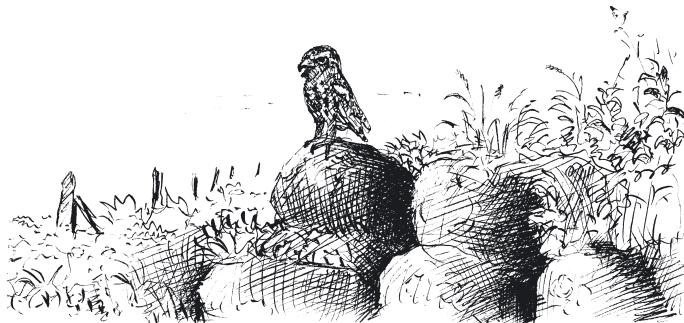


Individuel variation i Kirkeuglens *Athene noctua* territoriekald

LARS BO JACOBSEN og TORBEN DABELSTEEN



(With a summary in English: Individual variation in the territorial call of the Little Owl *Athene noctua*)

Indledning

Fuglesang har ofte flere forskellige sociale funktioner. Hos mange arter tjener sangen således både til forsvar af territorium og tiltrækning af mage. Sangens funktioner bygger på dens rige informationsindhold (Dabelsteen 1994), f.eks. om den syngendes art og køn (Catchpole & Slater 1995), populationstilhør (Cosens & Sealy 1986, Baker et al. 1987), helbred og kondition (Buchanan & Catchpole 1997, Redpath et al. 2000), alder (Cosens & Sealy 1986), villighed til yngelpleje (Greig-Smith 1982, Welling et al. 1997), samt om territoriestørrelse og stabilitet, ynglesucces og kampformåen (Catchpole 1986, Klatt & Ritchison 1994, Buchanan & Catchpole 1997, Galeotti 1998, Martin-Vivaldi et al. 1999).

Uglers tuden kan have samme territoriale funktion som fuglesang og kaldes derfor ofte territoriekaldet. Da de fleste uglearter er aktive om natten og lever i habitater med begrænset mulighed for udveksling af visuelle signaler, bliver deres lyd-signaler ekstra vigtige. Territoriekaldet hos mange uglearter virker umiddelbart stereotyp, men man har fundet individuel variation hos otte uglearter: Spurveugle *Glaucidium passerinum* (Galeotti et al. 1993), Amerikansk Stor Hornugle *Bubo virginianus* (Brenner & Karwoski 1985), Christmas Hawk-owl *Ninox natalis* (Hill & Lill 1998), Stor Hornugle *Bubo bubo* (Lengagne 2001), African Wood-owl *Strix woodfordii* (Delport et al. 2002), samt Natugle *Strix aluco* (Appleby & Redpath 1997), Screech Owl *Otus asio* (Lynch & Smith

1984) og Northern Saw-whet Owl *Aegolius acadicus* (Swengel 1987). I praksis udgør territoriekaldet ofte uglers eneste mulighed for hurtig genkendelse af hinanden om natten.

Om uglerne kan udnytte den individuelle variation i territoriekaldet til at genkende hinanden, er endnu usikkert for de fleste arter, men det ville være adaptivt af flere grunde. F.eks. lever de fleste ugler i det samme område hele deres liv og kommer derfor i kontakt med samme nabøer mange gange. Det vil være spil af tid og energi, gang på gang, at reagere på sine nabøer, med mindre de trænger helt ind på ens territorium. Nabohanner, der respekterer hinandens territorier, kan siges at udgøre en slags "dear enemies" (Fisher 1954). En undersøgelse af Galeotti & Pavan (1993) viste da også, at natuglehanner reagerer stærkere på playback af territoriekald fra fremmede hanner end på kald fra nabohanner. Galeotti & Pavan's (1993) resultater støtter "dear-enemy" teorien og indikerer samtidig, at Natugler kan diskriminere mellem nabøers og fremmede hanners tuden. Hvis territoriekaldet uddover information om individidentitet også indeholder information om aspekter af hannerens kvalitet, vil hunner kunne bruge hannernes kald til at vælge mellem disse, og hannerne selv vil kunne afpassse deres reaktioner på hinanden til de relative styrkeforhold hannerne imellem.

I denne undersøgelse analyseres Kirkeuglens *Athene noctua* territoriekald. Kirkeuglen er udbredt i det meste af Europa mod nord til Danmark, men har i store dele af sit udbredelsesområde væ-

ret i tilbagegang i de sidste 30-40 år (Tucker & Heath 1994). I Danmark er Kirkeuglen en fåtallig ynglestandfugl i Jylland og på Fyn (Grell 1998). Det vil derfor være interessant også ud fra et bevaringssynspunkt at finde ud af, om Kirkeuglens territoriekald er individuelt, fordi man hermed måske kan bruge kaldet til at identificere Kirkeugler i turnover-studier eller bestandsopgørelser (Galeotti & Sacchi 2001, Lengagne 2001, Delpont et al. 2002).

Kirkeuglens territoriekald kan beskrives som et "ghuk", der kan inndeles i tre faser, (1) en indledende fase, hvori den fundamentale frekvens stiger hurtigt, (2) en mellemfase, hvori frekvensen holdes nogenlunde konstant, evt. med en svag stigning, og (3) en afsluttende fase, hvori frekvensen stiger eller falder hurtigt (Fig. 1). Kaldet domineres af mellemfasens fundamentaltone, som ligger onkring 1 kHz (Schönn et al. 1991). Kaldet har ifølge Schönn et al. (1991) en varighed på 0,5-0,6 sekunder, men det kan være længere (Fig 1). Schönn et al. (1991) beskriver en langvarig variant af territoriekaldet som "Glissando-gesang". Denne variant er op til 1 sekund langt og har en konstant stigende frekvens. Hvordan det normale kald og glissando-kaldet bruges i forhold til hinanden, og om der f.eks. kan være en gradvis overgang mellem de to typer kald, vides ikke.

Formålet med nærværende undersøgelse er at undersøge, om Kirkeuglens territoriekald er individspecifikt og dermed har potentiale som et værdifuldt værktøj ved monitering.

Materiale og metoder

Undersøgelsesområde. Lydoptagelser af territoriekald af Kirkeugler blev skaffet i Himmerland. I alt blev 18 ynglelokaliteter besøgt i tiden 19/3-23/3 og 17/4-22/4 2003, men på syv af dem blev ingen territoriekald hørt, selv om ugleparret blev set; på to andre lokaliteter hørtes kun advarselskald, og på fire lokaliteter var der så megen støj fra foderanlæg, musik i stalden og lignende, at det var umuligt at få egnede lydoptagelser. Det var derfor kun på fem lokaliteter, at der blev optaget territoriekald: Kgs. Tisted, Haverslev, Gulbæk, Nørager og Skarp Salling. Den indbyrdes afstand mellem disse fem lokaliteter varierede fra 0,6 til 10 km. Hver lokalitet havde kun ét par Kirkeugler.

Lydoptagelser. De Kirkeugle-kald, som blev optaget på bånd, var alle "spontane", dvs. ikke fremprovokeret vha. playback. Der blev i alt optaget

247 territoriekald af så tilstrækkelig høj kvalitet, at de kunne analyseres spektrografisk. På Gulbæk lokaliteten blev der optaget kald både i marts og april. Tidligere undersøgelser indikerer, at hanerne er meget stedfaste (Knötzsch 1978, Ullrich 1980, Gaßmann & Bäumer 1993). Det er derfor sandsynligt, at det var samme hans kald vi optog ved de to besøg. Lokaliteterne blev besøgt fra solnedgang, da det ofte er i de første par timer efter solnedgang, at uglerne tuder mest (Schönn et al. 1991). Optagelserne blev foretaget på tidspunkter mellem 20:30 og 02:25. Kirkeuglerne fløj en del rundt på territorierne og markerede med deres territoriekald. En stor del af kaldeaktiviteten foregik nær redestedet, hvor lydoptagelserne blev foretaget. Lydoptagelserne blev udført 10-45 m fra de kaldende ugler. Alle optagelser på den enkelte lokalitet blev foretaget på samme aften/nat. Til optagelserne blev der brugt en SONY TC-D5M kasetteoptager og en AUDIO-technica LO-Z condenser retningsmikrofon.

Alle optagelser blev lavet på vindstille eller næsten vindstille aftener med en vindstyrke på 0-4 m/s. Der var ingen nedbør, og temperaturen lå på 0-5 °C. Under optagelserne i marts havde ingen af parrene begyndt æglægningen, men under besøget i april sås parringer i Haverslev, og parret i Skarp Salling var igang med æglægning og rugning.

Lydanalyser. Lydanalyserne blev lavet med AVI-SOFT SASLab Pro, samplingfrekvens 8000 Hz, i spektrogram-vinduet med følgende indstillinger: FFT-Length 256, Frame 50%, Hamming window, Bandwidth 81 Hz, overlap 75%. Det gav en frekvensopløsning på 3 Hz og en tidsopløsning på 8 ms.

I alt otte lydvariable blev kvantificeret: 1) Kaldets varighed, 2) frekvensen hvor kaldet var kraftigst (peak frequency), 3) 25%-., 4) 50%- og 5) 75%-kvartilerne (frekvenser hvorunder henholdsvis 25%, 50% og 75% af kaldets energi ligger), 6) den laveste og 7) højeste frekvens, samt 8) båndbredden (differencen mellem højeste og laveste frekvens). Højeste og laveste frekvens blev bestemt med en tærskelværdi på 20 dB.

Statistisk analyse. Da måleresultaterne ikke tilnærmedesvis er normalfordelte selv efter datatransformation, blev der udelukkende anvendt non-parametrisk statistik. Da der måles på 8 forskellige variable, er der foretaget Bonferroni-korrektion af signifikansniveauet, så grænsen 0,05 ændres til 0,00625. De statistiske analyser blev udført med STATGRAPHICS Plus 4.0.

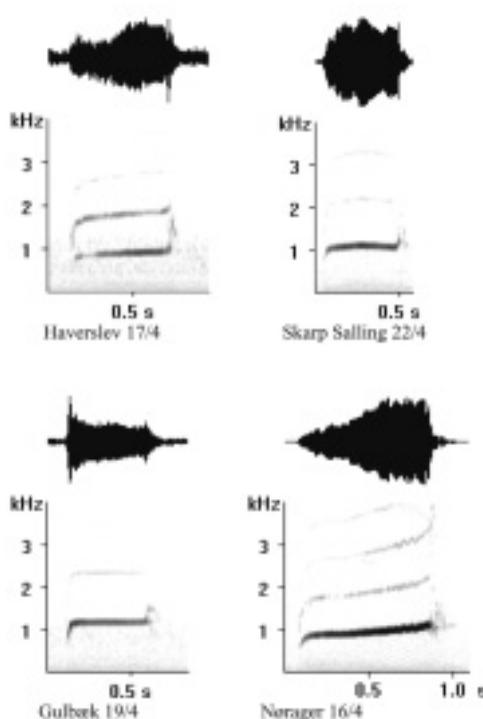


Fig. 1. Spektrogrammer af territoriekald fra fire Kirkeugler i april 2003 i Himmerland. Spektrogrammerne er fremstillet som beskrevet i afsnittet om lydoptagelser.

Spectrographic representations of territorial calls from four different Little Owl males.

Resultater

Territoriekaldets udseende. Kaldene fra alle fem hanner fulgte den generelle opbygning med tre faser. En af hannerne (Nørager) brugte udelukkende territoriekald af glissando-typen (Schönn et al. 1991), idet varigheden af dens kald lå på 0,7-0,9 s mod 0,4-0,7 s for de andres kald. Tabel 1 giver gennemsnit og variationsbredde for alle otte lydvariable for hver af de fem hanner.

Kaldstabilitet over tid. På Gulbæk lokaliteten er der optaget kald både 20/3 og 19/4. En sammenligning af kaldene fra de to datoer viser forskel på seks af de otte variable, hvoraf fire stadig var signifikante efter Bonferroni-korrektion. Mann-Whitney (Wilcoxon) W-test: Kraftigste frekvens ($W_{46,81} = 553,5$; $P < 0,001$), 25%-kvartilen ($W_{46,81} = 2355,0$; $P < 0,05$), 50%-kvartilen ($W_{46,81} = 493,0$; $P < 0,001$), 75%-

Tabel 1. Gennemsnit og variationsbredde for otte lydvariable, der er analyseret fra seks optagelser fra fem forskellige Kirkeugle-hanner.
Mean and range of eight parameters of calls of Little Owl (six recordings of five males).

	N	Varighed af kald (s)	Kraftigste frekvens (Hz) <i>Peak freq.</i>	25% kvartil (Hz) <i>25% quartile</i>	50% kvartil (Hz) <i>50% quartile</i>	75% kvartil (Hz) <i>75% quartile</i>	Minimum frekvens (Hz) <i>Min. freq.</i>	Maksimum frekvens (Hz) <i>Max. freq.</i>	Båndbrede (Hz) <i>Bandwidth</i>
Kgs. Tisted	36	0,62 (0,58-0,66)	1030 (965-1050)	1005 (955-1030)	1025 (980-1050)	1055 (955-1200)	1005 (930-1040)	1045 (1000-1060)	40 (15-80)
Gulbæk	46	0,48 (0,45-0,54)	1180 (1160-1215)	1080 (905-1190)	1125 (1165-1205)	1265 (1185-1640)	1170 (1150-1195)	1195 (1180-1225)	20 (7-44)
Gulbæk	81	0,47 (0,43-0,55)	1155 (1150-1195)	1115 (1015-1175)	1165 (1085-1195)	1175 (1120-1210)	1155 (1060-1180)	1165 (1115-1220)	18 (5-60)
Gulbæk	16/4	0,76	970	940	945	1025	900	1040	140
Nørager	27	0,67-0,93	(905-1045)	(835-990)	(935-1030)	(965-1070)	(750-975)	(905-1115)	(3-255)
Haverslev	26	0,59 (0,50-0,66)	950 (835-1920)	895 (840-935)	1065 (925-1540)	1800 (1730-1930)	915 (810-1885)	970 (865-1935)	55 (35-90)
Skarp-Salling	31	0,45 (0,42-0,50)	1100 (1080-1120)	1070 (1040-1090)	1095 (1080-1115)	1125 (1090-1460)	1070 (1000-1115)	1115 (1095-1140)	45 (20-110)

kvartilen ($W_{46,81} = 95,0$; $P < 0,01$), laveste frekvens ($W_{46,81} = 613,0$; $P < 0,001$), og højeste frekvens ($W_{46,81} = 483,0$; $P < 0,001$). De fire signifikante parametre, kraftigste frekvens og 50%-kvartilen samt laveste og højeste frekvens, viste alle den højeste værdi i marts-optagelsen (Tabel 1).

Forskelle imellem individernes kald. Da halvdelen af de otte lydvariable varierede signifikant mellem marts- og april-optagelsene fra Gulbæk, og da de to optagelser sandsynligvis stammer fra samme individ, valgte vi kun at se på individforskelle i optagelserne fra april, hvor vi har optagelser fra fire forskellige lokaliteter (Tabel 1 og Fig. 1). Der var signifikant forskel mellem de fire individer i alle otte lydvariable (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $df = 3$, $K = 102,29-130,54$, $P < 0,001$). Alle otte variable medvirker derfor til at gøre Kirkeuglens territoriekald specifikt for individet. Udelukkelse af Nørager-hannens lange glissando-kald fra varighedsanalysen ændrede ikke på kald-varighedens mulighed for at overføre information om individidentiteten, idet der var en signifikant variation også mellem de tre resterende hanner ($df = 2$, $K = 75,61$, $P < 0,001$).

Diskussion

De himmerlandske Kirkeuglers kald afveg ikke i deres generelle opbygning fra tidligere undersøgelser af tyske Kirkeugle-kald (Schönn et al. 1991). Iflg. disse forfattere optager stemmeaktiviteten 15-35% af tiden i de to første timer efter solnedgang i marts og april. Den ringe eller helt manglende kaldeaktivitet på flere af de 18 undersøgte lokaliteter i Himmerland skyldes måske, at parrene her lever relativt isolerede. Hvis der ikke er andre territoriehævende hanner i nærheden, eller hanner der leder efter et ledigt territorium, og der allerede er en hun til stede, vælger hannen måske ikke at investere så megen tid og energi på territoriekald. Energiomkostningerne er ikke altid af den store betydning (Ward et al. 2003), men tid brugt på territoriekald kan være kostbar (Redpath 1994, Catchpole & Slater 1995, Penteriani 2003) ved at lægge beslag på tid, der kunne være brugt til f.eks. fouragering. Hos den danske bestand af Stor Hornugle, der også yngler spredt, så parrene er forholdsvis isolerede, er flere par også ret tavse og giver kun sjældent lyd fra sig (Frikke & Tofft 1997).

Kirkeuglen er standfugl og meget territorial året rundt (Schönn et al. 1991). Den er trofast

mod sit én gang valgte territorium, som ofte er besat mange år i træk (Knötzsch 1978, Ullrich 1980, Gaßmann & Bäumer 1993). Det er derfor sandsynligt, at den lokalitet (Gulbæk), hvor der blev optaget territoriekald både i marts og april, var beboet af samme par, og at optagelserne fra i de to måneder altså stammer fra samme han. De fundne forskelle mellem kaldene fra de to måneder er derfor interessante. Tekniske fejl, f.eks. variation i båndhastigheden på båndoptageren, kan udelukkes, fordi det både ville have forårsaget forskelle i varighed og frekvens af kaldene. I stedet kunne forskellene skyldes, at den kaldende ugle har været forskelligt motiveret på de to optagetidspunkter, enten fordi den har befundet sig på to forskellige stadier i yngleycyklus (før og efter æglægning), eller fordi den har ladet sig påvirke af en nabos kald. Kirkeugler kan formentlig høre hinanden på i hvert fald 500-600 meters afstand (evt. over 600 m, Finck 1989), og en kaldende Kirkeugle skulle derfor kunne "dække" et areal på i hvert fald 79-113 ha (Schönn et al. 1991). To af parrene i denne undersøgelse ynglede så tæt på hinanden (600 meter), at hannerne ind imellem må have hørt hinanden. Endelig kan der bare være sket en glidende ændring i kaldet hos Gulbæk-hannen, uden nogen sammenhæng med motivationelle faktorer. Hos ugler er der dog ingen beviser for f.eks. en aldersbestemt kaldvariation, som det ses i mange spurve fugles sang (Galeotti & Sacchi 2001).

Vi fandt en klar forskel mellem territoriekaldene på de fire øvrige lokaliteter i Himmerland. Da hver lokalitet så vidt vides (egne data) kun havde ét par hver, må optagelserne stamme fra fire forskellige hanner. Hermed indikerer resultatet, at Kirkeuglens territoriekald, ligesom andre undersøgte uglearters territoriekald, er individuelt og giver mulighed for at overføre information om individidentiteten. Hvis Kirkeugler hører lige så godt som andre ugler, hvor man har undersøgt høreevnen (Fay 1988), er de individuelle forskelle i kaldene store nok til at blive hørt af Kirkeuglerne. Om de rent faktisk kan høre forskel på kaldene, og over hvilke afstande, de kan gøre det, kan dog kun undersøges vha. en kombination af lydtransmissions- og playback eksperimenter.

Fordelene ved at kunne genkende artsfæller individuelt på kaldene er indlysende. F.eks. er individuel genkendelse mellem mager relevant for mange arter, der lever i livslange parforhold (Lengagne 2001), hvilket er aktuelt for mange uglearter.

Biologer vil kunne drage fordel af de individspecifikke kald i moniteringsopgaver af

forskellig art, idet de ved at identificere uglerne på deres territoriekald kan undgå at gibe til fangst og mærkning. Det ideelle kald ud fra et moniteringssynspunkt bør være stereotyp og stabilt over tid for det enkelte individ, men samtidig variabelt mellem individerne. Vi fandt, at der var klare forskelle mellem de forskellige hanners territoriekald, men resultatet fra Gulbæk viser også, at stabiliteten over tid bør undersøges nærmere, hvis kaldene skal bruges til at genkende og monitere individerne over længere perioder. Hvad der end var årsag til forskellene i Gulbæk-hannens kald imellem marts og april, vil de, hvis de er almindeligt forekommende hos Kirkeuglen, kunne komplikere moniteringsopgaver. Motivationsbetegnede forskelle vil kræve, at man optager kaldene under ensartede betingelser, f.eks. kald udløst af playback, som det tidligere er gjort med andre uglearter (Appleby & Redpath 1997, Galeotti 1998, Delport et al. 2002). Glidende ændringer vil under alle omstændigheder vanskeliggøre identifikation af samme individ i løbet af sæsonen og fra år til år. Før man for alvor begynder at anvende Kirkeuglens territoriekald i forbindelse med moniteringsopgaver bør der derfor laves en grundig undersøgelse af kaldets variation over tid.

Summary

Individual variation in the territorial call of the Little Owl *Athene noctua*

Acoustic signals are important communication means in birds, especially in nocturnal owls where calls may constitute the only option for individual recognition. Studies of a number of owl species have now confirmed that their territorial calls are highly individual even though these calls are very stereotyped. This study aims at investigating whether territorial calls of the Little Owl vary in a distinct way among individuals. If so, the calls may provide important conservation tools since the species is declining all over its European range and may be sensitive to the time-consuming conventional marking methods.

The study was conducted in Northern Jutland on 19-23 March and 17-22 April 2003. The calls were recorded between 20:30 and 02:25 on calm nights with temperatures of 0-5 °C, at distances of 10-45 meters from the owls. We did not use playback stimulation. A total of 247 calls of sufficiently high quality to allow spectrographic analysis were recorded using a SONY TC D5M audiotape recorder and an AUDIO-technica LO-Z condenser microphone. The calls came from five different males; four were recorded on one occasion only, while one (the Gulbæk male) was recorded in both March and April. Spectrograms of the calls were produced using AVISOFT SASLab Pro, sampling frequency 8000 Hz, FFT-length 256, frame size

50%, Hamming window, Bandwidth 81 Hz, overlap 75%, time and frequency resolution 8 ms and 3 Hz, respectively. Eight sound variables were measured: duration of call, peak frequency, 25%, 50% and 75% energy quartiles, minimum and maximum frequency, and bandwidth.

A Mann-Whitney W-test showed that the calls of the Gulbæk male in March and April, respectively, differed in six of the eight variables, and in four of variables the difference remained statistically significant after a Bonferroni correction of significance levels. The changing call may have been related to season or stage within the breeding cycle, so the comparison between males was only performed for the April calls, where calls from four males were available. All eight variables varied significantly among the four individuals (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $df = 3$, $K = 102.3-130.5$, $P < 0.001$). The difference remained significant after excluding one male with an aberrant call (Fig. 1). This indicates that Little Owls may be identified by their territorial calls. However, the variation of the Gulbæk male's calls in March and April makes it uncertain whether individual calls are stable over time.

Referencer

- Appleby, B.M. & S.M. Redpath 1997: Variation in male territorial hoot of the Tawny Owl *Strix aluco* in three English populations. – Ibis 139: 152-158.
- Baker, M.C., T.K. Bjerke, H.U. Lampe & Y.O. Espmark 1987: Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. – Anim. Behav. 35: 395-401.
- Brenner, F.J. & D. Karwoski 1985: Vocalizations as an index of abundance for the great horned owl *Bubo virginianus*. – Proc. Pa. Acad. Sci. 59: 75.
- Buchanan, K.L. & C.K. Catchpole 1997: Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. – Proc. R. Soc. London B264: 521-526.
- 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. & P.J.B. Slater 1995: Bird song: Biological themes and variations. – Cambridge University Press.
- Cosens, S.E. & S.G. Sealy 1986: Age-related variation in song repertoire size and repertoire sharing of yellow warblers (*Dendroica petechia*). – Can. J. Zool. 64: 1926-1929.
- Dabelsteen, T. 1994: Solsortens sang som signal. – Akademisk Forlag, København (doktordisputats).
- Delport, W., A.C. Kemp & J.W.H. Ferguson 2002: Vocal identification of individual African Wood Owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. – Ibis 144: 30-39.
- Fay, R.R. 1988: Hearing in vertebrates, a psychophysics databook. – Heffernan Press, Massachusetts.
- Finck, P. 1989: Variabilität des Territorialverhaltens beim Steinkauz (*Athene noctua*). – Ph.D. afhandling, Universitetet i Köln.
- Fisher, R.A. 1954: Evolution and bird sociality. Pp 71-83 i J. Huxley, A.C. Hardy & E.B. Ford (red.): Evolution as a process. – Allen & Unwin, London.

- Frikke, J. & J. Tofft 1997: Den Store Hornugles *Bubo bubo* genindvandring til Danmark med særligt henblik på Sønderjylland. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 91: 61-68.
- Galeotti, P. 1998: Correlates of hoot rate and structure in male Tawny Owls *Strix aluco*: implications for male rivalry and female mate choice. – J. Avian Biol. 29: 25-32.
- Galeotti, P. & G. Pavan 1993: Differential respons of territorial Tawny Owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. – Ibis 135: 300-304.
- Galeotti, P. & R. Sacchi 2001: Turnover of territorial Scops Owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. – J. Avian Biol. 32: 256-262.
- Galeotti, P., M. Paladin & G. Pavan 1993: Individually distinct hooting in male Pygmy Owls *Glaucidium passerinum*: a multivariate approach. – Ornis Scand. 24: 15-20.
- Gaßmann, H. & B. Bäumer 1993: Zur Populationsökologie des Stenkauzes (*Athene noctua*) in der Westlicher Jülicher Börde. Erste Ergebnisse einer 15 jährigen Studie. – Vogelwarte 37: 130-143.
- Greig-Smith, P.W. 1982: Song-rates and parental care by individual male stonechats (*Saxicola torquata*). – Anim. Behav. 30: 245-252.
- Grell, M.B. 1998: Fuglenes Danmark. – DOF og Gads Forlag, København.
- Hill, F.A.R. & A. Lill 1998: Vocalisations of the Christmas Island Hawk-owl *Ninox natalis*: Individual variation in advertisement calls. – Emu 98: 221-226.
- Klatt, P.H. & G. Ritchison 1994: The effect of mate removal on the vocal behavior and movement patterns of male and female eastern screech-owls. – Condor 96: 485-493.
- Knötzsch, G. 1978: Ansiedlungsversuche und Notizen zur Biologie des Steinkauz (*Athene noctua*). – Vogelwelt 99: 41-54.
- Lengagne, T. 2001. Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo bubo*). – Behavior 138: 1407-1419.
- Lynch, P. & D.G. Smith 1984: Census of eastern screech owls (*Otus asio*) in urban open-space areas using tape-recorded songs. – Am. Birds 38: 388-391.
- Martin-Vivaldi, M., J.J. Palomino, M. Soler & J.G. Martinez 1999: Song strophe-length and reproductive success in a non-passerine bird, the Hoopoe *Upupa epops*. – Ibis 141: 670-679.
- Penteriani, V. 2003: Breeding density affects the honesty of bird vocal displays as possible indicators of male/ territory quality. – Ibis 145: E127-E135 (on-line).
- Redpath, S.M. 1994: Censusing Tawny Owls *Strix aluco* by the use of imitation calls. – Bird Study 41:192-198.
- Redpath, S.M., B.M. Appleby, & S.J. Petty 2000: Do male hoots betray parasitic loads in tawny owls? – J. Avian Biol. 31: 457-462.
- Schönn, S., W. Scherzinger, K.-M. Exo, R. Ille 1991: Der Steinkauz . – Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
- Swengel, A.B. 1987: Detecting northern saw-whet owls *Aegolius acadicus*. – Passenger Pigeon 49: 121-126.
- Tucker, G.M. & M.F. Heath 1994: Birds in Europe: Their conservation status. – BirdLife Conservation Series 3.
- Ullrich, B. 1980: Zur Populationsdynamik des Steinkauz (*Athene noctua*). – Wogelwarte 30: 179-198.
- Ward, S., J.R. Speakman & P.J.B. Slater 2003: The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. – Anim. Behav. 66: 893-902.
- Welling, P.P., S.O. Rytkönen, K.T. Koivula & M.I. Orell 1997: Song rate correlates with paternal care and survival in willow tits: advertisement of male quality? – Behavior 134: 891-904.

Antaget 31. januar 2006

Lars Bo Jacobsen (lbjacobsen@biostud.ku.dk)

Torben Dabelsteen (tdabelsteen@bi.ku.dk)

Adfærdsgruppen, Biologisk Institut

Københavns Universitet

Tagensvej 16, 2200 København N