Sångens roll för revirhållandet hos näktergal *Luscinia luscinia* — några experiment med play-back-teknik

Meddelande nr 56 från Falsterbo fågelstation

G. Göransson, G. Högstedt, J. Karlsson, H. Källander och S. Ulfstrand

Att sången spelar en framträdande roll för de sociala relationerna inom många småfågelpopulationer får anses som ett faktum (se översikter hos bl.a. Armstrong 1947, Thorpe 1961, 1964, Marler & Hamilton 1968). Dess mer exakta funktion är emellertid hos flertalet arter långt ifrån välkänd. Här återstår många grundläggande undersökningar att utföra. Om sången är tillräcklig för att avvisa potentiella konkurrenter från ett revir eller om också visuella stimuli måste förekomma, är således vad gäller de flesta arter alldeles obekant. Inte heller har vi några detaljerade upplysningar om vilken betydelse sången har för relationerna mellan olika arter; fullt klart är emellertid, att sången i vanliga fall är synnerligen artkarakteristisk som alla fältornitologer vet, kan man ibland identifiera en art mycket lättare på sången än på utseendet.

Syftet med den undersökning, från vilken några resultat här skall rapporteras, är att inom några sydskånska populationer genom fältexperiment belysa sångens roll i samband med etablerandet och upprätthållandet av reviren hos näktergal Luscinia luscinia. Denna art valdes av tre skäl: Dess sångaktivitet är som störst under den mörka delen av dygnet (inklusive skymning och gryning), den håller sig bland tät vegetation och undviker att exponera sig samt saknar påfallande färger eller mönster (med undantag för de rödtonade stjärtpennorna, som emellertid knappast kan fungera som signal i konfliktsituationer). Med hänsyn till dessa omständigheter antog vi. att auditiva (hörsel-) signaler borde spela en relativt framträdande roll i näktergalens revirhävdande.

Det ligger också inom ramen för undersökningen att studera hur näktergalarna skulle reagera på sydnäktergalens *Luscinia megarhynchos* sång. Denna art är den enda i Europa, som påtagligt liknar näktergalen till utseendet liksom även, om också i lägre grad, med avseende på sången.

Vi begagnade oss av s.k. play-back-teknik, dvs. spelade upp bandupptagen näktergals- respektive sydnäktergalssång via i terrängen utplacerade högtalare. Liknande teknik har tidigare praktiserats för andra arter, nyligen av t.ex. Ickes & Ficken (1970) och Goldman (1973).

Metodik

Audioteknik

Den återgivna näktergalssången var upptagen i grannskapet med en Uher 4200 Report Stereo bandspelare med en bandhastighet av 9,5 cm per sek. Mikrofonen, en Uher M 514, var därvid försedd med en 80 cm parabolisk reflektor. Uppspelningen skedde med hjälp av en Pioneer TP-72 bandspelare för stereo-8-kassetter med ändlös bandslinga. En ca 5 min. lång sekvens spelades upp via en specialbyggd effektförstärkare (uteffekt 25 watt) genom flera parallellkopplade högtalare av typ Peerless B65 FM på 6 watt. Minsta frekvensomfånget hade Pioneerbandspelaren med 60-10 000 Hz. Om Thorpe & Griffin (1962) har rätt i fråga om den sannolika betydelsen av olika frekvenser i fågelsången, klarade vår utrustning väl av den väsentliga delen av näktergalens frekvensomfång.

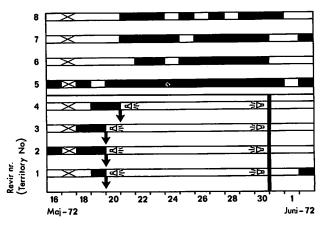
Den i Falsterboexperimentet uppspelade sydnäktergalssången hade inspelats i Sydfrankrike av Sten Wahlström, som generöst ställde sin förträffliga inspelning till vårt förfogande.

Fångst- och observationsmetoder

Fångst av sjungande näktergalar företogs med hjälp av slöjnät. Fåglarna lurades i näten med hjälp av näktergalssång uppspelad från portabla bandspelare. De infångade fåglarna förvarades därefter i bur så länge experimenten pågick.

Inom de valda försöksytorna följdes händelseförloppet inom näktergalsbestånden genom täta karteringar av de sjungande hannarna. Inventeringarna företogs minst en gång per dygn, stundom oftare, och alltid tidigt på morgonen Figur 1. Händelseförloppet år 1972 inom de olika näktergalsreviren i Räften. Svart = sjungande näktergal konstaterad, vitt = ingen näktergal hörd trots besök, kryss = ingen inventering, nedåtriktad pil = bortfångst av revirhävdande hanne. Högtalartecknen avgränsar den period, under vilken näktergalssång spelades upp från band.

Course of events in the Thrush Nightingale territories in 1972 in Räften – the experimental area. Black = singing bird recorded, white = no bird recorded during census, crossed = no census, downwards arrow = territorial male removed. The loud-speaker symbols delimit the period during which the Thrush Nightingale song was broadcast from the tape.



eller sent på kvällen. För att öka precisionen i karteringen hade vissa punkter utmärkts med snitsel.

Undersökningsområden

Uppspelning av näktergalssång ägde rum i Räften, en dunge på slätten ca 9 km öster om Lund. I en dunge nära Silvåkra, ca 25 km öster om Lund, gjordes kontrolliakttagelser för att se efter, hur händelserna skulle utveckla sig i ett näktergalsbestånd, som inte exponerades för uppspelning av sång. Slutligen gjordes i närheten av Falsterbo fågelstation försök med uppspelning av sydnäktergalssång. Avläsningarna i Falsterbo sköttes av Gunnar Roos och hans medhjälpare på fågelstationen.

Alla tre försöksytorna var oss bekanta från tidigare år som områden med rika näktergalsbestånd.

Resultat

Experiment 1972

I Räften (figur 1-3) gjordes 1972 den första genomgången på morgonen 16 maj, varvid två sjungande exemplar påträffades. Inventeringarna fortsatte, tills vi bedömde, att en viss stabilitet inträtt, och 19 maj var fem revir avgränsbara. Fyra av de revirhävdande hannarna bortfångades på kvällarna 19 och 20 maj. Omedelbart efter fångsten startades högtalarsången från högtalarna i centrum av vart och ett de fyra reviren. Inventeringarna fortsatte t.o.m. 30 maj, och under hela denna period var högtalarna oavbrutet igång.

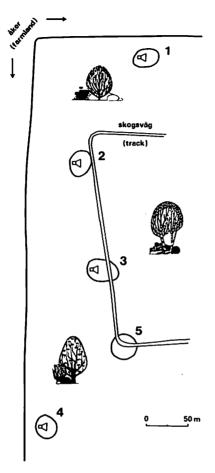
Av de fyra revir, vars innehavare bortfångats,

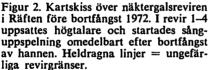
förblev tre definitivt obesatta under högtalarperioden. Däremot dök en hanne upp redan
20 maj och började sjunga nära den plats, där
innehavaren av revir 3 (se figur 2 och 3) bortfångats. Den nya hannens revir kom att delvis
sammanfalla med det tidigare reviret, men
eftersom överensstämmelsen endast var partiell,
har den nya hannens revir åsatts nr 8 på figur
3. Den femte fågeln, som fanns vid fångsttillfällena men icke fångades, stannade kvar utan
att påtagligt förändra sitt revir. Ett sjätte och
ett sjunde revir etablerades under den tid som
högtalarna var i gång, nämligen 22 respektive
21 maj (figur 1 och 3).

Under högtalarperioden gjordes vid fem tillfällen fördelade över skilda dagar sporadiska observationer av sjungande eller varnande näktergalar utanför etablerade revir.

Efter det att högtalarna tystats 30 maj gjorde vi endast fyra inventeringar. Någon säker uppfattning om händelseförloppet efter detta datum erhölls därför inte. De gjorda observationerna redovisas i figur 1. Påpekas kan, att i revir 1, som varit tomt under hela högtalarperioden, sjöng en fågel 2 juni och samtidigt en annan alldeles utanför revirgränsen.

I Silvåkradungen (kontrollområdet) gjordes följande iakttagelser (figur 4-6): Första inventeringen företogs 9 maj, då ett exemplar redan var på plats och i full sång. Fram t.o.m. 20 maj gjordes ytterligare åtta inventeringar, vilka ledde till att sju revir kunde avgränsas. Nämnda datum bortfångades fyra fåglar från reviren 1, 2, 3 och 4. Efter fångstdagen företogs 18 inventeringar fram t.o.m. kvällen 31 maj.

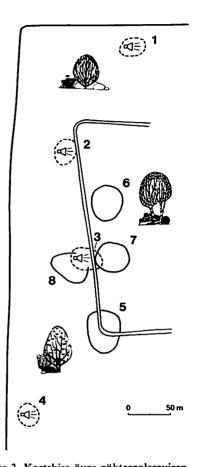




Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1972 in Räften before removal. Thrush Nightingale song was broadcast from loud-speakers within territories Nos. 1 to 4 from immediately after the male had been removed. Full lines = approximate territory borders.

Samtliga fyra tömda revir återbesattes efter 2, 2, 2 respektive 4 dagar. Den 25 maj anlände dessutom en näktergal, som etablerade revir 8. De tre revir, vars innehavare lämnats i fred, förblev i stort sett oförändrade.

I Falsterbo uppmonterades inom tre näkter-

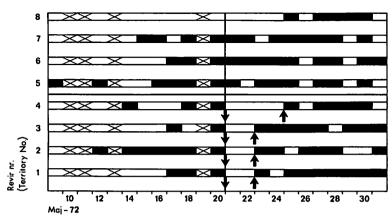


Figur 3. Kartskiss över näktergalsreviren i Räften efter bortfångst 1972. Streckade linjer = de ursprungliga reviren, från vilka hannen bortfångats. Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1972 in Räften after removal. Dashed lines = original territories from

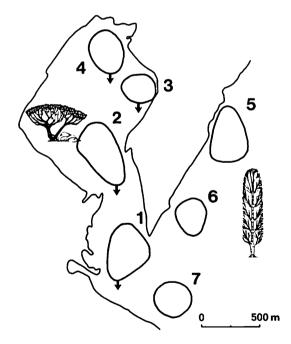
which males had been removed.

galsrevir i de täta snåren runt fågelstationen och kyrkan fyra högtalare, från vilka sydnäktergalssång strömmade. Från två av reviren hade sjungande hannar tidigare bortfångats. I det tredje hade endast en tyst fågel skymtats i samband med uppmonteringen av högtalaren, men platsen var känd som ett stadigt besatt revir under en följd av tidigare år (G. Roos muntl.). I två av reviren dök nya hannar upp, som ofta sjöng alldeles intill högtalarna.

Det kan som en poäng nämnas att kvaliteten

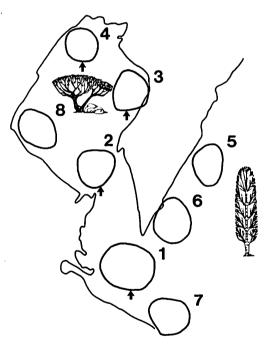


Figur 4. Händelseförloppet år 1972 inom de olika näktergalsreviren i Silvåkradungen. Samma beteckningar som i figur 1, vartill kommer att uppåtriktad pil = återbesättning av revir. Course of events in the Thrush Nightingale territories in 1972 at Silvåkra – the control area. Same symbols as in Fig. 1; in addition: upwards arrow = new territory occupation.



Figur 5. Kartskiss över näktergalsreviren i Silvåkradungen före bortfångst 1972. Nedåtriktad pil = bortfångst av revirhanne.

Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1972 at Silvåkra before removal. Downwards arrow = territorial male removed.



Figur 6. Kartskiss över näktergalsreviren i Silvåkradungen efter bortfångst 1972. Uppåtriktad pil = återbesättning av revir.

Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1972 at Silvåkra after removal. Upwards arrow = new territory occupation. på den uppspelade sydnäktergalssången var tillräckligt god för att lura en och annan ornitolog.

Experiment 1973

Denna vår startades högtalarna i Räften (figur 8-10) redan 10 maj. Endast en näktergal hade då hunnit anlända. Åtta högtalare placerades ut enligt figur 9-10 och täckte tillsammans ett område som året innan hade hyst 3 revir. Vi giorde sammanlagt 15 inventeringar fram t.o.m. 24 maj (detta år gjordes samtliga inventeringar på kvällstid). Påföljande dag tystades högtalarna. I detta skede hade fyra revir etablerats i vad som motsvarade föregående års revir 2, 3, 5 och 8 (jämför kartorna figur 2, 3 och 9). Från revir 4 hördes dessutom sång vid några tillfällen, men platsen låg detta år utanför vårt huvudsakliga undersökningsområde. Fyra sporadiska registreringar utanför alla revir gjordes dessutom under högtalarperioden. I revir 1 och 6 gjordes en respektive två sporadiska sångregistreringar redan under högtalarperioden.

Efter det att högtalarna tystats och fram t.o.m. 11 juni gjordes 16 inventeringar, vilkas resultat sammanfattas i figur 9. Inom revir 2, 3, 5 och 8 fortsatte sången med full intensitet. Fågeln i revir 3 ändrade dock sitt beteende ganska påtagligt och vidgade sitt aktionsområde långt ned mot revir 5. Den 25 maj, dvs. på kvällen efter det att högtalarna stängts av, etablerade sig en fågel i vart och ett av revir 1, 6 och 9. Av dessa låg endast ett, nämligen nr 6, helt inom högtalarområdet, men också de andra tre låg tillräckligt nära för att vara inom klart (mänskligt) hörhåll från högtalarna. Endast någon ströobservation gjordes utanför de väl definierade reviren.

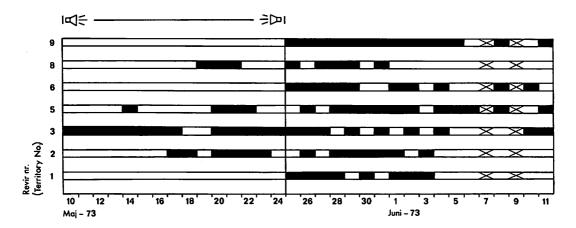
I Silvåkradungen (figur 11–13) inventerade vi näktergalsbeståndet varje kväll med början 17 maj. Fram t.o.m. 25 maj hade sex revir upprättats, vilkas lägen inte i detalj överensstämde med föregående års mönster. Den 26 och 27 maj bortfångades tre revirinnehavare från revir 9, 11 och 12. Efter fångstdagarna fortsatte de dagliga inventeringarna t.o.m. 12 juni, dvs. sammanlagt 15 stycken. Revir 9 återbesattes 2 juni, revir 12 28 maj, medan revir 11 förblev obesatt. Dock tillkom en ny hanne i revir 15, vilket gränsar till revir 11 och motsvarar föregående års revir 3. Övriga revir undergick inga påtagliga förändringar.



Figur 7. Sjungande näktergal. Foto: Fredrik Erhardt. Singing Thrush Nightingale.

En snabb återblick på resultaten leder till följande sammanfattning:

I Räften bortfångades 1972 fyra hannar, som ersattes med högtalare. Tre av reviren förblev tomma, medan det fjärde återbesattes. I Silvåkradungen bortfångades likaledes fyra hannar, vilkas revir i samtliga fall snabbt återbesattes. I Falsterbo placerades högtalare med sydnäktergalssång ut i tre näktergalsrevir; i två fall hade vi avlägsnat innehavaren, i det tredje var reviret ännu inte besatt av någon sjungande



Figur 8. Händelseförloppet år 1973 inom de olika näktergalsreviren i Rästen. Beteckningar som i figur 1. Uppspelningsperioden är markerad ovansör övre ramen. Course of events in the Thrush Nightingale territories in 1973 in Rästen. Same symbols as in Fig. 1. Broadcasting period is indicated by loud-speaker symbols above the upper frame.

fågel vid fångsttillfället. Två av reviren besattes under pågående uppspelningsperiod.

År 1973 startades i Räften, innan några näktergalar etablerat sig, åtta högtalare täckande tre av fjolårets revir. Ett av dessa tre revir blev ockuperat under högtalarperioden, medan två förblev obesatta. Sedan högtalarna tystnat, ockuperades ytterligare ett av dessa revir. I Silvåkradungen fick två av tre bortfångade hannar snabbt ersättare. Detta år företogs inga experiment med sydnäktergalssång.

Diskussion

I Silvåkradungen etablerades 1972 sju och 1973 sex revir, vilkas avgränsning partiellt sammanföll. Revirtätheten blev alltså båda åren ungefär densamma. Detta motiverar antagandet, att Räftendungen också skulle ha koloniserats av ungefär samma antal näktergalar 1973 som 1972, om vi inte hade ingripit i händelseförloppet genom att spela upp näktergalssång.

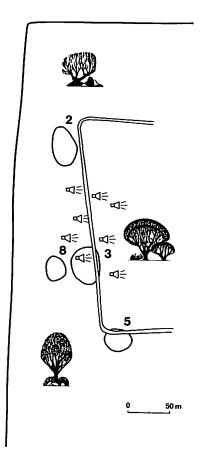
I Silvåkradungen bortfångades sammanlagt de båda åren 4 + 3 = 7 näktergalshannar. Sex av de lediga reviren återbesattes snabbt, vilket visar att det fanns gott om potentiella revirockupanter under de aktuella perioderna. Varifrån de sex kom, är givetvis obekant. Utanför våra undersökningsområden tillkom i såväl Silvåkra som Räften nya revir under hela andra hälften av maj, vilket ytterligare bekräftar

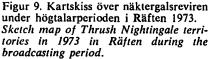
förekomsten av nyankommande hannar. Detta är i och för sig inte förvånande med tanke på utsträckningen av näktergalens flyttningsperiod, vilken framgår av data från ringmärkningen vid Ottenby fågelstation åren 1962-73 (figur 14).

Vilken inverkan på revirockupationens förlopp i Räften hade den från högtalarna uppspelade sången? Sammanlagt sju revir försökte vi blockera genom att spela upp sång. I fem fall lyckades detta, medan i två fall en hanne besatte revir, inom vilket en högtalare var aktiv. Intressant nog misslyckades blockeringen vid båda tillfällena, dvs. både 1972 och 1973, i samma revir (nr 3).

Det ligger nära till hands att undra, om högtalarnas verkan enbart berodde på en störningseffekt, som i så fall hade kunnat åstadkommas genom vilket "oljud" som helst. Detta emotsägs emellertid inte bara av den allmänna erfarenheten att bandåtergiven fågelsång har en specifik effekt på individer av ifrågavarande art (något som vi framgångsrikt utnyttjade i samband med fångsten), utan också på resultatet av Falsterboexperimentet, där sydnäktergalssången ju inte verkade störa näktergalarnas revirockupation.

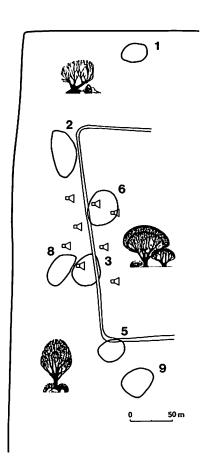
Uppenbart är, att en undersökning av detta slag endast kan omfatta ett ganska litet antal individer. Slutsatserna kan därför inte statis-





tiskt underbyggas. Trots denna reservation tyder resultaten på att den uppspelade sången i åtskilliga fall var tillräcklig för att reviret inte skulle besättas. Ingen fågel behövde således vara närvarande för att reviret skulle hävdas enbart hörselstimuli höll potentiella revirockupanter borta -, vilket visar att sången har en mycket framträdande roll för näktergalens revirhävdande.

Den använda utrustningen har införskaffats genom anslag från Statens naturvetenskapliga forskningsråd till S. Ulfstrand. Vi vill även tacka fil. lic. och fru Per Douwes, Sten Wahlström och Björnstorps godsförvaltning för tillmötesgående på olika sätt.



Figur 10. Kartskiss över näktergalsreviren efter högtalarperioden i Räften 1973. Högtalarnas placering markeras med "tysta" symboler.

Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1973 in Räften after the broadcasting period ended. The location of the loud-speakers is shown by "silent" symbols.

Litteratur

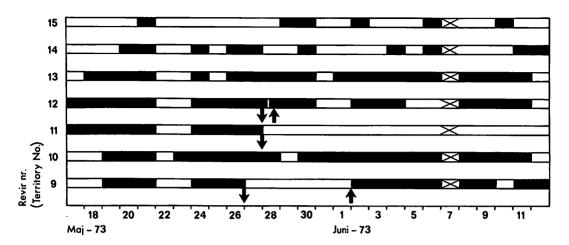
Armstrong, E. A. 1947. Bird Display and Behaviour.

London.

Goldman, P. 1973. Song recognition by field sparrows. Auk, 90: 106-113.

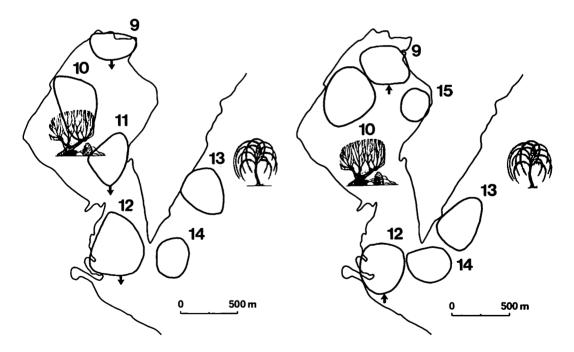
90: 106-113.
 Ickes, R. A. & Ficken, M. S. 1970. An investigation of territorial behavior in the American redstart utilizing recorded songs. Wilson Bull., 82: 167-176.
 Marler, P. & Hamilton, W. J. 1968. Mechanisms of Animal Behavior. New York, London & Sydney.
 Thorpe, W. H. 1961. Bird-song. The biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge.
 Thorpe, W. H. 1964. Singing I. 4 New Dictingue of Birds.

Thorpe, W. H. 1964. Singing, I: A New Dictionary of Birds (red. A. L. Thomson), s. 739-750. London. Thorpe, W. H. & Griffin, D. R. 1962. Ultrasonic frequencies in bird song. Ibis, 104: 220-227.



Figur 11. Händelseförloppet år 1973 inom de olika näktergalsreviren i Silvåkradungen. Symboler som i figur 1 och 4.

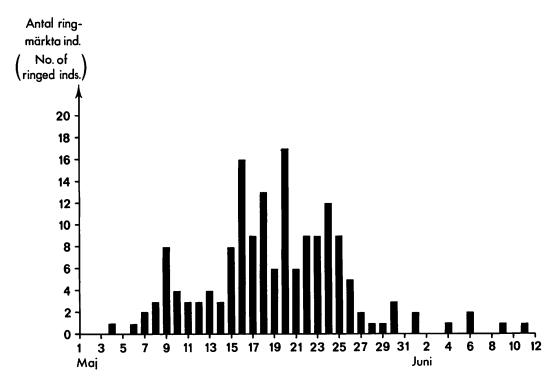
Course of events in the Thrush Nightingale territories in 1973 at Silvåkra. Symbols as in Figs. 1 and 4.



Figur 12. Kartskiss över näktergalsreviren i Silvåkradungen före bortfångst 1973. Beteckningar som i figur 5 och 6. Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1973 at Silvåkra before removal. Symbols as in Figs. 5 and 6.

Figur 13. Kartskiss över näktergalsreviren i Silvåkradungen efter bortfångst 1973. Beteckningar som i föregående figur.

Sketch map of Thrush Nightingale territories in 1973 at Silvåkra after removal. Symbols as in Figs. 5 and 6.



Figur 14. Säsongfördelningen av under vårsträcket vid Ottenby fågelstation ringmärkta näktergalar baserat på material från perioden 1962–1973.

Distribution of Thrush Nightingale ringed during their spring migration at Ottenby bird station, Öland, based on data from 1962 to 1973, inclusively.

Summary: The role of singing for the territorial maintenance in the Thrush Nightingale, Luscinia luscinia. Experiments using play-back technique.

In 1972, a number of Thrush Nightingale, Luscinia luscinia, males were removed from their territories, and replaced by loud-speakers broadcasting Thrush Nightingale song 24 hrs a day. In 1973, the loudspeakers were put in operation before the territories had become occupied. In a nearby control area, birds were removed and the succeeding events monitored in both years. In a third study area, Nightingale, Luscinia megarhynchos, song was broadcast in territories from which Thrush Nightingale males had been removed. Data are too few to allow firm conclusions, but the following results were preliminarily obtained: The broadcasting of Thrush Nightingale song in five out of seven cases appeared to prevent the territory from being occupied; the unsuccessful cases affected the same territory in both years. In two out of three territories with Nightingale song, Thrush Nightin-

gales took up territories, the third case being doubtful. Territories from which the owner had been removed and not replaced by a loud-speaker, were rapidly re-occupied in six out of seven cases. The apparently different impact of Thrush Nightingale and Nightingale songs combined with the strong response of Thrush Nightingales to song emitted from portable tape-recorders (we utilized this for the trapping operations) suggests that Thrush Nightingale song as such, rather than the "noise", was instrumental in preventing the occupation of many territories.

Samtliga författares adress: Zooekologiska avdelningen, Ekologihuset, Helgonavägen 5, S-223 62 Lund.