

Höstbiologi och sångaktivitet hos svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros* i sydvästra Sverige

REINO ANDERSSON

Abstract

I studied autumn biology of Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*, i.e. territorial behaviour, song activity, flock structure, and social interactions. In spring, I located 105 previously colour-ringed territorial males and determined their breeding success. Of them, 34 (32%) were also seen the following autumn, and 15 (44%) of them returned next spring. Of 71 males present in spring that were not observed in autumn, 20% returned the following spring. The birds present in autumn produced 5.2 fledged young per breeding pair the next spring, compared to 3.7 for birds not present. A large proportion of the surplus of autumn individuals are probably yearlings that move from the

place of birth before body moult. In autumn, aggressive behaviour occurs to a low extent among adult males when in flocks (e.g. at timber stores with high insect abundance). That individuals move between such food rich sites indicates high flexibility in autumn home ranges. The main purpose of song in autumn seems to be to monopolise rich food sites, which will increase their survival chances and may improve reproductive success the following spring.

Reino Andersson, Adjunktsvägen 1, S-432 50 Varberg, Sweden. Email: samreino@swipnet.se

Received 20 February 2001, Accepted 17 July 2001, Editor D. Hasselquist

Inledning

Svart rödstjärt är ovanlig bland svenska tättingar, då den har en utpräglad sångperiod både vår och höst. Sång förekommer under sensommar och höst hos ytterligare några arter, t.ex. gårdsmyg, gransångare, rödhake och koltrast (Snow 1958, Lack 1965, Cramp 1988). Höstsångens uppkomst och funktion har diskuterats i olika sammanhang, men företeelsen har sällan studerats i detalj. Weggler (1997) föreslår att utvecklandet av revirbeteenden under hösten inskränker sig till arter som är kvar på sina revir åtskilliga veckor efter häckningssäsongens slut. Förändringar i t.ex. dagslängd och hormonhalt är de fysiologiska mekanismer (proximata faktorer) som utlöser sångbeteende hos fåglar under hösten (Silverin 1997). Men varför sjunger då vissa fåglar på hösten (d.v.s. vilka är de ultimata faktorerna)? Att sjunga innebär kostnader för den enskilda individen, t.ex. ökad predationsrisk, något som fåglarna måste kompenseras för på annat sätt. Sången anses ge reproduktiva fördelar under kommande säsong, i synnerhet hos arter som tillbringar vintern i sitt häckningsområde (Hegner & Wingfield 1986, Lo-

gan & Hyatt 1991). Weggler (1997, 2000) framhåller att svarta rödstjärtens höstsång och revirförsvar i schweiziska Alperna medför individuella fördelar inför nästa års reproduktion (jfr. Landmann 1996, Bergmann 1999). Men även hos flyttande arter som lövsångare, anses hannars reviretablering sent på sommaren vara betydelsefull först under påföljande vår (Lawn 1982, 1994). En annan tänkbar, men kanske mindre sannolik, förklaring till svarta rödstjärtens höstsång i Sverige är att den inte har någon funktion i detta område. Kanske bibehålls ett revirbeteende som uppkommit i södra Europa, där svarta rödstjärten i viss utsträckning är stannfågel, i vårt nordliga utbredningsområde, t.ex. genom att individer födda längre söderut i Europa förlänger sin flyttning och etablerar sig i Sverige.

Fåglars biologi under hösten är förhållandevis dåligt studerad. Svarta rödstjärtens höstbiologi och generella uppträdande är intressant, då det endast berörs i ett fåtal sammanhang (Glutz von Blotzheim 1988, Landmann 1996, Weggler 2000). Detta gäller t.ex. den sociala struktur som uppstår då svarta rödstjärtar uppträder i flock under hösten. Men också konkurrens- och dominansförhållanden gentemot

andra arter är aspekter som är värda att ägnas fortsatta studier.

För att klargöra höstbiologin och sångens betydelse hos en västsvensk population av svart rödstjärt studerades bl.a. sångaktivitet, flockstruktur och ursprung för tidigare kända (färgringmärkta) individer. Arten har i Västsverige varit föremål för ingående studier de senaste två decennierna. Beskrivningar av denna populations häckningsbiologi har presenterats i en rad uppsatser (Andersson 1982, 1983, 1985a,b, 1986, 1987, 1990, 1995, 1996). Detta är dock den första studien som utförligt behandlar svarta rödstjärtens höstbiologi i Sverige.

Material och metoder

Undersökningsområdet omfattar Göteborgs hamn och närbelägna fabriksmiljöer på Hisingen samt Varbergs hamn med omgivande industriområden. Under perioden 1 september–20 november åren 1983–1997 kontrollerades närvaron av svarta rödstjärtar i genomsnitt var femte dag (11 av åren) i sammanlagt 45 kända revir. Fyra år (1988, 1990, 1993, 1994) gjordes dock betydligt färre besök, vilket innebar att kontroller ägde rum i genomsnitt var tolfte dag. Reviren fördelade sig på 21 optimala och 24 suboptimala miljöer, enligt en tidigare genomförd kvalitetsklassning under häckningstid. Kvalitetsklassningen baserades på en poängskala från 1 till 30, där optimala revir hade mellan 8 och 30 poäng (Andersson 1995).

Denna studie baseras huvudsakligen på 254 registreringar av hannar som kunde iaktas i minst 30 minuter vid ett enskilt observationstillfälle. Vid varje observationstillfälle bokfördes alla iakttagelser av sångaktivitet, sällskapande individer, revirstrider, flockbildning och sociala relationer. Fördelning per undersökningsområde och år framgår av Tabell 1. Av dessa 254 registreringar utgjordes 69 av färgringmärkta fåglar (43 olika individer) och resterande 185 av omärkta individer. Det verkliga antalet hannar som ingår i materialet kunde således inte fastställas med säkerhet.

För att få en mer detaljerad bild av höstfåglarnas ursprung och deras framgång den kommande häckningssäsongen, gjordes en speciell granskning av fåglar som färgmärkts tidigare under vårsäsongen. Detta material utgjordes av 105 revirhållande adulta hannar (2K+), 20 adulta honor (2K+) och 188 årsungar (1K) ringmärkta i boet. Dessutom ingår 21 fåglar som färgmärkts under hösten i materialet. Hannarna dominerar denna studie eftersom de uppträder mer exponerat än honorna (t.ex. vid sång och revirförsvar) och är lättare att könsbestämma i fält. De relativt få honor som berörs i uppsatsen grundar sig därför uteslutande på färgmärkta individer.

Under hösten då ruggningen avslutats har alla äldre hannar (2K+) anlagt en adult, utfärgad dräkt. Majoriteten av de unga hannarna (1K) ruggar till en gråbrun, honfärgad dräkt och går därefter inte att könsbestämma. Däremot kan de identifieras som hannar med hjälp av sången eftersom honor inte sjunger (Glutz von Blotzheim 1988). En viss andel anlägger dock delvis en utfärgad handräkt (s.k. paradoxus) i sin första partiella ruggning av kroppsfjädrarna. I tyska städer uppgår andelen paradoxus till 12% (Nicolai 1996), vilket har visat sig överensstämma väl även med andelen i västra Sverige.

Med sångfrekvens avses i denna uppsats antal sångstrofer per tidsenhet, medan begreppet sångförekomst avser om sångstrofer hörts från en hanne eller inte vid ett observationstillfälle. En geografisk förflyttning av reviret anses ha ägt rum i fall där hannen flyttat sig mer än 300 meter. Benämningen flock nedan avser ansamlingar av fåglar med sociala interaktioner som uppträder i täta (några tiotal meters) eller mer löst sammanhållna grupperingar (maximalt med något hundratal meters mellanrum). Bandspelare med uppspelad sång har använts sporadiskt vid fångst samt vid vissa aggressionstester.

För statistiska test har jag använt χ^2 -test (i alla dessa test har jag använt Yates korrigerings) och tvåsidig Mann-Whitney U-test.

Tabell 1. Årsvis fördelning av registrerade hannar av svart rödstjärt i Göteborg och Varberg. *Annual distribution of recorded male Black Redstarts in Gothenburg and Varberg.*

År Year	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	Totalt
Göteborg	30	17	16	15												78
Varberg					11	7	11	9	22	10	9	6	32	24	35	176
Totalt																254



Timmerupplag i Varbergs hamn. Sådana timmerupplag utgör en insektsrik miljö för svarta rödstjärten under hösten, då fåglar i glesa flockar kan söka föda nära varandra utan större aggressioner. Men hanarna sjunger också normal revirsång på hösten, vilket kan vara ett sätt att etablera födorika revir för framgångsrik häckning följande vår.

Timber store at the harbour of Varberg. Such habitats are rich in insects in the autumn, and loose assemblies of Black Redstarts may feed together without much aggression. But the males also perform normal territorial song, which may be sign of territorial establishment for successful breeding next spring.

Resultat

Allmänt uppträdande

Lugna, klara, varma höstdagar rådde ofta en sjudande aktivitet i de revir som tidigare under säsongen endast hyst ett häckande par eller en oparad hane. Oavsett om svarta rödstjärter uppträdde ensamma eller i sällskap med andra, uppfattades deras beteende som intensivt och iögonfallande. Då och då ljud sångstrofer, lika fullödiga som på våren. Fåglarna höll mestadels till i marknivå, där det pågick ett ständigt sökande efter föda på upplagsplatser och andra öppna ytor. Från att ena stunden ha exponerat sig i sina uppräta hållningar med knixande stjärt-daller, kunde de plötsligt försvinna ned på marken och tycktes emellanåt vara som uppslukade bland fa-

brikstomternas bråte. Strax därpå dök de upp igen, lika hastigt som de försvann, och det var årsungarna med sina kortvariga jakter som i mångt och mycket präglade områdena. Vid exceptionella koncentrationer av föda, t.ex. timmerupplag med rik tillgång på insekter, samlades fåglar flockvis tillsammans med andra arter som stenskvättor, rödhakar och rödstjärter. Särskilt stenskvättorna kunde vara talrika och sågs då ofta indragna i smärre stridigheter och dominansbeteenden gentemot de mer underlägsna svarta rödstjärterna.

Förekomst och sångaktivitet

Bland de 254 höstobservationerna av hannar ingick 16 hontecknade årsungar och 16 med paradoxus-dräkt. En viss andel hontecknade hannar har dock

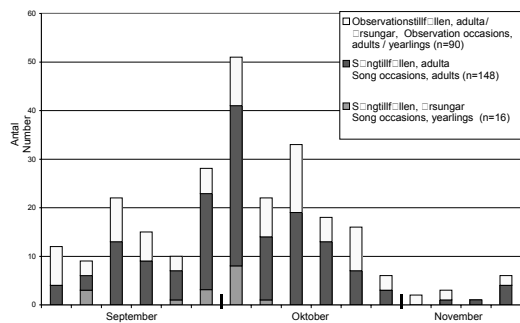
med all säkerhet förbisets (se Material och metoder). Sång konstaterades vid 165 tillfällen (65%). I 16 fall var det årsungar som sjöng, vilket motsvarar 10% av samtliga sångtillfällen. Av Figur 1 framgår att såväl observationer av hannar som registreringar av aktiv sång kulminerade i slutet av september och början av oktober. Under två av de femton åren förekom sång ända in i november, då endast av adulta hannar.

Årsungarnas sångaktivitet fördelade sig något annorlunda jämfört med äldre hannar då de upphörde med att sjunga redan i början av oktober, trots att enstaka individer observerades in i november. Hos årsungarna var både sångfrekvens och sångförekomst oftast lägre och stroforna mer trevande jämfört med de äldre hannarna. I något fall framfördes dock intensiv sång rik på härmningar även från årsungar. Svart röstjärt härmar sällan andra arter, men imitationer hördes några gånger hos äldre och yngre hannar under de aktuella höstarna.

Jag noterade skillnader i sångförekomst beroende på om fåglarna uppträdde ensamma eller i flock. Årsungar hördes oftare sjunga när de var i flock, medan adulta hannar uppvisade en högre sångförekomst när de var ensamma i sina revir (årsungar: $\chi^2_{(1)}=7,47$, $p=0,063$, $n=23$; adulta: $\chi^2_{(1)}=4,51$, $p=0,034$, $n=37$; Tabell 2). Sju av de 10 adulta hannar som skiftade revir mellan vår och höst konstaterades sjunga (se nedan).

Revirkvalitet

Majoriteten (83%) av alla hannar som höll revir på hösten återfanns i optimala revir, och resterande i suboptimala revir. Enbart observerade årsungar hade i medeltal 13,1 revirpoäng, sjungande årsungar 15,3,



Figur 1. Svart röstjärtthannars förekomst och sångaktivitet under hösten, fördelat på femdagarsperioder. Occurrence and song activity in male Black Redstarts during the autumn (five-day periods).

observerade adulta hannar 19,5 och sjungande adulta hannar 22,7. Av årsungarna uppehöll sig 69% i optimala revir med en genomsnittlig revirpoäng på 14,2, medan 86% av de adulta hannarna befann sig i optimala revir med en genomsnittlig revirpoäng på 21,1 (Mann-Whitney U-test, $p=0,015$, $n=23$ årsungar och 37 adulta).

Flockstruktur och revirstrider

Vid drygt hälften av de 254 observationstillfällena uppträdde hannarna i flockar av varierande storlek. Flockstorleken var oftast 2–5 fåglar, medan de största flockarna innehöll upp till 25 individer (Tabell 2). Den genomsnittliga flockstorleken uppgick till 5,6 individer.

De 44 fåglar som sågs i flockar med >5 ex, återfanns påfallande ofta i födorika revir jämfört med ensamma individer eller mindre grupper. Av dessa fåglar uppehöll sig 26 vid insektsrika timmerupplag och 15 på varv med balk- och skrotupplag där marken var mossbevuxen och bl.a. hyste stora mängder spindlar (jämför Nicolai 1992b). Även utsprängda bergsbranter med sparsam vegetation i anslutning till varvsupplag föreföll rika på insekter och var uppenbart attraktiva för födosök.

Flockarnas sammansättning framgår av Figur 2. Cirka 80% av alla fåglar utgjordes av hontecknade individer, varav en avsevärd andel sannolikt är årsungar av bägge könen. När det gäller sociala relationer inom flockarna uppträdde tidigare grannhannar vid ett tiotal tillfällen tillsammans i grupper med andra individer. Häckande par uppträdde ibland sida vid sida med någon av sina egna ungar. Och även syskon visade sig vid ett par tillfällen hålla ihop i en och samma flock – i ett fall uppträdde två syskonpar tillsammans.

Vid större ansamlingar iaktogs aldrig några egentliga revirstrider. Sådana var över huvud taget sällsynta under hösten och konstaterades endast i 3% av de 254 observationstillfällena. Stridigheterna utspelades uteslutande mellan grannhannar i högkvalitativa revir. Fem av de inblandade var 3K+ och tre 2K, fem hade tidigare häckat medan tre varit operade.

Höstfåglarnas ursprung

Av 105 revirhävdande och individmärkta hannar under vårsäsongen observerades 34 (32%) under hösten (Tabell 3). De övriga individerna försvann från sina revir under sommaren och mediandatum för när de försvann var 26 juni.

Höstenärvaron kunde kopplas till häckningsstatusen under våren samma år hos 2K men inte hos 3K+

Tabell 2. Svart rödstjärthannars sångbeteende när de uppträder solitärt respektive i flock.
Song behaviour in male Black Redstarts when appearing solitary or in groups.

Antal ind. <i>No. of inds.</i>	Flockstorlek <i>Group size</i>						Totalt
	1	2–5	6–10	11–15	16–20	21–25	
Årsungar <i>Yearlings</i>							
Sjungande <i>Singing</i>	2	7	7				16
Bara sedda <i>Only seen</i>	13	2	1				16
Adulta <i>Adults</i>							
Sjungande <i>Singing</i>	102	30	15	1		1	149
Bara sedda <i>Only seen</i>	20	34	11	8			73
Totalt	137	73	34	9		1	254

hannar. Bland tidigare oparade 2K hannar observerades 15% under hösten, medan 52% av de tidigare häckande 2K hannarna observerades under hösten ($\chi^2_{(1)}=8,93$, $p=0,028$, $n=55$). Bland 3K+ hannar var det dock ingen skillnad i observationsfrekvens under hösten mellan hannar som häckat respektive varit oparade under våren ($\chi^2_{(1)}=0,33$, $p=0,56$, $n=50$). Majoriteten av hösthannarna (74%), utgjordes av individer som under våren häckat i högkvalitativa revir. Tiden som hannarna stannade i höstreviren varierade mellan 1 och 70 dygn (medel 11,4 dygn). Drygt hälften av hannarna observerades dock endast några få dygn (Tabell 4).

Nitton av totalt 188 (10%) färgmärkta boungar påträffades under hösten. De uppehöll sig i genomsnitt 6,0 dygn på samma plats, vilket är hälften så lång tid som de adulta hannarna (Mann-Whitney U-test, $p=0,012$, $n=19$ årsungar och 34 adulta). Sjutton av årsungarna iaktogs dock endast 1 dygn, medan de återstående två årsungarna stannade kvar 29 respektive 68 dygn. Vidare observerades under hösten 40% av de 20 honor som häckade tidigare under våren ($n=14$ 2K och 6 3K+). Honorna stannade i genomsnitt 14,8 dygn under hösten, med en variation mellan 1 och 54 dygn (Tabell 3 och 4).

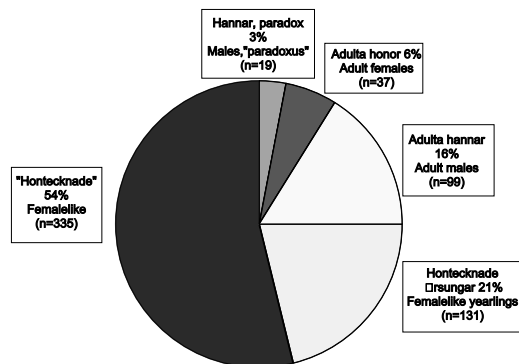
Förflyttningar mellan vår och höst

Geografiska förflyttningar mellan vår och höst förekom hos hälften av de 61 närvarande höstfåglarna med känt ursprung (Tabell 5). En del av dem hade då uppsökt särskilt födorika platser (jämför Flockstruktur och revirstrider). Tio av de 34 hannarna (29%) hade rört sig till en ny plats, men de flesta var kvar

i sina vårrevir. Bland dem som skiftade fanns såväl 2K som 3K+, liksom oparade och häckande fåglar. Avståndet för förflyttningarna varierade mellan 300 och 2000 meter med ett genomsnitt på 780 meter. Hos tre hannar konstaterades successiva förflyttningar mellan flera olika revir inom ett område samma höst, troligen beroende på var födokoncentrationerna för tillfället var som störst.

Sjutton av 19 årsungar (89%) hade rört sig från födelseplatsen till en ny höstlokal. Avståndet varierade mellan 300 och 7000 meter, med ett medeltal på 1280 meter för förstakullar och 360 meter för andra kullar. Fyra av dem uppehöll sig på flera olika lokaler under hösten.

Bland de åtta adulta honorna hade tre förflyttat sig 300–700 meter (medel 530 meter), medan de resterande fem var kvar i sina tidigare häckrevir (Tabell 5).



Figur 2. Svart rödstjärtflockars uppdelning i olika köns- och ålderskategorier.

Black Redstart groups divided into sex and age categories.

Tabell 3. Färgringmärkta svarta rödstjärtars närvaro i studieområdet mellan vår och höst säsonger.
Presence of colour-ringed Black Redstarts in the study area between spring and autumn seasons.

	Vår <i>Spring</i>	Höst <i>Autumn</i>	Påföljande vår <i>Following spring</i>
Hannar <i>Males</i>			
2K oparad <i>2y unpaired</i>	34	5	8
3K+ oparad <i>3y or older, unpaired</i>	15	4	2
2K häckande <i>2y breeding</i>	21	11	7
3K+ häckande <i>3y or older breeding</i>	35	14	12
Totalt hannar <i>Total males</i>	105	34	29
Årsungar <i>Yearlings</i>			
Honor <i>Females</i>	20	8	2
Totalt	313	61	32

Återkomst och häckningsframgång påföljande vår

Femton av de 34 hannar som stannade under hösten (44%) återkom till undersökningsområdet påföljande vår (Tabell 6). De hannar som inte bytt revir föregående säsong var tillbaka i samma revir. Sex av hannarna hade tidigare bytt revir mellan vår och höst. I ett fall återvände hannen till sitt höstrevir, medan resterande fem återvände till föregående års vårrevir. Fjorton (20%) av de 71 hannar som försvann under häckningssäsongen återvände nästa vår, vilket är en signifikant lägre andel än för de kända hösthannarna ($\chi^2_{(1)}=5,68$, $p=0,0172$, $n=105$). Hälften av dem hade då bytt revir jämfört med fjolåret.

Bland de 29 hannarna som återkom följande vår var ankomstdatum och andelen häckande likartad mellan de som hade stannat kvar under hösten res-

pektive lämnat området föregående sommar. Höstfågeln producerade i genomsnitt 5,2 flygga ungar per häckande par påföljande vår, jämfört med 3,7 flygga ungar per häckande par för de hannar som lämnat området föregående sommar. Denna skillnad var dock ej signifikant (Mann-Whitney U-test, $p=0,28$, $n=10$ och 9; Tabell 6).

En av de 19 höstnärvarande årsungarna återupptäcktes följande vår i ett revir som var beläget endast 600 meter från höstlokalen, vilken också var dess födelseplats. Där lyckades den få fram en rekordstor kull på sex flygga ungar. Två av de åtta honorna, som båda hade bytt till en ny höstlokal, återvände till sina vårrevir, medan resterande honor försvann.

Tabell 4. Färgringmärkta svarta rödstjärtars tidsmässiga närvaro under hösten.
Presence of colour-ringed Black Redstarts in autumn.

Antal dagar <i>No days</i>	1	-5	-10	-15	-20	-25	-30	-40	-50	-60	-70	Totalt
Hannar <i>Males</i>												
2K oparad <i>2y unpaired</i>	3			2			1					6
3K+ oparad <i>3y or older unpaired</i>	2		1									3
2K häckande <i>2y breeding</i>	6	1	3								1	11
3K+ häckande <i>3y or older breeding</i>	6	1	2	1		1		1	1	1		14
Totalt hannar <i>Total males</i>	17	2	6	3		1	1	1	1	1	1	34
Årsungar <i>Yearlings</i>												
Honor <i>Females</i>	17						1				1	19
	5						2			1		8
Totalt	39	2	6	3		1	4	1	1	2	2	61

Tabell 5. Färgringmärkta svarta rödstjärtars geografiska förflyttningar mellan vår och höst.
Distances of movements in colour-ringed Black Redstarts between spring and autumn.

Meter <i>Meters</i>	0–300	–400	–600	–800	–1000	–1500	–2000	>2000	Totalt
Hannar <i>Males</i>									
2K oparade <i>2y unpaired</i>	4						1		5
3K+ oparade <i>3y or older unpaired</i>	2		1			1			4
2K häckande <i>2y breeding</i>	6	1	3		1				11
3K+ häckande <i>3y or older breeding</i>	12	2							14
Totalt hannar <i>Total males</i>	24	3	4		1	1	1		34
Årsungar <i>Yearlings</i>									
Honor <i>Females</i>	2	7	6		2			2	19
	5	1	1	1					8
Totalt	31	11	11	1	3	1	1	2	61

Diskussion

Svarta rödstjärtens höstsång i Västsverige inleds i början av september, kulminerar kring månadsskiftet och avtar sedan successivt fram till bortflyttningen i slutet av oktober. Ett fåtal hannar dröjer sig dock kvar vissa år och kan då sjunga in i november. Sångkulmen nås ungefär vid samma tid på säsongen över stora delar av Europa, medan däremot tidpunkten för början och avslutning av sångperioden varierar (Gnielka 1968, Nicolai 1992a, Weggler 1997). Sångfrekvensen i de schweiziska Alpena under hösten motsvarar den i maj–juni, vilket innebär en halvering av sångaktiviteten jämfört med toppen som infaller i mars–april (Weggler 2000). Majoriteten av de västsvenska hannarna återfinns i optimala revir (jfr. Andersson 1995), där adulta individer med hög sångförekomst har revir av högst status.

Höstsången hos adulta hannar framförs oftast då de uppträder solitärt i reviren. Revirstrider är dock påfallande fåtaliga och förekommer uteslutande mellan grannhannar i optimala revir. Under hösten då föda förekommer koncentrerat uppträder de svarta rödstjärtarna ofta i flockar. Äldre hannar sjunger då mera sällan än när de uppträder solitärt i sina revir. Aggressionstester med bandspelare utlöser en relativt kraftig reaktion hos hannar som uppträder ensamma i sina revir, medan flockindivider endast visar sig nyfikna en kort stund (R. Andersson, opubl.). Observationer av att revirförsvar bryter samman vid höga lokala tätheter överensstämmer väl med teorier framlagda av Brown (1964), återgivna av Krebs & Davies (1987). Hans modell förutsäger att försvar av ett område (resurs) inte bör förekomma

vid alltför låg, eller hög, födotäthet, utan främst vid intermediära förekomster.

Hos årsungar är höstsång inte så vanligt förekommande, och den har mer karaktären av subsång,

Tabell 6. Häckningsframgång hos återvändande färgringmärkta svart rödstjärthannar under våren i relation till deras förekomst föregående höst.

Breeding success in colour-ringed male Black Redstarts in spring in relation to their presence or absence the preceding autumn.

	Status föregående höst <i>Status in previous autumn</i>	
	Närvarande <i>Present</i>	Saknades <i>Missing</i>
Antal föregående vår <i>Number previous spring</i>	34	71
Påföljande vår <i>Following spring</i>		
Antal återkom <i>Number returned</i>	15	14
Ankomstdatum <i>Arrival date</i>	22 April	23 April
Häckande <i>Breeding</i>	10 (67%)	9 (64%)
Oparade <i>Unpaired</i>	5 (33%)	5 (36%)
Flygga ungar per häckande par <i>Fledglings per breeding pair</i>	5,2	3,7

vilken enligt Nicolai (1992a) bör betraktas som ett led i sånginlärnigen. Att deras sång upphör redan i början av oktober, överensstämmer väl med att denna process normalt brukar avslutas före de uppnått en ålder av 120 dygn (Nicolai 1992a). Cucco & Malacarne (1999) anger dock att ettåriga hannars sång skiljer sig väsentligt från äldre fåglars, vilket innebär att sången utvecklas även efter första höstens inlärningsperiod. Nicolai (1992a) menar att en återupptagen sångutveckling skulle kunna gälla för sena kullar som hamnar i tidsnöd, på samma sätt som Thielcke & Krome (1989) beskrivit hos bofinken. I Västsverige sjunger årsungarna, till skillnad från de adulta, oftare då de vistas i flock. En tolkning kan vara att de stimulerar varandra när de är tillsammans och hör andra hannar sjunga.

Flockbildningen bidrar i hög grad till förståelsen av de svarta rödstjärtarnas höstbiologi i Sverige. I dessa ansamlingar uppstår en struktur av tillfälliga sociala grupperingar med lokala fåglar, t.ex. tidigare grannhannar, tidigare häckande par och årsungar födda i området. Närvaro av kända fåglar från mer avlägsna revir inom undersökningsområdet har också kunnat beläggas, bl.a. en årsunge som uppehöll sig i en flock sju kilometer från sin födelseplats. Även äldre hannar har påträffats på sådana platser flera kilometer från sina vårrevir. Det förekommer dessutom ett stort antal främmande individer, vilka delvis kan hänföras till ett tillskott utifrån. Varifrån dessa fåglar kommer är ovisst, och deras andel i flockarna svårbedömd eftersom de inte kan följas individuellt. Det är emellertid inte helt givet att dessa individer utgörs av genomflyttande fåglar norrifrån. Åtminstone årsungar tenderar ofta att röra sig i olika riktningar, bl.a. norrut (jfr. Zink 1981). Detta skulle delvis kunna förklara varför inga kontroller av kända västsvenska fåglar har gjorts vid Nidingens fågelstation, belägen på en ö i Kattegatt relativt nära mitt studieområde, trots att där gjorts relativt många fynd av svart rödstjärt. Kanske är det istället svarta rödstjärtar från Danmark eller Sydsverige som observeras på Nidingen under höstsommarerna? Den korta uppehållstiden hos många höstfåglar i Västsverige talar för att individomsättningen är hög, något som också försvårar studier av flockarna.

Flertalet av de revirhävdande hannarna försvinner redan under höstsommarerna. En del av dem genomför antagligen längre förflyttningar utanför undersökningsområdet och undgår därmed vidare upptäckt under hösten. I synnerhet de oparade, adulta hannar som redan under försommaren försvinner från sina revir, har fortfarande möjlighet att etablera sig framgångsrikt någon annanstans. Ett sådant exempel är en

hanne som i april hävdade revir under tre veckor vid Ljunghusen i Skåne och som sjutton dagar senare kontrollerades vid Sundre på Gotland (Anonym 1981).

Hos ettåriga hannar som stannar kvar i området under hösten, kan spåras en koppling till deras tidigare revirstatus. Häckande 2K hannar är närvarande i högre grad än oparade 2K hannar. Hos äldre individer kunde jag dock inte belägga en sådan skillnad. En viss rörlighet förekommer såväl under höstmånaderna som mellan säsongerna, något som bekräftas av att 29% återfinns på nya platser under hösten. I Alperna uppvisar yngre och oparade hannar av svart rödstjärt en större förflyttingsbenägenhet. Några sådana samband går dock inte att fastställa i Västsverige då materialet är alltför litet. Andelen förflyttningar sker dock i samma omfattning i vårt utbredningsområde som i Alperna (Wegglar 2000).

Utgår man från en beräknad dödlighet på 55,4% hos adulta fåglar (Erard & Yeatman 1967), återvändde flertalet av hösthannarna till undersökningsområdet påföljande häcknings säsong. Majoriteten av dessa besatte då samma revir som de uppehöll sig i under våren året innan, och som delvis sammanföll med deras höstrevir. Wegglar (2000) anger för Alperna att revirsituationen under hösten snarare påminner om kommande vår än föregående häcknings säsong. Hos de västsvenska hannar som försvann redan under sommaren, återkom avsevärt färre än bland höstfåglarna och hälften av dem hade då etablerat sig i ett nytt revir. Jämförelser mellan dessa båda grupper visar ingen större skillnad när det gäller ankomstdatum eller häckningsandel, medan däremot häckningsresultaten skiljer sig numeriskt på så sätt att höstfåglarna tenderar att ha högre häckningsframgång påföljande vår.

En bakomliggande orsak till svarta rödstjärtens revirbeteende under hösten kan sökas i årsungarnas uppträdande efter att de blivit självständiga. Många unga svarta rödstjärtar lämnar då födelseplatsen och företar längre förflyttningar innan de har genomfört sin kroppsuggning. Det rör sig främst om ungar från förstakullar som redan under höstsommarerna beger sig ut på längre s.k. ungfågelströvtåg (jfr. Otterlind 1954, Menzel 1983). En förhållandevis sen ruggningsperiod som infaller under augusti-oktober, ger utrymme för en sådan spridningsstrategi (Berthold 1983, 1985). Tidiga ungfågelrörelser bland tättingar är dåligt utforskade (Baker 1993), men finns beskrivet från Sverige hos bl.a. trastsångare, rörsångare, sävsångare och talgoxe (Ehrenroth 1976, Johansson 1980, Stervander 1999).

Svarta rödstjärtens sommarsträck är relativt väl dokumenterat jämfört med många andra arter. Ring-

märkningsmaterial från Ottenby och Nidingens fågelstationer redogör för svenska förhållanden (Knuts-son 1981, Andersson 1986). Från Mellaneuropa hänvisar Biber (1973) till studier i de schweiziska Alperna, där en markant sträcktopp av fåglar i juvenil dräkt noterades i skiftet juli/augusti. Zink (1981) anger flera fall där unga belgiska och tyskmärkta svarta rödstjartar vid denna tidpunkt förflyttat sig, bl. a. i nordlig riktning, som längst en sträcka på 29 mil. Dessa strövtåg leder dem till nya platser där de kan genomföra den energikrävande ruggningen.

En stor del av individtillskottet i Västsverige under hösten kan sannolikt härröra från sådana ungfågelrörelser. De årsungar som iaktas i september uppvisar genomgående olika stadier av aktiv kroppsruggning (R. Andersson, opubl.). Fåglarnas uppträdande visar på stor opportunist, då de snabbt förmår uppsöka platser där stora mängder insekter samlats, exempelvis i hamnarnas timmerupplag. Där formerar de sig tidvis flockvis och kan dra nytta av ömsesidig information (skydd mot predatorer, förekomst av föda). Men sammanhållningen kan lika hastigt upplösas och nya konstellationer ta form på annat håll. Flera exempel finns där årsungar uppehållit sig på en plats, men senare under hösten återfunnits på nya lokaler, i ett fall nära fyra kilometer bort. Därmed uppstår en ökad konkurrens om viktiga resurser, speciellt födan, som redan i början av september förekommer betydligt sparsammare och mer klumpat än under häckningssäsongen.

Av de boungar som färgmärkts inom studieområdet var 10% närvarande under hösten, men de allra flesta hade då lämnat sina födelsevievir. De sågs ofta bara någon dag på samma plats och var den individkategori som uppträdde rörligast. Det finns dock en påtaglig skillnad mellan första- och andrakullar, där tidigt flygga ungar svarar för de längsta rörelserna (jfr. Menzel 1983). Hur långt utanför undersökningssområdet årsungarna kan förflytta sig under denna årstid är ännu oklart. Återfynd av västsvenska årsungar föreligger under påföljande vår exempelvis i södra Norge, där en hona konstaterades häcka 25 mil från födelseplatsen (Steel 1993). Det är inte otänkbart att den rört sig dit redan under sensommaren och genomfört sin första ruggning där.

I Alperna ses hösthannar tillsammans med honor i uppvaktningens beteenden liknande det på våren och samma par återvänder ofta och häckar ihop påföljande säsong (Wegglar 2000). I Västsverige har sådana beteenden endast noterats ett fåtal gånger.

Sång och revirförsvar under hösten förekommer i mindre omfattning bland äldre hannar då de uppträder i flockar på födorika platser. Att successiva

förflyttningar kan äga rum mellan sådana områden indikerar en hög flexibilitet. Höstsångens huvudsakliga funktion i vårt utbredningsområde förefaller vara att monopolisera viktiga födoresurser inom "hemområdet". Tidigare erfarenhet och lokalkännedom bidrar till individuella fördelar även i ett bredare perspektiv, vilket torde öka överlevnadschansen och häckningsframgången påföljande vår.

Tack

Ett varmt tack riktas till Frank Götmark som granskat manuskriptet och hjälpt mig med de statistiska testerna. Franks generositet i samband med mina mångåriga svart rödstjartstudier har varit ovärderlig. Synpunkter på uppsatsen har också givits av Mats Lundberg, Pär Sandberg, Dennis Hasselquist, samt en anonym referent. Lars-Åke Flodin har varit behjälplig med statistiska tester och Pär Sandberg har översatt den engelska sammanfattningen. Stig Carlsson har bistått med datautskriften för figurer och Christer Andersson med illustrationer. Kenneth Bengtsson har varit till stor hjälp vid fångst och ringmärkning. Tack också till Sveriges Ornitologiska Förening (Elis Wides fond) för ekonomiskt stöd, Varbergs Ornitologiska Förening samt Göteborgs Ornitologiska Förening för medel ur forskningsfonden.

Summary

Autumn biology and song activity in a population of Black Redstart Phoenicurus ochruros in south-western Sweden

Introduction, material and methods

The Black Redstart is unusual among Swedish passerines, because it has a marked song period during autumn. The origin of the autumn song and its function has been discussed in different connections but the occurrence has seldom been studied in detail. In general, autumn song is thought to result in reproductive benefits during the following breeding season, especially among species which spend the winter in their breeding area (e.g. Hegner & Wingfield 1986, Logan & Hyatt 1991, Wegglar 2000). The autumn biology of birds is not very well studied and in the Black Redstart the social structure, including autumn flock behaviour, is then of special interest.

To investigate the autumn biology and the function of the autumn song in a south-western Swedish population of Black Redstarts, the song activity,

structure of the flock and origin of known individuals were studied. The study areas are located at the harbour of Gothenburg and adjacent factory environments, and also the harbour of Varberg with surrounding industrial environment. During the period 1 September to 20 November each year 1983–1997, the presence/absence of Black Redstarts was checked on average every fifth day (in 11 of the years) in a total of 45 known territories. During four years (1988, 1990, 1993, 1994) the study areas were visited more seldom, on average every 12 day. The territories were divided into 21 optimal and 24 suboptimal sites, according to an earlier classification of territories made during the breeding season. A scale ranging from 1–30 was used, and the optimal territories were estimated to correspond to 8–30 points (Andersson 1995).

The present study is based on 254 observations of males observed for a continuous period of at least 30 minutes (Table 1). Of these 254 observations, 69 consisted of colour-ringed birds (43 different individuals) and the remaining 185 observations were of unringed birds. At each observation song activity, accompanying individuals, territory fights, formation of flocks and social relationships were noted. To get a more detailed picture of the origin of the autumn birds and their breeding success the following spring, I carefully checked for previously colour-ringed birds. In total, the data set is based on 105 territorial adult males (2y or older), 20 adult females and 188 nestlings.

Song frequency is defined as number of song strophes per unit of time, whereas the conception song occurrence in this paper includes if song was heard at all from a male during a visit to the study area. A distance of ≥ 300 meters between the spring and the autumn "territories" was considered to be a movement between seasonal territories. I define a flock as a gathering of birds appearing in dense (within 10–20 m) or loose (≤ 100 meters) groups. Playback of Black Redstart song from a tape recorder was sometimes used when catching birds, and also in a few instances for aggression tests.

Results

During 254 observations, males were heard singing at 165 occasions (65%). Of these were 16 performed by yearlings which correspond to 10% of all song occasions (Figure 1). Some differences in song occurrence were found in relation to if the birds were alone or in a flock. Yearlings were more often heard singing in flocks, while adult males were singing

more often when they were alone in their territories (yearlings: $\chi^2_{(1)}=7.47$, $p=0.063$, $n=23$; adults: $\chi^2_{(1)}=4.51$, $p=0.034$, $n=37$; Tab. 2). The majority of all males (83%) were found in optimal territories, whereas 17% stayed in suboptimal territories. 69% of yearlings (mean=14.2 territory points) and 86% of adults (mean=21.1 territory points) were found in optimal territories (Mann-Whitney U-test, $p=0.015$, $n=23$ yearlings and 37 adults).

In more than 50% of the 254 observations males were found to be alone. The rest were found in flocks of different size, often at sites with exceptional rich food resources (for instance stores of timber) (Table 2). The composition of flocks is shown in Figure 2. In these flocks, I found males that previously had been neighbours, breeding pairs and yearlings, but also an important share of unringed birds originating from outside the study area. Territory fights took place exclusively between neighbouring males at 3% of the 254 observations, but were never observed when they were together in flocks.

During springs, I located and colour-ringed 105 territorial males in my study area, and 34 (32%) of these had been located also during the autumn (Table 3). The remaining 71 males had disappeared already during the preceding summer (median value 26 June). The majority of the 34 males had previously been breeding in high quality territories. The correlation between their previous spring status and autumn presence were statistically significant in 2y males ($\chi^2_{(1)}=8.93$, $p=0.028$, $n=55$) but not in 3y+ males ($\chi^2_{(1)}=0.33$, $p=0.56$, $n=50$). The amount of time spent in the autumn territories varied between 1 and 70 days (mean 11.4 days), but more than 50% of the males were observed only one or a few days (Table 4). Eight of 20 breeding females (40%) were observed on average for 14.8 days in autumn (Table 3, 4).

Nineteen out of 188 (10%) coloured-ringed nestlings were located during autumn and they stayed on average 6.0 days at the same place compared to 11.4 for adults (Mann-Whitney U-test, $p=0.012$, $n=19$ yearlings and 34 adults). Seventeen of the nestlings stayed only one day.

Movements between spring and autumn appeared in about 50% of the 61 birds present in autumn (Table 5). Many of them were found at sites with remarkable rich food resources. Ten out of the 34 males (29%) had moved to a new place, but most of them remained in their spring territories. The distance of these movements varied between 300 to 2000 meters (mean 780 meters). Three males moved gradually in autumn between several different terri-

tories. Among the 8 adult females, three had moved 300–700 meters (mean 530 meters), whereas the remaining five remained in their earlier breeding territories.

Seventeen out of 19 yearlings (89%) had moved from its place of birth to a new autumn site. The distance varied between 300 to 7000 meters, with an average of 1280 meters for first-broods and 360 meters for second-broods. Four of the yearlings stayed in different places during autumn.

Fifteen of the 34 autumn males (44%) returned to the study area the next spring (Table 6). Nine returned to the same territory as they had occupied the previous season. Six males had changed territories between spring and autumn. Of these, one was back on his autumn territory, whereas five returned to their previous spring territory. Fourteen (20%) of the 71 males that disappeared already during the breeding season returned the next year, compared to 44% of the males that held territories also in autumn ($\chi^2_{(1)}=5.68$, $p=0.0172$, $n=105$). The autumn-birds produced on average 5.2 fledged young/breeding pair, whereas the males only present the previous spring produced on average 3.7. However, these differences were not statistically significant (Mann-Whitney U-test, $p=0.28$, $n=10$ and 9). Of the birds that were present in autumn, one out of 19 yearlings and two out of 8 adult females returned the following spring.

Discussion

The autumn song of the Black Redstart in west Sweden reaches its peak in September–October. The majority of the males are found in good territories, and the adults with high song occurrence possessing territories of the highest quality. Yearling males produce song less often and it has more the character of subsong; according to Nicolai (1992a) it can be considered as a part of song learning. The autumn song in adult males is most often performed when they appear solitary on their territory, which is in contrast to yearlings that show higher song output when appearing in flocks. When food is concentrated and abundant (for instance at stores of timber rich in insects), many birds including adult males are found in flocks. During such behaviour song output and territory defence is reduced in adult males. Successive movements between such food rich sites indicate a high flexibility in autumn.

Formation of flocks is an important part of the autumn biology in this population of Black Redstarts. These flocks are casual formations with birds

from the local area, birds from distant territories, and a large number of unknown individuals of which at least some come from outside the study area. The exchange rate of birds is high in these flocks.

There seems to be a connection between males who stay in the area during autumn and their territory status the previous spring. Breeding 2y males were more often present in autumn than unpaired 2y males. A certain degree of movements occurred over an autumn, as well as between spring and autumn seasons.

Assuming a mortality of 55.4% in adults (Erard & Yeatman 1967), most of the autumn males returned to the study area the following breeding season. The majority of them occupied the same territory as in the previous spring, and it partly coincided also with the autumn territory. In contrast, Weggler (2000) reports from the Swiss Alps that birds changed territories between spring and autumn, but then tended to stay in their autumn territories to breed the following spring. In my Swedish study area, males that disappeared already during summer had a much lower return rate than males present in autumn. These two groups of males did not differ in date of arrival or in the probability of forming a pair bond, whereas breeding success tended to differ.

A possible reason for the territorial behaviour in the Black Redstart during autumn may be found in the behaviour of yearlings after independence in autumn. Then, many young Black Redstarts leave their place of birth and undertake long movements, up to 290 km (Zink 1981), before they undergo their body moult. A late period of moult in August–October may facilitate such a dispersal strategy (Berthold 1983, 1985). These long movements of young birds take them to new places where they can perform their partial moult. A great deal of the surplus of individuals in western Sweden during autumn probably originates from such yearling movements, and this is likely to increase the competition over important resources.

The main purpose of song in autumn in this population seems to be to monopolize territories containing important food resources. Besides exclusive access to such food resources, the autumn territoriality also provides other advantages (e.g. local knowledge of sites and neighbours), which further will increase survival chances and may improve reproductive success the following spring.

Referenser

- Andersson, R. 1982. Svart rödstjärt på Västkusten. *Fåglar på Västkusten* 16:46–55.
- Andersson, R. 1983b. Höstansamlingar av svart rödstjärt i Varberg. *Meddelande nr. 18 från Getteröns Fågelstation 1982*.
- Andersson, R. 1985a. Svarta rödstjärtens krav på häckningsmiljö. *Vår Fågelvärld* 44:224–226.
- Andersson, R. 1985b. Kulluppdelning hos svart rödstjärt. *Vår Fågelvärld* 44:286–288.
- Andersson, R. 1986. Ungfågelsträcket av svart rödstjärt på Nidingen 1980–1985. *Fåglar på Västkusten* 20:1–4.
- Andersson, R. 1987. Revirtäthet och populationsstruktur hos ett västsvenskt bestånd av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*. *Vår Fågelvärld* 46:256–269.
- Andersson, R. 1990. Svarta rödstjärtens *Phoenicurus ochruros* häckningsbiologi i Västsverige. *Vår Fågelvärld* 49:201–210.
- Andersson, R. 1995. Hannars etableringsmönster, revirkvalitet samt flytande bestånd i en randpopulation av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*. *Ornis Svecica* 5:143–159.
- Andersson, R. 1996. Häckningsmedhjälper hos svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*. *Ornis Svecica* 6:130–132.
- Anonym. 1981. Fenologi och sträckmönster hos några tättingar i SV-Skåne. Del 1. *Fågelstudier* 1:4–27.
- Baker, R.R. 1993. The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand.* 24:71–79.
- Bergmann, H.H. 1999. Varum verhalten sich Vögel so? – Proximate and ultimate Faktoren. *Falke* 46:386–387.
- Berthold, P. 1983. Über Jugendentwicklung, Zuginruhe und Zugverhalten des Hausrotschwanzes (*Phoenicurus ochruros*). *J. Ornithol.* 124:117–131.
- Berthold, P. 1985. Vergleichende Untersuchung von Jugendentwicklung und Zugverhalten bei Garten- und Hausrotschwanz, *Phoenicurus phoenicurus* und *P. ochruros*. *J. Ornithol.* 126:383–392.
- Biber, O. 1973. Zur Phänologie des Herbstzuges beim Hausrötel *Phoenicurus ochruros* nach Fangergebnissen auf dem Chasserel (Berner Jura). *Orn. Beobachter* 70:147–156.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76:160–169.
- Cramp, S. 1988. *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*. Vol. 5, Oxford.
- Cucco, M. & Malacarne, G. 1999. Is the song of Black Redstarts males an honest signal of status? *Condor* 101:689–694.
- Ehrenroth, B. 1976. Vandringsrörelser hos mesar *Paridae* vid Hammarön, norra Väneren. *Vår Fågelvärld* 35:261–278.
- Erard, C. & Yeatman, L. 1967. Sur les de *Phoenicurus ochruros gibraltariensis* (Gmelin) d'après les du baguage. *Oiseaux* 37:20–47.
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 11, Wiesbaden.
- Hegner, R.E. & Wingfield, J.C. 1986. Gonadal development during autumn and winter in House Sparrows. *Condor* 88:269–278.
- Gnielka, R. 1968. Zur Phänologie des Herbstgesangs und der Herbstbalz. *Orn. Mitt.* 21:179–188, 205–207.
- Johansson, L. 1980. Flyttning inom häckningsområdet hos några tättingar. *Verksamheten vid Kvismare Fågelstation 1979*, pp. 13–16.
- Knutsson, T. 1981. Svarta rödstjärten (*Phoenicurus ochruros*) på Öland. *Calidris* 10:151–160.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1987. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 2nd ed. Blackwells.
- Lack, D. 1965. *The life of the Robin*. London.
- Landmann, A. 1996. *Der Hausrotschwanz. Vom Fels zum Wolkenkratze- Evolutionsbiologie eines Gebirgsvogels*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Lawn, M.R. 1982. Pairing systems and site tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern England. *Ornis Scand.* 13:193–199.
- Lawn, M.R. 1994. Late territorial behaviour of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *J. Avian. Biol.* 25:303–307.
- Logan, C.A. & Hyatt, L.E. 1991. Mate attraction by autumnal song in the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 108:429–432.
- Menzel, H. 1983. *Der Hausrotschwanz*. Die Neue Brehm-Bucherei 475.
- Nicolai, B. 1992a. Gesangsdialekt beim Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*): tradiering und gesangslernen. *Rudolstädter nat. hist. Schr.* 4:83–90.
- Nicolai, B. 1992b. Untersuchungen zur Nahrung und zum Nahrungserwerb des Hausrotschwanzes (*Phoenicurus ochruros*). *Orn. Jber. Mus. Heineanum* 10:75–105.
- Nicolai, B., C. Schmidt & F.U. Schmidt. 1996. Gefiedermerkmale, Masse und Alterkennzeichen des Hausrotschwanzes *Phoenicurus ochruros*. *Limicola* 10:1–41.
- Otterlind, G. 1954. Flyttning och utbredning. Ett bidrag till kännedomen om den skandinaviska fågelfaunans utbredningsdynamik. *Vår Fågelvärld* 13:1–31, 83–113, 147–167, 245–261.
- Silverin, B. 1997. Att häcka vid rätt tid – det inre maskineriet. I: Ekman, J. & Lundberg, A. (reds) *Fåglarnas ekologi*. Vår Fågelvärld, suppl. 26. Stockholm
- Snow, D.A. 1958. *A study of Blackbirds*. Allen, London.
- Steel, C. & Pedersen, P.H. 1993. Syngende elvesanger *Locustella fluviatilis* og hekkende svartrödstjert *Phoenicurus ochruros* i Risør, Aust-Agder. *Larus Marinus* 22:22–27.
- Stervander, M. 1999. Trastsångarens ungfågelrörelser. *Fåglar i Kvismaren* 14:2–6.
- Thielcke, G. & Krome, M. 1989. Experimente über sensible Phasen und Gesangsvariabilität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Ornithol.* 130:435–453.
- Wegglar, M. 1997. *Age-related reproductive success and function of delayed plumage maturation in male Black Redstart Phoenicurus ochruros*. Ph.D. Thesis, Univ. Zurich, Switzerland.
- Wegglar, M. 2000. Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *Auk* 117:65–73.
- Zink, G. 1981. *Der Zug europäischer Singvögel*, 3. Vogelzug-Verlag, Möggingen.