

## Hannars etableringsmönster, revirkvalitet samt flytande bestånd i en randpopulation av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*

REINO ANDERSSON

---

### Abstract

The relationship between pattern of territory establishment in males and territory quality was studied in 1983-1994 in a colour-ringed population of Black Redstart in southwestern Sweden. Further, the size of the floating population was estimated as well as its influence on territory establishment. The material consists of 141 establishments of territorial males, distributed on 55 different territories. Characteristics of the habitat and exploitation of territories are described. The competition between different males was studied by removal experiments. Some males were placed in cages, while others were removed and released. The frequency of occupation varied (average 57%), and only 15% of the territories contained singing males each year. Optimal territories were occupied earliest, mainly by adult males. The majority of all territory establishments were made by new, unknown males (73%). Only 18% of the

males showed territory fidelity between years. The size of the floating population was 26%, but its influence on territory establishment appeared to be marginal. The removal experiments showed that both adult and second-year males are capable to establish, defend and preserve optimal territories as soon as it is possible. Optimal territories were reoccupied earlier than territories of a lower quality, and adults established themselves faster than second-year birds. In many other studies, replacements were made by neighbours, but the results of the present study did not confirm this pattern. In eight confrontation trials, half of the owners recaptured their territories, while the other dominants were replacement males.

*Reino Andersson, Adjunktsvägen 1, S-432 50 Varberg, Sweden.*

---

Received 19 June 1995, Accepted 21 July 1995, Editor: Sören Svensson

### Inledning

Revirets funktion hos fåglar har behandlats i åtskilliga uppsatser och förefaller vara både komplex och svårdefinierbar, beroende på vilka artgrupper och situationer man väljer att studera. Tre huvudsakliga funktioner av revir har föreslagits: att begränsa häckningstätheten (Wynne-Edwards 1962), säkra födotillgången samt underlätta parbildningen (Hinde 1956). Den förstnämnda funktionen anses dock numera vara en sekundär effekt av andra funktioner som verkar på individnivå (Brown 1964). Bland tättingar är det främst hannen som etablerar, försvarar och upprätthåller reviret, bl. a. genom sång. Sången signalerar till andra hannar att reviret är besatt, men lockar också till sig honor för att säkerställa fortplantningen. Revirförsvaret medför även vissa kostnader (t. ex. energiförluster vid revirstrider), i synnerhet för de hannar som förblir oparade, eftersom dessa inte får kostnaderna täckta genom någon vinst i form av ungar (Verner 1977, Davies 1978).

Revirets kvalitet är av avgörande betydelse för framgångsrik etablering och häckning. Detta gäller i synnerhet vid randen av en arts utbredningsområde, där förekomsten ofta inskränker sig till optimala biotoper. Hos många arter som studerats besätts de bästa reviren av de individer som anländer tidigast under säsongen. Generellt utgörs de av adulta fåglar som till följd av ortstrohet och erfarenhet snabbt återvänder till föregående års hemvist. En senare revirbesättning innebär ofta att hannen eller paret får hålla till godo med sämre biotoper. I synnerhet i randpopulationer, där resurserna är knappa jämfört med centrala delar av utbredningsområdet, uppstår inte sällan ett överskott av individer som inte lyckas tillskansa sig något revir alls, ett s. k. flytande bestånd (t. ex. Svårdsson 1949, Brown 1969, Fretwell 1972). Vår kunskap om hannars uppträdande i flytande bestånd och dess roll för populationen som helhet är mycket knapphändig (Smith 1978, Arcese 1987, Smith & Arcese 1989). Studier som detaljerat

redovisar reviretableringens förlopp hos enskilda arter är också relativt fåtaliga (t. ex. Brooke 1979, Lanyon & Thompson 1986).

Denna uppsats behandlar sambandet mellan etableringsmönster och revirkvalitet hos svarta röststjärten i västsverige. Konkurrenten mellan olika hannar studerades i detalj med hjälp av en serie förflyttningsexperiment, där en del hannar placerades i burar, medan andra förflyttades och släpptes. Studien syftar också till att undersöka överskottshannarnas uppträdande (flytande beståndet) och deras inverkan på reviretableringen.

Den västsvenska populationen tillhör en av de nordligaste i artens utbredningsområde. Revirtätheten är låg, biotopvalet förhållandevis begränsat, häckningsperioden senarelagd och ungtproduktionen lägre jämfört med Syd- och Mellaneuropa (Andersson 1990a). Svarta röststjärten är alltså sparsamt studerad art även i sitt centrala utbredningsområde (jfr Menzel 1983). Det västsvenska beståndet har dock varit föremål för en rad studier de senaste femton åren, bl. a. med avseende på revirtäthet, populationsstruktur och häckningsbiologi (Andersson 1982, 1987, 1990a). Nicolai (1988) har publicerat en studie av artens revirbesättning i Tyskland. Dessutom föreligger ett arbete från Österrike av Landmann & Kollinsky (in print). Dessa undersökningar ger en god bakgrund till de aktuella frågeställningarna om etableringsmönster, revirkvalitet och revirkonkurrens som här presenteras.

## Material och metoder

Materialet omfattar 141 besättningar av revirhävande hannar, fördelade på 55 olika revir. Under fyra år (1983–1986) detaljstuderades 33 av reviren i Göteborgs hamn- och industriområden på Hisingen. Detta undersökningsområde omfattade sju km<sup>2</sup> och gamla, nedlagda och delvis förfallna varv präglade i hög grad reviren. De återstående 22 reviren undersöktes 1988–1994 i nordhalländska industriområden. Huvuddelen låg i Varberg och Falkenberg, men smärre provytor var också förlagda till Värö bruk och Strängbetongs anläggning utanför Veddige (N om Varberg, se Andersson 1990b).

För att få en detaljerad bild av hannarnas etableringsfas, studerades reviren intensivt 1 april–30 juni, vilket innebar besök i genomsnitt varannan dag. Inventeringseffektiviteten förhöjdes påtagligt av uppspelad sång. Bandspelare användes förutom i inventeringsarbetet även vid test av revirgränser. Drygt hälften av alla besättningar ledde till häck-

ning, varför en stor del av hannarna förblev oparade. För att betecknas som revirhävande krävdes dock att hannen upprätthöll reviret i minst en vecka. Revirstorleken var i genomsnitt 2,2 ha (0,6–4,8) och 2,0 ha (0,6–4,0) för parade respektive oparade hannar.

Att kunna identifiera individuella hannar var en förutsättning för studiens genomförande. Fåglarna försågs följaktligen med en aluminiumring och en kombination av två färgringar. Som ett led i ett större färgmärkningsprojekt ringmärktes också majoriteten av alla ungar i provytorna, vilket var nödvändigt för att erhålla information om hannarnas ursprung. Även häckningsdata noterades i samband med den parallella studien (se Andersson 1987, 1990a). Det sammanlagda antalet färgmärkta hannar i provytorna blev 127, fördelade på 67 ettåringar (2K) och 60 adulta (3K+). Siffran för individmärkta ungar under samma period uppgick till 227.

## Förflyttningsexperiment

Under åren 1991–1994 genomfördes förflyttningsexperiment för att undersöka förekomsten av överskottshannar (det flytande beståndet), samt testa olika hankategoriers förmåga att besätta, försvara och upprätthålla revir. Under ett tidigt skede av reviretableringen (i medeltal 2,4 dygn efter ankomsten, 0,5–13 dygn), förflyttades 22 hannar (5 st 3K+, 17 st 2K) från sina sångplatser. Den större andelen 2K-hannar orsakades främst av att de var mer lättfångade än äldre hannar. Försöken utfördes på 14 utvalda revir, varav nio var optimala och fem suboptimala (se revirhandling nedan). På två revir seriefångades två–tre hannar på kort tid. Femton av hannarna (3 st 3K+, 12 st 2K) placerades i ordinära burar för insektsätare (80×40×40 cm) under 0,5–12 dygn (medeltal 3,8 dygn). Därefter släpptes fem av dem (2K) ut på sina revir igen, medan 10 (3 st 3K+, 7 st 2K) förflyttades 1,6–3,5 mil i olika riktningar. Sju hannar (2 st 3K+, 5 st 2K) utsattes enbart för förflyttningar, då burhållning inte var möjlig. Målsättningen med burhållningen var att studera återbesättning och i ett senare skede revirstrider och dominansförhållanden mellan olika hannar. Förflyttningarna hade delvis samma syfte, men var också avsedda att ta reda på hur revirbundna fåglarna var efter en kort tids revirhävande. För att erhålla ytterligare en aspekt av revirförsvaret genomfördes fyra aggressionstester. Burar med kända hannar (3 st 2K, 1 st 3K+), utplacerades ca en timma i besatta revir, och revirinnehavarnas reaktioner noterades.

De burhållna fåglarna matades med mjölmaskar,

vilka räknades två gånger om dagen för att fastställa åtgång per individ. Varje hanne vägdes före, under och efter burhållningen. Avsikten var att registrera eventuella vikt förluster, vilket skulle kunna medföra sämre kondition och påverka hannarnas dominansförmåga. Hannarna minskade i genomsnitt 0,8% i vikt under burtiden, med en variation mellan -6,7% och +3,8%.

Det flytande beståndets storlek uppskattades utifrån (1) andelen besatta revir där överskottshannar observerades tillfälligt, (2) andelen omärkta hannar som var inblandade i revirstrider, (3) andelen färgmärkta hannar som försvann från en sångplats inom en vecka efter märkningen samt (4) andelen revir som återbesattes av nya hannar efter förflyttning av revir innehavarna. Utifrån dessa fyra mått erhöles en genomsnittlig procentsiffra (1+2+3+4/4), vilken utgjorde en bas vid beräkningen av det flytande beståndets relativa storlek (jämfört med totala antalet hannar).

### *Revirkvalitet*

Revirkvaliteten klassificerades utifrån tre parametrar, vilka torde spegla revirets värde: (1) besättningsfrekvens, d.v.s. hur ofta ett revir besattes under perioden, (2) häckningsfrekvens beräknat på ett likartat sätt samt (3) ungprouktion i medeltal flygga ungar per revir. För att mäta ungprouktionen fastställdes ett indexvärde till tre flygga ungar per par och år (100%, medelvärde för alla lyckade häckningar). För varje revir beräknades därefter ett medelvärde för de tre faktorerna. Dessa procentvärden rangordnades sedan i en poängskala mellan 1–30, där höga värden motsvarade hög revirkvalitet (exempelvis hade ett revir med poängsiffran 4 sämre egenskaper än det 29:e). Hälften av reviren (28 st) översteg inte 7 poäng (medel 4), medan 27 st uppvisade 8 poäng eller mer (medel 18). Däremellan föreföll också gränsen ligga mellan optimala och suboptimala revir. Skillnaden framstår tydligare som ett stort glapp mellan hög- respektive lågrankade revir om man betraktar de erhållna procentvärdena (före rangordning). Denna uppdelning tillämpas därför i uppsatsen som helhet. Optimala resp. suboptimala revir definieras genomgående som hög- resp. lågkvalitetsrevir. Detta trots att termerna i den ekologiska litteraturen inte alltid behöver innebära att reviret är av hög eller låg kvalitet.

För att få en uppfattning om vad som gör ett visst revir lämpligt studerades förekomst av ogräsytor, betydelsefulla för födosöket under häckningen (Andersson 1985, 1987). Arealen ogräsyta uppmättes

inom varje revir och jämfördes med skattad revirkvalitet enligt poängskalan. Dessutom gjordes en visuell bedömning av "flikighetsgrad" samt tillgång till stora och höga byggnadskonstruktioner. Flikighetsgraden är ett grovt mått på förekomsten av skrymslen och vrår lämpliga som boplatser och predationsskydd, t. ex. skrotupplag och trasiga byggnadsfasader. Flikighetsgraden klassades enligt en tredjedel skala, där 1 innebar att mindre än en tredjedel av reviret uppvisade flikighet (d.v.s. reviret hade i huvudsak släta byggnader och marktytor). En 2:a motsvarade ungefär hälften och en 3:a att mer än två tredjedelar av reviret var flikigt (vanligtvis med äldre slitna byggnader och diverse upplagsplatser). Enligt en likartad skala bedömdes tillgången på stora och höga byggnader, där en 1:a stod för låg, en 2:a för genomsnittlig och en 3:a för rik förekomst av byggnader inom reviret. Sådana kan tänkas ha en dragningskraft på hannarna med höga sångposter.

### **Resultat**

#### *Reviregenskaper*

Hälften av reviren klassades som optimala, utifrån den poängskala som upprätsats. Såväl optimala som suboptimala revir förekom i varvsområden och på fabriks- och industritomter. Däremot saknades optimala revir i containerhamnar och andra hårdexploaterade områden. I en tidigare studie av biotopvalet i Göteborgs hamnområden, föredrogs skräpiga upplagsplatser, främst med balk-, järn- och skrotmaterial (Andersson 1985, 1987). Tendensen var densamma även i de halländska provytorna, med en överrepresentation av diverse upplag på de optimala reviren.

Gemensamt för upplagsplatser var att ogräsytor tillätits sprida sig i större omfattning än i många andra industrimiljöer. Det fanns också ett statistiskt säkerställt positivt samband mellan revirkvalitet och arealen ogräsyta (Fig. 1,  $r_s=0,80$ ,  $p=0,0001$ ,  $n=50$ , Spearman's rang korrelations test). Medeltalet för optimala revir uppgick till 34,3% (13–67%), men inte mer än 7,0% (0–38%) för de suboptimala.

En annan gemensam nämnare för revir belägna i anslutning till upplagsplatser var den rikliga tillgången på diverse skrymslen och vrår, här uttryckt som flikighetsgrad. En signifikant större andel av de optimala reviren uppvisade en hög flikighetsgrad jämfört med de suboptimala reviren (Tabell 1,  $\chi^2=8,21$ ,  $df=1$ ,  $p<0,01$  [kategori 1 och 2 sammanslagna]). Optimala revir präglades också i större utsträckning av förekomsten av stora och höga byggnader (Tabell 1,  $\chi^2=5,30$ ,  $df=1$ ,  $p<0,05$ ).

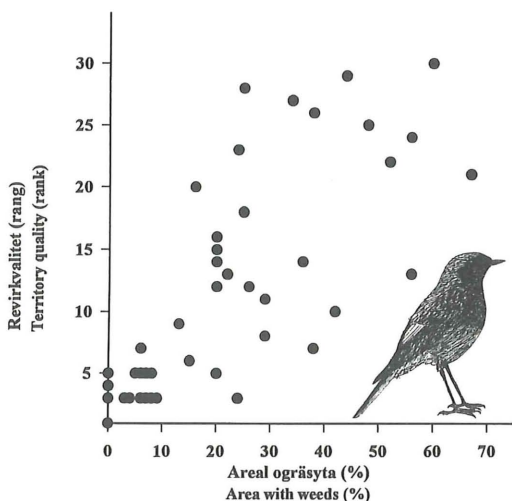


Fig. 1. Sambandet mellan revirkvalitet och andelen ogräsytor i reviren (n=50). Vinjetteckning: Christer Andersson.

*Relationship between territory quality and proportion of weed areas in the territories.*

### Besättningsfrekvens

Besättningsfrekvensen varierade kraftigt under de elva åren, med ett genomsnitt på 57% (Fig. 2). Höga värden erhöles 1984 och 1988, då 82 resp 89% av alla revir besattes. Endast åtta av de 55 reviren (15%) hyste sjungande hannar varje år. De ingick bland de optimala reviren, vilket var särskilt påtagligt under bottenåren 1985–1986, då nästan uteslutande bra revir intogs (dock ej alla). Flertalet av de suboptimala reviren förblev tomma under samma period.

Hannarnas åldersfördelning varierade också mellan åren, vilket framgår av Fig. 2 (70 av de 141

hannarna var adulta). Adulta hannar ankom huvudsakligen i april, medan enstaka revir successivt besattes in i maj. Ettåriga fåglar anlände mer utspritt över säsongen, med en märkbar sträcktopp i skiftet april–maj, d.v.s. senare än kulminationen för adulta fåglar (Fig. 3). Majoriteten av de optimala reviren togs i besittning under april (främst av adulta individer), men några få revir besattes kontinuerligt fram till mitten av juni (medelankomstdatum 25.4). Till suboptimala biotoper anlände däremot flertalet av hannarna under maj månad (medelankomstdatum 15.5, Fig. 4).

### Ortstrohet

I genomsnitt utgjordes 18% av alla revirbesättningar (n=95) av ortstrogna hannar som återvände till föregående års revir (Fig. 5). Detta innebär att individomsättningen var hög. Ortstroheten under olika år varierade kraftigt, mellan 0% 1989 och 40% 1993. Återkomsten skedde i 94% av fallen till optimala revir, där hannarna oftast uppträtt som adulta och framgångsrikt genomfört en häckning året före.

I de revir som besattes av nya individer uppgick andelen adulta hannar till 32%. Totalt nio av nykomlingarna var kända sedan tidigare då de besatte reviret. Fem hade bytt revir med upp till ett par kilometers mellanrum, jämfört med året innan (varav fyra varit operade på suboptimala revir första året och sedan växlat till optimala revir). Tre av nykomlingarna var ettåringar, födda på närbelägna platser. En hanne ingick i det flytande beståndet året före, då den sågs sjunga på samma revir i några timmar. För den återstående majoriteten av hannar, föreligger inga uppgifter om ursprung eller bakgrund (Fig. 5). Den längsta period som en hanne upprätthöll samma revir var tre år (tre olika hannar).

Tabell 1. Flikighetsgrad och byggnadskonstruktioners dominans på optimala respektive suboptimala revir. Siffror inom parentes visar på procenttal. 1 anger lägsta och 3 högsta flikighetsgrad resp. höjd på byggnadskonstruktioner.

*Dominance of building constructions and environmental raggedness in optimal and suboptimal territories. Figures in parentheses indicate percent. Score 1 refers to the lowest and 3 to the highest raggedness and height of buildings.*

	Optimala revir (rang 8–30) <i>Optimal territories</i>			Suboptimala revir (rang 1–7) <i>Suboptimal territories</i>		
	1	2	3	1	2	3
Flikighetsgrad	4 (15)	11 (41)	12 (44)	20 (71)	6 (21)	2 (7)
<i>Environmental raggedness</i>						
Byggnadsdominans	3 (11)	8 (30)	16 (59)	9 (28)	12 (43)	7 (25)
<i>Dominans of buildings</i>						
Totalt	7 (13)	19 (36)	28 (52)	29 (50)	18 (32)	9 (16)

Fig. 2. Besättningsfrekvens på reviren under perioden 1983–1994 (1987 utelämnat) samt andelen adulta hannar. Vinjetteckning: Christer Andersson.

*Occupation frequency on the territories during 1983–1994 (1987 excluded), and proportion of adult males.*

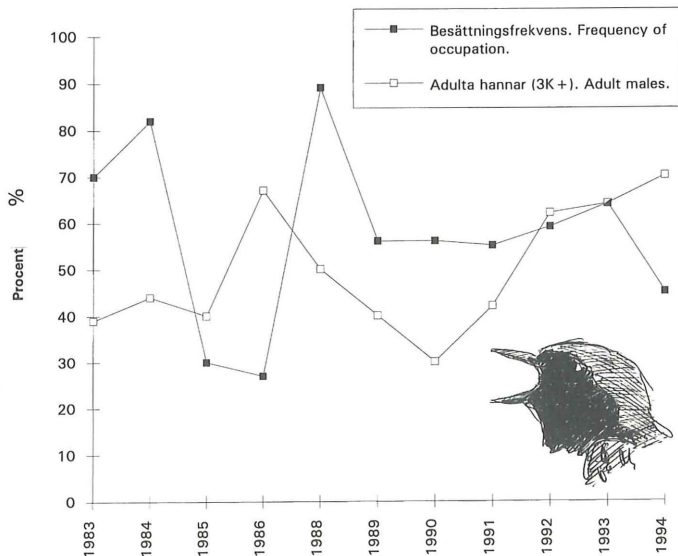


Fig. 3. Revirhävande hannars ankomstdatum och ålder säsongerna 1983–1994, fördelat på femdagarsperioder.

*Arrival date and age of territorial males per five-day period in 1983–1994.*

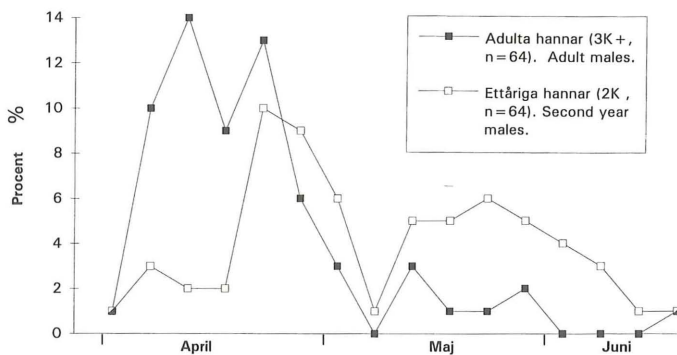
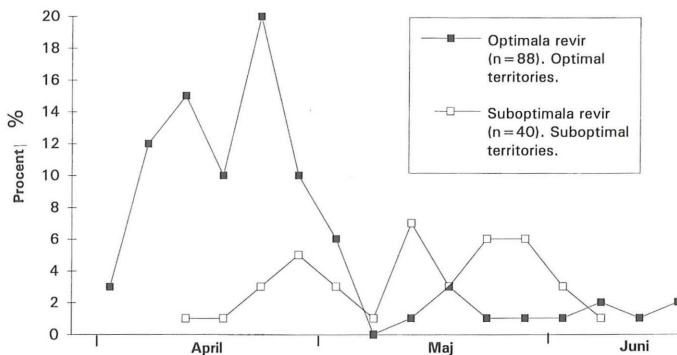


Fig. 4. Revirhävande hannars ankomstdatum till optimala resp. suboptimala revir säsongerna 1983–1994, fördelat på femdagarsperioder.

*Arrival date of territorial males to optimal and suboptimal territories per five-day period in 1983–1994.*



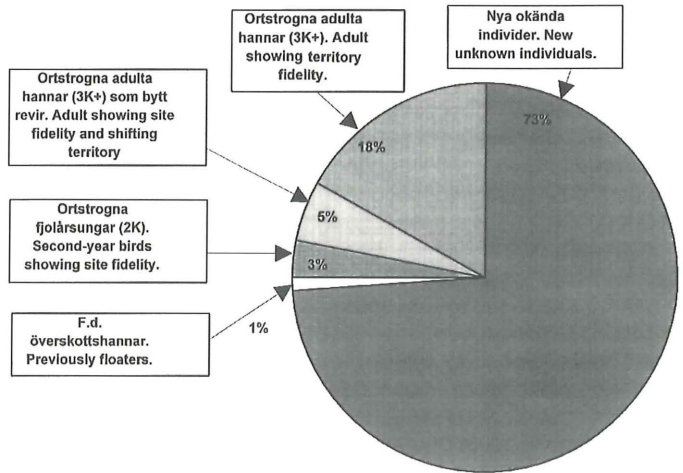


Fig. 5. Fördelningen av olika individkategorier bland revirhävande hannar 1983–1994 (n=95).

*Distribution of different categories of individuals among territorial males 1983–1994.*

Två hannar uppträdde fyra år på olika platser inom samma område, båda födda i närheten.

#### Revirutnyttjande

De första dagarna efter ankomsten ägnades mest åt födosök, och någon egentlig sångaktivitet registrerades inte. Drygt en fjärdedel av alla hannar (såväl 2K som 3K+), anlände uppenbarligen tillsammans eller samtidigt med honan, varför parningsbeteenden iaktogs ganska omgående på vissa revir. Aggressiva beteenden observerades sällan mellan hannarna vid denna tidpunkt.

Hannarnas beteenden påverkades uppenbarligen i hög grad av revirets utseende, särskilt på optimala revir med hög besättningsfrekvens. Trots att vissa av dessa varje år intogs av nya individer, uppvisades förvånansvärt likartade revirgränser, sångplatser, födosöksområden och rörelsemönster. Samma iakttagelser gjordes på revir som besattes successivt av olika hannar vid skilda tidpunkter under en och samma säsong. Ungefär 3% av alla reviretableringar i detta material omfattas av denna typ av revirutnyttjande (jfr Hogstad 1988).

Ett sådant revir i Varbergs hamn följdes under sju säsonger. Platsen präglades av två oljecisterner, en stor och hög siloanläggning, men också av några mindre skjul och skrotupplag. Området var rikligt bevuxet med ogräs och erhöll 26 poäng i kvalitetsbedömningen. Det innebar en femteplacering bland de 27 optimala reviren. I Fig. 6 redovisas revirutnyttjandet för olika hannar under perioden 1988–1994.

#### Flytande bestånd

Utöver de stationära hannarna, påträffades ytterligare ett antal hannar sporadiskt inom provvyrtorna. Förkomsten av dessa fåglar fördelade sig relativt jämnt över säsongen. I Göteborg iaktogs sådana hannar i medeltal 1,4 dagar/lokal och upptäcktes ofta sjungande inne i besatta revir. I de halländska undersökningsområdena uppträdde övertaliga hannar på ett likartat sätt. Sammantaget under perioden 1983–1994 gjordes kortvariga observationer av tillfälligt uppträdande hannar på i genomsnitt var tredje besatt revir (1). Variationer kunde emellertid noteras med en högre andel övertaliga hannar under år med hög populationstäthet. Flertalet utgjordes av ettåringar (2K), men även äldre hannar ingick i denna kategori. Dessutom iaktogs sex färgmärkta hannar som tillfälligt rört sig 700–2500 meter utanför sina revirgränser (jfr Andersson 1987).

För att få en bättre uppfattning om det flytande beståndets storlek, studerades individrelationer ingående vid 49 revirstrider. I 29 fall röorde det sig om konflikter mellan färgmärkta revirinnehavare. Vid 20 tillfällen ingick omärkta hannar, vilka dök upp tillfälligt på reviret (2). Nitton av dessa okända hannar var 2K-fåglar och fynden fördelade sig ganska jämnt över vårsäsongen (april–juni). Observationer gjordes såväl i optimala som suboptimala revir.

Ett annat sätt att uppskatta det flytande beståndets numerär var att registrera hur stor andel av de färgmärkta hannarna som försvann från reviren kort tid efter märkningen. Av totalt 94 färgmärkta hannar

saknades vidare observationer av 15 ex inom märk-området (3). Majoriteten, eller 13 ex, utgjordes av 2K-fåglar. Dessa tre faktorer bedömdes tillsammans med återbesättningsfrekvensen av nya hannar efter förflyttning av revirinnehavarna (13/22 revir återbesattes, se nedan) (4).

Sammantaget innebar det ett genomsnitt på ca 26% (jämfört med totalantalet hannar), som skulle kunna hänföras till det flytande beståndet. För fyra hannar erhöles viss information om deras förehavanden efter märkningen; Hanne nr 24 återsågs sjungande 20 dagar senare efter en förflyttning på ca 575 meter. Under hösten uppehöll sig hanne nr 58 i en

månads tid ca 1150 meter från den plats där den märktes i juni. En annan hanne dök upp på märkplatsen som revirhävare ett år senare, medan den fjärde hannen inmutat ett eget revir året därpå på ca 1850 meter från den plats där den märktes. Detta antyder att individer i det flytande beståndet kan uppehålla sig kringflackande och oupptäckta under lång tid inom ett relativt begränsat område.

#### Förflyttningsexperiment

Vid 22 förflyttningar som ingick i experimentet, skedde återbesättning av nya hannar i 13 fall (59%).

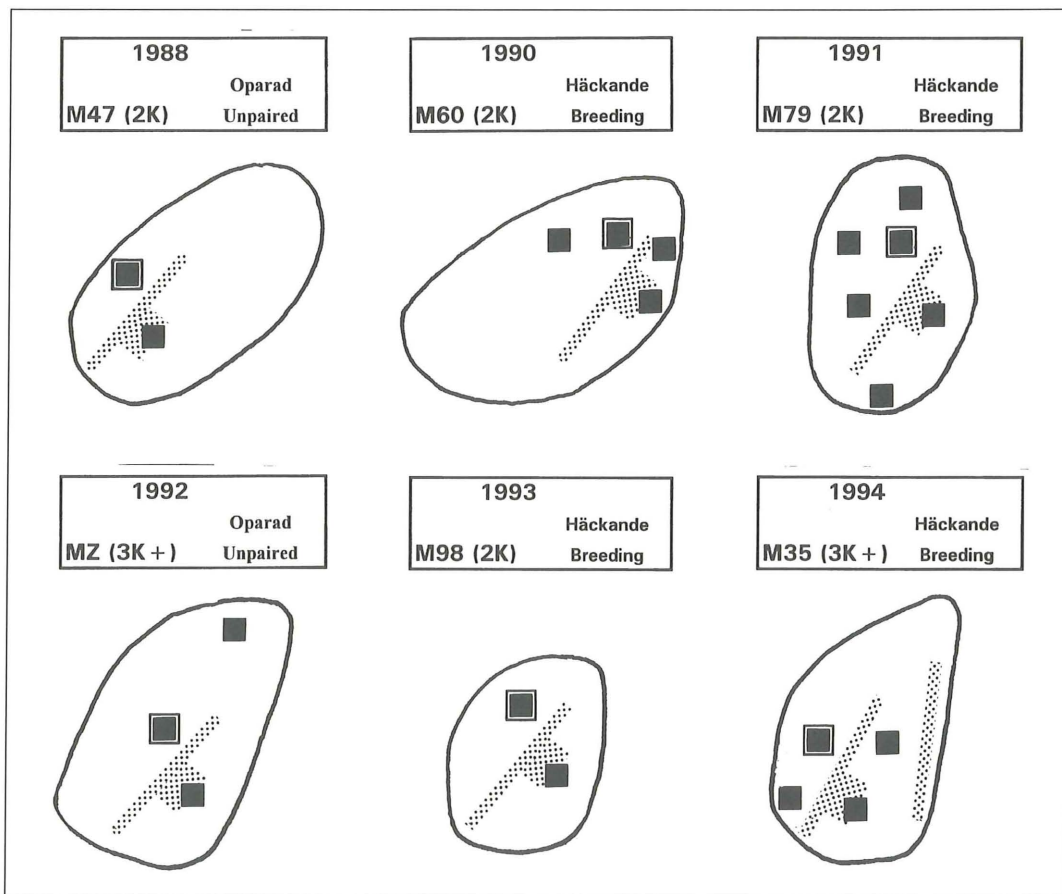


Fig. 6. Uppdelning och utnyttjande av ett optimalt revir i Varberg, besatt av olika hannar 1988–1994 (1989 uteblev besättning). Fyllda kvadrater anger hannarnas favoritsångplatser och rasterade ytor födosöksplatser (dessa utgjordes främst av ogräsytor, belägna utmed industrispår). En silo (dubbel kvadrat) markeras som revirposition.

*Division and exploitation of an optimal territory occupied by different males in each year at Varberg in 1988–1994 (in 1989 no occupation). Filled squares refer to favourite singing sites and dotted areas to foraging sites. A silo (double square) indicates territory positions.*

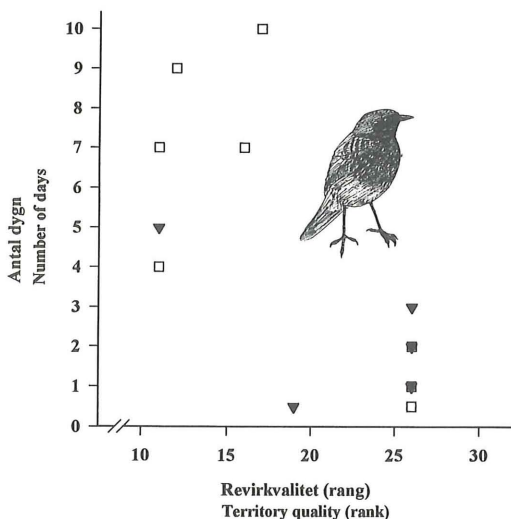


Fig. 7. Sambandet mellan tidpunkt för återbesättning efter förflyttning och revirkvalitet (n=13). Ofyllda kvadrater anger ettåriga hannar (2K) och fyllda trianglar adulta hannar (3K+). Vinjetteckning: Christer Andersson.

*Relationship between territory quality and the time of replacement of new males after removal. Unfilled squares refer to second-year males (2y) and filled triangles to adult males (3y or older).*

Åtta av dessa fåglar var ettåriga (2K) och fem adulta (3K+). Bland dessa ingick även seriefångsterna på två revir. Återbesättningen ägde ofta rum snabbt, 0,5–10 dygn (medel 4,0 dygn) efter att revirinnehavaren avlägsnats. För adulta hannar tog återbesättningen i genomsnitt 2,3 dygn (0,5–5), medan motsvarande tid för 2K-hannar uppgick till 5,1 dygn (0,5–10). Högrankade revir återbesattes snabbare än revir av lägre kvalitet (Fig. 7,  $r_s = -0.67$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 13$ , Spearman test).

Samtliga nykomlingar utom en var okända fåglar, som inte hävdade revir inom provytorna eller i omkringliggande områden. Hanne nr 35 däremot var en experimenthanne, som förflyttats tre mil från Falkenberg till Varberg där den släpptes på ett besatt, optimalt revir. Därifrån förflyttade den sig efter strider med revirinnehavaren och dök upp på nytt två dagar senare ca 1100 meter bort, där den besatte ett annat optimalt experimentrevir som tillfälligt stod tomt. Under denna tid gjordes inga observationer av hannen, som torde ha fört en mycket tillbakadragen tillvaro i det intensivt bevakade undersökningsområdet.

Sju av de 17 hannar (41%) som flyttades och släpptes på annan plats, återkom till det revir där de

fångades. Två var adulta (3K+, av 5 förflyttade; 40%) och fem ettåriga (2K, av 12 förflyttade; 42%; Fig. 8). Utsläpp av förflyttade hannar, både i optimala och suboptimala miljöer, resulterade i återkomster. Återvändandet tog i medeltal 9,3 dygn (1–19 dygn) och i sex av fallen var det optimala revir (poäng 17–26) som återbesattes av samma individer. Tre av de sju hannarna hade honor på reviren vid förflyttningstillfället.

Bland de individer som aldrig återvände kontrollerades tre efter släpptillfället. Hanne 38 flyttades den 23 april från Falkenberg till Varberg. Där iaktogs den sjungande på ett revir 4–5 maj, ca 900 meter från platsen där den släpptes. Omvänd för-

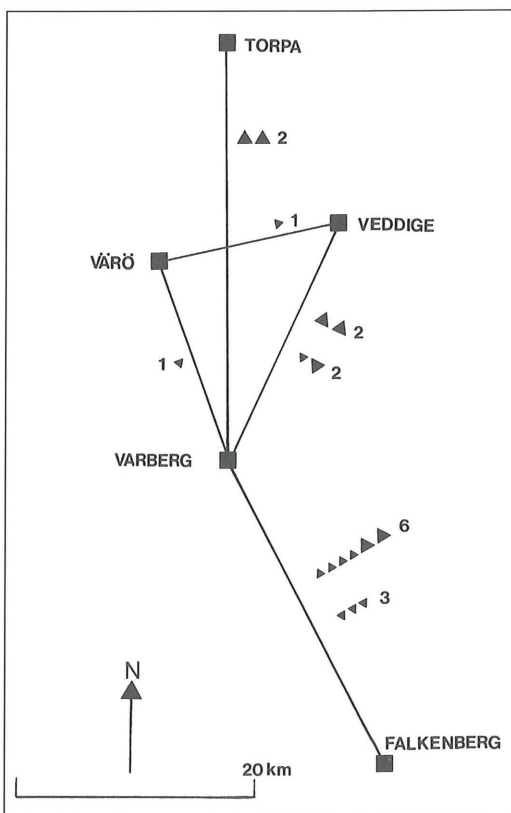


Fig. 8. Förflyttning och återkomst av revirhävdande hannar under experimentet 1991–1994. Siffrorna anger antalet förflyttade individer och pilarna flyttningsriktningen. Kraftigt markerade pilar utgör hannar som återvände till reviret.

*Removal and return of territorial males in the experiment 1991–1994. Figures indicate the number of removed individuals and arrows direction of movement. Larger arrows show males who returned to the territory.*



Tabell 2. Resultatet av åtta konfrontationer mellan förflyttade och nyetablerade hannar i optimala revir.  
*The result of eight confrontations between removed and replaced males in optimal territories.*

Revirinnehavare <i>Territory owner</i>				Nykomling <i>Replacement male</i>		
Ankomst- datum <i>Arrival date</i>	Ålder	Förflyttnings- datum <i>Removal date</i>	Revir- frånvaro (dygn) <i>Territory vacancy (days)</i>	Ankomst- datum <i>Arrival date</i>	Ålder <i>Age</i>	Segrare <i>Winner</i>
8.4	2K	20.4	8	24.4	3K+	♂ 1
8.4	2K	20.4	8	22.4	2K	♂ 1
21.4	2K	21.4	13	1.5	2K	♂ 1
24.4	2K	25.4	1	26.4	2K	♂ 1
22.4	2K	23.4	5	24.4	3K+	♂ 2
22.4	2K	23.4	10	25.4	3K+	♂ 2
30.4	2K	30.4	5	30.4	3K+	♂ 2
30.4	2K	30.4	12	9.5	2K	♂ 2

flyttning skedde den 24 april med hanne 99 som fångades i Varberg och släpptes ut i Falkenberg. Den avlöstes sjungande på ett revir c a 950 meter längre bort den 2 och 9 maj. Båda dessa hannar stannade kvar på reviren högst sporadiskt. Hanne nr 35 som omnämns ovan, lyckades däremot genomföra en framgångsrik häckning på sitt nyförvärvade territorium.

Åtta revirinnehavare (2K, av totalt 22 hannar), konfronterades med främmande hannar då de släpptes ut ur burarna eller återvände till reviret efter en förflyttning. De övriga hannarna återvände till obesatta revir, varför revirkonfrontationer uteblev. Ingen av de burhållna fåglarna hade då förlorat mer än 7% (medel 1%) av sin vikt. Fyra hannar återtog sitt revir efter hårda strider som varade i flera timmar. En av dem lyckades köra bort en adult, erfaren hane som hunnit para sig med en hona. Det dröjde emellertid 16 dygn innan övertagandet av reviret och honan var ett faktum. Resterande fyra hannar (3 st 3K+, 1 st 2K) som förblev dominanta var nykomlingar på reviren (Tabell 2). Sju av de åtta hannarna förmådde senare genomföra framgångsrika häckningar.

De besegrade hannarnas öde följdes sedan noggrant. Hanne nr 56 försvann från reviret redan dagen efter stridigheterna och sågs vid ett tillfälle efter ytterligare fyra dagar i nya revirstrider ca 700 meter därifrån. Den iaktogs kortvarigt fyra dagar senare i ett tredje revir ett stenkast därifrån, för att sedan försvinna från undersökningsområdet. Två andra hannar etablerade sig vägg i vägg med den

segrande hannens revir och i ett fall hjälpte hannen till med matning av ungarna. För övriga hannar saknades vidare kontakter, varför de sannolikt lämnade området.

Tre av fyra hannar som ingick i aggressionstesterna, attackerades kraftigt av adulta revirhannar. Dessa kom upprepade gånger flygande från revirets periferi (50–100 meter) och slog ned på burtaket eller flög mot buret. De var mycket upphetsade, uppburrade med utbredd stjärt och sjöng sporadiska sångstrofer. Vid det fjärde försöket, som gjordes i en ettårig hannes revir, uteblev dock alla reaktioner. En av de attackerade burhannarna konfronterades med sin före detta grannhane, medan de tre övriga var okända individer för revirinnehavarna.

Sammanfattningsvis resulterade förflyttningsexperimentet i en relativt hög återbesättningsfrekvens av nya, okända individer i optimala revir, särskilt högrankade revir. Adulta hannar besatte reviren snabbare än ettåriga. Även bland hannar som förflyttats och släpptes, skedde återkomsten främst till optimala revir. Revirkonfrontationerna gav inga enhetliga samband, vilket möjligen kan bero på att materialet var begränsat och att endast yngre hannar försökte återta sina revir.

## Diskussion

Svarta rödstjärtens utbredning och reproduktion i västsverige är starkt beroende av tillgången på revir av hög kvalitet. Då endast hälften av reviren kan betraktas som optimala, blir konkurrensen hård



En av experimenthannarna släpps efter en tids burvistelse. Foto: Kent Nilsson.

*One of the males is released after the experiment. Foto: Kent Nilsson.*

mellan skilda hankategorier. Detta avspeglar sig delvis i att revirhävdande hannar förblir oparade i större utsträckning än i t.ex. tyska stads- och industrimiljöer. Likaså är närvaron av flytande hannar markant i de västsvenska häckningsmiljöerna, till skillnad från många andra utbredningsområden (jfr Nesehöner 1956, Verbeek 1984, Glutz & Bauer 1988). Tidigare studier visar att även honor uppträder oparade i undersökningsområdet (om än i mindre omfattning än hannarna). Brist på honor torde därför endast i en del fall kunna förklara uteblivna häckningar (Andersson 1987). Hur rekryteringen av nya individer sker i en sådan beståndsstruktur är intressant ur ett populationsekologiskt perspektiv, och kan också ge en uppfattning om svarta rödstjärtens fortsatta expansionsmöjligheter.

Tidpunkten för revirbesättning är av central betydelse för de enskilda individernas framgång. Hos svarta rödstjärten, och många andra arter, anländer

vanligtvis de adulta hannarna tidigast på säsongen och besätter optimala revir (jfr t. ex. Jakobsson 1988). I denna studie tenderar dock ankomstperioden vara mer utdragen mellan de båda ålderskategorierna än i t. ex. Österrike (Landmann & Kollinsky, in print). Besättningsfrekvensen i västsverige är generellt sett lägre, och mer variabel än i sydligare bestånd. Från tyska Mecklenburg anger Nicolai (1988) en genomsnittlig besättningsgrad på 71% under tioårsperioden 1976–1985, vilket kan jämföras med 57% i denna studie. Siffrorna för andelen revir som besätts varje år skiljer sig bara marginellt (17 resp 15%). I en österrikisk population uppgick dock motsvarande värde till 21% (Glutz & Bauer 1988). Ju högre besättningsgraden är på de enskilda tyska reviren, desto större är andelen adulta hannar. På liknande sätt föreligger ett samband mellan besättning av optimala revir och förekomsten av adulta hannar även i det västsvenska materialet.

Ortstroheten hos adulta hannar är relativt låg jämfört med många andra arter (t. ex. Bezzel & Stiel 1977, Mikkonen 1983, Tiainen 1983, Lanyon & Thompson 1986), men ändå sker återkomsten till fjolårsreviret tidigt på våren. De ortstrognas hannarna besätter nästan uteslutande revir av optimal karaktär, där de tidigare förmått reproducera sig framgångsrikt (R. Andersson, opubl.). Dessutom uppträder en mindre andel kända och adulta hannar på nya revir då de återvänder. Denna spridning kan praktiskt taget helt förklaras av att fåglar skiftar ett dåligt revir mot ett bättre. Hos svarta rödstjärten har detta förhållande uppmärksamats även i Österrike (Landmann & Kollinsky, in print). Tillsammans utgjorde dessa ortstrognas hannar 23% av alla revirhävare. Jakobsson (1988) redogör för liknande förhållanden hos lövsångaren *Phylloscopus trochilus*, med stor häckningsframgång vid de revir där fåglarna var ortstrognas. Även Jakobson (1988) och Hogstad (1988) iakttog att vissa lövsångarhannor växlade mellan säsongerna från ett kvalitetsmässigt sämre revir till ett bättre. Möller (1982) gjorde liknande observationer hos skator *Pica pica*, liksom Beletsky & Orians (1987b) bland Red-winged Blackbirds

*Agelaius phoeniceus*. Att lövsångare bytt ett sämre revir mot ett bättre under samma säsong har dessutom noterats av Lawn (1994). De ortstrognas hannarnas andel av det totala antalet revirhävare, är hos många arter avsevärt högre än hos svart rödstjärt. Denna skillnad skulle kunna vara en effekt av populationernas läge i centrum respektive periferin av utbredningsområdet.

Avvikelser från det normala etableringsmönstret iaktogs i Göteborgs hamn våren 1984. Då besattes flera optimala revir tidigt på säsongen av ettåriga, hontecknade och oerfarna hannar. När fjolårets adulta och suveräna revirinnehavare senare anlände uppstod revirstrider. Det ledde till att de adulta hannarna förblev avvisade och operade resten av häckningsperioden (R. Andersson, opubl.). Landmann & Kollinsky (in print) iakttog ett motsatt förhållande, då ettåriga, hontecknade hannar som etablerat revir tidigt på säsongen, blev bortkörda av adulta individer som anlände senare. Jakobsson (1988) beskriver fjorton fall för adulta lövsångare, varav 13 vid ankomsten återtog redan besatta revir. Krebs (1982) framhåller i detta sammanhang betydelsen av hur lång tid en nykomling har tillbringat på reviret. Detta



Adult svart rödstjärt i ett av de studerade reviren. Foto: Rudi Jelinek.

Adult Black Redstart in one of the studied territories. Foto: Rudi Jelinek.

väcker också frågan om hur hannarnas egenskaper egentligen påverkar reviretableringen. Enligt Hammerstein (1981), Maynard Smith (1982), Hill (1990) m. fl. förmår t. ex. storvuxna och färggranna individer försvara de bästa resurserna. Jakobsson (1988) fann däremot inget som tydde på att hannarnas yttre attribut styr besättningsframgången hos lövsångare. I en studie bland talgoxar *Parus major*, utförd av Lambrechts & Dhondt (1988), återfanns inget samband mellan hankvalitet (sångstrofernas längd) och revirkvalitet. Inte heller Götmark (1993) kunde experimentellt belägga att hannar av White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys* som är kraftigare färgade, har någon fördel vid revirbesättning eller parbildning. I en studie av Song Sparrow *Melospiza melodia* kunde Smith (1988) för övrigt inte påvisa några morfologiska skillnader mellan övertaliga hannar och revirinnehavare av samma ålder. För många arter, däribland svart rödstjärt, tycks istället den viktigaste faktorn vara att komma först till ett lämpligt revir, vilket ger hannen en direkt hemmaplansfavör. På motsvarande sätt förefaller honor av vissa arter, t. ex. svartvit flugsnappare, välja goda revir snarare än bra hannar (jfr Alatalo, Lundberg & Glynn 1986, Landmann & Kollinsky, in print).

Trots att ortstrohet spelar en viss roll och även i någon mån förekommer bland fjolårsungar och f.d. övertaliga hannar, bildar nytillkomna, tidigare okända hannar, stommen i svarta rödstjärtens västsvenska populationsstruktur. Denna kategori, som huvudsakligen består av yngre fåglar, utgör 73% av revirbesättningarna. Det förekommer ibland att hanar som anländer sent, besätter revir som utnyttjats av andra individer tidigare under säsongen. Många förblir dock utan revir och hänvisas till en kringflackande och tillbakadragen tillvaro i det flytande beståndet. Storleken av detta i västsvrige 1983–1994, uppgick till ca 26%. Andelen övertaliga hannar var dock lägre under år med låg populations-täthet. Att flytande bestånds storlek är täthetsberoende, har också påvisats av bl. a. Smith & Arcese (1989). Delius (1965) anger storleken av det flytande beståndet hos sånglärka *Alauda arvensis* till ca 10% av hela populationen. Edwards (1977) nämner 44% för koltrast *Turdus merula*, medan Smith (1978) uppger ca 50% för Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis*. Vid en studie av blåhake *Luscinia svecica* i svenska fjällen, bedömdes det flytande beståndet (baserat på hannar) vara ungefär lika stort som antalet häckfåglar (Cederholm m. fl. 1974). Ett annat extremt exempel redovisas av Carrick (1963), som i en population av Australian Magpie *Gymnorhina tibicen* konstaterade att antalet

icke-häckare översteg de häckande fåglarnas totala numerär.

Hannar i det flytande beståndet, men också majoriteten av nytillkomna revirinnehavare hos svart rödstjärt, utgörs oftast av yngre och tidigare okända individer och har sannolikt sitt ursprung i sydligare populationer. Vid gynnsam väderlek, i synnerhet i samband med värmeböljor i maj, kan de snabbt föras längre norrut i flyttningsriktningen än normalt genom s. k. förlängd flyttning. Detta är antagligen en del av förklaringen till de kraftiga svängningar som registreras hos svarta rödstjärten mellan olika år, när det gäller såväl totalnumerär som besättningsfrekvens (jfr Otterlind 1954). Övertaliga hannar för en ständig kamp för att erövra optimala revir, vilket bl. a. framgår av strider med färgringmärkta hannar. Det har spekulerats i huruvida existensen av ett flytande bestånd kan vara en reproduktiv strategi, där individer lär känna ett revir under sitt första levnadsår och där de senare häckar (jfr Smith & Arcese 1989). Den låga besättningsfrekvensen av revirtrogna, f.d. övertaliga hannar i det västsvenska beståndet, talar dock knappast för att ett sådant förhållande råder hos svart rödstjärt.

Förflyttningsexperimenten visade att såväl adulta som ettåriga och oerfarna hannar är kapabla att besätta, försvara och upprätthålla ett ledigt revir så snart de ges tillfälle. Detta överensstämmer väl med resultaten från andra studier. I en översikt av förflyttningsexperiment som genomförts bland ett fyrtiotal arter, var återbesättningsfrekvensen i allmänhet hög och nykomlingarna bestod främst av unga individer (Newton 1992). Sedan revirinnehavarna hos svart rödstjärt avlägsnats, återbesattes dock de tomma reviren snabbare av adulta än ettåriga hannar. Revirkvalitets betydelse understryks av att de bästa reviren återbesattes först, medelgoda revir något senare, medan återbesättning uteblev helt på suboptimala revir (jfr Smith 1978, Eckert & Weatherhead 1987, Newton 1992). I många studier har nykomlingarna bestått av grannhannar som utvidgat sina tidigare territorier (t. ex. Krebs 1971, Beletsky & Orians 1987a). Några sådana tendenser registrerades över huvud taget inte hos svarta rödstjärten i västsvrige. Tvärtom gav färgringmärkningen, som försigick även utanför provytorna, säkra belägg för att fåglarna inte kom från omgivande revir.

I de fall hannar förflyttades och släpptes på annan plats, återvände 41%, vilket kan jämföras med 54% i en studie av halsbandflugsnappare på Gotland (Pärt 1995). Återkomst förekom likartat både bland ettåriga och adulta individer. Däremot skedde återkomsten främst till optimala revir. När det gäller

frånvarons längd kunde inga åldersrelaterade skillnader fastställas (jfr Pärt 1995). Särskilt överraskande var att individer som endast hävdade revir på en lokal i något dygn återvände. Efter så kort tid borde de inte ha lärt känna reviret tillräckligt för att återvända och försvara det (Beletsky & Orians 1989). Att vissa hannar istället stannade kvar i det område där de släpptes, kan tyda på att där fanns kvaliteter (t. ex. tillgång till honor), som var överlägsna fångstrevirets. Det kan också bero på att suboptimala revir, helt enkelt inte har samma dragningskraft som optimala efter en förflyttning. Denna typ av förflyttning, där man manipulerar ett tillskott av individer i ett mättat bestånd är så vitt bekant endast testat i några få tidigare studier, alltså ett spännande och öppet forskningsfält (jfr Webber 1975, Hudson 1990). Att vissa hannar var i par med honor vid förflyttningstillfället, tycks inte ha inverkat nämnvärt på återkomstfrekvensen.

Beletsky & Orians (1987a, 1989) studier av Red-winged Blackbird visar att flertalet förflyttade revir innehavare återtar sitt revir efter utsläpp och konfrontation med nykomlingar. Frånvarons längd påverkar dock dominansförmågan. Hannar som avhållits från reviret under en kortare period, återvände snabbt och drogs in i revirstrider, medan individer som burhållits en längre tid, höll sig avvaktande och dominerades inledningsvis av nykomlingarna. En orsak ansågs vara vikt förluster vid längre burhållning, vilket skulle innebära en minskad dominansförmåga. Det föreligger emellertid en stor variation i resultaten mellan olika arter och försök när det gäller revirdominans (Krebs 1971, Landmann & Kollinsky, in print). Bland de åtta konfrontationer och fyra aggresionstester med svarta rödstjärtar som ingår i detta material, kunde inga enhetliga samband bekräftas. Adulta hannar tenderade emellertid att vara aggressivare och därmed framgångsrikare. Halften av revirinnehavarna återtog sina revir, men lika många nykomlingar behöll sin dominansförmåga.

Mot bakgrund av de erhållna resultaten, torde svarta rödstjärtens möjligheter att expandera vara relativt begränsade. Ortstroheten är förhållandevis låg, men det finns ändå ganska gott om överskottshannar. Detta tyder på en mättad population, som lider mer eller mindre akut brist på lämpliga revir/biotoper. I ett perifert område som det västsvenska, kan man snarare förvänta en fortsatt variation i besättningsfrekvens, bl. a. beroende på miljö- och slumpmässiga faktorer. Uppträdandet hos individer i det flytande beståndet är fortfarande till stora delar höljt i dunkel, något som framtida forskningsinsatser skulle kunna bringa större klarhet i.

## Tack

Ett hjärtligt tack riktas till Donald Blomqvist, Frank Götmark och Pär Sandberg för värdefull granskning av manuskriptet. Donald Blomqvist har dessutom hjälpt mig med figurer och statistiska beräkningar. Sören Svensson och Erik Svensson har också givit goda synpunkter på uppsatsen, liksom Kåre Ström och Mats Lundberg. Kenneth Bengtsson har med sin inspirerande entusiasm varit till ovärderlig hjälp i fältarbetet. Frank Götmark och Bengt Silverin, Zoologiska institutionen Göteborgs Universitet, har bistått med råd och praktisk hjälp, bl. a. vid tillståndsansökningar inför förflyttningsexperimentet. Kent Nilsson, Rudi Jelinek och Mats Lundberg har svarat för fotodokumentationen. Getteröns fågelstation och Varbergs Ornitologiska Förening upplät välvilligt utrymme för burarna under experimentet samt gav mig tillgång till föreningens datorer. Wolf Jenning har delat med sig av sin rika erfarenhet av burhållning och praktisk skötsel av fåglar. Berith Cavallin har också låtit mig ta del av sina burförsök av törnsångare. Christer Andersson har tecknat vinjetter till figurerna och Stig Carlsson har varit behjälplig med utskrift av vissa figurer. En mängd företag har utfärdat tillträdestillstånd till sina industriområden. Ett särskilt tack riktas till Sveriges Ornitologiska Förening för mångårigt stöd och ekonomisk ersättning genom Elis Wides fond. Stipendier har också erhållits från Göteborgs Ornitologiska Förenings forskningsfond.

## Referenser

- Alatalo, R.V., Lundberg A. & Glynn C. 1986. Female Pied Flycatcher choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323:152–153.
- Andersson, R. 1982. Svarta rödstjärten på västkusten. *Fåglar på Västkusten* 16:46–55.
- Andersson, R. 1985. Svarta rödstjärtens krav på häckningsmiljö. *Vår Fågelvärld* 44:224–226.
- Andersson, R. 1987. Revirtäthet och populationsstruktur hos ett västsvenskt bestånd av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros*. *Vår Fågelvärld* 46:256–269.
- Andersson, R. 1990a. Svarta rödstjärtens *Phoenicurus ochruros* häckningsbiologi i västsverige. *Vår Fågelvärld* 49:201–210.
- Andersson, R. 1990b. Svarta rödstjärten—40 årig Varbergsbo. *Meddelande nr 26 från Getteröns fågelstation* 1989:18–26.
- Arcece, P. 1987. Age, intrusion pressure and defence against floaters by territorial male Song sparrow. *Anim. Behav.* 35:773–784.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1987a. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Removal experiments and site dominance. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:339–349.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1987b. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Site fidelity and movement

- patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:21–34.
- Beletsky, L.D. & Orians, G.H. 1989. Territoriality among male Red-winged Blackbirds. Testing hypothesis of territorial dominance. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:333–339.
- Bezzel, E. & Stiel, K. 1977. Zur Biologie des Braunkelchens in den Bayerischen Alpen. *Anz. orn. Ges. Bayern* 16:1–9.
- Brooke, M. de L. 1979. Differences in the quality of territories held by Wheatears *Oenanthe oenanthe*. *J. Anim. Ecol.* 48:21–32.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76:160–169.
- Brown, J.L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds. *The Wilson Bulletin* 81:293–329.
- Carrick, R. 1963. Ecological significance of territory in the Australian Magpie *Gymnorhina tibicen*. *Proceedings of Internationell Ornithological Congress* 13:740–753.
- Cederholm, G., Flodin, L.-Å., Fredriksson, S., Gustafsson, L., Jacobsson, S., & Patersson, L. 1974. Ett försök att med nätfångst och ringmärkning bestämma andelen icke häckande fåglar i en småfågelpopulation. *Fauna och Flora* 69:135–145.
- Davies, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. In *Behaviour ecology. An evolutionary approach* (ed. J.R. Krebs and N.B. Davies, pp 317–350, Oxford).
- Delius, J.D. 1965. A population study of Skylarks. *Ibis* 107:466–492.
- Eckert, C.G. & Weatherhead, P.J. 1987. Owners, floaters and competitive asymmetries among territorial Red-winged Blackbirds. *Anim. Behav.* 35:1317–1323.
- Edwards, P. 1977. "Reinvasion" by some farmland bird species following capture and removal. *Pol. Ecol. Stud.* 3/ 4:53–70.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 11, Wiesbaden.
- Götmark, F. 1993. An experimental study of the importance of plumage coloration in breeding males of the White-crowned Sparrow. *Ornis Scand.* 24:149–154.
- Hammerstein, P. 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.* 29:193–295.
- Hill, G.E. 1990. Female House Finches prefer colourful males; sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40:563–572.
- Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98:340–369.
- Hogstad, O. 1988. The presence of non-territorial males in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* populations—a removal study. *Ibis* 131:263–267.
- Hudson, P.J. 1990. Territorial status and survival in a low density grouse population: preliminary observations and experiments. In *Red Grouse Population Processes* (ed. A.N. Lance and J.H. Lawton), pp 20–28. British Ecological Society and Royal Society for the Protection of Birds.
- Jakobsson, S. 1988. Territorial fidelity of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* males and success in competition over territories. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:79–84.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major*. *Ecology* 52:2–22.
- Krebs, J.R. 1982. Territorial defence in the Great Tit *Parus major*; Do residents always win? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:185–194.
- Lambrechts, M. & Dhondt, A. 1988. Male quality and territory quality in the Great Tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 36:596–601.
- Landmann, A. & Kollinsky, C. in print. Age and plumage related territory differences in male Black Redstarts: the (non) adaptive significance of delayed plumage maturation. *Ethology, Ecology & Evolution*.
- Lanyon, S.M. & Thompson, C.F. 1986. Site fidelity and habitat quality as determinants of the settlement pattern in male Painted Buntings. *Condor* 88:206–210.
- Lawn, M.R. 1994. Late territorial behaviour of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology* 25:303–307.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Menzel, H. 1983. *Der Hausrotschwanz*. Die Neue Brehm-Bucherei 475.
- Mikkonen, A.V. 1983. Breeding site tenacity of the Chaffinch *Fringilla coelebs* and the Brambling *Fringilla montifringilla* in northern Finland. *Ornis Scand.* 14:36–47.
- Møller, A.P. 1982. Characteristics of Magpie *Pica pica* territories of varying duration. *Ornis Scand.* 13:94–100.
- Nesenöhner, H. 1956. Beobachtungen, besonders brutbiologischer Art, am Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*). *Ber. Naturw. ver. Bielefeld* 14:128–167.
- Newton, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biol. Rev.* 67:129–173.
- Nicolai, B. 1988. Revierbesetzungsfolge beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros*. *Acta ornithoecol. Jena* 4:367–377.
- 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.
- Pärt, T. 1995. The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Anim. Behav.* 49:1029–1038.
- Smith, S.M. 1978. The "underworld" in a territorial Sparrow; adaptive strategy for floaters. *Am. Nat.* 112:571–582.
- Smith, J.N.M. 1988. Determinants of lifetime reproductive success in the Song Sparrow. In T.H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive success; studies of individuals variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Smith, J.N.M. & Arcese, P. 1989. How fit are floaters? Consequences of alternative territorial behaviours in a nonmigratory Sparrow. *Am. Nat.* Vol. 133.
- Svårdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1:157–174.
- Tiainen, J. 1983. Dynamics of a local population of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland. *Ornis Scand.* 14:1–15.
- Verbeek, A.M. 1984. Altitudinal distribution of first-year male Black Redstarts (*phoenicurus ochruros*) in the western Pyrenees. *J. Orn.* 125:333–334.
- Verner, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. *Am. Nat.* 111:769–775.
- Webber, M.I. 1975. Some aspects of the non-breeding population dynamics of the Great Tit (*Parus major*). Unpublished D. Phil. thesis, Oxford.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh.

## Summary

*Pattern of territory establishment in males, territory quality and floaters in a marginal population of Black Redstart Phoenicurus ochruros.*

The Black Redstart in southwestern Sweden has been well investigated during the last fifteen years with respect to territory density, population structure and breeding biology (Andersson 1982, 1987, 1990a). The breeding biology differs in several ways from that of southern European populations. Fledging success is lower, the proportion of second broods fewer, the breeding season is later and the range of nesting habitats more limited. This paper extends my previous studies on territoriality, among other things, with a removal experiments.

## Material and methods

The material consists of 141 establishments of territorial males during 1983–1994 in 55 different territories, located in harbour and industrial environments in the cities of Göteborg, Varberg and Falkenberg. The territories were visited every two days between 1 April and 30 June. The census efficiency was high because I used playback with a tape recorder. Males that stayed at a site for more than a week were classified as territorial. A good half of all territorial males commenced breeding, while the others remained unpaired. The territory size was about 2.2 ha (0.6–4.8) for paired and 2.0 ha (0.6–4.0) for unpaired males. The total number of colour-ringed birds in this study is 127 adult males (67 2y, 60 3y+) and 227 yearlings.

Removal experiments were carried out in 1991–1994. The aim was to determine the number of floaters and the ability of males of different categories to defend the territory. On average 2.4 days (0.5–13) after arrival, 22 males (5 3y+, 17 2y) were removed from their singing sites. The birds were removed from nine optimal and five suboptimal territories. Fifteen of the males (3 3y+, 12 2y) were kept in ordinary cages appropriate for insectivorous birds (80x40x40 cm) on average 3.8 days (0.5–12). Later, five of them were released on their original territories (2y), while 10 (3 3y+, 7 2y) were removed 16–35 kilometers in various directions. Seven males (2 3y+, 5 2y) were removed without having been caged. The males underwent no significant weight decrease, on average –0,8% (–6.7%+3.8%). Four males (3 2y, 1 3y+) were placed in cages for one hour on established territories, for testing the aggression of

territorial males. The size of the floating population was estimated at 26% on basis of: (1) proportion of occupied territories where surplus males were observed temporarily, (2) proportion of unmarked males who were involved in territory conflicts, (3) proportion of colour-ringed males, who disappeared from the ringing site within one week, and (4) proportion of territories that was reoccupied by new males after removal of the territory owner.

The territory quality was classified by (1) percentage of years with occupation, (2) percentage of years with breeding, and (3) percentage of fledged young in relation to the mean number of successful broods (3 young). I used the average of these three estimates to create a score between 1 and 30. I defined territories with a score of 7 or less to be suboptimal and the rest to be optimal. Further, I defined optimal/suboptimal as high respectively low quality, even if this terms can have another significance in the ecological literature.

The characteristics of each territory was described using the proportion of area with weeds, a raggedness score (ragged facades, goodsyards etc. for nest sites), and a score for amount of high buildings (song posts). Raggedness was scored 1–3, less than one third, one third to two thirds, and more than two thirds of the territory with ragged structures. The amount of high buildings was also scored 1–3, low, average, and rich occurrence.

## Results

### *Territory quality*

Half of the territories were optimal ones. There was a significant relationship between weed areas and territory quality (Fig. 1,  $r_s=0.80$ ,  $p=0.0001$ ,  $n=50$ , Spearman rank correlation test).

A significantly higher proportion of the optimal territories showed a high environment raggedness, compared with suboptimal ones (Table 1,  $\chi^2=8.21$ ,  $df=1$ ,  $p<0.01$  (category 1 and 2 pooled)). Optimal territories were also characterised by a higher occurrence of big and high building constructions (Table 1,  $\chi^2=5.30$ ,  $df=1$ ,  $p<0.05$ ).

### *Frequency of occupation*

On average 57% of all territories were occupied each year (Fig. 2). Only eight of all 55 territories (15%) held singing males all years. These were optimal territories, which were conspicuous especially during the bad years 1985–1986, when establishment was observed almost only on good territories. Male

arrival date and establishment of optimal and suboptimal territories is shown in Fig. 3 and 4. The average arrival date was 25 April in optimal and on 15 May in suboptimal territories.

#### *Site fidelity*

On average, 18% of all established territories held males who returned to a previous territory, 94% returning to optimal ones. These males (usually adults), had often been successful during a previous year. Further details about the origin of territorial males appear in Fig. 5. In territories with new males of unknown status, 32% were adults. The longest period for one male to occupy the same area was four years (two males).

#### *Floating population*

Twenty six percent of the whole male population were floaters. Floaters were singing on average for 1.4 days, often in previously occupied territories. Observations of such individuals were made in one third of the territories. Usually they were second-year birds, who were observed during the whole spring season, but even adults were represented. In 49 studied territory conflicts, 20 males were unmarked and considered to be floaters. 15 colour-marked individuals of a total of 94, quickly disappeared from the study area, and were included in the floating population. 13 of a total of 22 territories were reoccupied by new males after removal experiments.

#### *Removal experiments*

New males were established in 13 of 22 territories from which the original owner had been removed (59%, 8 2y, 5 3y+), all of them characterised as optimal ones. The time needed for replacement was on average 4.0 days (0.5–10), and adults established themselves faster than second-year birds (Fig 7). Almost all of them were previously unknown individuals. Optimal territories were reoccupied significantly earlier than territories of lower quality (Fig. 7,  $r_s=0.67$ ,  $p=0.01$ ,  $n=13$ , Spearman test). Seven of 17 males (41%, 2 3y+, 5 2y), that were removed and released at another place, returned to the territory where they were captured (Fig. 8). The time of returning was on average 9.3 days (1–19), and it was usually optimal territories which were reoccupied by the same birds.

Eight territorial males (2y) of all 22 were con-

fronted with replacement males when they were either released from cages or returned at new site after removal. Half of the males took back their territories, while the other four winners, which were new males, remained dominant. Three of four males, which were kept in cages on different territories, were attacked by adult territory owners. In the fourth territory, held by a second-year owner, there was no attack.

#### **Discussion**

The distribution and reproduction of the Black Redstart in southwestern Sweden depend on the presence of suitable habitats. In Sweden, the presence of unpaired territorial males and floaters is also much higher than in many other breeding areas (Nesenhöner 1956, Verbeek 1984, Glutz & Bauer 1988). Previous observations showed that even unpaired females occurred in the study area (in lower number than males). Absence of females can only on some occasions explain failed breeding (Andersson 1987).

The time for territory establishment is very important for reproductive success. The frequency of occupation is on average lower and more variable than in southern populations (Nicolai 1988, Glutz & Bauer 1988). Site fidelity is low compared to many other species, and is the same for both adults and second-year birds (e.g. Bezzel & Stiel 1977, Mikkonen 1983, Tiainen 1983, Lanyon & Thompson 1986). Males mainly occupy their previous optimal territories, while some of those that return, change from a bad territory to a better one (Jakobsson 1988, Hogstad 1988, Møller 1982, Beletsky & Orians 1987b).

Departures from the normal pattern of establishment have sometimes been observed in the study area (for example when second-year birds arrived earlier than adult males), the adults were chased away from the territory, even though they had bred successfully in a previous season (R. Andersson, unpubl.). In other studies, for instance Jakobsson (1988) and Landmann & Kollinsky (in print), an opposite pattern has been found. Occupation time for the replacement could be important (Krebs 1982). One question is how characteristics of the males influence territory establishment. The answer varies in different studies, depending on species (Smith 1988, Hill 1990, Götmark 1993). For the Black Redstart, I think the most important factor is to arrive first to a suitable territory. In some species females seem to choose optimal territories rather than good quality of males (Alatalo et al. 1986).



Although site fidelity is of some significance, new, previously unknown males, constitute the core of the Black Redstart population in southwestern Sweden. These mainly second-year birds constitute 73% of all territorial birds. The floating population of 26% can be compared with 10% in the Skylark (Delius 1965), 44% in the Blackbird (Edwards 1977), and 50% in the Rufous-collared Sparrow (Smith 1978). It is possible that both floaters and the majority of new territorial males have their origin in southern populations (prolonged migration; Otterlind 1954). This is probably the explanation to the great fluctuations in the Swedish Black Redstart population.

The removal experiments show that both adult and second-year males (in different individual categories) are capable to occupy, defend and retain optimal territories as soon as it is possible. Optimal territories were reoccupied earlier than territories of a lower quality, and adults established faster than second-year birds. In many other studies, replacements were made by neighbours (Krebs 1971, Belet-

sky & Orians 1987a), but not among Black Redstarts. When males were removed and released at a new site, they returned surprisingly often, even if they had been singing on the original territory for only one day. Removed males returned usually to optimal territories. The confrontation experiments did not give clear results, and other studies also led to a wide range of conclusions, depending on, for instance, how long the males had been kept in the cages. The loss of weight is also an important factor which affects the dominance on a territory (Krebs 1971, Beletsky & Orians 1987a, 1989). However, half of the owners recaptured their territories, while the other dominants were replacement males.

The Black Redstart's possibility to expand is limited especially due to an acute shortage of suitable habitats. In the marginal Swedish range one must continue to expect considerable variation in numbers, depending both on environmental conditions and chance. The significance and nature of the floating part of the population is still partly unclear, and need further research.