

Prądnik. Prace Muz. Szafera	34	177–184	2024
-----------------------------	----	---------	------

ALEKSANDRA KOZA^{1*}, EWA PIERZCHAŁA¹,
JUSTYNA KARCZMARZ², WOJCIECH J. GUBAŁA³,
JOANNA KOHYT^{4*}

¹Uniwersytet Śląski, Szkoła Doktorska, ul. Bankowa 14, 40-007 Katowice,
e-mail: *aleksandra.koza@us.edu.pl, e-mail: ewa.pierzchala@us.edu.pl

²Kraków, e-mail: justynaszczak1@gmail.com

³Stowarzyszenie Dziewięciśń, Lipowa 157, 34-324 Lipowa, e-mail: wojtekjgubala@gmail.com

⁴Uniwersytet Śląski w Katowicach, Wydział Nauk Przyrodniczych,
Instytut Biologii, Biotechnologii i Ochrony Środowiska, ul. Bankowa 9, 40-007 Katowice,
e-mail: *joanna.kohyt@us.edu.pl

CZĘSTOTLIWOŚĆ SPOCZYNKOWA (ANG. *RESTING FREQUENCY*, RF) GŁOSÓW ECHOLOKACYJNYCH PODKOWCA MAŁEGO (*RHINOLOPHUS HIPPOSIDEROS*) Z JASKINI CIEMNEJ

The resting frequency of echolocation calls of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) of Ciemna Cave

Abstract. Echolocation is used by bats primarily for hunting and orientation. It has also been shown that echolocation calls may contain information about the emitting individual, such as sex. However, the existence of sex-related differences in echolocation may depend on the population. In the case of species from the Rhinolophidae family, the most commonly analysed echolocation parameter is the resting frequency (RF). The aim of the study was to test differences in RF between males and females from the population of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* inhabiting Ciemna Cave in Ojców National Park. Due to possible differences in the propagation of sound waves depending on the weather, possible differences between seasons were also tested. Our results confirm the existence of differences in the RF of males and females. This is one of the few studies to investigate the influence of season on the RF of horseshoe bats. Despite different weather conditions in spring and summer, no differences in RF were found between seasons.

Key words: Chiroptera, intraspecies variability, seasonal differences, sexual dimorphism, bioacoustic

WSTĘP

Podkowiec mały *Rhinolophus hipposideros* występuje w Eurazji i w północnej Afryce. Jego zasięg jest ograniczony do terenów wyżynnych i górzystych na południu kraju. Sieć dźwiękiem podkowca małego są zarośla wzdłuż strumieni górskich i lasy bukowe. Krótkie i szerokie skrzydła tego gatunku są przystosowaniem do zwrotnego lotu wśród gęstej roślinności, ale jedynie na krótkie dystanse. Zimą, w okresie hibernacji, podkowiec mały

zajmuje schronienia podziemne, takie jak jaskinie, kopalnie i piwnice. W Polsce kryjówek letnie kolonii rozrodczych znajdują się wyłącznie na strychach budynków. Ponieważ podkowiec mały nie migruje na duże odległości, za główne zagrożenia dla tego gatunku uważa się fragmentację siedlisk i niszczenie kryjówek (Szkudlarek, 2004). Według danych Międzynarodowej Unii Ochrony Przyrody (IUCN) populacja podkowca małego ma tendencję spadkową (Taylor, 2016). W *Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt* gatunek ten jest zaliczony do kategorii EN (zagrożony wymarciem) (Wołoszyn, 2001).

Echolokacja podkowców (Rhinolophidae) różni się od echolokacji innych europejskich rodzin nietoperzy. Ich pulsy echolokacyjne są wydawane przez nos i przez większość czasu trwania mają stałą częstotliwość (ang. CF – *constant frequency*), która jest modulowana jedynie na początku i na końcu pulsu w skutek napinania i rozluźniania strun głosowych (ang. FM – *frequency modulated*). Sygnały podkowców są długie i mają wysoki stosunek czasu trwania do interwału między sygnałami (ang. *high duty cycle*). Nietoperze z tej grupy potrafią jednocześnie emitować pulsy i odbierać ich echo nie oguszając się przy tym. W trakcie lotu, nietoperze dostosowują częstotliwość emitowanego sygnału do odbieranego zakresu częstotliwości. Różni się on od częstotliwości emitowanej ze względu na istnienie zjawiska Dopplera, które sprawia, że powracające echo ma wyższą częstotliwość, niż emitowany głos. Gdy nietoperz nie przemieszcza się, częstotliwość głosów nie ulega modyfikacji. Wówczas podkowce wydają głosy o wyższej, słyszalnej dla nich częstotliwości, która jest nazywana częstotliwością spoczynkową (ang. RF – *resting frequency*) (Dietz i in., 2009). Do tej pory wykazano, że RF to parametr, który może nie tylko różnicować między sobą gatunki, ale też, między innymi, nieść w sobie informacje o przynależności do określonej populacji czy o płci danego osobnika (Sun i in., 2013; Russo i in., 2007).

W przypadku analizy różnic w RF między populacjami podkowców, niektóre badania wskazywały na występowanie lub brak różnic między płciami w zależności od populacji (Yoshino i in., 2006; Siemers i in., 2005). Do tej pory różnice w RF między samcami a samicami *R. hipposideros* zaobserwowano we wszystkich analizowanych populacjach: z południowo-zachodniej Anglii (Jones i in., 1992), z północnej części Węgier (Györössy i in., 2020) oraz z południowych Włoch i Sardynii (Russo i in., 2007). Różnice między płciami zaobserwowano także w południowej Polsce w populacji z Jaskini Zbójeckiej i Jaskini Borsucza Dziura, położonych w masywie Mogielica w Beskidzie Wyspowym (Kohyt i in., 2022). Oczekiwanym wynikiem badań jest wystąpienie różnic istotnych statystycznie w RF między samcami a samicami z populacji w Jaskini Ciemnej w Ojcowskim Parku Narodowym.

Występujące w klimacie umiarkowanym pory roku różnią się wartościami czynników pogodowych, takich jak temperatura, wilgotność i ciśnienie. Warunki atmosferyczne wpływają na rozchodzenie się fali dźwiękowej w otoczeniu, co wpływa na transmisję i odbiór sygnałów nietoperzy (Lawrence & Simmons, 1982). Z tego powodu istnieją przesłanki, że podkowce mogą używać różnych RF w zależności od pory roku. Dotychczasowe prace nie analizowały RF *R. hipposideros* w zależności od pory roku. Oczekiwanym wynikiem badań jest wystąpienie różnic w RF podkowców małych między okresem wiosennym a letnim.

TEREN BADAŃ

Wyżyna Olkuska, położona w południowej części Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej, jest zbudowana z wapieni z okresu jury. W wyniku procesów krasowych, na Wyżynie Olkuskiej powstały liczne jaskinie, które stanowią naturalne kryjówki i zimowiska nietoperzy. Badania przeprowadzono na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego, w Dolinie Prądnika u wylotu Jaskini Ciemnej, na wysokości 372 m n.p.m. Jaskinia ta znajduje się w masywie Góry Koronnej (50,20° N, 19,83° E), liczy 209 m długości i około 10 m deniwelacji (Gradziński i in., 2020). Miejsce badań zostało wybrane ze względu na całoroczną aktywność i dużą liczebność podkowców małych *Rhinolophus hipposideros*. Według spisów zimowych, Jaskinia Ciemna jest jednym z największych znanych zimowisk tego gatunku w Polsce – w 2022 r. odnotowano w niej 677 hibernujących osobników (Nowak & Grzywiński, 2022).

METODY

Odłowy nietoperzy przeprowadzono latem od zmierzchu do 01:00 w nocy z 27 na 28 lipca w 2020 r. oraz wiosną w nocy z 23 na 24 maja 2021 r. (tab. 1). W celu określenia płci i przeprowadzenia nagrań głosów, nietoperze chwytało przy pomocy sieci chiropterologicznych o grubości oczek 0,08mm; jednej w otworze jaskini (wymiary: 3 × 3m) i dwóch w niewielkim oddaleniu (6 × 6m). Sieci były na bieżąco sprawdzane. Nietoperze wypuszczano po wykonaniu pomiarów i rejestracji dźwięków, co trwało nie dłużej, niż 10 minut. W celu uniknięcia powtórzenia pomiarów tego samego osobnika, każdy nietoperz był oznaczany na grzbiecie przy pomocy nietoksycznego markera.

Płeć nietoperzy określano na podstawie genitaliów. Głosy echolokacyjne rejestrowano detektorem ultrasonicznym Dodotronic Ultramic 384K BLE z założoną membraną, podłączonym do smartfona z aplikacją Bat Recorder (wersja 1.0R172) w odległości ok. 30 cm od nietoperza. Podczas nagrywania głosów nietoperz był trzymany w ręce. Nagrania trwały od 1 do 2 minut i były zapisywane w formacie WAV, a następnie odtwarzane w programie do analizy akustycznej Kaleidoscope Viewer (wersja 1.4) firmy Wildlife Acoustics.

Tabela 1. Średnie wybranych czynników pogodowych od 20:00 do 01:00 na podstawie cogodzinnych danych ze stacji Kraków Balice dostępnych na stronie <https://meteostat.net/en/station/12566> (dostęp dnia 10.11.2023)

Table 1. Averages of selected weather factors from 20:00 to 01:00 based on hourly data from the Kraków Balice station available at <https://meteostat.net/en/station/12566> (access 10.11.2023)

Czynnik pogodowy Weather factor	Pora roku Season	
	wiosna spring	lato summer
temperatura temperature [°C]	9.6	20.1
wilgotność względna relative humidity [%]	90.2	74.8
ciśnienie air pressure [hPa]	1019.9	1016.3

Z nagrań wybrano po 30 wyraźnych pulsów echolokacyjnych na osobnika i zmierzono częstotliwość o maksymalnej energii dla każdego pulsu. Dla przetestowania różnic w RF (zmienna zależna) między płcią i okresem badań (zmiennie niezależne) została przeprowadzona ANOVA dwuczynnikowa. Dane w każdej z kategorii spełniały założenia o normalności rozkładu (test Shapiro-Wilka) i homogeniczności wariancji (test Levena). Analizę statystyczną przeprowadzono przy pomocy pakietu Statistica wersja 13.2. Badania zostały przeprowadzone za zgodą Ministra Klimatu i Środowiska (znak DOP-WPN.436.71.2020.TP) oraz Dyrektora Ojcowskiego Parku Narodowego (znak PNE.604.19.2020).

WYNIKI

Pomiary wykonano dla 66 osobników: 24 samic i 42 samców. Głosy samic podkowca małego miały wyższą częstotliwość spoczynkową, niż głosy samców. Test statystyczny ANOVA dwuczynnikowa potwierdził występowanie różnic w RF między płciami. Nie wykazano różnic w RF między wiosną i latem. Nie zaobserwowano również wpływu zależności między płcią a porą roku na częstotliwość spoczynkową (Tab. 2).

Tabela 2. Statystyki opisowe i wyniki testu ANOVA dwuczynnikowa dla częstotliwości spoczynkowej (RF) w populacji podkowca małego z Jaskini Ciemnej

Table 2. Descriptive statistics and two-way ANOVA test results for resting frequency (RF) in the lesser horseshoe bat population of Ciemna Cave

płeć sex	pora roku season	n	RF [kHz]	
			\bar{x}	SD
samice females	wiosna spring	10	108.55	0.64
	lato summer	14	108.55	1.19
samce males	wiosna spring	19	105.34	0.88
	lato summer	23	105.48	0.93
Anova dwuczynnikowa dla czynników: płci, sezonu oraz ich interakcji Two-way ANOVA for factors: sex, season and interaction				
czynniki factors	F		p	
płeć sex	166.33		<0.001	
sezon season	0.084		0.773	
płeć*sezon sex*season	0.088		0.768	

DYSKUSJA

Różnice między płciami

Do tej pory, w obrębie rodziny podkowcowatych, powtarzające się różnice wewnątrzpopulacyjne między samcami a samicami w RF odnotowano między innymi u *R. ferrumequinum* (Tan i in., 2022), *R. sinicus* (Xie i in., 2017) czy *R. monoceros* (Chen i in., 2009). Sugerowano, że obecność różnic w RF może służyć komunikacji wewnątrzgatunkowej i umożliwiać rozpoznawanie płci. Hipoteza taka została również zaproponowana dla podkowca małego (Jones i in., 1992). Zjawisko to nie jest jednak obecne u wszystkich gatunków w tej grupie. Różnic nie wykazano na przykład u *R. stheno*, *R. microglobosus*, *R. malayanus* (Soisook i in., 2008), *R. clivosus* (Finger i in., 2017) czy *R. mehelyi* (Schuchmann i in., 2012; Russo i in., 2001). Zaobserwowano także, że różnice międzyplciowe w badanym parametrze mogą się pojawiać w niektórych populacjach, gdy w większości nie są obserwowane (np. u *R. euriale*, Siemers i in., 2005), ale też odwrotnie: gdy różnice raportowano w większości populacji, podawano również wyjątki (np. *R. ferrumequinum*, Sun i in., 2013; *R. pumilus*, Yoshino i in., 2006). W niektórych z tych przypadków, na podstawie badań behawioralnych, wysunięto przypuszczenia, że identyfikacja płci zachodzi z pomocą więcej, niż jednego parametru głosu echolokacyjnego i podkreślano, że orientacja i żerowanie są podstawowymi funkcjami echolokacji, a komunikacja jest funkcją drugorzędną (Finger i in. 2017; Schuchmann i in. 2012).

Innym sugerowanym w literaturze wyjaśnieniem dla różnic w RF u podkowca małego są różnice w niszach pokarmowych obu płci. Rozdzielność nisz pokarmowych została zaproponowana przez Jones'a i in. (1992). W tym przypadku autorzy zwracają uwagę na to, że rozdzielenie nisz obu płci może mieć znaczenie zwłaszcza wiosną i latem, ponieważ w tym okresie zapotrzebowanie samic na pokarm jest wysokie z powodu istnienia kolonii rozrodczych. Rozdzielenie nisz pokarmowych mogłoby być korzystne, ponieważ zmniejszyłoby konkurencję o pokarm między płciami (Jones i in., 1992). Györössy i in. (2020) proponują modyfikację powyższej hipotezy: większe spektrum ofiar u samic w porównaniu z samcami. Zgodnie z tym założeniem, wysoka częstotliwość zwiększa precyzję echolokacji, co ułatwia wykrywanie drobnych owadów. Dzięki wysokiej częstotliwości pulsów samice mogą skuteczniej polować na mniejsze ofiary, niż samce. Zdolność ta, szczególnie w okresie trwania kolonii rozrodczych, miałaby dawać im większe możliwości w wyborze ofiar. Do tej pory nie przetestowano przedstawionych powyżej hipotez.

Podobnie, jak w przypadku badań prowadzonych w innych populacjach podkowca małego, w populacji z Jaskini Ciemnej istotnie wyższe RF odnotowano u samic w porównaniu do samców (Györössy i in., 2020; Jones i in., 1992; Kohyt i in., 2022; Russo i in., 2007). Uzyskany wynik sugeruje, że różnice międzyplciowe w RF mogą być regułą u tego gatunku. Konieczne są dalsze badania, aby określić przyczyny zaobserwowanych różnic.

Pora roku

W przypadku większości prac uwaga autorów skupia się na czynnikach składowych klimatu. Poszukuje się wytlumaczenia dla zmienności RF między populacjami, a nie zależności RF z czynnikami pogodowymi. Część wskazuje na decydujące znaczenie średniej rocznej temperatury powietrza w danym regionie (*R. ferrumequinum*, Sun i in., 2013), inne na wilgotność powietrza (*R. pusillus*, Jiang i in., 2010). Jeszcze inne nie wykazują

takich związków (*R. sinicus*, Xie i in., 2017) lub związki zależne od analizowanej populacji (*R. monoceros*, Chen i in., 2009). Dotychczas jedynie Jones i Ransome (1993) przetestowali obecność różnic w RF w zależności od pory roku u *R. ferrumequinum*. Wykazano, że jest ono niższe zimą, niż latem. Autorzy tłumaczyli to zjawisko zmianą temperatury ciała związaną z cyklem życiowym zwierząt, nie wskazywano bezpośredniego związku z temperaturą otoczenia.

Nie zaobserwowano oczekiwanych różnic w RF u *R. hipposideros* w populacji z Jaskini Ciemnej między wiosną a latem. Wyniki testów między porami roku wskazują na brak różnic w RF, przynajmniej w notowanym zakresie czynników pogodowych; tym samym istnieje potrzeba dalszych, szerzej zakrojonych badań w tym obszarze.

PIŚMIENNICTWO

- Chen, S.F., Jones, G. & Rossiter, S.J. (2009). Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings: Biological Sciences*, 276(1674), 3901–3909.
- Dietz, C., Von Helversen, O. & Nill, D. (2009). *Bats of Europe and Northwest Africa*. Warszawa: Multico Press.
- Finger, N.M., Bastian, A. & Jacobs, D.S. (2017). To seek or speak? Dual function of an acoustic signal limits its versatility in communication. *Animal Behaviour*, 127, 135–152.
- Gradziński, M., Wawryka-Drohobycki, M., Michalska-Kasperkiewicz, B., Bisek, K., Szelerewicz, M., Partyka, J., Amirowicz A., Baran, J., Baryła, J. & Górny, A. (2020). *Jaskinie dorzecza Prądnika*. Ojców: Ojcowski Park Narodowy.
- Györössy, D., Györössy, K. & Estók, P. (2020). Comparative analysis of the echolocation calls of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) and the Mediterranean horseshoe bat (*Rhinolophus euryale*) in the Carpathian Basin. *North-Western Journal of Zoology*, 16, 204–210.
- Jiang, T., Metzner, W., You, Y., Liu, S., Lu, G., Li, S., Wang, L. & Feng, J. (2010). Variation in the resting frequency of *Rhinolophus pusillus* in Mainland China: effect of climate and implications for conservation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 128(4), 2204–2211.
- Jones, G., Gordon, T. & Nightingale, J. (1992). Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 56, 189–193.
- Jones, G.J., & Ransome, R.D. (1993). Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society B*, 252, 125–128.
- Kohyt, J., Pierzchała, E., Koza, A. & Piksa, K. (2022). Resting frequency of echolocation calls within a lesser horseshoe bat population (Southern Poland) and its relation to body size, condition and mass. *Folia Biologica (Poland)*, 70(1), 33–42.
- Lawrence, B.D. & Simmons J.A. (1982). Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 71(3), 585–90.
- Nowak, J. & Grzywiński, W. (2022). Zimowe spisy nietoperzy na Wyżynie Krakowskiej w latach 2018–2022 na tle historii badań. *Prądnik. Prace Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 32, 89–106.

- Russo, D., Jones, G. & Mucedda, M. (2001). Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Mammalia*, 65(4), 429–436.
- Russo, D., Mucedda, M., Bello, M., Biscardi, S., Pidinchedda, E. & Jones, G. (2007). Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement? *Journal of Biogeography*, 34, 2129–2138.
- Schuchmann, M., Puechmaille, S.J. & Siemers, B. M. (2012). Horseshoe bats recognise the sex of conspecifics from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica*, 14(1), 161–166.
- Siemers, B., Beedholm, K., Dietz, C., Dietz, I. & Ivanova, T. (2005). Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterologica*, 7(2), 259–274.
- Soisook, P., Bumrungsri, S., Satasook, C., Thong, V.D., Bu, S.S.H., Harrison, D.L. & Bates, P.J.J. (2008). A taxonomic review of *Rhinolophus steno* and *R. malayanus* (Chiroptera: Rhinolophidae) from continental Southeast Asia: An evaluation of echolocation call frequency in discriminating between cryptic species. *Acta Chiropterologica*, 10, 221–242.
- Sun K., Luo L., Kimball R.T., Wei X., Jin L., Jiang T., Li G. & Feng J. (2013) Geographic Variation in the acoustic traits of greater horseshoe bats: testing the importance of drift and ecological selection in evolutionary processes. *PLoS ONE* 8(8): e70368
- Szkudlarek, R. (2004). Podkowiec mały. W: P., Adamski, R., Bartel A., Bereszyński, A., Kepel & Z., Witkowski (red.). *Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny*, t. 6, (s. 193–197). Warszawa: Ministerstwo Środowiska
- Tan, X., Lin, A., Sun, K., Jin, L. & Feng, J. (2022). Greater horseshoe bats recognize the sex and individual identity of conspecifics from their echolocation calls. *Animals*, 12(24), 3490.
- Taylor, P. (2016). *Rhinolophus hipposideros*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016. Dostęp 23 listopada 2023, w WorldWideWeb ze strony: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T19518A21972794.en>
- Wołoszyn B.W. (2001). Podkowiec mały. W: Z., Głowaciński (red.). *Polska czerwona księga zwierząt*. Warszawa: PWRiL, 46–48
- Xie, L., Sun, K., Jiang, T., Liu, S., Lu, G., Jin, L. & Feng, J. (2017). The effects of cultural drift on geographic variation in echolocation calls of the Chinese rufous horseshoe bat (*Rhinolophus sinicus*). *Ethology*, 123, 532–541
- Yoshino, H., Matsumura, S., Kinjo, K., Tamura, H., Ota, H. & Izawa, M. (2006). Geographical variation in echolocation call and body size of the Okinawan least horseshoe bat, *Rhinolophus pumilus* (Mammalia: Rhinolophidae), on Okinawa-jima Island, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zoological science*, 23(8), 661–667

SUMMARY

The lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) is a sedentary species from the family Rhinolophidae. It is found mainly in the Mediterranean region, central and western Europe and the Middle East. The species is considered endangered in Poland. Like other horseshoe bats, it uses specific echolocation calls of the FM-CF-FM type. This means that they consist of a long constant frequency (CF) part flanked by quick frequency modulated (FM) sweeps. During flight, these bats use a lower frequency than stationary bats due to the Doppler effect, which causes the returning echo to have a higher frequency than the sound being emitted. When the bat is not moving, the frequency does not change, so it is called the resting frequency (RF). In many populations of rhinolophid species, differences in RF between the sexes have been regularly recorded, but not in all. It is also known that atmospheric conditions affect the propagation of sound, which can affect the transmission and reception of the signal. For this reason, it has been suggested that horseshoe bats may use different RFs depending on the season. Our study investigated the variability of RF parameters in the *R. hipposideros* population from Ciemna Cave in Ojców National Park, setting sex and season as factors of this variability. We conducted our research in July 2020 and May 2021. Lesser horseshoe bats were captured using mist nets placed around the cave entrances. We determined the sex of the captured individuals and recorded their echolocation calls using an ultrasonic microphone while the bats were held by hand. We later processed the recordings using computer software and measured the frequency of echolocation calls. Two-way ANOVA analysis showed that females used higher frequency echolocation calls than males ($F=166.33$, $p<0.001$), with no significant effect of season ($F=0.084$, $p=0.773$). Similar sex differences were observed in another population of *R. hipposideros* from southern Poland and in populations from Hungary, Italy and the UK. This may indicate that this is a persistent pattern in this species, which may be related to a shift or separation of trophic niches between the sexes, in addition to its communicative potential. Further studies are needed to determine the reasons for the observed differences. The lack of differences in RF between seasons may suggest that there is no effect on this parameter, at least within the range of the weather factors analysed, and may also indicate the need for further, more extensive research in this area.