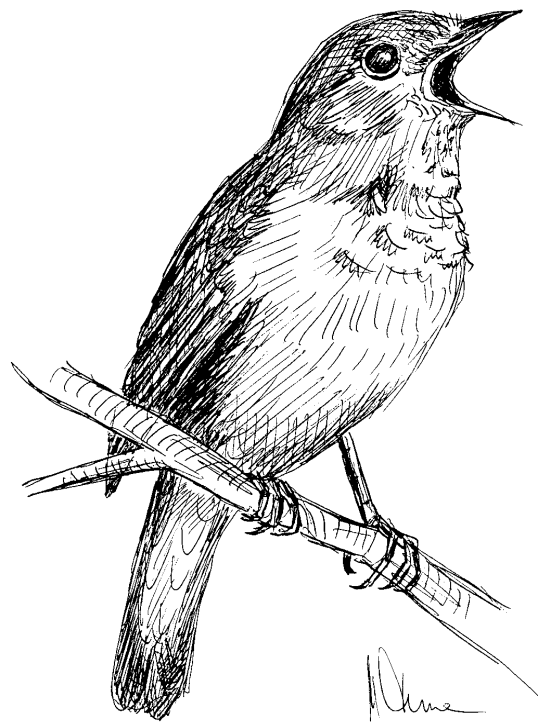


Singing activity and spatial behaviour  
as sexually selected traits  
in the Nightingale  
*Luscinia megarhynchos*



**Inauguraldissertation**

zur  
Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie  
vorgelegt der  
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Basel  
von

Valentin Amrhein  
aus Lübeck, Deutschland

Basel, 2004

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
auf Antrag von

Prof. Dr. Bruno Baur, Universität Basel  
Prof. Dr. Heinz Durrer, Universität Basel  
Dr. Beat Naef-Daenzer, Schweizerische Vogelwarte Sempach

Basel, den 3. Februar 2004

Prof. Dr. Marcel Tanner, Dekan

Singing activity and spatial behaviour  
as sexually selected traits in the Nightingale  
*Luscinia megarhynchos*

Abstract  
Résumé  
Zusammenfassung

Gesangsaktivität und Raumverhalten als sexuell selektierte Muster  
bei der Nachtigall *Luscinia megarhynchos*

|  |    |
|--|----|
| - Einführung, Hauptresultate und Aufbau der Dissertation | 7  |
| - Ausblick   | 12 |
| - Allgemeine Methoden                                    | 13 |
| - Danksagung   | 20 |
| - Literatur  | 21 |

- I.** Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle  
(Animal Behaviour 64: 939-944)
- II.** Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale  
(The Auk 121: 110-117)
- III.** Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus  
(Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Suppl.) 271: S167-S169)
- IV.** Sperm competition or sex ratio: Possible factors influencing singing and spatial behaviour in the nightingale  
(Manuscript)
- V.** Bestand und Verpaarungsstatus von Nachtigallen im elsässischen Rheintal bei Basel  
(Der Ornithologische Beobachter 101: 19-24)

Karte  
Arbeitsteilung der Autoren  
Curriculum Vitae



## Abstract

I examined singing activity and spatial behaviour of male nightingales with regard to possible functions in mate attraction, territory defence, and sperm competition. Male nightingales sang at night before pair formation. They stopped nocturnal song upon pairing, but resumed it if their mate deserted. In contrast, unmated males sang nocturnal song throughout the breeding season. These findings suggest that nocturnal song plays a role in mate attraction.

Diurnal singing activity was highest in the hour before sunrise. This pattern was consistent throughout the breeding cycle and was hardly influenced by mating status, indicating that mate attraction is not the main function of the “dawn chorus” in the nightingale. I tested the alternative hypothesis that territorial males sing at dawn to defend their territory against non-territorial males: I translocated unpaired males to the study site (the „Petite Camargue Alsacienne“) and found that the radio-tagged males made extensive excursions visiting several singing males at dawn, but after dawn remained stationary outside occupied territories. These results suggest that non-territorial males use the dawn chorus to assess singing residents or territory occupancy. It also appears that dawn singing of territorial males is important to announce territory occupancy to non-territorial males and thus to defend the territory.

In contrast to the hour before sunrise, singing activity later in morning was strongly influenced by the reproductive state of females and peaked during the egg-laying period. This elevated singing activity may not serve primarily to repel cuckolded males pursuing extrapair copulations, since during the morning hours when egg-laying takes place, copulations are thought to less likely result in fertilization than in the days before egg-laying. Accordingly, male nightingales showed the greatest distances to their mates in the morning hours during the egg-laying period. Furthermore, extrapair fertilization may not play a major role in influencing singing and spatial behaviour in the nightingale: the rate of extrapair fertilization was relatively low (7.5% of the young as indicated by microsatellite genotyping), and males showed no distinct mate guarding activity. In contrast, the probability for a male to stay unpaired was, on average, 33% per year. I suggest that the high singing activity as well as frequent extra-territorial excursions of males after the fertile period of females serve to maintain the own territory and to gather information on other territories and territory occupancy. This information may be vital for defending a good territory and attracting a mate in the current and subsequent breeding seasons.

As only unpaired males sing regularly at night, the proportion of unpaired males can be assessed by comparing the number of nocturnally and diurnally singing males. In an extended study area of 18 km<sup>2</sup>, I found that about half of 200 – 240 singing males were unpaired. The male-biased adult sex ratio thus may be a general pattern and play an important role in sexual selection of singing activity and spatial behaviour in the nightingale.

## Résumé

J'ai étudié l'activité de chant et le comportement territorial des mâles de Rossignol philomèle afin de déterminer leurs rôles pour attirer une femelle, défendre un territoire, et obtenir ou empêcher des copulations hors couple (« sperm competition »). Les Rossignols mâles chantent de nuit avant l'appariement. Ils s'arrêtent de chanter la nuit dès l'arrivée d'une femelle, mais reprennent leur chant si la femelle les abandonne. Par contre, les mâles non appariés continuent à chanter la nuit tout au long du cycle de reproduction. Ces constats indiquent que le chant de nuit sert à attirer une femelle.

De jour, l'activité de chant est la plus grande pendant l'heure avant le lever du soleil. Ce comportement est largement indépendant du cycle de reproduction et du stade d'appariement, ce qui laisse supposer que, chez le Rossignol, le chant matinal (« dawn chorus ») ne sert pas en premier lieu à attirer une femelle. J'ai vérifié l'alternative que les mâles cantonnés chantent à l'aube pour défendre leur territoire contre des mâles non cantonnés. J'ai transféré des mâles non appariés vers la zone d'étude (la « Petite Camargue Alsacienne ») et j'ai trouvé, par radio-pistage, que, pendant l'heure avant le lever du soleil, ces mâles faisaient des vols de reconnaissance étendus, visitant plusieurs mâles chanteurs, mais, après le lever du soleil, restaient stationnés en dehors des territoires occupés. Ces résultats indiquent que les mâles non cantonnés utilisent le « dawn chorus » pour obtenir des informations sur les mâles chanteurs ou sur l'occupation des territoires. On peut aussi déduire que le chant matinal des mâles cantonnés est important pour marquer l'occupation d'un territoire et le défendre contre des mâles non cantonnés.

En milieu de matinée, contrairement à l'heure avant le lever du soleil, l'activité de chant est fortement influencée par le cycle de reproduction des femelles ; elle est la plus grande pendant les jours de ponte. Il semble que cette grande activité de chant ne serve pas en premier lieu à repousser des mâles cherchant des copulations hors couple en les tenant éloignés des femelles fertiles. En effet, pendant les matinées, quand les pontes ont lieu, les copulations conduisent, de l'avis général, moins facilement à des fécondations que pendant les jours avant le début de la ponte. En conséquence, chez le Rossignol, les distances entre mâles et femelles sont les plus grandes les matins de ponte. Les copulations hors couple n'influencent probablement pas fortement l'activité de chant ni le comportement territorial chez les Rossignol : le pourcentage des jeunes issus d'un autre mâle est relativement faible (DNA-fingerprinting : 7.5 % des jeunes), et les mâles ne surveillent pas intensément les femelles (peu de « mate guarding »). Par contre, la probabilité pour un mâle de rester célibataire pendant la période de reproduction est de 33 % par an. Je suppose qu'une forte activité de chant des mâles ainsi que des reconnaissances fréquentes d'autres territoires après la période fertile des femelles servent à marquer leur propre territoire et à collecter des informations sur d'autres territoires et sur leur occupation. Ces informations pourraient être importantes pour défendre un bon territoire et attirer une femelle lors de la période de reproduction courante ou suivante.

Comme seuls les mâles non appariés chantent régulièrement la nuit, on peut estimer leur pourcentage parmi la population en comparant les nombres de Rossignols chantant la nuit et chantant le jour. Sur une zone d'étude élargie de 18 km<sup>2</sup> autour de la Petite Camargue Alsacienne, j'estime qu'environ la moitié de 200 – 240 mâles chanteurs sont non appariés. Donc, le surplus de mâles adultes pourrait être une situation générale et jouer un rôle important dans la sélection sexuelle du chant et du comportement territorial chez le Rossignol.

## Zusammenfassung

Ich untersuchte Gesangsaktivität und Raumverhalten männlicher Nachtigallen im Hinblick auf mögliche Funktionen bei der Anlockung eines Weibchens, der Revierverteidigung und der Konkurrenz um Fremdbefruchtungen („sperm competition“). Männliche Nachtigallen sangen in den Nächten vor der Verpaarung. Nach Ankunft eines Weibchens hörten sie auf, nachts zu singen, fingen aber wieder damit an, falls sie vom Weibchen verlassen wurden. Unverpaarte Männchen sangen dagegen die ganze Brutsaison hindurch nachts. Diese Resultate weisen darauf hin, dass Nachtgesang der Anlockung von Weibchen dient.

Während des Tages war die Gesangsaktivität am höchsten in der Stunde vor Sonnenaufgang. Dieses Muster war weitgehend unabhängig von Brutzyklus und Verpaarungsstatus, was vermuten lässt, dass der Morgengesang („dawn chorus“) bei der Nachtigall nicht in erster Linie zum Anlocken eines Weibchens dient. Ich überprüfte die alternative Hypothese, nach der revierbesitzende Männchen in der Stunde vor Sonnenaufgang singen, um ihr Revier gegen revierlose Männchen zu verteidigen: Ich transportierte unverpaarte Männchen in das Untersuchungsgebiet (die „Petite Camargue Alsacienne“) und fand mittels Radio-Telemetrie, dass diese Männchen in der Stunde vor Sonnenaufgang ausgedehnte Erkundungsflüge machten und mehrere singende Männchen besuchten, während sie nach Sonnenaufgang stationär und ausserhalb besetzter Reviere blieben. Daraus kann man schliessen, dass revierlose Männchen den „dawn chorus“ nutzen, um Informationen über singende Männchen oder über die Revierbelegung zu gewinnen. Es scheint ausserdem, dass der Morgengesang revierbesitzender Männchen wichtig ist, um das Revier zu markieren und gegen revierlose Männchen zu verteidigen.

Im Gegensatz zur Stunde vor Sonnenaufgang war die Gesangsaktivität am Vormittag stark vom Brutzyklus des Weibchens beeinflusst und hatte einen Höhepunkt während der Tage der Eiablage. Diese erhöhte Gesangsaktivität ist jedoch wohl nicht in erster Linie wichtig, um Fremdkopulationen suchende Rivalen abzuschrecken und vom fruchtbaren Weibchen fernzuhalten, da während der Morgenstunden, wenn die Eier gelegt werden, Kopulationen nach allgemeiner Auffassung weniger leicht zur Befruchtung führen als in den Tagen bevor die Eiablage beginnt. Entsprechend hielten sich Nachtigallmännchen in den Morgenstunden der Tage der Eiablage am weitesten entfernt von ihren Weibchen auf. Der Einfluss, den Fremdbefruchtungen auf Gesangsaktivität und Raumverhalten haben, ist bei der Nachtigall wahrscheinlich gering: Der Anteil der Fremdbefruchtungen war relativ klein (Mikrosatelliten-Analyse: 7.5% der Nestlinge), und die Männchen zeigten keine ausgeprägte Partnerbewachung („mate guarding“). Dagegen betrug die Wahrscheinlichkeit, dass ein Männchen unverpaart blieb, im Durchschnitt 33% pro Jahr. Ich vermute, dass die erhöhte Gesangsaktivität der Männchen, ebenso wie häufige Ausflüge in andere Reviere, die nach der fruchtbaren Periode des Weibchens stattfanden, dazu dienen, das eigene Revier zu markieren und Informationen über andere Reviere oder über die Revierbelegung zu gewinnen. Diese Informationen könnten wichtig sein, um in der laufenden oder in nachfolgenden Brutperioden ein gutes Revier zu verteidigen und ein Weibchen anzulocken.

Da nur unverpaarte Männchen regelmässig nachts singen, kann der Anteil unverpaarter Männchen eines Nachtigallenbestandes abgeschätzt werden, indem man die Anzahl nachts singender und tagsüber singender Männchen vergleicht. Für ein erweitertes Studiengebiet von 18 km<sup>2</sup> rund um die Petite Camargue Alsacienne schätze ich, dass etwa die Hälfte der 200 – 240 singenden Männchen unverpaart war. Ein starker Männchen-Überschuss unter den Altvögeln könnte deshalb ein weit verbreitetes Muster sein und eine wichtige Rolle bei der sexuellen Selektion von Gesangsaktivität und Raumverhalten der Nachtigall spielen.