycznych. Odrzucenie wskaźników e i l zostało dokonane bez jakiegokolwiek dyskusji założeń teoretycznych, obliczeniowych czy interpretacyjnych tych wskaźników. Zamiast wskaźnika e Mlikovsky zaproponował identycznie nazwany wskaźnik S , a zamiast wskaźnika l – wskaźnik P . Nowe wskaźniki zdefiniowane zostały za pomocą 6 wzorów, z których dwa są wzorami podstawowymi S i P , natomiast pozostałe – wzorami pomocniczymi, które trzeba podstawić do wzorów podstawowych, by otrzymać pełne matematyczne określenie wartości wskaźnika, np.:

$$P = \frac{\left[n_i - \frac{\sum n_i (W - d_i)}{\sum (W - d_i)} \right]^4 \cdot \frac{W - d_i}{\sum (W - d_i)}}{\left\{ \sum \left[n_i - \frac{n_i (W - d_i)}{\sum (W - d_i)} \right]^2 \cdot \frac{W - d_i}{\sum (W - d_i)} \right\}^2} \quad (3)$$

Przedstawiony wynik podstawienia może jednak zniechęcić potencjalnego badacza nie tylko do prób biologicznej interpretacji uzyskiwanych wartości liczbowych, ale i do stosowania wszelkich wskaźników kształtu skrzydła. Według autora nowych wskaźników zastosowane wzory, pochodzące ze

statystyki matematycznej, lepiej przedstawiają kształt skrzydła niż zbyt uproszczone wskaźniki e i l ; nie podał on jednak żadnych argumentów.

W moim przekonaniu Mlikovsky nie ma tu racji ze względów czysto logicznych, pomijając już stopień komplikacji samych wzorów (sam autor podał w swej pierwszej publikacji pięć z sześciu wzorów z pomyłkami w symbolach, z czego tylko cztery zostały prawidłowo sprostowane w następnym artykule) i kłopoty obliczeniowe (obliczenie wskaźników wymaga użycia co najmniej kalkulatora programowalnego). Podstawowy logiczny błąd użycia wzorów pochodzących z dziedziny statystyki polega na nieadekwatności wzorów statystycznych do opisu kształtu pojedynczego skrzydła. Kształt skrzydła jest ze swej natury pojęciem z dziedziny geometrii, gdyż skrzydło pracuje jako pewna powierzchnia, oczywiście znacznie trudniejsza do opisu niż proste figury geometryczne na płaszczyźnie, ale zawsze o charakterze



Pomiary formuły skrzydła (1)

Rys. 1. Schematyczna ilustracja pomiarów skrzydła i elementów obliczeniowych wskaźników kształtu skrzydła. w – długość skrzydła złożonego, k – pomiar Kippa, k_8 – odległość końca ósmej lotki pierwszorzędowej od szczytu skrzydła (ostatni pomiar formuły skrzydła); powierzchnie kropkowane: Σd – suma odległości od szczytu skrzydła końców lotek distalnych, Σp – taka sama suma lotek proksymalnych, między tymi polami zaznaczona oś symetrii końca skrzydła

Fig. 1. Scheme of wing measurements. w – wing-length, k – Kipp's measurement, k_8 – distance from wing-tip to the tip of 8th primary (in wing-formula measurements (1)); dotted areas: Σd – a sum of distances from wing-tip to the tips of distal primaries, Σp – the same for proximal primaries, symmetry axis of wing-tip is drawn

geometrycznym. Stwierdzenie nieadekwatności definicji wskaźników P i S do problemu opisu kształtu skrzydła powoduje, że nie będą one dalej rozważane.

Chronologicznie najstarszym wskaźnikiem kształtu skrzydła jest tzw. indeks Kippa (1959), oparty na jednym tylko pomiarze – odległości końca pierwszej lotki drugorzędowej od końca skrzydła (rys. 1). Pomiar ten (k) wyrażony w procentach długości skrzydła złożonego (w) jest właśnie indeksem Kippa (K):

$$K = \frac{k}{w} \cdot 100. \quad (4)$$

Interpretacja tego wskaźnika wskazuje, że określa on wydłużenie dłoniowej części skrzydła w stosunku do długości. Funkcjonalna interpretacja jest jednak klarowniejsza, gdy indeks Kippa zostanie wyrażony w formie opisującej nasadową, a nie końcową część skrzydła:

$$B = 100 - K \quad (5a) \quad \text{lub} \quad B = \frac{w - k}{w} \cdot 100 \quad (5b)$$

gdzie B – wskaźnik szerokości skrzydła. W tej postaci uzyskuje się informację o szerokości skrzydła, która jest ważnym elementem funkcjonalnym. Pomiar Kippa nie występuje w standardowym zakresie pomiarów formuły skrzydła, lecz znajduje się w nim pomiar odległości końca ósmej lotki pierwszorzędowej od końca skrzydła, silnie skorelowany z pomiarem Kippa (przy porównaniach międzygatunkowych u drobnych ptaków śpiewających wartość r osiąga 0,99).

Interpretacja wskaźników e i l jako wskaźników symetrii i ostrości skrzydła została podana w pierwszej pracy im poświęconej (Busse 1967). Wobec nowości problemu, interpretacja ta była bardziej oparta na intuicji niż analizie, do której brak jeszcze było dostatecznych danych. Po licznych zastosowaniach w praktyce badawczej, obliczeniu wartości wskaźników dla różnych gatunków, populacji i grup płciowo-wiekowych nadszedł czas na rozważenie powstających problemów interpretacyjnych.

Stosując wartości e i l w analizie biometrycznej stwierdza się wysoką dodatnią korelację tych wartości z długością skrzydła, co ogranicza ich wartość jako odrębnych parametrów biometrycznych przy bardziej zaawansowanych metodycznie badaniach. Możliwość wpływu długości skrzydła na wartość wskaźników została co prawda zauważona już w pierwszych pracach (Hołyński 1965; Busse 1967), ale w praktyce, z wyjątkiem pracy Lövei (1983), nie próbowano usunąć tej niedogodności. Konieczna staje się więc ponowna analiza tego problemu.

Rysunek 1 przedstawia w schematycznej formie co oznaczają poszczególne pomiary dokonywane na skrzydle ptaka oraz interpretację podstawowych wartości (Σp , Σd) stosowanych przy obliczaniu wskaźników e i l . Kolejne

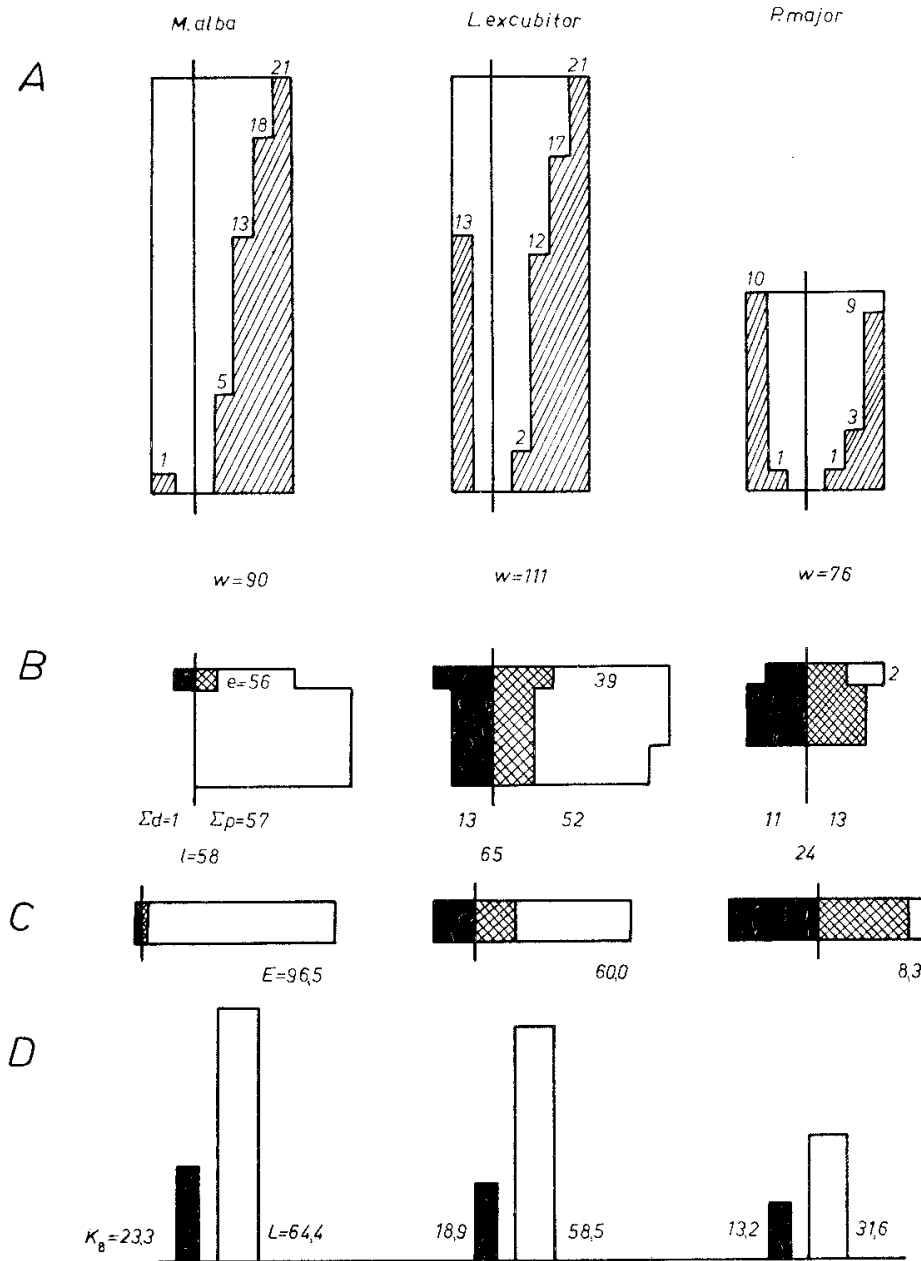
pomiary formuły skrzydła zostały tu przedstawione jako wąskie prostokąty o różnej długości „wycięte” ze skrzydła przedstawionego jako duży prostokąt, przypominający rozpostarte skrzydło szybującego orła. Elementy te nie są w rozpostartym skrzydle tej samej wielkości, co rezultaty pomiarów w skrzydle złożonym i z pewnością niekoniecznie prostokątne, ale można przyjąć, że wartości te są silnie skorelowane. Wartości Σp i Σd , używane przy obliczeniach wskaźników e i l , są więc skorelowane z polami zakropkowanymi na rysunku. Przyjmując taki obraz wartości Σp i Σd , można od razu zauważyć, że im bardziej Σd zmierza w kierunku równości z Σp , tym bardziej staje się symetryczny koniec skrzydła:

$$\Sigma d \rightarrow \Sigma p \equiv e \rightarrow 0 \quad (6)$$

oraz, że im bardziej suma Σd i Σp rośnie, tym bardziej ostry staje się kształt skrzydła. Rozważanie to potwierdza więc oryginalną interpretację wskaźników, nie sugerując jednak sposobu uniezależnienia wartości wskaźników od długości skrzydła, która w sposób oczywisty wpływa na bezwzględne wartości Σp i Σd .

Próbie znalezienia metody obniżenia korelacji między wartościami wskaźników a długością skrzydła ma ułatwić rysunek 2. Przedstawia on schematycznie trzy przykłady skrzydeł gatunków różniących się zarówno długością, jak i kształtem. Przykładowe skrzydła (rys. 2A) są opisane wartościami ich długości oraz standardowych pomiarów formuły. Dalsze elementy rysunku (rys. 2 B, C, D) ilustrują graficznie operacje algebraiczne dokonywane na danych wyjściowych w trakcie obliczania wartości wskaźników e i l (rys. 2 B) oraz nowo proponowanego wskaźnika E' (rys. 2 C). Zgodnie z interpretacją Σd i Σp przedstawioną na rysunku 1, operacje zilustrowane na rysunku 2B są dokonywane na „wyciętej” części powierzchni schematycznego skrzydła i dotyczą w pewnym sensie negatywu końca skrzydła (część zakreślona na rys. 2A), zamiast samego końca skrzydła (przedstawionego na rys. 2 A w kolorze białym). Wielkość wieloboków przedstawionych na rysunku 2 B wyraźnie wskazuje na zależność wartości e i l od długości skrzydła: im dłuższe skrzydło, tym większe całe pole figury, odpowiadające wartości l , ale także większe pole białe odpowiadające wartości e . Na rysunku 2 B pole białe (reprezentujące e) powstało przez odjęcie powierzchni zakratkowanej odpowiadającej wartości Σd (czarne pole z lewej strony osi symetrii końca skrzydła) od pola prawej strony osi symetrii (= Σp). W przypadku $\Sigma d > \Sigma p$ część niezrównoważona znajduje się po lewej stronie osi symetrii i e przybiera wartość ujemną. Tak więc e jest niezrównoważoną częścią całego pola (= l), gdy jako oś równowagi potraktujemy oś symetrii skrzydła, co stanowi miarę asymetrii całej figury względem przyjętej osi. Wyrażenie wartości e w procentach wartości l (rys. 2 C):

$$E' = \frac{e}{l} \cdot 100, \quad (7)$$



Rys. 2. Graficzna interpretacja wskaźników kształtu skrzydła na przykładzie skrzydeł typowych dla gatunków: pliszki siwej (*Motacilla alba*), srokosza (*Lanius excubitor*), bogatki (*Parus major*). A. Dane wyjściowe: długość skrzydła (w) oraz pomiary formuły skrzydła. Pionową linią zaznaczono oś symetrii końca skrzydła, powierzchnia zakreskowana odpowiada powierzchni kropkowanej na rys. 1. B. Niestandardyzowane wskaźniki kształtu skrzydła. Powierzchnia czarna na lewo od osi symetrii końca skrzydła odpowiada wartości Σd (patrz rys. 1), cała powierzchnia na prawo od osi odpowiada wartości Σp (rys. 1); e (pole białe) = $\Sigma p - \Sigma d$ (Σd – pole zakratkowane równe połowi czarnemu), l – całe pole figury po obu stronach osi symetrii = $\Sigma p + \Sigma d$. Standaryzowany wskaźnik asymetrii skrzydła: E' (pole białe). Oznaczenia pół jak na rysunku B, lecz ich powierzchnie przedstawione w relacjach procentowych w stosunku do całej powierzchni (= l) odpowiedniej figury na rysunku B. D. Porównanie wartości zmodyfikowanego indeksu Kippa (K_8) i standaryzowanego wskaźnika ostrości skrzydła (L).

Fig. 2. Graphical interpretation of the wing-shape indices. As examples the wings typical for three species of passerines are shown. A. Raw data: wing-length (w) and wing-formula measurements; axis of the carpal part of the wing is shown as vertical line; striped areas correspond with dotted ones in Fig. 1. They are "cuttings-off" from the imagined wing-rectangle. B. Not standardized wing-shape indices: Σd (as defined in Fig. 1); area left of wing axis (black one),

powinno wyeliminować wspólny wpływ długości skrzydła dla obu tych wielkości*.

Rozważania nad sensem wskaźnika e doprowadziły więc z jednej strony do takiego ujęcia obliczeniowego wyników pomiarów formuły skrzydła, że można się spodziewać znacznego uniezależnienia wartości wskaźnika od długości skrzydła, z drugiej zaś strony do uściślenia interpretacji tego wskaźnika. Zostało bowiem zauważone, że wartości e i E' stanowią miary asymetryczności końca skrzydła, a więc powinny nosić odpowiednio nazwy „niestandaryzowanego wskaźnika asymetrii końca skrzydła” (e) oraz „standaryzowanego wskaźnika asymetrii końca skrzydła” (E').

Rozważając sprawę względnego uniezależnienia wartości wskaźnika ostrości skrzydła od długości skrzydła trzeba na razie poprzestać na wprowadzeniu do praktycznego użytku wskaźnika L , wspomnianego już w pracy Bussego (1967):

$$L = \frac{l}{w} \cdot 100, \quad (8)$$

lecz dotychczas nie stosowanego. Interpretacja tej modyfikacji używanego dotychczas wskaźnika l nie jest tak oczywista, jak wskaźnika E' , lecz wprowadzenie odniesienia wyników pomiarów formuły do długości skrzydła pozwala na wyraźne obniżenie korelacji tych wielkości (patrz niżej).

Porównanie wartości indeksu Kippa i wskaźnika L wskazuje na pokrewieństwo obu wskaźników, choć przedstawiają one inne aspekty kształtu skrzydła.

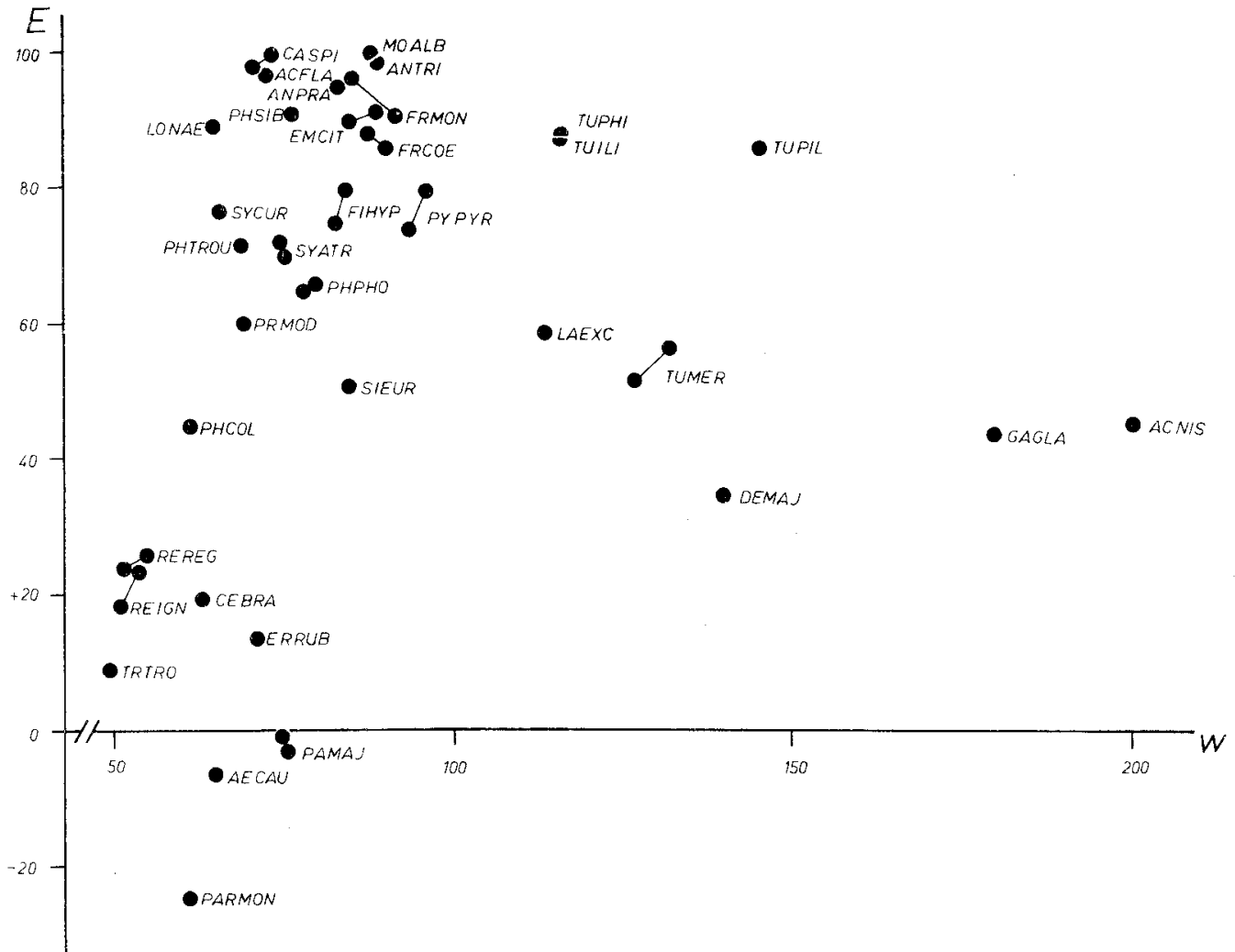
Zastosowanie wskaźników kształtu skrzydła w badaniach biometrycznych

Kształt skrzydła był dyskutowany w literaturze w kilku aspektach. Pierwsze prace w tym zakresie (Stegman 1954; Kipp 1959) zawierały wyniki porównań kształtu skrzydła różnych gatunków lub podgatunków ptaków, dyskutowane z punktu widzenia problematyki ewolucyjnej i filogenezy. Zróżnicowania ilościowej formuły skrzydła znalazły zastosowania w dziedzinie identyfikacji gatunków (Williamson 1960, 1962, 1964; Hołyński 1964; Svens-

* Oznaczenie E' zostało zastosowane ze względu na konieczność odróżniania nowego wskaźnika od standaryzowanej wersji wskaźnika e (Hołyński 1965; Busse 1967), która potem została zastosowana w jednej tylko publikacji (Lövei 1983).

Σp – whole area right of the wing axis, e – white area = the rest after subtraction of crossed area (= Σd) from the Σp area, l – whole area (black + crossed + white) = sum of striped areas at section A . C . Standardized index of wing-assymetry: E' – white area = e (as in section B), but expressed in per cents of whole area of the rectangle, which correspond to whole area of figures in section B . D . Comparison between values of Kipp's modified index (K_8) and these od standardized wing-pointedness index (L)

son 1970, 1975, 1984; Mead 1977). Wskaźniki kształtu skrzydła nie znalazły dotychczas zastosowania w tym zakresie, choć taka możliwość istnieje. Można natomiast przewidywać ich zastosowanie w bardziej zaawansowanych pracach dotyczących adaptacyjnych walorów różnego kształtu skrzydła do warunków życia ptaka. Lokalizacja poszczególnych gatunków na diagramach takich, jak przedstawiony na rysunku 3, może być interpretowana z punktu



Rys. 3. Rozkład korelacyjny wartości standardyzowanego wskaźnika asymetrii skrzydła (E) i długości skrzydła (w) dla różnych gatunków ptaków (wg danych z pracy Bussego 1976). Znaki odpowiadające obu płciom tego samego gatunku połączone kreskami. Symbole gatunków: ACFLA – *A. flammea*, ACNIS – *A. nisus*, AECAU – *Ae. caudatus*, ANPRA – *A. pratensis*, ANTRI – *A. trivialis*, CASPI – *C. spinus*, CEBRA – *C. brachydactyla*, DEMAJ – *D. major*, EMCIT – *E. citrinella*, ERRUB – *E. rubecula*, FIHYP – *F. hypoleuca*, FRCOE – *F. coelebs*, FRMON – *F. montifringilla*, GAGLA – *G. glandarius*, LAEXC – *L. excubitor*, LONAE – *L. naevia*, MOALB – *M. alba*, PAMAJ – *P. major*, PARMON – *Parus montanus*, PHPHO – *Ph. phoenicurus*, PHCOL – *Ph. collybita*, PHSIB – *Ph. sibilatrix*, PHTROU – *Ph. trochilus*, PRMOD – *P. modularis*, PYPYR – *P. pyrrhula*, REIGN – *R. ignicapilus*, REREG – *R. regulus*, SIEUR – *S. europaea*, SYCUR – *S. curruca*, TRTRO – *T. troglodytes*, TUILI – *T. iliacus*, TUMER – *T. merula*, TUPHI – *T. philomelos*, TUPIL – *T. pilaris*

Fig. 3. Relations between values of E -index and wing-length (w) for different species (after data by Busse 1976). Signs representing sexes of the same species connected by lines. Symbols of species – see Polish text

widzenia ekologii gatunku, choć z pewnością znalezienie czynników wpływających na taką a nie inną lokalizację nie będzie łatwe.

Międzygatunkowe porównania średnich wartości wskaźników e i l z długością skrzydła (dane dotyczące 14 gatunków ptaków śpiewających wg Bussego 1976) wykazują znaczną korelację tych wartości ($r_{we} = 0,66$, $r_{wl} = 0,88$), co było właśnie powodem podjęcia prób uniezależnienia wskaźników od długości skrzydła. Wskaźniki E' i L są skorelowane z długością skrzydła znacznie słabiej ($r_{wE'} = 0,45$, $r_{wL} = 0,48$ dla tych samych gatunków).

Wykazuje to osiągnięcie pożądanego rezultatu w zakresie porównań międzygatunkowych. Równocześnie bardzo wysoka korelacja między samymi wskaźnikami ($r_{el} = 0,91$) spadła do wartości $r_{E'L} = 0,60$, częściowo eliminując wspólne powiązania.

Wewnątrzgatunkowe różnicowania wskaźników kształtu skrzydła wydają się najbardziej obiecującą dziedziną zastosowań tych wskaźników, gdyż poziom różnicowań międzygrupowych wśród badanych migrantów jest dla wskaźników kształtu skrzydła wyraźnie wyższy niż dla długości skrzydła i ogona (tab. 1). Bardziej szczegółowo przedstawia to tabela 2 zawierająca różnicowania biometryczne kolejnych fal zięb wędrujących wiosną przez polskie Wybrzeże. Korelacja wartości wskaźników e i l z długością skrzydła jest tu bardzo wysoka ($r_{we} = 0,88$, $r_{wl} = 0,90$), podczas gdy wskaźniki standaryzowane są skorelowane bardzo słabo ($r_{wE'} = 0,13$, $r_{wL} = 0,28$). U zięby oba wskaźniki niestandaryzowane są skorelowane w bardzo wysokim stopniu ($r_{el} = 0,96$), natomiast standaryzowane – bardzo nieznacznie ($r_{E'L} = -0,26$). Wskazuje to na dużą w tym przypadku efektywność procedury standaryzacyjnej.

Tabela 1

Zmienność różnych parametrów biometrycznych u zbadanych gatunków ptaków. Podane wartości zmienności V dla n badanych grup osobników: N – liczba osobników we wszystkich grupach łącznie, M_V – średnia wartość wskaźnika zmienności dla wszystkich trzech przykładowych gatunków

Variation of different biometrical parameters in some studied species. Coefficient of variation V is given for n groups studied. M_V – mean coefficient of variation, N – number of individuals in all groups together. (1) – wing-length, (2) – tail-length, (3) – wing-shape indices

	N	n	Długość skrzydła (1)	Długość ogona (2)	Wskaźniki kształtu skrzydła (3)			
					e	l	E'	L
<i>Turdus philomelos</i>	7454	24	0,54	1,25	–	1,78	–	1,73
<i>Fringilla coelebs</i>	2648	12	0,45	0,66	2,48	2,03	1,06	2,09
<i>Parus ater</i>	4288	12	0,44	0,79	7,31	1,28	7,26	1,34
M_V			(0,48)	(0,90)	(4,89)	(1,70)	(4,16)	(1,72)

Tabela 2

Parametry biometryczne kolejnych fal (I, II, III) *F. coelebs* przelatujących wiosną przez stacje Hel i Mierzeja Wiślana (wg Bussego 1976). Krzyżyki wskazują różnice wysoce istotne statystycznie ($p < 0,01$) – różnice dla wskaźników E' i L nie sprawdzone. V – wskaźnik zmienności, M_V – średnie wartości wskaźnika zmienności dla wszystkich grup łącznie

Biometrical parameters of waves (I, II, III) of *F. coelebs* migrating by Operation Baltic's stations Hel and Mierzeja Wiślana in spring (after Busse 1976). Crosses point out differences statistically highly significant ($p < 0.01$) – differences not checked for E' and L indices, V – coefficient of variation (C.V.) for all sex/age groups. (1) – waves, (2) – wing-length, (3) – tail-length, (4) – wing-shape indices, (5) – number of $p < 0.01$

	Fale (1)	N	Długość skrzydła* (2)	Długość ogona** (3)	Wskaźniki kształtu skrzydła (4)			
					e	l	E'	L
♂♂ <i>ad.</i>	I	347	[89,73]	× [68,69] [68,81] [70,02] ×	[38,54]	[44,46]	86,7	49,5
	II	72	[89,28]		[37,39]	[42,47]	88,0	47,6
	III	24	[89,75]		[37,50]	[42,58]	88,1	47,4
V			0,30	1,07	1,67	2,59	0,89	2,41
♂♂ <i>imm.</i>	I	593	[88,00] ×	× [67,09] [66,92] [66,26]	[37,71] ×	[41,58]	90,7	47,2
	II	137	[87,41]		[35,29] ×	[39,63]	89,0	45,3
	III	92	[87,73]		[36,98] ×	[41,00]	90,2	46,7
V			0,33	0,66	3,38	2,45	0,97	2,11
♀♀ <i>ad.</i>	I	166	[83,07]	[62,77] [62,85] [62,46]	[34,50] ×	[39,46]	87,4	47,5
	II	311	[82,90]		[33,43] ×	[38,40]	87,0	46,3
	III	96	[82,62]		[35,53] ×	[39,76]	89,4	48,1
V			0,28	0,35	2,73	1,81	1,46	1,94
♀♀ <i>imm.</i>	I	163	[83,05] ×	× [62,69] [62,04] [62,12]	[34,00]	[38,23]	88,9	46,0
	II	531	[82,08] ×		× [33,62]	[37,85]	88,8	46,1
	III	116	[81,58] ×		[35,05] ×	[38,82]	90,3	47,6
V			0,91	0,56	2,16	1,28	0,92	1,93
M_V			0,45	0,66	2,48	2,03	1,06	2,09
Liczba $p < 0,01$ (5)			4	5	6	8		

* Metoda maksymalnej długości; "maximum chord" method.

** Metoda Akcji Bałtyckiej; "to the back" method (Busse 1983).

Badając dymorfizm płciowo-wiekowy w obrębie poszczególnych gatunków (tab. 3 i 4) znajdujemy prawidłowości podobne, jak w przypadku porównań międzygrupowych migrantów – wskaźniki kształtu skrzydła wy-

Tabela 3

Dymorfizm płciowy (Δ) w różnych parametrach biometrycznych wyrażony w procentach niższej wartości (zazwyczaj $\Delta = (M_{\text{♂}} - M_{\text{♀}}) / M_{\text{♀}} \cdot 100$, gdyż w większości przypadków wartości te były mniejsze u samic). Według Bussego 1976

Sexual dimorphism (Δ) in biometrical parameters expressed in per cents of lower value (usually $\Delta = (M_{\text{♂}} - M_{\text{♀}}) / M_{\text{♀}} \cdot 100$ as in the most cases ♂♂ have bigger values than ♀♀).

(1) – wing-length, (2) – tail-length, (3) – standard weight, (4) – wing-shape indices

	N	Długość	Długość	Ciężar standar- dowy*** (3)	Wskaźnik kształtu skrzydła				
		skrzydła* (1)	ogona** (2)		e	l	E'	L	
<i>Regulus</i>									
<i>regulus</i>	5052	4,1	4,6	1,2	18,4	7,5	10,19	3,2	
<i>Regulus</i>									
<i>ignicapillus</i>	32	3,5	4,2	–	–	4,6	–	1,3	
<i>Ficedula</i>									
<i>hypoleuca</i>	200	2,2	1,7	–	14,8	7,2	7,0	4,9	
<i>Phoenicurus</i>									
<i>phoenicurus</i>	170	2,6	0,6	–	5,0	3,9	1,0	1,3	
<i>Turdus</i>									
<i>ad.</i>	247	3,9	5,4	–	19,9	9,5	9,5	5,3	
<i>merula</i>	<i>imm.</i>	432	3,0	3,0	–	8,1	6,5	1,5	3,4
<i>Parus</i>									
<i>ad.</i>	1096	3,0	4,5	5,5	3,6	0,3	4,1	2,8	
<i>major</i>	<i>imm.</i>	1470	3,2	3,9	5,7	–	11,0	–	7,5
<i>Emberiza</i>									
<i>citrinella</i>	86	5,3	3,6	5,6	6,3	3,3	2,9	2,0	
<i>Fringilla</i>									
<i>ad.</i>	1038	8,1	9,5	12,2	12,4	13,3	0,7	4,7	
<i>coelebs</i>	<i>imm.</i>	1712	6,7	7,7	10,2	8,3	8,0	0,2	1,3
<i>Fringilla</i>									
<i>ad.</i>	119	7,1	8,7	4,4	–	–	–	–	
<i>montifringilla</i>	<i>imm.</i>	258	5,8	6,0	7,3	–	–	–	
<i>Carduelis</i>									
<i>ad.</i>	146	2,0	2,4	2,8	6,5	4,5	1,8	2,5	
<i>spinus</i>	<i>imm.</i>	456	3,0	3,2	3,8	6,4	6,0	0,4	3,0
<i>Pyrrhula</i>									
<i>pyrrhula</i>	35	3,3	3,2	–	1,0	9,2	8,1	5,7	
M_A		4,17	4,51	5,87	9,23	6,77	3,96	3,51	

* Patrz tab. 2; see Table 2.

** Patrz tab. 2; see Table 2.

*** Ciężar standardyzowany według metody Bussego (1970); weight recalculated to a standard level of fatness (T_2) after method by Busse (1970).

kazują większą zmienność niż długość skrzydła, długość ogona i ciężar. Występują tu jednak znaczne różnice między gatunkami i między zmiennością wskaźników standaryzowanych i niestandaryzowanych. Wyjaśnienie tych różnic wymaga jednak dalszych, szczegółowych już studiów.

Tabela 4

Dymorfizm wiekowy (Δ) w różnych parametrach biometrycznych wyrażony w sposób analogiczny jak w tabeli 3. Według danych Bussego (1976)

Age dimorphism (Δ) in biometrical parameters expressed in per cents of lower value calculated analogically to that in Table 3. (1) – wing-length, (2) – tail-length, (3) – standard weight, (4) – wing-shape indices. After data from Busse (1976)

	<i>N</i>	Długość skrzydła*	Długość ogona*	Ciężar standardowy**	Wskaźnik kształtu skrzydła (4)			
					<i>e</i>	<i>l</i>	<i>E'</i>	<i>L</i>
<i>Turdus philomelos</i>	480	0,9	2,6	–	1,6	0,7	0,9	0,2
<i>Turdus iliacus</i>	242	0,6	0,2	–	0,4	0,7	0,2	0,0
<i>Turdus merula</i>	♂♂ 303 ♀♀ 376	2,2 1,3	4,1 1,7	–	10,5 0,4	4,2 1,4	6,1 1,7	2,1 0,0
<i>Parus major</i>	♂♂ 1018 ♀♀ 1548	0,8 0,9	1,9 1,4	0,6 0,7	–	0,2 10,9	–	0,7 10,1
<i>Fringilla coelebs</i>	♂♂ 1290 ♀♀ 1460	2,2 0,8	2,7 1,0	1,3 0,4	4,3 0,5	7,3 2,2	2,7 1,8	4,9 1,5
<i>Fringilla montifringilla</i>	♂♂ 180 ♀♀ 197	1,3 0,0	2,0 0,6	0,8 2,0	–	–	–	–
<i>Carduelis spinus</i>	♂♂ 371 ♀♀ 321	0,3 1,2	0,4 0,4	1,9 0,9	2,2 2,2	2,0 3,5	0,2 1,2	1,7 2,2
M_A		1,04	1,58	1,07	2,76	3,31	1,85	2,34

* Patrz tab. 2; see Table 2.

** Patrz tab. 3; see Table 3.

Podsumowanie

1. Dane z pomiarów ilościowej formuły skrzydła mogą być podstawą badań nad adaptatywną wartością kształtu skrzydła, różnicowaniami między populacyjnymi, dymorfizmem płciowo-wiekowym itp.

2. Najprostszy wskaźnik kształtu skrzydła – indeks Kippa może być używany w zmodyfikowanej formie jako wskaźnik szerokości skrzydła.

3. Wskaźniki kształtu skrzydła *P* i *S* zaproponowane przez Mlikovsky'ego (1978, 1982) nie mogą być interpretowane biologicznie, gdyż ze względów logicznych są nieadekwatne do problemu opisu kształtu skrzydła.

4. Wspomniane w punkcie 1 badania mogą być prowadzone z zastosowaniem wskaźników kształtu skrzydła: niestandardyzowanych *e* i *l* oraz – w wielu przypadkach efektywniej – standardyzowanych *E'* i *L*, z których *e* i *E'* ilustrują stopień asymetrii końca skrzydła, a *l* i *L* – jego zaostrenie. Wydaje się, że standardyzowane i niestandardyzowane wskaźniki obrazują nieco różne aspekty symetrii i ostrości skrzydła i mogą być używane równolegle, choć wymaga to dalszych intensywnych studiów.

5. Przykłady przedstawione w rozdziale *Zastosowanie wskaźników kształtu skrzydła w badaniach biometrycznych* wskazują, że proponowana procedura standaryzacji wskaźników daje dobre rezultaty w zakresie zmniejszenia uzależnienia wartości wskaźników od wartości długości skrzydła.

Literatura

- Busse P. 1967. *Zastosowanie liczbowych współczynników kształtu skrzydła*. Not. Orn. **8**, 1: 1-8.
- Busse P. 1970. *Oznaczanie ciężaru i otluszczenia u wędrujących populacji ptaków*. Not. Orn. **11**, 1-4: 1-15.
- Busse P. 1974. *Metody biometryczne*. Not. Orn. **15**, 3-4: 114-126.
- Busse P. 1976. *The Spring Migration of Birds at the East Part of Polish Coast*. Acta zool. crac. **21**, 6: 121-261.
- Busse P. 1983a. *Biometrical standards in the Operation Baltic work*. Ring **10**, 116: 125-138.
- Busse P. 1983b. *Spatial structure of bird populations as a matter of biometry — the method of study of migration*. Orn. Fenn. Suppl. 3: 96-88.
- Busse P. 1984. *Key to sexing and ageing of European Passerines*. Beitr. Naturk. Niedersachsens **37**, suppl.
- Holyński R. 1964. *Występowanie trznadelka, *Emberiza pusilla* Pall. w Polsce*. Not. Orn. **5**, 2-4: 21-24.
- Holyński R. 1965. *Metody analizy zmienności formuły skrzydła*. Not. Orn. **6**, 2: 21-25.
- Kipp F. A. 1959. *Der Handflügel-Index als flugbiologisches Mass*. Vogelwarte **20**, 2: 77-86.
- Lövei G. L. 1983. *Wing Shape Variations of Chiffchaffs on Autumn Migration in Hungary*. Ring. and Migr. **4**: 231-236.
- Mead C. J. 1977. *The Wing-formulae of Some Warblers from Portugal*. Ring. and Migr. **1**: 178-183.
- Mlikovsky J. 1978. *Die Flügelformel der Vögel und ihre Auswertung*. Vogelwarte **19**: 268-272.
- Mlikovsky J. 1982. *Biometrische Untersuchungen zum Geschlechtsdimorphismus in der Flügelform von *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae)*. Vogelwarte **31**: 442-445.
- Nitecki C. 1969. *Zmienność formuły skrzydła u pokrzywnicy, *Prunella modularis**. Not. Orn. **10**, 1: 1-7.
- Sales D. I. 1973. *Biometrical Data Recording*. Auspiciu **5**: (Suppl.): 34-37.
- Scott R. E. 1962. *Wing-formula variation in Dunnoek populations*. Bird Migr. **2**, 2: 118-120.
- Stegman B. K. 1954. *Osobennosti lotnych kačestv voronovych ptic*. Zool. Žurn. **33**, 3: 653-668.
- Svensson L. 1970, 1975, 1984. *Identification Guide to European Passerines*. Stockholm, Rosersberg.
- Williamson K. 1960. *Identification for Ringers 1. The Genera *Locustella*, *Luscinola*, *Acrocephalus* and *Hippolais**. Oxford.
- Williamson K. 1962. *Identification for Ringers 2. The Genus *Phylloscopus**. Oxford.
- Williamson K. 1964. *Identification for Ringers 3. The Genus *Sylvia**. Oxford.

WING-SHAPE INDICES AND THE PROBLEMS WITH THEIR INTERPRETATION

OPERATION BALTIC PAPERS. No. 66

Summary

Wing-formula measurement of live birds is spreading through Europe since 1973, when it was recommended in proceedings of Tring conference 1970 (Sales 1973) devoted to standardization in European ornithology. In the first papers based on wing-formula data (Williamson 1960; Scott 1964; Nitecki 1969) there were no described field methods of taking this measurement.

This was done much later. In his identification guide Svensson (1970, 1975, 1984) repeated description of the method, which is not easy to use with live birds and which can discourage students to collecting wing-formula data. The other method, practiced during over twenty years of Operation Baltic work (at over 600 000 of measured birds), was published in Operation Baltic's standards (Busse 1974, 1983a, 1984). Standard description contains explanation and form of noting, technique of measurement of living bird (after practice it takes a dozen or so seconds) and application of data in the form of wing-shape indices.

Description of wing-shape by means wing-shape indices was suggested by Holyński (1965) and broadened by Busse (1967). The indices e and l were proposed (see formulas 1 and 2), where: Σp – a sum of the distances from the wing-tip to the tips of proximal primaries (in relation to the wing-tip), Σd – the same for distal ones. These indices were used in studies on populational differentiation of migrants in number of Operation Baltic papers (Busse 1967, 1976, 1983b; Nitecki 1969) and elsewhere (Lövei 1983 – index e in the form proposed by Holyński 1965). In all cases of more rich data there were found statistically highly significant differences in wing-shape indices calculated for various groups of migrants (migration waves and/or individuals caught at separate bird stations). These differences were found at least in *R. regulus*, *E. rubecula*, *T. philomelos*, *F. coelebs*, *P. modularis*, *Phyll. collybita* and *P. ater*. Both used indices were found useful. Depending on wing-shape of the species they can be correlated well (*F. coelebs* – $r = 0.96$, *P. modularis* – $r = 0.74$), correlated moderately (*R. regulus* – $r = 0.43$) or not correlated at all (*P. ater* – $r = -0.01$).

Fundamentally different use of the idea of wing-shape indices was proposed by Mlikovsky (1978, 1982) and these publications encouraged me to give a lot of thought to the case of wing-shape indices once more.

DISCUSSION OF THE WING-SHAPE INDICES

In the first paper by Mlikovsky (1978) the methods of noting of wing-formula and its application for calculation of wing-shape indices were reviewed. There was suggested new form of linear noting (formulas 5a, 5b, in this paper). This method is logical, but very impractical for quick measuring of wing-formula, what was checked some years ago, when the same method was proposed by Swedish ornithologists working with some of Polish ones on field version of the Euring code. The problem of noting is, however, only the practical one for field workers. The other proposal of mentioned author – the use of new indices of wing-shape (P , S) – is, from the theoretical point of view, much more important for future of these studies. Mlikovsky has written simply that e and l indices are not satisfying to him and he proposed P and S indices giving definition for them based on formulas of mathematical statistics. There were listed six formulas defining these indices and no word of argumentation why do these indices better illustrate wing-pointedness and wing-symmetry than indices used earlier. Studying of formal contents of the formulas one can find that of six given ones there were in five cases the mathematical mistakes, which in four cases were pointed out the next paper by Mlikovsky (1982). Out six presented formulas two are basic ones and next four are subformulas for them, so one who would like to try to understand proposed indices must incorporate these four to two main ones. The result formula (3) is not encouraging to further trials of biological interpretation of these indices. Such trials must lead to discovery that there is a fundamental logical mistake in these indices: formulas of mathematical statistics are simply not adequate to the problem. The wing-shape is a problem of geometry and statistics has nothing to do with a single wing, which works as a geometrical unit (much more complicated then the triangle or the rectangle, but always of this character). Basing on this conclusion I completely reject these indices from further discussion.

The chronologically first index describing wing form – so called Kipp's index (Kipp 1959) – is very simple one, as based on one special measurement only (Fig. 1). This measurement is expressed in per cents of the wing-length (formula 4), where: K – Kipp's index, k – distance from the wing-tip to the first secondary, w – wing-length (my own symbols used). The

interpretation of this index is that it is elongation of carpal part of the wing in relation to the wing-length. Functional interpretation can be, however, more clear when the same will be presented in other form as in formulas 5a and 5b, where: B — index of breadthness of the wing in relation to the wing-length. In this form Kipp's index gives important information on the width of the wing, which is not directly available from standard wing-formula measurements. One can found, however, there in wing-formula measurement the distance from the wing-tip to 8th primary, which is highly correlated with Kipp's measurement (in interspecific comparisons correlation coefficient r reaches value 0.99 for some common passerines).

Interpretation of e and l indices calculated after formulas (1) and (2) as wing-tip symmetry index and wing-tip pointedness index was argued and explained in original paper by Busse (1967). This interpretation was based more on intuition than analysis of the problem, which was very new at that time. After collecting of rich data and using of big samples to calculation of mean values for different species, sex/age groups and populations it is time for deeper analysis.

There is found that e and l values are usually strongly positively correlated with wing-length, which limits use of them as independent biometrical parameters. Possibility of influence of the wing-length was signalized in very first paper on this subject (Holyński 1965) and it was accepted then by Busse (1967), but this had not found practical application. Let us analyse carefully what represent the values of indices discussed now. Figure 1 illustrates in simplified form the interpretation of wing-formula raw data: subsequent measurements taken in wing-formula are shown schematically as a rectangles "cut off" from the big rectangle of the open wing. They are, obviously, not of the same length as in measurement taken, but closely correlated with it. Σp and Σd used for calculation of index are the sums of these primary rectangles at both sides of the wing-tip. Now, one can imagine that the more Σd goes to be equal with Σp , the more symmetrical wing-tip is (see formula 6) and that if the sum of Σd and Σp grows, the wing-tip goes to be more pointed. This seems to confirm original interpretation of indices. Mentioned above wing-length — wing-indices correlations stress, however, to find a method of, at least partial, elimination of wing-length influence on wing-indices values. Figure 2 should help in finding of the solution of this problem. There are presented in schematical form the three examples of wings of different species (A) with wing-formula raw data (measurements) and wing-lengths. Next elements of Figure 2 (B , C) illustrate graphically algebraic operations leading from the raw data to values of e and l (B) and newly proposed E' (C). In agreement with interpretation of Σd and Σp shown in Figure 1, all operations done on wing-formula data are the operations not on the wing-area (white parts in Fig. 2-A), but on the hatched area, which is the area "cut off" from the big rectangle. The sizes of figures situated just below raw data picture show clearly the dependence of e and l values from wing-length (B): the longer wing the bigger figure representing l value. We can study here the problem of symmetry of the wing. e value is shown there as a white part of the figure: from the whole Σp value represented by right part of every figure, there is subtracted black area being situated left to wing symmetry axis and representing Σd value (this subtracted part is pointed as hatched area). In the next row (C) these e (white) values are expressed in relation to the whole area of the figure (formula 7). So, E' can be interpreted as "unbalanced" part of "off-cuttings" from the schematised to the rectangle carpal part of the wing. It is a kind of negative picture of the wing-shape but, never mind, it can be used as a measure of asymmetry of this part of the wing. The E' -index should be most correctly called: standardised wing-tip asymmetry index, when e — index of asymmetry (instead of "symmetry" one). As E' is expressed in per cents of whole "cut off" area, its value should be more independent from the wing-length (both e and l areas depend on dimensions of the wing) and it is a case (see later).

Operation leading to greater independence of l -value from the wing-length is less clear to full interpretation. The proposed for recent use is formula (8) for standardized wing-tip pointedness index L as proposed years ago (Busse 1967). The last (D) row in Figure 2 compares information on the wing obtained by means of L -index and Kipp's index — they shows similar pattern there.

Results of this theoretical discussion should be carefully checked on original data calculated for different species, different sex/age and populational groups. Such data are not too numerous, but some of them will be presented below.

WING-SHAPE INDICES IN THE BIOMETRICAL STUDIES

Wing-shape is discussed in the literature in some different aspects. The very first analyses were done a years ago by means of comparisons of the wing-shape of different species (Stegman 1954; Kipp 1959). The simple methods used at that time allowed to do only very general and speculative conclusions on evolution and phylogenetic problems. Interspecific differentiations of quantitative wing-formulas were used for systematical purposes in field identification guides (Williamson 1960, 1962, 1964; Svensson 1970, 1975, 1984) and other papers concentrated on field identification (Hołyński 1964; Mead 1977). Wing-shape indices were not used for identification purposes, but they can be used I think, for more advanced studies on adaptative value of different wing-shape details for ecology of species. We can ecologically interpretate the localization of different species on diagrams constructed as presented e.g. in Figure 3. Interspecific comparisons (taking under consideration 14 passerine species after data from Busse 1976) show higher correlation between wing-length and not standardized wing-shape indexes e and l than standardized ones E' and L ($r_{we} = 0.66$, $r_{wl} = 0.88$, against $r_{wE'} = 0.45$, $r_{wL} = 0.48$). There is high correlation between e and l indices ($r_{el} = 0.91$), while correlation of E' and L indices has moderate value ($r_{E'L} = 0.60$).

Intraspecific differentiation seems to be much more interesting field for studies by means of wing-shape indices calculation. Level of variation between different groups of migrants is much higher in wing-shape indices than in wing-length and tail-length (Table 1). This is illustrated more detailed in Table 2 presenting level of intergroup variation in *F. coelebs* migrating at Hel and Mierzeja Wiślana bird stations in spring. Level of variation in wing-shape indices is more than two to five times higher than in wing-length, so commonly used as the only measurement taken from birds caught at bird stations. Relationships between values of wing-length and wing-shape indices are very differentiated here: $r_{we} = 0.88$ and $r_{wl} = 0.90$ show high correlation of not standardized indices with wing-length, while $r_{wE'} = 0.13$ and $r_{wL} = 0.28$ suggest high degree of independence. Both not standardized indices are correlated very well $r_{el} = 0.96$, while standardized ones are poorly negatively correlated ($r_{E'L} = -0.26$). The correlations can be, however, differentiated in different species. Potential role of wing-shape indices in population differentiation studies is expressed too by higher number of statistically significant differences found in wing-shape indices e and l than in comparisons of wing-length and tail-length values (Table 2).

Studying sex and age dimorphism one can find similar relations, that wing-shape indices are generally more variable than wing-length, tail-length and weight (Tables 3 and 4). There are, however, observed pronounced differences between species and between standardized and not standardized indices. Further, more detail studies on adaptative value of various aspects of the wing-shape, as reflected by discussed indices, can clear up the picture of observed differentiations.

CONCLUSIONS

1. Wing-formula measurement is a simple and quick one, when it follows Operation Baltic standard description (Busse 1983a, 1984). Collected raw data can be base for very differentiated detailed studies on adaptative value of the wing-shape, populational differentiation, sex and age dimorphism etc.

2. The simplest wing-index — Kipp's index can be used in modified form (formula 4) as a measure of wing-breadth.

3. Wing-shape indices P and S by Mlikovsky (1978, 1982) cannot be biologically interpreted as they are not adequate to the problem of the wing-shape, because of logical reasons.

4. Mentioned in the point 1 studies can be the most efficiently done by means of

calculation of wing-shape indices – not standardized (e and l – formulas 1 and 2) and/or standardized ones (E' and L – formulas 7 and 8). Indices e and E' are the measures of asymmetry of carpal part of the wing, while l and L reflect the pointedness of this part of the wing. It seems that not standardized and standardized indices reflect slightly different aspects of asymmetry and pointedness of the wing and they can be used simultaneously, but it needs further studies on different species.

5. Examples present in the last chapter show clearly that proposed standardization procedures for wing-shape indices are efficient as to making independent of these indices from length of the wing.

Adres autora:

Przebędowo

84-210 Choczewo