

Förhållandet mellan lövsångarhanars sångrevir och honors och hanars födosöksområden

TALUAR FÖR HÖGLEN
GÖR Bengt A.

BENGT E. ARVIDSON

På våren ockuperar hanen ett revir, sjunger, lockar till sig en hona och håller andra hanar borta. Sen sker parning, äggläggning, ruvning och uppfödning av ungar — allt inom det utstakade reviret! Ätminstone uppfattar de flesta ornitologer häckningsproceduren på det sättet. Men det är långt ifrån sant! I stället är det så att revirgränserna inte alls behöver vara så definitiva när häckningen väl är igång. Det kan t.o.m. hända att bona placeras inom andra hanars revir! Det är en av erfarenheterna i ännu ett intressant småfågelprojekt i Ammarnäs.

Det är allmänt bekant att fågelhanar försvarar revir. Deras revirbeteende skall hålla andra hanar borta och locka fram honor, så att parbildning kan ske och en lyckad häckning genomförs. Översiktliga arbeten om revirbeteenden har gjorts av bl.a. Kluyver & Tinbergen (1953), Lack (1954, 1964), Hinde (1956), Fretwell m.fl. (1970) och Riechert (1981).

Revirets funktion för en art gäller inte nödvändigtvis i detalj för en annan. För att öka vår kunskap är det således viktigt att undersöka flera arter. I denna uppsats behandlas lövsångaren. Främsta målet var att jämföra utbredningen av de sångrevir, som hanarna upprättade tidigt på säsongen, med de områden, som honor och hanar närmare utnyttjade, när de sökte föda till boungarna. Även vissa relationer mellan och inom könen studerades.

Lövsångarstudierna utfördes säsongerna 1981 och 1982 i Ammarnäs (65° 58' N, 16° 17' E) i mellersta Lappland. De utgör en del av det s.k. LUVRE-projektet, som alltsedan starten 1963 bl.a. studerar småfågelpopulationer i fjällbjörkskogen (Enemar 1969). Strax nedom trädgränsen i den subalpina ängsbjörkskogen mellan fjällen Valle och Gaisatj i Tjulådalen har lövsångaren studerats sedan början av 1970-talet i syfte att öka kunskapen om Ammarnäs och hela Sveriges vanligaste häckfågel (Enemar & Sjöstrand 1972, Ulfstrand & Högstedt 1976). Tyngdpunkten har legat på häckningbiologi, men studier av tätheter, dygnsrytmik och mellanartskonkurrens har även gjorts (Lennerstedt 1964, 1973, 1983, Enemar



Med den här uppsatsen fogas ytterligare en pusselbit till kunskapen om Sveriges vanligaste fågel — lövsångaren. Foto: Karl-Erik Fridzén.

Willow Warbler.

m.fl. 1972, 1976, 1979, Arvidson & Nilsson 1983 och Nilsson 1983). Dessa basstudier ledde oss in på mera komplicerade frågor, bl.a. revirproblematiken.

Metodik

Fältstudierna 1981 och 1982 startade i början av juni, då lövsångarna anlände, och pågick till mitten av juli, då de första kullarna lämnade boet. De genomfördes inom ett 400 × 400 meter (16 ha) stort område, där varje 50-meterskoordinat markerats med plasticsnitlar. Tillvägagångssättet och genomförandet kan i korthet beskrivas enligt följande.

Hanarna anlände först till området, honorna några dagar senare. Fåglarna individmärktes med färgringar.

Majoriteten av dem fångades i slöjnet, men några fångades på boet. Risker att felavläsa en individmärkt fågel var praktiskt taget obefintlig. Under årens lopp har vår erfarenhet visat vilka färger som kan förväxlas. Därför användes endast "säkra" färgkombinationer. I vår strategi ingick alltid upprepade kontroller av avläsningarna, helst av flera personer.

Hanarnas sångrevir karterades båda åren tidigt på häckningssäsongen, nämligen under fyra dagar i början av ruvningsfasen (senare delen av juni, då alla hanarna var färgmärkta). Häckningen var i stort sett synkron hos de olika paren, vilket bl.a. innebär att ruvningen och kläckningen varierade med endast några dagar mellan kullarna. Revirkarteringen genomfördes med hjälp av lövsångarsång inspelad på en bärbar bandspelare. En person skötte bandspelaren och marschtakten samt dirigerade två hjälpkarterare i terrängen; dessa noterade hanarnas sångplatser. Varje 100-meterskoordinat följdes, först i x-led, sedan i y-led. Därefter intensivstuderades vissa områden. Syftet var att locka ut hanarna i terrängen för att se hur långt ut de reagerade på bandspelets sång med svarssång. Hanens reaktion på bandspelets sång fick alltså avgöra om han skulle anses befinna sig i det egna reviret eller ej.

Säsongen 1981 genomfördes en andra bandspelarkartering ca två veckor efter den första, d.v.s. några dagar efter kläckningen (början av juli). Sångaktiviteten var något lägre men sångreviren fick ändå i stort sett samma utseende som vid den första karteringen (figur 1).

När väl kläckningen startat, valdes säsongen 1981 sju honor, vars bon låg nära varandra, och säsongen 1982 fyra hanar, vars sångrevir låg nära varandra, ut för närmare studier av deras födosöksområden. Med födosöksområden avses den del av terrängen som honorna och hanarna nyttjade under boungefasen för att söka föda åt ungarna. De utvalda lövsångarna färgades med vattenfast tusch på fjäderdräkten, så att de lätt kunde identifieras i terrängen. Färgen syntes tydligt även när de flög. Honorernas födosöksområden studerades från det att kullarna var ca fem tills de var ca tio dygn. Varje hona följdes ca sju timmar, fördelade på minst tre dygn. Vanligen behövdes tre personer för att följa henne i fält. En hade kontakt med boet och de andra var utspridda i terrängen. Observationspassen varade i högst en timme och spreds från morgon till kväll. Även hanarnas födosöksområden studerades från det att kullarna var ca fem tills de var ca tio dygn. Men hanarna var betydligt svårare att upptäcka, beroende på att de sällan besökte bona. Därför spred vi ut oss i terrängen för att söka efter hanarna. Vi fick lägga ner ca tre gånger så lång tid på att leta rätt på och följa hanarna som på att följa honorna.

Vid födosöket flög honorna vanligen direkt ur boet och en bra bit ut i terrängen, till den plats där de sökte föda. Fodosöket skedde mestadels i det täta fältskiktet. Oftast hoppade de omkring bland fjälltoltorna, ibland syntes de i videsnåren men sällan i trädkronorna (jfr Lennerstedt 1983). När en hona hittat tillräckligt med föda, flög hon direkt till boet. Mellanlandningar på väg till eller från boet var sällsynta. Utflykterna varade i upp till tio minuter. I stort sett sökte hanarna, i motsats till honorna, föda främst i trädkronorna och sällan i fält-

skiktet. Alltsomoftast satt de stilla och tysta i trädkronorna, ett beteende som honorna sällan visade. Det gällde allmänt att hanarna sökte föda till boungarna i mindre utsträckning än vad honorna gjorde. Utflykterna varade mestadels över tio minuter, och det förekom att de varade över en timme.

Till de sju honorna säsongen 1981 "matningskopplades" fem hanar och till de fyra hanarna säsongen 1982 "matningskopplades" sju honor. Matningskopplingen innebär att honorna och hanarna skulle ses med mat i näbben när de flög till boungarna, men utan mat när de flög därifrån. Båda könen matade under den tid studie ägde rum (ca en vecka). Matningskopplingen säger ingenting om mellan vilka fåglar kopulationen verkligen skett, enbart att hane och hona under boungefasen hade gemensam vårdnad om boungarna. Matningskopplingen ger därför en anvisning om honans revirtillhörighet.

Resultat

Sångreviren hade i stort sett samma utbredning under ruvningsfasen som i början av boungefasen, men somliga minskade, andra ökade i storlek (figur 1). Figur 2 och 3 visar förhållandet mellan lövsångarhanarnas sångrevir under ruvningsfasen och honorernas respektive hanarnas födosöksområden under boungefasen.

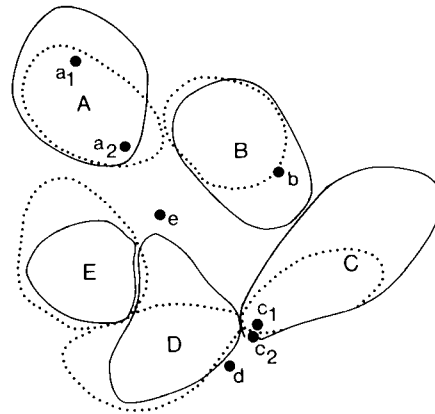
Hanarnas sångrevir

1981 låg lövsångarhanarnas sångrevir i huvudsak åtskilda och gränsade endast ställvis mot varandra. 1982 däremot låg de kant i kant, men utan att överlappa (figur 2 och 3). De varierade i storlek från 0,65 till 1,45 ha 1981, och från 0,30 till 0,90 ha 1982. Detta antyder att revirbeteendet sprider ut hanarna i området och att revirstorleken minskar med ökad hantäthet (10 hanar 1981 mot 20 1982).

Honorernas födosöksområden

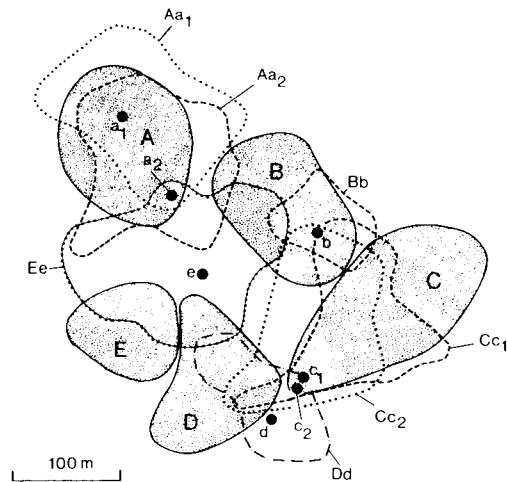
Det rådde ibland en stor överlappning mellan näraliggande honors födosöksområden, så att upp till tre honors födosöksområden delvis kunde täcka varandra (figur 2). Ingenting tydde på att honorna försvarade födosöksområdet såsom hanarna försvarade sina sångrevir. Fodosöksområdena varierade i storlek från 0,45 till 1,90 ha och var genomsnittligt större än reviren.

Figur 1. Lövsångarhanarnas sångrevir 1981 enligt bandspelarkartering under första ruvningsveckan (heldragen linje) och under första boungveckan, cirka två veckor senare (prickad linje). Sångreviren är markerade A—E. Fylld cirkel markerar bo och bokstaven vid denna vilken hane som kopplats till respektive bo (eller bon).



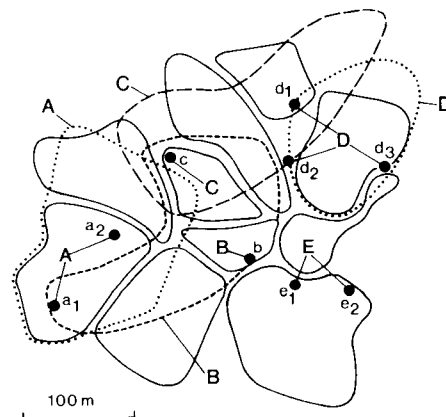
Song territories of the Willow Warbler in 1981 during the first week of incubation (continuous line) and during the first nestling week, about two weeks later (dotted line). Each territory denoted by a capital letter. Filled circles indicate the location of nests and the accompanying letters the male connected with each nest.

Figur 2. Fem lövsångarhanans sångrevir under första ruvningsveckan 1981 (A-E, gråskuggade områden) samt honornas födosöksområden när ungarna var 5—10 dygn gamla (markerade med olika prickade och streckade linjer samt bokstavs-beteckningar). Bon är markerade med fylld cirkel plus liten bokstav. Aa1 innebär att honan med det prickade provianteringsområdet upptill i figuren kunnat sammankopplas med hannen A och med boet a1.



The song territories of five male Willow Warblers during the first week of incubation in 1981 (A to E, stippled areas) and the females' foraging areas when the nestlings were 5 to 10 days old (the foraging areas enclosed by various broken lines and indicated by combinations of letters). Nests indicated by filled circles and accompanying letters. Aa1 indicates that the female at the top of the Fig., whose foraging area is enclosed by a dotted line, could be connected with male A and nest a1.

Figur 3. Lövsångarhanans sångrevir under den första ruvningsveckan 1982 (heldragna linjer) och hanarnas födosöksområden när ungarna var 5—10 dygn gamla (avänsade av prickade och streckade linjer samt markerade med stora bokstäver). Bon är markerade med fylld cirkel plus liten bokstav, som svarar mot den hane, som setts mata vid boet (d3 innebär således ett av de tre bon vid vilken hane D setts mata ungarna).



Song territories of male Willow Warblers during the first incubation week in 1982 (continuous lines) and their foraging areas when the nestlings were 5 to 10 days old (dotted and broken lines; each male indicated by a capital letter). Each nest is indicated by a filled circle and an accompanying letter corresponding to the male observed feeding at that nest (d3 thus means one of the three nests at which male D was observed feeding young).

Hanarnas födosöksområden

Även hanarnas födosöksområden överlappades sinsemellan i betydande utsträckning och upp till tre hanars födosöksområden kunde delvis täcka varandra (figur 3). Ingenting tydde på att hanarna försvarade födosöksområdet såsom de försvarade sångreviret. Fodosöksområdena var genomsnittligt större än sångreviren (0,95—2,10 ha). Hanarna B och C, som hade de minsta sångreviren, föreföll ha relativt större födosöksområden. Hanarnas födosöksområden 1982 var större än dem som registrerades för honorna 1981.

Förhållandet mellan revir, födosöksområde och bo

Utbredningen av honornas och hanarnas födosöksområden överensstämde endast i stort med hanarnas sångrevir. Fodosöksområdena låg ofta till stor del utanför dessa (figur 2 och 3). Detta gällde oavsett om hanen matningskopplats till en hona (monogami), två honor (bigyni) eller tre honor (trigyni). Studierna 1981 visade dessutom att födosöksområdena för honor, som tillhörde samma hane, hade en hög grad av överlappning oavsett om deras bon låg långt ifrån varandra (som i A:s revir; ca 100 m) eller nära varandra (som i C:s revir; 5 m).

Bona låg sällan centralt i hanarnas sångrevir. Hane C:s båda bon låg endast några meter från hane D:s sångrevir. Även övriga bon låg i utkanten av (A, B och C) eller t.o.m. utanför hanens sångrevir (D och E). Studierna 1982 visade att hanarna A, B och C:s bon låg i utkanten av reviret och att den trigyne hanen D och den bigyne hanen E hade bo som t.o.m. låg inne i grannhanars sångrevir. Att bon ligger i utkanten av sångrevir är inte ovanligt (May 1949, Enemar m.fl. 1976, Frost 1978).

Övriga relationer mellan hanar och honor

Vid ett tillfälle 1981 sjöng flera hanar ovanligt intensivt under boungefasen. Anledningen var att en nykomling tagit sig in i ytan. Han flög fram och tillbaka under livligt sjungande och väsande. Tre hanar med intilliggande revir reagerade på samma sätt. Stundtals flög flera sjungande hanar sida vid sida. På ett dygn lyckades främlingen "borra" sig ca 150 meter in i provytan. De andra stationära hanarnas intensiva försvar orsakade



Lövsångare Willow Warbler. Foto: Björn Uhr.

emellertid att det nya reviret blev knappt 25 meter brett. Vi har vid flera tillfällen, under boungefasen, sett tysta hanar söka föda inne på andra hanars sångrevir utan synbara reaktioner från revirhållaren. Vid ett tillfälle sökte tre hanar föda alldeles i närheten av varandra. Två av dem var tysta medan den tredje, som etablerat revir på platsen, sjöng oavbrutet. Han gjorde emellertid inga försök att jaga bort de båda andra. En förutsättning för att aggressivt revirbeteende skall utlösas vid denna tid verkar således vara en inkräktande, sjungande, hane.

Honorna föreföll däremot att alltid tolerera varandra. I fält såg vi vid flera tillfällen honor sitta i närheten av varandra, och de visade då inga tecken på aggressivitet. De visade ingen aggressivitet ens mot främmande hanar som uppträdde vid boet. Vi gjorde flera sådana observationer, dels av grannhanar, dels av främlingar. Den senkomne främpling, som nämnts ovan, sågs vid flera tillfällen sitta tyst vid andra hanars bobalar, utan att det ledde till någon synbar aggressiv reaktion från ho-

nans sida. Honorna verkade alltså tolerera även andra hanar än den som matade de egna ungarna.

Sammanfattningsvis kan sägas att kontakter mellan och inom könen var vanliga, även i sådana fall där könen inte matningskopplats till varandra. Med kontakt menas här att minst två fåglar satt i samma träd eller uppträdde i närheten av boet, med eller utan mat i näbben.

Slutsatser och diskussion

Lövsångarstudierna 1981 och 1982 visade på flera intressanta förhållanden. (1) Hanens revirbeteende spred populationen och minskade partätheten, vilket visades av att det var svårt för en nykomling att etablera revir. (2) Honornas och hanarnas födosöksområden var endast i stort fördelade som hanarnas sångrevir, och födosöksområdena låg ofta till stor del utanför sångreviren, t.o.m. inne i grannhanars sångrevir. (3) Såväl grannhonors som grannhanars födosöksområden överlappade betydligt. (4) Bona låg ofta i utkanten av och ibland utanför sångreviret. Liknande iakttagelser av relationerna mellan honans födosöksområde och hanens sångrevir har gjorts hos lappsparv av Tryon & McLean (1980) och hos trastar av Greenwood & Harvey (1978), medan Morse (1968) och East (1981) visade att födosöksområdet till stor del låg inom hanens sångrevir hos en amerikansk sångare respektive hos rödhake.

Det torde råda enighet om att hanars revirbeteende resulterar i att de häckande paren fördelas någorlunda jämnt i ett tillgängligt område och kanske även i en begränsning av antalet häckande par, även om detta är en omstridd fråga (Lack 1966). Lövsångarens s.k. A-typsång (Järvi m.fl. 1980) innebär att den sjungande hanen annonserar att strofen kan följas av en attack. Att honorna och hanarna sedan ej respekterar hanens revirgräns under häckningscykelns senare fas kan i förstone verka störande, framför allt om man anser att revirstorleken exakt svarar mot den resurs som behövs för häckningens genomförande. Det behöver dock ej vara så. I och med att reviren är etablerade och parbildningen avslutad, så har revirbeteendet fått till följd en utspridning av paren (och eventuellt också en begränsning av populationen), något, vars betydelse inte reduceras av att honorna och hanarna i icke ringa grad bortser från revirgränserna (som dessutom ej är fullt konstanta) vad gäller såväl boplacering som födosök. Under den ansträngande matningsfasen är det för honan

och även för hanen effektivast att ha friheten att hämta föda där näringstillgången för tillfället är bäst. Att därför "allmänningar" (överlappningar i födosöksområdena) kan uppstå, såsom visas i denna uppsats, är inte förvånande. Det inses lätt att revirhävandets funktionella betydelse inte alls undergrävs.

För goda arbetsinsatser i fält och för många givande diskussioner samt synpunkter på manuskriptet tackas Björn Andersson, Karin Cederquist, Florence Eberhardt, Anders Enemar, Ulf Eriksson, Håkan Johansson, Ulf Lindell, Raimo Neergaard, Lars Nilsson och Urban Wikenborg. Finansiellt stöd erhöles från Naturvetenskapliga forskningsrådet (B 21 80—117,121 till A. Enemar).

Summary: *The relation between male song territory and the foraging areas of male and female Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*.*

In 1981 and 1982, the song territories of male Willow Warblers were mapped with the aid of song play-back in a 16 ha large area of subalpine birch forest at Ammar-näs, Lapland. All Willow Warblers within the study plot were individually colour-ringed. In 1981, 10 males held song territories that were mostly separate, with few common borders, and 0.65—1.45 ha in area. By contrast, in 1982 20 males held song territories of 0.30—0.90 ha in area which mostly adjoined each other, but without overlapping.

In 1981, song territories were mapped both during the early incubation period and after the eggs had hatched, i.e. about two weeks later. Territories were roughly the same size and had the same configuration at both times (Fig. 1).

In 1981, the foraging areas of 7 females and, in 1982, the foraging areas of 4 males, were mapped. Part of the birds' plumage was dyed with waterproof ink to facilitate identification. These studies were carried out when the nestlings were 5—10 days old. Each bird was followed for a total of 7 hours, spread over at least 3 days. The observation periods extended from early morning until evening, each period lasting less than 1 hour. The females foraged predominantly in the field layer and in willow shrubs, rarely in the canopy. Usually they flew directly to or from the nest without stopping on their way. Foraging bouts were often short, usually less than 10 mins. The males, by contrast, mostly foraged in the canopy, interrupted foraging for long periods, and fed the young much less often. Sometimes the period between feeds lasted for an hour.

In 1981, 5 males were found to be associated with (i.e. feeding young at) the 7 nests and, in 1982, 7 females were found to be associated with 4 males. Thus, some males were polygynous.

Female foraging areas varied from 0.45 to 1.90 ha and overlapped each other considerably (Fig. 2). Also the foraging areas for the males overlapped (Fig. 3). They

were 0.95–2.10 ha, and thus larger than the song territories. Foraging areas did not seem to be defended by either sex. As seen from Figs. 2 and 3, their distribution only partly corresponded to that of the male song territories. Nests were rarely centrally located within the song territories and two nests were even situated within the song territory of other males (Figs. 2 and 3).

Clearly, territorial behaviour distributed the birds over the available habitat, and some observations indicated that it might also limit the local population. The poor correlation between the distribution of song territories and the later foraging areas of both males and females suggests that those individuals who have been able to establish themselves, exploit the resources most efficiently by refraining from territorial activity during the nestling stage, and instead opportunistically exploit patches rich in food.

Litteratur

- Arvidson, B. E. & Nilsson, L. 1983. Lövsångarens *Phylloscopus trochilus* häckningsbiologi i svenska Lappland. *Vår Fågelvärld* 42: 81–88.
- East, M. 1981. Aspects of courtship and parental care of the European Robin *Erithacus rubecula*. *Ornis Scand.* 12: 230–239.
- Enemar, A. 1969. Fågelundersökningar i Ammarnäsområdet i södra Lappland. *Vår Fågelvärld* 28: 227–229.
- Enemar, A. & Sjöstrand, B. 1972. Effects of the introduction of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* on the composition of a passerine bird community. *Ornis Scand.* 3: 79–89.
- Enemar, A., Højman, S.-G., Klaesson, P. & Nilsson, L. 1976. The relationship between census results and the breeding population of birds in subalpine birch forest. *Ornis Fenn.* 53: 1–8.
- Enemar, A., Klaesson, P. & Sjöstrand, B. 1979. Accuracy and efficiency of mapping territorial willow warblers *Phylloscopus trochilus*: a case study. *Oikos* 33: 176–181.
- Fretwell, S.D., Lucas, H.L. & Calver, J.S. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–52.
- Frost, R.A. 1978. Willow warblers nesting close together. *Brit. Birds* 17: 314.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. 1978. Foraging and territory utilization of blackbirds, *Turdus merula*, and song thrushes, *Turdus philomelos*. *Anim. Behav.* 26: 1 222–1 236.
- Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340–369.
- Järvi, T., Radesäter, T. & Jacobsson, S. 1980. The song of the Willow warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scand.* 11: 236–242.
- Kluyver, H.N. & Tinbergen, L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Neerl. Zool.* 10: 265–289.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1964. A long term study of great tit (*Parus major*) *J. Anim. Ecol. Suppl.* 33: 159–173.
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds*, Oxford University Press, Oxford.
- Lennerstedt, I. 1964. Några drag i häckningsbiologin hos lövsångare, buskskvätta och sävsparv i Mellersta Lappland. *Fauna och flora* 59: 94–123.
- Lennerstedt, I. 1973. Night Rest during Nestling Period in Four Passerine Species under Subarctic Summer Conditions. *Ornis Scand.* 4: 17–23.
- Lennerstedt, I. 1983. Födoområden hos lövsångare *Phylloscopus trochilus* och svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* i fjällbjörkskog. *Vår Fågelvärld* 42: 11–20.
- May, D. J. 1949. Studies on a community of willow Warblers. *Ibis* 91: 24–54.
- Morse, D.H. 1968. A quantitative study of foraging of male and female spruce-woods warblers. *Ecology* 49: 779–784.
- Nilsson, L. 1983. Laying of replacement clutches in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Lapland, Sweden. *Ornis Scand.* 14: 48–50.
- Riechert, S.E. 1981. The consequences of being territorial: spiders. A case study. *Am. Nat.* 117: 871–892.
- Tryon, P.R. & MacLean, S.F. 1980. Use of space by Lapland longspurse breeding in arctic Alaska. *Auk* 97: 509–520.
- Ulfstrand, S. & Högstedt, G. 1976. Hur många fåglar häckar i Sverige? *Anser* 15: 1–32.

Bengt E. Arvidson, Asperögatan 3 B,
414 74 Göteborg