

# **Zmienność geograficzna śpiewu wodniczki (*Acrocephalus paludicola*)**

*Jakub Glapan*

*Rozprawa doktorska*

Wydział Biologii  
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza  
2013, Poznań

*Rozprawa doktorska została wykonana  
w Zakładzie Ekologii Behawioralnej.  
(c) ZEB 2013, Poznań*

*Promotor:*

*prof. dr hab. Tomasz S. Osiejuk  
Zakład Ekologii Behawioralnej, Instytut Biologii Środowiska, Wydział Biologii  
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza*

*Recenzenci:*

*Prof. dr hab. Piotr Tryjanowski  
Instytut Zoologii, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu*

*dr hab. Dariusz Wysocki, profesor nadzwyczajny US  
Katedra Anatomii i Zoologii Kręgowców, Uniwersytet Szczeciński*

Badania były finansowane w ramach projektu promotorskiego MNiSW/NCN nr N N304 014639 pt. "Śpiew jako nowy wskaźnik w monitorowaniu wpływu zmian środowiskowych na populacje ptaków - badania na wodniczce (*Acrocephalus paludicola*)".

## Spis treści

Spis treści .....	3
STRESZCZENIE .....	5
ABSTRACT .....	6
1. Wstęp .....	7
1.1. Cele badań .....	15
1.1.1. Dialekty i inne formy zmienności przestrzennej śpiewu wodniczki .....	15
1.1.2. Śpiew jako potencjalny bioindykator zmian zachodzących w populacji .....	18
2. Materiał i metody .....	19
2.1. Charakterystyka badanych populacji .....	19
2.2. Materiał dźwiękowy .....	23
2.3. Terminologia bioakustyczna .....	29
2.4. Metodyka opisu składni śpiewu .....	32
2.4.1. Klasyfikacja sylab i fraz do typów .....	32
2.4.2. Metoda wyróżniania piosenek (strof) .....	34
2.5. Analizy statystyczne .....	36
3. Wyniki .....	44
3.1. Skład i wielkość repertuaru sylab w śpiewie wodniczki .....	44
3.1.1. Podstawowe parametry charakteryzujące sylaby .....	44
3.1.2. Obserwowana i estymowana wielkość repertuaru śpiewu wodniczki .....	49
3.1.3. Porównanie składu i wielkości repertuaru między populacjami .....	53
3.1.4. Porównanie zmian składu repertuaru w obrębie populacji .....	59
3.2. Organizacja czasowa śpiewu .....	60
3.2.1. Porównanie charakterystyk organizacji czasowej śpiewu między populacjami wodniczki .....	60
3.2.2. Porównanie charakterystyk organizacji czasowej śpiewu w obrębie populacji .....	74
3.3. Składnia śpiewu wodniczki .....	77
3.3.1. Porównanie składni śpiewu pomiędzy populacjami .....	78
3.3.2. Porównanie składni śpiewu w obrębie populacji .....	82
3.4. Zmienność częstotliwościowych parametrów śpiewu wodniczki .....	84
3.4.1. Porównanie zmienności charakterystyk częstotliwościowych śpiewu pomiędzy populacjami wodniczki .....	84
3.4.2. Porównanie zmienności charakterystyk częstotliwościowych śpiewu w obrębie pojedynczej populacji wodniczki .....	92
3.5. Podsumowanie wyników .....	101
4. Dyskusja .....	107
4.1. Wprowadzenie .....	107
4.2. Wielkość repertuaru .....	108
4.3. Współdzielenie repertuarów .....	116
4.4. Terkoty i gwizdy jako składniki śpiewu .....	118
4.4.1. Terkoty i gwizdy a współdzielenie śpiewu i powstawanie dialektów .....	120
4.5. Składnia i organizacja czasowa śpiewu .....	123
4.6. Parametry spektralne śpiewu .....	126
4.7. Podsumowanie zmienności geograficznej śpiewu .....	128
4.8. Zmienność śpiewu w obrębie populacji .....	130

4.9. Śpiew wodniczki jako potencjalny bioindykator zmian zachodzących w populacji ...	131
4.10. Podsumowanie.....	134
Apendyks A.....	136
5. Literatura.....	145

## STRESZCZENIE

W latach 2008–2011 dokonałem nagrań śpiewu samców wodniczki *Acrocephalus paludicola* w czterech odległych geograficznie i ekologicznie odmiennych populacjach (Polska: Pomorze Zachodnie, Dolina Biebrzy; Białoruś, Węgry). Na podstawie zebranego materiału nagraniowego dokonałem pierwszego wieloaspektowego opisu zmienności geograficznej śpiewu samców u tego steonotopowego i promiskuitycznego gatunku ptaka. Różnice w śpiewie badałem na kilku poziomach, opisując wielkość i skład jakościowy repertuaru sylab tworzących strofy, testując różnice na poziomie organizacji czasowej śpiewu, jego składni oraz rozkładu energii w domenie częstotliwości. Wszystkie aspekty zmienności śpiewu przeanalizowałem w kontekście ich potencjalnego zróżnicowania ze względu na pochodzenie ptaków z różnych populacji. Wyniki, które uzyskałem pokazały, że obserwowana na różnych poziomach zmienność geograficzna śpiewu może być efektem równoczesnego działania wielu czynników, które niekoniecznie muszą wzajemnie się wykluczać. Obserwowana zmienność w parametrach organizacji czasowej i składni śpiewu wskazuje na podłoże genetyczne, natomiast zróżnicowanie na poziomie parametrów spektralnych można tłumaczyć różnicami w ekologii populacji (charakterystyka zajmowanych siedlisk). Analiza składu repertuarów typów sylab wskazuje na to, że populacje duże i stabilne posiadają więcej cech śpiewu o charakterze dialektów. Odmienna genetycznie i ekologicznie oraz najbardziej pofragmentowana populacja pomorska wykazywała największy poziom zmienności typów sylab, co odzwierciedla jej pofragmentowany charakter i niestabilność.

## **ABSTRACT**

In the years 2008–2011 I recorded songs of males of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* from four geographically and ecologically distinct populations (Poland: Western Pomerania, Biebrza Valey; Belorus, Hungary). On the basis of the collected material I made the first multilevel description of geographical diversity of song in this stenotypic, promiscuous and critically endangered warbler species. I studied differences in singing males on several levels. I tested the differences at the level of repertoire size and contents, song time organization, syntax and spectral parameters. I analyzed all aspects of song variation in terms of their potential differentiation related to the origin of birds from different populations or populations with different size and condition. I found out that between-populations differences in song may be the results of many factors, which are not necessarily mutually exclusive. Variability of the song time organization and song syntax parameters indicates their genetic basis. Differentiation at the level of song spectral parameters can be explained by differences in population ecology, especially habitat occupied. Analysis of the composition of syllable repertoires suggests that large and stable populations sing more characteristic song phrases, which could be called dialects. These dialects are reflected mainly by characteristics whistle type repertoire directed to females, while the rattles directed to males are species uniform. The genetically and ecologically most distinct, Pomeranian population showed the greatest level of variability in types of syllables, which reflects its fragmented nature and instability.

## 1. Wstęp

Śpiew ptaków wróblowych z podrzędu *Oscines* jest jednym z najlepiej poznanych przykładów cech przekazywanych kulturowo u zwierząt (Bradbury i Vehrencamp 2011). Sygnały dźwiękowe w trakcie ewolucji zmieniają się zarówno pod wpływem oddziaływania środowiska abiotycznego jak i biotycznego, a w szczególności, dzięki interakcjom z innymi osobnikami własnego gatunku (Krebs i Davies 2001). Komunikacja dźwiękowa u wielu gatunków zwierząt wykorzystywana jest do obrony terytorium a sygnały dźwiękowe są również atrybutem niezbędnym do zdobycia partnera do rozrodu. Śpiew ptaków jest już jednym z klasycznych modeli stosowanych w badaniach nad komunikacją dźwiękową. Jego ewolucja przebiegała pod szczególnie silnym wpływem selekcji płciowej a co charakterystyczne, zarówno tej wewnątrz- jak i międzypłciowej, co przyczyniło się do ogromnego zróżnicowania takich sygnałów (Nowicki i Searcy 2004). U wielu gatunków samice dokonują wyboru samca na podstawie konkretnych cech jego śpiewu. Istotna może być na przykład wielkość repertuaru (słowik rdzawy *Luscinia megarhynchos*, Kipper i in. 2006), tempo śpiewu (kapturka *Sylvia atricapilla*, Hoi-Leitner i in. 1995) czy obecność specyficznych elementów śpiewu („seksowne sylaby” u kanarków *Serinus canaria*, Draganoiou i in. 2002). Wzajemny wpływ samców rywalizujących o samice w lokalnej populacji może mieć bardzo rozmaity charakter a jego przykładowym efektem może być współdzielenie repertuarów śpiewu, pozwalające na sprawniejsze obronę terytorium (pasówka śpiewna *Melospiza melodia*, Beecher i in. 2000).

Śpiew jest cechą bardzo zmienną, ponieważ w dużej mierze zależy również od wpływu środowiska, w tym środowiska socjalnego a więc otoczenia innych osobników. Ptaki z podrzędu *Oscines* uczą się śpiewu w trakcie ontogenezy, a nauka ta może przebiegać w dość zróżnicowany sposób. Możemy wyróżnić gatunki, u których nauka śpiewu odbywa się

głównie, czy też wyłącznie przed dyspersją natalną. Do takich gatunków należą np. zięby Darwina, *Geospiza* sp. (Grant i Grant 1996). U darwinki czarnej *Geospiza fortis* samce uczą się śpiewu od swoich ojców i sąsiadów z rodzimej populacji i jeszcze przed dyspersją ich śpiew jest w pełni ukształtowany. Drugą grupę stanowią gatunki, które potrafią uczyć się śpiewu po dyspersji, kiedy osiągają pierwszy rok życia. Dzięki temu ptaki te mogą dostosować się do śpiewu osobników z nowych (dla nich) populacji, które zasiedlają po zimowaniu. Do takich gatunków należy chociażby bogatka *Parus major* (McGregor i in. 1981, McGregor i Krebs 1989). Do trzeciej grupy należą gatunki, które potrafią się uczyć śpiewu przez całe życie. Należą do nich m.in. szpaki *Sturnus vulgaris* (Mountjoy i Lemon 1995) i kanarki (Nottebohm i Nottebohm 1978). Badania wskazują na to, że ptaki potrafią rozróżniać śpiew osobników z innych populacji, preferując zazwyczaj śpiew pochodzący z własnej (Andersson 1994). Ma to oczywiście wpływ na przepływ genów zarówno w obrębie jak i między populacjami (Slabbekoorn i Smith 2002a). Podsumowując, śpiew, poza wcześniej wymienionymi funkcjami ekologicznymi, może stanowić również ważny element mechanizmu izolacji populacji, wpływając tym samym na ewolucję gatunków (Bradbury i Vehrencamp 1998, Slabbekoorn i Smith 2002a).

Zmienność śpiewu związana jest z rozmieszczeniem osobników i populacji w przestrzeni oraz z zasięgiem geograficznym gatunku (Podos i Warren 2007). Na zróżnicowanie systemów komunikacji wpływ ma też wiele czynników behawioralnych, jak np. system rozrodu (Catchpole 1980) oraz ekologicznych, które za Irwin'em (2000), można sklasyfikować następująco:

- a. Charakter roślinności – Na przykład, środowisko akustyczne gęstych lasów powoduje, że preferowane są tam sygnały dźwiękowe o mniejszych zakresach częstotliwości oraz wolniejszej modulacji częstotliwości (Catchpole i Slater 2008);

- b. Długość trwania sezonu lęgowego – U gatunków migrujących obserwuje się większą presję selekcyjną dotyczącą śpiewu, ponieważ po powrocie z zimowisk samice mają niewiele czasu, aby ocenić i wybrać partnerów do rozrodu. Wykazano, że migrujące ptaki wróblowe posiadają dłuższe piosenki oraz bogatszy repertuar sylab (Catchpole 1980, 1982, Read i Weary 1992);
- c. Zagęszczenie populacji – Selekcja wewnątrz- i międzyplciowa w śpiewie stoi ze sobą w pewnej sprzeczności, ponieważ samice preferują często dłuższe i bardziej skomplikowane piosenki, jednak z drugiej strony sygnały kierowane przez samce do swoich konkurentów są krótkie i proste, co tłumaczy się tym, że samce muszą nasłuchiwać odpowiedzi od innych samców i muszą szybko i sprawnie na nie reagować (Slater 1981, Horn i Falls 1996);
- d. Dostępność pokarmu – Aktywność poświęcona na śpiewanie niesie ze sobą pewne koszty energetyczne, co można mierzyć nakładami czasu, jakie ptak poświęca na inne rodzaje aktywności poza śpiewem, jak np. zdobywanie pokarmu. Można się spodziewać, że w populacjach, które zasiedlają tereny o bogatszej bazie pokarmowej, osobniki mogą więcej czasu poświęcić na śpiew, co z kolei może pozytywnie korelować z jakością mierzoną np. tempem piosenek (Hoi-Leitner i in. 1995, Nyström 1997).

Biorąc pod uwagę powyższe zależności należy przypuszczać, że przestrzenne wzorce zróżnicowania śpiewu mogą być bardzo różnorodne i że powinniśmy obserwować zarówno różnice między- jak i wewnątrzgatunkowe. Irwin (2000) wyróżnia cztery hipotezy tłumaczące różnicowanie się sygnałów płciowych. Pierwsza hipoteza mówi, że zmienność sygnałów jest głównie efektem różnic ekologicznych. Wynikiem takich zależności jest np. poziom częstotliwości śpiewu dostosowany do charakteru siedliska (Wiley 1991, Read i Weary 1992). Druga hipoteza mówi, że to dobór płciowy powoduje różnicowanie się sygnałów, nawet przy

braku różnic ekologicznych (Andersson 1994). Trzecia hipoteza głosi, że oba rodzaje wyżej wymienionych czynników działają razem, powodując różnicowanie się sygnałów. Innymi słowy czynniki ekologiczne mogą mieć wpływ na siłę i formę działania doboru płciowego (Catchpole 1980, 1982, Møller i in. 1995). W śpiewie ptaków te interakcje wpływają na takie cechy jak wielkość i złożoność repertuaru śpiewu, co można zobrazować przykładem trzciniaka *Acrocephalus arundinaceus*. U tego gatunku wykazano, że samice chętniej wybierają do rozrodu samce o większych repertuarach śpiewu osiągając w ten sposób genetyczną korzyść, ponieważ wielkość repertuaru śpiewu ojców jest dodatnio skorelowana z przeżywalnością ich potomstwa (Hasselquist i in. 1996). Czwarta hipoteza zakłada, że to silna selekcja na rozpoznawanie własnego gatunku jest odpowiedzialna za fundamentalne różnice w sygnałach płciowych. Szczególnie dotyczyć to może specjacji sympatrycznej, gdzie śpiew może spełniać rolę bariery reprodukcyjnej (Howard 1993).

Śpiew może być dobrą cechą diagnostyczną stanu i procesów zachodzących w populacjach ptaków śpiewających, chociaż trudno oczekiwać, że obserwowane zjawiska będą miały charakter uniwersalny i będą przebiegały tak samo u wszystkich gatunków. Przeprowadzone w Hiszpanii badania śpiewu skowrończyka sierpodziobego (*Chersophilus duponti*) występującego w pofragmentowanych populacjach wskazują na istnienie relacji między trwałością populacji w czasie a zmiennością śpiewu osobników w niej żyjących. W tym przypadku niska zmienność sylab i typów śpiewu była wyznacznikiem słabej kondycji populacji (Laiolo i in. 2008). Badania te pokazują, że można ocenić kondycję populacji analizując sygnały wydawane przez osobniki bez konieczności prowadzenia drogich analiz genetycznych czy czasochłonnych, wieloletnich badań populacyjnych. Zbliżone wyniki, w sensie wykazania istnienia różnic między populacjami o różnych charakterystykach stwierdzono również u skowronka polnego *Alauda arvensis* (Briefier i in. 2010). W tym

przypadku, fragmentacja środowiska wpływała nie na stopień komplikacji śpiewu, lecz na poziom współdzielenia repertuaru między osobnikami w lokalnych grupach. W kolejnym przypadku, tj. u ortolana (*Emberiza hortulana*) populacje o odmiennej strukturze płci i kondycji, wyraźnie różniły się wielkością repertuarów a zanikanie dialektu i niższy stopień współdzielenia repertuaru wydaje się być dobrym wskaźnikiem negatywnych zmian (Łosak 2007).

Podjęcie i rozszerzenie tego rodzaju badań na zagrożone populacje gatunków ptaków żyjących w innych warunkach klimatycznych, charakteryzujących się odmienną biologią i ekologią oraz co najważniejsze posiadające odmienne systemy komunikacji dźwiękowej (wielkość repertuaru, zmienność geograficzna śpiewu) wydaje się być bardzo obiecujące i ważne zarówno z przyczyn czysto poznawczych jak i utylitarnych (np. monitoring długoterminowy).

Obiektem, który wybrałem do zbadania wyżej przedstawionego problemu jest wodniczka *Acrocephalus paludicola*. Rodzaj *Acrocephalus*, do którego należy wodniczka, obejmuje 31 gatunków ptaków. Rodzaj ten stał się jednym z lepszych modeli w badaniach doboru płciowego u ptaków, właśnie ze względu na znaczne różnice międzygatunkowe w zmienności śpiewu oraz zróżnicowane systemy rozrodu przy jednoczesnym dużym podobieństwie pozostałych cech poszczególnych gatunków (Dyrz i Borowiec 2006). Badania behawioralne i genetyczne wykazały występowanie różnych systemów rozrodczych w obrębie rodzaju, od monogamii po promiskuityzm (Dyrz i Borowiec 2006). Wodniczka jest najrzadszym i najbardziej narażonym na wyginięcie (IUCN 2010) gatunkiem z rzędu wróblowych, który w sezonie lęgowym występuje w kontynentalnej części Europy zajmując siedliska o łącznej powierzchni  $<1\ 500\ \text{km}^2$ , a populacja globalna szacowana jest na 10 200 – 13 800 śpiewających samców (Flade i Lachmann 2008). Populacje lęgowe rozpowszechnione

są w ok. 40 miejscach, znajdujących się w pięciu krajach, tj. na Białorusi, Węgrzech, Litwie, w Polsce i Ukrainie. Ponadto nieregularne miejsca lęgowe notowane są w trzech innych krajach, tj. w Niemczech, Rosji i Łotwie. W okresie przelotów wodniczka odnotowywana jest poza rejonami gniazdowania w 11 krajach południowo zachodniej Europy oraz w Maroku (Juliard i in. 2006; Schäffer i in. 2006). Badany gatunek okres zimowania spędza w Afryce Zachodniej, gdzie zanotowany został w Mauretanii, Mali, Senegalu, Ghanie (Oppel i in. 2011, Flade i in. 2011, Arbeiter i Tegetmeyer 2011, Poluda i in. 2012). Największa populacja lęgowa występuje na Białorusi, Ukrainie, w Polsce i na Węgrzech (w sezonie 2011 i 2012 zanotowano zanik populacji lęgowej w tym ostatnim kraju, inf. własne oraz z AWCT).

Wodniczka, to ptak niewielkich rozmiarów, stenotopowy, związanym z otwartymi terenami podmokłymi (Dyrz i Zdunek 1993). Są to przede wszystkim turzycowiska w żyznych dolinach nieregulowanych nizinnych rzek. Zanik tych siedlisk i silne ich przekształcenie odbiło się bardzo mocno na liczebności tego gatunku. Populacje lęgowe są pofragmentowane i często mają charakter wyspowy. Wodniczki stosunkowo długo utrzymują się na obszarach, na których siedliska ulegają degradacji, a także powracają na obszary, na których przywrócone zostały korzystne warunki siedliskowe, co wskazuje, że czynnikiem limitującym liczebność gatunku jest brak odpowiednich terenów lęgowych. Tak nietypowe rozmieszczenie populacji może mieć istotny wpływ na powstawanie dialektów, bądź inną formę zmienności geograficznej śpiewu. Struktura genetyczna populacji, zróżnicowanie wewnątrz i między populacjami tego gatunku nie jest dobrze zbadane. Z badań wykonanych przez Gießing'a (2002) wynika, że zróżnicowanie genetyczne między populacjami jest niskie. Jednak wynik ten może być artefaktem ze względu na to, że w analizach użyto niewielkiej liczby markerów mikrosatelitarnych (Salewski i in. 2011). U wodniczki wykształcił się i dominuje promiskuityczny system rozrodu, co oznacza, że samce i samice prowadzą

niezależny tryb życia, a związek między nimi ogranicza się głównie do kopulacji (Dyrcz i Borowiec 2006). Samica wodniczki podejmuje wszystkie obowiązki rodzicielskie - buduje gniazda, wysiaduje, karmi pisklęta i podloty. Natomiast samce, choć mają dosyć stałe miejsca śpiewu, to nie bronią czynnie określonych terytoriów (Dyrcz i Zdunek 1993) i przemierzają duży areal w poszukiwaniu "okazji" do kopulacji z większą liczbą samic (Schäffer i in. 2000). Brak zależności samic wodniczki od samców wynika z żyzności środowisk, w których żyje ten gatunek - co skutkuje obfitością pokarmu w postaci owadów i pajaków (Dyrcz i Zdunek 1993, Schulze-Hagen i in. 1995). W odróżnieniu od innych gatunków z rodzaju *Acrocephalus*, u wodniczki nie ma wyraźnych różnic między terminami przylotów samców i samic na lęgowiska, co może wynikać z braku zachowań terytorialnych u tego gatunku (u wielu gatunków ptaków migrujących samce przylatują wcześniej, aby zająć najlepsze terytoria, Dyrcz i Zdunek 1993). To z kolei oznacza, że samice wodniczki nie dokonują wyboru samców na podstawie jakości ich terytorium, ale na podstawie innych cech, do których może zaliczać się śpiew. Ostatnio jednak pojawiły się pewne obserwacje, sugerujące że w pewnych okresach samce wodniczek mogą śpiewać również po to, by ostrzegać inkubujące samice (Dyrcz i in. 2011).

Wodniczka wyprowadza rocznie dwa lęgi, pierwszy odbywa się zazwyczaj w maju, a drugi w czerwcu, przy czym terminy mogą być różne w zależności od populacji i warunków panujących w siedlisku. Przerwa między pierwszym a drugim lęgiem wynosi około jednego miesiąca (Dyrcz i Zdunek 1993). W latach 1987-1990 średnia powracalność samców schwytych jako osobniki dorosłe do miejsc zajmowanych w poprzednich sezonach lęgowych w dolinie Biebrzy wynosiła jeden do trzech, natomiast u samic stosunek ten był niższy. Powracalność ptaków oznakowanych jako pisklęta w kolejnych latach była na poziomie nieistotnym, co z kolei było zapewne wynikiem specyficznej dyspersji oraz wysokiej śmiertelności (Dyrcz i Zdunek 1993).

Śpiew tego gatunku jest słabo poznany. W literaturze wyróżnia się trzy typy piosenek, które tak naprawdę są raczej funkcjonalnymi kategoriami, a nie „typami” w sensie terminologicznym używanym dla ptaków w opisie repertuarów. Te kategorie to: typ A – krótki, agresywny, kierowany do innych samców; typ C - dłuższy, bogatszy w komponenty i kierowany do samic; typ B - o charakterze pośrednim (Catchpole i Leisler 1989, 1996).

Samce mogą śpiewać przez cały sezon, nawet po zapłodnieniu kilku samic. Ostatnie badania pokazują ponadto, że samce zwiększają intensywność śpiewu w reakcji na obecność drapieżnika (Dyrz i in. 2011). Podczas eksperymentów badacze zaobserwowali, że intensywność śpiewu wzrastała aż siedmiokrotnie, kiedy obserwator stał obok kryjówki i był dobrze widoczny dla ptaków, jako potencjalny drapieżnik. To zachowanie uznano za formę inwestycji rodzicielskiej samców.

Istnieje silna presja selekcyjna samic różnicująca sukces rozrodczy samców. Samce zainfekowane przez wiciowce *Trypanosoma* płodzą mniej piskląt, mają mniejszą masę ciała i przybywają później na tereny lęgowe (Dyrz i in. 2005). Zróżnicowanie piosenek wodniczki potwierdza generalny trend obserwowany w ewolucji struktur piosenek w rodzaju *Acrocephalus*. Przypuszcza się, że dłuższe i bardziej skomplikowane piosenki (Typ C) wyewoluowały na drodze selekcji międzyplciowej. Natomiast krótsze i prostsze piosenki (Typ A) wyewoluowały na drodze selekcji wewnątrzplciowej i pełnią rolę terytorialnych sygnałów agresywnych, odstrasżających rywala i bezpośrednio poprzedzających atak (Catchpole i Leisler 1989).

## **1.1. Cele badań**

Podstawowym celem moich badań była pierwsza próba opisanie zmienności geograficznej śpiewu wodniczki, a w szczególności stwierdzenie czy ptaki pochodzące z różnych populacji śpiewają w odmienny sposób i na czym ta odmienność polega.

Ze względu na dużą różnorodność śpiewu wodniczki postanowiłem podejść do analiz w taki sposób, by mieć możliwość uchwycenia potencjalnych różnic na różnych poziomach organizacji tego sygnału. Przede wszystkim, wyróżniłem pewne poziomy zmienności śpiewu, które mają odmienny charakter i starałem się podejść niezależnie do zmiennych jakościowych i ilościowych opisujących śpiew. W szczególności, w pracy znajdują się materiały i analiza opisujące: (a) wielkość i skład jakościowy repertuaru sylab tworzących strofy, (b) organizację czasową śpiewu, (c) składnię śpiewu i (d) podstawowe parametry rozkładu energii akustycznej w domenie częstotliwości (zwane dalej skrótowo parametrami spektralnymi). Wszystkie te aspekty zmienności śpiewu analizowane są w kontekście ich potencjalnego zróżnicowania ze względu na pochodzenie z różnych populacji.

### **1.1.1. Dialekty i inne formy zmienności przestrzennej śpiewu wodniczki**

Duża część pracy poświęcona jest jakościowemu opisowi sylab tworzących śpiew wodniczki, co miało umożliwić (a) określenie wielkości i składu repertuarów ptaków z poszczególnych populacji, jak również (b) porównanie różnic między populacjami oraz (c) między sezonami i w obrębie sezonu dla wybranej populacji. Pytanie, które stoi w tle takich badań można by określić następująco: *Czy w śpiewie wodniczki można wyróżnić dialekty ?*

Zmienność dialektowa odzwierciedlona jest najczęściej poprzez takie zróżnicowanie śpiewu w przestrzeni, w którym populacje tego samego gatunku wyróżniają się posiadaniem w repertuarach specyficznych tylko dla nich typów sylab bądź jakichś większych jednostek

śpiewu, np. frazy bądź całe strofy (Catchpole i Slater 2008). Tego typu zmienność zwykle jednoznacznie przypisuje się procesowi nauki, który poprzez określony mechanizm, łączący okres wrażliwości na pozyskiwanie wzorców do nauki, charakterystykę dyspersji ptaków, migracyjność, sposób osiedlania się i inne czynniki, wpływa na ostateczny jego rezultat (Catchpole i Slater 2008). Geograficzne zróżnicowanie śpiewu wynikające z przekazu kulturowego może mieć jednak następnie istotny wpływ na przepływ genów między populacjami. Zmienność geograficzna śpiewu w efekcie może więc wpływać na zróżnicowanie zdolności samców do wabienia samic oraz utrzymywania terytorium, które wymaga permanentnej obrony przed rywalami (Kroodsma i in. 1984, Baker i Cunningham 1985). I choć u wodniczki zachowania terytorialne w klasycznym rozumieniu nie występują (Dyrz i Zdunek 1993), to jednak wpływ wyboru samicy, wzorce dyspersji obu płci oraz przebieg procesu uczenia się śpiewu mogą, przynajmniej potencjalnie, wpływać na powstawanie i utrzymywanie się dialektów. To że nie bronione są terytoria nie oznacza też, że samce ze sobą nie rywalizują. Wręcz przeciwnie, wiadomo że wchodzi z sobą w interakcje, w których sygnały wokalne mogą odgrywać istotną rolę (Catchpole i Leisler 1989). Na przykład, z badań przeprowadzonych na trzciniaku, gatunku bliskim genetycznie wodniczce i posiadającym podobną strukturę funkcjonalną śpiewu wynika, że gwizdy mogą pełnić rolę w tworzeniu dialektów, t.j. mogą być specyficzne dla lokalnej populacji i pełnić ważną rolę w doborze płciowym (Węgrzyn i Leniowski 2010, Węgrzyn i in. 2010).

Różnice w śpiewie między populacjami jakiegoś gatunku, mogą dotyczyć również parametrów czasowych i spektralnych o bardziej subtelnym charakterze. O ile różnice w typach sylab czy strof często nawet człowiek słuchający ptaków wykrywa „na ucho”, to te subtelniejsze wymagają już dokonania precyzyjnych pomiarów i analiz statystycznych. Takie różnice mogą być efektem wpływu siedliska, w którym występują ptaki i tego jak to

środowisko kształtuje propagację sygnału wpływając na jego osłabianie i degradację (Baptista i Morton 1982, Slabbekoorn i Smith 2002a, b). Innymi słowy, jeśli różnice międzypopulacyjne w śpiewie będą miały charakter ilościowy (np. inna częstotliwość sylab) a nie jakościowy (inne typy sylab), to takie różnice należy raczej wiązać z wpływem specyfiki zasiedlanego środowiska na transmisję dźwięku a nie z bezpośrednim wpływem innych osobników.

U wodniczki, podobnie jak u innych gatunków z rodzaju *Acrocephalus* wyróżnia się odmienną charakterystykę śpiewu ukierunkowanego na komunikację wewnątrz- i międzypłciową (Catchpole 1980, 1982, Catchpole i in. 1984). Strukturami śpiewu, które w większym stopniu związane są z komunikacją z innymi samcami są tzw. terkoty, zawierające duży komponent w postaci szumów, natomiast bardziej dźwiękowo czyste gwizdy mają najprawdopodobniej większe znaczenie w komunikacji z samicami (Catchpole i Leisler 1989, 1996). W badaniach przeanalizowałem charakter zmienności geograficznej obu tych struktur śpiewu w różnych populacjach, w celu wyłapania odmienności, które przynajmniej potencjalnie mogą wynikać z cech różniących poszczególne populacje, szczególnie w aspekcie zróżnicowanej selekcji płciowej. Z biologicznego punktu widzenia wydaje się to szczególnie ciekawe, bowiem takie czynniki jak zagęszczenie osobników w populacji, dostępność samic, warunki pokarmowe, wielkość i ciągłość populacji, niewątpliwie powinny różnicować nacisk selekcyjny na poszczególne komponenty śpiewu. Na przykład badania Węgrzyn i in. (2010) pokazały, że u trzciniaka, niezwykle ważne jest dla zdobycia samicy produkowanie specyficznych dla lokalnej populacji gwizdów, które są trudne do wykonania a ich doskonalenie wymaga dłuższego czasu. W efekcie, prowadzi to do powstawania lokalnych dialektów gwizdów, podczas gdy terkoty, kierowane głównie do samców nie wykazują takiej zmienności i wydają się mieć bardziej uniwersalny charakter.

### **1.1.2. Śpiew jako potencjalny bioindykator zmian zachodzących w populacji**

Śpiew może odzwierciedlać jakość osobników oraz negatywne procesy zachodzące w ich populacjach (spadek liczebności, fragmentacja itd.). Na podstawie badań przeprowadzonych na innych gatunkach (ortolan - Łosak 2007, skowrończyk sierpodzioby - Laiolo i in. 2008, skowronek polny - Briefer i in. 2010), można stwierdzić, że populacje „słabsze”, a więc na przykład, zasiedlające niewielkie powierzchnie i/lub posiadające niższe zagęszczenia osobników, odznaczają się odmiennym stopniem komplikacji śpiewu i wielkością bądź współdzieleniem repertuarów w porównaniu do dużych stabilnych populacji. Na przykład u ortolana (Łosak 2007), w izolowanej i pofragmentowanej populacji, obserwowano zanik dialektów a zmienność samego śpiewu była większa, niż w populacjach o dobrej kondycji. Z kolei u skowronka (Briefer i in. 2010), wielkości repertuarów w porównywanych populacjach były podobne, natomiast zaobserwowano istotne różnice we współdzieleniu sekwencji sylab między osobnikami.

W niniejszych badaniach porównałem śpiew wodniczki z populacji dużych i stabilnych (populacja biebrzańska oraz białoruska) ze śpiewem ptaków z populacji małych i niestabilnych (populacja pomorska i węgierska). Celem było sprawdzenie, czy istnieją jakieś wspólne, charakterystyczne cechy śpiewu dla populacji o odmiennej ekologii i czy cechy te w praktyce nie mogą być wykorzystane do diagnozowania stanu populacji. W szczególności, chciałem się przyjrzeć jak wielkość powierzchni oraz liczebność osobników wpływa na poziom zmienności współdzielenia repertuarów sylab terkotów i gwizdów między osobnikami.

## 2. Materiał i metody

### 2.1. Charakterystyka badanych populacji

Nagrań śpiewu samców wodniczki dokonano w latach 2008 - 2011 w czterech populacjach występujących w Polsce (populacje z Pomorza Zachodniego, populacja z doliny Biebrzy), na Węgrzech (populacja z Parku Narodowego Hortobágy) oraz na Białorusi (populacja z obszaru rezerwatu Sporovo nad rzeką Jasiołdą).

Populacja pomorska, to niewielka, pofragmentowana i izolowana populacja żyjąca na Pomorzu Zachodnim, zajmująca do niedawna następujące miejsca po obu stronach granicy zachodniej: Bagno Rozwarowo, Woliński Park Narodowy, Karsiborska Kępa, Zajęcie Łęgi, Park Krajobrazowy Dolina Dolnej Odry, leżący po stronie niemieckiej Lower Oder Valley National Park, turzycowiska w Krajniku, trzcinowiska nad Jeziorem Miedwie, obszar Parku Narodowego Ujście Warty. Obecnie wodniczkę odnotowuje się już jedynie w kilku miejscach: Wolin, Karsiborska Kępa, Rozwarowo, Krajnik, Park Narodowy Ujście Warty. Średnia wielkość populacji pomorskiej obliczona dla lat 1996-2009 wyniosła zaledwie 122 śpiewające samce (łącznie 3 560 ha). Wiadomo, że jest to populacja ginąca i jej szacunkowa aktualna liczebność wynosi już znacznie poniżej 50-u śpiewających samców. Duża część tej populacji zasiedla regularnie wykaszane trzcinowiska (*Phragmites australis*) (Tanneberger i in. 2009), dlatego też jej ekologia różni się od populacji zajmujących typowe zalewane, wypasane lub wypalane turzycowiska. Jak wykazały ostatnie badania (Tanneberger i in. 2013), populacja pomorska dysponuje gorszą bazą pokarmową, niż populacje z Polski Wschodniej i Białorusi. Ptaki gniazdują na obszarach o bardziej niekorzystnych warunkach wodnych, co skutkuje koniecznością zakładania gniazd bliżej ziemi, a w efekcie przyczynia się do większej podatności na drapieżnictwo). Zebrany materiał dźwiękowy z lat 2009-2010

obejmuje 18 samców, z czego 4 samce zarejestrowano w Karsiborskiej Kępie w roku 2009, 13 w Rozwarowie w latach 2009 i 2010 oraz 1 samca w Krajniku w roku 2010.

Populacja biebrzańska, to fluktuująca ale długoterminowo stabilna populacja żyjąca w Dolinie Biebrzy w Polsce. Jest to najsilniej reprezentowana populacja wschodniej Polski, której średnia wielkość obliczona dla lat 1996-2009 wynosiła 2 944 śpiewających samców (areal w dolinie Biebrzy 37 000 ha). Populacja zajmuje rozległe zalewane turzycowiska kępowe, tworzone głównie przez turzycę tunikową *Carex appropinquata*, turzycę sztywną *Carex elata* i turzycę dziubkową *Carex rostrata*. W niniejszej pracy wykorzystano następujący materiał nagraniowy: rok 2008 (7 samców), rok 2010 (29 samców), rok 2011 (25 samców).

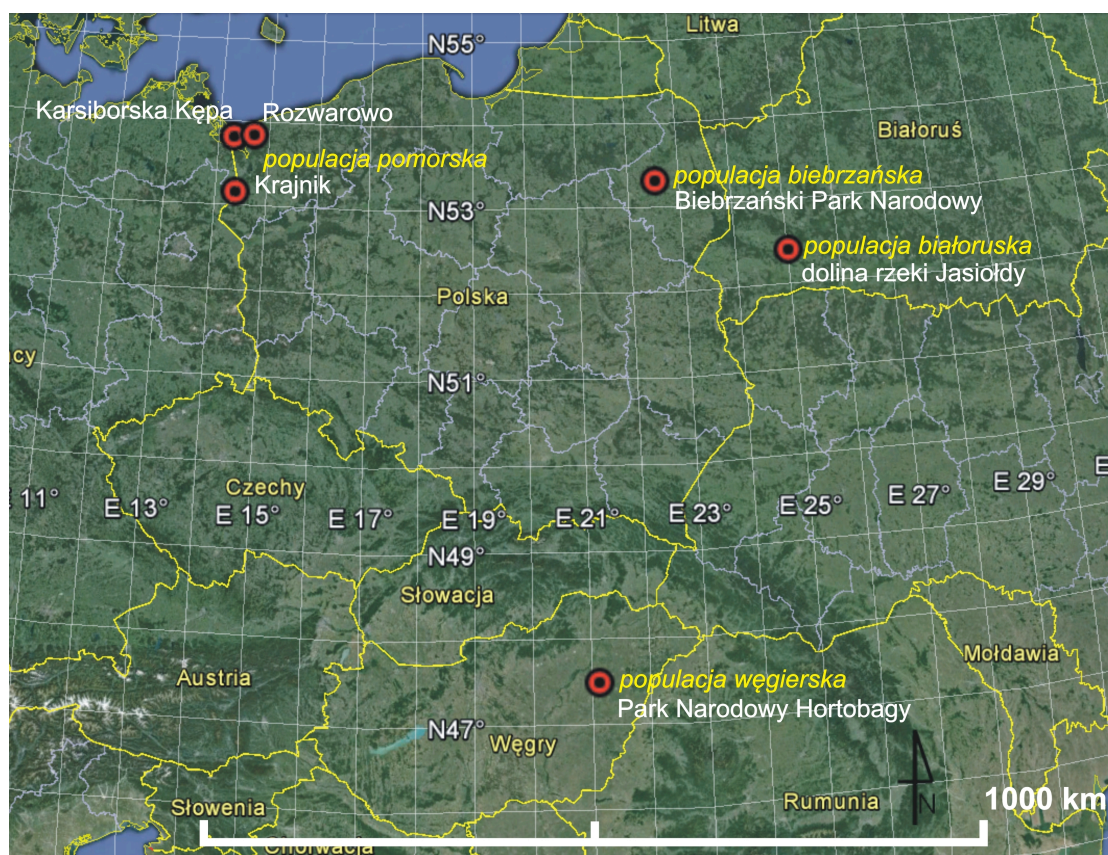
Populacja białoruska, to duża i znacząca dla przetrwania gatunku populacja odkryta dopiero w latach 1995-1997 (Kozulin i Flade 1999, Kozulin i in. 2004). Jej wielkość szacowana jest aktualnie na 4000 do 7600 śpiewających samców (AWCT 2010). Kluczowymi miejscami dla tamtejszej populacji lęgowej są Zvanets, Sporava oraz Dzikoje, które w sezonie lęgowym zajmuje 90% ptaków z populacji białoruskiej, a co z kolei stanowi aż 40% całej populacji światowej wodniczki. Ptaki zasiedlają tam rozległe, okresowo zalewane turzycowiska. Do analiz wykorzystano nagrania populacji z rezerwatu Sporovo, który zlokalizowany jest na obszarze zalewowym rzeki Jasiołdy. Teren ten porastają zbiorowiska żyznych siedlisk eutroficznych zdominowane przez zespół szuwaru turzycy sztywnej *Caricetum elatae*. Nagrań dokonano na powierzchniach badawczych Peschanka (zajmuje 60 ha i znajduje się 8 km poniżej zbiornika wodnego Selets oraz miasta Berioza; torfowisko charakteryzuje się tu najwyższą produktywnością) oraz Kostiuki (zajmuje 40 ha i położony jest 14 km dalej w dół rzeki, wartość produkcyjna jest niższa niż na obszarze Peschanka;

Vergeichik i Kozulin 2006). Obszar rezerwatu charakteryzuje się bardzo niestabilnym poziomem wody, który zmienia się również w porze lęgowej. Średnie zagęszczenie śpiewających samców podczas pierwszych lęgów na powierzchni Peschanka wynosi  $48.4 \pm 12.2$  samca/km<sup>2</sup>, natomiast w trakcie drugich lęgów zagęszczenie to wynosi  $33.1 \pm 10.4$  samca/km<sup>2</sup> (Vergeichik i Kozulin 2006). W pracy wykorzystano nagrania pochodzące od 17 samców (13 z powierzchni Kostiuki i 4 z powierzchni Peschanka).

Populacja węgierska, fluktuująca, zlokalizowana na obszarze węgierskiej puszczy w Parku Narodowym Hortobagy na Węgrzech (47.5N, 21.0E). Średnia wielkość tej populacji obliczona dla lat 1996-2009 wynosi 456 śpiewających samców (areal zaledwie 165 ha). W roku 2011 odnotowano całkowity zanik tej populacji lęgowej (informacje AWCT 2011). Populacja węgierska różniła się ekologią od pozostałych populacji. Ptaki zasiedlały w niej alkaliczne, podmokłe kompleksy użytków zielonych tworzonych przez następujące gatunki roślin: wyczyniec łąkowy *Alopecurus pratensis*, bekmanię robaczkowatą *Beckmannia eruciformis*, mietlicę *Agrostis alba* oraz turzycę *Carex melanostachia* (Kovacs i Vegvari 1999). W populacji węgierskiej zebrano następującą próbę: rok 2009 (6 samców), rok 2010 (4 samce). Odwiedzono również wszystkie potencjalne miejsca gniazdowania wodniczki na terenie parku i nagrano większość przebywających tam, w poszczególnych latach, samców. Wspomniane załamanie populacji nastąpiło prawdopodobnie najpóźniej w roku 2009 (obserwacje własne). Podsumowanie charakterystyk wszystkich populacji znajduje się w Tabeli 1. Rozmieszczenie badanych populacji zobrazowano na rycinie 1.

Tabela 1. Podstawowe informacje o badanych populacjach wodniczki.

Populacja	Miejsce	Areał (ha)	Średnia liczebność	Kondycja populacji	Charakterystyka siedliska	Dominujące gatunki w siedlisku
pomorska	Rozwarowo 2009 i 2010	1 700	20-34	wymierająca	szuwar trzcinowy, jedynie w Krajniku turzycowisko	<i>Phragmites australis</i>
	Karsiborska Kępa 2009	300	6-9			
	Krajnik 2010	364, 6	1-3			
biebrzańska	Bagno Ławki 2008, 2010, 2011 i Bagno Podlaskie 2010, 2011	37 000	1599 (2008), 1404 (2010), 1488 (2011) - średnio	stabilna	Rozległe turzycowiska kępowe	<i>Carex appropinquata, Carex elata Carex rostrata</i>
białoruska	Kostiuki, Peschanka 2008	40 60	617 do 1067	stabilna, największa	Szuwar turzycy sztywnej	<i>Caricetum elatae</i>
węgierska	Nagivan w Parku Narodowym Hortobagy,	do 99	10	wymarła w 2011	Łąki wilgotne, mokre zlokalizowane w węgierskiej puszcze	<i>Alopecurus pratensis, Beckmannia eruciformis, Agrostis alba Carex melanostachia</i>



Ryc.1. Położenie badanych populacji wodniczki *Acrocephalus paludicola*.

## **2.2. Materiał dźwiękowy**

W analizach wykorzystano ponad 15 godzin nagrań śpiewu samców wodniczki, zrealizowanych w latach 2008-2011. Nagrania pochodzą z 4 populacji, łącznie od 106 samców, a ich czas wynosi od 37 do 1468,76 s ( $x \pm SD = 512,7 \pm 235,65$  s) i liczbie fraz (terkotów i gwizdów) od 15 do 843 s ( $x \pm SD = 315,2 \pm 171,73$  s). Podstawowe informacje na temat nagrywanych populacji i samców znajdują się w Tabeli 2.

Ptaki nagrywane były głównie za pomocą magnetofonów cyfrowych Marantz PMD 670, Marantz PMD 660 i Sony TCD-D100. Niewielką część nagrań pozyskano magnetofonem analogowym Marantz PMD 222 a następnie zdigitalizowano. Do nagrań używano głównie mikrofonu parabolicznego Telinga Pro V DAT Science oraz kierunkowych typu shotgun: Sennheiser e845S i Sennheiser ME 67.

Nagrywane samce nie były znakowane indywidualnie, poza kilkoma osobnikami pochodzącymi z populacji pomorskiej. Przed dokonaniem nagrań dokonywano rekonesansu, korzystając również z pomocy i informacji od osób monitorujących daną populację. Z reguły w terenie pracowały 2 (maksymalnie 3) osoby, jedna nagrywająca, druga obserwująca i wyszukująca samce, ewentualnie również nagrywająca. Notowano rozmieszczenie śpiewających samców oraz śledzono ich przeloty, tak by zminimalizować ryzyko ponownego nagrywania tych samych ptaków. Osobniki nagrywano z odległości średnio 20-30 metrów. Każdego samca starano się nagrać podczas jednej sesji przez minimum 10 minut. Osoba nagrywająca cały czas obserwowała nagrywanego samca. W przypadku wątpliwości, co do przynależności danego nagrania do konkretnego samca, nagranie to nie zostawało wykorzystane w późniejszych analizach. Zaobserwowano, że w populacjach pomorskiej oraz węgierskiej ptaki się częściej przemieszczały, niż w populacji biebrzańskiej i białoruskiej. Utrudniało to zebranie wystarczająco długich nagrań. Dlatego starano się w przypadku osobników przemieszczających się na niewielkie odległości, śledzić ptaka, nagrywając go

kilka razy do czasu, gdy zebrane próbki miały wystarczającą długość. W przypadku, gdy tracono kontakt wzrokowy z nagrywanym samcem opuszczano dane miejsce i przechodzono w kolejne, gdzie istniało większe prawdopodobieństwo co do tego, że śpiewające tam samce nie były nagrywane wcześniej.

Tabela 2. Charakterystyka materiału nagraniowego wykorzystanego w pracy, zebranego w latach 2008-2011.

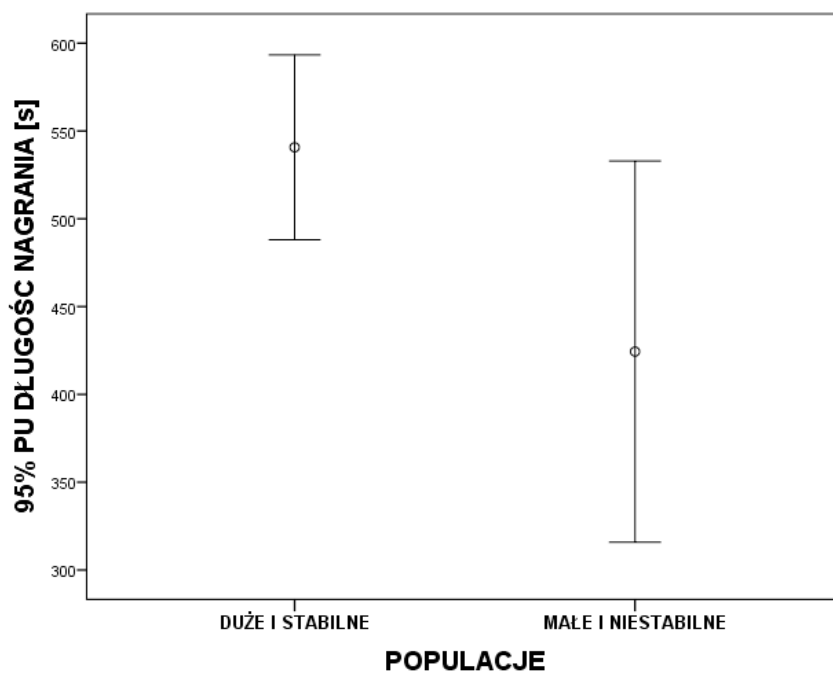
Wszystkie nagrania wykorzystane w pracy															
Kraj	Miejsce i rok	Jakość		Miejsce	Jakość		Populacja i rok	Jakość		Populacja	Jakość				
		0 i 1	1		0 i 1	1		0 i 1	1		0 i 1	1			
Polska	Bagno Ławki 2008	7	6	Bagno Ławki	29	21	biebrzańska 2008	7	6	biebrzańska	61	53			
	Bagno Ławki 2010	22	15				biebrzańska 2010	29	22						
	Bagno Podlaskie 2010	7	7				biebrzańska 2011	17	17						
	Bagno Podlaskie 2011 (1 dekada czerwca)	17	17	Bagno Podlaskie	32	32	biebrzańska 2011 (3 dekada czerwca)	8	8						
	Bagno Podlaskie 2011 (3 dekada czerwca)	8	8				biebrzańska 2011 (3 dekada czerwca)	8	8						
	Karsiborska Kępa 2009	4	1	Karsiborska Kępa	4	1	pomorska 2009	11	7						
	Rozwarowo 2009	7	6	Rozwarowo	13	10	pomorska 2010	7	4				pomorska	18	11
	Rozwarowo 2010	6	4												
	Krajnik 2010	1	0	Krajnik	1	0									
	Białoruś	Kostuki 2008	13	13	Kostuki	13	13	białoruska 2008	17				17	białoruska	17
Peschanka 2008		4	4	Peschanka	4	4									
Węgry	Hortobagy 2009	6	6	Hortobagy	10	8	węgierska 2009	6	6	węgierska	10	8			
	Hortobagy_2010	4	2				węgierska_2010	4	2						
										<b>Razem:</b>	<b>106</b>	<b>89</b>			

Nagrań dokonywano w godzinach późno popołudniowych do nocnych (17-22), tj. podczas największej aktywności samców, kiedy to zlatują się one na tzw. wieczorne chóry. Samce zajmują wtedy określone, stałe miejsca, z których mogą śpiewać przez dłuższy czas. Zaobserwowano jednak, że w populacjach o małej liczebności, a w szczególności w populacji węgierskiej, samce przemieszczały się dużo częściej. Przymuszcza się, że ta zwiększona ruchliwość samców w czasie wieczornych chórów mogła mieć związek z mniejszą dostępnością samic (Schmidt i in. 1999). Miało to oczywiście wpływ na jakość i wielkość

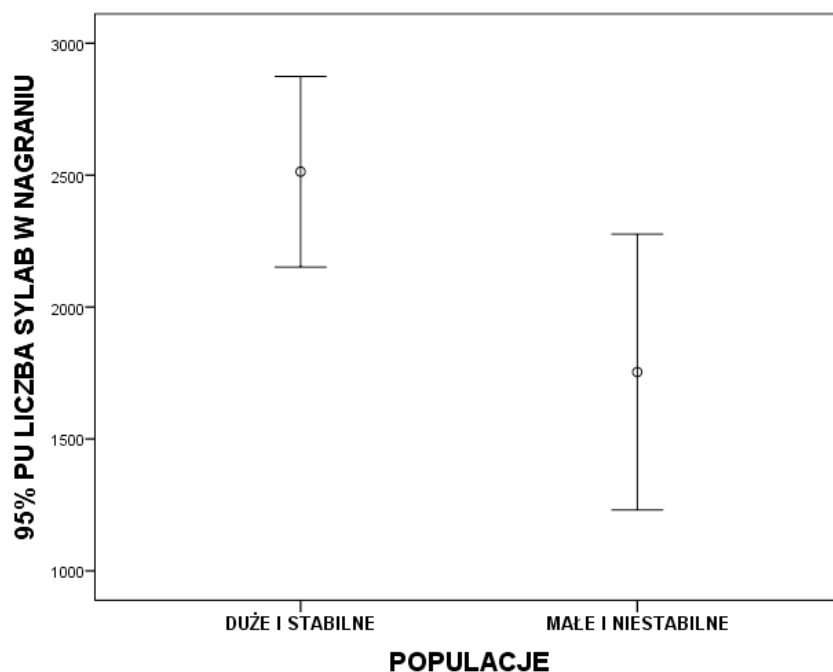
pozyskanego materiału nagraniowego, ale z drugiej strony, po prostu odzwierciedlało specyfikę zachowania samców w danej populacji. W Tabeli 3 przedstawiono procentowy udział zebranych nagrań o dobrej i niedostatecznej jakości w poszczególnych populacjach. Z tabeli jednoznacznie wynika, że w populacji pomorskiej i węgierskiej udział nagrań o niedostatecznej jakości jest wyraźnie wyższy, niż w populacji białoruskiej i biebrzańskiej. Przez niedostateczną jakość rozumiem nagrania częściowo przesterowane oraz posiadające wysoki udział szumów. Te negatywne cechy nagrań wynikały z konieczności częstego przemieszczania się nagrywającego za ptakiem, a co za tym idzie częstego zmieniania poziomu czułości magnetofonu oraz prób nagrywania osobników z większej, niż 20-30 m, odległości. Dodatkowo sytuację komplikowały silniejsze wiatry na Pomorzu (szczególnie obszar Karsiborskiej Kępy). W przypadku tej populacji udział nagrań o niedostatecznej jakości wyniósł 42%. W przypadku populacji węgierskiej, najmniej licznej, najistotniejszym problem było zebranie nagrań o wystarczającej długości. Ruchliwość ptaków, niewielkie zagęszczenie oraz rozległy i bardzo trudny do pokonania teren badań w zdecydowanym stopniu wpłynęły na to, że nagrania z tej populacji są najkrótsze (Tabela 4). Jakość niedostateczna nagrań, oznacza w przypadku zebranego materiału, że nie można było dla nich przeprowadzić wszystkich zakładanych analiz. Zwykle jednak dla części z nich, np. jakościowego opisu sylab czy organizacji czasowej, nagrania te były wystarczająco dobre.

Różnice między populacjami w zebranych materiale przetestowano posługując się dwoma zmiennymi, tj. długością nagrania wyrażoną czasem [s] oraz liczbą zarejestrowanych sylab (najmniejszych wyróżnialnych jednostek śpiewu). W drugim przypadku miara wielkości nagrania wydaje się być bardziej „uczciwa”, tj. wyniki analiz materiału są mniej zależne od wymienionych wcześniej różnic międzypopulacyjnych w zachowaniu ptaków. Należy dodać, że na długość nagrań składały się również przerwy w śpiewie ptaków. Aby uniknąć zakłócających obraz czynników takich jak nieoznaczenie

wszystkich śpiewanych przez samca sylab w wyniku wysokiego poziomu szumów tła oraz wyższy udział przerw między piosenkami spowodowany częstymi przelotami ptaka, do przetestowania różnic w śpiewie wybrano tylko nagrania o dobrej jakości ( $n=89$ ). Ponadto podzielono populacje na dwie kategorie, mając na względzie informacje o wielkości i stabilności populacji, a więc kryterium ekologiczne. Do pierwszej kategorii przydzielono populacje liczne i stabilne, czyli populacje białoruską i biebrzańską. Natomiast do kategorii drugiej przydzielono populacje pomorską i węgierską (populacje nieliczne, niestabilne). Rozkład obu zmiennych (długość nagrania oraz liczba sylab w nagraniu) był zgodny z rozkładem normalnym. Przeprowadzono jednoczynnikową analizę wariancji ANOVA, testując dodatkowo jednorodność wariancji w obrębie grup za pomocą testu Levene'a. Wynik tego testu wykazał, iż obie testowane zmienne spełniają założenie homogeniczności próby (liczba sylab: test Levene'a=0,621,  $p=0,433$ ; czas nagrania: test Levene'a=0,137,  $p=0,712$ ). Wykazano istotne różnice w długości nagrań oraz liczbie zarejestrowanych sylab między dwoma kategoriami populacji (przy stosowanej tej samej procedurze zbierania nagrań). Dla populacji licznych i stabilnych zebrano dłuższe nagrania (ANOVA:  $F_{1,87}=4,11$ ,  $p=0,046$ ), w obrębie których zarejestrowano większą liczbę sylab (ANOVA:  $F_{1,87}=4,18$ ,  $p=0,044$ ). Różnice w jakości pozyskanego materiału dźwiękowego między kategoriami badanych populacji zilustrowano na rycinach (Ryc. 2 i 3).



Ryc. 2. Długość (średnia i 95% przedziały ufności) zebranych nagrań w podziale na 2 kategorie populacji (dużych i stabilnych oraz małych i niestabilnych).



Ryc. 3. Wielkość (średnia i 95% przedziały ufności) zebranego materiału nagraniowego wyrażona średnią (95% przedziały ufności) liczbą zarejestrowanych sylab (najmniejszych wyróżnialnych elementów śpiewu) w podziale na 2 kategorie populacji (dużych i stabilnych oraz małych i ginących).

Tabela 3. Procentowy udział zebranych nagrań o dobrej i niedostatecznej jakości dla poszczególnych populacji.

Jakość nagrania	Populacja (udział nagrań wyrażony w %)			
	białoruska	biebrzańska	pomorska	węgierska
niedostateczna	0	9	42	27
dobra	100	91	58	73
SUMA %	100	100	100	100

Tabela 4. Średnia długość i odchylenie standardowe czasu nagrań [s] zebranych w poszczególnych populacjach.

Długość nagrań (s)	Populacja			
	białoruska	biebrzańska	pomorska	węgierska
Średnia	665,98	590,39	631,17	489,50
SD	246,61	225,61	328,22	168,86

Zebrany materiał dźwiękowy przeanalizowano przy użyciu programu Avisoft SASLab Pro wersja 5.2.06 (Avisoft Biacoustics, R. Specht, Berlin, Niemcy). Zastosowano następujące ustawienia do generowania sonogramów i podstawowych pomiarów: FFT = 1024, ramka [Frame] = 100%, okno [Window] = Hamming, pokrywanie [Temporal Overlap] = 93,75%. Dokonano wizualnej inspekcji sonogramów wyróżniając typy sylab (terkotów i gwizdów), zmierzono parametry czasowe, jak długość sylab, odstępy między nimi, długość fraz i piosenek. Przy pomiarach pulsów, w celu usunięcia hałasów środowiska o niskich częstotliwościach, nagrania filtrowano za pomocą filtra „FIR time-domain filter”. Parametr „high pass setting” ustawiono na 800 Hz. Wykorzystano metodę pomiaru określoną jako „rectification + exponential decay”. Główne parametry pomiaru zostały ustawione w następujący sposób: stała czasu [time constant] = 1 ms, natomiast próg [threshold], histerezę [hysteresis], próg początku i końca [start end threshold] ustawiano indywidualnie dla każdego nagrania, w razie potrzeby również dla jego fragmentu tak, aby poprawnie wykryć wszystkie pulsy. Każdy pomiar był wizualnie sprawdzany na spektrogramie, pod kątem poprawnego wykrycia wszystkich pulsów energii akustycznej (wynikających z rozkładu sylab gwizdów

bądź terkotów w czasie).

Następnie zliczano liczbę pulsów w obrębie poszczególnych fraz oraz dokonano następujących pomiarów akustycznych: Peak - częstotliwość maksymalnej amplitudy (Hz), FundF (Hz) – częstotliwość podstawowa, MinF - częstotliwość minimalna (Hz), MaxF - częstotliwość maksymalna (Hz), Bandw –szerokość pasma częstotliwości (Hz), Quart 25, 50, 75 – rozkład kwartyli energii sygnału w zakresie częstotliwości (Hz) obrazujący, jaka część energii akustycznej zwarta jest w paśmie do określonej częstotliwości opisanej kwartydami. Dla wszystkich parametrów mierzono wartości średnie (mierzone między początkiem i końcem każdego elementu).

W niniejszej pracy wykorzystano nagrania pochodzące od 106 samców, przy czym na każdego samca przypada jedno nagranie. W Tabeli 2 zamieszczono informacje na temat materiału nagraniowego wykorzystanego w pracy, tzn. miejsca i roku realizacji nagrań, liczby zarejestrowanych samców z uwzględnieniem jakości nagrań (wszystkie nagrania wykorzystane w pracy bez względu na ich jakość akustyczną oznaczono jako 0 i 1, natomiast nagrania o dobrej jakości, tzn. nieprzesterowane, z niskim poziomem szumów tła oznaczono jako 1 i te nagrania wykorzystano przy analizach parametrów akustycznych oraz czasowych śpiewu). Nagrania 0 i 1 umożliwiały w większości nagrań analizę jakościową materiału, tj. opis typów sylab itp., nie pozwalały jednak na całościową analizę parametrów akustycznych.

### ***2.3. Terminologia bioakustyczna***

Ponieważ dostępna literatura bioakustyczna w języku polskim jest bardzo uboga i nie ma w nim ujednoliconej terminologii dotyczącej nazewnictwa śpiewu. Zdecydowałem się więc na zdefiniowanie terminów, którymi będę się konsekwentnie posługiwał w niniejszej

pracy. Bez większych wyjątków poniższe definicje odnoszą się do swoich odpowiedników w literaturze angielskiej (np. Catchpole i Slater 2008).

**Sylaba** – najmniejsza wyróżnialna jednostka w komunikacji dźwiękowej, tj. jedno lub kilku-elementowy dźwięk, słyszalny jako całość i dający się jednoznacznie wyróżnić na sonogramach dzięki oddzieleniu odstępami ciszy od innych sylab.

**Fraza** – kombinacja jednego bądź kilku typów sylab, powtarzanych w czasie. Frazy pojedyncze (nazywane również trylami bądź trelami) skomponowane są z powtarzanego, pojedynczego typu sylaby, frazy złożone (zwane też motywami) zbudowane są z kilku typów sylab ułożonych w powtarzalną kompozycję.

**Piosenka = Strofa** – jest to jednostka śpiewu zbudowana z fraz (jednej bądź wielu), gdzie odstęp między frazami w obrębie piosenki są wyraźnie krótsze niż między piosenkami. Śpiew jest zazwyczaj złożony z sekwencji wielu piosenek wykonywanych przez samca.

**Typ piosenki** – piosenka zbudowana według charakterystycznej dla siebie sekwencji fraz pojedynczych i/lub złożonych, z reguły typy piosenek powtarzają się w charakterystyczny sposób dla osobnika, populacji bądź kontekstu śpiewu.

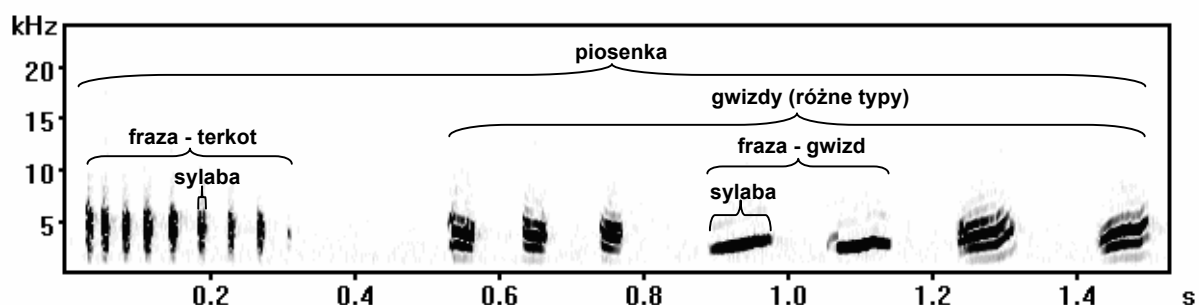
**Repertuar sylab** – osobniczy zbiór różnych typów sylab, z których zbudowane są piosenki.

**Repertuar terkotów** – osobniczy zbiór typów fraz o charakterze terkotów używanych w komunikacji między samcami.

**Repertuar gwizdów** – osobniczy zbiór typów fraz o charakterze gwizdów używanych w komunikacji międzypłciowej.

**Repertuar typów śpiewu** – zbiór wszystkich typów śpiewu wykorzystywanych przez danego osobnika.

**Dialekt** – zróżnicowanie przestrzenne śpiewu pozwalające na wyróżnienie charakterystycznych cech śpiewu odmiennych dla różnych populacji. Zazwyczaj wyróżnienie odmiennych dialektów możliwe jest dzięki temu, że samce z różnych populacji śpiewają piosenkami zawierającymi różne (przynajmniej częściowo) typy sylab. Choć takie różnice są najbardziej klarowne, nie jest to jedyna możliwość, ponieważ dialekty mogą się różnić bardziej subtelnymi parametrami, jak na przykład statystycznymi różnicami w częstotliwości czy czasie trwania sygnałów.



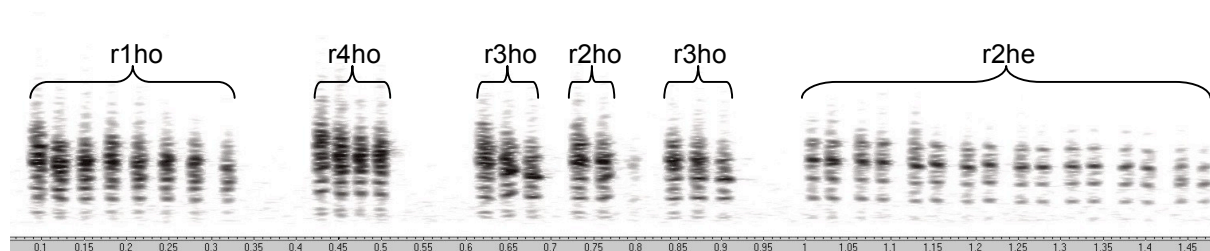
Ryc. 4. Ilustracja nazewnictwa stosowanego do opisu piosenki wodniczki.

Śpiew wodniczki składa się z dwóch zasadniczych typów funkcyjnych sylab, tj. z terkotów i gwizdów, powtarzanych w różnych konfiguracjach. Oba typy różnią się diametralnie strukturą. Szczegółowa charakterystyka znajduje się w akapicie 3.1.1.

## 2.4. Metodyka opisu składni śpiewu

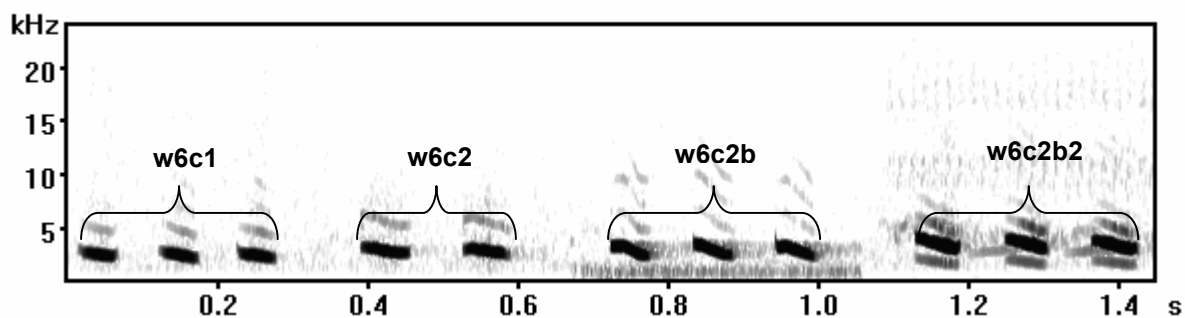
### 2.4.1. Klasyfikacja sylab i fraz do typów

Elementy śpiewu wyróżniano na podstawie wizualnej inspekcji sonogramów w programie Avisoft SASLab Pro wersja 5.2.06 (Avisoft Biacoustics, R. Specht, Berlin, Niemcy). Najpierw zaznaczano frazy, wyróżniając osobno terkoty i gwizdy. W zapisie stosowano skrót od nazw angielskich (**r** jak *rattles* dla terkotów, **w** jak *whistles* dla gwizdów; Ryc. 4 i 5). Po wstępnej analizie materiału wyróżniono dodatkowe kategorie jakościowego podziału dźwięków. W analizie terkotów wyróżniono cztery podstawowe ich typy na podstawie liczby i rozmieszczenia sylab w obrębie danej frazy. Do kategorii **r** przydzielono wszystkie frazy terkotów o liczbie sylab powyżej czterech. Do kategorii **r2** przydzielono wszystkie frazy terkotów o liczbie sylab równej dwa. W ten sposób analogicznie wyróżniono jeszcze typ **r3** i **r4**. Oprócz tego zwrócono uwagę na strukturę wewnętrzną sylab, a mianowicie wyróżniono terkoty o sylabach jednorodnych, zwartych w strukturze (**ho** - homogenicznych) i sylabach niejednorodnych, o „rozerwanej” strukturze, przypominających nieco sylaby bardzo krótkich gwizdów (**he** -heterogeniczne). Do nazwy kategorii terkotu **r**, **r2**, **r3**, **r4** dodano skrót wskazujący na charakter sylab, w tym przypadku **ho** lub **he**. W ten sposób wyróżniono osiem typów terkotów: **rho**, **rhe**, **r2ho**, **r2he**, **r3ho**, **r3he**, **r4ho**, **r4he** (Ryc. 5) Terkoty o charakterze nietypowym - otrzymały dodatkowo indywidualną nazwę.



Ryc. 5. Przykład ilustrujący pięć z ośmiu wydzielonych typów terkotów.

W przypadku gwizdów szczególną uwagę zwrócono na kształt sylab (Ryc. 6). Na tej podstawie wyróżniono dziewięć głównych kategorii: od **w1** do **w9**. Dla typów gwizdów stworzono osobną bazę z materiałem dźwiękowym, gdzie wklejano i nazywano nowo wyróżniony typ. Przy wyróżnianiu typów gwizdów w obrębie poszczególnych kategorii (**w1**, **w2**, **w3**.... itd.) zwracano uwagę na długość sylab, poziom częstotliwości oraz odległości między sylabami. Każdy typ wyraźnie odmienny od poprzedniego w obrębie jednej z dziewięciu kategorii podstawowych wyróżniano dodając do nazwy kategorii literę z alfabetu zaczynając od **a**. W ten sposób pierwszym typem w kategorii gwizdu **w1** jest typ **w1a**. W wielu przypadkach różnice między typami były niewielkie, dlatego też zastosowano bardziej dokładny sposób ich opisu. W ten sposób wszystkie typy przypominające, np. typ **w1a**, jednak różniące się nieco między sobą otrzymywały na końcu cyfrę, co pozwoliło na uzyskanie następujących zapisów: **w1a1**, **w1a2** itd. W wielu przypadkach istniała konieczność dodatkowych rozróżnień. Typom jeszcze bardziej podobnym do siebie, ale które konsekwentnie jednak dawało się odróżniać, przydzielano kolejną literkę, co powodowało zapis np. **w1a2b**, **w1a2c**, a następnie kolejną cyfrę na końcu, co powodowało zapis np. **w1a2c2** itd. Przyjęty system, mimo pozornego skomplikowania i subiektywności będącej efektem wizualnej kategoryzacji kształtów sylab, umożliwiał jednak hierarchiczną organizację podobieństwa sylab i dokonywanie porównań między osobnikami i populacjami. Z prac nad innymi gatunkami (np. z badań nad śpiewem pokrzewki okularowej *Sylvia conspicillata*, Palmero i in. 2012) wiadomo również, iż wizualne porównywanie sylab, daje zazwyczaj wyniki kategoryzacji porównywalne bądź lepsze w porównaniu do zaawansowanych metod stosujących różnego rodzaju pomiary automatyczne i algorytmy klasyfikacyjne (Botero i in. 2008).



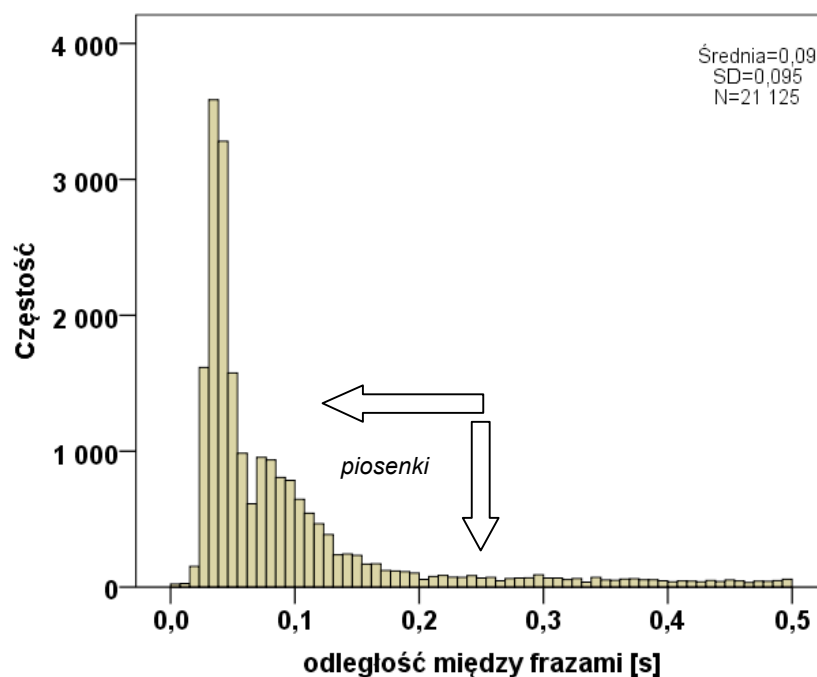
Ryc. 6. Sonogram z przykładowymi typami gwizdów.

Na podstawie wyżej przyjętej metody opisu śpiewu dokonywano następnie pomiarów parametrów czasowych i związanych z częstotliwością dźwięków. Mając oznaczone i opisane frazy (zbudowane w tym przypadku zawsze z jednego typu sylaby i powtarzane w czasie), możliwe było wykorzystanie funkcji automatycznych pomiarów funkcji Puls Train Analysis programu Avisoft do zmierzenia długości sylab, odstępu między nimi oraz częstotliwości maksymalnej amplitudy (Hz) i pasma częstotliwości (Hz). Każda sylaba została na podstawie wcześniej zaznaczonych fragmentów przydzielona do określonego typu. Na przykład dla zaznaczonego fragmentu z gwizdem typu **w6c2b**, każda wchodząca w jego skład sylaba otrzymała tę właśnie nazwę. Analogicznie postąpiono w przypadku terkotów.

#### 2.4.2. Metoda wyróżniania piosenek (strof)

Samce wodniczki śpiewają zwykle dłuższe sekwencje fraz (terkotów i gwizdów), na podstawie których trudno jest czasami jednoznacznie wskazać gdzie są granice między grupami fraz tworzącymi piosenki, oddzielone od siebie wyraźnie większymi odstępami ciszy. W zebranych materiale nagraniowym odstępy między frazami wynosiły od 0,0026 do 118 s,  $x \pm SD = 1,36 \pm 3,674$  s (na podstawie 33 026 obserwacji). Korzystając z tych danych, jak również z wizualizacji nagrań w postaci sonogramów, określono próg decydujący o tym od

jakiej wartości odstępów obserwowany zbiór fraz uznawany jest za odrębną piosenkę. Najpierw wykonano wykres rozkładu wartości odległości między frazami dla wszystkich obserwacji. Jednak ze względu na uzyskany mało czytelny obraz (bardzo duża liczba wartości o dużych różnicach) uniemożliwiający precyzyjne określenie wartości progowej, dokonano redukcji danych, wybierając wartości odstępu mniejsze bądź równe 0,5 s. Na tej podstawie uzyskano rozkład (Ryc. 7) i podjęto arbitralną decyzję, że kryterium wyróżniającym piosenki będzie odstęp między frazami wynoszący 0,25 s.



Ryc. 7. Rozkład wartości interwałów między frazami dla próby spełniającej warunek odstępu  $\leq 0,5$  s ( $n=21\ 125$  interwałów) z zaznaczonym obszarem określającym, od jakich wartości wyróżniano piosenki.

Wyróżnione w ten sposób ciągi fraz opisano kodując w nazwie rodzaj frazy (terkot, gwizd). Zakodowano każdą kolejną frazę uzyskując następujący przykładowy zapis: terkot-gwizd-gwizd-gwizd (należy tu dodać, że w niniejszej rozprawie przyjęto nomenklaturę polską za każdym razem, gdy mowa o terkotach i gwizdach, pomimo iż nadając nazwy typom terkotów i gwizdów w analizowanym materiale kierowano się skrótami wywodzącymi się z języka angielskiego. W ten sposób od razu widać czy mowa jest typie sylaby (np. **w1** czy

**r1ho**) czy o organizacji piosenki (np. gwizd-terkot-gwizd). Ponadto zmierzono długość wyróżnionych piosenek i określono liczbę tzw. przełączeń między typami funkcyjnymi fraz śpiewu, czyli między terkotami i gwizdami. Parametr ten określono na dwa sposoby, w pierwszym notując liczbę przełączeń między dwoma frazami różniącymi się funkcją, czyli między terkotem i gwizdem (TG), natomiast w drugim przypadku notowano przełączenia między terkotem, gwizdem i terkotem (TGT). Taki podział w pierwszym przypadku nawiązuje do budowy piosenek funkcyjnych typu B (używanych w tzw. śpiewie spontanicznym), a w drugim przypadku do piosenek funkcyjnych typu C (złożonych, kierowanych do samic). Dodatkowo wyróżniono podział na trzy podstawowe typy funkcyjne piosenek, określone wcześniej na podstawie prostych eksperymentów typu playback przez Catchpole'a i Leisler'a (1989, 1996). W ten sposób dokonano podziału na piosenki typu A, B i C.

## **2.5. Analizy statystyczne**

W celu oszacowania rzeczywistej wielkości repertuaru osobnika skorzystano z koncepcji rarefakcji (Colwell 2005). Zakładano, że repertuar może być potencjalnie bardzo duży, podobnie jak u innych przedstawicieli rodzaju *Acrocephalus*, a jednocześnie ze względów metodycznych nie było możliwe zdobycie bardzo długich nagrań, bądź odpowiednio długich i tak samo długich nagrań dla wszystkich osobników w próbie. Dlatego też zastosowano procedury uśredniania krzywych kumulacji gatunków organizmów losowanych z próby (Gotelli i Colwell 2001), zastępując gatunki typami śpiewu a tym samym szacowaną w oryginalnym wzorze bioróżnorodność gatunkową zastąpiono szacowaną różnorodnością repertuaru sylab. Tego typu podejście było już niejednokrotnie stosowane do szacowania wielkości repertuaru śpiewu ptaków i sprawdza się ono dobrze szczególnie tam, gdzie repertuary są duże (przeгляд w Garamszegi i in. 2005). Dzięki temu możliwe było

oszacowanie wielkości repertuaru śpiewu, przy uwzględnieniu zmiennej długości nagrań (lub zmiennej liczby pozyskanych fraz) dla poszczególnych osobników. Na tej podstawie uzyskano krzywe kumulacji liczby typów śpiewu w repertuarze. Jest to uśrednione oszacowanie liczby stwierdzonych typów wyrażone estymatorem *Mao Tau*. Krzywa osiągająca wartości stabilizacji oznacza, że nagrana liczba fraz reprezentujących określone typy śpiewu jest wystarczająca dla oszacowania repertuaru, analogicznie do stwierdzenia, że liczba pozyskanych okazów z danego środowiska wystarcza do poprawnego oszacowania liczby gatunków w nim występujących. W analizie uwzględniono również liczbę typów niewykrytych, oczywiście bez informacji, jakie są to typy (tzw. asymptotyczne bogactwo typów śpiewu). Znając liczbę typów ustaloną na podstawie estymacji i liczbę typów faktycznie stwierdzonych (wartości obserwowane), przy uwzględnieniu wielkości nagrań, otrzymano informację o stopniu zbadania repertuaru śpiewu. Do oszacowania asymptotycznego bogactwa typów śpiewu użyto nieparametrycznego estymatora *Chao 2* (Magurran 2004). Podobnie, jak w przypadku *Mao Tau* krzywa osiągająca wartości stabilne oznacza, że waloryzacja typów śpiewu została przeprowadzona w sposób wystarczający. Analizy wykonano w programie EstimateS Version 8.2.0 (Colwell 2005).

Kanoniczna analiza korespondencji (CCA, ang. *canonical correspondence analysis*) została zastosowana do ilościowej oceny tego jak bardzo zmienność repertuarów samców wodniczek może być wyjaśniona pochodzeniem samców z danej populacji. Istotność związku między kompozycją repertuarów a przynależnością do populacji była testowana z użyciem metody Monte Carlo i 1000 permutacji. Analizy były wykonywane w programie CANOCO for Windows, ver. 4.5 (ter Braak i Šmilauer 2002). Sylaby tworzące repertuar wodniczki są bardzo zmienne i tworzą hierarchicznie zorganizowaną strukturę, którą można podzielić najpierw na terkoty i gwizdy, a następnie na zgrubne kategorie i szczegółowe typy w obrębie

każdej z nich. Dlatego też poszczególne analizy CCA zostały wykonane dla opisu repertuarów samców na wszystkich wymienionych poziomach. Wykonano więc analizy zarówno dla zgrubnego podziału sylab, to jest dla kategorii terkotów, kategorii gwizdów i kategorii terkotów i gwizdów razem; następnie dla szczegółowego podziału sylab na typy terkotów, typy gwizdów i typy terkotów i gwizdów łącznie. Podejście takie zastosowano w celu sprawdzenia jak wizualna kategoryzacja sylab śpiewu wodniczki na kategorie i typy ma się do ich pochodzenia z różnych populacji. Albo, pisząc innymi słowy, jak szczegółowo należy klasyfikować sylaby, aby (przynajmniej potencjalnie) móc wychwycić ich zmienność geograficzną, w tym chociażby istnienie lokalnych dialektów. Metodyka taka była już z powodzeniem stosowana dla innych gatunków (np. Petruskova i in. 2010).

W celu zilustrowania wewnątrz- i międzypopulacyjnej zmienności repertuarów wodniczki użyto analizy porządkowania DCA (ang. *detrended correspondence analysis*) w oparciu o dane binarne stwierdzające obecność lub brak danej sylaby w repertuarze każdego samca. Ryciny ilustrujące uzyskane wyniki zaprezentowane zostały jedynie dla najlepszych modeli DCA.

Analiza wariancji z wprowadzoną współzmienną (ANCOVA) została wykorzystana do zbadania różnic w przeciętnych wielkościach repertuarów śpiewu samców z badanych populacji. Maksymalną liczbę typów traktowanych łącznie (terkotów i gwizdów) dla każdego samca włączono do modeli jako zmienną zależną, natomiast populację włączono jako czynnik stały. Współzmienną była liczba fraz zarejestrowanych w całym nagraniu jako czynnik najsilniej wpływający na ocenianą wielkość repertuaru. Wyraz wolny był każdorazowo uwzględniany w modelu. Wszystkie modele zdefiniowano jako pełne czynnikowe, z sumą kwadratów typu III.

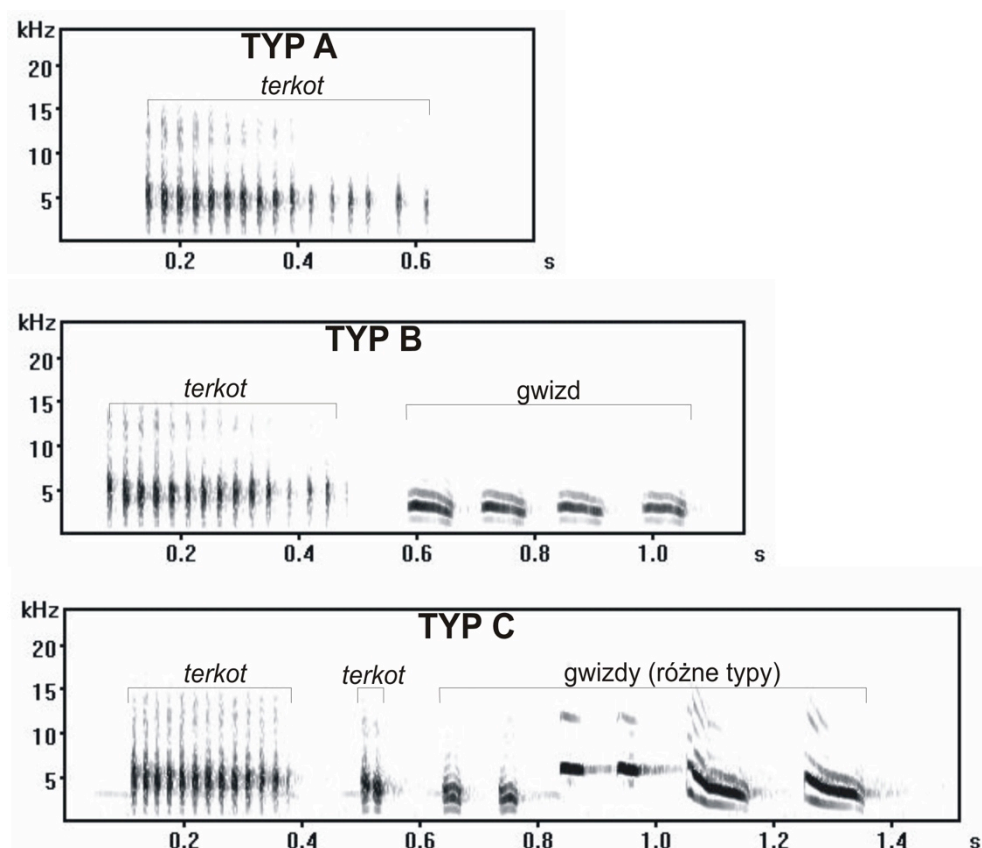
W analizach zmienności parametrów akustycznych śpiewu wodniczki dla każdego samca/nagrania policzono wartości średnie, których następnie użyto w analizach statystycznych. Ponadto wykorzystano analizę składowych głównych PCA (ang. *principal component analysis*) w celu uproszczenia zbioru zmiennych przy jednoczesnym zachowaniu jak największej ilości informacji zmiennych oryginalnych.

Testując różnice między określonymi próbami najpierw sprawdzano zgodność rozkładów zmiennych z rozkładem normalnym (test Kołomogorowa-Smirnowa). Dla danych o rozkładach zgodnych z normalnym wykonywano jednoczynnikową analizę wariancji ANOVA, a w przypadku danych o charakterze nieparametrycznym oraz danych, które nie spełniały założeń jednorodności wariancji we wszystkich grupach (test Leavene'a:  $p < 0,05$ ) korzystano z testu Kruskala–Wallisa. W analizie wariancji ANOVA wykonano dodatkowo test typu post-hoc Bonferroniego w celu sprawdzenia, które z poszczególnych populacji różnią się między sobą istotnie. Wykresy słupków błędu opisane są przez wartości średnie oraz 95% przedział ufności. Analizy statystyczne wykonano w programie IBM SPSS 21.

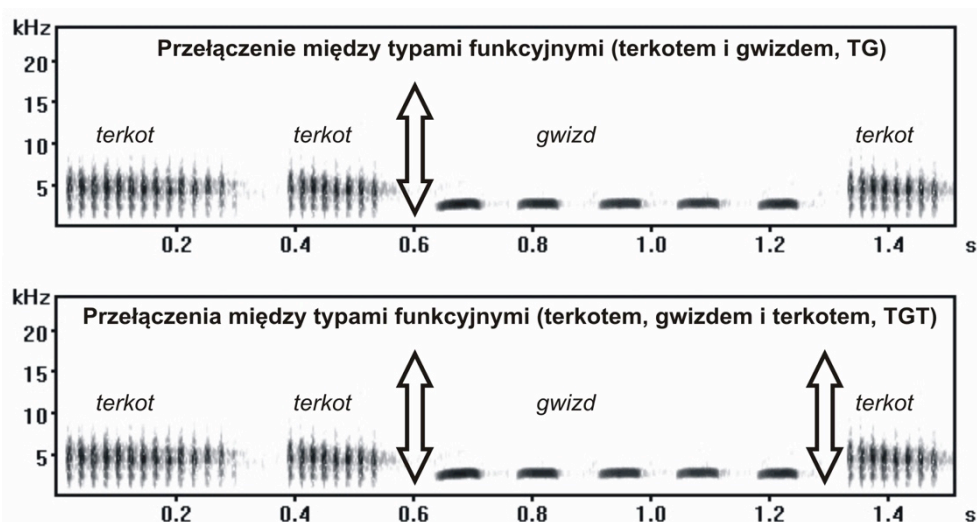
W analizach dotyczących organizacji czasowej śpiewu posłużono się takimi parametrami, jak: długość piosenek DP, liczba fraz w piosence LF, udział terkotów w piosence UT, długość terkotów DT, liczba sylab w terkocie LSylT, długość sylab budujących terkoty DSylT, tempo śpiewania terkotów TEMPT, odległość między sylabami terkotu w obrębie frazy IN\_T, udział gwizdów w piosence UG, długość gwizdów DG, długość sylab budujących gwizdy DSylG, tempo śpiewania gwizdów TEMPG, odległość między sylabami gwizdu w obrębie frazy IN\_W. Skrótów nazw ustalono w podobny sposób, jak w innych pracach opisujących zmienność śpiewu u ptaków (np. Palmero i in. 2012).

W analizach składni śpiewu testowano różnice między populacjami opierając się na udziale w śpiewie trzech typów funkcyjnych piosenek (TYP A, TYP B, TYP C)

wyróżnionych przez Catchpole'a i Leisler'a (1989) oraz na liczbie przełączeń między dwoma typami funkcyjnymi fraz (terkoty, gwizdy) w obrębie jednej piosenki. Typy A i B śpiewane są w czasie tzw. spontanicznego śpiewu, a typ A złożony jest wyłącznie z terkotów i jest sygnałem kierowanym do innych samców. Typ C jest bogaty w gwizdy i jak pokazały badania, samice intensywnie na niego reagują. Typ B ma charakter pośredni. W przypadku przełączeń między frazami, odzwierciedlają one ogólną złożoność piosenek, która może być zmienna również w obrębie tych samych typów funkcyjnych. Piosenka zawierająca więcej przełączeń między dwoma podstawowymi typami funkcyjnymi (terkotem i gwizdem) powinna, przynajmniej teoretycznie, zawierać więcej informacji. Typy funkcyjne piosenek oraz przełączenia między frazami zilustrowano na rycinach 8 i 9.



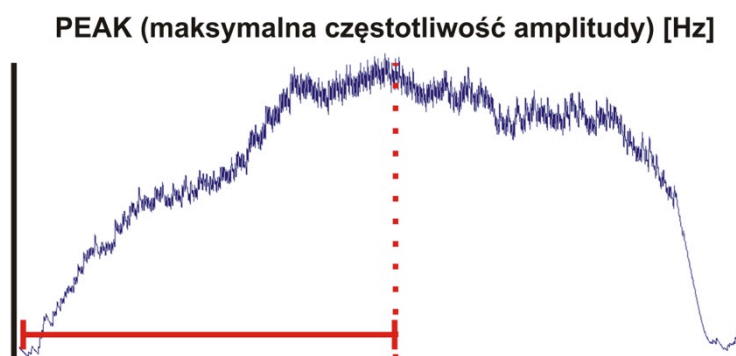
Ryc. 8. Trzy podstawowe typy funkcyjne piosenek (TYP A, TYP B, TYP C) wyróżnione przez Catchpole'a i Leisler'a (1989).



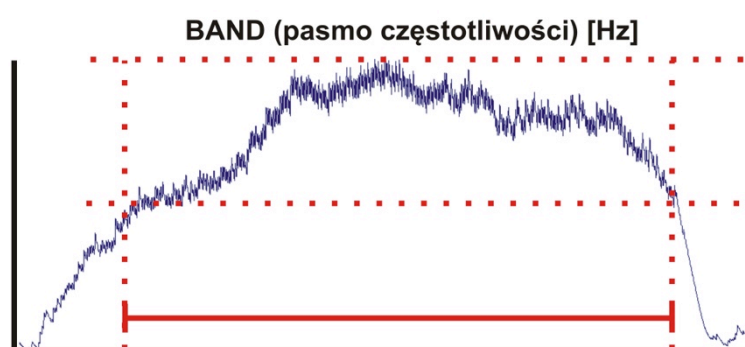
Ryc. 9 Trzy podstawowe typy funkcyjne piosenek (TYP A, TYP B, TYP C) wyróżnione przez Catchpole'a i Leisler'a (1989).

Parametry spektralne wykorzystane w testowaniu różnic między populacjami opisano w akapicie 2.2. W analizach na poziomie sylab testowanymi parametrami były: częstotliwość maksymalna amplitudy PEAK (PEAK\_T dla sylab terkotów, PEAK\_G dla sylab gwizdów) oraz pasmo częstotliwości BAND (BAND\_T dla sylab terkotów oraz BAND\_G dla sylab gwizdów). W analizach na poziomie fraz wszystkie mierzone parametry częstotliwościowe (patrz akapit. 2.2) poddano analizie składowych głównych (PCA) i dopiero na podstawie wyróżnionego czynnika (metodą regresji) dokonywano dalszych analiz. Przyjęte skróty wywodzą się od nazw parametrów nadawanych mierzonym parametrom dźwięków przez zastosowany program (Avisoft SASLab Pro, R. Specht, Berlin, Niemcy).

W przypadku takich parametrów, jak udział terkotów UT, udział gwizdów UG, udział piosenek typów funkcyjnych TYP A, TYP B, TYP C oraz liczba przełączeń między terkotem i gwizdem TG oraz terkotem, gwizdem i terkotem TGT zastosowano analizy nieparametryczne.



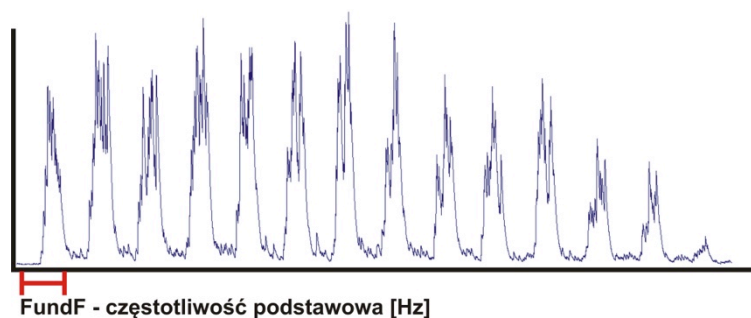
Ryc. 10. Graficzna prezentacja sposobu pomiaru maksymalnej częstotliwości [Hz].



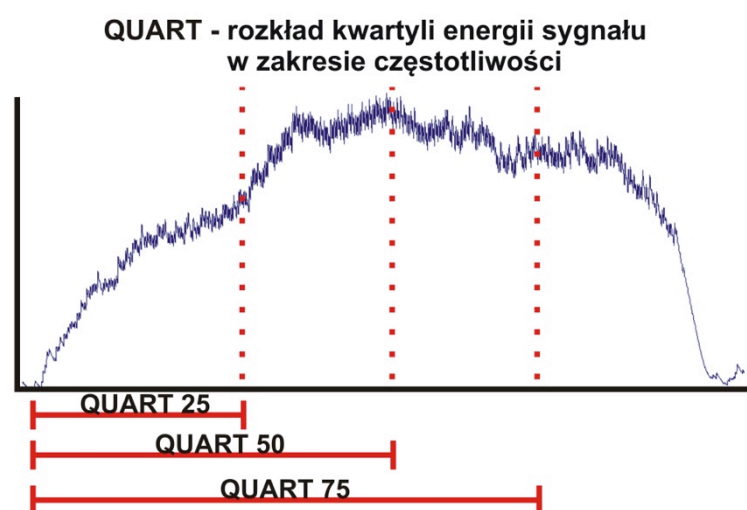
Ryc. 11. Graficzna prezentacja sposobu pomiaru pasma częstotliwości [Hz].



Ryc. 12. Graficzna prezentacja sposobu pomiaru minimalnej i maksymalnej częstotliwości [Hz].



Ryc. 13. Graficzna prezentacja sposobu pomiaru częstotliwości podstawowej [Hz].



Ryc. 14. Graficzna prezentacja sposobu pomiaru kwartyłowego rozkładu energii sygnału w domenie częstotliwości [Hz].

## 3. Wyniki

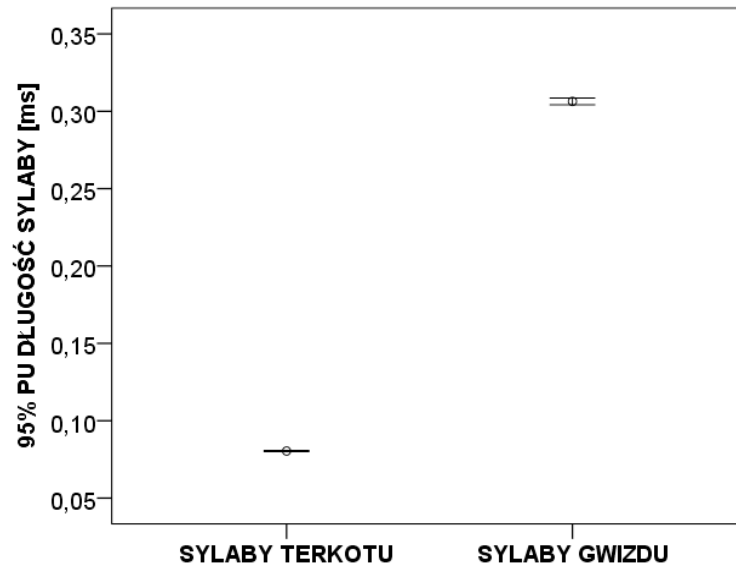
### 3.1. Skład i wielkość repertuaru sylab w śpiewie wodniczki

#### 3.1.1. Podstawowe parametry charakteryzujące sylaby

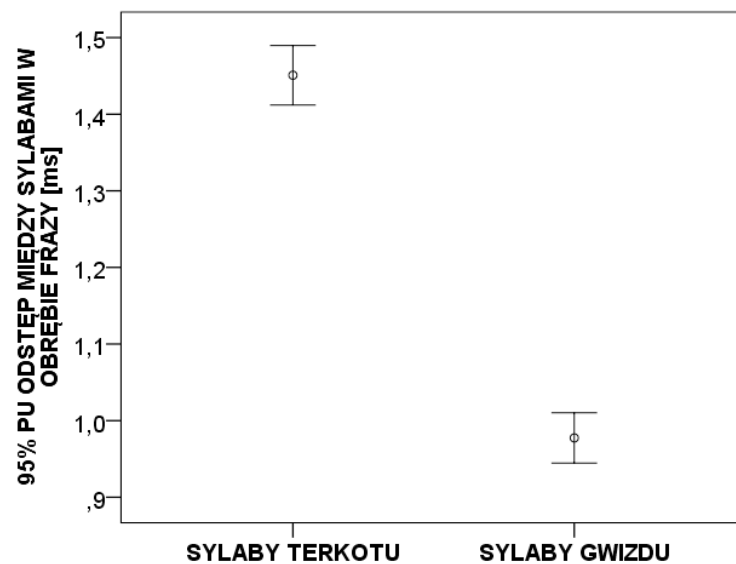
Na podstawie analizy wszystkich nagrań ( $n=106$ ) wyróżniono 310 różnych typów sylab, w tym 15 typów terkotów i 295 typów gwizdów. Wśród 15 terkotów, znajdowało się 8 terkotów podstawowych, wysoce powtarzalnych między osobnikami oraz 7 rzadszych i na tyle odmiennych, iż należało im przypisać odrębny status. Na 295 opisanych typów gwizdów, wyróżniono jeden („wX”), który miał na tyle nietypową budowę, iż również należało przypisać mu odrębny status. W sensie ilościowym, te nietypowe typy sylab stanowiły stosunkowo niewielki udział w materiale dźwiękowym. Wszystkie opisane typy śpiewu wraz z ich udziałem w badanych populacjach przedstawiono w Tabeli 29 (Apendyks A).

Na podstawie próby 89 nagrań śpiewu o dobrej jakości dokonano charakterystyki czasowej i częstotliwościowej na poziomie sylab i fraz tworzących terkoty. Sylaby wchodzące w skład terkotów są bardzo krótkie ( $x \pm SD = 0,08 \pm 0,035$  ms, od 0,013 do 1,34 ms) i odznaczają się szerokim pasmem częstotliwości ( $x \pm SD = 3974 \pm 1204,8$  Hz, od 100 do 9900 Hz) i częstotliwością maksymalnej amplitudy ( $x \pm SD = 4029 \pm 656,0$  Hz, od 100 do 9900 Hz). Gwizdy zbudowane są, w stosunku do terkotów, z dłuższych sylab ( $x \pm SD = 0,31 \pm 0,20$  ms, od 0,014 do 1,68ms), ponadto śpiewane w niższych zakresach częstotliwości (średnie pasmo częstotliwości  $x \pm SD = 2041 \pm 1069,4$  Hz, od 100 do 2970 Hz; średnia częstotliwość maksymalnej amplitudy  $x \pm SD = 2972 \pm 618,6$  Hz, od 500 do 8800 Hz). Ponadto odstępy między sylabami w obrębie terkotów ( $x \pm SD = 1,45 \pm 8,33$  ms, od 0,04 do 426 ms) są dłuższe niż w przypadku gwizdów ( $x \pm SD = 0,97 \pm 3,04$  ms, od 0,03 do 280 ms). Różnice w czterech wyżej opisanych parametrach między sylabami budującymi terkoty i gwizdy przetestowano

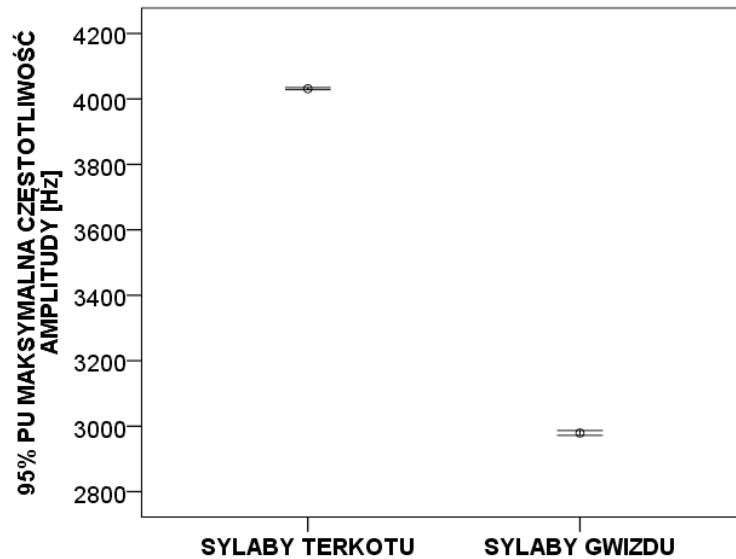
nieparametryczną analizą wariancji Kruskala-Wallis'a. Wszystkie różnice były istotne na poziomie  $p < 0,0001$ . Różnice między sylabami budującymi terkoty i gwizdy zobrażowano wykresami słupków błędów (Ryc. 15-18).



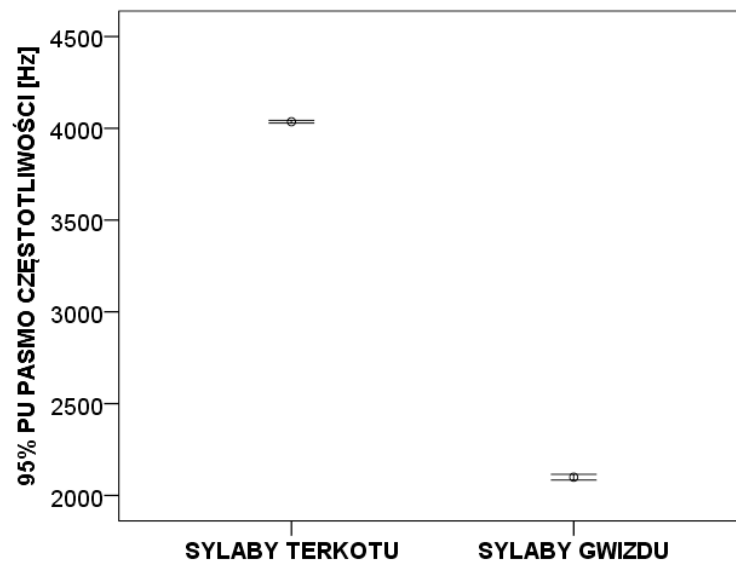
Ryc. 15. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między długością (średnia i 95% przedziały ufności) sylab terkotów i gwizdów.



Ryc. 16. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w odstępach (średnia i 95% przedziały ufności) między sylabami w obrębie terkotów i gwizdów.



Ryc. 17. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w maksymalnej częstotliwości amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) dla sylab budujących terkoty i gwizdy.



Ryc. 18. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w paśmie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) między sylabami terkotów i gwizdów.

W analizie fraz tworzących terkoty i gwizdy zmierzono ich długość, zliczono liczbę sylab budujących frazy terkotów i gwizdów oraz zmierzono tempo ich wydawania. Frazy budujące terkoty ( $x \pm SD = 0,21 \pm 0,20$  s, od 0,01 do 1,94 s) są krótsze (Ryc. 19) od fraz zbudowanych z gwizdów ( $x \pm SD = 0,50 \pm 0,29$  s, od 0,01 do 3,20 s). Terkoty zawierają większą liczbę sylab ( $x \pm SD = 8,14 \pm 5,91$ , od 2 do 48; Ryc. 20) w stosunku do gwizdów

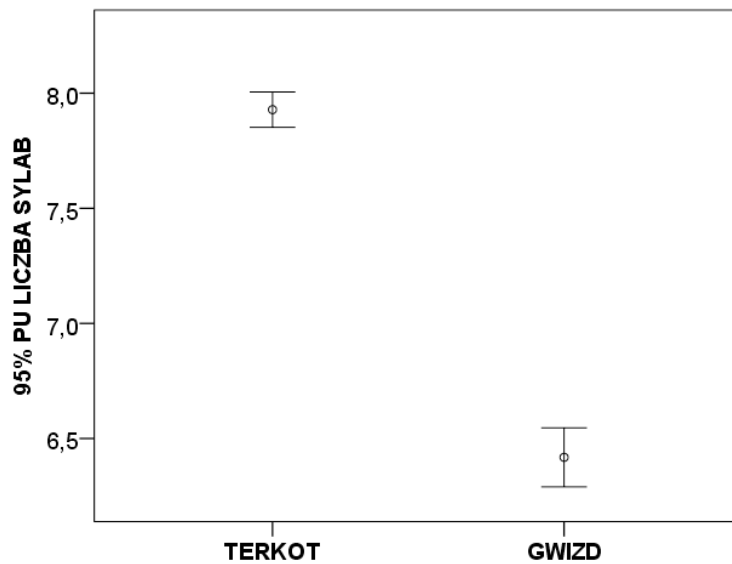
( $x \pm SD = 7,07 \pm 4,73$ , od 2 do 52) oraz charakteryzują się wyższym tempem produkcji (terkoty:  $x \pm SD = 47,59 \pm 14,47$  sylab/s, od 6,89 do 151,9 sylab/s; gwizdy:  $x \pm SD = 14,56 \pm 6,41$  sylab/s, od 3,83 do 179,78 sylab/s; Ryc. 21). Różnice w długości frazy, liczby sylab z której jest zbudowana oraz tempa śpiewu między terkotami i gwizdami były istotne statystycznie (długość frazy:  $\chi^2 = 4903,9$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ; liczba sylab w frazie:  $\chi^2 = 191,8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ; tempo śpiewu:  $\chi^2 = 11105,9$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ). Informacje na temat mierzonych parametrów na poziomie sylab i fraz zawiera Tabela 5.

Tabela 5. Charakterystyka ilościowa parametrów czasowych i częstotliwościowych terkotów i gwizdów.

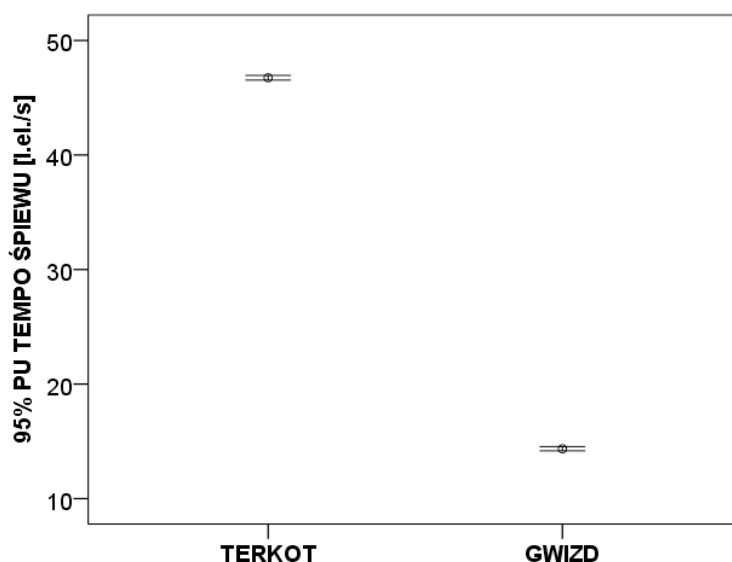
terkoty/gwizdy	parametr	Sylaby				Frazy		
		czas trwania sylaby [ms]	odstęp między sylabami [ms]	częstotliwość maksymalna amplitudy [Hz]	pasmo częstotliwości [Hz]	czas trwania frazy [s]	liczba sylab	tempo śpiewu [l.el./s]
<b>Terkoty</b>	N	176583	176565	176554	175761	22499	22499	22499
	Średnia	0,080	1,451	4029,58	3974,34	0,21	8,14	47,59
	Odchylenie standardowe	0,035	8,325	655,984	1204,793	0,20	5,91	14,47
	Minimum	0,013	0,036	100,00	100,00	0,01	2	6,89
	Maksimum	1,342	426,076	9900	9900	1,94	48	151,9
	<b>Gwizdy</b>	N	33175	33175	33156	33044	4964	4964
Średnia		0,306	0,977	2971,78	2040,67	0,50	7,07	14,56
Odchylenie standardowe		0,203	3,043	618,638	1069,429	0,29	4,73	6,41
Minimum		0,014	0,032	500,00	100,00	0,01	2	3,83
Maksimum		1,678	280,350	8800	9900	3,20	52	179,78



Ryc. 19. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w długości (średnia i 95% przedziały ufności) fraz terkotów i gwizdów.



Ryc. 20. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w liczbie (średnia i 95% przedziały ufności) sylab tworzących frazy terkotów i gwizdów.



Ryc. 21. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w tempie śpiewu (średnia i 95% przedziały ufności) między frazami terkotów i gwizdów.

Podsumowując, terkoty i gwizdy jako kategorie funkcjonalne śpiewu na poziomie sylab i fraz różnią się istotnie od siebie parametrami czasowymi oraz częstotliwościowymi. Na poziomie sylab wykazano, że w obrębie terkotów są one krótsze od sylab budujących gwizdy oraz, że są śpiewane na wyższych zakresach częstotliwości. Ponadto, odstęp między sylabami w obrębie frazy jest dłuższy w przypadku terkotów. Na poziomie fraz wykazano, że terkoty są krótsze od gwizdów, zawierają jednak większą liczbę sylab w obrębie frazy i odznaczają się wyższym tempem, t.j. wyższą liczbą jednostek śpiewu wykonywanych w czasie.

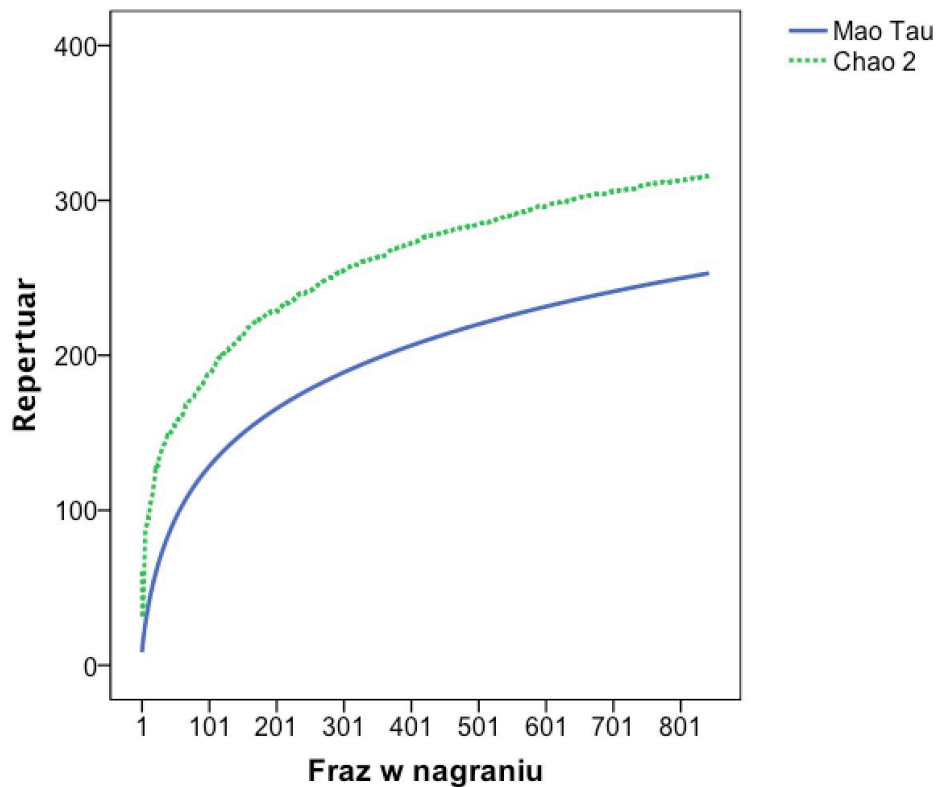
### 3.1.2. Obserwowana i estymowana wielkość repertuaru śpiewu wodniczki

Przeanalizowane nagrania z sylabami przypisanymi do konkretnych kategorii i typów umożliwiły obliczenie wielkości repertuaru zaobserwowanego dla danego nagrania bądź samca. W celu określenia prawdopodobnej wielkości rzeczywistego (całego) repertuaru nazywanego dalej repertuarem estymowanym, wykorzystano koncepcję rarefakcji. Za

jednostkę wielkości próby posłużyła liczba fraz stwierdzonych w nagraniu. Należy podkreślić, że dla tych analiz frazy, w sensie nazewnictwa, odpowiadają sylabom, ponieważ liczba różnych typów fraz terkotów i gwizdów odpowiada ściśle liczbie różnych typów sylab. Wydaje się, że liczba fraz w nagraniu jest najlepszym parametrem do estymacji wielkości repertuaru. Nagrania o tym samym czasie trwania mogą zawierać bardzo różną liczbę fraz śpiewu a to właśnie od ich liczby zależy bezpośrednio wielkość repertuaru. Informacje na temat długości nagrań i ich zawartości opisano szerzej w akapicie 2.2. Przed przystąpieniem do analizy obliczono, że liczba fraz wykrytych w nagraniu jest dodatnio skorelowana z długością nagrania (współczynnik korelacji Pearsona  $r=0,715$ ,  $p<0,0001$ ) i że średnia liczba fraz wykrytych w poszczególnych nagraniach wynosi  $315,52\pm 171,73$  (próba 106 nagrań pochodzących od 106 samców). W oparciu o wartość średniej wybrano 39 nagrań spełniających 2 warunki: dobrej jakości i maksymalnej liczby fraz  $\geq 315$ . Uzyskano próbę 39 nagrań pochodzących od 39 samców z 4 badanych populacji (7 samców z populacji białoruskiej, 22 samce z populacji biebrzańskiej, 6 samców z populacji pomorskiej i 4 samce z populacji węgierskiej). Szczegółowe informacje na temat procedury przygotowania analizy zawarto w akapicie 2. Analizę wykonano dla typów terkotów i gwizdów łącznie oraz osobno dla terkotów i dla gwizdów.

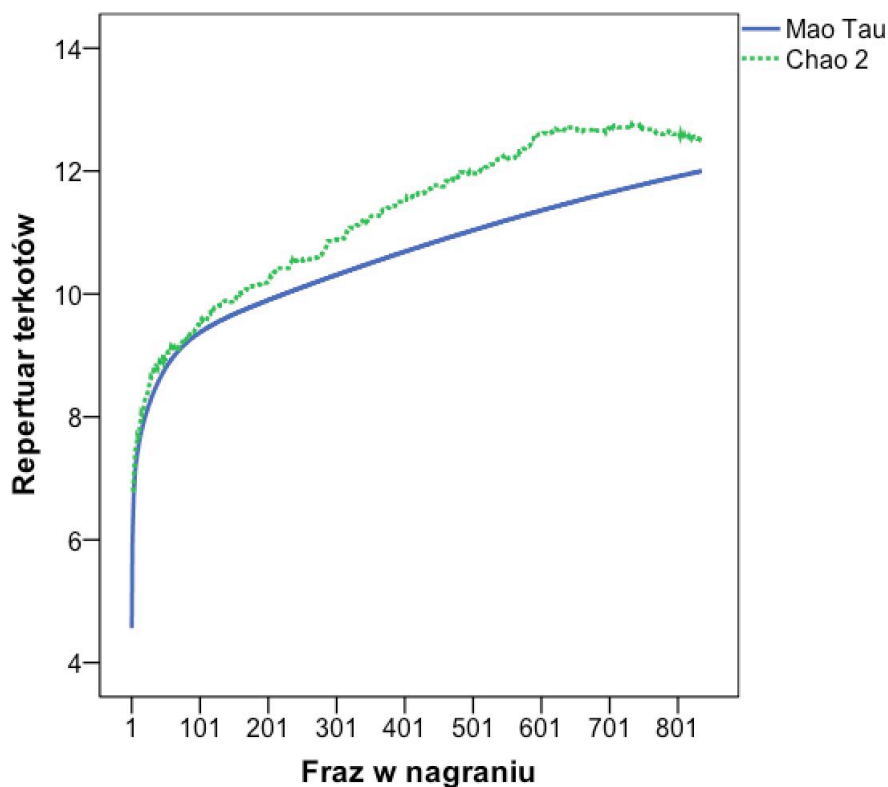
Średnia zawartość terkotów i gwizdów w badanej próbie ( $n=39$ ) wyniosła odpowiednio 81,55% i 18,45%. W analizie uwzględniającej wszystkie typy terkotów i gwizdów wielkość repertuaru obserwowanego wyniosła 253 typy terkotów i gwizdów, natomiast wielkość repertuaru estymowanego wyniosła 315,93 (Ryc. 22), a proporcja repertuaru estymowanego w repertuarze obserwowanym w badanych frazach wyniosła 0,80 (repertuar obserwowany/repertuar estymowany). Innymi słowy, w analizowanej próbie repertuar obserwowany zawierał w sobie 80% repertuaru estymowanego. Liczba stwierdzonych typów terkotów i gwizdów w repertuarze obserwowanym na jednego osobnika

wyniosła od 10 do 53 (średnia  $25,67 \pm 11,37$ ), natomiast w repertuarze estymowanym od 12,50 do 66,25 (średnia  $32,08 \pm 14,21$ ).



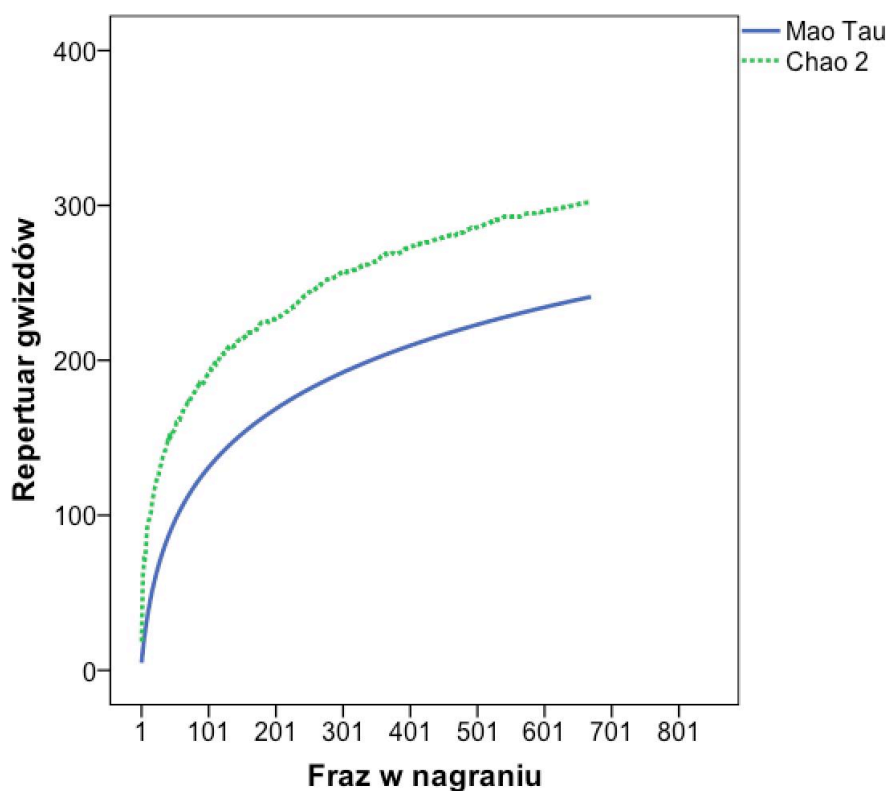
Ryc. 22. Uśredniona krzywa akumulacji (estymator *Mao Tau*) liczby stwierdzonych typów śpiewu wraz z rosnącą liczbą fraz w nagraniu. Krzywa wygenerowana w oparciu o randomizację sekwencji pobierania prób (dla 843 prób) w programie Estimates 8.2. Przedstawiono oszacowania łącznej oczekiwanej liczby typów terkotów i gwizdów w zebranych materiale dźwiękowym – Chao2.

W analizie uwzględniającej tylko typy terkotów wartość obserwowana wyniosła 12, natomiast wartość estymowana 12,5 (Ryc. 23), a obserwowany repertuar terkotów zawierał 92% repertuaru estymowanego. W analizie typów gwizdów wartość obserwowana wyniosła 241, natomiast wartość estymowana 301,91 (Ryc. 24.), a obserwowany repertuar gwizdów zawierał 80% repertuaru estymowanego.



Ryc. 23. Uśredniona krzywa akumulacji (estymator *Mao Tau*) liczby stwierdzonych typów terkotów w śpiewie wraz z rosnącą liczbą fraz w nagraniu. Krzywa wygenerowana w oparciu o randomizację sekwencji pobierania prób (dla 836 prób) w programie Estimates 8.2. Przedstawiono oszacowania łącznej oczekiwanej liczby typów terkotów w zebranym materiale dźwiękowym – Chao2.

Na podstawie wyżej przeprowadzonych analiz można jednoznacznie stwierdzić, że estymowany repertuar terkotów i gwizdów jest większy niż repertuar obserwowany, a krzywe pomimo pewnej stabilizacji wykazują nadal tendencje zwykłe. Na potrzeby dalszych badań wyznaczono minimalny poziom długości nagrań wyrażony liczbą fraz, który umożliwił przeprowadzenie analiz porównawczych w obrębie i między populacjami. Z uwagi na zebrany materiał (długość nagrań wyrażoną liczbą fraz) zdecydowano się, aby analizy przeprowadzić na 2 poziomach wielkości próby. Wykorzystano nagrania o dobrej jakości, zawierające min 200 i 300 fraz, co jest odzwierciedlone odpowiednio 65% i 75% stopniem zbadania repertuaru (patrz krzywa *Mao Tau*, Ryc. 22).



Ryc. 24. Uśredniona krzywa akumulacji (estymator *Mao Tau*) liczby stwierdzonych typów gwizdów w śpiewie wraz z rosnącą liczbą fraz w nagraniu. Krzywa wygenerowana w oparciu o randomizację sekwencji pobierania prób (dla 670 prób) w programie Estimates 8.2. Przedstawiono oszacowania łącznej oczekiwanej liczby typów gwizdów w zebranych materiale dźwiękowym – Chao 2.

### 3.1.3. Porównanie składu i wielkości repertuaru między populacjami

Spośród opisanych 310 typów terkotów i gwizdów 56,1 % stanowiły typy obecne tylko w jednej populacji, w tym 7 typów stanowiły terkoty (1 typ w populacji węgierskiej, 1 w populacji białoruskiej i aż 5 w populacji biebrzańskiej) a 167 gwizdy. Największy udział typów o charakterze dialektu (typów terkotów. typowych tylko dla niej) posiadała populacja biebrzańska (41,57%), potem białoruska (34,38%), węgierska (28,57%) i pomorska (24,14%). Typy wspólne dla dwóch populacji stanowiły 25,8% wszystkich opisanych (80 typów, tylko gwizdy) i w poszczególnych populacjach ich udział wynosił od 27,11% do 34,48%. Najwięcej wspólnych typów posiadały populacje białoruska i pomorska (24) typy oraz białoruska i

biebrzańska (22). Najmniej wspólnych typów posiadały populacje białoruska i węgierska (7) oraz pomorska i węgierska (4). Następnie 12,6% udziału wszystkich typów stanowiły terkoty i gwizdy wspólne dla trzech populacji (39 typów, tylko gwizdy). Ich udział w poszczególnych populacjach wynosił od 20,78% do 26,72%. Najwięcej wspólnych typów posiadały populacje białoruska, biebrzańska i pomorska. Spośród wszystkich typów 17 (5,5 %) stwierdzono we wszystkich populacjach, a ich udział w poszczególnych populacjach wynosił od 10,24 % do 22,08%. Pełna charakterystyka dotycząca podanych wyżej informacji znajduje się w tabelach 6-8.

Tabela 6a i 6b. Liczba i udział [%] typów terkotów i gwizdów wspólnych dla czterech, trzech, dwóch i obecnych tylko w danej populacji.

Obecność typów terkotów i gwizdów	Udział procentowy w odniesieniu do wszystkich stwierdzonych typów	Liczba typów terkotów i gwizdów	liczba i udział [%] typów terkotów	Liczba i udział [%] typów gwizdów
w 4 populacjach	5,5 %	17	8 (47,06%)	9 (52,94%)
w 3 populacjach	12,6 %	39	0 (0%)	39 (100%)
w 2 populacjach	25,8 %	80	0 (0%)	80 (100%)
w 1 populacji	56,1 %	174	7 (4,02%)	167 (95,98%)
RAZEM	100 %	310	15 (4,84%)	295 (95,16%)

Populacja	Liczba typów sylab stwierdzona w populacji	Typy obecne tylko w 1 populacji		Typy wspólne dla 2 populacji		Typy wspólne dla 3 populacji		Typy wspólne dla 4 populacji	
		liczba typów	udział [%]	liczba typów	udział [%]	liczba typów	udział [%]	liczba typów	udział [%]
białoruska	160	55	34,38	53	33,13	35	21,88	17	10,63
biebrzańska	166	69	41,57	45	27,11	35	21,08	17	10,24
pomorska	116	28	24,14	40	34,48	31	26,72	17	14,66
węgierska	77	22	28,57	22	28,57	16	20,78	17	22,08

Tabela 7. Liczba i udział [%] typów terkotów i gwizdów wspólnych dla dwóch populacji.

Populacje		Liczba i udział [%] wspólnych typów
białoruska	pomorska	24 (30%)
białoruska	biebrzańska	22 (27,5%)
biebrzańska	pomorska	12 (15%)
biebrzańska	węgierska	11 (13,75%)
białoruska	węgierska	7 (8,75%)
pomorska	węgierska	4 (5%)

Tabela 8. Liczba typów terkotów i gwizdów wspólnych dla trzech populacji.

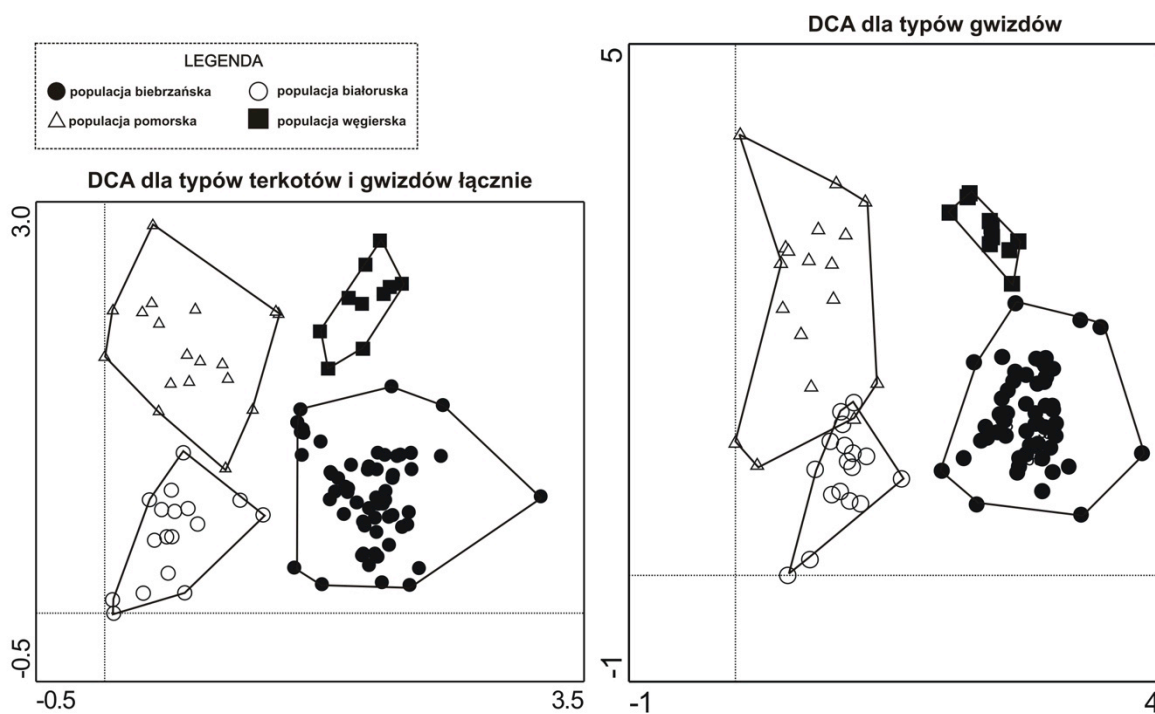
Populacje			Liczba i udział [%] wspólnych typów
białoruska	biebrzańska	pomorska	23 (58,97%)
białoruska	biebrzańska	węgierska	8 (20,51%)
białoruska	pomorska	węgierska	4 (10,26%)
biebrzańska	pomorska	węgierska	4 (10,26%)

Przeprowadzone kanoniczne analizy korespondencji wykazały, że badane populacje różniły się między sobą jeśli chodzi o skład repertuaru śpiewu samców. Najlepszy model nr 3 (Tabela 9) wykazał, że prawie 18% zmienności w składzie repertuaru można wyjaśnić pochodzeniem samca z konkretnej populacji. Model ten dotyczył analizy gwizdów potraktowanych jako kategorie a więc sklasyfikowanych jedynie zgrubnie do zestawu dziewięciu głównych kategorii (od **w1** do **w9**), w obrębie których można było jeszcze rozróżnić dalsze poziomy zmienności (konkretne typy). Podział gwizdów na więcej typów (model nr 6) nie poprawiał już wskaźnika wyjaśnianej zmienności, chociaż model wciąż był istotny. Udział terkotów zarówno traktowanych osobno, jak i razem z gwizdami oraz bez względu na podział na kategorie i typy nie polepszał dopasowania modeli (modele nr 1, 2, 4, 5) a w przypadku analizy samych terkotów uzyskiwano modele nieistotne (modele 2 i 5).

Tabela 9. Skład repertuaru śpiewu a pochodzenie samca. Wyniki kanonicznej analizy korespondencji CCA (czcionką pogrubioną zaznaczono najlepsze modele)

Nr modelu CCA: skład repertuaru śpiewu a pochodzenie samca	% wyjaśnionej zmienności	<i>F</i>	<i>p</i>
1. Kategorie terkotów i gwizdów (razem)	14.64	5.08	0.001
2. Kategorie terkotów	3.09	1.022	0.37
3. Kategorie gwizdów	<b>17.81</b>	<b>6.912</b>	<b>0.001</b>
4. Typy terkotów i gwizdów (razem)	3.8	1.34	0.156
5. Typy terkotów	3.8	1.34	0.156
6. Typy gwizdów	<b>9.4</b>	<b>3.332</b>	<b>0.001</b>

Wyniki analizy porządkowania DCA wskazują, że istnieją różnice w zmienności geograficznej terkotów i gwizdów budujących śpiew ptaków w obrębie rozpatrywanych populacji (Ryc. 25.). Największą zmiennością wewnątrzpopulacyjną typów terkotów i gwizdów oraz typów gwizdów rozpatrywanych osobno charakteryzuje się populacja pomorska, natomiast najmniejszą populacja węgierska



Ryc. 25. Wyniki analizy porządkowania DCA dla typów terkotów i gwizdów łącznie oraz wyłącznie dla typów gwizdów. Liniją ciągłą obrysowano wartości skrajne każdej z rozpatrywanych populacji.

Pod względem składu repertuaru typów śpiewu najbardziej różnią się od siebie populacje białoruska i populacja węgierska oraz pomorska i węgierska, pewne podobieństwa

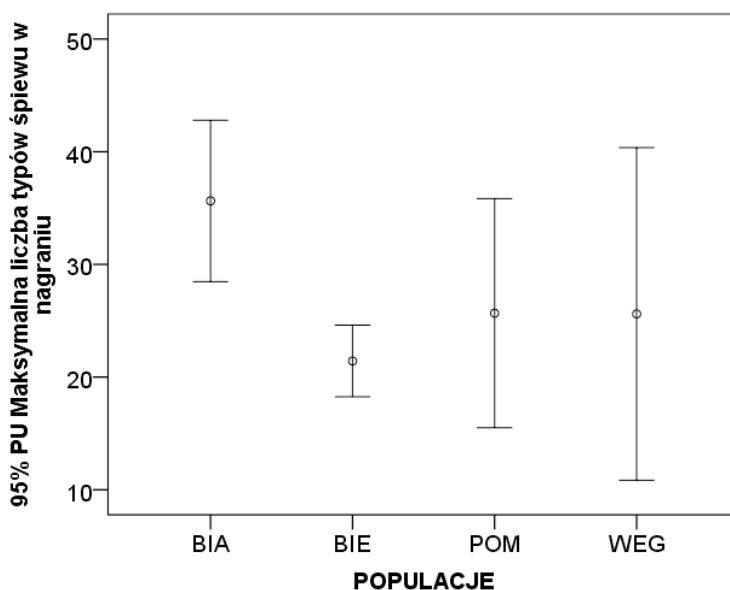
natomiast można zaobserwować między populacją białoruską i biebrzańską oraz białoruską i pomorską.

Wykryto również istotne różnice między populacjami w wielkościach repertuarów na obu poziomach zbadania repertuaru. Analiza wariancji z wprowadzoną jako współmienną liczbą fraz w nagraniu, pokazała, że wielkości repertuarów śpiewu terkotów i gwizdów (traktowanych razem) różnią się istotnie między populacjami zarówno dla próby o repertuarze zbadanym w min. 65% ( $F_{3,60}=5,176, p=0,003$ ) oraz dla próby o repertuarze zbadanym w min. 75% ( $F_{3,37}=3,184, p=0,035$ ). Na obu poziomach zbadania repertuaru populacja białoruska odznaczała się najwyższą średnią liczbą typów śpiewu na samca, co ciekawe najniższe wartości zanotowano dla populacji biebrzańskiej (Tabela 10, Ryc. 26).

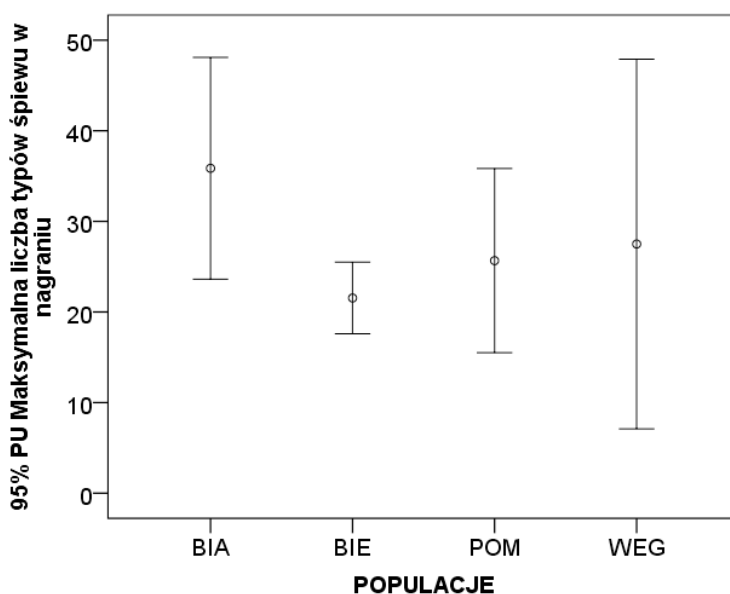
Tabela 10. Podstawowe statystyki charakteryzujące liczbę typów terkotów i sylab stwierdzonych w badanych populacjach.

Populacje	Parametr	Liczba typów łącznie		Liczba typów terkotów		Liczba typów gwizdów	
		65%	75%	65%	75%	65%	75%
białoruska	Średnia	35,64	35,86	6,91	6,86	28,73	29,00
	Odchylenie standardowe	10,66	13,23	1,30	1,35	10,11	12,60
	Minimum	14,00	14,00	4,00	4,00	7,00	7,00
	Maksimum	53,00	53,00	9,00	8,00	45,00	45,00
biebrzańska	Średnia	21,43	21,54	5,64	5,71	15,79	15,83
	Odchylenie standardowe	10,19	9,37	1,21	1,08	9,67	9,14
	Minimum	8,00	10,00	3,00	4,00	4,00	4,00
	Maksimum	53,00	53,00	8,00	8,00	47,00	47,00
pomorska	Średnia	25,67	25,67	5,33	5,33	20,33	20,33
	Odchylenie standardowe	9,69	9,69	1,37	1,37	8,57	8,57
	Minimum	11,00	11,00	4,00	4,00	7,00	7,00
	Maksimum	34,00	34,00	7,00	7,00	28,00	28,00
węgierska	Średnia	25,60	27,50	6,00	6,00	19,60	21,50
	Odchylenie standardowe	11,89	12,82	1,87	2,16	10,31	10,85
	Minimum	10,00	10,00	3,00	3,00	7,00	7,00
	Maksimum	40,00	40,00	8,00	8,00	32,00	32,00

Ryc. 26 a.



Ryc. 26 b.



Ryc. 26 a i b. Maksymalna liczba typów śpiewu (terkotów i gwizdów) w nagraniu w czterech badanych populacjach, na dwóch poziomach zbadania repertuaru.

Ciekawą informację przynosi również stosunek liczby znalezionych różnych typów fraz w przeliczeniu na liczbę nagranych samców. Przy takim podejściu, okazuje się że najwięcej różnych typów fraz przypadających na nagranychego samca była w populacji węgierskiej (2.75), następnie w białoruskiej (2.11), pomorskiej (1.43) i biebrzańskiej (0.35).

### 3.1.4. Porównanie zmian składu repertuaru w obrębie populacji

Analizy zmienności geograficznej śpiewu skupiają się zwykle na porównywaniu śpiewu osobników z różnych populacji. Jednakże śpiew ptaków w obrębie populacji również może mieć dynamiczny charakter i zmieniać się w czasie. Ponadto, porównanie zmienności wewnątrz- i międzypopulacyjnej powinno ułatwić interpretację uzyskanych wyników (Budka 2013). Dlatego też, na przykładzie populacji biebrzańskiej, postarałem się przeanalizować dynamikę zmienności składu repertuaru w dwóch perspektywach czasowych: (a) w dwóch różnych momentach jednego sezonu lęgowego (I i III dekada czerwca 2011 r.), oraz (b) w trzech różnych sezonach lęgowych (2008, 2010, 2011).

Przeprowadzone analizy CCA wykazały, że w obrębie jednego sezonu lęgowego skład repertuaru samców w populacji biebrzańskiej nie ulega istotnym zmianom, bez względu na to na jakim poziomie dokładności analizowany jest repertuar (Tabela 11).

Tabela 11. Skład repertuaru śpiewu samców z populacji biebrzańskiej w 2 momentach sezonu. Wyniki kanonicznej analizy korespondencji y CCA.

Nr modelu CCA: skład repertuaru samców w 2 momentach sezonu lęgowego	% wyjaśnionej zmienności	<i>F</i>	<i>p</i>
1. Kategorie terkotów i gwizdów (razem)	3,32	0,82	0,56
2. Kategorie terkotów	4,19	1,003	0,339
3. Kategorie gwizdów	3,42	0,78	0,573
4. Typy terkotów i gwizdów (razem)	4,61	1,116	0,18
5. Typy terkotów	4,53	1,090	0,237
6. Typy gwizdów	4,28	1,028	0,42

Przeprowadzone analizy CCA mające na celu wykazanie potencjalnych różnic międzysezonowych (lata 2008, 2010 i 2011) w składzie repertuaru populacji biebrzańskiej wykazały, że skład repertuaru ulegał istotnym zmianom (Tabela 12). Uzyskano istotne różnice dla typów terkotów i gwizdów potraktowanych razem (model 4, Tabela 12) oraz dla

samych typów gwizdów (model 6, Tabela 12). Jednak w obu przypadkach wskaźnik wyjaśnianej zmienności był niski i wynosił kolejno 7,6% i 7,48%. W obrębie terkotów i gwizdów potraktowanych jako kategorie (4 rodzaje terkotów, od r1 do r4 oraz 9 rodzajów gwizdów, od w1 do w9) nie uzyskano istotnych różnic.

Uzyskane wyniki wskazując więc, iż o ile w obrębie sezonu trudno mówić o jakościowych zmianach w składzie repertuaru populacji, o tyle w poszczególnych sezonach dokonują się niewielkie zmiany, które dotyczą jedynie typów sylab.

Tabela 12. Skład repertuaru śpiewu samców z populacji biebrzańskiej w 3 różnych sezonach lęgowych. Wyniki kanonicznej analizy korespondencji CCA.

Nr modelu CCA: skład repertuaru samców w różnych sezonach lęgowych	% wyjaśnionej zmienności	<i>F</i>	<i>p</i>
1. Kategorie terkotów i gwizdów (razem)	5,6	1,911	0,1988
2. Kategorie terkotów	3,4	1,816	0,3487
3. Kategorie gwizdów	4,6	1,654	0,3566
4. Typy terkotów i gwizdów (razem)	<b>7,6</b>	2,031	<b>0,001</b>
5. Typy terkotów	4,9	1,774	0,229
6. Typy gwizdów	<b>7,48</b>	1,779	<b>0,001</b>

## **3.2. Organizacja czasowa śpiewu**

### **3.2.1. Porównanie charakterystyk organizacji czasowej śpiewu między populacjami wodniczki**

Przeprowadzone analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu wodniczki wykazały istotne różnice między badanymi czterema populacjami. Istotne różnice, na dwóch poziomach zbadania repertuaru (min. 65% i min 75%), wykazano w obrębie takich parametrów jak: długość piosenki DP, liczba fraz w piosence LF, długość terkotu DT, liczba sylab w obrębie frazy terkotu LSylT, długość sylab w obrębie frazy terkotu DSylT, tempo śpiewania fraz terkotów TEMPT, odstęp między sylabami w obrębie frazy terkotu IN\_T,

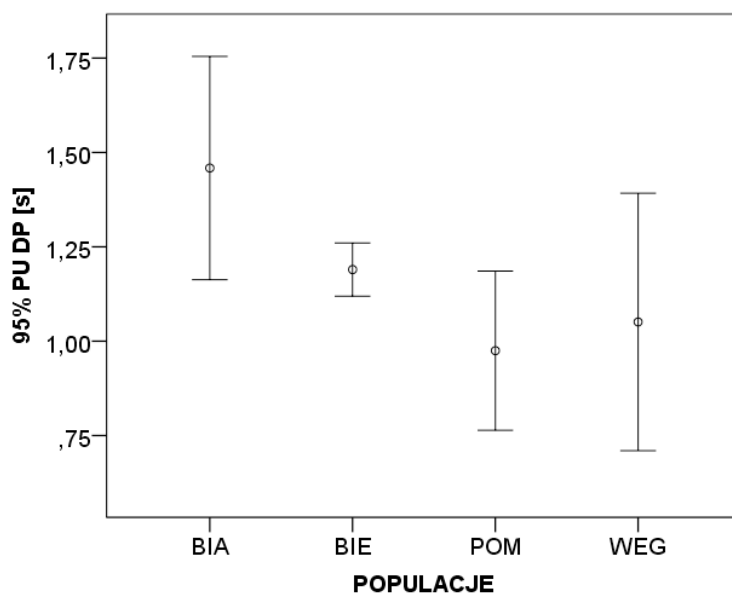
liczba sylab w obrębie frazy gwizdu LSylG, długość sylab w obrębie frazy DSylG oraz odstęp między sylabami w obrębie frazy gwizdu IN\_G. Ponadto wykazano istotne różnice między populacjami w udziale fraz terkotów w piosence UT, udziale fraz gwizdów w piosence UG, długości fraz gwizdów DG, jednak tylko na poziomie min. 65% zbadania repertuaru. Nie wykazano istotnych różnic w tempie śpiewania gwizdów na obu poziomach zbadania repertuaru. Szczegółowe wyniki analiz zawiera Tabela 13. Graficzną prezentację wyników zawierają ryciny 27-39.

Tabela 13. Wyniki analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu dla czterech populacji wodniczki.

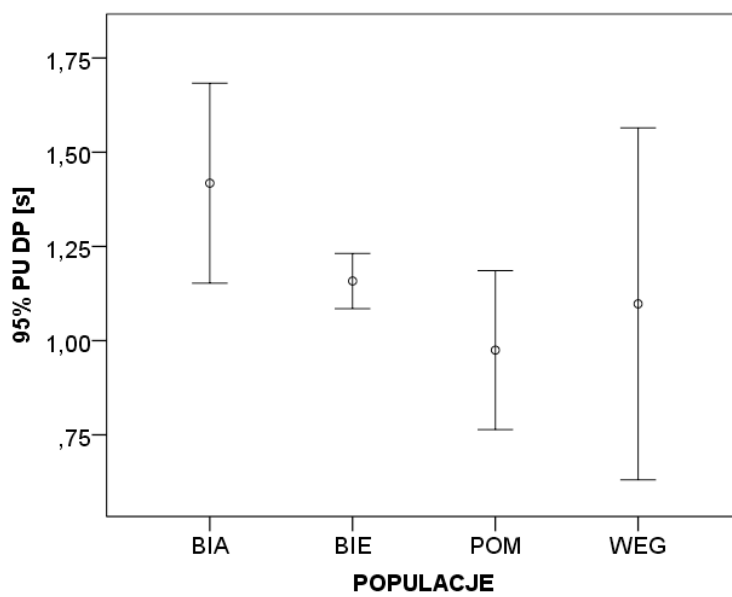
Parametr	Repertuar zbadany w min. 65%					Repertuar zbadany w min. 75%			
	$\chi^2$	df	$F_{3,102}$	$F_{3,60}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{3,37}$	$p$
	test Kruskal'a-Wallis'a		test ANOVA*			test Kruskal'a-Wallis'a		test ANOVA*	
<b>ORGANIZACJA CZASOWA ŚPIEWU</b>									
DP				5,08	<b>0,003</b>			5,11	<b>0,005</b>
LF				4,99	<b>0,004</b>			4,10	<b>0,013</b>
UT	12,42	3			<b>0,006</b>	7,71	3		0,052
DT			12,58		<b>&lt;0,001</b>			10,12	<b>&lt;0,001</b>
LSylIT			14,01		<b>&lt;0,001</b>			9,12	<b>&lt;0,001</b>
DSylIT	26,87	3			<b>&lt;0,001</b>	17,06	3		<b>0,001</b>
TEMPT	13,81	3			<b>0,003</b>	10,10	3		<b>0,018</b>
IN_T	22,23	3			<b>&lt;0,001</b>			5,73	<b>0,003</b>
UG	12,42				<b>0,006</b>	7,71			0,052
DG	11,18	3			<b>0,011</b>			2,83	0,052
LSylG	10,61	3			<b>0,014</b>			3,30	<b>0,031</b>
DSylG			9,25		<b>&lt;0,001</b>			3,30	<b>0,031</b>
TEMPG			2,26	0,091		3,03	3		0,368
IN_G	20,10	3			<b>&lt;0,001</b>	9,20	3		<b>0,027</b>

Objaśnienia do tabeli: DP - długość piosenki, LF - liczba fraz w piosence, UT - udział terkotów w piosence, DT - długość terkotu, LSylIT - liczba sylab w terkocie, DSylIT - długość sylab w terkocie, TEMPT - tempo śpiewania terkotów, IN\_T - odległość między sylabami terkotu w obrębie frazy, UG - udział gwizdów w piosence, DG - długość gwizdu w piosence, LSylG - liczba sylab w gwizdzie, DSylG - długość sylab w gwizdzie, TEMPG - tempo śpiewana gwizdów, IN\_G - odległość między sylabami gwizdu w obrębie w frazy.

Ryc. 27 a.

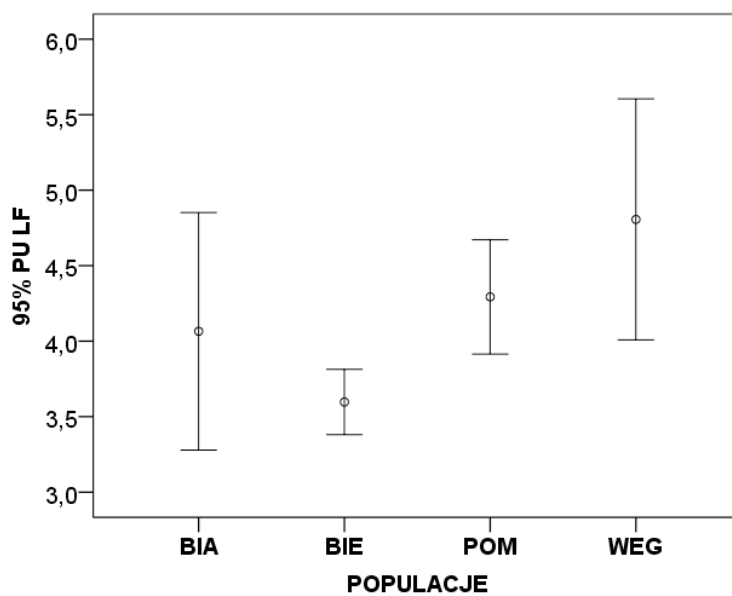


Ryc. 27 b.

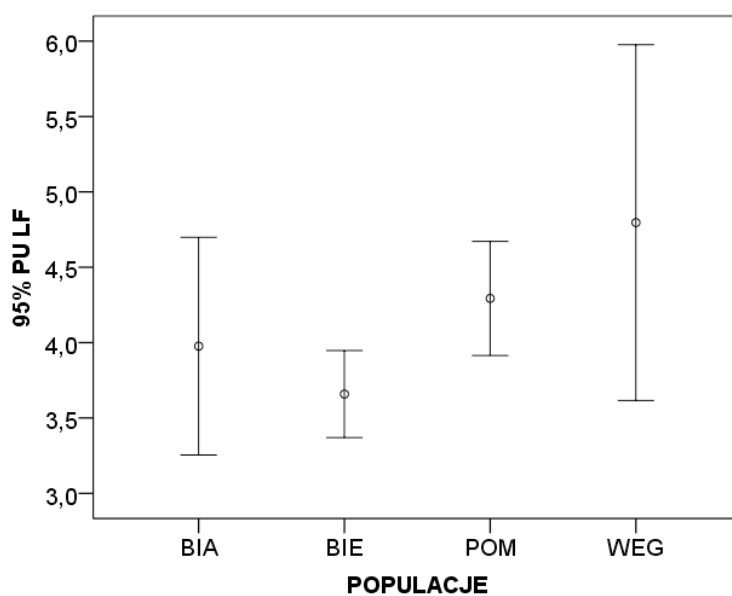


Ryc. 27 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w długości (średnia i 95% przedziały ufności) piosenek [s].

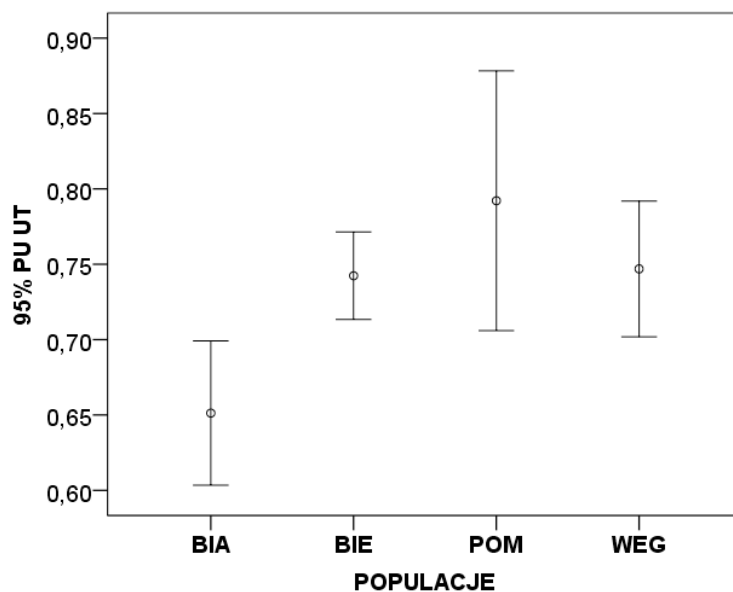
Ryc. 28 a.



Ryc. 28 b.

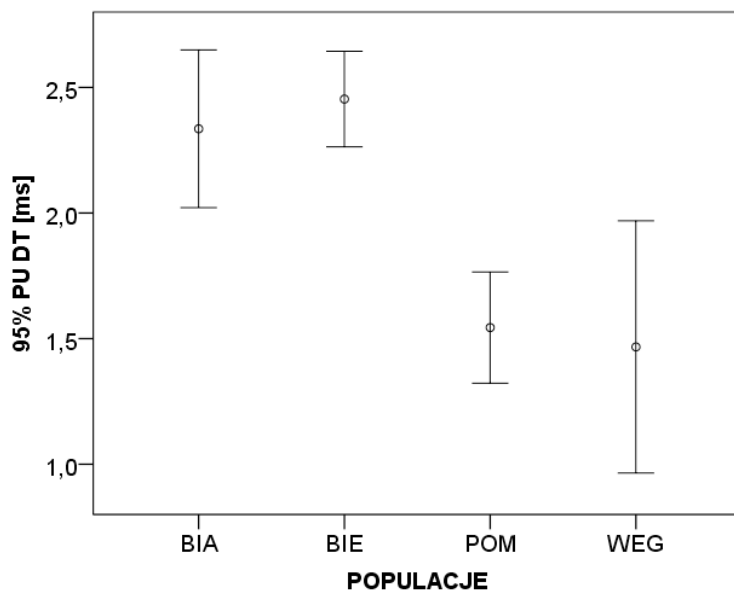


Ryc. 28 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w liczbie fraz (średnia i 95% przedziały ufności) budujących piosenki.

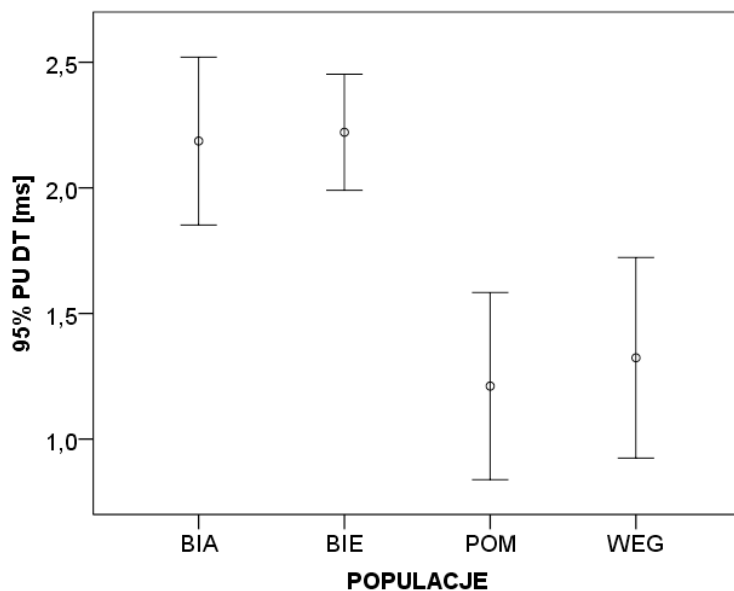


Ryc. 29. Wykres słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w udziale (średnia i 95% przedziały ufności) terkotów w piosence (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%).

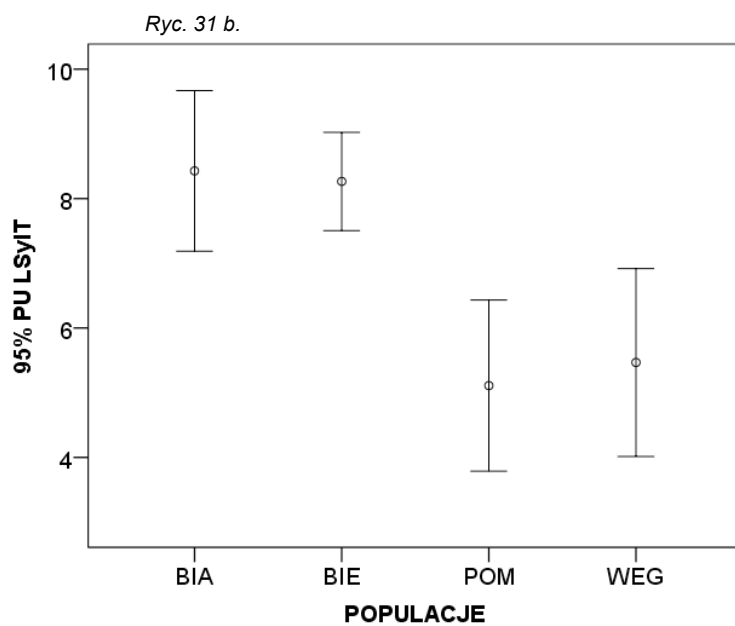
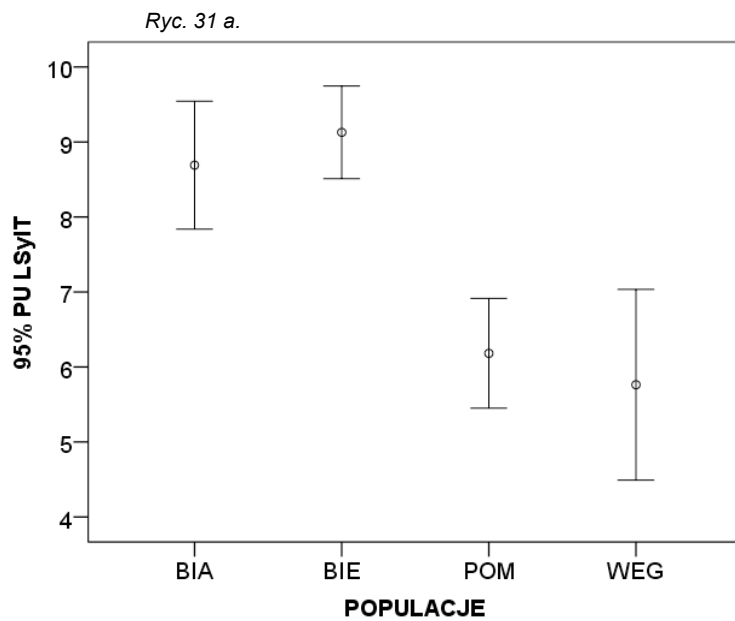
Ryc. 30 a.



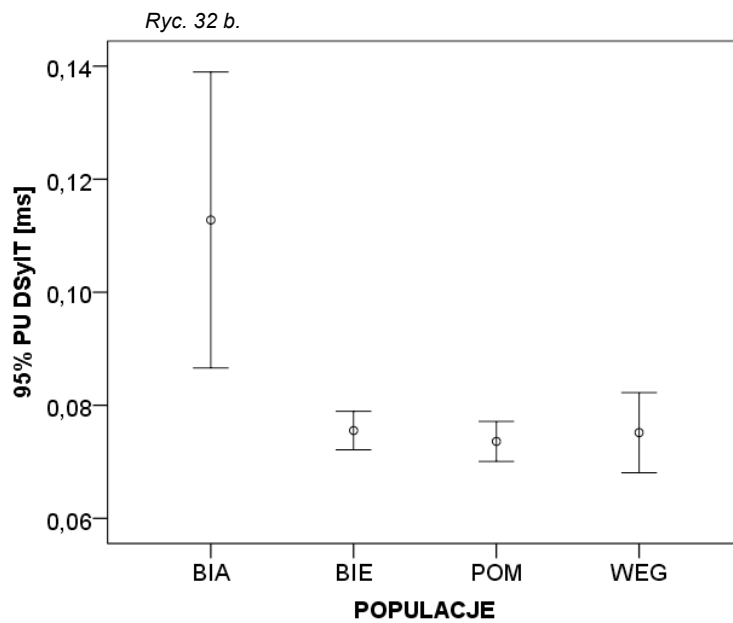
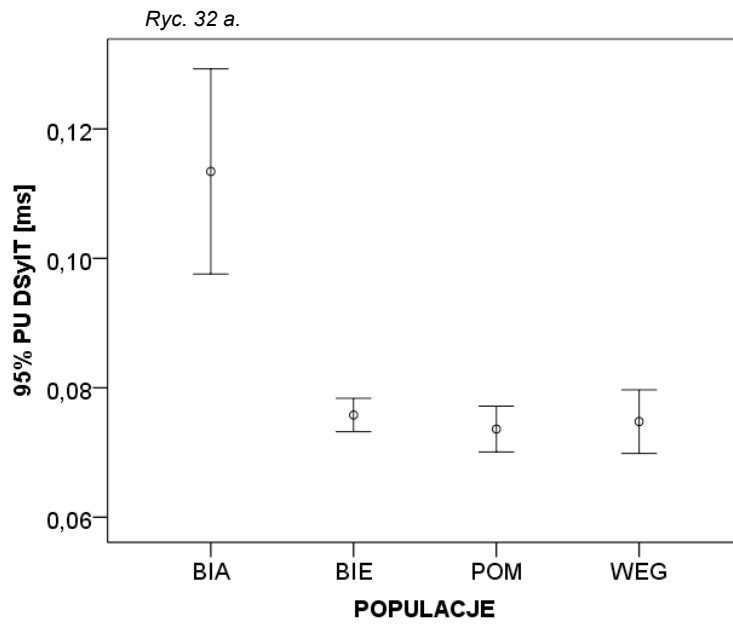
Ryc. 30 b.



Ryc. 30 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w długości (średnia i 95% przedziały ufności) terkotów [ms].

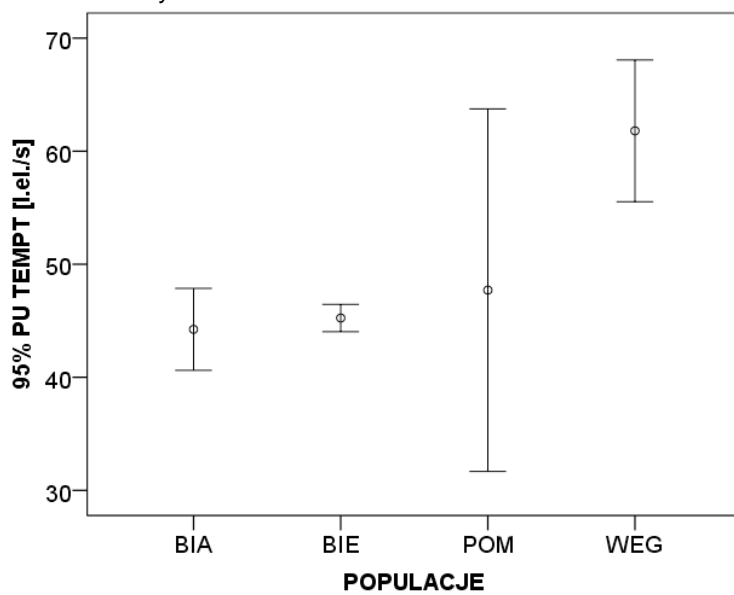


Ryc. 31 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w liczbie (średnia i 95% przedziały ufności) sylab budujących terkoty.

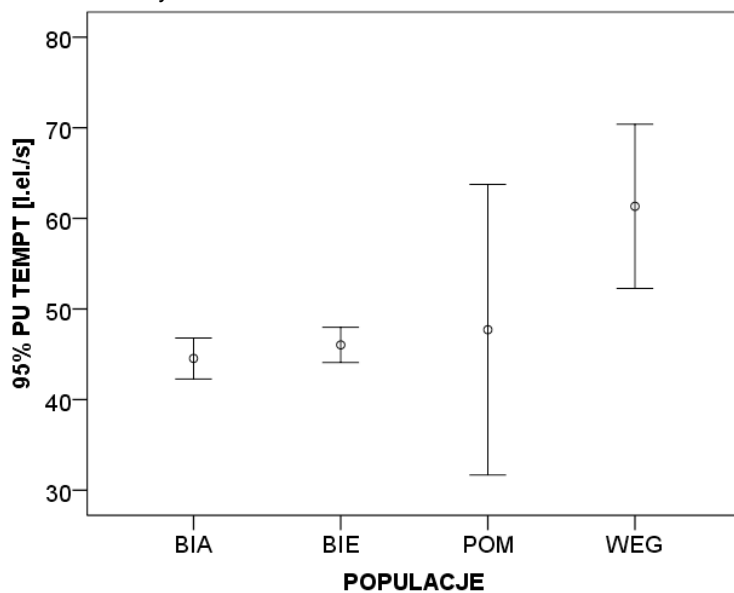


Ryc. 32 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w długości (średnia i 95% przedziały ufności) sylab budujących terkoty [ms].

Ryc. 33 a.

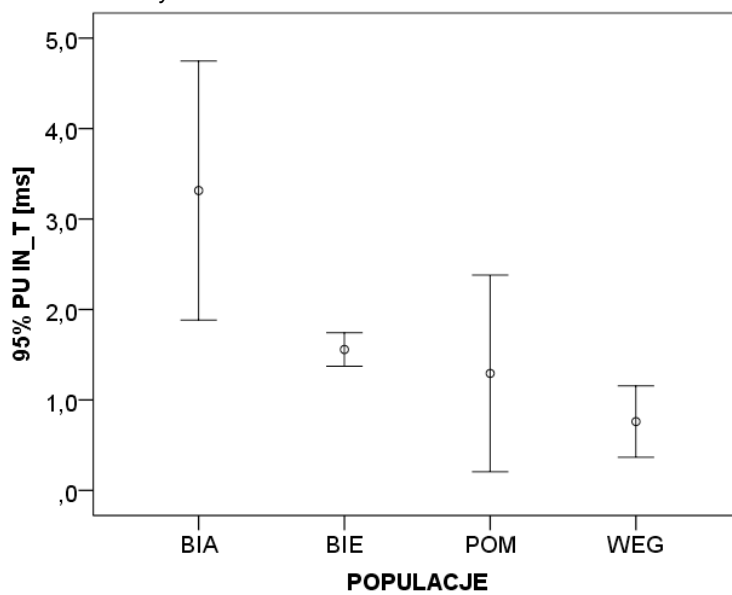


Ryc. 33 b.

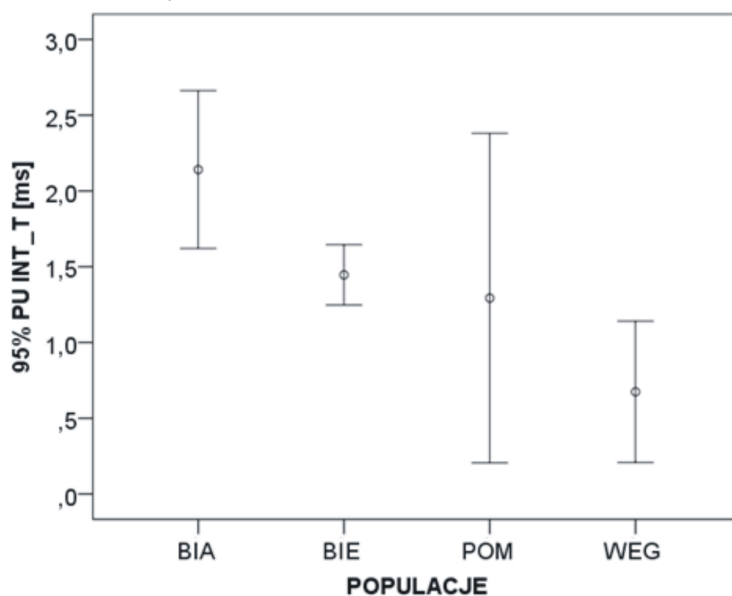


Ryc. 33 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w tempie (średnia i 95% przedziały ufności) śpiewana terkotów [l.el./s].

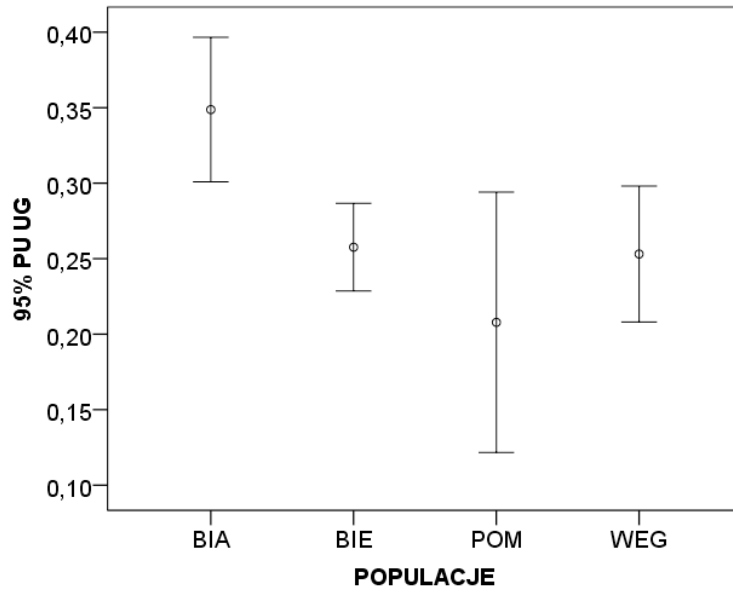
Ryc. 34 a.



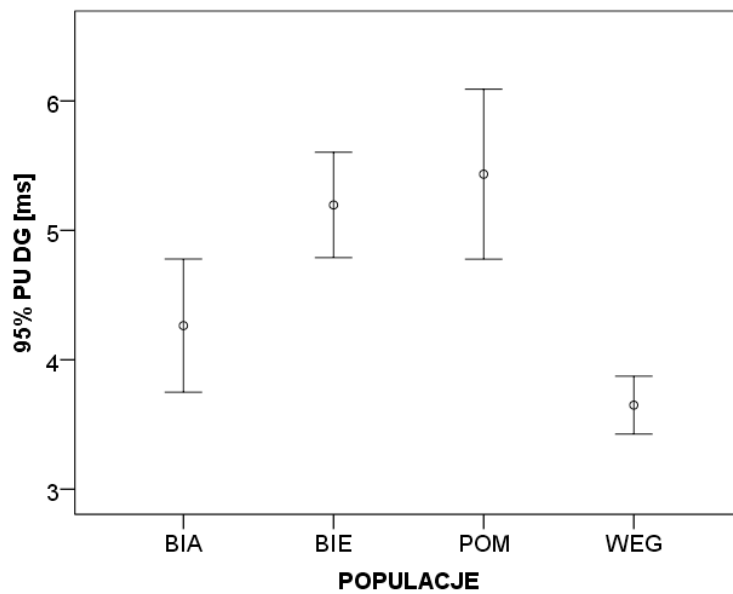
Ryc. 34 b.



Ryc. 34 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w odstępach (średnia i 95% przedziały ufności) między sylabami w obrębie frazy 'terkotu' [ms].

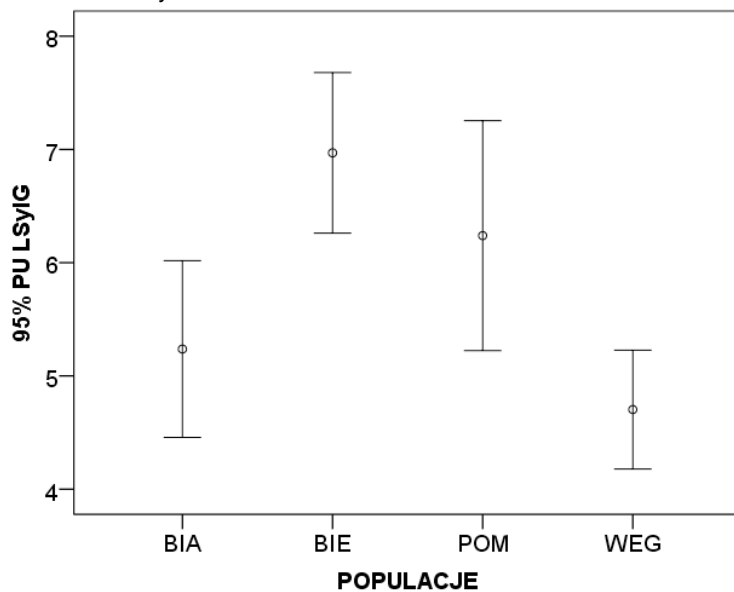


Ryc. 35. Wykres słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w udziale (średnia i 95% przedziały ufności) gwizdów w piosenkach (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%).

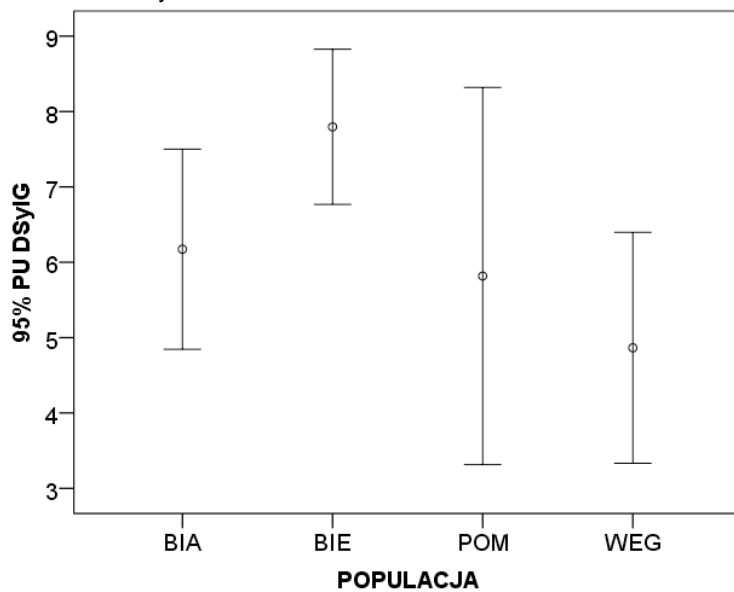


Ryc. 36. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między populacjami w długości (średnia i 95% przedziały ufności) gwizdów w piosenkach (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%) [ms].

Ryc. 37 a.

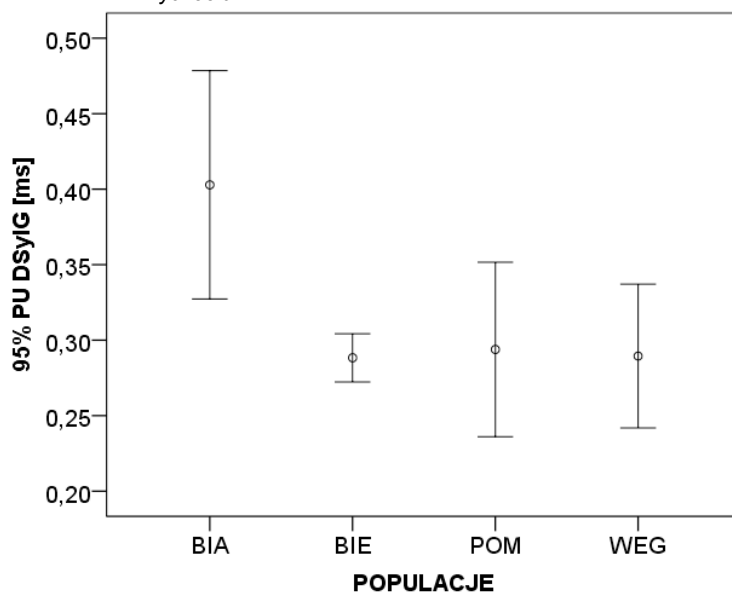


Ryc. 37 b.

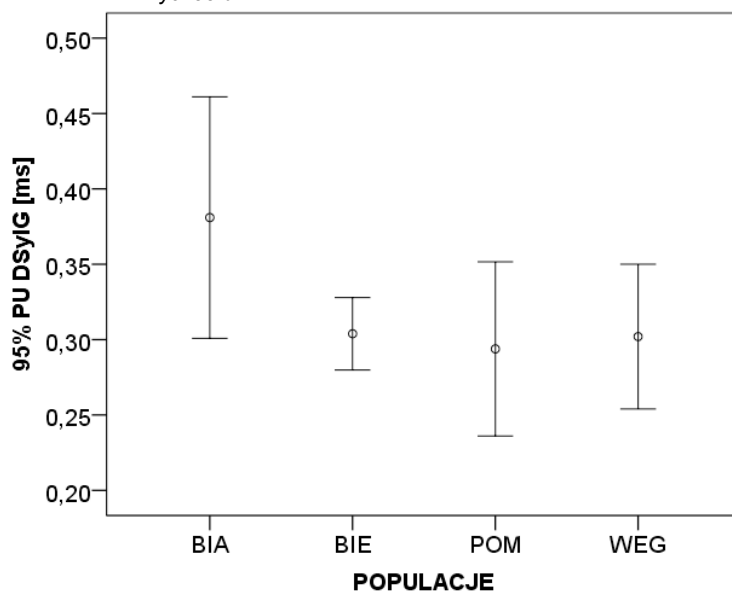


Ryc. 37 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w liczbie (średnia i 95% przedziały ufności) sylab budujących gwizdy.

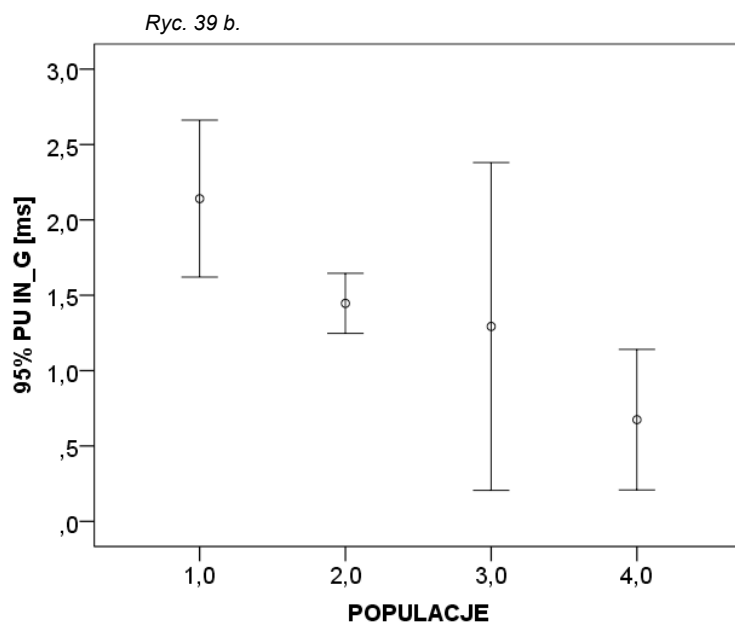
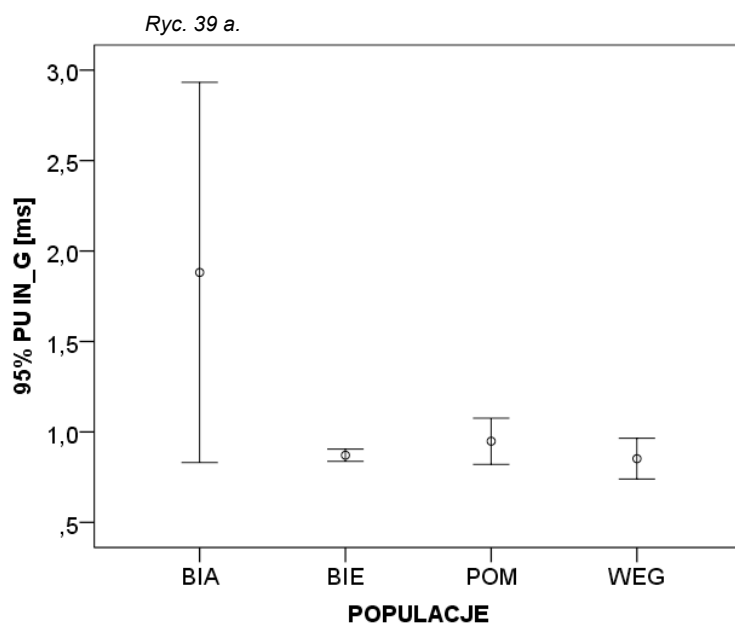
Ryc. 38 a.



Ryc. 38 b.



Ryc. 38 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w długości (średnia i 95% przedziały ufności) sylab w gwizdach [ms].



Ryc.39 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w odstępie (średnia i 95% przedziały ufności) między sylabami w obrębie gwizdów [ms].

### **3.3.2. Porównanie charakterystyk organizacji czasowej śpiewu w obrębie populacji**

Podobnie jak w przypadku cech repertuarowych śpiewu, wydaje się że poznanie zmienności organizacji czasowej w obrębie populacji, może być dobrym punktem odniesienia do dyskusji nad zmiennością międzypopulacyjną tej cechy. Analogicznie do poprzednich porównań, na przykładzie populacji biebrzańskiej, postarałem się przeanalizować dynamikę zmienności organizacji czasowej śpiewu w dwóch perspektywach czasowych: (a) w dwóch różnych momentach jednego sezonu lęgowego (I i III dekada czerwca 2011 r.), oraz (b) w trzech różnych sezonach lęgowych (2008, 2010, 2011).

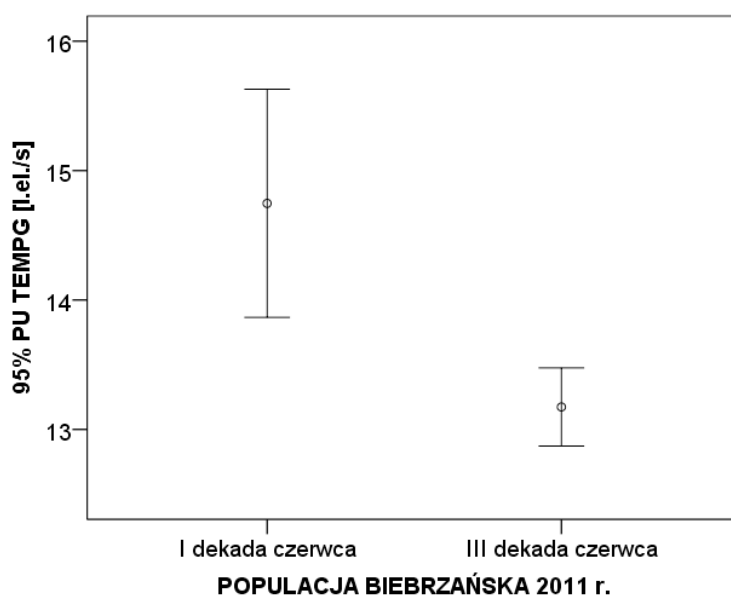
Przeprowadzone analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu w obrębie jednej populacji nie wykazały istotnych różnic dla wszystkich parametrów, z wyjątkiem tempa śpiewania gwizdów TEMPG (l.el/s). W analizach tych uwzględniono tylko te, w których repertuar został zbadany w min. 75%. Wyniki analiz znajdują się w Tabeli 14, graficzną prezentację istotnego wyniku przedstawia Ryc. 40.

Przeprowadzone analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu dla populacji biebrzańskiej w trzech sezonach lęgowych (2008, 2010 i 2011) wykazały istotne różnice jedynie w trzech parametrach: długość sylab w obrębie terkotów DSylT, odstęp między sylabami w obrębie terkotów IN\_T oraz długość sylab w obrębie gwizdów DSylG. Istotne różnice uzyskano tylko na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%. Szczegółowe wyniki analiz zawarto w Tabeli 15. Graficzną prezentację istotnych wyników przedstawiają ryciny 41-43.

Tabela 14. Wyniki analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu dla populacji biebrzańskiej w ciągu jednego sezonu. Porównanie zmienności parametrów między I i III dekadą czerwca 2011 r.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%					repertuar zbadany w min. 75%						
	$\chi^2$	df	$F_{1,13}$	$F_{1,15}$	$F_{1,19}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{1,9}$	$F_{1,13}$	$F_{1,15}$	$p$
	test Kruskala-Wallisa		test ANOVA*			test Kruskala-Wallisa		test ANOVA*				
<b>ORGANIZACJA CZASOWA ŚPIEWU</b>												
DP			0,48			0,500			0,46			0,516
LF			0,75			0,399			0,25			0,629
UT	0,47					0,495	0,04					0,850
DT					1,30	0,272					0,09	0,769
LSyIT					2,15	0,159					0,04	0,848
DSyIT			0,00			0,972			0,52			0,488
TEMPT					0,17	0,898					0,69	0,422
IN_T			0,57			0,461			0,43			0,528
UG	0,47					0,495	0,04					0,850
DG					0,45	0,510				0,00		0,991
LSyIG					0,00	1,000				0,58		0,460
DSyIG			1,25			0,281			1,60			0,237
TEMPG					1,48	0,239				5,45		<b>0,036</b>
IN_G			0,52			0,483			3,27			0,104

Objaśnienia do tabeli: DP - długość piosenki, LF - liczba fraz w piosence, UT - udział terkotów w piosence, DT - długość terkotu, LSyIT - liczba sylab w terkocie, DSyIT - długość sylab w terkocie, TEMPT - tempo śpiewania terkotów, IN\_T - odległość między sylabami terkotu w obrębie frazy, UG - udział gwizdów w piosence, DG - długość gwizdu w piosence, LSyIG - liczba sylab w gwizdzie, DSyIG - długość sylab w gwizdzie, TEMPG - tempo śpiewana gwizdów, IN\_G - odległość między sylabami gwizdu w obrębie w frazy

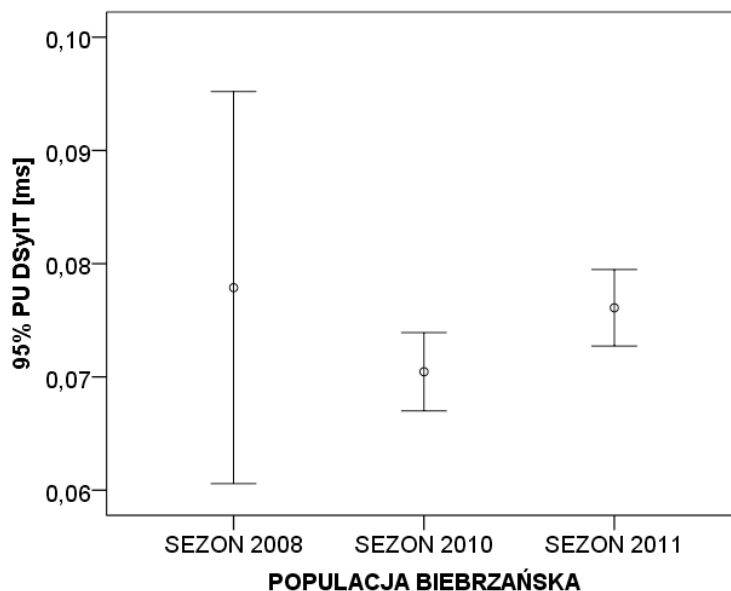


Ryc. 40. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w ciągu jednego sezonu w obrębie populacji biebrzańskiej w tempie (średnia i 95% przedziały ufności) śpiewania gwizdów (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 75%) [l.el./s].

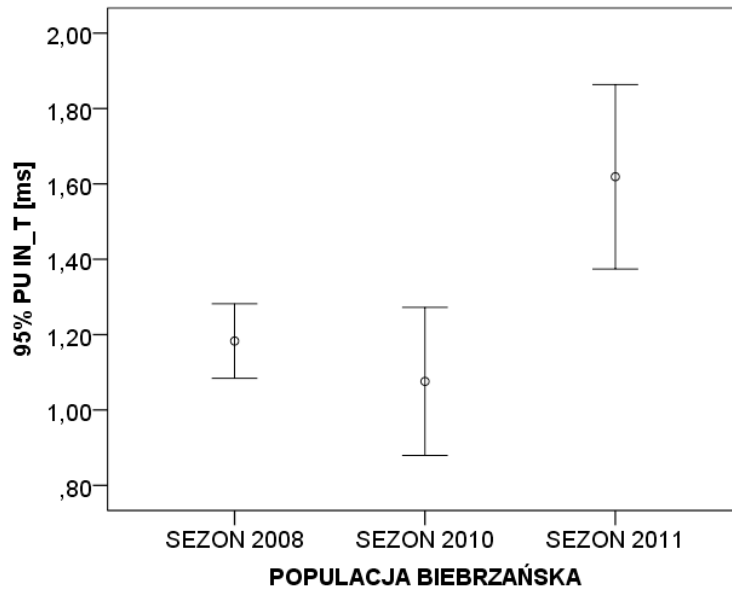
Tabela 15. Wyniki analizy wariancji parametrów organizacji czasowej śpiewu dla populacji biebrzańskiej w sezonach lęgowych 2008, 2010 i 2011.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%				repertuar zbadany w min. 75%			
	$\chi^2$	df	$F_{2,39}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{2,21}$	$p$
	test Kruskala-Wallis		test ANOVA*		test Kruskala-Wallis		test ANOVA*	
<b>ORGANIZACJA CZASOWA ŚPIEWU</b>								
DP			0,36	0,697			1,67	0,212
LF			1,84	0,172			1,29	0,297
UT	3,36			0,186	2,050			0,359
DT			0,41	0,665	0,426	2		0,514
LSyIT				0,48			0,31	0,737
DSyIT			3,28	<b>0,048</b>			1,38	0,273
TEMPT				0,75			0,54	0,590
IN_T			6,97	<b>0,003</b>			3,21	0,061
UG	3,36			0,186	2,050			0,359
DG		4,476	2	0,107		0,135	2	0,935
LSyIG			2,03	0,145			0,04	0,963
DSyIG			3,72	<b>0,033</b>			1,10	0,352
TEMPG			1,34	0,274			0,96	0,400
IN_G			0,40	0,675			0,23	0,794

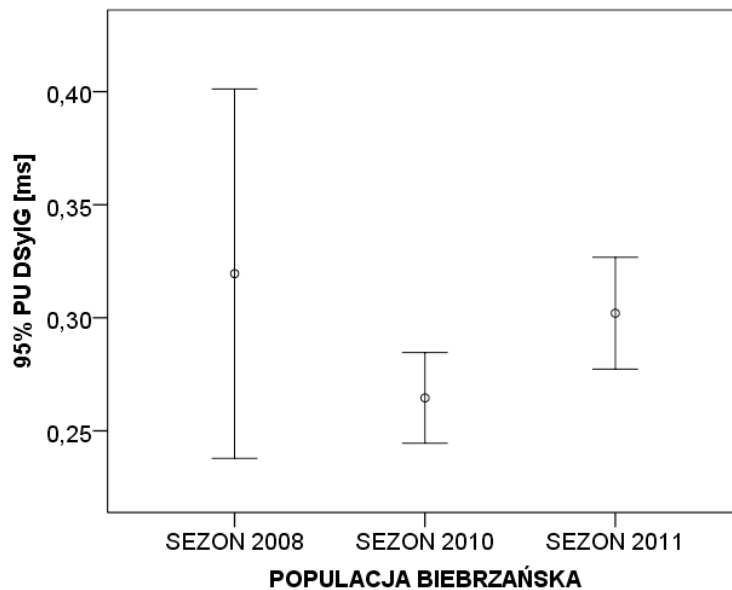
Objaśnienia do tabeli: DP - długość piosenki, LF - liczba fraz w piosence, UT - udział terkotów w piosence, DT - długość terkotu, LSyIT - liczba sylab w terkocie, DSyIT - długość sylab w terkocie, TEMPT - tempo śpiewania terkotów, IN\_T - odległość między sylabami terkotu w obrębie frazy, UG - udział gwizdów w piosence, DG - długość gwizdu w piosence, LSyIG - liczba sylab w gwizdzie, DSyIG - długość sylab w gwizdzie, TEMPG - tempo śpiewana gwizdów, IN\_G - odległość między sylabami gwizdu w obrębie w frazy



Ryc. 41. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w długości (średnia i 95% przedziały ufności) sylab terkotów w populacji biebrzańskiej, w 3 różnych sezonach lęgowych (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%) [ms].



Ryc. 42. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w odstępach (średnia i 95% przedziały ufności) między sylabami w obrębie terkotów w populacji biebrzańskiej, w 3 różnych sezonach lęgowych (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%) [ms].



Ryc. 43. Wykres słupków błędów obrazujący różnice w długościach (średnia i 95% przedziały ufności) sylab gwizdów w populacji biebrzańskiej, w 3 różnych sezonach lęgowych (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%) [ms].

### 3.3. Składnia śpiewu wodniczki

Wcześniejsze badania nad śpiewem wodniczki pozwoliły na wyróżnienie trzech podstawowych kategorii śpiewu, które różnią się składnią a ich funkcje związane są z

odmiennym adresatem do jakiego są głównie kierowane (odpowiednio samce bądź samice; Catchpole i Leisler 1989, 1996). Ponieważ funkcjonalność tych różniących się składnią piosenek została zademonstrowana eksperymentalnie, uznałem za stosowne aby przyjrzeć się ich potencjalnej zmienności między- i wewnątrzpopulacyjnej, która potencjalnie może odzwierciedlać zagęszczenia czy stosunek płci w populacji.

### **3.3.1. Porównanie składni śpiewu pomiędzy populacjami**

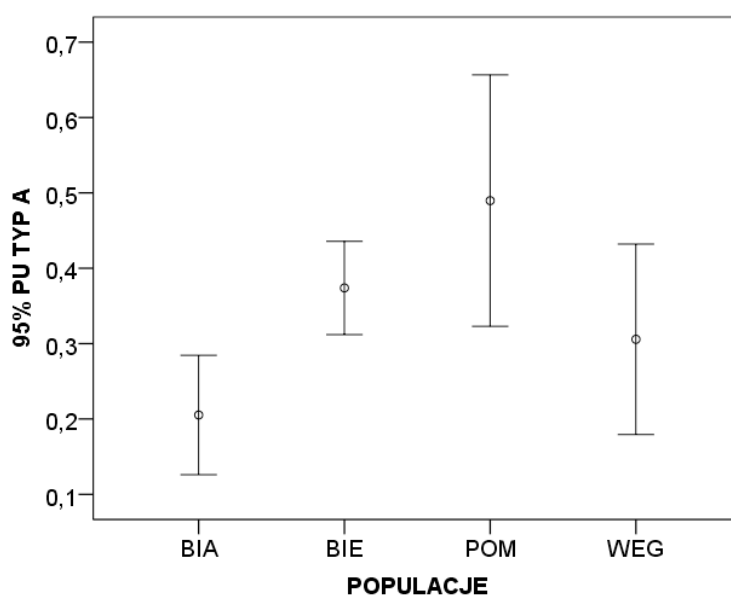
Przeprowadzone analizy miały na celu sprawdzenie, czy częstość używania różnych typów składniowych piosenek (A, B, C) oraz piosenek o różnej liczbie przełączeń między rodzajami fraz o charakterze terkotów i gwizdów (TG, TGT) istotnie różniła się między czterema badanymi populacjami wodniczki. Na obu poziomach zbadania repertuaru istotne okazały się różnice w udziale piosenek funkcyjnych typu C (t.j. kierowanych do samic) oraz piosenek o różnej liczbie przełączeń między frazami w obu konfiguracjach (tj. w pierwszej, gdy przełączenie w obrębie piosenki miało miejsce jedynie między terkotem i gwizdem oraz w drugim przypadku, gdy przełączenie miało miejsce między terkotem, gwizdem i kolejnym terkotem w obrębie jednej piosenki). Ponadto uzyskano wynik na granicy istotności dla udziału piosenek funkcyjnych typu A (kierowanych do samców), dla wyróżnionej próby, w której repertuar został zbadany w minimum 65%. Na poziomie, w którym repertuar został zbadany w m.in. 75% nie uzyskano już wyniku istotnego.

Istotnych wyników nie uzyskano w przypadku piosenek funkcyjnych typu B, o tzw. charakterze pośrednim między piosenkami kierowanymi przez samce do samców (Typ A) oraz przez samce do samic (Typ C) na obu poziomach zbadania repertuaru śpiewu. Szczegółowe wyniki analiz zawarto w Tabeli 16, natomiast graficzną prezentację istotnych wyników przedstawiają ryciny 44-47.

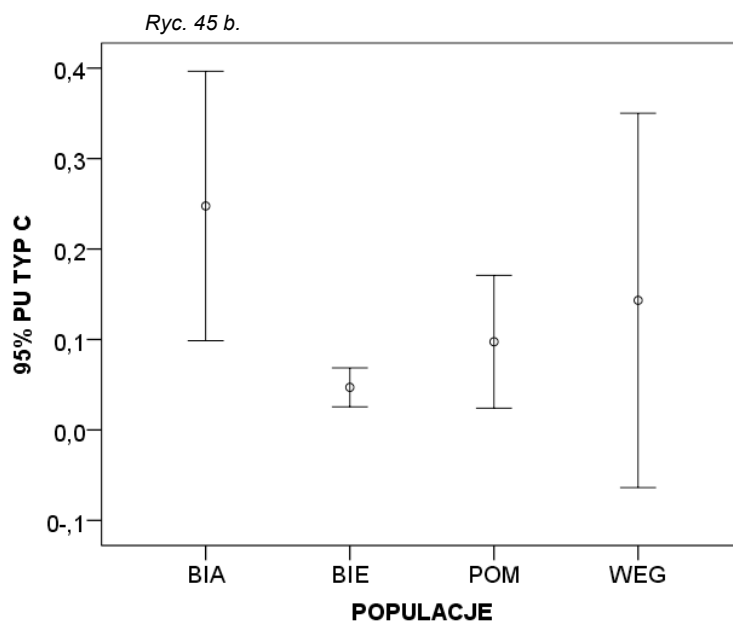
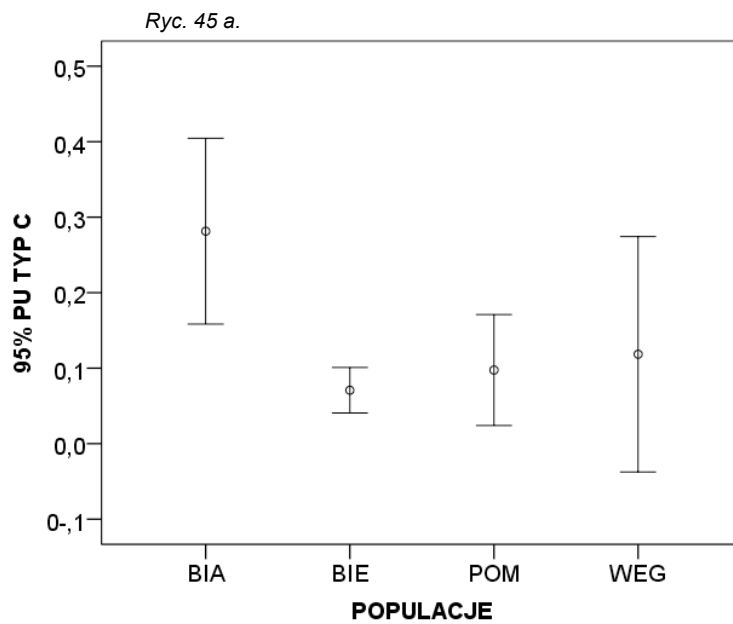
Tabela. 16. Wyniki analizy wariancji parametrów składni śpiewu dla czterech populacji wodniczki.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%			repertuar zbadany w min. 75%		
	$\chi^2$	df	<i>p</i>	$\chi^2$	df	<i>p</i>
	test Kruskal'a-Wallis'a			test Kruskal'a-Wallis'a		
<b>SKŁADNIA ŚPIEWU</b>						
TYP A	12,71	3	<b>0,005</b>	7,40	3	0,060
TYP B	3,98	3	0,263	3,49	3	0,321
TYP C	17,18	3	<b>0,001</b>	13,67	3	<b>0,003</b>
TG	13,07	3	<b>0,004</b>	11,75	3	<b>0,008</b>
TGT	18,80	3	<b>0,000</b>	14,90	3	<b>0,002</b>

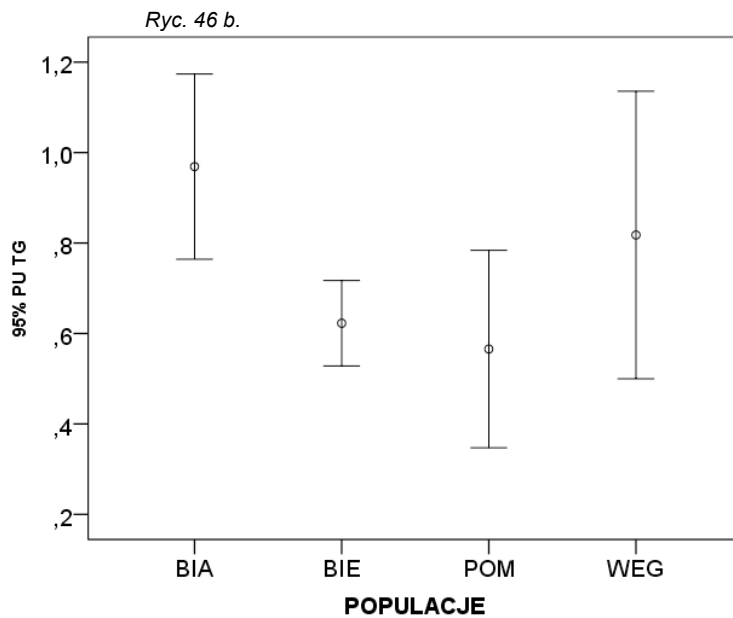
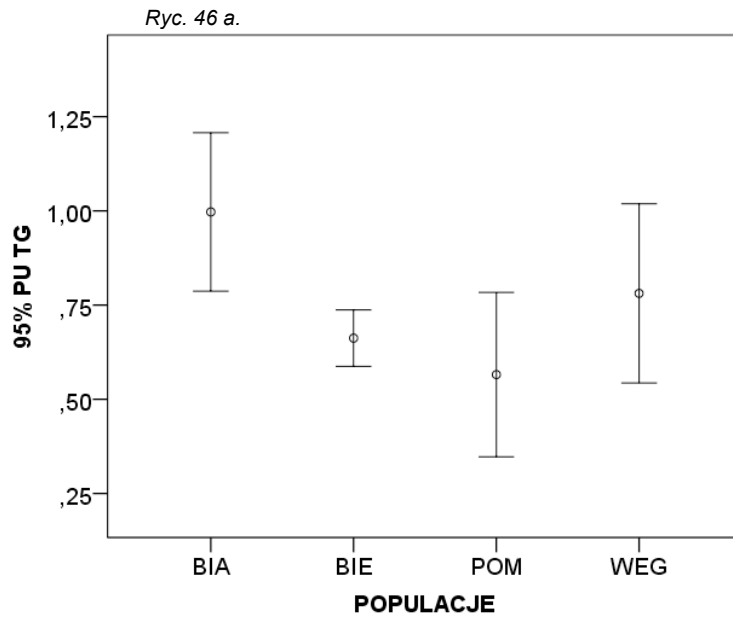
Objaśnienia do tabeli: TYP A - piosenki kierowane do innych samców, TYP B - piosenki o charakterze pośrednim, TYP C - piosenki kierowane do samic, TG - przełączenia w piosence między terkotem i gwizdem, TGT - przełączenia w piosence między terkotem, gwizdem i terkotem



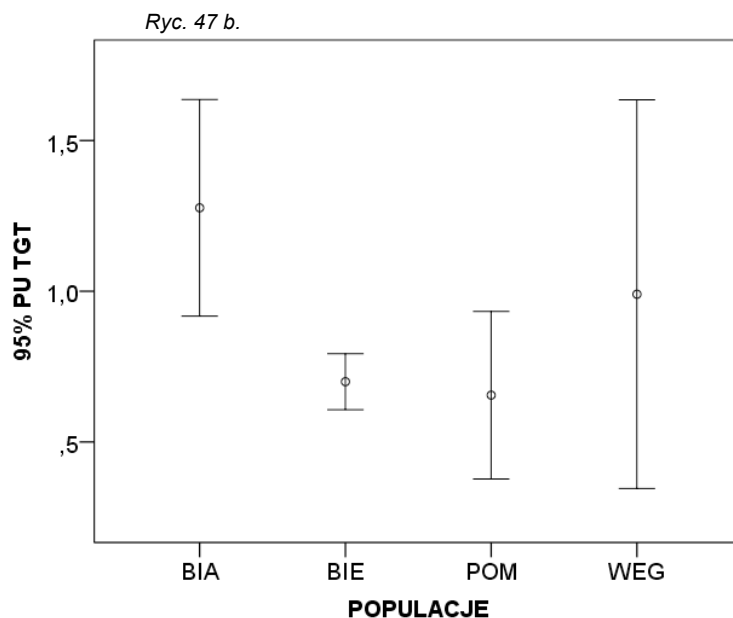
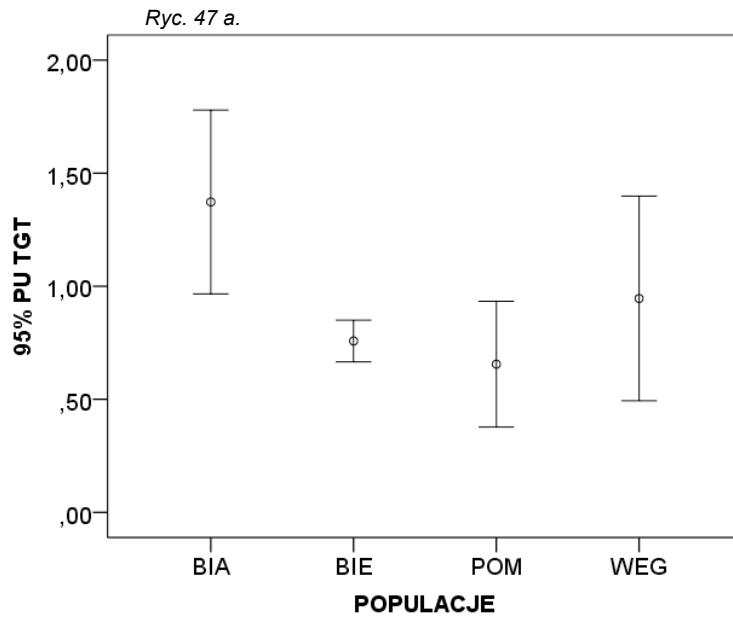
Ryc. 44. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między populacjami w udziale (średnia i 95% przedziały ufności) piosenek typu A w repertuarze (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%).



Ryc. 45 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w udziale (średnia i 95% przedziały ufności) piosenek typu C w repertuarze.



Ryc. 46 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w liczbie (średnia i 95% przedziały ufności) przełączeń między funkcyjnymi typami śpiewu w piosence – między terkotem i gwizdem.



Ryc. 47 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w liczbie (średnia i 95% przedziały ufności) przełączeń między funkcyjnymi typami śpiewu w piosence w konfiguracji terkot-gwizd-terkot.

### 3.3.2. Porównanie składni śpiewu w obrębie populacji

Analogicznie do analiz dotyczących zmienności śpiewu wodniczki na innych poziomach, również w przypadku składni, spróbowałem przeanalizować jak zmienia się ona w różnych perspektywach czasowych dla tej samej populacji.

Przeprowadzone analizy udziału w repertuarze piosenek o odmiennej składni oraz sposobie przełączania między gwizdami i terkotami dla populacji biebrzańskiej w obrębie jednego sezonu lęgowego (między I i III dekadą czerwca 2011 r.), nie wykazały istotnych różnic w żadnej z testowanych charakterystyk. Wyniki analiz przedstawiono w Tabeli 17.

Tabela 17. Wyniki analizy wariancji parametrów składni śpiewu dla populacji biebrzańskiej w obrębie jednego sezonu. Porównanie zmienności parametrów między I i III dekadą czerwca 2011 r.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%			repertuar zbadany w min. 75%		
	$\chi^2$	df	<i>p</i>	$\chi^2$	df	<i>p</i>
	test Kruskala-Wallis			test Kruskala-Wallis		
<b>SKŁADNIA ŚPIEWU</b>						
TYP A	0,15	1	0,696	0,32	1	0,571
TYP B	0,61	1	0,435	0,32	1	0,571
TYP C	0,83	1	0,363	0,00	1	1,000
TG	0,01	1	0,922	0,32	1	0,571
TGT	0,09	1	0,770	0,89	1	0,345

Objaśnienia do tabeli: TYP A - piosenki kierowane do innych samców, TYP B - piosenki o charakterze pośrednim, TYP C - piosenki kierowane do samic, TG - przełączenia w piosence między terkotem i gwizdem, TGT - przełączenia w piosence między terkotem, gwizdem i terkotem

Tabela 18. Wyniki analizy wariancji parametrów składni śpiewu dla populacji biebrzańskiej w sezonach lęgowych 2008, 2010 i 2011.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%			repertuar zbadany w min. 75%		
	$\chi^2$	df	<i>p</i>	$\chi^2$	df	<i>p</i>
	test Kruskala-Wallis			test Kruskala-Wallis		
<b>SKŁADNIA ŚPIEWU</b>						
TYP A	4,22	2	0,121	1,12	2	0,572
TYP B	5,24	2	0,073	1,05	2	0,593
TYP C	0,99	2	0,608	0,14	2	0,931
TG	2,14	2	0,343	1,43	2	0,490
TGT	1,13	2	0,568	0,48	2	0,786

Objaśnienia do tabeli: TYP A - piosenki kierowane do innych samców, TYP B - piosenki o charakterze pośrednim, TYP C - piosenki kierowane do samic, TG - przełączenia w piosence między terkotem i gwizdem, TGT - przełączenia w piosence między terkotem, gwizdem i terkotem

Przeprowadzono również analizy w celu stwierdzenia istotności różnic w udziale używania różnych typów składniowych piosenek w trzech sezonach lęgowych (2008, 2010, 2011) w populacji biebrzańskiej. Nie udało się wykazać istotnych różnic w żadnej z testowanych charakterystyk. Wyniki przeprowadzonych analiz przedstawiono w Tabeli 18.

### ***3.4. Zmienność częstotliwościowych parametrów śpiewu wodniczki***

W analizach zmienności częstotliwościowych parametrów śpiewu przetestowano częstotliwość maksymalną amplitudy PEAK (Hz) oraz pasmo częstotliwości BAND (Hz) dla sylab znajdujących się w obrębie fraz terkotów i gwizdów. Na poziomie fraz terkotów do analiz wariancji wzięto komponenty wyodrębnione na podstawie analiz składowych głównych z następujących oryginalnie zmierzonych parametrów akustycznych śpiewu: Peak - częstotliwość maksymalnej amplitudy (Hz), FundF (Hz) – częstotliwość podstawowa, MinF - częstotliwość minimalna (Hz), MaxF - częstotliwość maksymalna (Hz), Bandw – szerokość pasma częstotliwości (Hz), Quart 25, 50, 75 – rozkład kwartyli energii sygnału w zakresie częstotliwości (Hz) obrazujący, jak duża część energii akustycznej zwarta jest w paśmie do określonej częstotliwości opisanej kwartyłami.

#### **3.4.1. Porównanie zmienności charakterystyk częstotliwościowych śpiewu pomiędzy populacjami wodniczki**

Przeprowadzone analizy wariancji parametrów związanych z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości wykazały istotne różnice między czterema badanymi populacjami w zakresie częstotliwości maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach terkotów PEAK\_T i gwizdów PEAK\_G oraz w paśmie częstotliwości terkotów BAND\_T (na obu

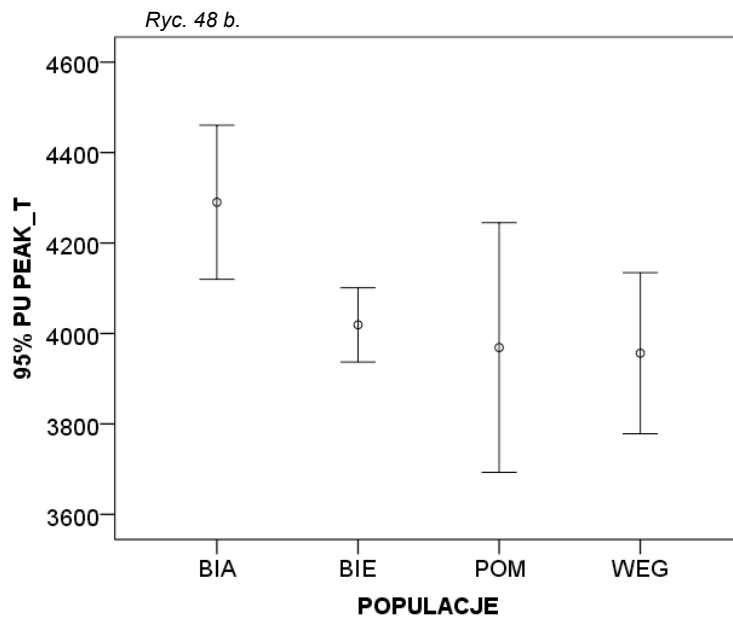
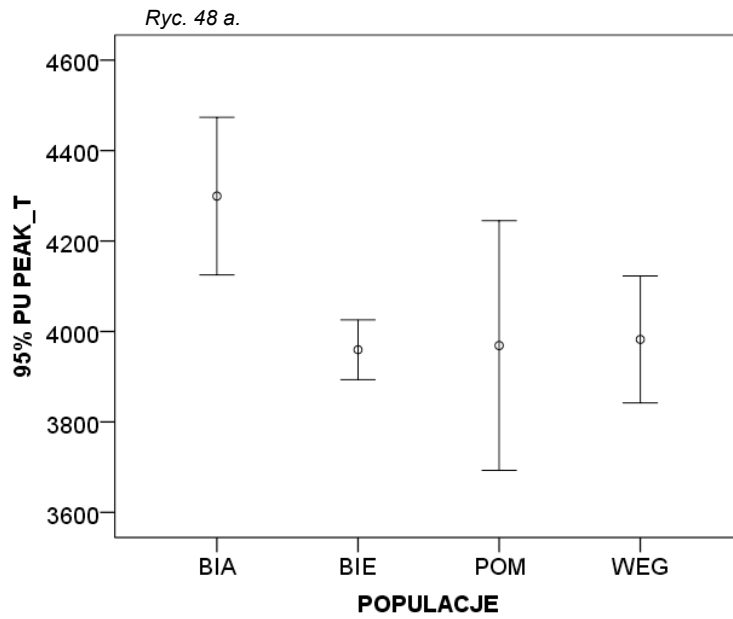
poziomach zbadania repertuaru). W przypadku parametru BAND\_G wykazano wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru min. 75%. Na poziomie fraz, w oparciu o wyodrębnione komponenty analizą składowych głównych wykazano, że populacje istotnie różniły się rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości zarówno w obrębie fraz terkotów PC1, jak i fraz gwizdów PC2 (na obu poziomach zbadania repertuaru). Wyniki szczegółowe tych analiz wariancji przedstawiono w Tabeli 19.

Informacje o wartości własnej, procencie wyjaśnionej wariancji oraz współczynnika powiązania zmiennych zgrupowanych w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych PCA uzyskany ze zmiennych Peak (Hz), FundF (Hz), MinF (Hz), MaxF (Hz), Bandw (Hz), Quart 25 (Hz), Quart 50 (Hz), Quart 75 (Hz) przedstawiono w Tabeli 20 (dla PC1 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 65%), Tabeli 21 (dla PC1 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 75%), Tabeli 22 (dla PC2 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 65%), Tabeli 23 (dla PC2 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 75%). Graficzną prezentację istotnych wyników zawierają ryciny 48-53.

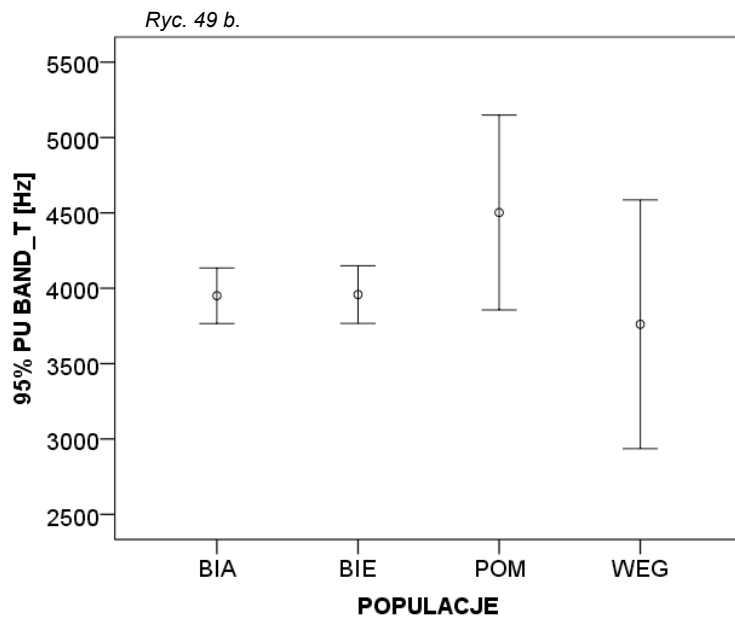
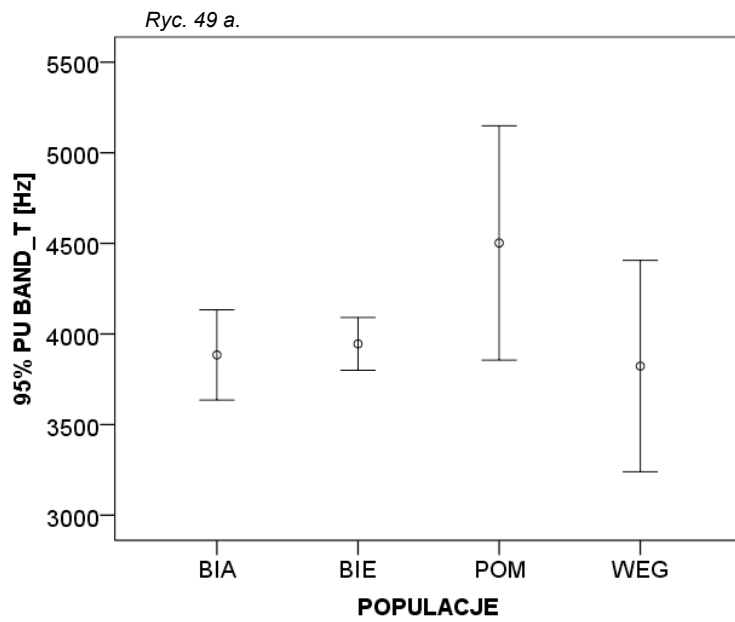
Tabela 19. Wyniki analizy wariancji parametrów rozkładu energii w zakresie częstotliwości dla czterech populacji wodniczki.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%					repertuar zbadany w min. 75%			
	$\chi^2$	df	$F_{3,102}$	$F_{3,60}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{3,37}$	$p$
	test Kruskala-Wallis		test ANOVA*			test Kruskala-Wallis		test ANOVA*	
<b>ROZKŁAD ENERGII SYGNAŁU W ZAKRESIE CZĘSTOTLIWOŚCI</b>									
PEAK_T			7,93		<b>&lt;0,001</b>			7,75	<b>&lt;0,001</b>
BAND_T			2,91		<b>0,042</b>			2,88	<b>0,049</b>
PEAK_G	14,13	3			<b>0,003</b>			4,51	<b>0,009</b>
BAND_G			2,64		0,058			4,56	<b>0,008</b>
PC1			6,54		<b>0,001</b>			5,52	<b>0,003</b>
PC2			4,03		<b>0,011</b>			2,94	<b>0,046</b>

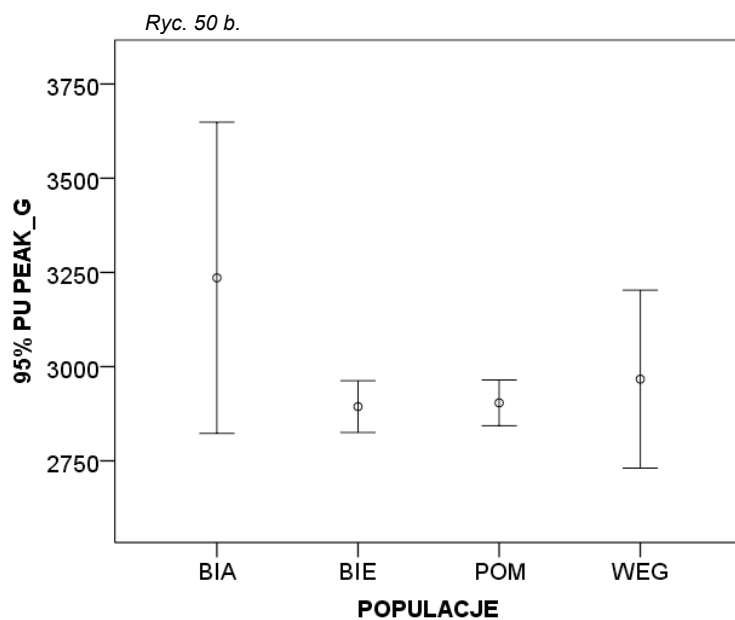
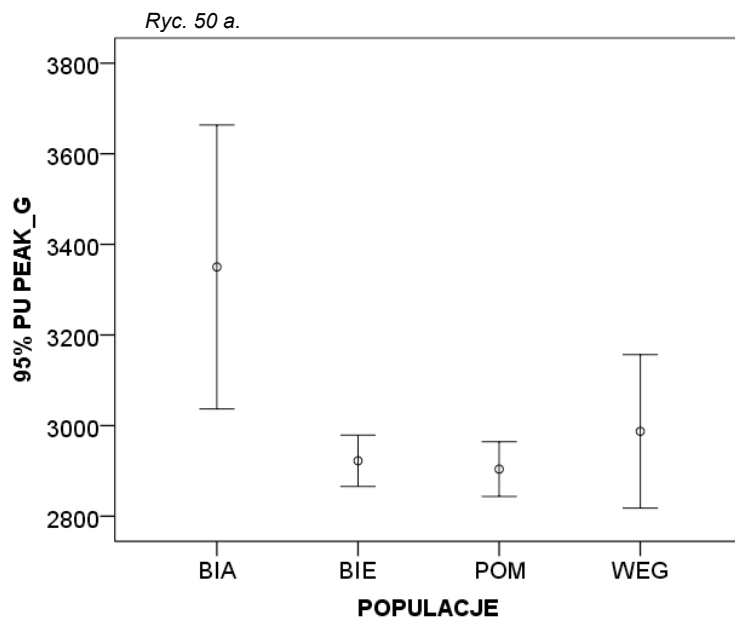
Objaśnienia do tabeli: PEAK\_T - częstotliwość maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach terkotów, BAND\_T - pasmo częstotliwości sylab terkotów, PEAK\_G - częstotliwość maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach gwizdów, BAND\_G - pasmo częstotliwości sylab gwizdów, PC1 - komponent z analizy składowych głównych dla fraz terkotów, PC2 - komponent z analizy składowych głównych dla fraz gwizdów



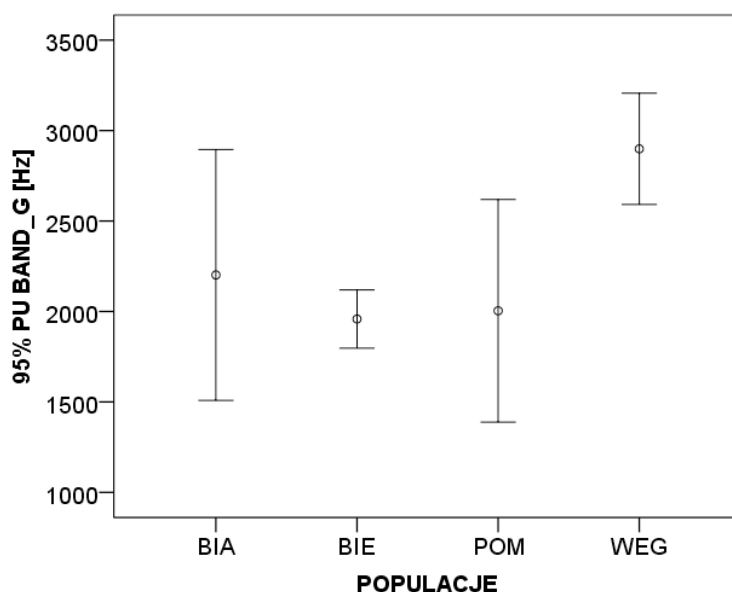
Ryc. 48 a i b. Wykresy słupków błęd obrazujące różnice między populacjami w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) sylab tworzących terkoty [Hz].



Ryc. 49 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w paśmie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) sylab tworzących terkoty [Hz].



Ryc. 50 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) sylab tworzących gwizdy.



Ryc. 51. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między populacjami w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) sylab tworzących gwizdy [Hz]. Wynik istotny tylko na 75% poziomie zbadania repertuaru.

Tabela 20. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w 65%).

Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,790
% wyjaśnionej wariancji	75,802
skumulowany % wariancji	75,802
Peak	0,904
FundF	0,730
Quart 25	0,960
Quart 50	0,925
Quart 75	0,814

Tabela 21. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

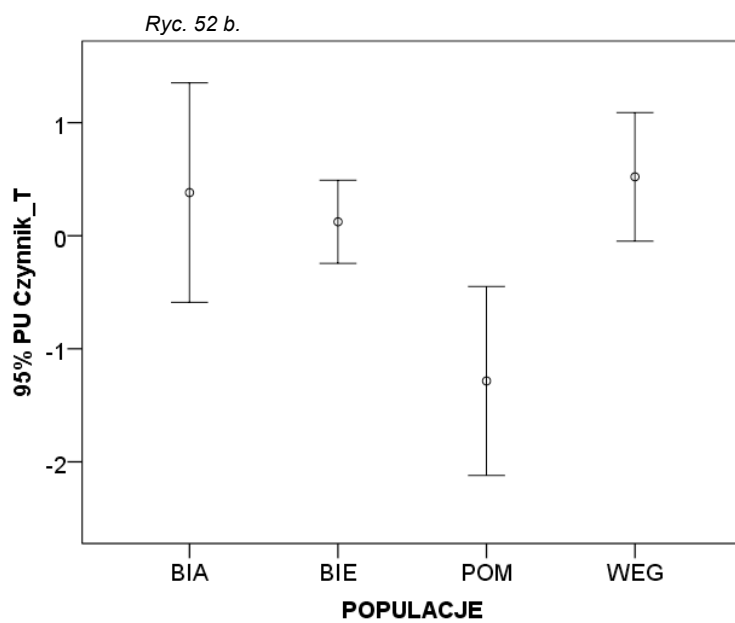
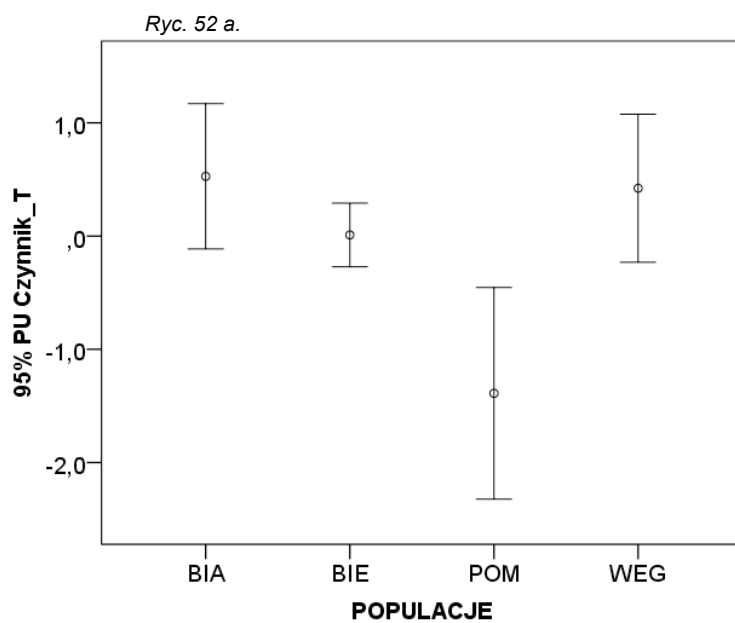
Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,790
% wyjaśnionej wariancji	75,802
skumulowany % wariancji	75,802
Peak	0,904
FundF	0,730
Quart 25	0,960
Quart 50	0,925
Quart 75	0,814

Tabela 22. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%).

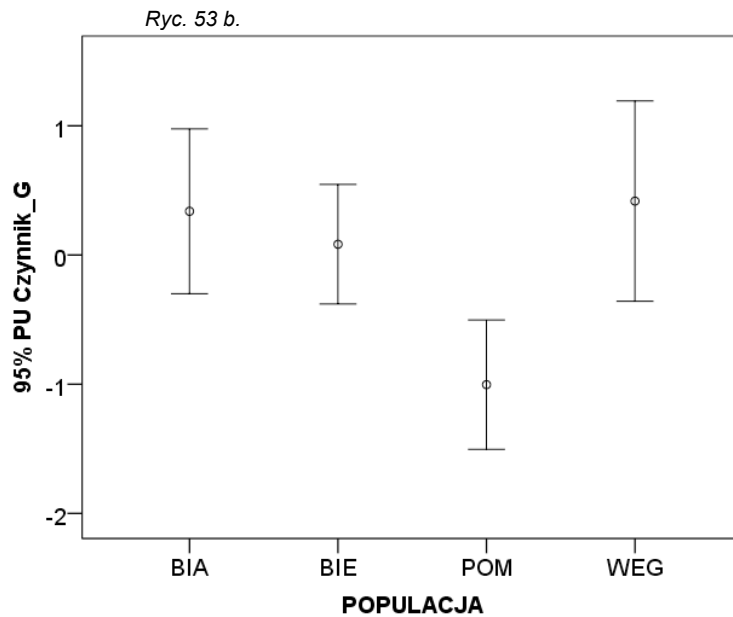
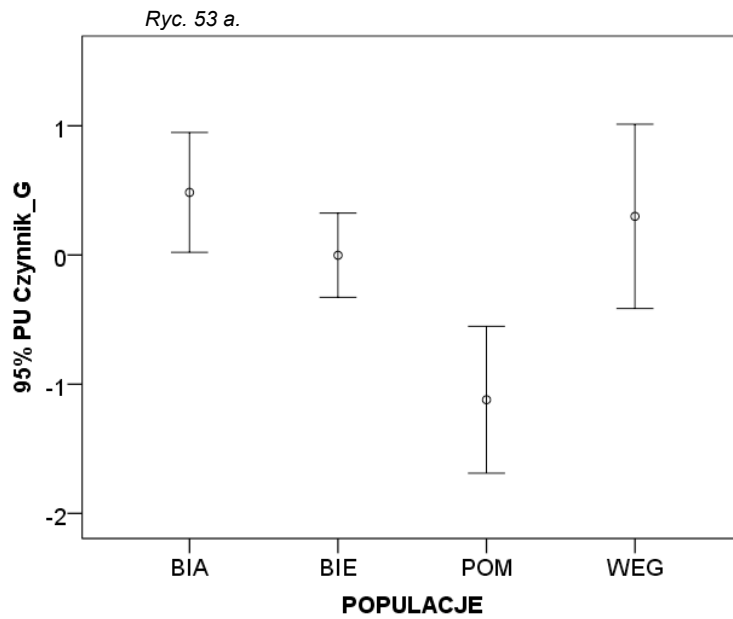
Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,491
% wyjaśnionej wariancji	69,814
skumulowany % wariancji	69,814
Peak	0,797
FundF	0,631
Quart 25	0,970
Quart 50	0,933
Quart 75	0,804

Tabela 23. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,603
% wyjaśnionej wariancji	72,069
skumulowany % wariancji	72,069
Peak	0,825
FundF	0,616
Quart 25	0,974
Quart 50	0,948
Quart 75	0,835



Ryc. 52 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) dla fraz terkotów.



Ryc. 53 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między populacjami w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) dla fraz gwizdów.

### 3.4.2. Porównanie zmienności charakterystyk częstotliwościowych śpiewu w obrębie pojedynczej populacji wodniczki

Podobnie jak dla wszystkich wcześniejszych poziomów zmienności śpiewu, również dla parametrów charakteryzujących częstotliwość przeprowadziłem analizy, które umożliwiłyby ocenę dynamiki zmian zachodzących w obrębie jednej populacji w różnych przedziałach

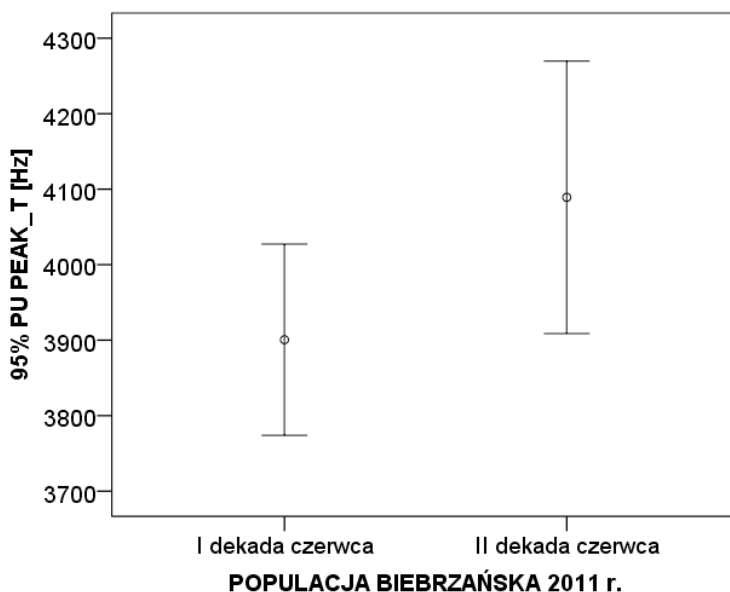
czasowych. Ponownie porównywałem dane z populacji biebrzańskiej dla jednego sezonu, w którym ptaki nagrywano dwukrotnie, oraz dla trzech różnych sezonów.

Przeprowadzone analizy wariancji parametrów związanych z rozkładem energii sygnału (oryginalnych zmiennych) w domenie częstotliwości wykazały istotne różnice między dwoma momentami sezonu (I i III dekada czerwca 2011 r.) w obrębie populacji biebrzańskiej. Istotne różnice wykazano jednak jedynie w częstotliwości maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach terkotów PEAK\_T (na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%) oraz w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości w obrębie fraz terkotów PC1 (tylko na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%). Dla pozostałych charakterystyk uzyskano wyniki wskazujące na różnice na poziomie nieistotnym statystycznie. Szczegółowe wyniki analiz wariancji przedstawiono w Tabeli 24.

Informacje o wartości własnej, procencie wyjaśnionej wariancji oraz współczynnika powiązania zmiennych zgrupowanych w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych Peak, FundF, MinF, MaxF, Bandw, Quart 25, Quart 50, Quart 75 przedstawiono w Tabeli 25 (dla PC1 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 65%), Tabeli 26 (dla PC1 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 75%), Tabeli 27 (dla PC2 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 65%) i Tabeli 28 (dla PC2 na poziomie, w którym repertuar został opisany w 75%). Graficzną prezentację istotnych wyników zawierają ryciny 54-60.

Tabela 24. Wyniki analizy wariancji parametrów rozkładu energii w zakresie częstotliwości dla populacji biebrzańskiej wodniczki w ciągu jednego sezonu lęgowego. Porównanie zmienności parametrów między I i III dekadą czerwca 2011 r.

Parametr	repertuar zbadany w min. 65%					repertuar zbadany w min. 75%						
	$\chi^2$	df	$F_{1,13}$	$F_{1,15}$	$F_{1,19}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{1,9}$	$F_{1,13}$	$F_{1,15}$	$p$
	test Kruskala-Wallis			test ANOVA*			test Kruskala-Wallis		test ANOVA*			
<b>ROZKŁAD ENERGII SYGNAŁU W ZAKRESIE CZĘSTOTLIWOŚCI</b>												
PEAK_T				3,06		0,101					5,39	<b>0,045</b>
BAND_T				0,11		0,750					0,31	0,591
PEAK_G				2,98		0,105					4,37	0,066
BAND_G				0,99		0,337					1,91	0,200
PC1			4,535			0,053				6,03		<b>0,029</b>
PC2	2,455	1				0,117	2,455	1				0,117



Ryc. 54. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między dwoma momentami w sezonie, dla populacji biebrzańskiej, w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) sylab w obrębie fraz terkotów (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 75%) [Hz].

Tabela 25. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%).

Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,780
% wyjaśnionej wariancji	75,608
skumulowany % wariancji	75,608
Peak	0,892
MaxF	0,758
Quart 25	0,922
Quart 50	0,955
Quart 75	0,806

Tabela 26. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

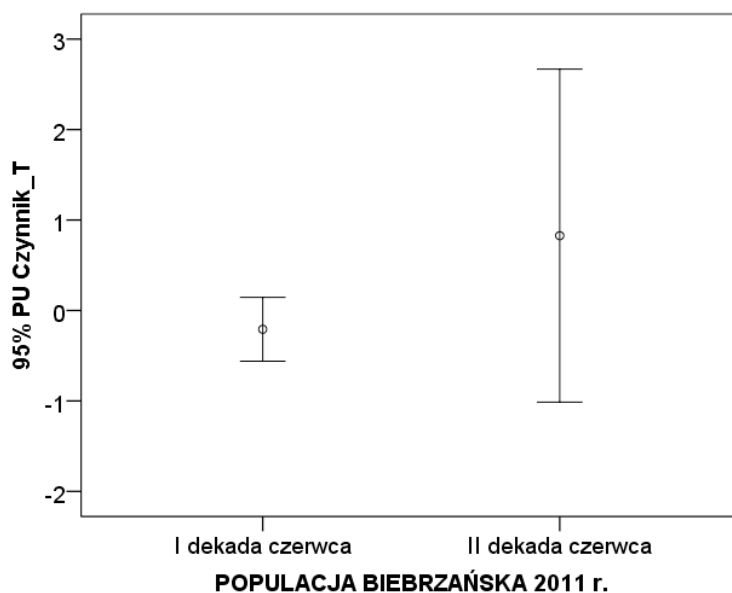
Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,363
% wyjaśnionej wariancji	84,074
skumulowany % wariancji	84,074
Peak	0,867
Quart 25	0,936
Quart 50	0,980
Quart 75	0,880

Tabela 27. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%).

Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,045
% wyjaśnionej wariancji	76,120
skumulowany % wariancji	76,120
Peak	0,919
FundF	0,748
Quart 25	0,973
Quart 50	0,834

Tabela 28. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,099
% wyjaśnionej wariancji	77,484
skumulowany % wariancji	77,045
Peak	0,939
FundF	0,719
Quart 25	0,973
Quart 50	0,869

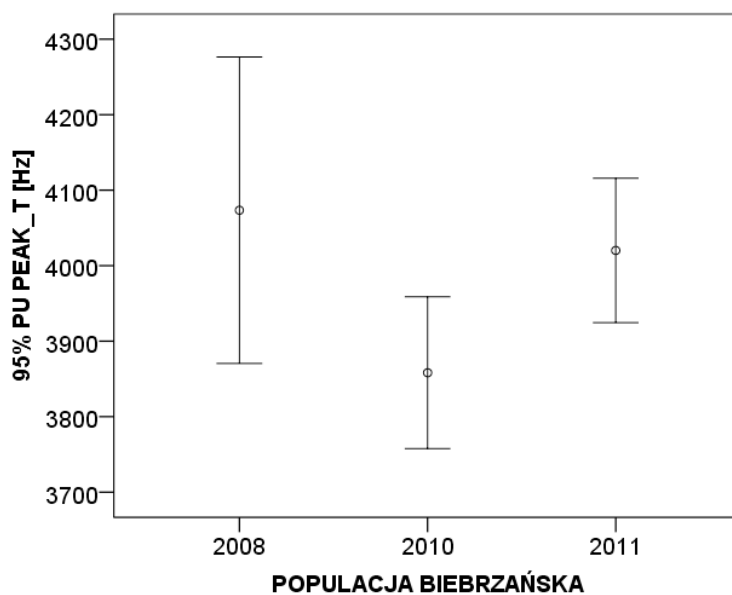


Ryc. 55. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między dwoma momentami w sezonie, dla populacji biebrzańskiej, w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) w obrębie fraz terkotów, wyrażonym komponentem PC1 (na podstawie analizy składowych głównych, wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 75%).

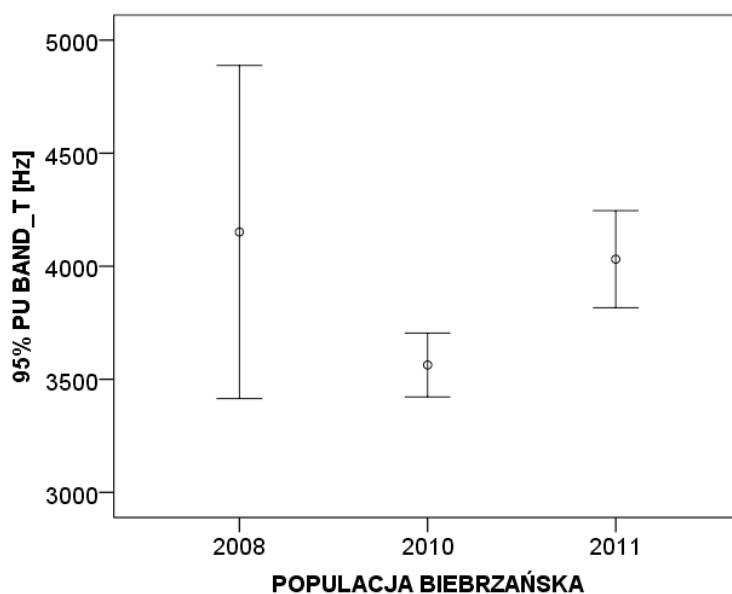
Kolejne analizy koncentrowały się na sprawdzeniu, czy w obrębie intensywnie badanej populacji biebrzańskiej, występują międzysezonowe różnice w parametrach częstotliwościowych śpiewu.

Tabela 23. Wyniki analizy wariancji parametrów rozkładu energii w zakresie częstotliwości dla populacji biebrzańskiej wodniczki w sezonach lęgowych 2008, 2010 i 2011.

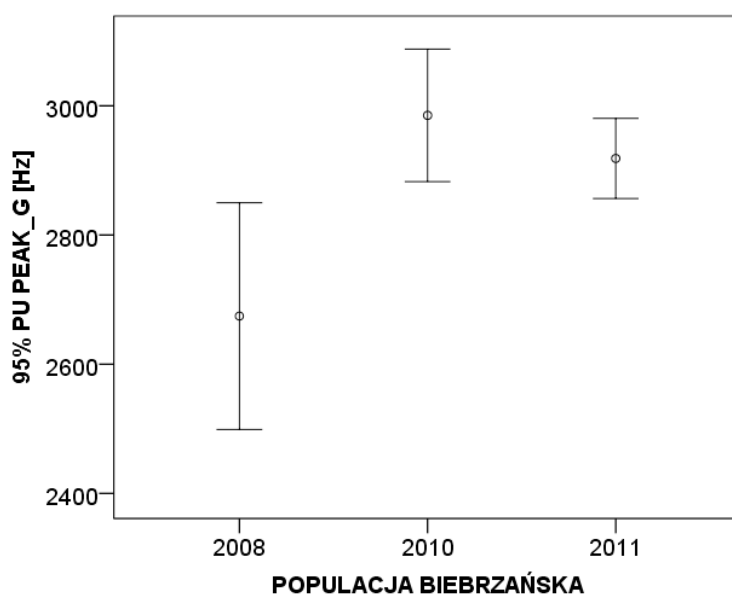
Parametr	repertuar zbadany w min. 65%				repertuar zbadany w min. 75%			
	$\chi^2$	df	$F_{2,39}$	$p$	$\chi^2$	df	$F_{2,21}$	$p$
	test Kruskal'a-Wallis'a		test ANOVA*		test Kruskal'a-Wallis'a		test ANOVA*	
<b>ROZKŁAD ENERGII SYGNAŁU W ZAKRESIE CZĘSTOTLIWOŚCI</b>								
PEAK_T			3,83	<b>0,030</b>			0,71	0,503
BAND_T			7,59	<b>0,002</b>			3,41	0,052
PEAK_G			5,85	<b>0,006</b>			3,36	0,054
BAND_G			0,44	0,650			1,23	0,312
PC1			24,56	<b>&lt;0,001</b>			9,69	<b>0,001</b>
PC2			3,94	<b>0,028</b>			1,87	0,178



Ryc. 56. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między trzema sezonami lęgowymi w populacji biebrzańskiej, w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) sylab w obrębie w fraz terkotów (wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%) [Hz].



Ryc. 57. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między trzema sezonami lęgowymi w populacji biebrzańskiej, w pasmie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) [Hz]. Wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%.



Ryc. 58. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między trzema sezonami lęgowymi w populacji biebrzańskiej, w częstotliwości maksymalnej amplitudy (średnia i 95% przedziały ufności) [Hz]. Wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%.

Tabela 24. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%).

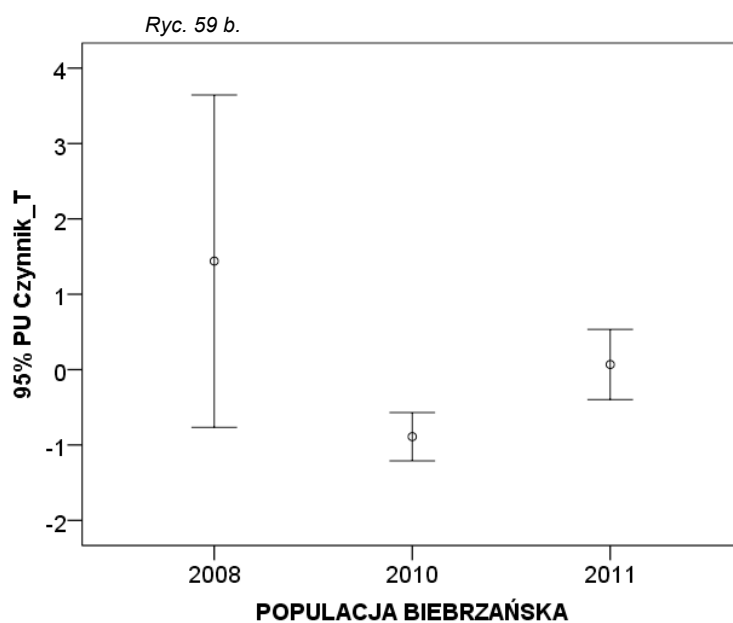
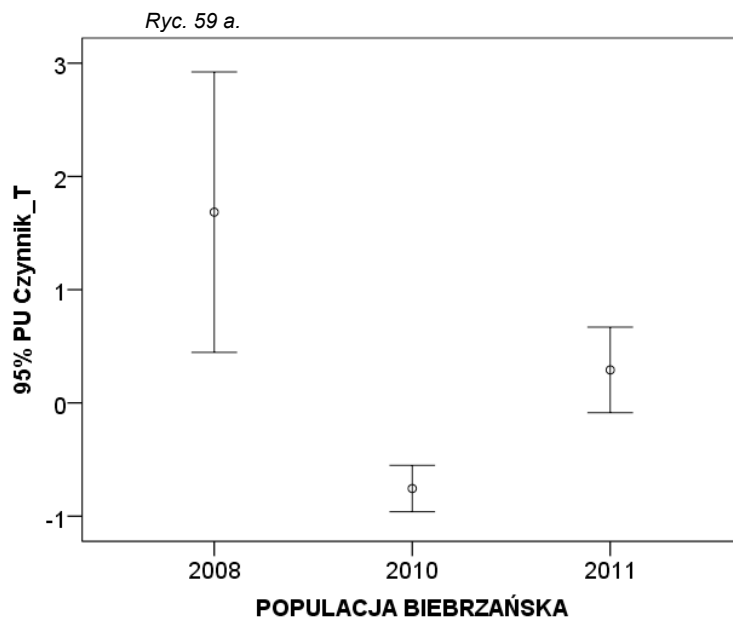
Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,285
% wyjaśnionej wariancji	82,135
skumulowany % wariancji	82,135
Peak	0,858
Quart 25	0,931
Quart 50	0,976
Quart 75	0,855

Tabela 25. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC1 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

Statystyki badanych zmiennych	PC1
wartość własna	3,363
% wyjaśnionej wariancji	84,074
skumulowany % wariancji	84,074
Peak	0,867
Quart 25	0,936
Quart 50	0,980
Quart 75	0,880

Tabela 26. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 65%).

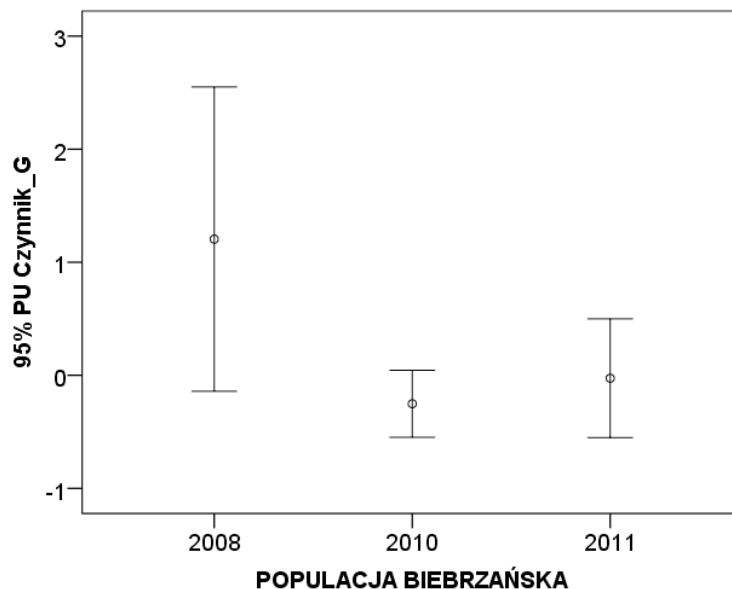
Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,045
% wyjaśnionej wariancji	76,12
skumulowany % wariancji	76,12
Peak	0,919
FundF	0,748
Quart 25	0,973
Quart 50	0,834



Ryc. 59 a i b. Wykresy słupków błędów obrazujące różnice między trzema sezonami lęgowy, dla populacji biebrzańskiej, w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości (średnia i 95% przedziały ufności) w obrębie fraz terkotów, wyrażonym komponentem PC1 (na podstawie analizy składowych głównych).

Tabela 27. Wartość własna, procent wyjaśnionej wariancji oraz współczynniki powiązania zmiennych zgrupowane w jeden główny komponent metodą analizy składowych głównych (PCA) uzyskany ze zmiennych testowanych. Tabela zawiera wartości najlepiej opisujące komponent (PC2 na poziomie, w którym repertuar został zbadany w min. 75%).

Statystyki badanych zmiennych	PC2
wartość własna	3,099
% wyjaśnionej wariancji	77,485
skumulowany % wariancji	77,485
Peak	0,939
FundF	0,719
Quart 25	0,973
Quart 50	0,869



Ryc. 60. Wykres słupków błędów obrazujący różnice między trzema sezonami lęgowymi dla populacji biebrzańskiej, w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości w obrębie fraz gwizdów, wyrażonym komponentem PC2 (na podstawie analizy składowych głównych, wynik istotny tylko na poziomie zbadania repertuaru w min. 65%).

### 3.5. Podsumowanie wyników

Wykonane przeze mnie analizy śpiewu wodniczki miały wieloaspektowy charakter. Porównałem skład repertuarów śpiewu samców na dwóch poziomach hierarchicznej struktury (kategorii oraz typów śpiewu), zbadałem parametry organizacji czasowej śpiewu, składni śpiewu oraz parametry związane z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości.

Wykazałem, że cztery badane populacje różniły się między sobą składem repertuaru śpiewu samców. Najlepszy model (nr 3; Tabela 9) wykazał, że prawie 18% zmienności w składzie repertuaru można wyjaśnić pochodzeniem z konkretnej populacji i dotyczył on gwizdów, potraktowanych jako kategorie a więc sklasyfikowane zgrubnie do zestawu pewnych klas, w obrębie których można było jeszcze rozróżnić dalsze, niższe poziomy zmienności. To pokazuje, że są zasadnicze różnice między populacjami, jeśli chodzi o gwizdy zawarte w śpiewie. Podział gwizdów na więcej typów (model nr 6) nie pozwalał na poprawę dopasowania modelu zmienności śpiewu wyjaśnianej pochodzeniem z konkretnej populacji, ale model wciąż był istotny. Włączanie do modeli terkotów, zarówno traktowanych osobno jak i razem z gwizdami, oraz bez względu na podział na kategorie i typy, nie sprawiało że modele lepiej wyjaśniały obserwowaną zmienność międzypopulacyjną (modele nr 1, 2, 4, 5). W przypadku analizy samych terkotów uzyskiwałem modele jedynie nieistotne (modele nr 2 i 5).

W oparciu o przeprowadzoną analizę DCA stwierdziłem, że największe różnice w typach terkotów i gwizdów rozpatrywanych łącznie oraz w typach gwizdów rozpatrywanych osobno, istnieją między populacjami białoruską i węgierską oraz pomorską i węgierską. O podobieństwach można mówić w przypadku populacji białoruskiej, biebrzańskiej i pomorskiej. Ustalono, że największą zmiennością wewnątrzpopulacyjną charakteryzuje się populacja pomorska, a najmniejszą populacja węgierska. Na podstawie analiz typów śpiewu nie uzyskano jednorodnego wzorca zmienności, który wiązałby się np. z wielkością populacji. Różnice i podobieństwa między populacjami scharakteryzowano dodatkowo posługując się liczbowym i procentowym udziałem typów stwierdzanych w czterech, trzech, dwóch i tylko jednej populacji. Analiza wykazała istotne różnice w wielkościach repertuarów śpiewu między populacjami. Największą średnią na samca liczbą typów łącznie odznaczała się populacja białoruska (wartości dla próby, w której repertuar

został zbadany w min. 75%;  $35,86 \pm 13,23$ , minimum=14, maksimum=53), a najmniejszymi populacja biebrzańska (wartości dla próby, w której repertuar został zbadany w min. 75%;  $21,54 \pm 9,37$ , minimum=10, maksimum=53). Nie zaobserwowano istotnych różnic między populacjami pomorską i węgierską w tych parametrach.

Wykazano ponadto, że skład repertuaru samców z tej samej populacji (biebrzańskiej) badanej w dwóch momentach sezonu lęgowego nie uległ istotnym zmianom. Między sezonami (2008, 2010 i 2011) w obrębie tej samej populacji wykazano istotne, ale ilościowo niewielkie zmiany w składzie repertuaru.

Na podstawie przeprowadzonych analiz stosujących ideę rarefakcji określono estymowane wielkości repertuaru śpiewu. Wykazano, że spośród 310 typów sylab opisanych dla wszystkich 106 zebranych nagrań, aż 56,1% stanowiły typy obecne tylko w danej populacji, a więc takie, które mają znaczenie jako wyróżniki lokalnych dialektów. Największy udział typów stanowiących wskaźniki dialektów wykazano w populacji biebrzańskiej (41,57% repertuaru populacji), nieco mniejszy udział tych typów posiadała w swoim repertuarze populacja białoruska (34,38%). Obie populacje zalicza się do populacji dużych i stabilnych. Populacje nieliczne i niestabilne charakteryzowały się mniejszym udziałem typów dialektowych: 28,57% w populacji węgierskiej i 24,14% w populacji pomorskiej.

Analizy organizacji czasowej, składni śpiewu oraz charakterystyk częstotliwościowych prowadzono za każdym razem na dwóch poziomach zbadania repertuaru. Poziomy te wyznaczono na podstawie wartości obserwowanych: 65% dla 200 fraz oraz 75% dla 300 fraz w nagraniu. Przetestowano 25 parametrów śpiewu, rozpatrując zmienność:

- w obrębie tej samej populacji (biebrzańskiej), w której śpiew samców zarejestrowano w

dwóch momentach sezonu lęgowego;

- w obrębie tej samej populacji (biebrzańskiej) w trzech sezonach lęgowych, tj. 2008, 2010, 2011;

- między czterema różnymi geograficznie populacjami (białoruską, biebrzańską, pomorską i węgierską). Podsumowanie tej części wyników zawiera tabela nr 28.

Nie wykazano żadnych istotnych różnic w parametrach organizacji czasowej oraz składni śpiewu w populacji (biebrzańskiej), której śpiew samców zbadano w dwóch momentach sezonu (I i III dekada czerwca). Na podstawie nagrań zebranych dla tej samej populacji w trzech różnych sezonach lęgowych (2008, 2010, 2011) nie uzyskano poważniejszych różnic w obrębie organizacji i składni śpiewu, poza trzema parametrami: długością sylab w terkocie (DSylT), odległością między sylabami terkotu w obrębie frazy (IN\_T), długością sylab w gwizdzie (DSylG).

Jednakże różnice te nie były duże i dotyczyły tylko próby o zbadanym repertuarze śpiewu w min. 65%. Wyniki te są ważnym uzupełnieniem i rozwinięciem analiz składu repertuaru. Można stwierdzić, że skład repertuaru śpiewu wraz z parametrami jego organizacji czasowej oraz składni nie ulega żadnym istotnym zmianom w obrębie tego samego sezonu lęgowego (przynajmniej w dużej i stabilnej populacji, jaką jest populacja biebrzańska) oraz żadnym poważniejszym zmianom między sezonami lęgowymi.

Tabela 28. Podsumowanie wyników analiz statystycznych dotyczących organizacji czasowej śpiewu, składni śpiewu oraz parametrów związanych z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości. Symbol • oznacza wynik istotny, oznaczenie „ns” wynik nieistotny. Podsumowanie obejmuje porównania w obrębie jednej (biebrzańskiej) populacji, której śpiew zbadano w dwóch momentach jednego sezonu lęgowego oraz w trzech różnych sezonach lęgowych, a także między czterema różnymi populacjami (białoruską, biebrzańską, pomorską i węgierską). Podsumowanie dotyczy dwóch (65% i 75%) rozpatrywanych poziomów zbadania repertuaru.

L.p.	Parametr	Populacja biebrzańska w		Populacja biebrzańska w		Cztery populacje: białoruska,	
		poziom zbadania repertuaru					
		65%	75%	65%	75%	65%	75%
<b>ORGANIZACJA CZASOWA ŚPIEWU</b>							
1	długość piosenki (DP)	ns	ns	ns	ns	•	•
2	liczba fraz w piosence (LF)	ns	ns	ns	ns	•	•
3	udział terkotów w piosence (UT)	ns	ns	ns	ns	•	ns
4	długość terkotu (DT)	ns	ns	ns	ns	•	•
5	liczba sylab w terkocie (LSylT)	ns	ns	ns	ns	•	•
6	długość sylab w terkocie (DSylT)	ns	ns	•	ns	•	•
7	tempo śpiewania terkotów (TEMPT)	ns	ns	ns	ns	•	•
8	odległość między sylabami terkotu w obrębie frazy (IN_T)	ns	ns	•	ns	•	•
9	udział gwizdów w piosence (UG)	ns	ns	ns	ns	•	ns
10	długość gwizdu w piosence (DG)	ns	ns	ns	ns	•	ns
11	liczba sylab w gwizdzie (LSylG)	ns	ns	ns	ns	•	•
12	długość sylab w gwizdzie (DSylG)	ns	ns	•	ns	•	•
13	tempo śpiewana gwizdów (TEMPG)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
14	odległość między sylabami gwizdu w obrębie w frazy (IN_G)	ns	ns	ns	ns	•	•
<b>SKŁADNIA ŚPIEWU</b>							
15	piosenki kierowane do innych samców (TYP A)	ns	ns	ns	ns	•	ns
16	piosenki o charakterze pośrednim (TYP B)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
17	piosenki kierowane do samic (TYP C)	ns	ns	ns	ns	•	•
18	przełączenia w piosence między terkotem i gwizdem (TG)	ns	ns	ns	ns	•	•
19	przełączenia w piosence między terkotem, gwizdem i terkotem (TGT)	ns	ns	ns	ns	•	•
<b>ROZKŁAD ENERGII SYGNAŁU W ZAKRESIE CZĘSTOTLIWOŚCI</b>							
20	częstotliwość maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach terkotów (PEAK_T)	ns	•	•	ns	•	•
21	pasmo częstotliwości sylab terkotów (BAND_T)	ns	ns	•	ns	•	•
22	częstotliwość maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach gwizdów (PEAK_G)	ns	ns	•	ns	•	•
23	pasmo częstotliwości sylab gwizdów (BAND_G)	ns	ns	ns	ns	ns	•
24	komponent z analizy składowych głównych dla fraz terkotów (PC1)	ns	•	•	•	•	•
25	komponent z analizy składowych głównych dla fraz gwizdów (PC2)	ns	ns	•	ns	•	•

Analizy sześciu parametrów związanych z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości pokazały, że nie ulegają one istotnym zmianom w ciągu tego samego sezonu lęgowego poza częstotliwością maksymalnej amplitudy sygnału w sylabach terkotów (PEAK\_T) i komponentem uzyskanym z analizy składowych głównych dla fraz terkotów (PC1). Oba wyniki istotne uzyskano jedynie dla 75% poziomu zbadania repertuaru śpiewu. W przypadku tej samej populacji badanej w trzech różnych sezonach lęgowych wykazano istotne zmiany w większości parametrów rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości na 65% poziomie zbadania repertuaru, z wyjątkiem nieistotnych różnic w paśmie częstotliwości sylab gwizdów (BAND\_G). Dla próby, w której poziom repertuaru został określony w przynajmniej 75%, wynik istotny uzyskano jedynie w przypadku komponentu uzyskanego z analizy składowych głównych dla fraz terkotów (PC1). Parametry związane z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości zależne są nie tylko od osobników, ale w dużej mierze mogą być zależne od warunków środowiskowych (struktura roślinności, poziom wilgotności etc.) Biorąc pod uwagę próbę, dla której repertuar został zbadany w większym stopniu (min. 75%) można stwierdzić, że w zasadzie rozkład energii sygnału w zakresie częstotliwości nie ulega poważniejszym zmianom w obrębie jednego jak i kilku kolejnych sezonów lęgowych w tej samej populacji.

Porównania czterech różnych geograficznie populacji wodniczki wskazują na istotne różnice w wielkości, składzie repertuaru śpiewu, jak również w większości analizowanych parametrów organizacji czasowej, składni śpiewu oraz rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości. Zebrane wyniki wskazują jednoznacznie na istnienie zróżnicowania przestrzennego śpiewu.

## 4. Dyskusja

### 4.1. Wprowadzenie

Zmienność geograficzna śpiewu ptaków jest intensywnie badanym aspektem komunikacji dźwiękowej. Mimo funkcjonowania w literaturze szeregu hipotez aspirujących do wyjaśnienia przyczyn tej zmienności (m.in. hipotezy adaptacji genetycznej, adaptacji socjalnej, adaptacji do środowiska itd.), żadna nie wydaje się być tą jedyną, najlepiej tłumaczącą wielość obserwowanych w przyrodzie wzorców. Żadnej też z głównych hipotez, nie udało się statecznie wykluczyć (przegląd w Catchpole i Slater 2008). Nie jest to zresztą niezbędne, ponieważ zmienność geograficzna śpiewu może być efektem równoczesnego działania wielu czynników, które niekoniecznie muszą się wzajemnie wykluczać (Slabbekoorn i Smith 2002a). W pewnych przypadkach, obserwowana zmienność w śpiewie może też być efektem jakichś dodatkowych czynników, których podstawowe hipotezy nie uwzględniają. Dobrym przykładem może tu być zmienność struktury śpiewu modraszki *Poecile caeruleus*, która kształtowana jest w wyniku interakcji z konkurującą o zasoby większą sikorą, t.j. bogatką (Doutrelant i Lambrechts 2001).

Szczególnie ptaki śpiewające stały się tu niewątpliwie modelowym obiektem badań, ale samo zjawisko dotyczy tak naprawdę sygnałów i zwierząt w ogóle, włączając w to mowę człowieka (Bradbury i Vehrencamp 2011). Warto zauważyć, że w wyniku różnych czynników, często natury przypadkowej bądź technicznej (ograniczenia analizy dźwięków w przeszłości), za obiekty badawcze służyły głównie gatunki ptaków posiadające niewielkie repertuary. Przykładami takich gatunków są chociażby pasówka białobrewa *Zonotrichia leucophrys* (Kroodsma i in. 1984), pasówka śpiewna (Beecher i Brenowitz 2005) czy potrzyszcz *Emberiza calandra* (McGregor 1980, Osiejuk i Ratyńska 2003).

Wykonane przeze mnie badania zmienności geograficznej śpiewu populacji wodniczki są kolejnymi, które dostarczają nowych informacji o zmienności śpiewu u gatunków znacznie słabiej zbadanych i posiadających o wiele bardziej skomplikowaną strukturę śpiewu oraz wielkości prezentowanych repertuarów (Kroodsma 1980, Pytte 1997, Tracy i Baker 1999, Mota i Cardoso 2001, Tracy i in. 2009, Briefer i in. 2010, Petruskova i in. 2010).

#### **4.2. Wielkość repertuaru**

Repertuar śpiewu wodniczki, rozumiany jako liczba różnych typów sylab śpiewanych przez jednego samca, wynosił w badanych przeze mnie czterech populacjach przeciętnie 26 i wahał się między wartościami 10 i 53. Jeśli wziąć pod uwagę wartości estymowane repertuaru, to oczekiwana przeciętna wielkość repertuaru całkowitego sylab osobnika wynosiła około 32 i wahała się między 12 i 66. Są to już wartości znacząco większe niż u ptaków śpiewających proste piosenki zorganizowane w małe repertuary, złożone zaledwie kilku typów (zarówno sylab jak i strof). Wielkości te są bardzo zbliżone do tych charakteryzujących repertuar sylab u blisko spokrewnionego trzciniaka (Węgrzyn i Leniowski 2010). Jednak jeśli porównamy je z repertuarami niektórych innych gatunków z rodzaju *Acrocephalus*, to wodniczka rekordzistką nie jest. Na przykład, samce zaroślówki *A. dumetorum* wykorzystują w śpiewie od 40 do 70 typów sylab (Marova i in. 2010), samce rokitniczki *A. schoenobaenus* mają repertuary złożone z 60-80 różnych sylab (Nicholson i in. 2007), samce tamaryszki *A. melanopogon* śpiewają nawet do 200 różnych sylab (Febl i Hoi 2000) a specjalistka od mimikry - łożówka *A. palustris* - potrafi wydawać ich jeszcze więcej (Bell i in. 2004, Garamszegi i in. 2005). Porównanie wielkości obserwowanych i estymowanych repertuarów wodniczki, oraz fakt że zmienność sylab - zwłaszcza w przypadku gwizdów - ma charakter dość ciągły, wskazuje iż gatunek ten można zaliczyć do

grupy ptaków posiadających dość duże repertuary śpiewu, o potencjalnie sporej innowacyjności (Garamszegi i in. 2005, Palmero i in. 2012). Mogą o tym świadczyć chociażby obserwacje zmienności sylab. W kategoriach gwizdów o jakimś zdefiniowanym przebiegu, dajmy na to najpierw wzrastającej a następnie opadającej częstotliwości, mamy tak naprawdę wiele odmian, nazywanych tutaj typami, które po prostu różnią się detalami przebiegu zmian częstotliwości dominującej. Mimo, że zmiany takie mogą się wydawać niewielkie, to jednak są one wychwytywalne nawet dla ludzkiego ucha i mogą stanowić bazę dla oceny różnorodności śpiewu dla samic (jeśli jest to cecha, po której mogą one ocenić jakość samca, co zaobserwowano np. u trzciniaaka czy rokitniczek (Catchpole 1973, Hasselquist i in. 1996). Promiskuityczny system rozrodu, brak opieki rodzicielskiej ze strony samców (poza ewentualnym alarmowaniem przy gnieździe Dyrz i in. 2011), dość duże repertuary i ich duża zmienność osobnicza, pozwalają przypuszczać iż również tutaj wielkość repertuaru może być cechą kluczową dla wyboru samców przez samice, wymaga to jednak eksperymentalnego potwierdzenia.

Warto zastanowić się w tym miejscu nad tym, jakie czynniki determinują wielkość repertuaru śpiewu u poszczególnych gatunków ptaków? U śpiewających wróblowych *Passeriformes* za naukę i produkcję śpiewu odpowiedzialny jest znajdujący się w mózgu ośrodek oznaczany skrótowo HVC, co w naukowej literaturze angielskiej rozszyfrowywane jest często jako „*higher vocal center*”. W rzeczywistości, skrót ten wziął się z łacińskiego określenia „*hyperstriatum ventrale, pars caudale*”, które precyzyjnie lokalizuje tę strukturę w mózgu ptaków (Reiner i in. 2004). W obrębie rodziny *Sylviidae*, do której należy wodniczka wykazano istotną relację między wielkością repertuaru śpiewu a objętością HVC (Szekely i in. 1996). Ma to szczególne znaczenie w kontekście tego, że wzrost wielkości repertuaru śpiewu wyrażanego wielkością repertuaru sylab jest spowodowany przez presję selekcji

płciowej, która działa poprzez wybór samic. I tak w rodzaju *Acrocephalus*, do którego należy wodniczka, dobór doprowadził do zwiększonych repertuarów śpiewu i większej objętości HVC. Dokładnie w przeciwnym kierunku przebiegł proces ewolucji u gatunków z rodzaju *Locustella*, które należą do tej samej rodziny. Posiadają one proste piosenki a wielkość repertuaru śpiewu oraz objętość HVC pozostają małe. Mimo ogromnej roli, jaką odgrywa socjalne uczenie się śpiewu od innych osobników, wyniki niektórych badań pokazały zadziwiające wyniki. Na przykład u blisko spokrewnionej z wodniczką rokitniczki, charakteryzującej się znacznym repertuarem i złożonością śpiewu, jak najbardziej korelującą z odpowiednim rozwojem HVC, cechy te rozwijały się również bez potrzeby kontaktu z innymi osobnikami. Kiedy rozdzielono pary bliźniąt samców rokitniczki i jedno trzymane w trakcie okresu wrażliwości na zapamiętywanie wśród innych osobników a drugą grupę w izolowanych akustycznie komorach, to ostatecznie ptaki z obydwu grup śpiewały równie złożone piosenki i posiadały tak samo dobrze rozwinięte HVC i inne rejony mózgu związane z produkcją sygnałów (Leitner i in. 2002). Doświadczenie to uczy, iż pomimo faktu że dla wielu gatunków jednoznacznie wykazano niezbędność i rolę przebywania w otoczeniu socjalnym podczas nauki (szereg przykładów w Catchpole i Slater 2008), to jednak zapewne nie zawsze i nie całą zmienność śpiewu da się wytłumaczyć jedynie dostępnością wzorców i przebiegiem procesu nauki. Wydaje się więc, że przynajmniej u niektórych gatunków siła nacisku selekcyjnego związanego z doborem płciowym, mogła doprowadzić do genetycznego uwarunkowania przynajmniej pewnych cech śpiewu (np. wielkość repertuaru). Może się to odbywać przez wpływ selekcji na kształtowanie się odpowiednich obszarów kontrolujących produkcję śpiewu w mózgu jeszcze zanim zacznie się proces nauki w trakcie ontogenezy (Szekely i in. 1996).

Różnice w śpiewie, zarówno gatunków, populacji w obrębie jednego gatunku oraz międzyosobnicze mogą być kształtowane zarówno przez działanie doboru płciowego,

zmienność czynników środowiskowych jak i ich łączny wpływ (Searcy i Andersson 1986, Slabbekoorn i Smith 2002a, Boncoraglio i Saino 2007). Bardzo istotny jest sam proces nauki śpiewu przez młode ptaki od osobników dorosłych z otoczenia socjalnego. Na przykład u wspomianej przed chwilą rokitniczki stwierdzono, że samce sąsiadujące ze sobą mają częściowo wspólne repertuary ale niezależnie od tego wielkość repertuarów zmieniała się w czasie i korelowała pozytywnie z ich wiekiem (Nicholson i in. 2007). Największy skok w wielkości repertuaru następował między pierwszym i drugim rokiem życia. Łącznie wyniki tych badań i omawianych tu wcześniej pokazują w klarowny sposób jak geny i transmisja kulturowa wzajemnie wchodzi w interakcję. Z jednej strony pokazują, że wielkość repertuarów u rokitniczki jest kształtowana genetycznie i osobniki lepsze jakościowo, dłużej żyjące, mają repertuary większe, i że rozwijają je nawet bez odpowiednich wzorców. Z drugiej strony, obecność wzorców, a więc innych samców własnego gatunku, powoduje że śpiewane są w dużej mierze takie same sylaby w obrębie repertuaru (do dyskusji nad tym zagadnieniem przejdę w dalszej części).

Znacznie wcześniejsze badania nad rokitniczką pokazały, że samice tego gatunku wyraźnie preferują większe repertuary samców. Wykazano to na dwa sposoby, w tym analizując zachowania implantowanych estradiolem samic w odpowiedzi na playback śpiewu (Catchpole 1973, 1980, Catchpole i in. 1984). Tego typu preferencje tłumaczy się dziś zwykle tym, że samice mogą odnosić z takich wyborów pośrednie korzyści (hipoteza dobrych genów) a więc złożony śpiew jest w tym przypadku jedynie wskaźnikiem jakości samca (Bradbury i Vehrencamp 2011). Niemniej warto zauważyć, iż nawet dla rokitniczki nie wszystkie badania dają spójne wyniki. Na przykład Marshall i in (2007) wykazali, że w badanej przez nich populacji, samice rokitniczek jako partnerów do kopulacji poza parą, preferowały samce z mniejszym repertuarem. Wydaje się więc, że nawet wtedy gdy preferencje samic w kierunku większych repertuarów są wyraźne, to jednak w naturalnych, często bardzo zmiennych w

czasie i przestrzeni warunkach, mogą być znacząco modyfikowane przez środowisko.

Nietrudno sobie wyobrazić, że wpływ środowiska może działać na śpiew w skali lokalnej, jeśli środowisko jest heterogenne i zawiera zarówno płaty o wysokiej jak i niskiej jakości (Hoi-Leitner i in. 1995). Można się również spodziewać, że u gatunków o szerokim zasięgu występowania, jakością siedlisk mogą różnić się całe populacje (Baker 2006). Klasyczne przykłady dotyczą tutaj chociażby badań w gradiencie szerokości geograficznej, która drastycznie wpływa na szereg parametrów populacji (Lomolino i in. 2010) czy w gradiencie pionowym roślinności górskiej (Handford 1981). Bogatsze, bardziej zróżnicowane lub też bardziej intensywne sygnały kierowane do samic możliwe są, patrząc z takiej perspektywy, wtedy kiedy samce korzystają z lepszej jakościowo (i ilościowo) bazy pokarmowej, ponieważ większa zasobność pokarmowa obniża relatywne koszty śpiewu. Należy jednak pamiętać, że czynnikiem zaburzającym w praktyce ten pozornie prosty związek może być preferowanie przez samice zasobności pokarmowej środowiska jako takiej, niezależnie od preferencji w stosunku do cech samca (Hoi-Leitner i in. 1995, Gil i Slater 2000). Jest to więc typowy przypadek problemu tzw. trzeciej zmiennej (ang. *third variable*) który jest nieodłącznym czynnikiem potencjalnie zaburzającym wyniki w badaniach o charakterze korelacyjnym (Ruxton i Colegrave 2006).

Rola śpiewu w doborze płciowym wzrasta, gdy zagęszczenia w populacji nie są wysokie, okres lęgowy jest krótki, a zasobna baza pokarmowa pozwala obniżyć koszty śpiewu, tak też dzieje się na wysokich szerokościach geograficznych północnej półkuli Ziemi (Irwin 2000). Stąd też ważnym czynnikiem kształtującym zmienność śpiewu jest ten jego parametr, który ma stanowić wiarygodny element sygnalizujący jakość samca przy wyborze przez samicę, bądź ten, który decyduje o wiarygodności sygnalizowanej siły czy motywacji do walki, jeśli chodzi o dobór wewnątrzplciowy (Bradbury i Vehrencamp 2011).

Wiarygodność sygnałów nadawanych przez samce utrzymywana jest przez szeroki zestaw wielu czynników fizjologicznych i środowiskowych, przynajmniej jeśli spojrzymy na śpiew z szerszej, wielogatunkowej perspektywy. Ważne mogą być koszty energetyczne produkcji sygnału, ryzyko drapieżnictwa na jakie wystawia się nadawca podczas produkcji, bądź też ryzyko odwetu ze strony innych osobników własnego gatunku, które chcą sprawdzić wiarygodność nadawanej informacji (Dyrzcz i in. 2011, Gil i Gahr 2002). W przypadku wodniczek wiadomo z pewnością, że ptaki z populacji pomorskiej zmuszone są, w celu poszukiwania wystarczających zasobów pokarmowych, do pokonywania istotnie dłuższych dystansów, niż ptaki z populacji z biebrzańskiej czy białoruskiej (Tanneberger i in. 2013). Gorsze parametry siedliska odzwierciedlone są również w gorszej jakości wykonania gniazd, determinowanej rodzajem dostępnego materiału budulcowego. Bardzo niski lub też zerowy poziom wody wpływa na to, że gniazda zakładane są niżej. To z kolei powoduje, że wzrasta ryzyko drapieżnictwa, a jak wiadomo śpiew samców u tego gatunku może być również kosztem w tym sensie, że jest używany poza typowym jego przeznaczeniem jako forma opieki rodzicielskiej. Podejrzewa się, że w okresie inkubacji jaj przez samice, samce mogą używać śpiewu jako sygnału alarmowego (Dyrzcz i in. 2011). Podkreślić należy również to, że populacja pomorska jest najbardziej pofragmentowana. Pozostałe populacje zajmują zwarte, rozległe i jednorodne płaty odpowiednich siedlisk. Ewentualnie, tak jak to miało miejsce w przypadku populacji węgierskiej, dogodne płaty siedlisk (odpowiednia roślinność, warunki wilgotne i mokre) poprzedzielane płatami gorszymi ale w dużo mniejszej skali przestrzennej niż na Pomorzu Zachodnim. Stąd też, wydaje się iż jeśli środowisko życia ma modyfikować śpiew wodniczek, to populacja pomorska powinna być pod tym względem najbardziej odmienna, co pasuje do wielu uzyskanych przez mnie wyników.

Wśród ptaków śpiewających wyróżniamy gatunki o śpiewie nieciągłym, u których

wielkość repertuaru mierzona jest zwykle liczbą różnych typów śpiewu oraz gatunki o śpiewie ciągłym, u których wielkość repertuarów wyrażana jest liczbą różnych sylab (Catchpole i Slater 2008). Wodniczka należy do takich gatunków, gdzie co prawda możemy wyróżnić strofy, tj. spotykamy wyraźnie dłuższe pauzy między pewnymi sekwencjami sylab zorganizowanych we frazy, niemniej bardzo często odstępy te zmieniają się w sposób niemalże ciągły. Stąd też arbitralność zasad, na jakich przyjąłem w niniejszej pracy wyróżnianie strof śpiewu, wydaje się uzasadniona. Jednocześnie nie zmienia to faktu, że dla tego gatunku lepszym podejściem do szacowania wielkości repertuaru wydaje się być zliczanie sylab różnego typu lub jednorodnych fraz, które są sekwencjami powtarzanych w seriach sylab (w tej konwencji mówienie o repertuarze sylab bądź repertuarze fraz jest tożsame). Nie opisuje się tu typów śpiewu złożonych z sylab, czy fraz o określonej kolejności, jak to się robi dla gatunków o prostym śpiewie (np. Osiejuk i in. 2003).

Posiadanie kilkunastu czy kilkudziesięciu podstawowych jednostek zmienności w śpiewie, w połączeniu z dość dowolnym ich zestawianiem w strofy sprawia, że śpiew wodniczki jako całość jest bardzo zmienny i niewątpliwie jest w nim potencjał zakodowania bardzo dużej ilości informacji w jednostce czasu. Jest to o tyle ważne, że dowolną ilość informacji można zakodować nawet w postaci binarnej. W tym przypadku, gdy odpowiednikiem 0 i 1 byłyby np. konkretny dźwięk lub cisza o określonym czasie trwania, to ograniczeniem staje się jedynie czas produkcji sygnału, zawierającego daną ilość informacji. Jeśli chodzi o funkcjonalność takiej różnorodności, oznacza ona, iż stosunkowo niewielka próba śpiewu wodniczki może nieść dużą ilość informacji. Na przykład, zarówno dla samców jak i samic, czy też o przynależności gatunkowej, populacyjnej, *id* osobnika, motywacji, kondycji, genach itd.; patrz Bell i in. 2004). Takie przypuszczenie wydaje się tym bardziej logiczne, ponieważ (mimo że wodniczka ma całkiem spory repertuar) widać, że selekcja

naturalna czy też jej szczególny rodzaj - selekcja płciowa - nie ukierunkowała się jedynie w stronę maksymalizacji wielkości repertuaru, pomimo iż w rodzinie pokrzewek takie zdarzenia w historii ewolucyjnej gatunków miały miejsce (Catchpole 1980).

Jeśli spróbujemy spojrzeć na analizę wielkości repertuarów całościowo, skupiając się na najlepiej zbadanej grupie ptaków z badanych populacji, to łączny obserwowany repertuar terkotów i gwizdów wyniósł 253 typy, a estymowany prawie 316. Oznacza to, że nagrywając sekwencje śpiewu zawierające co najmniej 300 fraz uzyskujemy bezpośrednią informację o około 80% estymowanego (a więc najprawdopodobniej kompletnego) repertuaru. Uzyskane wyniki wskazują na dość mocny związek liczby nagranych fraz z kompletnością szacowania repertuaru. Ponownie sprzyja to przypuszczeniom, że samice wsłuchujące się w śpiew samców, mogą optymalizować czas poświęcony na ich ocenę, ponieważ na bazie próbki jego repertuaru możliwe jest oszacowanie rzeczywistej wartości (Bell i in. 2004, Darolová i in. 2012).

Wykazałem istotne różnice w wielkościach repertuarów między populacjami, z największą średnią liczbą typów terkotów i gwizdów w populacji białoruskiej, nieco niższą ale podobną dla obu populacji pomorskiej i węgierskiej i w końcu najmniejszą liczbą typów w populacji biebrzańskiej. Nieco inaczej wielkości repertuarów kształtują się, gdy zestawimy je z liczbą samców nagranych w każdej z populacji. Ponownie najuboższa pozostaje populacja biebrzańska, a znacząco bogatsze stają się, kolejno, pomorska, białoruska i węgierska. W kontekście opisywanego w ostatnich latach zjawiska, zarówno zubażania jak i wzbogacania śpiewu w populacjach o gorszej kondycji (Osiejuk i in. 2003, Łosak 2007, Laiolo i Tella 2007, Laiolo i in. 2008), należy na uzyskane wyniki patrzeć z dużą ostrożnością interpretacyjną. Niekoniecznie u wodniczki stan populacji musi być odzwierciedlony liczbą typów fraz produkowanych przez osobniki w danej populacji. Szczególnie, że porównanie

liczby typów fraz w repertuarze populacji (w tym w przeliczeniu tej liczby na liczbę samców od których pozyskano sygnał) wyraźnie różnicuje dwie największe i stabilne populacje, gdzie powinniśmy się spodziewać podobnej różnorodności.

Jak pokazują badania przeprowadzone na wielu ptakach, populacje z różnych fragmentów zasięgu geograficznego danego gatunku mogą charakteryzować się odmienną wielkością repertuarów śpiewu (np. strzyżyk *Troglodytes troglodytes* Kroodsma 1980). Jednak cechy śpiewu, które różnią od siebie populacje ptaków danego gatunku są najczęściej inne. Mogą to być: jakościowy skład repertuaru sylab lub typów śpiewu (np. potrzyszcz - Osiejuk i Ratyńska 2003, ortolan - Łosak 2007), udział specyficznych struktur śpiewu charakterystycznych dla danej populacji (np. świergotek drzewny *Anthus trivialis*, Petruskova i in. 2010), parametry składni (np. zaroślówka - Marova i in. 2010), czy poziom współdzielenia sylab między osobnikami w różnych populacjach (m.in. u skowronka *Alauda arvensis*, Briefer i in. 2010). Niekoniecznie więc sama liczba różnych typów sylab obecnych w repertuarze samców wodniczki, musi mieć znaczenie w różnicowaniu odległych czy odmiennych (jakościowo) populacji wodniczek.

### **4.3. Współdzielenie repertuarów**

Współdzielenie repertuarów z innymi osobnikami w populacji jest często związane z utrzymaniem terytorium (Beecher i inni 2000, Griebmann i Naguib 2002). W tym sensie struktury śpiewu wykorzystywane w komunikacji między samcami powinny pełnić rolę dialektów. Pisząc wprost, wspólny język umożliwia lepszą komunikację. Wodniczka jest gatunkiem o promiskuitycznym systemie rozrodu, gdzie samce nie zajmują czynnie określonych terytoriów, lecz poruszają się dość swobodnie i poszukują okazji do kopulacji z jak największą liczbą samic (Dyrz i Borowiec 2006). „Terytoria” samców wodniczek mogą

zajmować powierzchnię nawet do 8 ha i pokrywają się w 74% z obszarami wykorzystywanymi przez inne samce. Mobilność samców w obrębie płatów siedlisk koreluje bezpośrednio z dostępnością „gotowych do zapłodnienia” samic (Schmidt i in. 1999). W tym kontekście repertuar samców z populacji stabilnych, o zwartych płatach, powinien odznaczać się dużym udziałem wspólnych typów sylab, ponieważ osobniki takie są ze sobą w ciągłym kontakcie.

Ma to potwierdzenie w wynikach jakie otrzymałem, ponieważ ptaki ze stabilnych populacji zasiedlających jednorodne środowiska bardziej u wspólniały repertuary. W przypadku pofragmentowanej populacji pomorskiej zmienność typów śpiewu między samcami była największa. Podobnego wyniku należało by się, przynajmniej teoretycznie, spodziewać także w przypadku populacji węgierskiej. Jednak uzyskane wyniki nie potwierdzają dużej zmienności wewnątrzpopulacyjnej typów. Może to być efektem niewielkiej próby ale wydaje mi się, że przyczyny są jednak inne. Populacja węgierska, mimo izolowania i znacznych fluktuacji liczebności, utrzymywała się jednak na tym obszarze znaczny czas i wydawała się mieć długookresowo stabilny charakter. Nie była też populacją o charakterze pofragmentowanym, co jest charakterystyczną cechą populacji z Pomorza Zachodniego (Tanneberger et al. 2013). Wymarcie tej populacji miało charakter drastyczny i jak się wydaje nastąpiło z przyczyn losowych w latach 2009-10 roku a jedną z ostatecznych przyczyn była powódź w 2010 roku (obserwacje własne).

Zaobserwowane u wodniczki wzorce współdzielenia repertuarów sylab w znacznym stopniu pasują do tego jak u wspólniają repertuary inne gatunki w obrębie rodzaju *Acrocephalus* (rokitniczka - Nicholson i in. 2007, trzciniak - Węgrzyn i Leniowski 2010, Węgrzyn i in. 2010).

Podsumowując, istotnie różna liczba obserwowanych typów sylab w badanych czterech populacjach wodniczki nie odzwierciedla w spójny sposób wielkości czy stanu jakościowego tych populacji. Jednak niekoniecznie wielkość populacyjnego repertuaru sylab musi być cechą istotną w ocenie jakości populacji. Parametrem, który wyraźnie różnił badane populacje było posiadanie charakterystycznych dla konkretnej populacji typów sylab, a poziom zmienności typów w obrębie populacji korespondował z tezą, że w przypadku populacji pofragmentowanych (populacja pomorska) zmienność śpiewu powinna być większa, niż w populacjach o niezaburzonej ciągłości siedlisk. Należy podkreślić, że obserwowana w innych badaniach (np. Briefer i in. 2010, Petruskova i in. 2010) rosnąca tendencja do współdzielenia repertuarów w populacjach pofragmentowanych i izolowanych ma charakter przeciwny do tego, co obserwowałem w przypadku wodniczki. Wyjaśnieniem takiego stanu rzeczy może być jej specyficzny system rozrodczy, którego konsekwencją jest brak terytorializmu samców oraz częste przemieszczanie się samców między płatami pofragmentowanej populacji.

#### ***4.4. Terkoty i gwizdy jako składniki śpiewu***

Kolejna niezwykle ważna rzecz związana z opisem śpiewu, pozwalająca zrozumieć jego funkcje dotyczy tego, z jakich struktur on się składa i w jakich proporcjach takie struktury tworzą repertuar osobnika i populacji. Jak wspominałem wcześniej, w repertuarze wodniczki występują dwie, kompletnie odmienne akustycznie klasy dźwięków, t.j. terkoty i gwizdy. W sensie ilościowym, śpiew wodniczki aż w 81,5% złożony był ze struktur o charakterze terkotów a jedynie w 18,5% ze struktur o charakterze gwizdów. Jednocześnie, jeśli chodzi o liczbę różnych typów terkotów i gwizdów w repertuarze, jednoznacznie dominowały gwizdy. Jako sylaby są one bardziej różnorodne i przejawiają się w o wiele

większej liczbie form. Zmienność terkotów miała prostszy charakter, który polegał głównie na ich odmiennej organizacji w czasie bądź, dodatkowo, zmieniającej się z czasem amplitudzie co odzwierciedliłem przypisując im homo- bądź heterogeniczny charakter już w samym opisie typów (patrz metody).

Terkoty i gwizdy wyróżnić można w śpiewie praktycznie wszystkich europejskich gatunków z rodzaju *Acrocephalus*, chociaż dominacja ilościowa tych struktur może być odmienna (Bergmann i in. 2008). Na przykład u trzciniaka również wyróżnia się terkoty i gwizdy, ale ich proporcje są inne, niż u wodniczki. Dominują, co prawda, terkoty nad gwizdami, lecz proporcje między nimi to odpowiednio 58% i 42%. Natomiast średni repertuar terkotów (23,4) jest większy niż gwizdów (16,7) (Węgrzyn i Leniowski 2010).

Posiadanie w repertuarze i produkowanie dźwięków o wyraźnie odmiennej strukturze nie jest czymś wyjątkowym. Tego typu zróżnicowanie powstało u wielu gatunków ptaków. Dobrym przykładem jest, należąca do pokrzewek kapturka, której śpiew składa się z dwóch fraz o odmiennej charakterystyce spektralnej. Wpływa to w efekcie na zróżnicowany zasięg słyszalności tych struktur a w konsekwencji również na docelowego odbiorcę (Mathevon i in. 2004). Jak pokazały eksperymenty, u wodniczki odmienne struktury w jej śpiewie są po prostu adresowane do osobników będących przedstawicielami odmiennych płci (Catchpole i Leisler 1989, 1996). Terkoty są niezwykle ważne w komunikacji z samcami, podczas gdy gwizdy, w komunikacji z samicami. Tego typu zmienność śpiewu, którego odmienne wersje kierowane są różnych płci, występuje też u innych gatunków i może przybierać różne formy (np. Byers 1996). Jest to też cecha charakterystyczna dla innych przedstawicieli rodzaju *Acrocephalus* (np. trzciniak, Węgrzyn i Leniowski 2010). Terkoty są dźwiękami o szerokim paśmie częstotliwości, dość gwałtownym początku i końcu i zwykle agresywnym znaczeniu. Wpisują się więc swoją strukturą dość dobrze w uniwersalne zasady kodowania agresywnej motywacji i wiele na to wskazuje, że zasady te są w dużej części wspólne dla wielu grup

zwierząt (Bradbury i Vehrencamp 2011). Wnioski takie wspierają też porównawcze badania na innych gatunkach ptaków. Na przykład u wikłacza dwubarwnego *Ploceus bicolor*, porównania charakterystyk śpiewu w obrębie siedmiu populacji i dwóch podgatunków, wykazały, że tzw. element „harsh” (t.j. ostry w tonie, szerokopasmowy szum) jest współdzielony w obrębie wszystkich populacji w danym podgatunku (Wickler i in. 2006).

Warto też zauważyć, iż zgrubne wyróżnienie dwóch rodzajów struktur w śpiewie, może nie wyczerpywać zmienności organizacyjnej piosenki. Na przykład u trzciniaka, gwizdy mają dość różnorodny charakter, niektóre są bardzo złożone i trudne do wykonania (Węgrzyn i in. 2010), inne zaś są sezonowo mało zmienne, występują wyłącznie na początku strof i wydają się kodować „nazwisko” osobnika (Węgrzyn i in. 2009).

#### **4.4.1. Terkoty i gwizdy a współdzielenie śpiewu i powstawanie dialektów**

W wyjaśnianiu procesów kształtowania się repertuarów śpiewu napotykamy na dwa zasadniczo odmienne poglądy (Krebs 1977). Pierwszy wskazuje właśnie na rolę samic, dla których repertuar śpiewu jako cecha napędzana przez dobór płciowy jest ważnym kryterium w ocenie i zdobyciu partnera do rozrodu (Mountjoy i Lemon 1996, Reid i in. 2004). W tym sensie samice mogą wpływać na utrzymywanie się dialektów, preferując śpiew samców ze swojej lokalnej populacji (O’Loghlen i Rothstein 2003). Jeśli tak jest rzeczywiście, powinniśmy obserwować zmienność dialektową śpiewu w sygnałach kierowanych przez samce do samic. W przypadku wodniczki oznaczałoby to, że gwizdy są bardziej specyficzne dla lokalnej populacji niż terkoty i takie wyniki rzeczywiście zgodne są z materiałem jaki zebrałem w niniejszej pracy. Zarówno kategorii jak i typów gwizdów było zdecydowanie więcej niż terkotów. Terkoty pozostawały w dużej mierze uogólnione dla wszystkich populacji (zależy od poziomu rozpatrywania: kategorie, typy), podczas gdy gwizdy w dużej

mierze były specyficzne dla lokalnych populacji. Warto zauważyć, że wyjątkowe typy terkotów były sylabami specyficznymi dla pewnych pojedynczych osobników a nie dla wielu osobników z jakiejś konkretnej populacji.

Drugi pogląd, wskazuje na rolę samców i wpływ interakcji między nimi na powstawanie dialektów. Chyba najlepszym obecnie przykładem takiego powstawania dialektów jest pasówka śpiewna. Ptaki z tego gatunku mają stosunkowo niewielkie repertuary, od kilku do kilkunastu piosenek, które są współdzielone z sąsiadami. W osiadłych populacjach pasówek, dla utrzymania terytorium wręcz kluczowe jest współdzielenie części repertuaru z sąsiadami, ponieważ używanie piosenek wspólnych bądź własnych umożliwia odpowiednie ukierunkowywanie sygnału do konkretnych odbiorców. To pozwala z kolei obniżać koszty utrzymania terytorium (Beecher i in. 2000). Takie zachowanie siłą rzeczy skutkuje też przestrzenną organizacją sygnałów – grupy samców kontaktujących się ze sobą są bardziej podobne, bo współdzielą więcej typów śpiewu.

Oczywiście te dwa skrajne poglądy są jedynie efektem badań nad gatunkami, u których selekcja naturalna rzeczywiście przebiegła z jakichś przyczyn w odmiennych kierunkach. Nie ma jednak żadnych teoretycznych przeciwwskazań, dla których nacisk ze strony samic i samców nie miałby działać podobnie. Na przykład, samice mogłyby preferować większe repertuary, bądź repertuary współdzielone z sąsiadami a jednocześnie większe i bardziej współdzielone repertuary umożliwiałyby lepszą obronę terytoriów.

Uzyskane przeze mnie nagrania śpiewu pozwalają na ocenę, że w przypadku wodniczki komunikacja między samcami jest mocniej uwarunkowana genetycznie. Terkoty obserwowane we wszystkich populacjach są na tyle mało zmienne i uwsólnione, że pozwalają na komunikację między samcami bez względu ich pochodzenie konkretnej populacji. Alternatywnym, bądź uzupełniającym wyjaśnieniem, może być też możliwość, że terkoty są również sygnałem przynależności do gatunku, a co za tym idzie, mało zmienne z tej

właśnie przyczyny (ang. *invariant features hypothesis*, Marler 1960). Warto pamiętać, iż mimo że terkoty kierowane są głównie do samców, o czym wnioskowano obserwując ich reakcje (Catchpole i Leisler 1989), to nie oznacza to automatycznie, że nie niosą one również informacji wykorzystywanej przez samice. Nie zawsze brak bezpośredniej reakcji na sygnał oznacza, że nie został on odebrany i uwzględniony przy podejmowaniu kolejnych decyzji. Budowa terkotów może chociażby ułatwiać lokalizację nadawcy, może być też sygnałem albo niezbędnym komponentem sygnału przynależności gatunkowej (Bradbury i Vehrencamp 2011).

Bardzo często, przynajmniej laicy, rozpatrując jakieś konkretne zachowanie zwierzęcia, podchodzą do niego jak do jednorazowego „aktu” wynikającego z predyspozycji genetycznych bądź kulturowych. Jednakże każde bardziej skomplikowane zachowanie ma swoją historię ewolucyjną i zawsze powstawało w trakcie ewolucji z zachowań prostszych (Bradbury i Vehrencamp 2011). Nawet w przypadku śpiewu u *Oscines*, który rozwija się w trakcie nauki trwającej w procesie ontogenezy konkretnego osobnika, istnieje całe „zaplecze genetyczne”, które na ten rozwój pozwala. To geny determinują budowę krtani dolnej, to geny determinują potencjał ośrodków w mózgu odpowiedzialnych za zapamiętywanie i produkcję sygnałów. Środowisko (np. jakość pokarmu dostarczanego w trakcie rozwoju) jedynie modyfikuje te właściwości (Woodgate i in. 2013). Wydaje mi się, że mała zmienność terkotów u wodniczki, oraz obecność takich fraz u wielu innych ptaków z rodzaju *Acrocephalus*, a także innych blisko spokrewnionych ptaków (Bergmann i in. 2008), wskazuje właśnie na silne umocowanie genetyczne produkcji takich sygnałów. Charakterystyka wrodzonych głosów alarmowych wskazuje też, że terkoty mogą się od nich wywodzić i mieć „z natury” mniej zmienny charakter niż gwizdy (Irwin 1988).

#### **4.5. Składnia i organizacja czasowa śpiewu**

Budowa strof śpiewu wodniczki, polegająca na zestawianiu ze sobą fraz złożonych z terkotów i gwizdów, skutkuje powstawaniem piosenek o odmiennej składni. Pisząc skrótowo, strofy takie mają inną wewnętrzną sekwencję (organizację) tworzących je fraz. Następnie, takie różnorodne składniowo strofy produkowane są w odpowiednim tempie, czego efektem są charakterystyczne parametry organizacji czasowej śpiewu.

Analizując najpierw typy funkcyjne piosenek (o odmiennej składni A, B, C), wyróżnione przez Catchpole'a i Leisler'a (1989, 1996) wykazałem istotne różnice między populacjami w udziale piosenek typu C (czyli kierowanych głównie do samic) w repertuarze. Co ciekawe, jeśli chodzi o ten parametr wyraźnie odmienna była populacja białoruska, w obrębie której udział strof zbudowanych zgodnie z typem funkcyjnym C był najwyższy. Wynik na pograniczu istotności otrzymałem w przypadku udziału piosenek typu A (jedynie dla próby dotyczącej repertuaru zbadanego w min. 65%).

Istotne różnice w pozostałych parametrach składni śpiewu, to znaczy w udziale przełączeń między typami funkcyjnymi fraz (terkotów i gwizdów) na dwóch poziomach szczegółowości (między terkotem i gwizdem oraz między sekwencją terkot, gwizd i terkot) wskazały również na istnienie różnic międzypopulacyjnych. Chociaż analizy te miały charakter nieparametryczny, to jednak widać pewne wyraźne różnice między populacjami zobrazowane wykresami. I tak, udział przełączeń wyraźnie różnicuje dwie duże i stabilne populacje, t.j., białoruską i biebrzańską, natomiast między populacjami małymi i niestabilnymi nie zaobserwowano w tym względzie dużych różnic, podobnie jeśli porówna się dane uzyskane dla populacji białoruskiej i węgierskiej.

Przyczyn różnic w proporcjach strof o różnej składni używanych przez samce w badanych populacjach może być wiele. Nie można oczywiście wykluczyć, że np. w przypadku udziału dwóch odmiennych typów funkcyjnych – A i C, wpływ na uzyskane

wyniki miała obecność lub brak samic gotowych do zapłodnienia w momencie, kiedy zbierane były nagrania. Jednakże, starałem się nagrania wykonywać w okresie najwyższej aktywności głosowej samców, co powinno korelować z wysoką dostępnością samic (Schmidt i in. 1999). Ponadto, porównując nagrania dla tej samej populacji z różnych okresów (3 różne sezony oraz 2-krotne nagrania w trakcie jednego sezonu dla populacji biebrzańskiej) stwierdzałem jedynie stosunkowo niewielkie różnice. Wyniki takie wskazują, że obserwowane zróżnicowanie międzypopulacyjne może być istotne biologicznie i odzwierciedlać jakieś ważne parametry badanych populacji. Analiza udziału strof z przełączeniami typu TG i TGT daje zbieżne wyniki, pokazując, że populacja białoruska odstaje tutaj od pozostałych i częściej samce używają tam bardziej skomplikowanych piosenek o złożonej strofie (z wieloma przełączeniami i większym udziałem gwizdów).

Dość trudno dyskutować nad tym, co może być przyczyną zaobserwowanego zróżnicowania składni. Wydaje się jednak, iż w przypadku składni śpiewu, różnice te mogą być napędzane zróżnicowanym populacyjnie doborem płciowym, którego efektem oczywiście może być również ich zróżnicowanie genetyczne. W przypadku wodniczki do niedawna uważano, że jej poszczególne populacje nie różnią się zbytnio pod względem genetycznym, z jednym wyjątkiem, t.j. pofragmentowanej populacji pomorskiej (Gießing 2002). Jednakże do tej pory badania prowadzono przy użyciu stosunkowo niewielkiej liczby markerów, co oczywiście utrudniało jednoznaczne wnioskowanie. Aktualnie prowadzone, jeszcze nieopublikowane badania nad zmiennością genetyczną wodniczki, wskazują na istnienie istotnych różnic genetycznych między populacjami pomimo obecnego między nimi przepływu genów (inf. ustna, V. Salewski, październik 2013). Za wcześnie jednak, aby przedstawić pełny obraz zmienności genetycznej w kontekście zmienności parametrów śpiewu. Warto w tym miejscu pamiętać, że nawet najbardziej klarowne wzorce zmienności śpiewu, np. mikrodiakty z ostrymi granicami, czasem w żadnym stopniu nie wpływają na

przepływ genów ani też z tego przepływu między lokalnymi populacjami nie wynikają, co zademonstrowano na nektarniku palestyńskim *Nectarinia osea* (Leader i in. 2008). W tym przypadku badacze mieli jednak do czynienia ze skalą mikrogeograficzną. Badania w szerszej skali przestrzennej często dają przeciwne wyniki. Na przykład, zróżnicowane używanie piosenek o odmiennej strukturze składniowej było efektem wpływu zmian w środowisku skutkujących zarówno zmianami w transmisji sygnałów jak i w przepływie genów u bilbila zielonego *Andropadus virens* (Slabbekoorn i Smith 2002b). Z kolei badania prowadzone na zeberkach *Taeniopygia guttata* (Clayton 1990a, b) pokazały, że zmienność śpiewu wyrażona różnymi typami sylab pełniła ważną rolę na poziomie komunikacji wewnątrzpopulacyjnej, podczas gdy w skali makrogeograficznej parametry nie związane ze składem repertuaru, w tym organizacja czasowa, miały większe znaczenie (np. dla rozpoznawania przynależności do populacji).

Dość ciekawym wynikiem jest porównanie podobieństwa na poziomie repertuarów sylab oraz składni piosenek. O ile na poziomie repertuarów najbardziej oddalone od siebie populacje posiadają najmniej wspólnych typów sylab, to nie różnią się wyraźnie między sobą parametrami składni. Jeśli do tego uświadomimy sobie, że właśnie parametry organizacji śpiewu czy składni piosenki zwykle mają większy komponent genetyczny niż kulturowy (Baptista 1996), to ponownie wydaje się, że obserwowane różnice międzypopulacyjne należy łączyć z odmiennym działaniem selekcji i różnicami genetycznym między populacjami.

Zmienność organizacji czasowej śpiewu jest efektem produkcji strof o odmiennej składni w czasie, oraz efektem tego jakie konkretnie typy sylab wchodzą w skład takich strof i w jakim tempie są wydawane. Dajmy na to, jeśli w populacji popularna byłaby fraza złożona z wyjątkowo długich gwizdów, to należałoby oczekiwać przeciętnie dłuższych piosenek i fraz gwizdów. Jak pokazała Tabela 13, znakomita większość mierzonych parametrów organizacji

czasowej śpiewu istotnie różniła się między badanymi populacjami. Różnice te miały jednak bardzo różnorodny charakter i jest niezwykle trudno określić ich przyczyny. Jeden z bardziej charakterystycznych wyników pokazuje, że ptaki z większych populacji (Biebrza, Białoruś) wydawały piosenki zawierające dłuższe terkoty, zbudowane z większej liczby sylab, w efekcie czego całe piosenki z tych miejsc też były przeciętnie dłuższe. Większość pozostałych zmiennych, zmienia się między populacjami dość mozaikowo, przez co trudno uchwycić istnienie jakiegoś wzorca. Klarowne światło rzuca jednak porównanie zmienności między i wewnątrzpopulacyjnej (Tabela 28), okazuje się bowiem iż o ile większość zmiennych organizacji czasowej śpiewu istotnie różni się między populacjami, to takich różnic nie ma już kiedy porównujemy ptaki w obrębie populacji, zarówno w skali sezonu jak i kilku lat. Wydaje się więc, iż wyniki takie są raczej pochodną zróżnicowanej składni i składu repertuarowego śpiewu w poszczególnych populacjach a nie dynamicznego charakteru organizacji czasowej śpiewu jako takiej, która zmienia się na przykład w trakcie trwania sezonu.

#### ***4.6. Parametry spektralne śpiewu***

Jakościowe różnice w śpiewie ptaków pochodzących z różnych populacji są najczęściej efektem selekcji naturalnej i nauki wynikającej z dostępności określonych wzorców i powracalności ptaków w te same miejsca, bądź uczeniu się śpiewu w konkretnym miejscu po migracji. Międzypopulacyjne różnice w śpiewie nie muszą być jednak jedynie efektem zróżnicowanej selekcji płciowej i mogą mieć bardziej subtelny charakter. Różne populacje zajmują często odmienne siedliska bądź też płaty charakteryzujące się zróżnicowaną fragmentacją dogodnych dla gatunku habitatów. Może to w efekcie wpływać pośrednio na sygnały dźwiękowe (Osiejuk i in. 2003, Baker 2006, Laiolo i Tella 2007).

Zmiany w systemach komunikacji o charakterze raptownym z reguły wywoływane są antropopresją, na przykład wzrostem hałasu (Slabbekoorn i Peet 2003) czy przekształceniami środowisk leśnych (Slabbekoorn i Smith 2002b). Populacje wodniczki są, jak wiadomo, znacznie od siebie oddalone, co zwiększa niewątpliwie prawdopodobieństwo, iż mogą w nich zajść zdarzenia o znacząco odmiennej charakterystyce. Stwierdzenie to dotyczy zarówno procesów naturalnych, jakimi mogą być utrzymywanie się podwyższonych bądź obniżonych, w stosunku do średniej, poziomów wody; jak również czynników typowo antropogenicznych (np. koszenie, Kubacka i in. 2013). Jednakże w sensie struktury pionowej, środowisko życia wodniczek w okresie lęgowym jest dość zuniformizowane. Ptaki występują wśród gęstej roślinności zielnej a różnice mogą dotyczyć głównie poziomu wody i charakteru zespołów roślin. To z kolei ma istotny wpływ na sposób i wysokość budowy gniazd, w efekcie ekspozycję na drapieżnictwo (np. populacja pomorska, Tanneberger i in. 2013). W sensie statystycznym takie różnice mogą oczywiście wpływać na charakterystykę sygnałów dźwiękowych od nich bowiem zależy skuteczność ich propagacji (Catchpole i Slater 2008).

Uzyskane przeze mnie wyniki wskazują na istotne międzypopulacyjne różnice ilościowe, jeśli chodzi o parametry rozkładu energii sygnału w zakresie częstotliwości. Różnice te dotyczyły zarówno ogólnej analizy sylab jak i w rozbiciu na terkoty i gwizdy. Wydaje się, że istnieje zróżnicowana presja środowiska wpływająca na rozprzestrzenianie się dźwięków a tym samym mogąca kształtować parametry rozkładu energii akustycznej w domenie częstotliwości. Stwierdziłem również istotne różnice międzysezonowe dla badanej pod tym kątem populacji biebrzańskiej, choć nie były one tak duże jak różnice międzypopulacyjne.

Różnice w strukturze akustycznej śpiewu występujące w kontekście wpływu środowiska nazywane są czasem (z ang.) *habitat specific markers* (Slabbekoorn i Smith 2002a) i są o tyle łatwe do stwierdzenia i interpretacji, że zależności te mają prosty fizyczny

charakter. Stąd też obserwowane wzorce są dość powszechne i w mniejszym stopniu zależne od taksonu czy strefy geograficznej. Do klasyki należy obserwacja międzygatunkowego zróżnicowania śpiewu między akustycznie zamkniętymi środowiskami lasu (proste gwizdy o odpowiednio niskiej częstotliwości) i środowiskami akustycznie otwartymi jak np. łąki czy pola (redundantne sylaby o modulowanej amplitudzie i częstotliwości; Brown i Handford 2000). Tego typu zależność znajduje się jednak również w obrębie gatunków, jeśli osobniki zajmują różne środowiska. Przykładem takiego gatunku jest pasówka obroźna, u której częstotliwość powtarzanych sylab w trylu zmienia się zgodnie z przewidywaniami modeli transmisji dźwięku przez środowisko (Handford 1981, Handford i Loughheed 1991).

W przypadku wodniczki, szczególnie interesująco wyglądają różnice w rozkładzie energii sygnału w zakresie częstotliwości, odzwierciedlone komponentami wyłonionymi z analizy czynnikowej parametrów akustycznych śpiewu (dla całych fraz). Wyraźnie widać, że populacja pomorska różni się od pozostałych i przyczyną tego mogą być moim zdaniem różnice w ekologii tej populacji. W szczególności charakterem siedlisk, jakie zajmują tam wodniczki. Są to wykaszane co roku trzciniowiska, które pod względem struktury oraz charakteru zmian poziomów wody są jednak dość odmienne od środowisk w pozostałych badanych populacjach (Tanneberger i in. 2013). Podobne różnice, wyjaśniane przyczynami środowiskowymi stwierdził Baker (2006) analizując zmienność śpiewu na wielu poziomach u dwóch australijskich gatunków (krzakówki białosternej *Gerygone fusca* i skalinka czerwonoczelnego *Petroica goodenovii*).

#### **4.7. Podsumowanie zmienności geograficznej śpiewu**

Jakie mechanizmy wpływają zatem na powstawanie dialektów bądź innych form zmienności geograficznej w śpiewie między populacjami wodniczki? Analizując zmienność

na poziomie typów sylab (terkotów i gwizdów) wykazałem, że istotną część tej zmienności składu repertuaru można wyjaśnić pochodzeniem samca z konkretnej populacji. Uzyskałem tu wyniki zbliżone do tych, które Petruskova i in. (2010) pokazali dla świergotka drzewnego analogicznymi metodami. Jednak wynik ten dotyczył jedynie repertuaru gwizdów, podczas gdy analizy terkotów (zarówno ich kategorii jak i typów) nie dawały wyników pokazujących istotne zróżnicowanie wynikające z pochodzenia.

Należy stwierdzić, że to dobór płciowy a w szczególności selekcja samców przez samice ma decydujący wpływ na zmienność śpiewu wodniczek między populacjami. To gwizdy i piosenki zawierające większą ich liczbę (funkcjonalny typ C) są dla samic istotne (Catchpole i Leisler 1989, 1996). Niezwykle ważne byłoby jednak stwierdzenie, co konkretnie samice preferują? Uzyskane wyniki wskazują, że nie koniecznie musi być to jedynie wielkość repertuaru gwizdów ale istotne może też być to, jakie to są konkretnie gwizdy, z własnej czy z obcej populacji? Czy może też istotna jest perfekcyjność wykonania lokalnych gwizdów przez samca? Dotychczasowe badania nad ptakami z rodzaju *Acrocephalus* pokazują, że wszystkie to możliwości wchodzą w grę, choć nie wszystkie są, moim zdaniem, równie prawdopodobne u wodniczki. Klasyczne już badania nad trzciniakiem pokazały, że samice preferują kojarzenie się z samcami posiadającymi duże repertuary (Hasselquist i in. 1996). Taki wybór skutkował między innymi tym, że potomstwo pochodzące z takich kopulacji pozapartnerskich miały istotnie lepszą przeżywalność i więcej własnego potomstwa. Jednakże takie wyniki nie muszą być uniwersalne, nawet w obrębie gatunku. Jak pokazała Węgrzyn i in. (2010), w innej populacji trzciniaka, liczba samic w haremie samca zależała bardziej od jakości wykonywania pewnych trudnych do nauczenia się, lokalnych gwizdów, a nie od wielkości repertuaru. Co więcej, samce powracające do lokalnej populacji charakteryzowały się lepszym wykonywaniem takich skomplikowanych gwizdów. Gwizdy, których rozwój w ontogenezie trzciniaka badała Węgrzyn i in. (2010), miały jednak bardzo specyficzny

charakter. Ich struktura sugerowała wykonywanie z pomocą obu części krtani dolnej równocześnie, w połączeniu z perfekcyjnym zgraniem ich pracy w czasie (Węgrzyn i in. 2010). Analiza śpiewu wodniczki wskazuje jednak, że tego typu trudnych do wykonania sylab w jej śpiewie nie ma, i jeżeli już to może istnieć tu jedynie jakiś kompromis między tempem wykonywania tryli (liczba sylab w jednostce czasu) a szerokością pasma (rozstęp między minimalną i maksymalną częstotliwością), tak jak u niektórych innych gatunków (np. kanarek, Draganoiu i in. 2002).

#### **4.8. Zmienność śpiewu w obrębie populacji**

W przypadku wodniczki wykazałem, że w obrębie sezonu lęgowego parametry organizacji czasowej, składnia śpiewu oraz parametry związane z rozkładem energii sygnału w zakresie częstotliwości nie ulegają zmianom. Przeprowadzone analizy wykazały, że skład repertuaru samców wodniczki w populacji biebrzańskiej ulegał zmianom w sezonach lęgowych 2008, 2010 i 2011. Jeżeli o chodzi o zmienność samych typów, to uzyskałem istotne różnice dla typów terkotów i gwizdów potraktowanych razem oraz dla samych typów gwizdów. W obu jednak przypadkach wskaźnik wyjaśnianej zmienności był niski i wynosił kolejno 7,6% i 7,48%. W obrębie terkotów i gwizdów potraktowanych jako kategorie istotnych różnic nie wykazałem. Obserwowane zmiany międzysezonowe są więc niewielkie, mogą wynikać zarówno ze zmian w konfiguracji przestrzennej samców, z napływania nowych samców czy używania nowych jednostek śpiewu przez te same osobniki. Nie zmienia to jednak faktu, że zmiany takie nie wpływają na szybkie przekształcanie się kulturowego sygnału z roku na rok, co stwierdza się u niektórych gatunków posługujących się kulturowym przekazem sygnałów (na przykład u długopłetwców *Megaptera novaeanglide* Eriksen i in. 2005).

#### **4.9. Śpiew wodniczki jako potencjalny bioindykator zmian zachodzących w populacji**

Badania dotyczące problemu zmienności śpiewu izolowanych i pofragmentowanych populacji są wciąż nieliczne i dostarczają zróżnicowanych wyników. Na przykład, w izolowanej i pofragmentowanej norweskiej populacji ortolana obserwowano zanik dialektów a różnorodność śpiewu była większa, niż w populacjach homogennych o dobrej kondycji (Łosak 2007). Inny obraz wyłania się z badań prowadzonych na skowronku (Briefer i in. 2010), gdzie wielkość repertuarów między populacjami była podobna, natomiast obserwowano istotne różnice we współdzieleniu sekwencji sylab między osobnikami. W tym przypadku, porównywano ptaki z licznej, charakteryzującej się dużym zagęszczeniem populacji skowronka z Doliny Baryczy, z rozczłonkowaną, relatywnie nieliczną populacją zamieszkującą monokulturowe uprawy pod Paryżem. Dość dobrych i spójnych wyników dostarczają porównania kontynentalnych i wyspowych populacji różnych gatunków ptaków. U dwóch australijskich gatunków badanych przez Baker'a (2006), zmienne opisujące częstotliwość śpiewu zmieniały się w związku z lokalnymi przyczynami środowiskowymi, podczas gdy repertuar sylab czy składnia śpiewu, wyraźnie różnicowały się między kontynentem i wyspą, a więc w szerszej skali. Najczęstszym efektem, jeśli chodzi o zmiany w śpiewie w przypadku kolonizacji wysp czy wyspy, wydaje się być uproszczenie śpiewu, ale nie zawsze musi to pociągać za sobą zmiany w składni, na przykład jedynie w repertuarze (u sójkowca białookiego *Garrulax canorus*, Tu i Severinghaus 2004)

Wyniki jakie uzyskałem dla wodniczki nie są łatwe do zinterpretowania w takim kontekście. Po pierwsze, liczba prób rozumiana jako liczba badanych populacji, była u mnie niewielka, mamy jedynie dwie populacje stabilne i dwie zanikające. Z drugiej strony,

uzyskanie dla tego zagrożonego gatunku innych danych było po prostu niemożliwe. Dobrze pokazuje to szczególnie populacja węgierska, która już zanikła w trakcie badań.

Wyniki analizy DCA wskazują na istnienie wyraźnych różnic międzypopulacyjnych, można z nich odczytać dodatkowo, że np. populacja pomorska charakteryzuje się największą zmiennością wewnątrzpopulacyjną typów terkotów i gwizdów oraz typów gwizdów potraktowanych osobno. Tego typu różnice mogą powstawać, gdy populacja ma wyspowy i pofragmentowany charakter. Podobne wyniki stwierdzono właśnie dla ortolana w Norwegii i tłumaczono je zmianami jakie izolacja i fragmentacja spowodowały w zachowaniach dyspersyjnych samców i samic (Osiejuk i in. 2003, Dale i in. 2006, Łosak 2007). Teoretycznie, można spodziewać się podobnego mechanizmu działającego u pomorskich wodniczek. Utrata siedlisk, konieczność przemieszczania się między nimi między- a nawet w obrębie sezonu, niewątpliwie wymuszają większą rotację samców. W efekcie, samce z tej populacji mogą stykać się w ciągu życia z większą liczbą, odmiennie śpiewających rywali, przez co wzbogacają repertuar i może być on bardziej zmienny w czasie. Takie przemieszczenia między dostępnymi płatami siedlisk w obrębie sezonu lęgowego w skali kilkunastu-kilkudziesięciu kilometrów rzeczywiście obserwowano u kolorowo znakowany samców (informacja ustna podana przez obrączkującego wodniczki Grzegorza Kiljana, członka AWCT). Innym hipotetycznym mechanizmem, który może tutaj działać, jest po prostu większy udział przypadkowych samców, które w trakcie migracji trafiają tam „przez pomyłkę”, np. podążając za starszymi osobnikami, które z tych populacji pochodzą. Genetyczna odmienność populacji pomorskiej sugeruje jednak, że jej trzon muszą stanowić osobniki z niej się wywodzące (Gießing 2002), zapewne więc mechanizm wzbogacania i zmieniania repertuaru w tej populacji wynika jednak z jakichś procesów wewnątrzpopulacyjnych a nie wymiany osobników między populacjami.

Analizy związane z długością terkotów wyrażoną czasem oraz liczbą sylab jednoznacznie wskazują, że w populacjach dużych i stabilnych, jak populacja białoruska i biebrzańska, ptaki śpiewają dłuższe terkoty w porównaniu do populacji małych i niestabilnych (populacja pomorska i węgierska). Różnice te mogą być jednak wynikiem działania różnych czynników w każdym z czterech rozpatrywanych przypadków.

Ciekawych informacji dostarczają dane o udziale procentowym typów będących dialektami (charakterystyczne dla jednej populacji), typów obecnych w dwóch, trzech i wszystkich czterech populacjach. Wynika z nich, że populacje duże i stabilne mają wyższy udział w repertuarze typów śpiewu o charakterze dialektu w porównaniu do populacji małych i niestabilnych. Ponadto wykazałem, że populacje małe i niestabilne są w niewielkim stopniu podobne do siebie pod względem repertuaru (typy śpiewu wspólne dla obu populacji), natomiast wykazują pewne podobieństwa w porównaniu z populacjami dużymi i stabilnymi, co może oznaczać, że nie ma przepływu między osobnikami z populacji małych i odległych od siebie, jak pomorska i węgierska. Natomiast osobniki z tych małych populacji mogą mieć kontakt z populacjami dużymi i stabilnymi, bądź też są przez te populacje „zasilane” osobnikami. Pewnym wsparciem tej hipotezy są obserwacje własne autora i ornitologów (inf. ustne Przemysław Wylegała, Wojciech Plata) dotyczące śpiewających samców wodniczek, które pojawiały się w ostatnich kilku latach w sezonie lęgowym w dolinie Noteci (obszar Natura 2000 „Dolina Środkowej Noteci i Kanału Bydgoskiego”), a okres ich obserwacji wskazywał na możliwy status „przelotny”. W przypadku populacji małych i izolowanych nie wykazałem istnienia odmiennych, typowych tylko dla tych populacji typów śpiewu. Jest odwrotnie, to populacje duże i stabilne posiadają takie cechy, w szczególności populacja biebrzańska. Może to oznaczać, że populacje dłużej się utrzymujące, bardziej stabilne posiadają bardziej stałe, charakterystyczne dla nich cechy repertuaru, natomiast śpiew ptaków z populacji małych i niestabilnych nie posiada takich cech.

#### **4.10. Podsumowanie**

Zaobserwowałem istotnie różną liczbę obserwowanych typów sylab w badanych czterech populacjach wodniczki, zarówno w ujęciu populacyjnym jak i w przeliczeniu na przeciętne repertuary samców. Nie odzwierciedlało to jednak w spójny sposób wielkości czy kondycji tych populacji. Parametrem, który wyraźnie różnił badane populacje było posiadanie charakterystycznych dla konkretnej populacji typów sylab, a poziom zmienności typów w obrębie populacji korespondował z tezą, że w przypadku populacji pofragmentowanych (populacja pomorska) zmienność śpiewu powinna być większa, niż w populacjach o niezaburzonej ciągłości siedlisk.

Badania pokazały, że populacje małe i niestabilne są w niewielkim stopniu podobne do siebie pod względem repertuaru (typy śpiewu wspólne dla obu populacji), natomiast wykazują pewne podobieństwa do populacji dużych i stabilnych. Wyjaśnieniem może być brak przepływu między osobnikami z populacji małych i odległych od siebie, jak pomorska i węgierska. Natomiast osobniki z tych małych populacji mogą mieć kontakt z populacjami dużymi i stabilnymi, bądź też są przez te populacje zasilane.

Populacje duże i stabilne posiadają wyższy udział typów sylab o charakterze dialektów, w szczególności populacja biebrzańska. Może to oznaczać, że populacje dłużej trwające w czasie, stabilne, charakteryzują się współdzieleniem większej liczby sylab typowych tylko dla nich. W populacjach małych i niestabilnych wydaje się, że nie dochodzi do wytworzenia takiej lokalnej charakterystyki śpiewu.

Badając zmienność terkotów i gwizdów, a więc typów funkcyjnych wykorzystywanych przez ptaki w komunikacji wewnątrz- i międzypłciowej wykazałem, że u wodniczki gwizdy (kierowane głównie do samic) są bardziej specyficzne dla lokalnej populacji niż terkoty (pełniące zasadniczą rolę w komunikacji samców z samcami). Zarówno

kategorii jak i typów gwizdów było zdecydowanie więcej niż terkotów.

Uzyskane przeze mnie nagrania śpiewu pozwalają na przypuszczenie, że w przypadku wodniczki komunikacja między samcami jest mocniej uwarunkowana genetycznie. Terkoty obserwowane we wszystkich populacjach są na tyle mało zmienne i uwszpólnione, że pozwalają na komunikację między samcami bez względu ich pochodzenie konkretnej populacji.

Stwierdziłem istotne różnice w organizacji czasowej i składni śpiewu. W tym aspekcie najbardziej różna od pozostałych populacji była białoruska, posiadająca najwyższy udział w śpiewie piosenek kierowanych do samic oraz najwyższy poziom przełączeń strukturalnych TG i TGT. Trudno jednoznacznie wyjaśnić przyczyny tego zjawiska. Jednak w przypadku składni śpiewu, różnice te mogą być napędzane zróżnicowanym populacyjnie doborem płciowym, którego efektem oczywiście może być również ich zróżnicowanie genetyczne. Na poziomie repertuarów najbardziej oddalone od siebie populacje posiadają najmniej wspólnych typów sylab, jednak na poziomie parametrów składni i organizacji czasowej nie różnią się wyraźnie między sobą. To właśnie parametry organizacji śpiewu czy składni piosenki zwykle mają większy komponent genetyczny niż kulturowy, co skłania do wniosku, że obserwowane różnice międzypopulacyjne należy łączyć z odmiennym działaniem selekcji i różnicami genetycznym między populacjami.

Zaobserwowałem również, że najbardziej specyficzna w strukturze genetycznej i najbardziej pofragmentowana populacja pomorska wykazuje najwyższy poziom zróżnicowania typów śpiewu. Biorąc pod uwagę parametry spektralne, to właśnie ta populacja różni się znacząco od innych, co odzwierciedla odmienny charakter zajmowanych przez nią siedlisk.

## Apendyks A

Tabela 29. Wszystkie typy śpiewu (terkotów i gwizdów) opisane dla wszystkich nagrań wykorzystanych w pracy (N=106) i ich udział (1- typ śpiewu stwierdzony w populacji, 0-brak stwierdzenia) w badanych populacjach

L.p.	typ funkcyjny	Typ	białoruska	biebrzańska	pomorska	węgierska	razem
1	terkot	r1he	1	1	1	1	4
2	terkot	r1ho	1	1	1	1	4
3	terkot	r2he	1	1	1	1	4
4	terkot	r2ho	1	1	1	1	4
5	terkot	r3he	1	1	1	1	4
6	terkot	r3ho	1	1	1	1	4
7	terkot	r4he	1	1	1	1	4
8	terkot	r4ho	1	1	1	1	4
9	gwizd	w1a1	1	1	1	1	4
10	gwizd	w1b2	1	1	1	1	4
11	gwizd	w1c2	1	1	1	1	4
12	gwizd	w2b3	1	1	1	1	4
13	gwizd	w5a	1	1	1	1	4
14	gwizd	w5a2	1	1	1	1	4
15	gwizd	w5b6	1	1	1	1	4
16	gwizd	w6b4	1	1	1	1	4
17	gwizd	w7b1	1	1	1	1	4
18	gwizd	w1a2	1	1	1	0	3
19	gwizd	w1b3b	1	1	0	1	3
20	gwizd	w1b3b2	0	1	1	1	3
21	gwizd	w1b3c2bb	0	1	1	1	3
22	gwizd	w1b4b2	1	1	0	1	3
23	gwizd	w1b5	1	1	1	0	3
24	gwizd	w1b6	1	0	1	1	3
25	gwizd	w1c1	1	1	1	0	3
26	gwizd	w2a	1	1	1	0	3
27	gwizd	w2b	1	1	1	0	3
28	gwizd	w2b2	1	1	0	1	3
29	gwizd	w2b2b	0	1	1	1	3
30	gwizd	w3a	1	1	0	1	3
31	gwizd	w3e1	1	1	1	0	3
32	gwizd	w3e3	1	1	0	1	3
33	gwizd	w3e4	1	1	1	0	3
34	gwizd	w4a2	1	1	0	1	3
35	gwizd	w4c	1	0	1	1	3

36	gwizd	w4c2	1	1	0	1	3
37	gwizd	w5b1	1	1	1	0	3
38	gwizd	w5b8	1	1	1	0	3
39	gwizd	w5d1	1	1	1	0	3
40	gwizd	w5d3	1	1	1	0	3
41	gwizd	w5e1	1	1	1	0	3
42	gwizd	w6a3	1	1	1	0	3
43	gwizd	w6a4	1	1	1	0	3
44	gwizd	w6b2	1	1	1	0	3
45	gwizd	w6b6	1	1	1	0	3
46	gwizd	w6c1	1	1	1	0	3
47	gwizd	w6c2b	1	0	1	1	3
48	gwizd	w6g1	1	1	1	0	3
49	gwizd	w7a1	1	1	1	0	3
50	gwizd	w7a3	1	1	1	0	3
51	gwizd	w7a5a2	0	1	1	1	3
52	gwizd	w7c1	1	1	1	0	3
53	gwizd	w7c2	1	1	1	0	3
54	gwizd	w7d2	1	1	1	0	3
55	gwizd	w8a4	1	0	1	1	3
56	gwizd	w8a5	1	1	0	1	3
57	gwizd	w1a2b3	0	0	1	1	2
58	gwizd	w1b1	1	1	0	0	2
59	gwizd	w1b3	1	0	1	0	2
60	gwizd	w1b3b2b	0	1	0	1	2
61	gwizd	w1b3c	1	0	1	0	2
62	gwizd	w1b3c2b	0	0	1	1	2
63	gwizd	w1b3c2bc	0	1	0	1	2
64	gwizd	w1b4	1	1	0	0	2
65	gwizd	w1b4b	1	0	1	0	2
66	gwizd	w1b4c	1	0	1	0	2
67	gwizd	w1c2b	1	1	0	0	2
68	gwizd	w1c3	1	0	1	0	2
69	gwizd	w1c3b	0	1	0	1	2
70	gwizd	w1c4	1	0	1	0	2
71	gwizd	w1c5b	0	0	1	1	2
72	gwizd	w1c5c	0	1	1	0	2
73	gwizd	w2a2	0	1	1	0	2
74	gwizd	w2b3b	1	0	1	0	2
75	gwizd	w2c	1	1	0	0	2
76	gwizd	w2d	1	0	1	0	2
77	gwizd	w2e1	1	1	0	0	2
78	gwizd	w3a2	1	1	0	0	2
79	gwizd	w3b	1	1	0	0	2
80	gwizd	w3c	1	1	0	0	2

81	gwizd	w3d	1	1	0	0	2
82	gwizd	w3e2	1	0	1	0	2
83	gwizd	w3e4b	0	1	0	1	2
84	gwizd	w3e4b2	0	1	0	1	2
85	gwizd	w3g2	0	1	1	0	2
86	gwizd	w3g3	0	1	1	0	2
87	gwizd	w4a	1	0	0	1	2
88	gwizd	w4a4	1	0	1	0	2
89	gwizd	w4b	1	0	1	0	2
90	gwizd	w4b2	1	0	1	0	2
91	gwizd	w4b3	1	0	1	0	2
92	gwizd	w4c2b	0	1	1	0	2
93	gwizd	w4d	1	1	0	0	2
94	gwizd	w4e	1	0	0	1	2
95	gwizd	w5a3	0	1	1	0	2
96	gwizd	w5b2	1	1	0	0	2
97	gwizd	w5b4	1	0	1	0	2
98	gwizd	w5b5	1	1	0	0	2
99	gwizd	w5b6b	1	1	0	0	2
100	gwizd	w5b7	1	0	1	0	2
101	gwizd	w5c1	1	0	1	0	2
102	gwizd	w5c2	1	0	0	1	2
103	gwizd	w5d2	1	1	0	0	2
104	gwizd	w5e3a	1	1	0	0	2
105	gwizd	w5e3b	1	1	0	0	2
106	gwizd	w5f	1	0	0	1	2
107	gwizd	w6a2b	1	0	1	0	2
108	gwizd	w6a3b	0	1	1	0	2
109	gwizd	w6a4b	0	1	0	1	2
110	gwizd	w6b1	1	0	1	0	2
111	gwizd	w6b2a	1	0	1	0	2
112	gwizd	w6b2b	1	0	1	0	2
113	gwizd	w6b5	1	1	0	0	2
114	gwizd	w6b7	0	1	1	0	2
115	gwizd	w6b7b	0	1	1	0	2
116	gwizd	w6c2	1	0	1	0	2
117	gwizd	w6c4	1	1	0	0	2
118	gwizd	w6c5	1	1	0	0	2
119	gwizd	w6c6	0	1	1	0	2
120	gwizd	w6f3	0	1	0	1	2
121	gwizd	w6g2	1	1	0	0	2
122	gwizd	w6h	0	1	0	1	2
123	gwizd	w7a5a3	1	1	0	0	2
124	gwizd	w7b2	1	0	0	1	2
125	gwizd	w7b3	0	1	0	1	2

126	gwizd	w7c2b	0	1	1	0	2
127	gwizd	w7c3b	1	0	0	1	2
128	gwizd	w7c3b2	0	1	0	1	2
129	gwizd	w7d1	1	0	0	1	2
130	gwizd	w7e1	1	1	0	0	2
131	gwizd	w7e2	1	0	1	0	2
132	gwizd	w7f	1	0	1	0	2
133	gwizd	w7h	0	1	1	0	2
134	gwizd	w8a6	0	0	1	1	2
135	gwizd	w8b2	0	1	0	1	2
136	gwizd	w9b	1	0	1	0	2
137	terkot	r2heSPECIAL	0	0	0	1	1
138	terkot	r3horok	0	1	0	0	1
139	terkot	rb	0	1	0	0	1
140	terkot	rg	0	1	0	0	1
141	terkot	rrok	0	1	0	0	1
142	terkot	rx	0	1	0	0	1
143	terkot	r_trill_special	1	0	0	0	1
144	gwizd	w1a1b	1	0	0	0	1
145	gwizd	w1a1c	1	0	0	0	1
146	gwizd	w1a2b	1	0	0	0	1
147	gwizd	w1a2b2	0	0	0	1	1
148	gwizd	w1a2c	1	0	0	0	1
149	gwizd	w1a2c2	1	0	0	0	1
150	gwizd	w1b	1	0	0	0	1
151	gwizd	w1b3b2c	0	1	0	0	1
152	gwizd	w1b3c2	0	0	0	1	1
153	gwizd	w1b3c3	0	1	0	0	1
154	gwizd	w1b3c4	0	1	0	0	1
155	gwizd	w1b3cbc	0	1	0	0	1
156	gwizd	w1b3d	1	0	0	0	1
157	gwizd	w1b62	0	0	1	0	1
158	gwizd	w1b6b	0	1	0	0	1
159	gwizd	w1b7	1	0	0	0	1
160	gwizd	w1bc3	1	0	0	0	1
161	gwizd	w1c3b2	0	0	0	1	1
162	gwizd	w1c4b	1	0	0	0	1
163	gwizd	w1c5	1	0	0	0	1
164	gwizd	w1c52	1	0	0	0	1
165	gwizd	w1d4b2	0	1	0	0	1
166	gwizd	w2a2b	0	0	0	1	1
167	gwizd	w2a2c	0	1	0	0	1
168	gwizd	w2a2d	0	1	0	0	1
169	gwizd	w2b2b3	0	1	0	0	1

170	gwizd	w2b2b4	0	1	0	0	1
171	gwizd	w2b2b5	0	1	0	0	1
172	gwizd	w2b2b6	0	1	0	0	1
173	gwizd	w2b3b2	0	0	1	0	1
174	gwizd	w2b3c	0	0	1	0	1
175	gwizd	w2b3d	1	0	0	0	1
176	gwizd	w2b4	1	0	0	0	1
177	gwizd	w2c2	0	1	0	0	1
178	gwizd	w2c3	0	1	0	0	1
179	gwizd	w2d2	0	0	1	0	1
180	gwizd	w2d2b5	0	1	0	0	1
181	gwizd	w2e2	1	0	0	0	1
182	gwizd	w2f	0	0	1	0	1
183	gwizd	w2g	0	1	0	0	1
184	gwizd	w3a3	1	0	0	0	1
185	gwizd	w3a4	1	0	0	0	1
186	gwizd	w3c2	0	0	0	1	1
187	gwizd	w3d2	1	0	0	0	1
188	gwizd	w3e2b	1	0	0	0	1
189	gwizd	w3e2c	0	1	0	0	1
190	gwizd	w3e3b	0	0	0	1	1
191	gwizd	w3e4b3	0	1	0	0	1
192	gwizd	w3e4b4	0	1	0	0	1
193	gwizd	w3e4b5	0	1	0	0	1
194	gwizd	w3e4b6	0	1	0	0	1
195	gwizd	w3f	1	0	0	0	1
196	gwizd	w3g	0	0	0	1	1
197	gwizd	w3h	0	1	0	0	1
198	gwizd	w3i	0	1	0	0	1
199	gwizd	w3j	0	1	0	0	1
200	gwizd	w4a3	1	0	0	0	1
201	gwizd	w4a5	1	0	0	0	1
202	gwizd	w4b2b	1	0	0	0	1
203	gwizd	w4b4	0	1	0	0	1
204	gwizd	w4c2b2	0	1	0	0	1
205	gwizd	w4c3	0	0	0	1	1
206	gwizd	w4c4	0	1	0	0	1
207	gwizd	w4c4b	0	1	0	0	1
208	gwizd	w4c4c	0	1	0	0	1
209	gwizd	w4f	1	0	0	0	1
210	gwizd	w5b2b	0	0	1	0	1
211	gwizd	w5b3	1	0	0	0	1
212	gwizd	w5b5b	0	1	0	0	1
213	gwizd	w5b6c	0	1	0	0	1
214	gwizd	w5c1b	0	0	1	0	1

215	gwizd	w5d1b	0	1	0	0	1
216	gwizd	w5d1c	0	1	0	0	1
217	gwizd	w5d1c2	0	1	0	0	1
218	gwizd	w5d1d	0	1	0	0	1
219	gwizd	w5d4	0	1	0	0	1
220	gwizd	w5e2b	1	0	0	0	1
221	gwizd	w5g	1	0	0	0	1
222	gwizd	w5g1	0	0	0	1	1
223	gwizd	w5g2	0	0	0	1	1
224	gwizd	w5h	0	1	0	0	1
225	gwizd	w5i1	1	0	0	0	1
226	gwizd	w6a1	1	0	0	0	1
227	gwizd	w6a1b	0	0	1	0	1
228	gwizd	w6a1c	0	1	0	0	1
229	gwizd	w6a2	1	0	0	0	1
230	gwizd	w6a2b2	0	0	1	0	1
231	gwizd	w6a3c	0	1	0	0	1
232	gwizd	w6a4c	0	0	1	0	1
233	gwizd	w6a4d	0	0	1	0	1
234	gwizd	w6a4d2	0	1	0	0	1
235	gwizd	w6a4e	0	0	1	0	1
236	gwizd	w6a5	0	1	0	0	1
237	gwizd	w6b1b	0	0	1	0	1
238	gwizd	w6b3	1	0	0	0	1
239	gwizd	w6b3b	0	0	0	1	1
240	gwizd	w6b3c	0	1	0	0	1
241	gwizd	w6b4b	0	0	1	0	1
242	gwizd	w6b4b2	0	0	1	0	1
243	gwizd	w6b4b3	0	1	0	0	1
244	gwizd	w6b4b4	0	1	0	0	1
245	gwizd	w6b6a2	0	0	1	0	1
246	gwizd	w6b6b	0	0	1	0	1
247	gwizd	w6b6c	1	0	0	0	1
248	gwizd	w6b6d	1	0	0	0	1
249	gwizd	w6b7d	0	1	0	0	1
250	gwizd	w6c1b	0	1	0	0	1
251	gwizd	w6c2b+w6b1	1	0	0	0	1
252	gwizd	w6c2b2	0	0	0	1	1
253	gwizd	w6c2b3	0	0	1	0	1
254	gwizd	w6c3	1	0	0	0	1
255	gwizd	w6c3b	0	1	0	0	1
256	gwizd	w6c4b	0	0	1	0	1
257	gwizd	w6d	1	0	0	0	1
258	gwizd	w6e1	1	0	0	0	1
259	gwizd	w6e2	0	1	0	0	1

260	gwizd	w6f1	1	0	0	0	1
261	gwizd	w6f2	1	0	0	0	1
262	gwizd	w6g4a	1	0	0	0	1
263	gwizd	w6g4b	1	0	0	0	1
264	gwizd	w6g4c	1	0	0	0	1
265	gwizd	w7a1b	0	0	0	1	1
266	gwizd	w7a1b2	0	1	0	0	1
267	gwizd	w7a2	0	1	0	0	1
268	gwizd	w7a2b	0	0	1	0	1
269	gwizd	w7a4	1	0	0	0	1
270	gwizd	w7a4b	1	0	0	0	1
271	gwizd	w7a4special	1	0	0	0	1
272	gwizd	w7a5a	1	0	0	0	1
273	gwizd	w7a5a2b	0	1	0	0	1
274	gwizd	w7a5a4	0	1	0	0	1
275	gwizd	w7a6	1	0	0	0	1
276	gwizd	w7a7	1	0	0	0	1
277	gwizd	w7c1b	0	1	0	0	1
278	gwizd	w7c2a	0	1	0	0	1
279	gwizd	w7c3	1	0	0	0	1
280	gwizd	w7c3b3	0	1	0	0	1
281	gwizd	w7c4	0	0	1	0	1
282	gwizd	w7c5	0	0	1	0	1
283	gwizd	w7e1b	1	0	0	0	1
284	gwizd	w7e2b	0	0	0	1	1
285	gwizd	w7e3	1	0	0	0	1
286	gwizd	w7f2	0	0	1	0	1
287	gwizd	w7f2b	0	1	0	0	1
288	gwizd	w7g	0	0	0	1	1
289	gwizd	w7i	0	0	1	0	1
290	gwizd	w7ib	0	0	1	0	1
291	gwizd	w7ic	0	1	0	0	1
292	gwizd	w7j	0	0	1	0	1
293	gwizd	w7j2	0	1	0	0	1
294	gwizd	w7k	0	1	0	0	1
295	gwizd	w7l	0	1	0	0	1
296	gwizd	w7m	0	1	0	0	1
297	gwizd	w7n	0	1	0	0	1
298	gwizd	w8a1	1	0	0	0	1
299	gwizd	w8a2	0	0	1	0	1
300	gwizd	w8a3	1	0	0	0	1
301	gwizd	w8a4b	0	0	0	1	1
302	gwizd	w8a5a2	0	1	0	0	1
303	gwizd	w8a6b	0	0	0	1	1
304	gwizd	w8b1	0	0	0	1	1

305	gwizd	w8c	0	0	0	1	1
306	gwizd	w9b1	0	0	1	0	1
307	gwizd	w9c	1	0	0	0	1
308	gwizd	w9d	0	0	0	1	1
309	gwizd	w9e	0	0	0	1	1
310	gwizd	wX	0	1	0	0	1

## PODZIĘKOWANIA

Składam podziękowania prof. dr hab. Tomaszowi Osiejukowi za otrzymaną szansę wyjazdu na Białoruś w 2008 roku, a w następstwie możliwość pisania rozprawy doktorskiej na tak ciekawym gatunku i „w tak pięknych okolicznościach przyrody”. Ze strony Profesora otrzymałem pomoc i wsparcie, które pozwoliły mi w sposób nieprzerwalny realizować badania w terenie, szczególnie że możliwość skorzystania ze środków z grantu pojawiła się dopiero w trakcie badań. Jego wyrozumiałość i elastyczność w stosunku do miejsca i sposobu wykonywania przeze mnie pracy oraz bardzo duża cierpliwość pozwoliły mi nie tylko dokończyć badania ale również wpłynęły pozytywnie na bezpieczne budowanie mojego życia rodzinnego. Zdobyte umiejętności i doświadczenia w trakcie moich studiów doktoranckich w Zakładzie Ekologii Behawioralnej pokazały mi, że prawdziwa pasja może być sposobem na życie, a wykonywana praca daje satysfakcję i poczucie własnej wartości.

Bardzo dużą pomoc otrzymałem ze strony Aquatic Warbler Conservation Team, w szczególności od Franziski Tanneberger, która przez cały czas wspierała mnie logistycznie i była „dobrym duchem” tych badań.

Pragnę podziękować Marinie Dmitrenok, Luci Turcokovej, Zsoltowi Végvári, Ani Wiśniewskiej, Grzegorzowi Kiljanowi oraz Kamili Czarneckiej za pomoc w pracach terenowych i ciekawe wskazówki.

Dziękuję Marcinowi Antczakowi za pomoc w przeprowadzeniu analiz w programie CANOCO.

## 5. Literatura

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Arbeiter, S., Tegetmeyer, C. 2011. Home range and habitat use by Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* on their wintering grounds in Northwestern Senegal. *Acta Ornithologica* 46, 117-126.
- Aquatic Warbler Conservation Team. 2010. *Aquatic Warbler Flyway Newsletter*. Issue 2.
- Baker, M.C. 2006. Differentiation of mating vocalizations in birds: acoustic features in mainland and island populations and evidence of habitat-dependent selection on songs. *Ethology* 112, 757-771.
- Baker, M.C., Cunningham, M.A. 1985. The biology of bird - song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* 8, 85–133.
- Baptista, L.F. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. Eds, *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 39–60.
- Baptista, L.F., Morton, M.L. 1982 Song learning and mate selection in montane white-crowned sparrows. *Auk* 99, 537–547.
- Beecher, M.D., Brenowitz, E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 143–149.
- Beecher, M.D., Elizabeth Campbell, S., Burt, J.M., Hill, C.E., Cully Nordby, J. 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 59, 21-27.
- Bell, B.D., Borowiec, M., Lontkowski, J., Pledger, S. 2004. Short records of marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success. *Journal of Ornithology* 145, 8-15.
- Bergmann, H-H., Helb, H-W., Baumann, S. 2008. *Die Stimmen der Vögel Europas*. AULA-Verlag GmbH, Wiebelsheim.
- Boncoraglio, G., Saino, N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21, 134–142.
- Botero, C.A., Mudgett, A.E., Koltz, A.M., Hochachka, W.M. 2008. How reliable are the methods for estimating repertoire size? *Ethology* 114, 1227–1238.

- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. 2011. *Principles of animal communication*. 2<sup>nd</sup> Edition, Sinauer Associates, Sunderland.
- Briefer, E., Osiejuk, T.S., Rybak F., Aubin, T. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by the habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology* 262, 151-164.
- Brown, T.J., Handford, P. 2000. Sound design for vocalization: quality in the woods, consistency in the fields. *Condor* 102, 81-92.
- Budka, M. 2013. *Zmienność i funkcje głosu derkacza*. PhD thesis, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza.
- Byers, B.E. 1996. Geographic variation of song form within and among chestnut-sided warbler populations. *Auk* 113, 288-299.
- Catchpole, C.K. 1973. The functions of advertising song in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* and the reed warbler *A. scirpaceus*. *Behaviour* 46, 300-320.
- Catchpole, C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74, 149-166.
- Catchpole, C.K. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. Eds. *Acoustic communication in birds*. Volume 1, Academic Press, New York, pp. 297-319.
- Catchpole, C.K., Leisler, B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour* 108, 125-138.
- Catchpole, C.K., Leisler, B. 1996. Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour* 133, 1153-1164.
- Catchpole, C.K., Slater, P.J.B. 2008. *Bird Song. Biological Themes and Variations*. 2<sup>nd</sup> edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Catchpole, C.K., Dittami, J., Leisler, B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312, 563-564.
- Clayton, N.S. 1990a Assortative mating in zebra finch sub-species, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 330, 351-370.
- Clayton, N.S. 1990b Subspecies recognition and song learning in zebra finches. *Animal Behaviour* 40, 1009-1017.
- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. Version 8.0.0. <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Dale, S., Steifetten, Ø., Osiejuk, T.S., Łosak, K., Cygan, J. 2006. How do birds search for breeding areas at the landscape level? Interpatch movements of male ortolan bunting buntings. *Ecography* 29, 886-898.
- Darolová, A., Krištofik, J., Hoi, H., Wink, M. 2012. Short records of marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success. *Journal of Ornithology* 153, 431-439.
- Doutrelant, C., Lambrechts, M.M. 2001. Macrogeographic variation in song - a test of competition and habitat effects in blue tits. *Ethology* 107, 533-544.
- Draganoiu, T.I., Nagle, L., Kreutzer, M. 2002. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269, 2525-2531.
- Dyrz, A., Zdunek, W. 1993. Breeding ecology of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* on the Biebrza marshes, northeast Poland. *Ibis* 135, 181-189.
- Dyrz, A., Wink, M., Kruszewicz, A., Leisler, B. 2005. Male reproductive success is correlated with blood parasite levels and body condition in the promiscuous Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*). *Auk* 122, 558-565.
- Dyrz, A., Borowiec, M. 2006. Pomiędzy monogamią a promiskuityzmem – Jak ekologia behawioralna tłumaczy różnorodność systemów rozrodczych ptaków. *Kosmos*. 55, 83-93.
- Dyrz, A., Zdunek, W., Schulze-Hagen, K. 2011. Increased male singing in response to predator presence may represent reproductive investment in a promiscuous species, the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Acta Ornithologica* 46, 97-100.
- Eriksen, N., Miller, L.A., Tougaard, J., Helweg, D.A. 2005. Cultural change in the song of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) from Tonga. *Behaviour* 142, 305-328.
- Febl, B., Hoi, H. 2000. Song complexity and song structure in the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. *Journal of Avian Biology* 31, 144-150.
- Flade, M., Lachmann, L. 2008. *International Species Action Plan for the Aquatic Warbler Acrocephalus paludicola*. BirdLife International, Cambridge.  
[http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action\\_plans/docs/acrocephalus\\_paludicola.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action_plans/docs/acrocephalus_paludicola.pdf).
- Flade, M., Diop, I., Haase, M., Le Nevé, A., Opper, S., Tegetmeyer, C., Vogel, A., Salewski, V. 2011. Distribution, ecology and threat status of the Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* wintering in West Africa. *Journal of Ornithology* 152 (Suppl. 1), S129-S140.
- Garamszegi, L.Z., Balsby, T.J.S., Bell, B.D., Borowiec, M., Byers, B.E., Draganoiu, T., Eens, M., Forstmeier, W., Galeotti, P., Gill, D., Gorissen, L., Hansen, P., Lampe, H.M., Leitner, S., Lontkowski, J., Nagle, L., Nemeth, E., Pinxten, R., Rossi, J.-M., Saino, N., Tanvez, A., Titus, R., Török, J., Van Duyse, E., Møller, A.P. 2005. Estimating the complexity of bird song by

- using capture-recapture approaches from community ecology. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 57, 305-317.
- Gießing, B. 2002. *Viele Väter für eine Brut – vorteilhaft oder unausweichlich für das Weibchen? Zum Paarungssystem und zur Populationsgenetik des Seggenrohrsängers (Acrocephalus paludicola)*. Ph.D.Thesis, Universität zu Köln.
- Gil, D., Slater, P.J.B. 2000. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 319-326.
- Gil, D., Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. — *Trends in Ecology and Evolution* 17, 133-141.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecological Letters* 4, 379-391.
- Grant, B.R., Grant, P.R. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50, 2471-2487.
- Grießmann, B., M. Naguib. 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication. *Ethology* 108, 377-387.
- Handford, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, 203-206.
- Handford, P., Loughheed, S.C. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *Condor* 93, 644-658.
- Hasselquist, D., Bensch, S., von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381, 229-232.
- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H., Hoi, H. 1995. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 399-405.
- Horn, A.G., Falls, J.B. 1996. Categorization and the design of signals: the case of song repertoires. In: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. Eds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 121-135
- Howard, D.J. 1993. Reinforcement: origin, dynamics, and fate of an evolutionary hypothesis. In: Harrison, R.G. Ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Oxford, pp. 46-69
- Irwin, R.E. 1988. The evolutionary importance of behavioural development: the ontogeny and phylogeny of bird song. *Animal Behaviour* 36, 814-824.

- Irwin, D.E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54, 998–1010.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Available at <http://www.iucnredlist.org> [accessed 22 July 2010].
- Julliard, R., Bargain, B., Dubos, A., Jiguet, F. 2006. Identifying autumn migration routes for the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* 148, 735-743.
- Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H., Todt, D. 2006. Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in Common Nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour* 71, 211–217.
- Kovacs, G., Vegvari, Z. 1999. Population size and habitat of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in Hungary. *Vogelwelt* 120, 121–125.
- Kozulin, A., Flade, M. 1999. Breeding habitat, abundance and conservation status of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in Belarus. *Vogelwelt* 120, 97–111.
- Kozulin, A., Vergeichik, L., Stepanovich, Y. 2004. Factors affecting fluctuations of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* population of Byelarusian mires. *Acta Ornithologica* 39, 35-44.
- Krebs, J. R. 1977. Song and territory in the great tit. In: Stonehouse, B., Perrins, C. Eds, *Evolutionary Ecology*, Macmillan, New York, pp. 47–62.
- Krebs, J.R., Davies, N.B. 2001. *Wprowadzenie do ekologii behawioralnej*. Wydawnictwo. Naukowe PWN, Warszawa.
- Kroodsma, D.E. 1980. Winter Wren singing behavior: A pinnacle of song complexity. *Condor* 82, 357–365
- Kroodsma, D.E., Baker, M.C., Baptista, L.F., Petrinovich, L. 1984. Vocal 'dialects' in Nuttall's white crowned sparrow. *Current Ornithology* 2, 103-133.
- Kubacka, J., Opiel, S., Dyrzcz, A., Lachmann, L., Barros da Costa, J., Kail, U., Zdunek W. 2013. Effect of mowing on productivity in the endangered Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Bird Conservation International*, available on CJO2013, doi: 10.1017/S0959270913000154
- Lachlan, R.F., Verzijden, M.N., Bernard, C.S., Jonker, P-P., Koese, B., Jaarsma, S., Spoor, W., Slater, P.J.B., ten Cate, C. 2013. The progressive loss of syntactical structure in bird song along an island colonization chain. *Current Biology* 23, doi: 10.1016/j.cub.2013.07.057
- Laiolo, P., Tella, J.L. 2007. Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 68–72.
- Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D., José, T. L. 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS ONE* 3(3): e1822, doi:101371/journal.pone.0001822

- Leader, N., Geffe, E., Mokady, O., Yom-Tov, Y. 2008. Song dialects do not restrict gene flow in an urban population of the orange-tufted sunbird, *Nectarinia osea*. ***Behavioral Ecology and Sociobiology*** 62, 1299-1305.
- Leitner, S., Catchpole, C.K. 2004. Syllable repertoire and the size of the song control system in captive canaries (*Serinus canaria*). *Journal of Neurobiology* 60, 21-27.
- Leitner, S., Nicholson, J., Leisler, B., DeVoogd, T.J., Catchpole, C.K. 2002. Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler. ***Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*** 269, 2519-2524.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker R.J., Brown, J.H. 2010. ***Biogeography***, Fourth Edition. Sinauer Associates, Inc.
- Łosak, K., 2007. ***Analiza porównawcza zmienności śpiewu ortolana (Emberiza hortulana) z populacji o odmiennym statusie i kondycji***. PhD Thesis, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań.
- Magurran, A.E. 2004. ***Measuring biological diversity***. Oxford: Blackwell Publishing.
- Marler, P. 1960. Bird songs and mate selection. In: Lanyon, W.E., Tavolga, W.N. Eds, ***Animal Sounds and Communication***. American Institute of Biological Sciences, Washington D.C., pp. 348-367.
- Marova, I.M., Ivanitskii, V.V., Veprintseva, O.D. 2010. Individual, population, and geographic differentiation in advertising song of the Blyth's reed warbler, *Acrocephalus dumetorum* (Sylviidae). ***Biology Bulletin*** 37, 846-860.
- Marshall, R.C., Buchanan, K.L., Catchpole, C.K. 2007. Song and female choice for extrapair copulations in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*. ***Animal Behaviour*** 73, 629-635.
- Mathevon, N., Dabelsteen, T., Blumenrath, S.H. 2004. Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. ***Journal of Acoustical Society of America*** 117, 442-449.
- McGregor, P.K. 1980. Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*). ***Zeitschrift für Tierpsychologie*** 54, 285-297.
- McGregor, P.K., Krebs, J.R., Perrins, C.M., 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). ***American Naturalist*** 118, 149- 159.
- McGregor, P.K., Krebs, J.R. 1989. Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours. ***Behaviour*** 108, 139–159.
- Mota, P.G., Cardoso, G.C. 2001. Song organisation and patterns of variation in the serin (*Serinus serinus*). ***Acta Ethologica*** 3, 141–150.

- Mountjoy, D.J., Lemon, R.E. 1995. Extended song learning in wild European starlings. *Animal Behaviour* 49, 357-366.
- Mountjoy, D. J., Lemon, R.E. 1996. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38, 65-71.
- Møller, A.P., de Lope, F., Caballero, J.M.. 1995. Foraging costs of a tail ornament—experimental evidence from two populations of barn swallows *Hirundo rustica* with different degrees of sexual size dimorphism. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 37, 289–295.
- Nicholson, J.S., Buchanan, K.L., Marshall, R.C., Catchpole, C.K. 2007. Song sharing and repertoire size in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Animal Behaviour* 74, 1585-1592.
- Nottebohm, F., Nottebohm, M.E. 1978. Relationship between song repertoire and age in the canary. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46, 298-305.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. 2004. Song function and the evolution of female preferences - Why birds sing, why brains matter. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, Behavioral Neurobiology of Birdsong, 704-723.
- Nyström, K.G. 1997. Food density, song rate, and body condition in territory-establishing willow warblers (*Phylloscopus trochilus*). *Canadian Journal of Zoology* 75, 47–58.
- O’Loghlen, A.L., Rothstein, S.I. 2003. Female preference for the songs of older males and the maintenance of dialects in Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53, 102–109.
- Oppel, S., Pain, D.J., Lindsell, J.A., Lachmann, L., Diop, I., Tegetmeyer, C., Donald, P.F., Anderson, G., Bowden, C.G.R., Tanneberger, F., Flade, M. 2011. High variation reduces the value of the feather stable isotope ratios in identifying new wintering areas for Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola* in West Africa. *Journal Avian of Biology* 42, 342-354.
- Osiejuk, T. S., Ratyńska, K., Cygan, J. P. and Dale, S. 2003. Song structure and repertoire variation in ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) from isolated Norwegian population? *Annales Zoologici Fennici* 40, 3-16.
- Osiejuk, T.S., Ratyńska, K. 2003. Song repertoire and microgeographic variation in song types distribution in the Corn Bunting *Miliaria calandra* from Poland. *Folia Zoologica* 52, 275-286.
- Palmero, A.M., Illera, J.C., Laiolo, P. 2012. Song characterization in the spectacled warbler (*Sylvia conspicillata*): A circum-Mediterranean species with a complex song structure. *Bioacoustics* 21, 175-191.
- Petruskova, T., Osiejuk, T.S., Petrusek, A. 2010. Geographic variation in songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*) at two spatial scales. *Auk* 127, 274-282.
- Podos, J., Warren, P.S. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the*

*Study of Behavior* 37, 403-458.

- Poluda, A., Flade, M., Foucher, J., Kiljan, G., Tegetmeyer, C., Salewski V. 2012. First confirmed connectivity between breeding sites and wintering areas of the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ringing & Migration* 27, 57-59.
- Pytte, C.L. 1997. Song organization of House Finches at the edge of an expanding range. *Condor* 99, 942-954.
- Read, A.F., Weary, D.M. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 338, 165-187.
- Reid, J.M., Arcese, P., Cassidy, A.L.E.V., Hiebert, S.M., Smith, J.N.M, Stoddard, P.K., Marr, A.B., Keller, L.F. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 68, 1055-1063.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Mello, C.V., Jarvis, E.D. 2004. Songbirds and the Revised Avian Brain Nomenclature. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 77-108.
- Ruxton, G.D., Colegrave, N. 2006. *Experimental design for the life sciences*. 2nd Edition. Oxford University Press, Oxford.
- Salewski V., Canales-Delgadillo J., Flade M., Wink M., Korb J. 2011. Eleven new microsatellite loci in the globally threatened Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola*. *Conservation Genetics Resources* 4, 279-282.
- Schäfer, H.M., Naef-Daenzer, B., Leisler, B., Schmid, V., Muller, J.K., Schulze-Hagen, K. 2000. Spatial behaviour in the Aquatic Warbler (*Acrocephalus paludicola*) during mating and breeding. *Journal of Ornithology* 141, 418-424.
- Schäffer, N., Walther, B.A., Gutteridge, K., Rahbek, C. 2006. The African migration and wintering grounds of the Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Bird Conservation International* 16, 33-56.
- Schulze-Hagen, K., Leisler, B., Birkhead, T.R., Dyrce, A. 1995. Prolonged copulation, sperm reserves and sperm competition in the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* 137, 85-91.
- Schmidt, V., Schaefer, H.M., Leisler, B. 1999. Song behaviour and range use in the polygamous Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Acta Ornithologica* 34, 209-213.
- Searcy, W.A., Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 507-533.
- Slabbekoorn, H., Peet, M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424: 267.
- Slabbekoorn, H., Smith, T.B. 2002a. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 357, 493-503.

- Slabbekoorn, H., Smith, T.B. 2002b Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: an analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution* 56, 1849-1858.
- Slater, P.J.B. 1981. Chaffinch song repertoires: observations, experiments and a discussion of their significance. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 56, 1-24.
- Specht, R. 2002. *Avisoft-SASLab Pro Sound Analysis and Synthesis Laboratory. A PC-software for MS-Windows 95/98/ME/NT/2000/XP*, pp.144.
- Szekely, T., Catchpole, C.K., DeVoogd, A., Marchl, Z., DeVoogd, T.J. 1996. Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among European warblers (Sylviidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263, 607-610.
- Tanneberger, F., Tegetmeyer, C., Dylawerski, M., Flade, M., Joosten, H. 2009. Commercially cut reed as a new and sustainable habitat for the globally threatened Aquatic Warbler. *Biodiversity and Conservation* 18, 1475-1489.
- Tanneberger, F., Bellebaum, J., Helmecke, A., Minets, M. 2013. Nesting and foraging characteristics of Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* in the fast declining Pomeranian population (NE Germany/NW Poland). *Acta Ornithologica* 48, 109-118.
- ter Braak CJF and Šmilauer P 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca.
- Tracy, T.T., Baker, M.C. 1999. Geographic variation in syllables of House Finch songs. *Auk* 116, 666-676.
- Tracy, T.T., Zasadny, H.J., Erickson, J.G., Siemers, J.L. 2009. Syllable and song sharing in a recently established population of House Finches (*Carpodacus mexicanus*). *Auk* 126, 823-830.
- Tu, H.-W., Severinghaus, L.L. 2004. Geographic variation of the highly complex Hwamei (*Garrulax canorus*) songs. *Zoological Studies* 43, 629-640.
- Vergeichik, L., Kozulin, A. 2006. Breeding ecology of Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* in their key habitats in SW Belarus. *Acta Ornithologica* 41, 153-161.
- Węgrzyn, E., Leniowski, K., Osiejuk, T.S. 2009. Introduce yourself at the beginning - possible identification function of the initial part of the song in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ornis Fennica* 86, 61-70.
- Węgrzyn, E., Leniowski, K. 2010. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* 151, 255-267.
- Węgrzyn, E., Leniowski, K., Osiejuk, T.S. 2010. Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warbler. *Animal Behaviour* 79, 1363-1372.

- Wickler, W., Seibt, U., Schmidl, D. 2006. Song differences between populations of seven subspecies of the African forest weaver *Ploceus bicolor* Vieillot (Aves: Passeriformes). *Journal of Ornithology* 147, 87-96.
- Wiley, R.H. 1991. Association of song properties with habitats for territorial oscine birds of Eastern North-America. *American Naturalist* 138, 973-993.
- Woodgate, J.L., Buchanan, K.L., Bennett, A.T., Catchpole, C.K., Brighton, R., Leitner, S. 2013. Environmental and genetic control of brain and song structure in the zebra finch. *Evolution* doi: 10.1111/evo.12261