

Diurnal song pattern in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*

DENNIS HASSELQUIST, STAFFAN BENSCH & ULF OTTOSSON

Abstract

The diurnal song pattern of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* was studied at Lake Kvismaren in South Central Sweden between 1985 and 1989. Males sing two types of song, a long song when attracting females and a short song when guarding fertile females. Seven males were studied over full 24-hour periods. The diurnal song pattern of males singing long song was characterized by a sharp peak in song rate at sunrise when they sang 70% of the time. In late morning song rate reached a plateau of about 55% of the time up till noon whereafter it slowly dropped to cease almost completely at sunset. An average male produced between 7000 and 8000 song strophes in a day. The song rate of individual males in noon and afternoon was clearly predictable from morning values, i.e. a male that had a high song rate in the

morning was also likely to have a high song rate later the same day. In contrast to the long song, the short song was produced at a rather steady low level throughout the day and also appeared to be more variable in intensity over short time periods (i.e. showed a higher variance). The decline in the rate of long song over the day seemed to be paralleled by a decline in number of unmated females, suggesting that profitability of singing is highest during early morning whereafter it levels off. These results are discussed in relation to several hypotheses explaining diurnal song pattern in birds.

*Dennis Hasselquist, Staffan Bensch & Ulf Ottersson.
Department of Ecology, Lund University, Ecology building,
S-223 62 Lund, Sweden.*

Received 21 May 1993, Accepted 1 October 1993, Edited by A. Brodin

Introduction

Male passerine birds typically devote much time to singing during the breeding season. This is not surprising since male song can be directed both to other males (intrasexual communication) and to females (intersexual communication) (Catchpole 1982, Hasselquist 1990). When studying bird song two features are of main interest: repertoire size (number of different song types or syllables) and song rate (song production per unit time). In communication between males (i.e. in territorial behaviour and male-male aggression) it has been shown that both song rate (Yasukawa 1978, Møller 1988) and song repertoire size (Krebs 1977a,b, Yasukawa et al. 1980) are of importance. In intersexual contexts (song directed towards females), song produced at a higher rate have been shown to attract more females (Payne and Payne 1977,

Møller 1983, Reid 1987, Radesäter et al. 1987, Alatalo et al. 1990, Reid & Weatherhead 1990) and also to increase the rate of female copulation displays (Searcy & Marler 1981, Wasserman and Cigliano 1991). Similarly, a larger song repertoire size has been found to have a positive effect on female attraction (Yasukawa et al. 1980, Catchpole 1986, Catchpole et al. 1985, Searcy 1988, Searcy & Yasukawa 1990) and on sexual stimulation of females (Kroodsma 1976, Catchpole et al. 1984, 1986).

In contrast to most visual signals bird song is only effective when produced. Thus, selection might favour those males that have a high song rate. However, song is costly to produce, both in terms of lost opportunities for other activities (Garson & Hunter 1979, Gottlander 1987) and directly in terms of increased energy consumption because of the

singing behaviour (Bensch & Hasselquist unpubl.) or an increased risk of predation when singing. Therefore, the song rate may be expected to differ between individuals even if all males attempted to sing as much as possible. For example, males of different quality (Payne & Payne 1977, West et al. 1981) or males inhabiting territories of different quality (Radesäter et al. 1987, Radesäter & Jakobsson 1988, 1989) may differ in the time spent singing. Another implication is that the daily song pattern should vary in concert with the probability of interacting with the receiver, i.e. intruding males or unmated females, respectively.

The Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* is a polygynous species. Males and females are monomorphic in their plumage and male song is the most obvious sexual signal. Great Reed Warbler males sing two types of song: long song and short song (Catchpole 1983, Ezaki 1987, Hasselquist & Bensch 1991). In spring each male take up a territory from which he sings the long song until he attracts a female. Then, the male immediately switches to the short song and guards his newly mated female, in most cases until she commences egg-laying (Hasselquist & Bensch 1991). Most males resume to sing long song after pairing with their first female in order to attract a second mate (Hasselquist & Bensch 1991). This pattern can be repeated several times in a season depending on how many females the male attracts to his territory.

The meaning of the two types of song in the Great Reed Warbler has been closely investigated. In playback experiments, male territory owners "attacked" the tape recorder when it played long song while when it played short song males instead stayed at some distance and gave aggressive calls (Catchpole 1983). Females implanted with a sexually arousing hormone (oestradiol) gave more copulation solicitation displays the larger the long song repertoire size was, while they reacted the least to the short song (Catchpole et al. 1986). Moreover, it has been shown for the long song that repertoire size is positively related to male reproductive success (Catchpole et al. 1985, Catchpole 1986) and to the achievement of extra-pair fertilizations (Hasselquist et al. manuscript). Taken together, these data suggest that the short song is used mainly as an aggressive signal between males, while long song primarily is an intersexual signal used for attracting females.

In this study of Great Reed Warblers we investigated how mate attraction song (long song) and male-directed song (short song) is distributed over the full 24-hour period. Since the long song is used

for mate attraction we predict that males should distribute their singing so that it maximizes their chances of attracting females. Thus, we looked at diurnal timing of pair formation in relation to diurnal song pattern in males. Moreover, in order to be a reliable cue for mate choice song rate should differ less within than between individual males.

Methods

The study was carried out at lake Kvismaren (59°10'N, 15°25'E) in South Central Sweden, where we have studied a population of colour-ringed Great Reed Warblers since 1983. For a general description of methods and breeding ecology, see Hasselquist & Bensch (1991) and Bensch & Hasselquist (1991).

Between 1985 and 1988 we recorded song rates for several males in order to estimate the total song production over full 24-hour periods. We recorded the length of the song strophes during the first 50 seconds of a minute. In 1985 we sampled song in blocks of five minutes whereas blocks of 12 minutes were sampled in 1986-1988. Blocks started, with few exceptions, on sharp half hours, i.e. 0100 hrs, 0130 hrs, 0200 hrs, etc. One or two blocks per hour were sampled for all males. Seven males were studied for a full 24-hour period whereas ten males were studied between approximately 0300 hrs and 1800 hrs. For another purpose, these latter males were injected with doubly labelled water (Lifson & McClintock 1966) the preceding evening. However, this treatment did not seem to affect their singing behaviour.

In 1989 two plus two males that sang long song were monitored simultaneously and continuously for two hours in order to see how much the song rate varied from minute to minute.

In this study, song rate is presented as the per cent of time the males spent singing. This was obtained by adding the length of all song strophes over the sampling period divided by the length of the sampling period. In the Great Reed Warbler, pauses between song strophes are normally 50-100% the length of the actual song strophe. Therefore, a song rate of 50% in fact means that the male sat in song position almost continuously and therefore had very little time left over for other activities, e.g. feeding. Throughout, time refers to Swedish summer time (GMT-2).

In order to relate the song pattern to the availability of unmated females we analysed data on diurnal timing of pair formation. It was possible to assess the time (± 5 hours) for 19 of 103 pair formations which

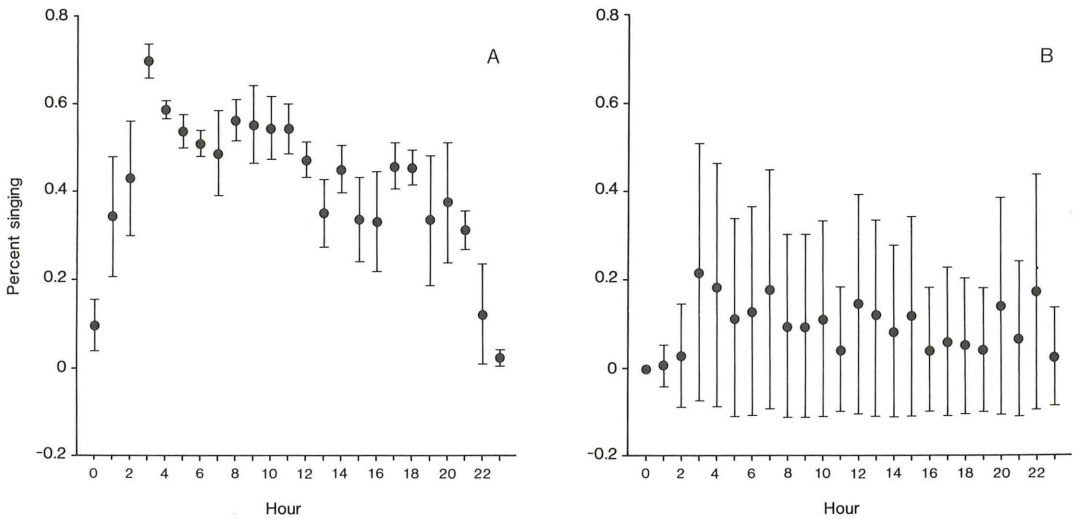


Fig. 1. Average song intensity (per hour \pm SE) during a full 24 hour period for: A) four males singing long song and B) three males singing short song. Songs were sampled on 29 May (two males) in 1985, on 24 May (three males) and on 11 June (two males) in 1986.

Genomsnittlig sångintensitet (per timme \pm SE) under dygnet för A) fyra hanar som sjöng långsång och B) tre hanar som sjöng kortsång. Data insamlat 29 maj (två hanar) 1985, 24 maj (tre hanar) och 11 juni (två hanar) 1986.

occurred in the years 1986-89. Also, exact time is known for 13 females that were experimentally introduced from lake Tåkern (Bensch & Hasselquist 1992).

Results

The song production of males singing the long song peaked at 0300 hrs when approximately 70% of the time was filled with song (Fig. 1). This peak appeared during the hour before sunrise whereafter the level dropped somewhat and reached a plateau at about 55% which lasted until noon. In the afternoon song intensity was slightly lower (ca 40%) and appeared to be much more variable (Fig. 1). Shortly before sunset, the song intensity dropped markedly and eventually reached a level of less than 2% (corresponding to one song strophe of five seconds per four minutes). The song level was low until 0100 hours whereafter it quickly reached the diurnal peak. Males singing long songs have strophes which are on average 5.0 seconds long (Hasselquist & Bensch 1991). Thus, the average individual (in Fig. 1) sang between 7000 and 8000 song strophes per day.

Males singing short song kept the song rate rather low throughout the day and they did not show either the morning peak or the evening drop in song intensity. The short song also showed a much larger variation in intensity (Fig. 1).

We also sampled song rate continuously over a 2 hour period with the start at 0700 hrs for four different males. All these males showed very similar patterns and we give an example of the song rate, in per cent song per minute, for one of these males in Fig. 2. This male's song rate was on a high (60-70%) and rather even level during the whole sampling period. There were only a few short drops in singing intensity but the male never became silent for a full minute. The short periods with low song production were most often associated with the male leaving his exposed song perch in the top of the reed and instead moving around low in the reed probably foraging (see Fig. 2).

For individual males, the singing intensity in the morning (Fig. 3) was significantly correlated with the song production the same day during midday ($r=0.87$, $N=18$, $P<0.001$) and during the afternoon ($r=0.89$, $N=16$, $P<0.001$). These relationships still

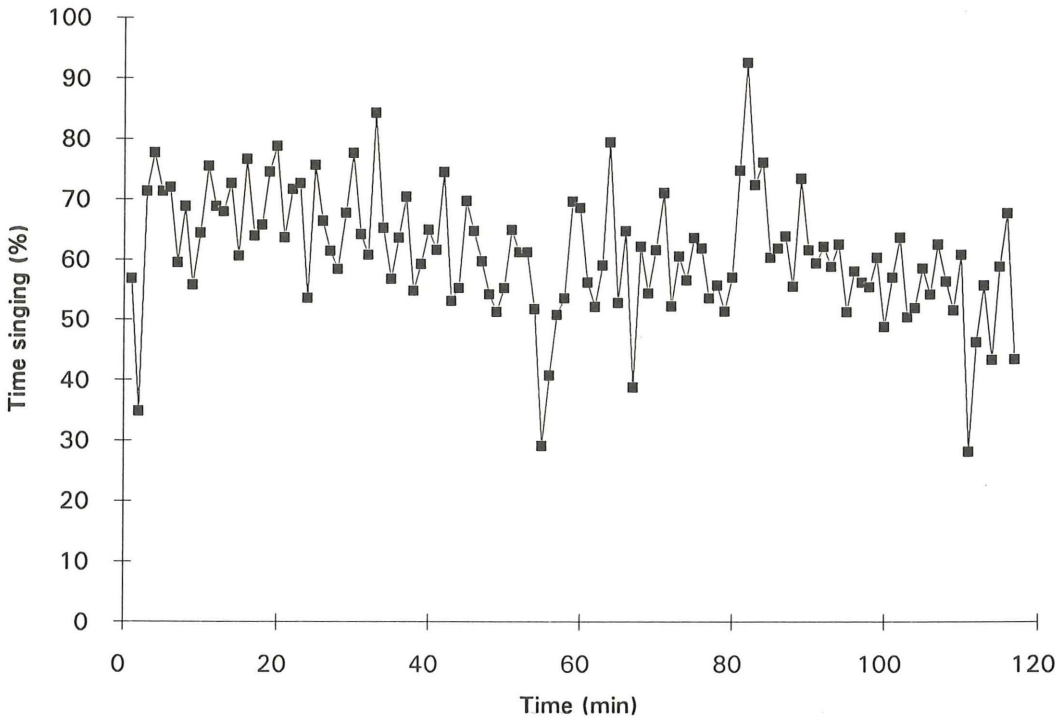


Fig. 2. Singing intensity per minute for one male that sang long song. Singing intensity was sampled continuously for two hours from 0700 hrs on 13 June 1989.

Sångintensitet per minut för en hane som sjöng långsång. Sångproduktionen mättes kontinuerligt under två timmar från kl 07.00 13 juni 1989.

hold true when we exclude the males that sang short song ($r=0.72$, $N=13$, $P=0.006$ and $r=0.83$, $N=11$, $P=0.002$). Thus, a male's song rate in the morning predicts how much he will sing later the same day.

In Fig. 4, we have compiled data on the diurnal pattern of pair formation. We have only been able to reliably estimate the time of day of pair formation for 18% of the pairings and there is a bias in sampling time towards lower probability to detect pair formations late in the evening or early in the morning. Thus, these data should not be taken as absolute values but instead to show that pair formations seem to take place over the whole light period of the day.

Discussion

The diurnal song pattern

Similar to many other song birds (Kacelnik & Krebs 1982, Mace 1987, 1988), male Great Reed Warblers show a diurnal peak in (long) song production during the hour around sunrise, a pattern known as the

"dawn chorus". During the day, however, the song production is more evenly distributed than in most other bird species (e.g. Catchpole 1973, Åström 1976, Göransson & Karlsson 1978, Cramp 1992) with high song rates still in afternoons. The males then sing at an intensity corresponding to 50% of the morning peak (Fig. 1). At night, males may sing sporadically but the song can occasionally be rather intensive (own observations) especially if moonlit (Cramp 1992).

Several factors have been identified as important to favour a dawn chorus. First, the profitability of singing may change during the day (Krebs 1977a, Henwood & Fabrick 1979). This can be if atmospheric conditions at dawn increase the distance over which song carries (Henwood & Fabrick 1979) making it easier for males to attract females in early mornings. Also, females of most migrating species seem to arrive during nights whereafter they may try to form pairs rapidly (Slagsvold et al. 1988, Slagsvold & Dale 1991). Hence, the number of unmated females

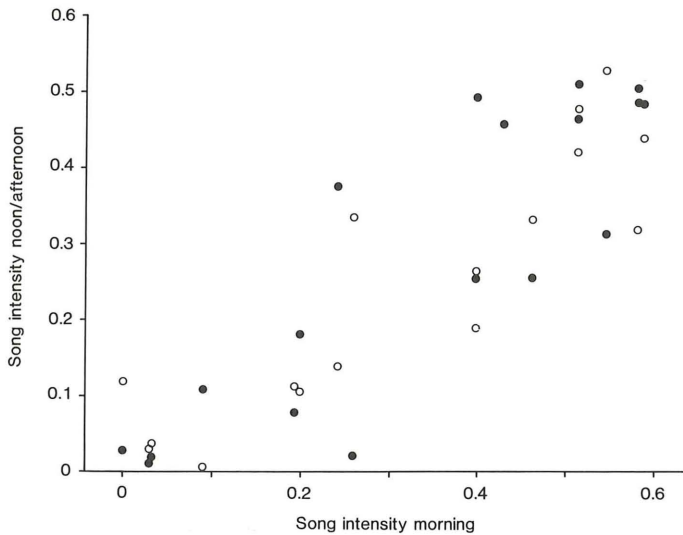


Fig. 3. Singing intensity during the morning (0500-0759 hrs) and its relationship with singing intensity at noon (1100-1359 hrs) and in the afternoon (1500-1759 hrs), respectively.

Sångintensitet under morgonen (05.00-07.59) och hur denna förhåller sig till sångintensiteten vid middagstid (11.00-13.59) respektive under eftermiddagen (15.00-17.59).

should be highest in early mornings which would make singing more profitable at dawn (McNamara et al. 1987). Second, the profitability of the main competing activity, i.e. foraging, may change during the day (Verner 1965, Kacelnik & Krebs 1982). For

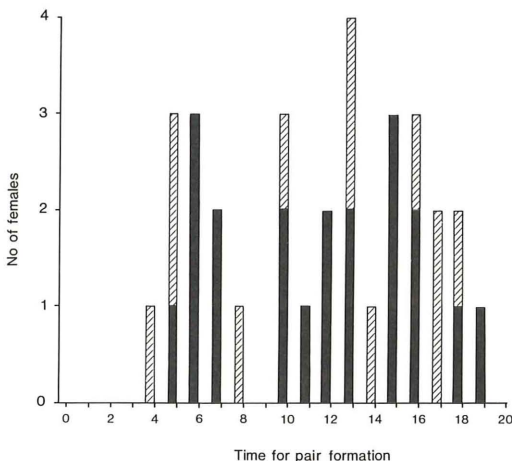


Fig. 4. The time for pair formation in great reed warblers native to the study area (filled bars) and females introduced experimentally (hatched bars).

Tidpunkten för parbildning hos trastsångarhonor som tillhör Kvismarepopulationen (fyllda staplar) och honor som experimentellt introducerats till studieområdet (streckade staplar).

example, if profitability of foraging peaks at noon, males should feed in the middle of the day and spend the morning and evening singing (McNamara et al. 1987). There are some data suggesting that the foraging profitability for birds is lower at dawn and dusk due to bad light conditions (Kacelnik 1979) and possibly low temperature (Avery & Krebs 1984). However, all these factors may act together to produce the dawn chorus.

McNamara et al. (1987) used dynamic programming to make theoretical predictions of daily song patterns in male birds, investigating the influence of the factors mentioned above. In addition, they also studied the effects of energetic cost of singing and overnight energy expenditure. As expected, if the profitability of song declined during the day or if the profitability of foraging peaked at noon, males showed a clear dawn chorus. However, not intuitively obvious, if no variation existed in either profitability of singing or foraging, but night temperatures varied unpredictably, males should still show a clear morning song peak. The reason for this seemed to be that males each day would fill their energy reserves to meet requirements of the coldest night to be expected. Since most nights are less severe than the coldest expected, they have an surplus of energy in the morning which can be used for song production. Thus, besides diurnal variation in profitability of singing and foraging, variation in night temperatures may contribute to the pattern of dawn chorus in birds.

Can we separate between the relative importance of these factors for the daily song pattern in the Great Reed Warbler? We have no data to test whether changing atmospheric conditions during the day play a role in how males distribute their singing. However, the song is clearly heard from a distance of several hundred metres and since females seem to survey a substantial portion of the area containing singing males (Bensch & Hasselquist 1992), the relative advantage of better atmospheric conditions during mornings should be very limited.

Great Reed Warblers feed mainly on large aquatic insects (Dyrce 1979, own observations) taken from the water surface or from the reed when they have emerged. During the morning hours the large flying insects are often immobile due to low temperature and are probably therefore easy to catch. Thus, there are reasons to believe that Great Reed Warblers may feed at least as efficiently in the morning as during midday. Therefore, a changing profitability of foraging seems not to explain the daily song pattern in the Great Reed Warbler.

Instead, the daily pattern in the availability of unpaired females may contribute to the song pattern. As a nocturnal migrant, Great Reed Warbler females most likely arrive to breeding grounds in the early hours before sunrise. Hence, each day the highest number of unmated females should be present at sunrise whereafter the number probably declines as these females form their pair bonds. Thus, even though the number of pairings appears to be rather evenly distributed over the day (Fig. 4) the number of potential partners probably declines during the day.

To conclude, for Great Reed Warbler males the profitability of singing seems to decline during the day since more unmated females probably are available in mornings than in evenings. However, since night temperatures do show a rather large variation during the main song period for Great Reed Warblers in our study area (May), we cannot rule out that the song peak in the early morning is partly caused by males using up the extra energy which they still carry after having survived a night warmer than the coldest expected.

Diurnal pattern of short song

In contrast to the long song, the short song is produced at a steady level throughout the day except at night when the song output is low. However, the production of short song appears to be much more variable from

minute to minute (have larger variances) than production of long song. This diurnal pattern in short song production is markedly different from the long song and may be explained by the two types of song being aimed at different receivers that show different diurnal activity patterns. If song is produced in such a way that it optimizes information transmission, this suggests that the long song, which is used for female attraction, should level off during the day if the probability of attracting females decreases during the day (see above). The male directed short song, which is used by males when mate guarding their fertilizable females, seems to be more evenly distributed over the day. This makes sense in the light of recent findings of female sperm storage organs (Birkhead & Møller 1992) and that a single successful extra-pair copulation has a rather high probability of fertilizing the subsequently laid eggs (Birkhead et al. 1988, 1989). Thus, the threat from intruding males prospecting for fertilizable females should be more evenly distributed over the day.

Mate choice

Females might use song rate as a cue in mate choice (Payne & Payne 1977, Radesäter et al. 1987, Reid 1987, Reid & Weatherhead 1990). This is not surprising since song rate can be directly related to both male quality, i.e. parental effort (Greig-Smith 1982, but see Yasukawa et al. 1987) and parasite load (Møller 1991), as well as to territory quality (Møller 1983, Radesäter & Jakobsson 1989) and food availability (Searcy 1979, Gottlander 1987, Reid 1987). However, to be a reliable cue of direct benefits from male and/or territory qualities, the character underlying mate choice has to be a cue reliably reflecting these benefits (Zahavi 1977, Kodrick-Brown & Brown 1984, Searcy & Andersson 1986, Shutler & Weatherhead 1991).

In a previous study we followed the movements of radio tagged females that were introduced to Kvismaren from lake Tåkern (Bensch & Hasselquist 1992). These females visited on average six males before choosing a male to breed with. Each visit was from approximately 20 minutes up to several hours and most of the released females established a pair bond with a male within 24 hours, often with another male than the last visited. Interestingly, the females behaved very secretively as they passed through the males' territories and in most cases the males probably did not notice the female (Bensch & Hasselquist 1992). Therefore, a male has to keep a high song rate for a substantial period in order to ensure that a

female that listened to him early in the morning and returns later on the same day will find him singing with similarly high song rate. As we found a strong positive relationship between an individual male's song rates at different periods of the day (Fig. 3), song rate has the potential to be a "honest advertisement" cue for females when inspecting males during mate choice. So far we have no data on whether female Great Reed Warblers use song rate as a cue in mate choice.

Acknowledgements

We are most indebted to Peter Frodin, Mats Grahn, Martin Green, Fredrik Haas, Bo Nielsen and Aina Svensson for assistance with the song sampling. Roger Gyllin and Lars Gotborn made valuable comments on the manuscript. Kerstin Persson and Steffi Douwes kindly drew the figures. The study was funded by grants from Elis Wides Fond, Kungliga Vetenskapsakademiens fonder (J. A. Ahlstrands and Hierta-Retzjus) and Crafoordska Stiftelsen i Lund.

Contribution No. 78 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Alatalo, R. V., Glynn, C. & Lundberg, A. 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Anim. Behav.* 39:601-603.
- Avery, M. I. & Krebs, J. R. 1984. Temperature and foraging success of great tits *Parus major* foraging for spiders. *Ibis* 126:33-38.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *J. Anim. Ecol.* 60:857-871.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Anim. Behav.* 44:301-311.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1992. *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. Academic Press, London.
- Birkhead, T. R., Hunter, F. M. & Pellatt, J. E. 1989. Sperm competition in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Anim. Behav.* 38:935-950.
- Birkhead, T. R., Pellatt, J. E. & Hunter, F. M. 1988. Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch. *Nature* 334:60-62.
- Catchpole, C. K. 1973. The function of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* 46:300-320.
- Catchpole, C. K. 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behaviour. Pp. 297-319 in *Acoustic communication in birds* (Kroodsma, D.E. & Miller, E.H., eds.). Vol. 1. Academic Press, New York.
- Catchpole, C. K. 1983. Variation in the song of great reed warblers, *Acrocephalus arundinaceus*, in relation to mate attraction and territorial defence. *Anim. Behav.* 31:1217-1225.
- Catchpole, C. K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:439-445.
- Catchpole, C. K., Dittami, J. & Leisler, B. 1984. Differential response to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312:563-564.
- Catchpole, C. K., Leisler, B. & Winkler, H. 1985. Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:285-291.
- Catchpole, C. K., Leisler, B. & Dittami, J. 1986. Sexual differences in the responses of captive great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to variation in song structure and repertoire size. *Ethology* 73:69-77.
- Cramp, S. 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol. VI, Warblers. Oxford University Press. Oxford and New York.
- Dyrce, A. 1979. Die Nestlingsnahrung bei Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* und Tiechrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* an den Teichen bei Milicz in Polen und zwei Seen in der Westschweiz. *Ornith. Beob.* 76:305-316.
- Ezaki, Y. 1987. Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous great reed warblers. *Jap. J. Ornithol.* 36:1-11.
- Garson, P. J. & Hunter, M. L. 1979. Effects of temperature and time of year on the singing behaviour of wrens *Troglodytes troglodytes* and great tits *Parus major*. *Ibis* 121:481-487.
- Gottlander, K. 1987. Variation in the song rate of male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Anim. Behav.* 35:1037-1043.
- Greig-Smith, P. W. 1982. Song-rates and parental care by individual male stonechats *Saxicola torquata*. *Anim. Behav.* 30:245-252.
- Göransson, G. & Karlsson, J. 1978. Territorial song activity of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the nightingale *Luscinia luscinia*. *Anser*, Suppl. 3:90-95. (In Swedish with English summary).
- Hasselquist, D. 1990. *Bird song and sexual selection*. Introductory paper no. 56. Dept. of Ecology, Animal Ecology, Lund University, Lund.
- Hasselquist, D. & Bensch, S. 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:187-193.
- Henwood, K. & Fabrick, A. 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: temporal selection for communicatory optimization. *Am. Nat.* 114:260-274.

- Kacelnik, A. 1979. The foraging efficiency of great tits *Parus major* in relation to light intensity. *Anim. Behav.* 83:287-309.
- Kacelnik, A. & Krebs, J. R. 1982. The dawn chorus in the great tit *Parus major*: proximate and ultimate causes. *Behaviour* 83:287-309.
- Kodrick-Brown, A. & Brown, J. H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.* 124:309-323.
- Krebs, J. R. 1977a. Song and territory in the great tit *Parus major*. In: Stonehouse, B. and Perrins, C.M. (eds.). *Evolutionary Ecology*. Macmillan, London. pp.47-62.
- Krebs, J. R. 1977b. The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Anim. Behav.* 25:475-478.
- Kroodsma, D. E. 1976. Reproductive development in a female songbird: Differential stimulation by quality of male song. *Science* 192:574-575.
- Lifson, N. & McClintock, R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theor. Biol.* 12:46-74.
- Mace, R. 1987. Why do birds sing at dawn? *Ardea* 75:123-132.
- Mace, R. 1988. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature* 330:745-746.
- McNamara, J. M., Mace, R. H. & Houston, A. I. 1987. Optimal daily routines of singing and foraging in a bird singing to attract a mate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:399-405.
- Møller, A. P. 1983. Song activity and territory quality in the corn bunting *Miliaria calandra*; with comments on mate selection. *Ornis Scand.* 14:81-89.
- Møller, A. P. 1988. Spatial and temporal distribution of song in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology* 78:321-331.
- Møller, A. P. 1991. Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Anim. Behav.* 41:723-730.
- Payne, R. B. & Payne, K. 1977. Social organization and mating success in local song populations of village indigobird *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.* 45:133-173.
- Radesäter, T. & Jakobsson, S. 1988. Intra- and intersexual functions of song in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. Pp 1382-1390 in *Proc. Acta XIX Congressus Int. Ornithol.* (Ouellet, H., ed.) University of Ottawa Press, Ottawa.
- Radesäter, T. & Jakobsson, S. 1989. Song rate correlations of replacement territorial willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Scand.* 20:71-73.
- Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjør, N. Bylin, A. & Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Anim. Behav.* 35:1645-1651.
- Reid, M. L. 1987. Costliness and reliability in the singing vigour of Ipswich sparrows. *Anim. Behav.* 35:1735-1743.
- Reid, M. L. & Weatherhead, P. J. 1990. Mate choice criteria of Ipswich sparrows: the importance of variability. *Anim. Behav.* 40:538-544.
- Searcy, W. A. 1979. Sexual selection and body size in male red-winged blackbirds. *Evolution* 33:649-661.
- Searcy, W. A. & Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *A. Rev. Ecol. Syst.* 17:307-333.
- Searcy, W. A. 1988. Dual intersexual and intrasexual functions of song in red-winged blackbirds. Pp. 1373-1381 in *Proc. Acta XIX Congressus Int. Ornithol.* (Ouellet, H., ed.) University of Ottawa Press, Ottawa.
- Searcy, W. A. & Marler, P. 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science* 213:926-928.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:123-128.
- Shutler, D. & Weatherhead, P. J. 1991. Basal song rate variation in male red-winged blackbirds: sound and fury signifying nothing? *Behav. Ecol.* 2:123-132.
- Slagsvold, T., Lifjeld, J.T., Stenmark, G. & Breiehagen, T. 1988. On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 36:433-442.
- Slagsvold, T. & Dale, S. 1991. Mate choice models: can cost of searching and cost of courtship explain mating patterns of female pied flycatchers? *Ornis Scand.* 22:319-326.
- Verner, J. 1965. Time budget of the male long-billed marsh wren (*Telmotodytes palustris*) in the breeding season. *Condor* 67:125-139.
- Wasserman, F. E. & Cigliano, J. A. 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29:55-59.
- West, M. J., King, A. P. & Eastzer, D. H. 1981. Validating the female bioassay of cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Anim. Behav.* 29:490-501.
- Yasukawa, K. 1978. Aggressive tendencies and levels of graded display: factor analysis of response to song playback in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Behav. Biol.* 23:446-459.
- Yasukawa, K., Blank, J. L. & Patterson, C. B. 1980. Song repertoires and sexual selection in the red-winged blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7:233-238.
- Yasukawa, K., Knight, R. L. & Knight Skagen, S. 1987. Is courtship intensity a signal of male parental care in red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus*? *Auk* 104:623-634.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67:603-605.
- Åström, G. 1976. Environmental influence on daily song activity of the reed bunting *Emberiza schoeniclus*. *Zoon Suppl.* 2 (82pp).

Sammanfattning

Sångmönster under dygnet hos trastsångare *Acrocephalus arundinaceus*

Under häckningssäsongen spenderar hanar av många småfågelarter mycket av sin tid på att sjunga. Detta är kanske inte så förvånande med tanke på att fågelsång kan vara riktad både till andra hanar (intrasexuell kommunikation) och till honor (intersexuell kommunikation). Det är framförallt två faktorer i sången som visat sig vara intressanta: repertoarstorlek (antal olika ljud eller sångstroftyper) och intensitet (sångproduktion per tidsenhet). Fågelsång kan användas i samband med aggression mellan hanar och vid revirhävdande, och i båda dessa fall har sångintensitet såväl som sångrepertoar visat sig ha betydelse. Sången kan också vara riktad till honor, och även för denna funktion har man funnit att både sångens repertoarstorlek och intensitet påverkar hanarnas framgång.

I motsats till många synliga signaler måste en hane som signalerar via sång vara aktiv, dvs han måste sjunga. Eftersom fågelsång verkar innehålla information för både hanar och honor inom en art, kan man förvänta sig att hanar som sjunger mycket gynnas. Men det är kostsamt att sjunga, dels på grund av att hanarna får avstå från andra aktiviteter (t.ex. födosök), dels beroende på att sångbeteendet i sig är energikrävande. Man kan därför förvänta sig att sångintensitet varierar en hel del mellan hanarna, även om alla försöker sjunga så mycket som möjligt. Detta kan antingen bero på att hanarna är av olika kvalitet, eller att de håller revir av olika kvalitet. En annan förutsägelse utifrån detta resonemang är att sångens fördelning över dygnet skall variera, så att den är verksamt då mottagarna, dvs revirinkräktande hanar och oparade honor, är mest aktiva.

Trastsångaren *Acrocephalus arundinaceus* har ett polygynt parningsystem: ungefär 40% av hanarna bildar par med 2-4 honor. Hanar och honor är lika till fjäderdräkten och hanens sång är istället den tydligaste "sexuella" signalen hos arten. Trastsångarhanar sjunger två olika typer av sång: långsång och kortsång. Långsång sjungs av hanarna från att de etablerat revir på häckningsplatsen och tills de attraherat en hona. Omedelbart när en hane lockat en hona till sitt revir övergår han till att sjunga kortsång och vaktar sin hona. Detta pågår oftast tills honan börjar lägga ägg. Därefter återgår de flesta hanarna till att sjunga långsång för att på så sätt försöka locka till sig ytterligare honor. Detta mönster kan upprepas flera gånger under en häckningssäsong beroende på hur många honor hanen lyckas locka till sitt revir.

Genom experiment med play-back i fält har man visat att trastsångarhanar attackerar om de får höra långsång, men förhåller sig mer avvaktande och försiktiga när de hör kortsång. I laboratorieförsök visade det sig att hanar reagerade lika aggressivt på långsång med både stor och liten repertoar, medan honor i motsvarande experiment avgav mer parningsinbiter då de hörde sång med liten repertoar. Vidare har man visat att trastsångarhanar som har långsång med stor repertoar har högre häckningsframgång och är far till fler utomäktenskapliga ungar. Sammantaget visar dessa undersökningar av trastsångare att kortsången huvudsakligen är en aggressiv signal mellan hanar, medan långsången framförallt används för att attrahera honor.

I denna studie undersöker vi hur honattraktions-sång (långsång) och hanriktad sång (kortsång) är fördelad över dygnet hos trastsångare. När det gäller långsången förväntar vi oss att hanarna skall uppvisa ett sångmönster som maximerar deras chanser att attrahera honor. 1) Vi har därför undersökt när på dygnet parbildning sker hos trastsångare och satt detta i relation till sångmönstret under dygnet. 2) För att sångintensitet skall vara en pålitlig karaktär för honor att välja på, bör variationen i sångintensiteten vara mindre hos enskilda individer, som mäts vid olika tillfällen, än variationen mellan olika individer.

Metoder

Studien har gjorts vid sjön Kvismaren i Närke, där vi sedan 1983 studerat en färgringmärkt trastsångarpopulation. Åren 1985-1988 mätte vi sångintensitet för flera hanar över hela dygnet. Med hjälp av stoppur mätte vi längden av varje sångstrof de första 50 sek av varje minut. Under 1985 mätte vi sång i perioder om fem minuter och 1986-1988 i perioder om 12 minuter. Varje mätperiod påbörjades exakt på varje halv timme och vi mätte under en till två perioder per timme. Sju hanar studerades under ett helt dygn medan ytterligare tio hanar studerades från ca 03.00 till 18.00. För att studera hur hanarnas sång varierar från minut till minut, mätte vi under 1989 långsång för två plus två hanar kontinuerligt under två timmar.

I denna studie visas sångintensitet som procent av den totala tiden som hanen sjöng aktivt, dvs. andelen tid hanen har "sång i strupen". Hos trastsångare är längden på pauserna mellan sångstroforna 50-100% av stroflängden. Således innebär 50% sångintensitet att hanen i princip sitter på sin sångplats hela tiden

och har mycket begränsad tid över till andra sysselsättningar (t.ex. födosök). Genomgående i uppsatsen är klockslag angivna enligt svensk sommartid (GMT -2).

För att relatera sångmönstret till tillgången på oparade honor, har vi analyserat när på dygnet parbildningen äger rum. I 19 av 103 fall under åren 1986-1989 hade vi möjlighet att med \pm fem timmars säkerhet bestämma tidpunkten för parbildningen. Vidare har vi exakt information om när honorna valde häckningspartner för 13 honor, vilka försetts med radiosändare och introducerats i Kvismaren.

Resultat

De hanar som sjöng långsång var mest aktiva under timmen innan soluppgången (ca 03.00) då sångstrofer producerades under ungefär 70% av tiden. Därefter minskade sångintensiteten något till ca 55% och höll sig sedan på denna nivå fram till middagstid. Under eftermiddagen sjöng hanarna ungefär 40% av tiden och sångproduktionen var då mer variabel än tidigare under dagen. Strax innan solnedgången minskade sångintensiteten markant och nådde slutligen en nivå på mindre än 2% (en 5 sek. lång sångstrof per 4 min.). Hanarna sjöng ytterst sporadiskt fram till 01.00 varefter de snabbt nådde maximal sångintensitet. Sångstrofernas medellängd hos trastsångare är 5.0 s., vilket innebär att medelindividens (i Fig. 1) sjunger mellan 7000 och 8000 sångstrofer per dag.

Hanar som sjöng kortsång hade en ganska låg sångintensitet över hela dygnet. De uppvisade inte heller någon morgontopp eller kvällsminskning i sångintensitet. Kortsången var också mer variabel i intensitet.

För att studera långsångens variation minut för minut studerade vi fyra hanar kontinuerligt under en två timmars period med start 07.00. Resultaten för dessa fyra hanar var mycket likartade, och i Fig. 2 ger vi ett exempel på sångintensiteten för en av hanarna. Denna hane sjöng med hög intensitet (60-70%) under hela studieperioden och var inte tyst ens en hel minut i sträck. De korta perioder då hanarna var tysta sammanföll oftast med att de lämnade sin exponerade sångplats i toppen av ett vasstrå för att istället hoppa omkring lågt i vassen, där de förmodligen sökte efter föda (se Fig. 2).

En hanes sångintensitet under morgonen var signifikant korrelerad med hans sångintensitet såväl mitt på dagen som på eftermiddagen (Fig. 3). Detta

samband kvarstår även när vi utesluter de hanar som sjöng kortsång.

I Fig. 4 har vi sammanställt information om när på dagen parbildning sker. Endast för 18% av paren har vi kunnat fastställa vid vilken tidpunkt parbildningen ägde rum. Det finns en skevhet i detta material eftersom parbildningar som sker sent på kvällen eller tidigt på morgonen ofta undgår upptäckt. Således är inte detta resultat representativt för att i detalj beskriva dygnsmönstret för när parbildning äger rum. Resultatet visar dock tydligt att parbildningar hos trastsångaren förekommer under hela den ljusa delen av dygnet.

Diskussion

Sångmönster över dygnet

I likhet med andra sjungande småfåglar uppvisar trastsångaren en topp i sångintensitet strax innan soluppgången (gryningssång), vilket ger upphov till en så kallad gryningskör. Till skillnad från de flesta andra arter håller trastsångaren däremot en jämförelsevis hög och jämn sångnivå över hela dagen. På eftermiddagen sjunger hanarna fortfarande med ungefär 50% av den sångintensitet de haft vid soluppgången.

Man har funnit flera faktorer som kan ge upphov till en tydlig topp i hanarnas sångintensitet i gryningen (dawn chorus). En orsak kan vara att det är fördelaktigast för hanar att sjunga i gryningen. Detta kan bero på atmosfäriska effekter som gör att sången då kan höras på ett längre avstånd och därför effektivare attraherar honor. Det kan också bero på att honor hos flyttfåglar anländer till häckningsplatserna under senare delen av natten och därpå snabbt väljer häckningspartner. I så fall skulle antalet oparade honor vara som störst tidigt på morgonen, och därför vore det också mest effektivt att sjunga då. En annan orsak kan vara att möjligheten till effektivt födosök ändras över dygnet. Om det till exempel är effektivast att söka föda vid middagstid, kan detta leda till att hanar födosöker mitt på dagen, medan de ägnar morgnar och kvällar åt att sjunga. Eftersom dessa faktorer inte utesluter varandra kan flera variabler samtidigt påverka sångmönstret under dygnet.

McNamara et al. (1987) har använt sig av dynamisk programmering för att göra teoretiska förutsägelser om sångmönster under dygnet med hänsyn tagen till ovanstående faktorer. De tog även hänsyn till energikostnader för att producera sång samt effekterna av energiupplagring för att kunna över-

leva nätter med låga temperaturer. Som förväntat fann de att om fördelen med att sjunga minskade över dagen eller om födosök var effektivast mitt på dagen, så gav detta upphov till en sångtopp i gryningen. Mer oväntat var att även om utbytet av att sjunga eller söka föda inte varierade över dygnet, så kunde det ändå uppkomma en sångtopp i gryningen. Orsaken till detta var att hanarna varje dag fyllde på sitt energibehov för att kunna överleva den kallast tänkbara nattetemperaturen och därför ofta hade energiresurser över under den tidiga morgonen vilka de spenderade på att sjunga.

Kan vi då separera de faktorer som är av betydelse för uppkomst av sångmönstret under dygnet hos trastsångare? Vi har inga uppgifter för att kunna testa om atmosfäriska orsaker kan påverka hur hanarna sjunger under dygnet, men vi har indicier som gör att vi håller detta för osannolikt. Detta baserar vi på att sången är ljudlig och kan höras på flera hundra meters håll och att vi har funnit att trastsångarhonor söker igenom stora delar av ett delområde där det sitter sjungande hanar. Honorna torde därför ha goda möjligheter att obehindrat kunna lyssna till de flesta hanarna inom ett delområde.

Trastsångarna äter företrädesvis stora insekter som de tar från vattenytan eller i vassen. De flygande insekterna är speciellt lätta att fånga under morgontimmarna när de är orörliga på grund av låga temperaturer. Detta antyder att trastsångarna inte har lägre framgång vid födosök under tidig morgon jämfört med mitt på dagen. Vi tror därför inte att ändrade förhållanden i födans tillgänglighet kan förklara sångmönstret under dygnet.

Istället tror vi att en ändrad tillgång på oparade honor åtminstone till en del kan förklara sångmönstret under dygnet. Parbildning hos trastsångare verkar äga rum under alla dygnets ljusa timmar (Fig. 4). Arten är nattflyttare och det är därför sannolikt att det största antalet oparade honor finns tillgängliga i gryningen och därefter minskar antalet allteftersom honorna väljer häckningspartners.

Sammanfattningsvis antyder våra data att fördelen med att sjunga för en trastsångarhane minskar över dagen eftersom det finns fler oparade honor tidigare på dagen. Det finns dock en alternativ hypotes som kan förklara trastsångarnas sångmönster under dygnet. Nattetemperaturen uppvisar ganska stora variationer under hanarnas huvudsakliga sångperiod (maj-juni). Därför kan vi inte utesluta att hanarna sjunger som mest i gryningen eftersom de då ofta har ett energiöverskott från de reserver de lagrat upp för att överleva en natt med mycket låg temperatur.

Dygnsmönster för kortsången

Till skillnad från då de sjunger långsång sjunger trastsångarhanarna kortsång med låg intensitet över hela dygnet, förutom under natten då de mestadels är tysta. Produktionen av kortsång varierar också betydligt mer från minut till minut jämfört med långsången. Dessa olika sångmönster under dygnet kan förklaras av att de två typerna av sång är riktade till olika mottagare som har olika aktivitetsmönster under dygnet. Om sången produceras på ett sätt som optimerar informationsöverföringen till mottagaren, kan man förvänta sig att produktionen av långsång skall minska under dagen (se ovan). Kortsången, som riktar sig till andra hanar, verkar vara mer jämnt fördelad över dagen. Detta förefaller rimligt eftersom även en enda "tjuvparning" kan befrukta en honas ägg och ge upphov till oäktingar för hanen. Således är det sannolikt att hotet från inkräktande hanar, som letar efter befruktningsbara honor, är ganska jämnt fördelat över dygnets ljusa timmar.

Partnerval

Man har i flera undersökningar visat att honor kan använda sångintensitet som vägledning i samband med partnerval. Detta är inte förvånande eftersom sångintensitet har visats vara positivt relaterad till hankvalité (hanens matningsintensitet) och hanens parasitbelastning, men också till kvalitén på hanens revir och tillgången på föda i reviret. För att honorna ska kunna använda sångintensitet vid partnerval, krävs att sångintensiteten är en pålitlig ledråd för att förutsäga hanens och/eller revirets kvalitéer.

I en tidigare studie fångade vi trastsångarhonor i Tåkern, försåg dem med radiosändare och släppte dem sedan i Kvismaren med avsikt att kunna följa dem då de valde häckningspartner (Bensch & Hasselquist 1992). Dessa honor besökte i genomsnitt sex hanar innan de bildade par och började häcka. Varje hane besöktes mellan 20 minuter och upp till flera timmar och de flesta honorna hade valt en partner inom ett dygn efter att de släppts ut i Kvismaren. Notabelt var att honorna betedde sig mycket försiktigt när de passerade igenom en hanes revir och det var troligen sällan hanarna fick syn på dessa honor. Således måste hanarna upprätthålla en jämn och hög sångintensitet under en längre period för att på så sätt vara säkra på att en hona som lyssnat till en viss hane kan återvända och höra att han fortfarande sjunger med samma höga intensitet. Detta verkar också vara fallet hos trastsångaren; vi

fann ett starkt positivt samband mellan individuella hanars sångintensitet under olika perioder på dagen (Fig. 3). Sångintensitet kan alltså vara en "ärlig ledtråd" (honest advertisement) som honorna skulle kunna använda i samband med att de undersöker potentiella häckningspartners. Vi har dock ännu inte

några data tillgängliga för att närmare undersöka om trastsångarhonor använder sig av hanars sångintensitet vid partnerval.

Meddelande nr 78 från Kvismare fågelstation.