

**Betydningen av oppvekstforhold
og kondisjon for sang hos ettårige
kjøttmeis (*Parus major*): en
feltstudie**

Charlotte Eriksen



CEES

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis

Biologisk institutt

UNIVERSITETET I OSLO

Masteroppgave

2010

Sammendrag

Fuglesang blir generelt betraktet som et seksuelt selektert trekk, og hos mange sangfuglarter er hunner vist å foretrekke hanner med høy sangytelse eller kompleks sangstruktur. Utviklingsstresshypotesen foreslår at lærte sangtrekk, som repertoarstørrelse, kan være pålitelige indikatorer på hannlig kvalitet, fordi hjernestrukturer assosiert med sangproduksjon og -læring utvikles i en periode tidlig i livet når unge fugler ofte opplever ernæringsstress eller andre stressfaktorer. Variasjon i ungekondisjon bør dermed korrespondere med variasjon i sangkvalitet hos voksne hanner. Sangytelse er imidlertid forventet å være nærmere knyttet til senere kondisjon og ytre miljøfaktorer. I en korrelasjonsstudie av kjøttmeis (*Parus major*) i felt, studerte jeg effekten av oppvekstforhold (antall søsken og klekkedato) og kondisjon, både som ung (vekt, tarslengde og gul fjærfarge) og voksen (vekt, vingelengde og gul fjærfarge), på repertoarstørrelse, mengde sang, strofelengde og sangrate. Det ble ikke funnet noen effekt av verken oppvekst eller nåværende kondisjon på repertoarstørrelse. Mengde sang og sangrate var imidlertid signifikant negativt korrelert med vekt ved utflygning, samt med vekt og vingelengde som voksen. Sangytelse var også assosiert med den gule fjærfargen som voksen. Resultatene antyder at repertoarstørrelse hos kjøttmeis ikke er sensitiv til hannlig kondisjon. Sangytelse kan i stedet indikere hannlig kvalitet gjennom å reflektere oppvekst eller nåværende kondisjon. Sangytelse er her funnet å være en bedre prediktor enn repertoarstørrelse for hannlig kvalitet hos kjøttmeishanner. Studien er å betrakte som innledende, og det kan ikke trekkes noen klare konklusjoner.

Abstract

*Bird song is generally regarded as a sexual selected trait, and females of many songbird species are shown to prefer males with high song output or complex song structure. The developmental stress hypothesis suggests that learned song traits, such as repertoire size, may be reliable indicators of male quality because brain structures associated with song production or -learning develops during a period early in life, when young birds often experience nutritional stress or other stress factors. Variation in nestling condition should thus correspond to variations in song quality of adult males. Song output is, however, predicted to be closer related to current condition and environmental factors. In a correlation study of great tit (*Parus major*) in field, I studied the effect of rearing conditions (number of siblings and hatching date) and condition, both as young (weight, tarsus length and yellow plumage colour) and adult (weight, wing length and yellow plumage colour), on repertoire size, song duration, strophe length and song rate. No effect of either developmental or current condition on repertoire size was found. Song duration and song rate were, however, significant negatively correlated to fledgling weight, along with adult weight and wing length. Song output was also associated with the adult yellow plumage colour. The results suggest that repertoire size of great tits are not sensitive to male condition. Song output may instead indicate male quality by reflecting developmental or current condition. Song output was in this study found to be a better predictor than repertoire size of male condition of great tit males. This study should be treated as preliminary, and no clear conclusions can be drawn.*

Innholdsfortegnelse

Sammendrag	3
Abstract.....	3
Forord	8
Innledning.....	10
Materiale og metoder.....	15
Studieart.....	15
Vokalisering og sang	15
Studieobjekter og område.....	16
Feltarbeid	16
Vår 2008	17
Høst 2008 og vår 2009.....	18
Sangopptak vår 2009	18
Ytre miljøfaktorer	19
Mål på kondisjon under oppvekst.....	20
Mål på kondisjon ved opptak.....	21
Potensielt forstyrrende miljøfaktorer	22
Dataanalyse.....	23
Sang	23
Farge	24
Statistiske analyser	25
Resultater	27
Ytre miljøfaktorer	27
Effekt av temperatur	27
Effekt av hanngruppe.....	28
Effekt av naboer.....	28
Dato for opptak	29

Dato for opptak relativt til egglegging	30
Oppvektsvariable vår 2008	30
Klekkedato	30
Antall søsken	30
Vekt ved dag 15	30
Tarslengde	31
Farge vår 2008	32
Kondisjon senere i livet	32
Vekt høst 2008	32
Vingelengde (snitt høst 2008 og vår 2009)	33
Farge vår 2009	33
Sangvariabler mot sangvariabler	36
Diskusjon	37
Repertoarstørrelse	37
Sangytelse	42
Konklusjoner	49
Litteraturliste	50
Vedlegg	67
Vedlegg A	67
Vedlegg B	68
Vedlegg C	68
Vedlegg D	69
Vedlegg E	70
Vedlegg F	70
Vedlegg G	71
Vedlegg H	71
Vedlegg I	72

Vedlegg J	73
Vedlegg K	74
Vedlegg L	74
Vedlegg M	75
Vedlegg N	75
Vedlegg O	76
Vedlegg P	76
Vedlegg Q	77
Kartotek Q1	77

Forord

Først av alt ønsker jeg å takke Tore Slagsvold og Helene M. Lampe for muligheten til å jobbe med en så interessant og spennende problemstilling til masteroppgave. Spesielt har feltarbeidet vært lærerikt. Takk for god veiledning gjennom hele oppgaven, og for tålmodige svar på alle mine spørsmål!

Tusen takk til Jeanette Heimvåg for god hjelp med å samle inn data, samt for gode diskusjoner vedrørende oppgaven, godt samarbeid og et flott vennskap. Det har vært mange lange dager på Blindern og i felt, men vi kom i mål til slutt! Du har vært en fantastisk støtte og studietiden hadde ikke vært den samme uten deg!

Takk til Ane, Rosa, Katja, Anders, Honza, Tonje og ellers alle andre som bidro til innsamling av data og godt humør i felt. Spesielt vil jeg takke deg Ane, som alltid er blid og gir av deg selv, og som hjalp meg med analyser av sangopptak i tillegg til alt arbeidet på Dæli. Rosa, også, for god hjelp med både målinger og analyser av farge. Jeg må videre takke Arild Johnsen for uunnværlig hjelp med fargeanalyser. Takk for at du tok deg tid når jeg stod fast!

Takk til Knut Krzywinski og gode venner for kommentarer på oppgaven. Det var sårt trengt ved siste innspurt. Jeg vil også takke familie og venner, både i Oslo og hjemme i Bergen, for god støtte og oppmuntring til å fortsette i tider med mye motbør. Dere er alle høyt verdsatt. Mamma, Henning og Rachel fortjener en ekstra stor takk for lange telefonsamtaler, koselige besøk, og for at dere alltid bryr dere!

Takk, spesielt til deg Christer, for at du alltid har troen på meg. Du er en utrolig flott støttespiller, med din evigvarende tålmodighet og positive innstilling. Jeg kunne ikke klart det uten deg!

Charlotte

Oslo, 2010

Innledning

Hos sangfugler synger hannene i hovedsak for å forsvare territorium og for å tiltrekke en partner, og fuglesang blir således betraktet som et seksuelt selektert trekk (Catchpole og Slater, 2008). Fuglesang er kjent å påvirke hunnlig makevalg hos mange arter (Searcy og Yasukawa, 1996), og hunner viser ofte en preferanse for høy sangytelse, målt som sanglengde eller sangrate, og stor sangkompleksitet (Catchpole og Slater, 2008; Searcy og Yasukawa, 1996). Sangkompleksitet er vanskelig å definere, men vanligvis brukes repertoarstørrelse (Nowicki et al., 1998), målt som antall sang- eller stavelsestyper som en hann er i stand til å synge (Nowicki et al., 2002; Nowicki og Searcy, 2004).

Ifølge teoretiske modeller kan hunnlige preferanser evolvere gjennom at hunnene får direkte fordeler, som bedre foreldreomsorg eller territorium av høy kvalitet, eller indirekte fordeler i form av 'gode gener' for overlevelse og reprodutiv suksess hos avkommet, ved å velge hanner med foretrukne sangtrekk (Kirkpatrick og Ryan, 1991). Sang kan således fungere som en indikator på hannlig fenotypisk eller genotypisk kvalitet (Nowicki et al., 1998). Hunnlig valg av hanner som synger mye har blitt relatert til flere direkte fordeler, som territoriekvalitet, mattilgjengelighet og økt foreldreomsorg (se for eksempel Alatalo et al., 1990; Grieg-Smith, 1982; Welling et al., 1997). Et godt eksempel på en art hvor det er funnet hunnlige fordeler ved valg av hanner med økt sangkompleksitet er trostesanger (*Acrocephalus arundinaceus*). Hos denne arten foretrekkes hanner med store stavelsesrepertoarer (Catchpole et al., 1986), og disse hannene får flere sosiale partnere (Hasselquist, 1998), samt flere kopulasjoner utenom parbåndet [eng.: extra-pair copulations] (Hasselquist et al., 1996). Hanner med store stavelsesrepertoarer er eldre og mer erfarne, og ankommer hekkeplassen tidligere. Disse hannene okkuperer de beste territoriene og produserer flest avkom. De får også avkom med større sannsynlighet for selv å nå reprodutiv alder. Hunner som velger hanner med stort repertoar hos trostesanger kan dermed potensielt oppnå både direkte og indirekte fordeler (Hasselquist, 1998).

Teori for seksuell seleksjon predikerer at hvis et trekk skal være en nyttig indikator må det være en mekanisme som forsikrer at trekket er ærlig (Gil et al., 2006; Zahavi, 1975). I følge handicap-prinsippet forsikres et signals pålitelighet gjennom kostnader som hindrer hanner av lav kvalitet i å utvikle eller opprettholde dette signalet (Grafen, 1990; Johnstone og Grafen, 1993; Zahavi, 1975). Kostnadene ved sangytelse er tydelige; selv om energetiske kostnader ved å produsere sang er mindre enn tidligere antatt (Oberweger og Goller, 2001; Ward et al., 2003, 2004), er tidskostnaden høy. Tid brukt på sang kan ikke brukes på

furasje eller predatorspeiding og omvendt (Møller et al., 1998; Nowicki og Searcy, 2004). Hanner i bedre kondisjon, eller som har bedre territorium, kan ta seg råd til å bruke mer tid på sang (Nowicki og Searcy, 2004). Sangkompleksitet er derimot vanskeligere å forklare som en pålitelig indikator, da det ikke er åpenbart hvorfor det er mer kostbart å produsere komplekse sanger enn enkle sanger (Catchpole og Slater, 2008; Nowicki og Searcy, 2004).

Generelt lærer sangfugler sangene sine i en ”sensitiv periode” tidlig i livet når ’sangsystemet’ fremdeles er under utvikling (Nottebohm, 1999). Sangsystemet til fugler er komplekst og består av mange sammenkoblede nuclei. To av disse, HVC [eng.: High Vocal Centre] og RA [eng.: the Robust nucleus of Archistriatum], er viktige for læring og produksjon av sang (Nottebohm, 1976, 1981), og det er demonstrert et sterkt forhold mellom repertoarstørrelse og størrelsen på disse hjernestrukturane (Airey et al., 2000; DeVoogd et al., 1993; Garamszegi og Eens, 2004; Nottebohm, 1981; Pfaff et al., 2007, men se blant annet Brenowitz et al., 1991, 1995). Denne hjerneplassen kan være kostbar i form av utviklingskostnader eller gjennom konkurrerende krav om plass eller ressurser (Gil og Gahr, 2002).

I 1998 introduserte Nowicki og kolleger ernæringsstresshypotesen [eng.: the nutritional stress hypothesis] (Nowicki et al., 1998). Denne hypotesen foreslår at lærte sangtrekk, som repertoarstørrelse og lokal sangstruktur (Nowicki et al., 2002), kan være pålitelige indikatorer på hannlig kvalitet, fordi hjernestrukturer assosiert med læring og produksjon av sang utvikles i en periode når unge sangfugler, som unger i reir og like etter utflygning, har størst sannsynlighet for å oppleve underernæring. Forskjeller i omfanget av ernæringsstress i sensitive stadier, og i individuell respons på dette, vil gi variasjon i hjerneutvikling og sanglæring. På denne måten kan hannens sanger ærlig indikere hvor bra han klarte seg i møte med ernæringsstress tidlig i livet. Unger som opplever mye stress vil ikke være i stand til å investere tilstrekkelig med ressurser i sangsystemet til å utvikle de nødvendige hjernestrukturane for å lære kompleks sang. Individuer med generelt gode genotyper kan til en viss grad ha mer robuste fenotyper i møte med stress. Evne til å uttrykke prefererte sangtrekk gjenspeiler da ulike aspekter av fenotypisk og genotypisk kvalitet, og hunner som velger hanner basert på sangtrekk som reflekterer utfallet av læring velger da hanner som gjorde det bedre under utviklingen. Lærte sangtrekk, som individuell repertoarstørrelse, blir da pålitelige indikatorer på hannkvalitet, hvor ærligheten opprettholdes av utviklingskostnadene ved sang (Nowicki et al., 1998, 2002).

Buchanan et al. (2003) utvidet denne hypotesen til en mer generell utviklingsstresshypotese [eng.: developmental stress hypothesis], da også andre stressfaktorer enn underernæring kan påvirke utvikling av hjernen og fenotypen. For eksempel utsettes ungene ofte for parasittangrep, lave temperaturer, forstyrrelse, uforutsigbar mattilgang eller negative sosiale interaksjoner (Buchanan et al., 1999, 2003). Disse kan ha betydelige effekter på ressursallokeringer under utvikling og føre til dårligere sanglæring (Spencer et al., 2003). Stressende forhold kan også føre til vedvarende forhøyede nivåer av stresshormonet corticosterone, som er vist å ha skadelige effekter på nevralt utvikling (Buchanan, 2000).

Flere studier har testet aspekter ved utviklingsstresshypotesen, og hos mange arter er det demonstrert en effekt av stressfaktorer på hjernestrukturer som kontrollerer sang og på sangtrekk som foretrekkes av hunner. Hos sumpspurv (*Melospiza georgiana*) i fangenskap fant Nowicki et al. (2002) at hanner med eksperimentelt begrenset næring hadde signifikant mindre volumer av både HVC og RA enn kontrollene. Det ble ikke funnet noen forskjell i repertoarstørrelse mellom behandlingsgruppene, men kontrollene lærte sangene de hørte som unge mer presist. En liknende effekt på HVC er også funnet hos sangspurv (*Melospiza melodia*) (McDonald et al., 2006). Hos stær (*Sturnus vulgaris*) i fangenskap er det funnet at uforutsigbar mattilgang og sosial rang i den sensitive perioden påvirker både sangytelse og sangkompleksitet hos hanner (Buchanan et al., 2003; Spencer et al., 2004).

Kullstørrelse er vist å medføre stress og å påvirke kondisjon. Hos måkefink (*Lonchura striata*) i aviarium, uten manipuleringer, fant Soma et al., (2006) at en redusert kullstørrelse og få hannlige søsken, førte til økt kroppsstørrelse og repertoarstørrelse hos hanner, mens sangytelse i hovedsak var knyttet til kroppsstørrelse. Hos blåmeis fant imidlertid Dreiss et al. (2006) at ungekondisjon og sangytelse, men ikke repertoarstørrelse, ble negativt påvirket av økt kullstørrelse. Det er også funnet en negativ effekt av parasitter; kanarifuglhanner (*Serinus canaria*), infisert med malaria som unge i fangenskap, utvikler enklere sanger og får redusert HVC-volum (Spencer et al., 2005 I), og hos kjøttmeis (*Parus major*) i felt får hannlige unger infisert med fuglelus (*Ceratophyllus gallinae*) redusert sangvarighet (Bischoff et al., 2009).

Hos sundaastrild (*Taeniopygia guttata*) i fangenskap har flere eksperimentelle studier rapportert en effekt av stressfaktorer som diettbegrensning, forhøyet corticosteronnivå og kullstørrelse på HVC (Buchanan et al., 2004), sangkompleksitet, sangytelse og/eller presisjon i læringsevne (Brumm et al., 2009; de Kogel og Prijs, 1996; Holveck et al., 2008; Naguib et al., 2008; Spencer et al., 2003, 2005 II; Zann og Cash 2008;). Andre har imidlertid feilet i å finne slike sammenhenger (Bolund et al., 2009; Gil et al., 2006). Noen studier har indikert at

sundaastrild muligens er i stand til å kompensere for dårlige oppvekstforhold uten å gjøre betydelige livshistorieavveininger (Bolund et al., 2009; Naguib et al., 2008).

Enkelte har testet utviklingsstresshypotesen i felt ved bruk av mer indirekte mål på kondisjon; tarslengde, som kan reflektere ernæring (Searcy et al., 2004), er funnet å korrelere positivt med både repertoarstørrelse (Doutrelant et al., 2000) og sangytelse hos blåmeis (*Cyanistes caeruleus*) (Poesel et al., 2001), og hos trostesanger fant Nowicki et al., (2000) i en observasjonsstudie at stavelsesrepertoaret hos voksne hanner var positivt korrelert med ungers fjærvekst, som også påvirkes av ernæring (Searcy et al., 2004).

Målet med denne studien var å undersøke sammenhengen mellom oppvekstmiljø og sangkvalitet hos kjøttmeis. En nøkkelprediksjon i utviklingsstresshypotesen er at variasjon i kondisjonen hos unge hanner bør reflekteres i sangene de synger som voksne – i trekk som hunner bruker i makevalg (Nowicki et al., 2002). Jeg testet denne prediksjonen i felt, hvor fuglene ble utsatt for minst mulig kunstig behandling. Studier har vist at hunner hos kjøttmeis foretrekker hanner med store sangtyperepertoarer (Baker et al., 1986), og at repertoarstørrelse og strofelengde hos denne arten er positivt korrelert med hannlig overlevelse og reproduktiv suksess (Lambrechts og Dhondt, 1986; McGregor et al., 1981).

Som estimerer på ungevekst og kondisjon under utvikling hos hannene, har jeg brukt tarslengde og vekt, samt styrken på den gule fargen på kjøttmeisens bryst, da disse tre målene tidligere er vist å korrelere positivt med oppvekstforholdene (se for eksempel Hørak et al., 2000; Merilä og Wiggins, 1995; Searcy et al., 2004;). I tillegg så jeg på effektene av kullstørrelse, som kan representere konkurranse fra søsken, samt klekkedato, som er avgjørende for at ungeperioden hos kjøttmeis skal sammenfalle med toppen av larveforekomsten i hekkesesongen. Repertoarstørrelse vil være hovedmålet på sangkvalitet i denne studien, da utviklingsstresshypotesen først og fremst er ment å forklare hvordan *lærte* sangtrekk kan være indikatorer på hannlig kondisjon. Dette betyr imidlertid ikke at andre sangtrekk ikke også kan påvirkes av underutvikling i hjernen som følge av utviklingsstress, selv om det for disse, i motsetning til lærte sangtrekk, eksisterer mer direkte kostnader knyttet til sangproduksjon (eksempelvis energi- og tidsbruk). Jeg benytter således også sangytelse som mål på hannenes sangkvalitet for ytterligere å utforske hvordan disse (eventuelt) kan være ærlige kvalitetsindikatorer.

I tråd med utviklingsstresshypotesen forventet jeg i denne studien å finne at kjøttmeishanner med gode forhold og god kondisjon under oppveksten produserte sang av bedre kvalitet – har større repertoar – og eventuelt sang mer som voksne. Jeg forventet at sang var assosiert med oppvekstmiljø, men at sangytelse og repertoarstørrelse i ulik grad ble

påvirket av kondisjon senere i livet og av ytre miljøfaktorer. Det ble derfor inkludert mål på senere kondisjon (vingelengde, vekt og farge målt påfølgende høst og vår, etter utflygning) og ytre miljøfaktorer (antall naboer, dato for sangopptak og temperatur i første hekkesesong). Repertoarstørrelse var forventet å bli mest påvirket av oppvekst, da det ikke er andre tydelige kostnader forbundet til dette sangtrekket. Sangytelse var derimot forventet å være vesentlig påvirket av nåværende kondisjon og av faktorer, som temperatur og mattilgang, da sangytelse har kostnader relatert til disse faktorene (Catchpole og Slater, 2008; Gil og Gahr, 2002; Møller et al., 1998; Nowicki og Searcy, 2004).

Materiale og metoder

Studieart

Kjøttmeis (*Parus major*) er 14-15 cm lang, og dermed den største av meiseartene. Den er utbredt og forekommer i det meste av landet, i alle typer skog. Karakteristisk for kjøttmeisen er det gule brystet med den svarte midtstripen. Hos hunnen er bryststripen mindre fremtredene. Hunnen er, i likhet med ungfuglen, også generelt mattere i fargen, men ellers er kjønnene svært like. Kjøttmeisen spiser insekter, frø og annen vegetabilsk kost, og om våren og sommeren utgjør grønne sommerfugllarver (*Lepidoptera*) hovednæringen (Bentz og Génsbøl, 1998; Fonstad et al., 2008; Hafthorn, 1971). Kjøttmeisen er sosialt monogam i Europa (Cramp og Perrins, 1993) og territoriell i hekkesesongen, og bygger reir i hulrom, som for eksempel hule trær eller fuglekasser. Kullet består av cirka 7-14 egg som legges sent i april eller tidlig i mai og som ruges av hunnen i cirka 14-15 døgn. Hunnen produserer normalt ett egg hver dag (Harrison, 1985). Et senere kull, mindre enn det første, kan forekomme senere i sesongen. Ungene forlater reiret flygedyktig når de er cirka 18-22 dager gamle, men blir ikke selvstendige før noen uker senere. Begge kjønn bidrar til å mate ungene (Bentz og Génsbøl, 1998; Hafthorn, 1971).

Vokalisering og sang

Kjøttmeisen synger enkle sanger som repeteres flere ganger. Den minste enheten av sangen er en gruppe på én til mer enn fem ulike toner som kalles en frase. Én til mer enn 20 fraser repeteres raskt på en stereotypisk måte i et kort utbrudd av sang som kalles en strofe. En strofe varer normalt fra ett til fem sekunder og etterfølges av en ny strofe noen få sekunder senere. Kjøttmeis synger ofte én sangtype i noen minutter, før den skifter til en annen type. Ulike sangtyper har forskjeller i frasestruktur (antall toner per frase, tonelengde, tonefrekvens, osv.) og kan lett skilles fra hverandre i lydspektrogrammer. Individuelle hanners repertoar består av én til ni – dog sjeldent mer enn seks – sangtyper. Selv om hanner innen en lokalitet deler sangtyper, er det betydelig variasjon i sammensetningen av repertoaret mellom hanner (McGregor og Krebs, 1982, 1989). Kjøttmeishanner synger i hovedsak like før og under hekkesesongen, og sangen brukes aktivt både ved territorieforsvar og ved maketiltrekning (Catchpole og Slater, 2008; Dhondt og Lambrechts, 1991). Sangaktiviteten toppe seg like før soloppgang om morgenen, etter territorieetablering og paring. Denne ”dawn” sangen er

knyttet til hunnens fertilitet og egglegging, og antas å spille en rolle i makevokting (Mace, 1987).

Studieobjekter og område

Feltarbeidet ble utført i et 1,6km² stort område lokalisert på Dæli (60° N, 10 38° Ø), like utenfor Oslo, Norge i perioden mars 2008 til juli 2009. I dette området, som i hovedsak består av løvskog, finnes det rundt 500 fuglekasser. Disse er satt opp cirka 1,5m over bakken på trær som står cirka 50m fra hverandre, og fuglene kan således få naboer på alle sider. For å begrense predasjon fra blant annet katter (*Felis catus*) og flaggspett (*Dendrocopus major*) er det satt opp hønsenetting rundt inngangshullene i fuglekassene, samt en spiker for å sikre lokket. Hvert år bygger 70-80 kjøttmeispar og 110-120 blåmeispar reir i disse kassene, sammen med liknende antall av svarthvit fluesnapper (*Ficedula hypoleuca*), noen få spettmeis (*Sitta europaea*) og svartmeis (*Periparus ater*) (Amrhein et al., 2008; Johannesen et al., 2006).

Siden 1995 har kjøttmeispopulasjonen på Dæli blitt kryssfostret med populasjonen av blåmeis i samme studieområde. Dermed vokser noen kjøttmeisunger (kontroller) opp med foreldre av samme art – enten sine egne eller fosterforeldre – mens andre har fosterforeldre hvor en eller begge er blåmeis. Grunnet størrelsesforskjellen mellom de to artene får ikke blåmeisforeldre mer enn 4-6 kjøttmeisunger å fostre opp. Det er vist at kjøttmeis som vokser opp hos blåmeisforeldre ikke får redusert overlevelse, verken i reiret eller etter utflygning (Slagsvold og Hansen, 2001). Da det kan være vanskelig å få sangopptak av tilstrekkelig antall individer i løpet av én sesong, ble det benyttet både kontroller og kryssfostrede hanner i denne studien.

Feltarbeid

Hannene i denne studien vokste opp våren 2008, og data ble samlet inn i perioden mars 2008 til juli 2009. Våren 2008 ble det registrert oppvekstforhold og kondisjon hos de unge hannene, mens det i løpet av høsten 2008 og på våren 2009 ble det foretatt ytterligere morforlogiske målinger (vekt, tars- og vingelengde) av hannene ved gjenfangst. Fargemålinger og sangopptak ble gjort på våren 2009. Gjennom feltsesongen våren 2009 ble det også foretatt målinger og registreringer av hannenes fitness og hekkesuksess (ikke benyttet i denne studien).

Vår 2008

For å følge de ulike stadiene av hekkesyklusen våren 2008, ble fuglekassene inspisert regelmessig fra tidlig vår til slutten av ungeperioden. I slutten av mars ble fuglekassene rensert og reparert, samt at "eiere" av kassene ble registrert etter hvert som hannene okkuperte territorier. Deretter ble utviklingen av reirbygging i kassene overvåket ved å besøke kassene cirka hver tredje til fjerde dag (fra tom kasse til ferdig reir).

Da reirene var regnet som ferdige ble kassene sjekket for egg cirka hver tredje dag, frem til siste egg var lagt, det vil si når samme antall egg ble funnet to ganger på rad og hunnen ble observert rugende (eggene var varme). Kullstørrelsen ble så notert. 14 dager etter dette ble kassene sjekket annenhver dag for klekkede unger. Når det ble funnet klekkede unger ble største og minste unge i kullet veid til nærmeste 0,1g (med 10g Pesola vekt). Ut i fra dette ble det beregnet klekkedato for den største ungen, basert på en vekstkurve (T. Slagsvold, pers. komm.), der dagen for klekking ble regnet som dag 0. Hvis ikke alle ungene i kassen var klekket, ble kassen sjekket på nytt to dager senere (ikke dagen etter, for å unngå unødige forstyrrelser av kullet og foreldrene), helt til alle unger var klekket. Cirka ti dager gamle (snitt per kull) ble ungene ringmerket med en unikt nummerert metallring og to fargeringer (én for året og én for behandling).

Da ungene var 15 dager gamle, ble de veid til nærmeste 0,1g (med 50g Pesola vekt), i tillegg til at ringmerkingen ble kontrollert. Det ble også gjort fargemålinger av guldfargen på ungenes bryst på dag 15. Refleksjonsspektra (300-700nm) av brystfjærene ble målt ved bruk av et bærbart spektrometer, *Ocean Optics S2000*, med illuminering fra en *TOP Sensor Systems* deuterium-halogen lampe *DH-2000*. Enden av den fiberoptiske proben ble montert [eng.: mounted] inni en matt svart tube som ekskluderte omgiende lys, og ble holdt i en 90° vinkel mot overflaten. Dette ga et målingsområde på 6mm i diameter. Refleksjonsdataene ble generert relativt til en hvit standard (*WS-2*, *Ocean Optics*). Det ble foretatt fem målinger fra hver flekk per fugl. Hvert måleresultat ble konstruert fra et snitt av de fem refleksjonskurvene ved bruk av *OOIbase*-programvare. Spektrometeret ble kalibrert mot den hvite standarden jevnlig, og den hvite standarden ble sjekket før måling av hver fugl for å verifisere en 100 % refleksjon. Tidligst 22 dager etter klekking, da alle ungene hadde forlatt kassene, ble kassen rensert. Feltseasonen ble avsluttet tidlig i juli.

Høst 2008 og vår 2009

Høst 2008 og vår 2009 ble mange av rekruttene som vokste opp i kassene våre fanget inn igjen og gitt en unik kombinasjon av fargeringer. Fuglene ble fanget inn med nett, plassert ved matstasjoner spredt utover feltområdet. Ved hver gjenfangst ble det målt vekt (med 50g Pesola vekt), i tillegg til at det ble målt vingelengde til nærmeste 0,5mm med skyvelære, og tarslengde til nærmeste 0,1mm med linjal. Da hannene ble fanget flere ganger på høsten og våren, ble det beregnet snittverdier basert på alle gjenfangstmålingene for henholdsvis tarslengde og vingelengde. For vekt ble imidlertid målinger gjort på våren 2009 utelatt grunnet manglende verdier, og det ble kun beregnet snitt for gjenfangstmålingene på høsten 2009. Nye fargemålinger ble gjort våren 2009, på samme måte som foregående vår.

Våren 2009 ble feltarbeidet i hovedsak utført likt som for våren 2008, men nå var det mine hanners eventuelle avkom det ble registrert data på. I tillegg til målinger av de tilsvarende dataene som foregående vår, ble ulike mål på partnerkvalitet, slik som alder, eggleggingsdato og liknende (inkludert blodprøvetagning for DNA-basert fastsettelse av farsskap) målt. Disse dataene representerer hekkesuksess og fitnesskonsekvenser for hannene i min studie. Det var imidlertid ikke mulig å utforske disse dataene i denne studien, så disse vil bli analysert et annet sted.

Sangopptak vår 2009

Våren 2009 ble det gjort sangopptak av de rekrutterte kjøttmeishannene fra pullus 2008, i perioden fra slutten av april til midten av mai (29.04.09-11.05.09). I april og mai når hunnene hadde begynt å legge egg eller ruge og hannene forsvarte territorier, besøkte jeg kasser med hanner som var interessante for min studie. Jeg var på plass i nærheten av den aktuelle kassen cirka én time før soloppgang, og begynte opptaket når hannen startet sangen. Bærbart opptaksutstyr (*Sound Devices 702* digital opptaker med parabolmikrofon) ble brukt. Før soloppgang var det mørkt og ikke mulig å lese av ringmerkinger. Jeg begynte derfor med opptak av den hannen som med høyest sannsynlighet var riktig hann, basert på nærhet og plassering i forhold til reiret. Jeg fulgte hannen med kikkert og var i kontinuerlig bevegelse i retning sangkilden. Jeg gjorde opptak til jeg hadde minst en halvtime med sammenhengende sang. Jeg valgte de første 30 minuttene av dawnsang, da hannene synger svært aktivt utenfor kassen på denne tiden, mens hunnen fremdeles er i kassen, etter å ha tilbrakt natten der. Når hunnen forlater kassen, vanligvis etter 30 minutter, slutter hannen å synge og blir mer opptatt av å vokte hunnen (Johannesen et al., 2006). Derfor hadde hannene i stor grad sluttet å

syngte etter at solen var stått opp. Det var ikke alltid hannene sang, muligens grunnet suboptimalt vær eller kanskje fordi det var litt for tidlig i hekkefasen. Det var generelt fint vær, og kun én dag i løpet av opptaksperioden var været for dårlig til å gjøre opptak. Noen ganger var det ikke mulig å identifisere hannen (mange sang samtidig og jeg fikk ikke observert riktig hann). Dersom hannens ringkombinasjon ikke ble observert i kikkert under sangopptaket, fulgte jeg med på hannen etter sangopptaket, gjerne med playback, for å lokke hannen nærmere og innen synsvidde. Jeg klarte ikke alltid å lese av alle fire ringene, men visste på forhånd hvilke ringer som var de viktigste å få avlest. Fikk jeg ikke observert noen av ringene (for eksempel ved tåke), men var av andre grunner ganske sikker på at det var riktig hann (hannen oppholdt seg svært nær kasse under opptak og ingen andre hanner var i nærheten av samme art til forveksling), ble denne brukt. Det ble kun gjort ett opptak av hver hann. Ett opptak av dawnsang er sannsynligvis ikke nok til å få hele repertoarstørrelsen til en hann, men det er gode indikasjoner på at fugler gjennomgår en stor del av repertoarene sine i løpet av én morgen (se for eksempel Doutrelant et al., 2000). Jeg fikk totalt opptak av 16 kjøttmeishanner som hadde vokst opp i våre kasser i 2008 (1k). Av disse var 13 av brukbar kvalitet for videre analyse. Syv av disse hannene var kontroller (hanngruppe 1) og de resterende seks var kryssfostrede (hanngruppe 2) (Vedlegg B).

Ytre miljøfaktorer

I tillegg til oppvekstmiljø og senere kondisjon, kan sangkvaliteten være avhengig av ytre faktorer. Det ble derfor registrert data for variabler som kan tenkes å påvirke sangen til hannene. Fra meteorologisk institutt ble det hentet målinger av værforhold, målt ved Blindern værstasjon, for de dagene det ble gjort opptak; minimumstemperaturen om natten (kl. 00.00-05.00), temperatur om morgenen (kl. 05.00), vindhastighet (kl. 05.00), maksimumstemperatur dagen før, samt skydekke (kl. 04.00). Det viste seg imidlertid at alle værforholdsvariablene, med unntak av maksimumstemperatur dagen før opptak, var svært korrelert med hverandre (resultater ikke vist). Av denne grunn, samt at maksimumstemperatur dagen før opptak ikke nevneverdig korrelerte med noen av sangvariablene i innledende analyser (resultater ikke vist), ble det vurdert som mest hensiktsmessig og biologisk relevant å benytte kun minimumstemperatur om natten på opptaksdagen. I opptaksperioden var det svært lite nedbør, og derfor ble målinger av nedbør utelatt fra analysene.

Som mål på naboer ble det laget to variabler: antall kjøttmeisreir og antall blåmeisreir innen 100 meter fra den aktuelle hannens kasse (et typisk territorium hos kjøttmeis har en

radius på cirka 50 meter). Disse målingene ble gjort ved bruk av passer og kart, gjennom manuelt å telle antall kasser av de to artene innen de respektive avstandene. Tvilstilfeller ble kontrollert ved bruk av GPS-koordinater. Jeg kan dessverre ikke skille mellom hunnlig og hannlig påvirkning, men siden kjøttmeis er monogam i dette studieområdet, vil en endring i sang som følge av naboer sannsynligvis skyldes rivaliserende hanner. Det ble også registrert kryssfostringsbehandling for hannene og dato for sangopptak. I tillegg ble opptaksdato relativt til første egg beregnet.

Mål på kondisjon under oppvekst

Som mål på kondisjon under oppvekst ble de to standardmålene, vekt ved dag 15 og tarslengde benyttet, da disse variablene tidligere er vist å være avhengig av oppvekstforhold (se for eksempel Merilä og Wiggins, 1995; Nowicki et al., 2000; Searcy et al., 2004). Vekt ved dag 15 er vist å predikere ungenes overlevelsesrate og reproduktive suksess (Perrins, 1965; Perrins og McCleery, 2001; van Noordwijk et al., 1988). Fugler som er større ved utflygning forblir større gjennom hele livet (Perrins og McCleery, 2001). Tarslengden er tidligere vist å gi pålitelig informasjon om oppvekstmiljø, og å gjenspeile interaksjonen mellom genotype og miljø (Dhondt, 1982; Doutrelant et al., 2000; Merilä og Fry, 1998). Med økende tarslengde øker overlevelsesraten og andelen seiringer i interaksjoner med andre hanner (Garnett, 1981). Tarslengde endrer seg lite etter utflygning (Alatalo og Lundberg, 1986; Merilä og Wiggins, 1995; Perrins, 1979; van Noordwijk et al., 1988), og derfor ble tarslengde målt på høsten 2008 og våren 2009 betraktet som oppvekstvariabel.

I tillegg benyttes den gule fjærfargen på kjøttmeishannenes bryst, målt ved dag 15, som et tredje mål på kondisjon under oppvekst. Gulfarge er vist å reflektere mengden karotenoider i kosten (Slagsvold og Lifjeld, 1985), som igjen er vist å passere uendret fra larve til kjøttmeis (Partali et al., 1987). Karotenoidene kan blant annet fungere som antioksidanter mot oksidativt stress (Møller et al., 2000, men se Isaksson og Andersson, 2008). Siden karotenoider ikke kan syntetiseres av dyr selv, må de opptas gjennom kosten, og derfor er ekspresjonen av disse pigmentene antatt å være næringsbegrenset. Det er foreslått at karotenoidbaserte fargetrekk kan signalisere furasjeringseffektivitet eller god helse, fordi individer må gjøre en avveining mellom å bruke karotenoider på fargesignaler eller å bruke dem til andre viktige fysiologiske funksjoner som immunfunksjon og bekjempelse av frie radikaler (Møller et al., 2000). Hos kjøttmeis er det vist at mengden karotenoider i brystfargen korrelerer med mengden sommerfugllarver i kosten (Eeva et al., 1998; Slagsvold og Lifjeld.,

1985), og at karotenoidene forblir uendret gjennom næringskjeden, fra primærprodusent til kjøttmeis (Partali et al., 1987). Kjøttmeisunger oppvokst i 'gode habitater' utvikler en sterkere gulffarge enn de som vokser opp under dårligere kår (Hörak et al., 2000). Flere studier har også funnet at gulffarge hos kjøttmeis er korrelert med både kroppskondisjon og paringssuksess (Dauwe og Eens, 2008; Galván, 2010; Hegyi et al., 2007; Senar og Quesada, 2006; Senar et al., 2008).

Som estimat på oppvekstforhold ble det benyttet kullstørrelse, målt som antall unger utflydd, da et høyt antall søsken er forventet å skape økt konkurranse om ressurser. Manipuleringseksperimenter med meiser har blant annet vist at økt kullstørrelse medfører lavere ungevekt og lavere gjenfangstrater (Lindén, 1988; Nur, 1984; Smith et al., 1987; Tinbergen, 1987). I tillegg ble klekkedato brukt som et estimat for oppvekstforhold, da også denne variabelen er vist å predikere overlevelse av ungene og vekt ved utflygning (Siikamäki, 1998; Verboven og Visser, 1998). Mengden og kvaliteten på maten kan variere gjennom hekkesesongen, for eksempel mengden larver, og det er viktig for fuglene å treffe riktig med hekketidspunktet (Perrins, 1965). Jeg antar at de som klekker tidlig og som har få søsken å konkurrere mot, vil ha bedre kondisjon (Soma et al., 2006).

Mål på kondisjon ved opptak

Kondisjon etter oppvekst, som blant annet kan avhenge av nåværende ernæring, kan muligens påvirke hannenes sangkvalitet hvis sang er energikrevende å produsere. Derfor ble flere mål på kondisjon ved opptak inkludert i denne studien. Vekt er et plastisk størrelsesmål, som vil si at det endres gjennom livet avhengig av ernæring og kondisjon her og nå, og brukes derfor som et mål på kondisjon ved opptak (Gosler og Harper, 2000). Vingelengde er et mål på kroppsstørrelse (Gosler et al., 1998), som tidligere har vist seg å henge sammen med ernæring under oppveksten (Searchy et al., 2004), men som også fortsetter å vokse linjært med alder (Gosler et al., 1998; Stewart, 1963). Alle hannene mine var ett år gamle, og variasjon i vingelengde burde skyldes nåværende kondisjon fremfor aldersforskjeller. Jeg brukte derfor vingelengde her som et mål på størrelse og kondisjon senere i livet. Fargemålinger av den gule brystfargen ble foretatt våren 2009, som mål på hannenes kondisjon ved opptak. Hanner av høy kvalitet får gjerne gode territorier med rikelig tilgang på sommerfugllarver, og kan ta seg råd til mer sang (Gottlander et al., 1987; Reid, 1987).

Potensielt forstyrrende miljøfaktorer

Miljø under selve opptakene, deriblant naboer, kan ha påvirket sangen. Hannene som opplever å ha mange rivaliserende hanner eller andre hunner (se for eksempel Galeotti et al., 1997), som konkurrerer om lydrommet i nærheten av territoriet sitt, kan tenkes å synge mindre (og eventuelt varsle mer) enn andre.

En annen faktor er værforholdene før og under opptak. Det er vist at temperatur om natten kan påvirke sangytelse hos flere arter (Gottlander, 1987; Reid, 1987; Slagsvold, 1977; Thomas, 1999, men se Berg et al., 2005). Ved veldig lave temperaturer kan det være ekstra krevende å synge, da dette vil føre til ytterlige energitap utover den energien som trengs for å opprettholde kroppsvarmen (Gottlander, 1987; Reid, 1987; Thomas, 1999). Temperaturens innvirkning kan kanskje avhenge av hannens kondisjon. En hann i god kondisjon vil kanskje tåle kostnadene det medfører å synge med høy kvalitet ved kaldt vær. Jeg tok derfor med i betraktning effekten av lav temperatur på dawn sangen, da en kald natt kunne tvinge fuglene til å furasjere på bekostning av synging (Parker et al., 2006).

Hannene i studien hadde to behandlingsgrupper, der hanngruppe (1) var kontroll (hadde egne foreldre, med unntak av én hann, som vokste opp hos kjøttmeisforeldre som ikke var hans egne) og hanngruppe (2) hadde fosterforeldre hvor begge var blåmeis eller blandet par (hybridpar) med kjøttmeisfar og blåmeismor (2 hanner). Dietten kan variere mellom blåmeis og kjøttmeis, da blåmeis furasjerer mer aktivt i tretoppene (Slagsvold og Wiebe, 2007) hvor de muligens får bedre tilgang til larver. Dette kan medføre at ungene får mat av bedre kvalitet.

Repertoarstørrelse og andre sangtrekk kan muligens avhenge av når i sesongen opptakene blir tatt. Det er mulig at repertoarstørrelsen eller sangytelsen øker utover i sesongen, da det er vist at størrelsen på HVC øker gjennom hekkesesongen hos kjøttmeis (Silver et al., 2003). Hvis kostnaden ved å synge avhenger av temperatur og mattilgjengelighet, ville man kanskje forvente at individer som synger tidligere i sesongen gjør det dårligere enn senere syngende individer (Poesel et al., 2001). Alternativt kan sangen avta utover i sesongen, hvis for eksempel høykvalitetshanner klarer å synge bedre selv under dårlige forhold. Nedgang i sangytelse kan reflektere en nedgang i hannkvalitet. Lavkvalitetshanner kan ha blitt tatt opptak av senere i sesongen, fordi de finner partner senere eller fordi de starter å pare seg senere sammenliknet med hanner av høy kvalitet (Poesel et al., 2001). Dato henger ofte sammen med temperatur (Berg et al., 2005), men ble likevel tatt med som en egen variabel i analysene. Sangen kan muligens også påvirkes av når i eggleggingen opptaket tas, da hunnens fertilitet og egglegging kan påvirke hvor mye energi hannen legger i sangen (Mace, 1987).

Dataanalyse

Sang

Analyse av sangopptakene ble gjort med Raven Pro 1.3 (Cornell Laboratory of Ornithology) programvare. Følgende sangvariabler ble brukt i analysene:

- *Repertoarstørrelse*, definert som antallet distinkte sangtyper sunget av hannen i løpet av opptaket.
- *Mengde sang*, definert som totalt antall minutter med sang i løpet av opptaket.
- *Sangrate*, definert som antall strofer per minutt.
- *Strofelengde*, definert som lengden per strofe målt i sekunder.
- *Sangstart relativt til soloppgang*, definert som antallet minutter hannen begynte å synge før soloppgang.

Ut i fra spektrogrammene ble det registrert antall sangtyper som mål på repertoarstørrelse. For å skille mellom de ulike sangtypene ble det gjort en vurdering av frekvens, tempo og form. For hver sangtype i hvert opptak ble det målt antall strofer og start- og sluttidspunkt for hver strofe. Strofer ble definert som en gruppe med fraser som ble sunget sammen med opptil 0,5 sekunder (sek.) mellomrom. Dersom det var mer enn 0,5 sek. mellom to grupper av toner ble disse regnet som to ulike strofer. 0,5 sek. er brukt til å definere strofer for blåmeissang (Poesel et al., 2004), og ble også brukt her, da nesten halvparten av kjøttmeishannene var kryssfostret og sang noe blåmeissang (Vedlegg Q). Basert på disse målingene ble mengde sang kalkulert som varigheten av hver strofe sammenlagt, sangrate som antall strofer produsert i løpet av opptaket på 30 minutter og strofelengde som den samlede varigheten av strofer delt på antall strofer i løpet av opptaket.

I løpet av opptakene var det noen av hannene som varslet mellom sangen. Dette kan ha flere årsaker, blant annet at rivaliserende hanner eller predatorer befant seg i nærheten, eller kanskje at personen som tok opptak sto for nærme kassen. Varslingene ble målt på samme måte som vanlig sang. Varsling ble likevel ikke tatt med i analysene, da det viste seg at hannene varslet svært lite i løpet av opptakene; flere varslet ikke i det hele tatt, og høyeste måling var 2,8 minutter (Vedlegg A; snitt = 0,4, SD = 0,77).

Grunnet bakgrunnsstøy fra trafikk og andre fugler, samt avstanden til riktig fugl, var styrken og kvaliteten på signalet som ble fanget opp av lydopptakeren varierende. Dette kan ha hatt innvirkning på noen av målingene. Stroffene hadde også varierende grad av ekko, noe

som også kan ha virket inn på målingene. Men ved konsekvent å måle sterkeste del av sangen, ble denne feilkilden forsøkt redusert. Alle sanganalysene ble gjort av samme person (undertegnede), så feilkilden her burde være konsekvent, og veldig usikre opptak (3) ble utelatt fra studien.

Farge

Basert på målingene som ble gjort med spektrometer ble det beregnet objektive indekser for de tre hoveddimensjonene av fargepersepsjon: lysstyrke (spektral intensitet), fargetone (spektral lokalitet) og kroma (spektral renhet/metning) (Andersson og Prager, 2006; Hailman, 1977). Disse tre fargeparametrene ble estimert i henhold til formlene i Andersson og Prager (2006):

- *Lysstyrke* ble estimert som gjennomsnittlig refleksjon, $R_{320-700}$ (R_{av}). Lysstyrke i seg selv, viser sjelden noen sammenheng med kvalitet hos meiser, men lave verdier (kombinert med høye kromaverdier) vil ofte reflektere mye pigment for gulffarge (Andersson og Prager 2006; Johnsen, A., pers. komm.). I innledende analyser i denne studien viste det seg at lysstyrke ikke korrelerte med karotkroma. Det er derfor lite sannsynlig at denne variabelen vil gjenspeile kvalitet hos kjøttmeishannene mine. Lysstyrke ble av denne grunn ikke inkludert i analysene (Andersson og Prager, 2006).
- *Fargetone* ble estimert som bølgelengden hvor refleksjon er halvveis mellom minimum og maksimum (λR_{50}). Høye verdier tyder på en forskyvning av spekteret mot høye bølgelengder, noe som kan være en effekt av økt konsentrasjon av pigment (Andersson og Prager, 2006).
- *Kroma* ble estimert ved $(R_{700}-R_{450})/R_{700}$ (karotkroma; C_{car}). Karotkroma burde indikere innvirkningen av karotenoider direkte, siden den gule brystfargen hos kjøttmeis er luteinbasert (etterfulgt av zeaxanthin) og lutein absorberer sterkest ved 450nm. Høye verdier tyder på mye lutein pigment, noe som trolig er positivt korrelert med kvalitet for en umettet gulffarge som kjøttmeisen har (Andersson og Prager, 2006; Johnsen, A., pers. komm.). Karotkroma har også i tidligere studier vist seg å være kondisjonsavhengig (Johnsen et al., 2003).

Statistiske analyser

De statistiske analysene ble utført ved bruk av MiniTab 15 *Statistical Software* og JMP *Statistical Software*. Vedlegg A, B og C gir en oversikt over de ulike variablene som inngikk i analysene. Det ble antatt normalfordeling for alle kontinuerlige variabler, da ingen gav signifikante avvik i normalitetstest (resultater ikke vist). Alle sangvariablene var kontinuerlige. Det ble utført enkel korrelasjonsanalyse (med Pearson korrelasjonskoeffisient r) med sangvariablene mot hver av de uavhengige kontinuerlige variablene for oppvekst, senere kondisjon, temperatur, konkurranse og hanngruppe (Vedlegg D og E). For de kategoriske variablene ble det utført to-utvalgs t-test (Vedlegg F), med 95% konfidensintervall.

Under de første korrelasjonstestene kom det frem at minimumstemperatur kl. 00-05 (heretter; temperatur) og hanngruppe hadde en effekt på enkelte sangvariabler (Vedlegg D). Temperatur ble sågar tatt hensyn til ved å kjøre multippel regresjonsanalyse for kontinuerlige x-variabler. For kategoriske x-variabler ble GLM (General Linear Models) analyse, med temperatur som kovariat, benyttet (Vedlegg G, H og I). Det ble også tatt hensyn til hanngruppe, men her var det nødvendig med GLZ (Generalized Linear Models) analyse, da hanngruppe selv var en kategorisk variabel (Vedlegg J, K og L). For å kunne se interaksjonen mellom temperatur og hanngruppe ble det i tillegg kjørt GLZ-analyser med kontroll for både temperatur og hanngruppe samtidig. Selv om antallet individer var lavt, viste resultatene i sistenevnte analyser seg i stor grad å stemme overens med de separate analysene. I de tilfellene hvor verken temperatur eller hanngruppe hadde en signifikant effekt, ble resultatene fra de enkle korrelasjonsanalysene og t-testene vektlagt. I tilfellene hvor temperatur eller hanngruppe hadde en signifikant effekt, ble i stedet resultatene fra analysene hvor disse faktorene er tatt hensyn til (multippel regresjon, GLM og GLZ) vektlagt.

For alle analysene ble det brukt signifikansnivå $p < 0,05$. Likevel trekkes resultater for signifikansnivå $P < 0,1$ frem, da utvalgsstørrelsen ($n = 13$) er relativt lav og kan gi type 2-feil. Ved feltstudier er det ofte vanskelig å samle tilstrekkelig data. For det første måtte hannene være oppvokst i området for at vi skulle ha tilstrekkelig med oppvekstdata. For det andre krever studien flere målinger, og det er ikke alltid like enkelt å få gjort alle målinger på alle individene (individene må være i live og bli fanget inn). Hannene måtte også komme tilbake til feltområdet for å hekke.

Enkel korrelasjonsanalyse ble utført med sangvariabler mot hverandre for å se sammenhengen mellom disse (Vedlegg P). I tillegg ble fargevariablene for høst 2008 sammenlignet med tilsvarende fargevariabler for vår 2009 for å se om det var en sammenheng

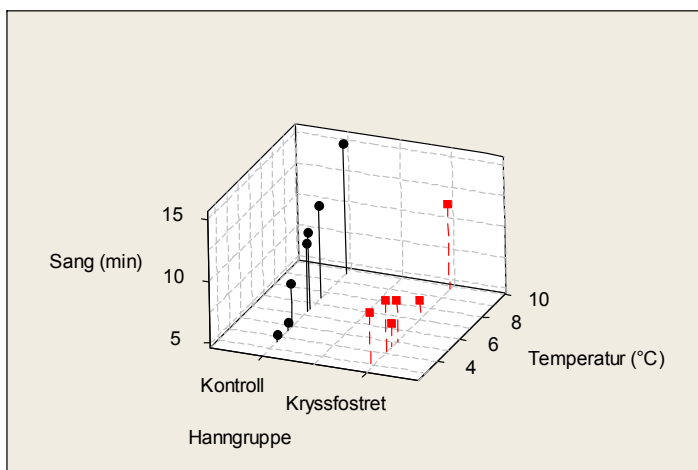
mellom dem i ulike sesonger (resultater ikke vist). Det ble også utført enkle korrelasjonsanalyser for å se sammenhengen mellom de ulike kondisjonsvariablene, samt mellom kondisjonsvariabler og variabler for oppvekstforhold (resultater ikke vist). Det ble kun utført enkle korrelasjonsanalyser i disse tilfellene, da dette ikke var hovedfokus for oppgaven.

Resultater

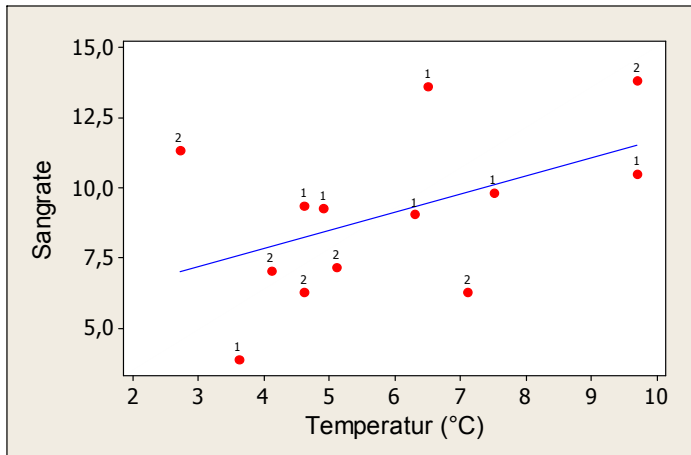
Ytre miljøfaktorer

Effekt av temperatur

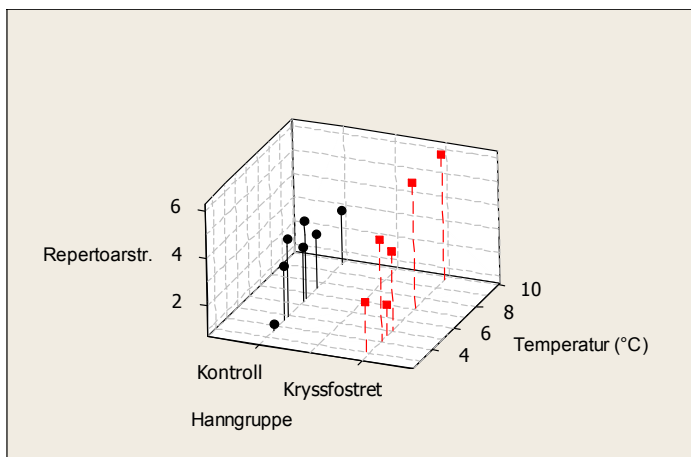
Hannenes mengde sang og repertoarstørrelse var signifikant positivt korrelert med temperaturen om natten (og under opptaket). I tillegg var det en positiv tendens mellom sangrate og temperatur. Det var en signifikant positiv korrelasjon mellom mengde sang og temperatur, både ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D; $r = 0,7$, $P = 0,01$) og ved kontroll for hanngruppe (Figur 1; Vedlegg J; $\chi^2 = 8,9$, $P = 0,00$), selv om hanngruppe hadde en signifikant effekt. I tillegg var det en positiv tendens mellom sangrate og temperatur, både ved enkel korrelasjonsanalyse (Figur 2; Vedlegg D; $r = 0,5$, $P = 0,09$) og ved kontroll for hanngruppe (Vedlegg J; $\chi^2 = 3,4$, $P = 0,07$), som ikke var signifikant her. Selv om temperatur ikke hadde en signifikant effekt på repertoarstørrelse ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D), så var det en signifikant positiv korrelasjon mellom antall sangtyper og temperatur når det ble kontrollert for hanngruppe (Figur 3; Vedlegg J; $\chi^2 = 5,2$, $P = 0,02$), og hanngruppens påvirkning var signifikant .



Figur 1: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 13$) mot temperatur ($^{\circ}\text{C}$) og hanngruppe; kontroller ($n = 7$) i svart og kryssfostrede ($n = 6$) i rødt.



Figur 2: Sangrate (antall strofer per minutt) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; 1 = kontroll (n = 7), 2 = kryssfostret (n = 6).



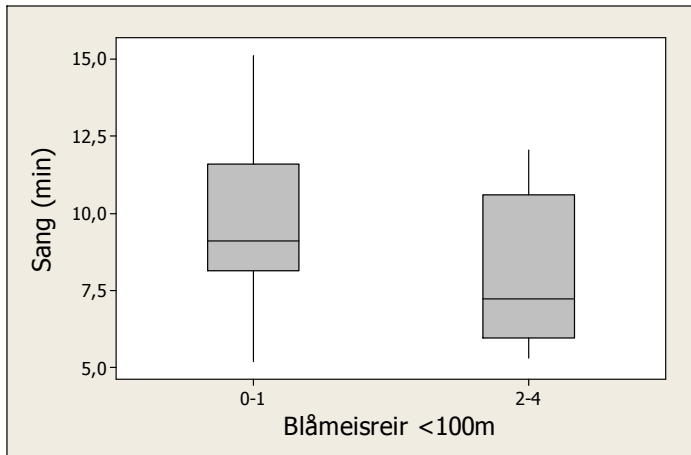
Figur 3: Repertoarstørrelse hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot temperatur (°C) og hanngruppe; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 6) i rødt.

Effekt av hanngruppe

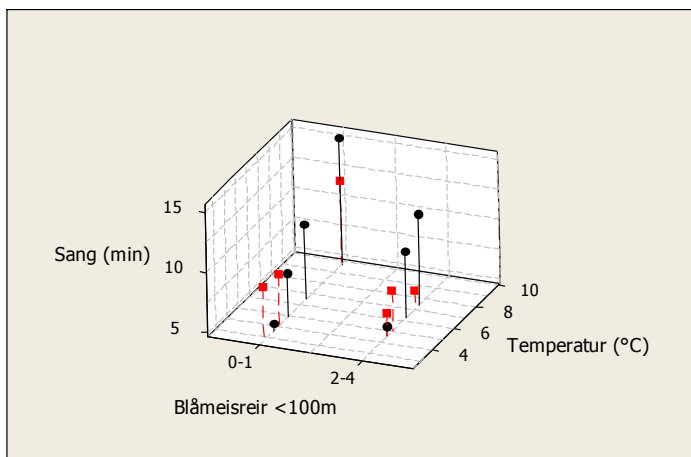
Det var ingen signifikante forskjeller i sangvariablene mellom hanngruppene (Vedlegg F og I).

Effekt av naboer

Mengde sang tenderte å være mindre hos hannene med mange blåmeisreir i nærheten enn de med få. Det var ingen forskjeller i sangvariablene mellom hanner som hadde mange kjøttmeisreir (2-3) eller blåmeisreir (2-4) innen 100m fra reiret sitt og hanner som hadde få (0-1) ved t-test (Vedlegg F), og dette endret seg ikke med temperatur som kovariat (Vedlegg I). Kontrollert for hanngruppe alene var det en tendens til at hannene med mange kjøttmeisreir innen 100 meter sang mindre enn de med få (Vedlegg L; $\chi^2 = 3,2$, $P = 0,07$), men hanngruppe var ikke signifikant. Med både hanngruppe og temperatur i modellen tenderte imidlertid hannene med mange blåmeisnaboer å synge mindre enn de med få blåmeisnaboer (Figur 4 og 5; Vedlegg O; $\chi^2 = 2,3$, $P = 0,08$), og temperatur hadde her en signifikant effekt.



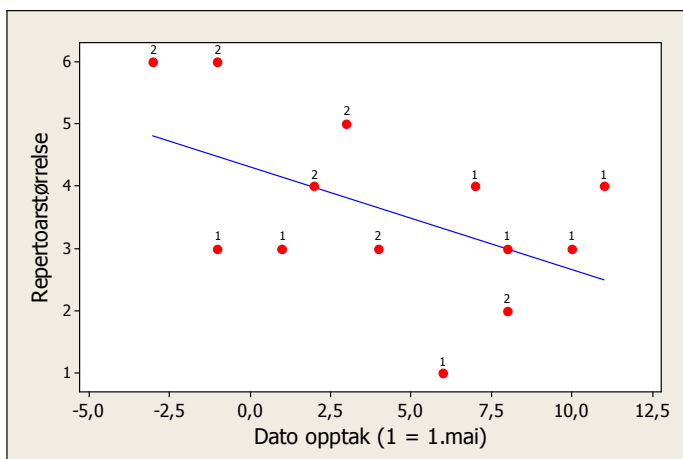
Figur 4: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot antall blåmeisreir innen 100m fra kassen.



Figur 5: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot antall blåmeisreir innen 100m fra kassen og temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 6) i rødt.

Dato for opptak

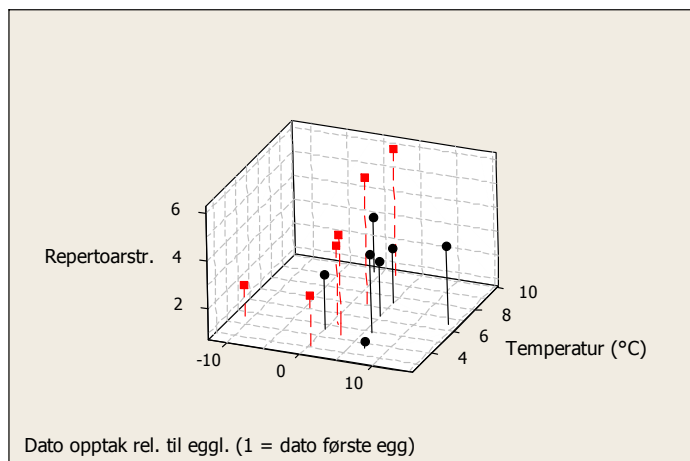
Repertoarstørrelse hadde en negativ tendens med opptaksdato. Repertoarstørrelse hadde en negativ tendens med dato for opptak ved enkel korrelasjonsanalyse (Figur 6; Vedlegg D; $r = -0,5$, $P = 0,07$). Denne tendensen var ikke til stede da det ble kontrollert for temperatur (Vedlegg G) og hanngruppe (Vedlegg J) separat og samtidig (Vedlegg M), men verken temperatur eller hanngruppe hadde en signifikant effekt (Vedlegg G, J og M).



Figur 6: Repertoarstørrelse hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot dato for opptak (1 = 1.mai). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; 1 = kontroll (n = 7), 2 = kryssfostret (n = 6).

Dato for opptak relativt til egglegging

Repertoarstørrelse var signifikant positivt korrelert med dato for opptak relativt til egglegging. Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert med dato for opptak relativt til egglegging ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D) eller ved kontroll for temperatur (Vedlegg G). Ved kontroll for hanngruppe var imidlertid repertoarstørrelse signifikant positivt korrelert med opptaksdato relativt til egglegging (Vedlegg J; $\chi^2 = 4,1$, $P = 0,04$), og hanngruppe hadde en signifikant effekt. Med både temperatur og hanngruppe i modellen samtidig var denne korrelasjonen også signifikant (Figur 7; Vedlegg M; $\chi^2 = 7,1$, $P = 0,01$), og både temperatur og hanngruppe hadde en signifikant effekt.



Figur 7: Repertoarstørrelse hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot dato for opptak relativt til egglegging (1 = dato første egg). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroll (n = 7) i svart og kryssfostret (n = 6) i rødt.

Oppvektsvariable vår 2008

Klekkedato

Ingen av sangvariablene hadde tilsynelatende noen sammenheng med klekkedato (Vedlegg D, G, J og M).

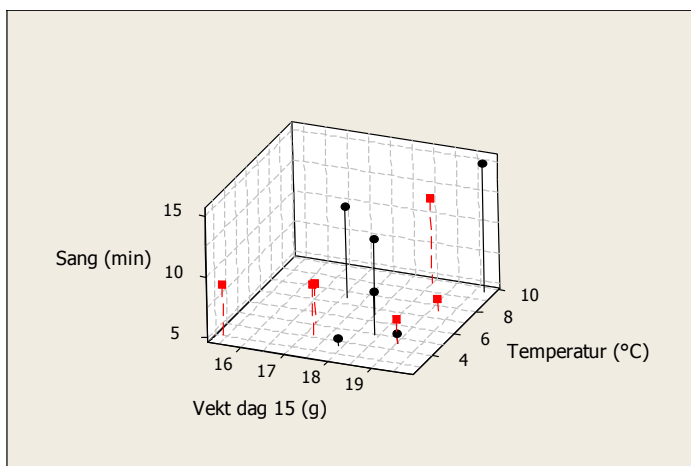
Antall søsken

Det var tilsynelatende ingen forskjell i sang mellom hannene i forhold til antall søsken (Vedlegg F, I, L og O).

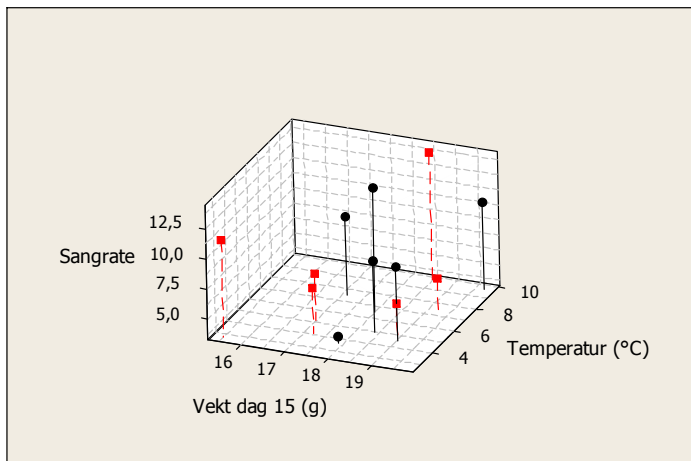
Vekt ved dag 15

Mengde sang var signifikant negativt korrelert med vekt ved dag 15, mens sangrate hadde en negativ tendens med denne vekten. Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert med vekt

ved dag 15 ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D) eller ved kontroll for hanngruppe alene (Vedlegg J). Kontrollert for effekten av temperatur, som var signifikant, var imidlertid mengde sang signifikant negativt korrelert med vekt ved dag 15 (Figur 8; Vedlegg G; $t = -2,6$, $P = 0,03$). Dette forholdet var også signifikant ved kontroll for både hanngruppe og temperatur samtidig (Figur 8; Vedlegg M; $\chi^2 = 7,9$, $P = 0,005$), hvor temperatur fremdeles hadde en signifikant effekt. Med både temperatur og hanngruppe i modellen, var det i tillegg en negativ tendens mellom sangrate og vekt ved dag 15 (Figur 9; Vedlegg M; $\chi^2 = 3,5$, $P = 0,06$), og også her hadde temperatur en signifikant effekt.



Figur 8: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 12$) mot vekt ved dag 15 (g) og temperatur ($^{\circ}\text{C}$). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n = 6$) i svart og kryssfostrede ($n = 6$) rødt.



Figur 9: Sangrate (antall strofer per minutt) hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 12$) mot vekt ved dag 15 (g) og temperatur ($^{\circ}\text{C}$). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n = 6$) i svart og kryssfostrede i rødt ($n = 6$).

Tarslengde

Ingen av sangvariablene hadde tilsynelatende noen sammenheng med tarslengde (Vedlegg).

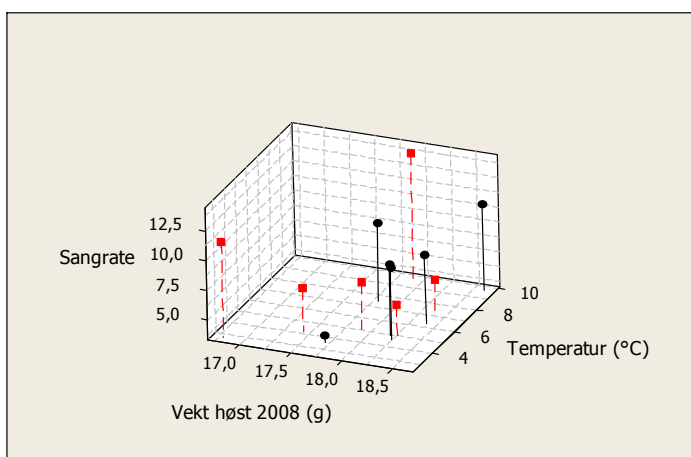
Farge vår 2008

Ingen av sangvariablene hadde signifikante korrelasjoner med noen av fargevariablene – fargetone ($\lambda(R_{50})$) og karotenoidmetning (C_{car}) – målt våren 2008 (Vedlegg E, H, K og N).

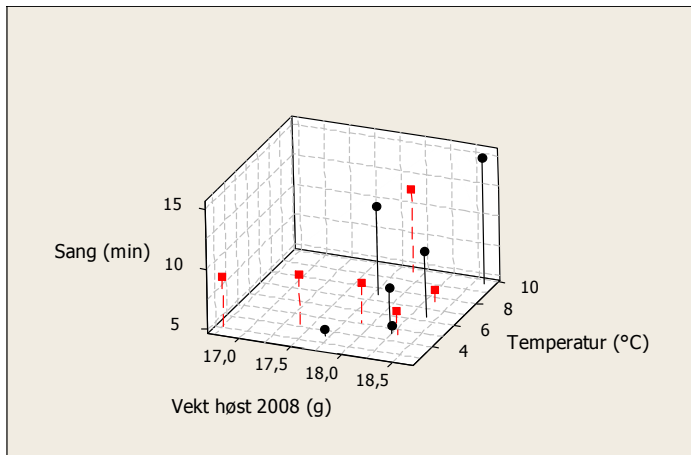
Kondisjon senere i livet

Vekt høst 2008

Sangrate og mengde sang var signifikant negativt korrelert med vekt målt høsten 2008. Ingen av sangvariablene hadde signifikante korrelasjoner med hannenes vekt høsten 2008 ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D) eller når hanngruppe ble inkludert i modellen (Vedlegg J). Med temperatur som kovariat viste det seg imidlertid at sangrate hadde en negativ tendens med vekt høsten 2008 (Figur 10; Vedlegg G; $t = -1,9$, $P = 0,09$), og temperatur hadde en signifikant effekt. Ved kontroll for både hanngruppe og temperatur samtidig var dette forholdet signifikant (Figur 10; Vedlegg M; $\chi^2 = 4,3$, $P = 0,04$), og også her var temperatur signifikant. Mengde sang hadde en negativ tendens med vekt høsten 2008 ved kontroll for temperatur (Figur 11; Vedlegg G; $t = -1,8$, $P = 0,099$), hvor temperatur hadde en signifikant effekt. Dette forholdet var signifikant når det ble kontrollert for temperatur og hanngruppe samtidig (Figur 11; Vedlegg M; $\chi^2 = 5,7$, $P = 0,02$), og temperatur hadde fremdeles en signifikant effekt.



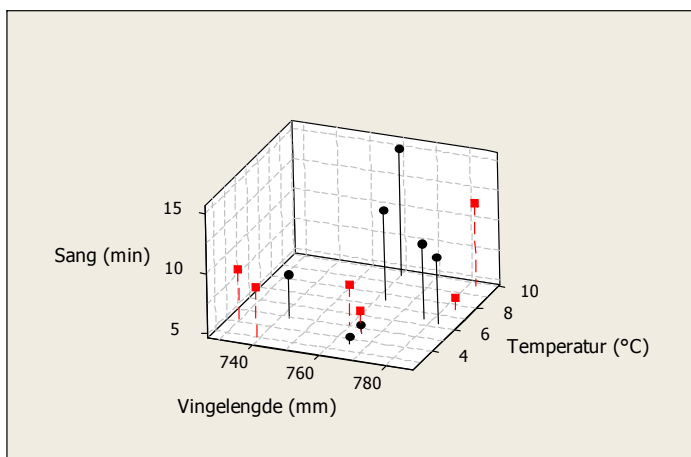
Figur 10: Sangrate (antall strofer per minutt) hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 13$) mot vekt høsten 2008 (g) og temperatur ($^{\circ}\text{C}$). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller ($n = 7$) i svart og kryssfostrede ($n = 6$) i rødt.



Figur 11: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot vekt høsten 2008 (g) og temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 6) i rødt.

Vingelengde (snitt høst 2008 og vår 2009)

Mengde sang var signifikant negativt korrelert med vingelengde. Ingen av sangvariablene var signifikant korrelert med vingelengde ved enkel korrelasjonsanalyse (Vedlegg D) eller ved kontroll for hanngruppe alene (Vedlegg J). Men med temperatur som kovariat var mengde sang signifikant negativt korrelert med vingelengde (Figur 12; Vedlegg G; $t = -2,6$, $P = 0,03$), og her hadde temperatur en signifikant effekt. Denne signifikansen holdt med hanngruppe og temperatur i modellen samtidig (Figur 12; Vedlegg M; $\chi^2 = 7,1$, $P = 0,01$), og temperatur hadde også her en signifikant effekt.



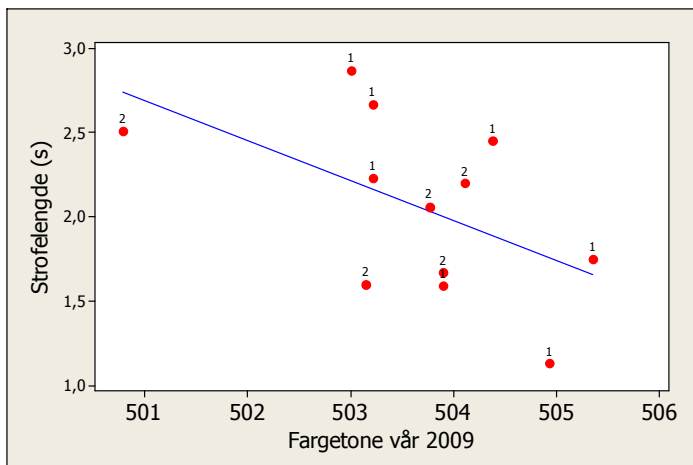
Figur 12: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot vingelengde (mm) (snitt for høst 2008 og vår 2009) og temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 6) i rødt.

Farge vår 2009

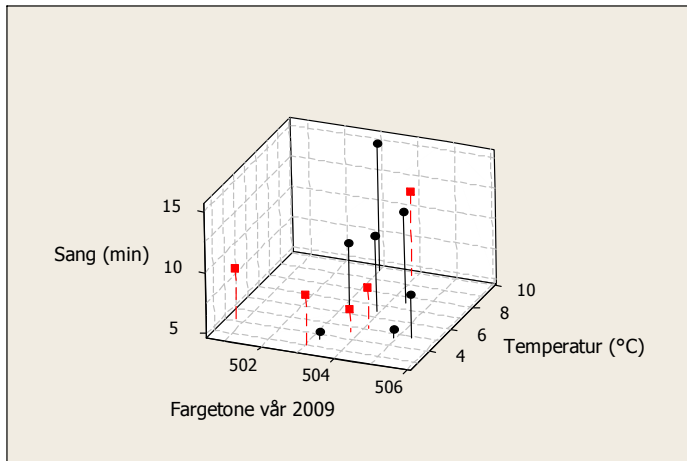
Strofelengde og mengde sang hadde negative tendenser med fargetone ($\lambda(R_{50})$) målt våren 2009. Sangrate hadde en positiv tendens med karotenoidmetning (C_{car}). Det var en negativ

tendens mellom strofelengde og fargetone ved enkel korrelasjonsanalyse (Figur 13; Vedlegg E; $r = -0,5$, $P = 0,08$). Kontrollert for temperatur alene var tendensen sterkere (Vedlegg H; $t = -2,1$, $P = 0,07$), mens forholdet var signifikant ved kontroll for hanngruppe alene (Vedlegg K; $\chi^2 = 5,7$, $P = 0,02$) og ved kontroll for temperatur og hanngruppe samtidig (Vedlegg N; $\chi^2 = 6,2$, $P = 0,01$). Men verken temperatur eller hanngruppe hadde signifikante effekter. Med både temperatur og hanngruppe i modellen samtidig, var det også en negativ tendens mellom mengde sang og fargetone (Figur 14; Vedlegg N; $\chi^2 = 2,8$, $P = 0,09$), og temperatur hadde her en signifikant effekt.

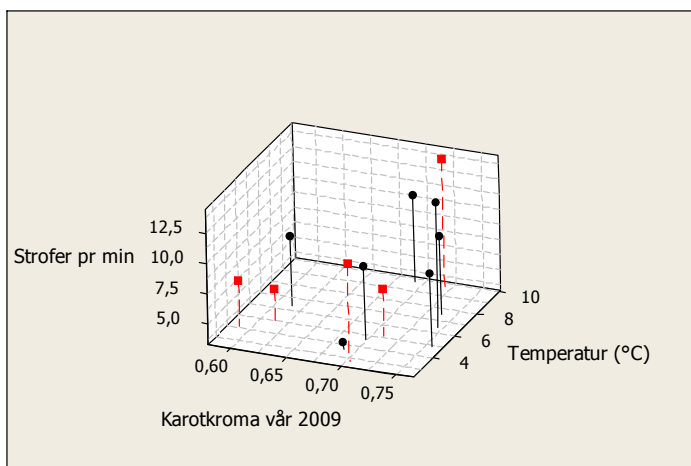
Det var ingen signifikante korrelasjoner mellom noen av sangvariablene og karotenoidmetning (Vedlegg E, H, K og N). Imidlertid var det en tendens mellom sangrate og karotkroma ved kontroll for hanngruppe alene (Vedlegg K; $\chi^2 = 3,6$, $P = 0,06$), men hanngruppe var ikke signifikant her. Denne tendensen var også tilstede ved kontroll for hanngruppe og temperatur sammen (Figur 15; Vedlegg N; $\chi^2 = 3,4$, $P = 0,07$), hvor temperatur hadde signifikant effekt. Med både hanngruppe og temperatur i modellen var det i tillegg en tendens mellom strofelengde og karotenoidmetning (Vedlegg N; $\chi^2 = 2,8$, $P = 0,09$), men verken hanngruppe eller temperatur hadde en signifikant effekt.



Figur 13: Strofelengde (s) hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 13$) mot fargetone ($\lambda(R_{50})$) vår 2009. Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; 1 = kontroll ($n = 7$) og 2 = kryssfostret ($n = 5$).



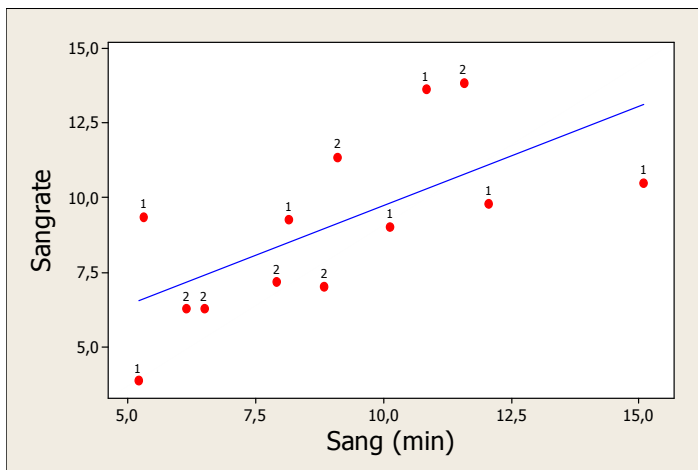
Figur 14: Mengde sang (min) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot fargetone ($\lambda(R_{50})$) vår 2009 og temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 5) i rødt.



Figur 15: Sangrate (antall strofer per minutt) hos kjøttmeis (*Parus major*) (n = 13) mot karotkroma (C_{car}) vår 2009 og temperatur (°C). Punktene er merket med behandlingsgruppe; kontroller (n = 7) i svart og kryssfostrede (n = 5) i rødt.

Sangvariabler mot sangvariabler

Det var en signifikant positiv sammenheng mellom mengde sang og sangrate. Mengde sang var signifikant positivt korrelert med antall strofer per minutt ved enkel korrelasjonsanalyse (Figur 16; Vedlegg P; $r = 0,7$, $P = 0,01$). Ellers var det ikke noen signifikante korrelasjoner eller tendenser mellom noen av sangvariablene (Vedlegg P). Spesielt interessant er det at det ikke var en sammenheng mellom mengde sang i løpet av opptaket og antall sangtyper som ble sunget. Dette kan tyde på at en opptaksperiode på 30 minutter representerer et godt mål på hannenes relative repertoarstørrelser, da antall sangtyper ikke var avhengig av mengden sang.



Figur 16: Sangrate (antall strofer per minutt) mot mengde sang hos kjøttmeis (*Parus major*) ($n = 13$). Punktene er merket med behandlingsgruppe for hannene; 1 = kontroller ($n = 7$), 2 = kryssfostrede ($n = 6$).

Diskusjon

Målet med denne studien var å undersøke om sangkvalitet hos kjøttmeis kan ha en sammenheng med oppvekstmiljø. Kontrollert for de potensielt forstyrrende effektene av temperatur og kryssfostring, viste studien at repertoarstørrelse ikke korrelerte signifikant med noen av oppvekstvariablene. Repertoarstørrelse var heller ikke knyttet til senere kondisjon. Mengde sang og sangrate var imidlertid signifikant negativt korrelert med vekt ved utflygning, samt med vekt og vingelengde som voksen. Videre, tenderte mengde sang og strofelengde å være svakt negativt korrelert med fargetone som voksen, mens sangrate var positivt assosiert med karotenoidmetning som voksen.

Repertoarstørrelse

Hannenes repertoarstørrelse hadde i denne studien tilsynelatende ingen sammenheng med verken oppvekstforholdene, målt som klekkedato og antall utflydde unger, eller kondisjon under oppvekst, målt som tarslengde, vekt og gulfarge ved utflygning. Repertoarstørrelse var heller ikke signifikant korrelert med de tre målene på nåværende kondisjon (vekt, vingelengde og gulfarge). Det var forventet at nåværende kondisjon ikke skulle påvirke repertoarstørrelsen til hannene, da det under selve sangproduksjonen ikke er åpenbare kostnader knyttet til det å synge med et større repertoar (Catchpole og Slater, 2008; Nowicki og Searcy, 2004). Det at repertoarstørrelse tilsynelatende ikke ble påvirket av oppvekstkondisjon i denne studien var imidlertid overraskende; hvis det er slik at kostnadene knyttet til repertoarstørrelse betales under oppvekst ved utvikling av hjernestrukturer forbundet med sanglæring og -produksjon (Nowicki et al., 2002), forventet jeg at hanner som opplevde gode oppvekstforhold og som hadde god kondisjon som unge, burde synge flere sangtyper.

Mine funn avviker fra flere andre studier som har funnet en sammenheng mellom utviklingsstress og sangkompleksitet (Buchanan et al., 2003; Nowicki et al., 2000; Soma et al., 2006; Spencer et al., 2003, 2004, 2005 II). Det må dog påpekes at de fleste studiene som har funnet en slik sammenheng har vært gjort på flere ulike arter, som kanskje ikke synger på samme måte som kjøttmeis. Det er i tillegg sannsynlig at hunnene hos disse artene har andre preferanser hos hanner enn det kjøttmeishunner har. Det kan også være forskjeller i hvordan både sang er målt og hvordan kroppsmål er beregnet. Videre, er flesteparten av disse studiene utført på laboratorier, der påført stress muligens oppleves som sterkere enn i felt. Det er således ikke uproblematisk å sammenligne mine resultater med disse studiene, og det som er funnet hos andre arter og på laboratorium gir ikke nødvendigvis noen god ledetråd til hva en

burde forvente å finne hos kjøttmeis. Dette tatt i betraktning, så har noen slike studier gjort funn som støtter mine resultater; nylig ble det av Brumm et al. (2009) ikke funnet noen effekt av eksperimentelle matbegrensinger på repertoarstørrelse hos *sundaastrild*. Videre, fant Nowicki et al. (2002) heller ingen effekt av underernæring på repertoarstørrelse hos *sumpspurv*.

Det er, så vidt jeg vet, svært få studier som har undersøkt effekten av oppvekstmiljø og -kondisjon på sang hos kjøttmeis. En slik studie ble imidlertid nylig utført av Bischoff og hans kolleger i 2009. De infiserte kjøttmeisunger eksperimentelt i felt med fuglelus, som er en vanlig ektoparasitt hos kjøttmeis, men det ble ikke funnet noen effekt av parasitteksponering på repertoarstørrelsen (Bischoff et al., 2009). I en annen studie av kjøttmeis ble det ikke funnet noen sammenheng mellom repertoarstørrelse og flere kroppsmål, deriblant tarslengde (Lambrechts og Dhondt, 1986). Selv om dette er i samsvar med mine resultater, er det vanskelig å trekke noen generelle konklusjoner basert på så få studier. Hos den nært beslektede arten, blåmeis, har imidlertid flere feltstudier rapportert om funn som også støtter mine resultater. Eksempelvis fant ikke Poesel et al. (2001) noen signifikant sammenheng mellom sangkompleksitet, målt som allsidighet [eng.: versatility] (antall sangtypeskiftninger multiplisert med antall sangtyper), som korrelerte med repertoarstørrelse, og tarslengde. Hos samme arten fant Bijmens (1988) ingen korrelasjon mellom tarslengde og hannlig repertoarstørrelse. I en stor feltstudie, som i tillegg inkluderte resultater fra tidligere blåmeisstudier, fant heller ikke Parker et al. (2006) en signifikant sammenheng mellom ulike mål på sangkompleksitet (antall strofetyper per minutt, antall skiftninger mellom strofetyper per minutt og antall strofetyper per strofe) og tarslengde. En assosiasjon mellom repertoarstørrelse og tarslengde ble derimot funnet hos blåmeis av Doutrelant et al. (2000). Denne assosiasjonen var imidlertid ikke å finne ved høy forekomst av kjøttmeis i nærområdet, noe som tyder på at interspesifikk konkurranse var en viktig faktor her. En studie av Dreiss et al. (2006), som testet effekten av oppvekstforhold (kullstørrelse) hos blåmeis, fant ingen sammenheng mellom sangkompleksitet (antall ulike strofer dividert på antall strofebolker) og kullstørrelse. Dette, til tross for at kullstørrelse påvirket ungenes kondisjon, målt som tarslengde og vekt, negativt (Dreiss et al., 2006).

Samlet gir sangstudier av kjøttmeis og blåmeis lite støtte for at repertoarstørrelse i stor grad påvirkes av oppvekstforhold og kondisjon under oppvekst hos disse artene, noe som støtter mine resultater. Flere av disse studiene har imidlertid hatt til hensikt å undersøke hannlig kondisjon generelt (Bijmens, 1988; Lambrechts og Dhondt, 1986; Parker et al., 2006; Poesel et al., 2001), og ikke kondisjon under utvikling. Disse studiene var således ikke

designet for å se på forholdet mellom oppvekst og sangkompleksitet. Tarslengde har ofte blitt benyttet som et mål på generell kondisjon og ikke som mål på kondisjon under utvikling. Men det er, i likhet med mine egne antagelser basert på tidligere funn (Alatalo og Lundberg, 1986; Merilä og Wiggins, 1995; Perrins, 1979; van Noordwijk et al., 1988), rimelig å anta at tarslengde også i disse studiene reflekterer oppvekstkondisjon. Det er mulig at det ville blitt observert en sammenheng mellom oppvekst og sangkompleksitet dersom andre variabler enn tarslengde hadde blitt inkludert i disse studiene. Men Dreiss et al. (2006) fant ikke en slik sammenheng hos blåmeis, til tross for bruk av mål på oppvekstforhold (kullstørrelse) i tillegg til tarslengde og vekt. Et større problem er den store variasjonen i bruk av sangvariabler (se Parker et al., 2006). Det er vanskelig å trekke generelle konklusjoner for effekter av oppvekst på sangkvalitet, da ulike studier har sett på sangtrekk som ofte er beregnet på ulike måter.

Det kan være forskjellig blant ulike arter hvorvidt repertoarstørrelse er kondisjonsavhengig, og i hvilken grad dette sangtrekket reflekterer kvaliteter ved hannen som hunnen foretrekker. Det er ikke er noen åpenbare kostnader ved repertoarstørrelse som tilsier at hunner kan basere sitt valg på dette trekket, og det er ikke sikkert at det er noen seleksjon for et størst mulig repertoar (se for eksempel Byers og Kroodsma, 2009; McGregor et al., 1981). Det er mulig at repertoarstørrelse kanskje ikke er et signal på hannlig kvalitet hos kjøttmeis. Kjøttmeis har et ganske lite repertoar, og det er mulig at det ikke er så store ekstrakostnader knyttet til det å ha et repertoar større enn gjennomsnittet. Å bygge en stor nok hjerne til å memorere mange sangtyper koster muligens ikke så mye at det begrenser hanner av lav kvalitet i å utvikle dem, og det er da ikke mulig for hunner å vurdere hanners kvalitet ved bruk av dette sangtrekket (Zahavi, 1975). Dette er også sett hos andre arter; Nowicki et al. (2002) fant for eksempel ingen sammenheng mellom mattilgjengelighet og sangkompleksitet hos sumspurv, som har et veldig lite repertoar (to til fire). Den eneste studien, meg bekjent, som har funnet direkte bevis for at kjøttmeishunner foretrekker hanner med større repertoar ble utført i laboratorium, der hunnene var hormonbehandlet med østradiol. Det ble demonstrert at hunnene responderte mer på playback av større repertoarer (tre til fem sangtyper) enn mindre (én til to sangtyper) (Baker et al., 1986). Det er uvisst hvor reell denne effekten er, tatt i betraktning en slik kunstig behandling. Det er imidlertid funnet i felt at hannlige kjøttmeis med større repertoarer overlever lengre og produserer flere avkom (Lambrechts og Dhondt, 1986; McGregor et al., 1981). Gjennomsnittlig repertoarstørrelse blant mine hanner var 3,6 (1-6 sangtyper, SD = 1,45), hvor de fleste hannene sang tre eller fire sangtyper, men det er uvisst om denne repertoarstørrelsen er liten nok til å være overkommelig for alle hanner. Videre studie er nødvendig for å avklare dette.

Flere studier har knyttet stress (matbegrensning eller corticosteron) i den sensitive perioden for sanglæring til volumet på hjernestrukturer for sanglæring og -produksjon, i hovedsak HVC og RA (sundaastrild: Buchanan et al., 2004, men se Gil et al., 2006; sangspurv: MacDonald et al., 2006; sumpspurv: Nowicki et al., 2002). Så vidt jeg vet, har ingen hittil undersøkt effekten av stress på hjernenuclei involvert i sanglæring og/eller -produksjon hos kjøttmeis, og jeg har dessverre ikke hatt mulighet til å undersøke dette i min studie. Det er tidligere vist sesongmessige endringer og kjønnsforskjeller i sangkontrollsystemet hos frittlevende kjøttmeis, der sangkontrollsystemet er større hos hanner enn hunner og viser en økning utover i sesongen (Silver et al., 2003). Men for at utviklingsstresshypotesen skal gjelde hos også denne arten, er det nødvendig at slike hjernestrukturer henger sammen med oppvekstforhold og sang som voksen. Nowicki et al. (2002) fant at underernærte sumpspurv i fangenskap lærte sangene de hørte som unge mindre presist enn kontrollene. Men det ble ikke funnet noen forskjell i repertoarstørrelse mellom behandlingsgruppene. Hos sundaastrild har noen eksperimentelle studier funnet at store kullstørrelser (Holveck et al., 2008) og næringsbegrensninger (Brumm et al., 2009) medfører en redusert evne til å lære sang presist, selv om ikke repertoarstørrelse ble påvirket (Brumm et al., 2009). I motsetning til dette fant Zann og Cash (2008), også hos sundaastrild, at eksperimentell matbegrensning ikke påvirket presisjonen av kopiering av sang fra fedrene, selv om repertoar ble påvirket. Hos flere arter er det vist at hunner foretrekker hanner som synger lokal sangstruktur, noe som krever en evne til høy presisjon i kopieringsevne (Nowicki et al., 2002). Repertoarstørrelse (kvantiteten av det som læres) og evne til å kopiere lokalt sangmateriale presist (kvaliteten av det som læres), kan begge fungere som indikatorer på hannlig utviklingskondisjon (Nowicki et al., 2002), og det kan variere blant ulike arter hva som er viktigst. Hos kjøttmeis er det vist at hunner implementert med østradiol responderer sterkere på sanger fra hanner av egen populasjon enn sang fra hanner av en populasjon 8 km unna (Baker et al., 1987). Dette indikerer at sangstruktur er en faktor i makevalg hos kjøttmeis (Baker et al., 1987; McGregor og Krebs, 1982). Jeg har ikke sett på hvor presist kjøttmeishannene i studien min lærte sang, og det er mulig at en effekt av oppvekstforhold på sanglæring ville vist seg i kopieringsevne fremfor repertoarstørrelse.

En annen mulig grunn til en manglende sammenheng mellom oppvekstforhold og repertoarstørrelse hos kjøttmeis er at det i denne populasjonen ikke var nok variasjon i oppvekstforholdene. Våren 2008, da hannene vokste opp, var forholdene så gode at det ikke er sikkert at unger fra sene og fra store kull hadde en dårligere oppvekst. Dette kan stemme med at det var et rekordår i antall unger i populasjonen totalt sett og høy grad av rekruttering

til populasjonen (pers. obs.), samt gode værforhold gjennom hele hekkesesongen. I tillegg består studieområdet i hovedsak av løvskog, som er vist å ha stor forekomst av larver (Slagsvold og Lifjeld, 1985). Dette støttes av at oppvekstforhold og kondisjon under utvikling ikke var korrelert i min studie ($p > 0,1$). Ved veldig gode oppvekstforhold vil det sannsynligvis være lite variasjon i kondisjon blant ungene, da alle får rikelig med mat. En eventuelt stor mattilgang kan ha ført til at det ikke oppstod noen stor variasjon i repertoarstørrelse blant individene, da alle hannene hadde råd til å betale eventuelle kostnader knyttet til økt repertoarstørrelse. Det er forventet en sterkere assosiasjon mellom fenotype og prestasjon under stress (Talloen et al., 2010). Det er mulig at kjøttmeis er en mindre sensitiv art med tanke på mattilgang og karotenoidbegrensning (antall larver) enn andre arter, og at disse derfor ikke opplever stress ved generelt gode forhold. Kjøttmeis er vist å være mindre sensitiv for karotenoidmangel enn blåmeis. Mens blåmeis ble begrenset av karotenoidmangel og opplevde lavere vekst, var ikke dette tilfellet for kjøttmeis (Biard et al., 2006). Det må derfor sannsynligvis være stor karotenoidmangel i dietten (få larver), for at kjøttmeis skal oppleve begrensninger. Den manglende sammenhengen mellom gulfarge og repertoarstørrelse hos mine studiehanner kan tyde på tilstrekkelig med karotenoider i dietten.

Selv om repertoarstørrelse ikke var ventet å henge sammen med ytre miljøfaktorer, ble det i min studie funnet en negativ korrelasjon mellom repertoarstørrelse og dato for opptak. En slik nedgang i repertoarstørrelse utover i sesongen kan skyldes nedgang i motivasjon, eller at de det ble gjort opptak av tidlig var av bedre kvalitet, da disse pardannet tidligere. Repertoarstørrelse var imidlertid signifikant positivt korrelert med dato for opptak relativt til egglegging. Det tyder på at hannene det ble gjort opptak av sent i eggleggingsfasen hadde de største repertoarene. Disse kan ha hatt mange egg og klekkede unger, og dermed stor motivasjon til å forsvare territorium og hunn. Et mulig tap av territorium, kull eller hunn på dette stadiet vil være mer kostbart for hannen da han allerede har investert ressurser, enn tidligere. Hadde jeg kontrollert for disse, eller andre potensielt påvirkende variabler, er det mulig at det ville blitt avdekket sammenhenger mellom repertoarstørrelse og noen andre variabler. Hadde jeg sett på flere stressfaktorer, eksempelvis kjønnsforhold i ungekullene (Soma et al., 2006), er det mulig jeg også ville funnet noen assosiasjoner.

Den kanskje viktigste, og mest avgjørende, årsaken til at det ikke ble funnet noen sammenheng mellom repertoarstørrelse og oppvekst, er at kjøttmeis muligens ikke lærer sanger i en avgrenset periode. Perioden som de fleste sangfugler lærer sangene sine strekker seg fra en kort sensitiv periode i løpet av de første månedene i livet til hele det første året (Beecher og Brenowitz, 2005). Kjøttmeis har tidligere vært betraktet som en slik

aldersbegrenset art [eng.: closed-ended learner] (Lambrechts og Dhondt, 1986, 1987; McGregor et al., 1981), men McGregor og Krebs (1989) har funnet indikasjoner på at kjøttmeis lærer nye sanger etter det første kalenderåret [eng.: open-ended learner]. Det er imidlertid uklart i hvilken grad sangmateriale også læres tidlig i livet. Det er mulig endringene i det voksne repertoaret ikke involverer utviklingen av nylært materiale, men heller produksjon av materiale som ble lært under en tidlig sensitiv fase, som for eksempel hos kanarifuglen (Catchpole og Slater, 2008). Det er derimot lite som tyder på dette, da kjøttmeishannene tenderer å dele sangetyper med naboer under hekkesesongen det første året hannene etablerer territorium, og ikke fedrene (McGregor og Krebs, 1989). Det er også en mulighet at det meste av sanglæringen skjer før ungene blir selvstendige, selv om voksne sannsynligvis også er i stand til å lære nye sanger senere i livet, som vist hos granmeis (*Poecile montanus*) (Haftorn, 1993). I så tilfelle kan sangen likevel avhenge av oppvekstmiljø. Det samme gjelder hvis de hjernestrukturene som trengs for å synge flere sanger blir dannet i en begrenset periode tidlig i livet, selv om sangene læres senere. Det er ikke funnet noen tendens til en økning i repertoaret med alder hos kjøttmeis, da sanger også går tapt fra repertoaret (Gompertz, 1961; McGregor og Krebs 1989). Det er dermed mulig at det ligger en begrensning i antall sanger som kan opprettholdes i repertoaret samtidig, selv om nye sanger kan læres. Den manglende sammenhengen mellom kondisjon, både under oppvekst og som voksen, og repertoarstørrelse i min studie, antyder at repertoarstørrelse heller ikke reflekterer senere kondisjon hos hannene i denne studien. Det kan således virke som at antall sanger i seg selv kanskje ikke reflekterer hannlig kvalitet hos min studiepopulasjon.

Sangytelse

Jeg forventet i utgangspunktet at sangytelse ikke ville påvirkes av oppvekst i like stor grad som sangkompleksitet, da dette ofte regnes for å være fenotypisk plastiske trekk som bør gjenspeile nåværende kondisjon hos et syngende individ (Catchpole og Slater, 2008; Gil og Gahr, 2002; Møller et al., 1998; Nowicki og Searcy, 2004). I henhold til dette var verken sangrate, mengde sang eller strofelengde signifikant korrelert med klekkedato, antall søsken, tarslengde eller farge ved utflygning. Imidlertid var mengde sang signifikant negativt korrelert med vekt ved dag 15, mens sangrate hadde en negativ tendens med denne vektmålingen. Dette resultatet er overraskende; ikke bare var sangytelse knyttet til oppvekst, men i tillegg var det hannene med lavest vekt under oppveksten som sang mest og med høyest rate som

voksne. Jeg forventet at hanner som sang bedre ville ha høyere vekt, og ikke lav vekt. Lav ungevekt indikerer langsom vekst, ofte grunnet underernæring (van Noordwijk et al., 1988), og en dårlig oppvekst forventes å gi lav vekt og underutviklet hjerne, noe som gjør at de *ikke kan* synge mer. Jeg kan ikke se noen åpenbare grunner til et slikt resultat, men det kan likevel spekuleres i ulike muligheter. Buchanan et al. (2003) har funnet at hannlige stær utsatt for eksperimentelt stress i form av uforutsigbar mattilgang får redusert sangytelse. Imidlertid var de eksperimentelle hannene betydelig tyngre enn kontrollene, og det virker derfor usannsynlig at de eksperimentelle hannene led noen energetiske begrensinger (Buchanan et al., 2003; Spencer et al., 2004). Selv om høy vekt normalt er antatt å indikere god ernæring er det tidligere vist stær øker vekten ved uforutsigbar mattilgang (Cutchill et al., 2000), og en liknende respons er også funnet hos kjøttmeis (Bednekoff og Krebs, 1995). Siden hannene med lav vekt i min studie sang mest og med høyest rate, kan det bety at hannene med lav vekt opplevde forutsigbar ernæring, og at det var derfor disse hadde høyere sangytelse. Det kan forklare at jeg fant en negativ sammenheng mellom tarslengde og vekt hos hannene i min studie ($p < 0,05$), da hannene med forutsigbar mattilgang burde ha lengre tarslengde, selv om disse muligens veier mindre. Det var ikke noen sammenheng mellom verken tarslengde eller oppvekstforholdene (antall søsken og klekkedato) og sangytelse. Det er dog mulig disse målene ikke fanget opp uforutsigbarheten i mattilgjengeligheten. Selv om samtlige unger kanskje fikk tilstrekkelig mat totalt sett, da det var et godt år, er det mulig at noen av hannene hadde uforutsigbar mattilgang. Dette kan for eksempel ha skyldtes uerfarne eller dårlige foreldre, eller kortvarige og brå svingninger i mikrohabitatet. Buchanan et al. (2003) fant indikasjoner på at hannene med uforutsigbar mattilgang hadde økte nivåer av stresshormonet corticosteron. Spencer et al. (2003) fant hos sundaastrild at hanner utsatt for underernæring eller økte corticosteronnivåer fikk redusert sangytelse. Det ble imidlertid ikke funnet økte nivåer av corticosteron hos de underernærte hannene. Dette tyder på at effekten av underernæring og effekten av corticosteron skjer via ulike prosesser. Mens underernæring fører til en avveining av ressursallokeringen til ulike utviklingsaktiviteter, der sangsenteret i hjernen blir nedprioritert, har corticosteron gjerne mer direkte skadelige effekter på utviklingen av nevroner i hjernen (Spencer et al., 2003).

Men hvorfor ble ikke repertoarstørrelse påvirket av uforutsigbar mattilgang i min studie hvis sangytelse ble det? Hos både stær (Buchanan et al., 2003; Spencer et al., 2004) og sundaastrild (Spencer et al., 2003) ble også sangkompleksitet påvirket av både matbegrensning og corticosteron. En mulighet er at hvis sangkompleksitet og sangytelse hos disse artene er positivt korrelerte (MacDougall et al., 2009), så kan effekter på sangytelse

overføres til repertoarstørrelse. En slik teori støttes av at strofebolklengde og repertoarstørrelse er sterkt korrelert hos stær (Eens et al., 1991). I min studie var ikke repertoarstørrelse assosiert med noen av sangytelsesvariablene, og det er mulig at den nevralt styringen av repertoarstørrelse og sangytelse kan involvere ulike mekanismer som krever uavhengig hjerneplass (Garamszegi og Eens, 2004). Det er mulig at repertoarstørrelsen hos kjøttmeis ikke er like sensitiv ovenfor uforutsigbar mattilgang som det sangytelse er. Dersom økte nivåer av corticosteron har en effekt på sangytelse, er det mulig at repertoarstørrelse ikke påvirkes i like stor grad av dette stresshormonet. Det er heller ikke sikkert at det er like store kostnader knyttet til repertoarstørrelse som til sangytelse hos denne arten. Repertoarstørrelse ser ikke ut til å være særlig kondisjonsavhengig i denne kjøttmeispopulasjonen, da repertoarstørrelse ikke ble påvirket av verken kondisjon som unge eller voksen. Dermed er det ikke unaturlig at dette trekket ikke påvirkes i lik grad som sangytelse.

En mulig årsak til et forhold mellom vekt ved utflygning og sangytelse (mengde sang og sangrate) i min studie kan ha vært at disse sangtrekkene ble påvirket av ytre miljøfaktorer under selve opptaket, som jeg ikke har kontrollert for. Blant vektmålingene var det få hanner som skilte seg ut, og det virker heller ikke som om hannene med lavest vekt sang betydelig mer enn de med høy vekt. To av de normalvektige sang heller betydelig mindre enn vekten deres burde tilsi. Da disse to hannene ble utelukket fra analysene, var denne korrelasjonen ikke lenger signifikant ($p > 0,10$). Dette indikerer at alle hannene hadde generelt god vekt dette året, noe som støttes av at det var veldig gode forhold, men at noen få sang mye mindre enn de burde være i fysiologisk stand til. Det ble kun kontrollert for temperatur og hanngruppe i min studie, men det er flere faktorer som kan ha fått disse hannene til å synge lite. Det kan spekuleres i om disse hannene opplevde trussel fra predatorer eller at den som gjorde sangopptak sto for nærme kassen. Hvis dette er tilfellet, kan det tyde på at denne oppvekstvariabelen ikke hadde noen sterk reell effekt på sangproduksjonen. Varsling kan tenkes å påvirke mengden sang, da en truet hann kanskje vil varsle på bekostning av å synge. Varsling ble ikke inkludert i analysene i denne studien, da hannene varslet veldig lite (alle < 3 minutter), og det er lite trolig at sangen ble erstattet av varsling i vesentlig grad. Jeg tok ikke høyde for sosial sammenheng, og pågående vokaliseringer blant hanner i nærheten kan ha påvirket mine hanners sangaktivitet (Catchpole og Slater, 2008; Parker et al., 2006). I min studie tenderte mengde sang å være mindre hos hannene med mange blåmeisreir i nærheten enn de med få. Dette var ikke forventet, da kjøttmeis regnes å være dominant over blåmeis. Det er ingen tydelig forklaring på dette, men siden korrelasjonen var svak og kun til stede ved kontroll for både hanngruppe og temperatur samtidig, tyder det på at kanskje denne effekten

av naboer skyldes liten utvalgsstørrelse. Andre faktorer som kan ha påvirket sangen under opptaket kan eksempelvis være parasittinfeksjoner, bråk i form av bilvei i nærheten og liknende. Det er videre mulig at dette uventede resultatet skyldes at en underutviklet hjerne ikke fører til redusert sangkvalitet og/eller -kvantitet, eller at dårlige oppvekstforhold ikke fører til dårlig hjerneutvikling hos kjøttmeis, men jeg hadde ikke data til å undersøke dette i min studie. Dersom det er en reell sammenheng mellom oppvekst og sangytelse, er det likevel en mulighet for at den negative retningen på korrelasjonen er feil. En slik feil kan skyldes ukorrekte målinger og beregninger av mengde sang og sangrate eller lav utvalgsstørrelse, spesielt siden det kun var to individer blant hannene som skilte seg ut i målingene av disse sangvariablene.

Flere studier har funnet en sammenheng mellom utviklingsstress og sangytelse. Hos sundaastrild er det funnet at unger utsatt for eksperimentelt stressede oppvekstforhold (underernæring, høye corticosteron nivåer og store kullstørrelser) får redusert sangytelse (de Kogel og Prijs, 1996; Naguib et al., 2008; Spencer et al., 2003, 2005 II). Hos blåmeis har også flere studier støttet en sammenheng mellom oppvekst og sangytelse (Dreiss et al., 2006; Parker et al., 2006; Poesel et al., 2001; men se Bijmens, 1988). Hos kjøttmeis viste Bischoff et al. (2009) at parasittereksponering, til tross for ingen effekt på repertoarstørrelse, medførte redusert sangvarighet, samt en signifikant mindre grad av overlapp med playback, som korrelerer med sosial status (Bischoff et al., 2009). Videre, ble det i Lambrechts og Dhondt (1986) sin studie av kjøttmeis funnet at strofelengde var positivt relatert til vinterdominans, og at hanner med lengre strofer overlevde bedre og hadde større reprodutiv suksess i løpet av livet. Andre studier har imidlertid funnet mindre støtte for en effekt av oppvekst på sangytelse (Bolund et al., 2009; Gil et al., 2006; Soma et al., 2006) og/eller hunnlig preferanse for slike trekk (Bolund et al., 2009; Naguib et al., 2008).

Selv om det i litteraturen er blandede resultater, og den bakenforliggende årsaken er uklar, foreslår mine resultater en mulighet for at oppvekst kan ha påvirket sangytelse hos kjøttmeis, til tross for en negativ retning. Selv om store deler av kostnadene ved sangytelse betales av hannene under selve sangproduksjonen, kan det likevel tenkes at noe betales i forbindelse med hjerneutviklingen under oppveksten, i likhet med det som er hypotetisert for sangkompleksitet (Nowicki et al., 2002). En studie som støtter denne ideen direkte ble utført av Bernard et al., (1996), som fant at størrelsene på HVC og RA, var assosiert med strofebolklengde hos stær, men ikke repertoarstørrelse, noe som indikerte at variasjon i hjernevolumer hos denne arten er mer relatert til mengden sang produsert enn antall sangtyper lagret i minnet, selv om en sammenheng mellom hjerneregionene, HVC og RA, og

sangkompleksitet er godt dokumentert hos flere arter (Airey et al., 2000; DeVoogd et al., 1993; Garamszegi og Eens, 2004; Nottebohm, 1981; Pfaff et al., 2007). Dette kan tyde på at HVC og RA er viktige for sangproduksjon og at en underutviklet hjerne som følge av stress tidlig i livet kan føre til at sangytelsen påvirkes senere i livet, dette uten at repertoarstørrelsen nødvendigvis påvirkes (Bernard et al., 1996). Andre har også feilet i å knytte repertoarstørrelse til disse hjerneområdene (rødsidetovi (*Pipilo erythrophthalmus*): Brenowitz et al., 1991; myrsmett (*Cistothorus palustris*): Brenowitz et al., 1995; sundaastrild: Gil et al., 2006; rødvingetrupial (*Agelaius phoeniceus*): Kirn et al., 1989). Dette tyder på variasjon i nevrologiske korrelasjoner blant ulike arter. I tillegg fant ikke Nowicki et al. (2002) støtte for noen endring i repertoarstørrelse som følge av redusert hjernevolum i sin studie av sumspurv (Nowicki et al., 2002). Dette støtter resultatene mine som viste at repertoarstørrelsen ikke er knyttet til oppvekstmiljø, men at sangytelse muligens er det. Dette foreslår en mulighet for at repertoarstørrelse kanskje ikke er så sterkt knyttet til hjerneutviklingen hos kjøttmeis, og/eller at sangytelse er mer sensitiv for en effekt av en underutviklet hjerne. Som nevnt er repertoarstørrelsen liten hos kjøttmeis, og det skal gjerne mye til før den påvirkes i nevneverdig grad.

Mengde sang og sangrate var begge signifikant negativt korrelert med vekt målt høsten 2008. Dette er i tråd med forventningen om at sangytelse bør påvirkes av senere kondisjon, men hannene med lav vekt burde synge dårligere enn hanner med høy vekt. En mulig forklaring på dette kunne vært at høykvalitetshanner kan ta seg råd til å ha mindre fettlager, da disse uansett er dominante i konkurransen om mat. Underdominante hanner har således størst behov for å opparbeide fettreserver på høsten, da disse gjerne opplever uforutsigbar mattilgang (Bednekoff et al., 1995). Med stort fettlager og høy vekt medfølger en økt risiko for predasjon (Gosler et al. 1995). Et negativt forhold mellom sangytelse og vekt som voksen korresponderer imidlertid med et negativt forhold mellom sangytelse og vekt ved utflygning, og det var en sterk signifikant positiv korrelasjon mellom disse to vektvariablene ($p < 0,00$). Dette tyder på at hannene som veide lite på våren også veide lite på høsten, og hadde med andre ord ikke klart å kompensere for lav ungevekst gjennom akselerert vekst i etterkant av stressperioden. Mengde sang var også signifikant negativt korrelert med vingelengde. Det er motsatt av forventningene, da en stor vingelengde bør reflektere en hann i god kondisjon (Gosler et al., 1998), og hanner med korte vinger bør således synge dårligere enn de med lange vinger. Det er ingen åpenbar forklaring på dette resultatet. Men vingelengde var signifikant ($p < 0,05$) positivt korrelert med vekt på høsten, og hadde en positiv tendens med vekt ved utflygning ($p < 0,1$). Dette tyder på at hannene med korte vinger var de samme

hannene som veide lite. Korrelasjonen mellom vingelengde og mengde sang skyldes sannsynligvis samme grunn som korrelasjonen mellom vekt og sang. Samlet tyder disse resultatene på en sammenheng mellom sangytelse og vekt ved utflygning. Resultatene mine utelukker imidlertid ikke en mulighet for at også senere kondisjon kan ha påvirket sangytelsen.

Strofelengde og mengde sang hadde svake negative tendenser med fargetone (λ_{R50}) målt våren 2009, mens sangrate hadde en positiv tendens med karotenoidmetning (C_{car}). Dette tyder på at hannene som sang lite og produserte korte strofer også hadde høy fargetone og at hannene som sang med lav rate hadde også lite karotenoidpigment. Basert på Andersson og Prager (2006) ble det antatt at høye verdier av fargetone tyder på en forskyvning av fargespekteret mot høye bølgelengder, noe som kan være en effekt av økt pigmentkonsentrasjon. Det ville dermed være naturlig å forvente at hanner med mye sang og lange strofer ville ha en høy fargetone, og ikke omvendt, slik jeg fant. Dette resultatet kan skyldes lav utvalgsstørrelse ($n = 12$), da en av hannene hadde spesielt lav verdi relativt til de andre. Med denne ekskludert fra analysen, var det ikke lenger noen trend ($p > 0,1$). Det kan spekuleres i om denne hannen ble feilmålt, eller om slitasje eller skitt kan ha påvirket fargen (se Delhey et al., 2006). En høy verdi av fargetone indikerer et høyt innhold av lutein (Andersson og Prager 2006; Senar et al., 2008), som er assosiert med en gulgrønn brystfarge (Senar et al., 2008), burde indikere en hans evne til å lokalisere karotenoidrike matkilder (sommerfugllarver). En negativ korrelasjon mellom sangytelse og fargetone, indikerer dermed at hannene som sang mest og med høyest rate hadde lavt luteininnhold, noe som burde tilsi at disse ikke har fått i seg mange sommerfugllarver. Imidlertid er det mulig at denne fargevariabelen ikke sier så mye om hannens kondisjon (Senar et al., 2008). Derimot burde kroma være mer relatert til kroppskondisjon (Andersson og Prager 2006; Senar et al., 2008). Dette stemmer med at hannene med høy sangrate – som var positivt korrelert med mengde sang – hadde høy konsentrasjon av karotenoidpigment, noe som tyder på at hannene med mye karotenoid i gulfargen sang bedre enn de med lite karotenoid. Karotkroma og fargetone vår 2009 var signifikant positivt korrelert, som ventet ($r = 0,72$; $P = 0,009$), men mens fargetone kanskje sier mer om kvaliteten på fargen, vil karotkroma si mer om kondisjon (Johnsen et al., 2003; Senar et al., 2008). I tillegg var det ingen sammenheng mellom verken farge under oppvekst og farge under første hekkesesong, eller mellom farge første hekkesesong og noen andre oppvekst- eller kondisjonsvariable. Dette indikerer at resultatene for denne fargemålingen ikke skyldes noen assosiasjon med oppvekstforhold eller noen av de andre kondisjonsmålene. Dette antyder en sammenheng mellom fargen senere i livet og sangen, der

hannene med mye karotenoidpigment (som kanskje reflekterer helsestatus) også hadde større sangytelse (sangrate). Til min kjennskap, har ingen andre sett på forholdet mellom sang og fjærfarge hos kjøttmeis.

Det er mange måter å måle sang på, og det kan ikke utelukkes at andre komponenter av sangproduksjonen hos kjøttmeis er bedre signaler på kvalitet. For eksempel er sangimitasjon (Baker et al., 1987; McGregor og Krebs, 1982; Nowicki et al., 2002), drift (Lambrechts og Dhondt, 1986, 1987), PPT [eng.: percentage performance time] (målt som forholdet mellom strofelengde og strofelengde pluss påfølgende pause; Lambrechts, 1992) sangtrekk som kanskje kan indikere hannlig kvalitet hos kjøttmeis. Det ble heller ikke sett på andre mål på oppvekstforhold, eksempelvis kjønnsforhold (Soma et al., 2006) eller (som tidligere nevnt) parasitter (Bischoff et al., 2009). Det er også en mulighet at de variablene jeg valgte til å reflektere hannlig kondisjon, både under oppvekst og ved opptak, ikke var de beste til å reflektere nettopp dette. Kanskje er andre komponenter av hannlig kvalitet, som dominans, (Lambrechts og Dhondt, 1986) mer knyttet til sang. Det ble ikke tatt høyde for avstand til naboer, med hensyn på konkurrerende hanner eller vokaliseringer fra andre hanner ved dawn. Hannene kan tilpasse sangatferden i respons til naboenes sang (Catchpole og Slater, 2008), og sangoverlapping er vist å være en viktig informasjonskilde for hunner til å vurdere hannlig kvalitet (Mennill et al., 2002). Flere studier har demonstrert at sangoverlapping er viktig i hannlige interaksjoner som et signal på aggressivitet (McGregor et al., 1992), og hanner som overlapper andre hanner får gjerne tilgang til flere partnere og bedre territorier.

Samlet sett, må resultatene vedrørende repertoarstørrelse og sangytelse i denne vurderes med forsiktighet. Studien ble utført i felt, og i naturlige omgivelser er det mange faktorer som kan spille inn på sangprestasjonen. Det er vanskelig å skille ut alle disse faktorene, spesielt ved liten utvalgsstørrelse. Jeg har kun kontrollert for temperatur og hanngruppe, da temperatur hadde effekt på mengde sang og sangrate i min studie, og halvparten av hannene mine var kryssfostret. For å kontrollere for to variabler burde jeg hatt 20 individer, så dette kan ha påvirket resultatene mine, til tross for at modellen med begge disse variablene inkludert ikke så ut til å avvike betydelig fra modellene med hver av variablene alene. Andre ytre miljøfaktorer, deriblant andre værvariabler, kan ha påvirket sangvariablene nok til at jeg resultatene mine ble feilaktige. Liten utvalgsstørrelse kan også ha ført til tilfeldige og lite biologisk relevante resultater. Med så få individer skal det lite variasjon til for å skape en trend. I denne studien ble det foretatt multiple sammenligninger, og ved å benytte Bonferroni-korreksjon (Rice, 1989), forsvant alle signifikante korrelasjoner.

Dette styrker en mulige konklusjon om at oppvekst (og senere kondisjon) hadde lite effekt på sangvariablene i denne studien. Ved Bonferroni-korreksjon ville trolig også forholdene mellom senere kondisjon og sangytelse forsvinne. Men selv med disse (og andre) potensielt påvirkende faktorene, er det mulig at resultatene har noe reelt for seg.

Konklusjoner

Det er ikke mulig å trekke noen klare konklusjoner om utviklingsstresshypotesen basert på denne studien. Det kan imidlertid påpekes noen antydninger. Resultatene i denne studien gir ingen støtte for en effekt av oppvekst på repertoarstørrelse hos kjøttmeis, selv om dette resultatet kan skyldes at forholdene var for gode det året hannene vokste opp til å avdekke en slik effekt. Siden heller ikke senere kondisjon hadde tilsynelatende effekt på repertoarstørrelse, kan det spekuleres i om dette sangtrekket ikke er kondisjonsavhengig i alle situasjoner hos kjøttmeis. I så tilfelle er resultatene ganske interessante, da det antyder at repertoarstørrelse hos kjøttmeis er en inkonsekvent eller svak prediktor på hannlig kvalitet, og muligens ikke er like viktig for makevalg som tidligere antatt (Baker et al., 1986; Lambrechts og Dhondt, 1986; McGregor et al., 1981). Det kan virke som om sangytelse er en bedre prediktor for hannlig kvalitet hos kjøttmeis, og at slike sangtrekk kan påvirkes av oppvekst og/eller senere kondisjon. Videre studier, især eksperimentelle, av kjøttmeis er nødvendig for å vurdere hvorvidt repertoarstørrelse eller andre sangtrekk reflekterer stress under oppvekst eller senere i livet.

Litteraturliste

- Airey**, D. C., Buchanan, K. L., Szekely, T., Catchpole, C. K. og DeVoogd, T. J. 2000. Song, sexual selection and a song control nucleus (HVC) in the brains of European sedge warblers. *Journal of Neurobiology*, 44 (1): 1-6.
- Alatalo**, R. og Lundberg, A. 1986. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution*, 40 (3): 574-583.
- Alatalo**, R. V., Glynn, C., og Lundberg, A. 1990. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: an experiment. *Animal Behaviour*, 39 (3), 601-603.
- Amrhein**, V., Johannessen L. E., Kristiansen, L. og Slagsvold T. 2008. Reproductive strategy and singing activity: blue tit and great tit compared. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 (10): 1633-1641.
- Andersson**, S. og Prager, M. 2006. Quantifying colors. I *Bird Coloration. Mechanisms and Measurements*. Vol 1, redigert av Hill, G. E. og MacGraw, K. J. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Baker**, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. og Espmark, Y. 1986. Sexual response of female great tits to variation in size of males' song repertoires. *American Naturalist*, 128 (4): 491-498.
- Baker**, C. B., McGregor, P. K. og Krebs, J. R. 1987. Sexual response of female great tits to local and distant songs. *Ornis Scandinavica*, 18 (3): 186-188.

- Bednekoff**, P. A. og **Krebs**, J. R. 1995. Great tit fat reserves: effects of changing and unpredictable feeding day length. *Functional Ecology*, 9 (3): 457-462.
- Beecher**, M. D og **Brenowitz**, E. A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (3): 143-149.
- Bentz**, P. og **Génsbøl**, B. 1998. *Norsk fuglehåndbok*. Oslo: H. Aschehoug & Co (W. Nygaard).
- Berg**, M. L., **Beintema**, N. H., **Welbergen**, J. A. og **Komdeur**, J. 2005. Singing as a handicap: the effects of food availability and weather on song output in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *Journal of Avian Biology*, 36 (2): 102-109.
- Bernard**, D. J., **Eens**, M. og **Ball**, G. F. 1996. Age- and behavior-related variation in volumes of song control nuclei in male european starlings. *Journal of Neurobiology*, 30 (3): 329-339.
- Biard**, C., **Surai**, P. F. og **Møller**, A. P. 2006. Carotenoid availability in diet and phenotype of blue and great tit nestling. *Journal of Experimental Biology*, 209 (6): 1004-1015.
- Bijnens**, L. 1988. Blue tit *Parus caeruleus* song in relation to survival, reproduction and biometry. *Bird Study*, 35 (1): 61-67.
- Bischoff**, L. L., **Tschirren**, B. og **Richner**, H. 2009. Long-term effects of early parasite exposure on song duration and singing strategy in great tits. *Behavioral Ecology*, 20 (2): 265-270.

- Bolund, E., Schielzeth, H. og Forstmeier, W. 2009.** No heightened condition dependence of zebra finch ornaments – a quantitative genetic approach. *Journal of Evolutionary Biology*, 23 (3): 586-597.
- Brenowitz, E. A., Lent, K. og Kroodsma, D. E. 1995.** Brain space for learned song in birds develops independently of song learning. *Journal of Neuroscience*, 15 (9): 6281-6286.
- Brenowitz, E. A., Nalls, B., Wingfield, J. C. og Kroodsma, D. E. 1991.** Seasonal changes in avian song nuclei without seasonal changes in song repertoire. *Journal of Neuroscience*, 11 (5): 1367-1374.
- Brumm, H., Zollinger, S. A. og Slater, P. J. B. 2009.** Developmental stress affects song learning but not song complexity and vocal amplitude in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (9): 1387-1395.
- Buchanan, K. L. 2000.** Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (4): 156-160.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Lewis, J. W. og Lodge, A. 1999.** Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behaviour*, 57 (2): 307-314.
- Buchanan, K. L., Leitner, S., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2004.** Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 (1555): 2381-2386.

- Buchanan**, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270 (1520): 1149-1156.
- Byers**, B. E. og Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 77 (1): 13-22.
- Catchpole**, C. K., Leisler, B. og Dittami, J. 1986. Sexual differences in the response of captive great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) to variation in song structure and repertoire size. *Ethology*, 73 (1): 69-77.
- Catchpole**, C. K. og Slater, P. J. B. 2008. *Bird song: biological themes and variations*. 2nd edition. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Cramp**, S. og Perrins, C. M. 1993. *The birds of the Western Palearctic*. Volume 7. Oxford: Oxford University Press.
- Cuthill**, I. C., Maddocks, S. A., Weall, C. V. og Jones, K. M. 2000. Body mass regulation in response to changes in feeding predictability and overnight energy expenditure. *Behavioral Ecology*, 11 (2): 189-195.
- Dauwe**, T. og Eens, M. 2008. Melanin- and carotenoid-dependent signals of great tits (*Parus major*) relate differently to metal pollution. *Naturwissenschaften*, 95 (10): 969-973.
- De Kogel**, C. H. og Prijs, H. J. 1996. Effects of brood size manipulations on sexual attractiveness of offspring in the zebra finch. *Animal Behaviour*, 51 (3): 699-708.

- Delhey, K., Johnsen, A. og Kempenaers, B.** 2006. Seasonal changes in blue tit grown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology*, 17 (5): 790-798.
- DeVoogd, T., Krebs, J. R., Healy, S. D. og Purvis, A.** 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst oscine birds. *Proceedings of the Royal Society B*, 254 (1340): 75-82.
- Dhondt, A. A.** 1982. Heritability of blue tit tarsus length from normal and cross-fostered broods. *Evolution*, 36 (2): 418-419.
- Dhondt, A. A. og Lambrechts, M. M.** 1991. The many meanings of great tit song. I *Belgian Journal of Zoology*, redigert av Verraes, W. Gent, Belgia: Société Royale Zoologique de Belgique.
- Doutrelant, C., Blondel, J., Perret, P. og Lambrechts, M. M.** 2000. Blue tit song repertoire size, male quality and interspecific competition. *Journal of Avian Biology*, 31 (3): 360-366.
- Dreiss, A., Richard, M., Moyon, F., White, J., Møller, A. P. og Danchin, E.** 2006. Sex ratio and male sexual characters in a population of blue tits, *Parus caeruleus*. *Behavioral Ecology*, 17 (1): 13-19.
- Eens, M., Pinxten, R. og Verheyen, R. F.** 1991. Male song as a cue for mate choice in the European starling. *Behaviour*, 116 (3-4): 210-238.
- Eeva, T., Lehikoinen, E. og Rönkä, M.** 1998. Air pollution fades the plumage of the great tit. *Functional Ecology*, 12 (4): 607-612.

- Fonstand**, T., Génsbøl, B. og Günter, M. 2008. *Aschehougs fuglebok*. Oslo: H. Aschehoug & Co. (W. Nygaard).
- Galeotti**, P., Saino, N., Sacchi, R. og Møller, A. P. 1997. Song correlations with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour*, 53 (4): 687-700.
- Garamszegi**, L. Z. og Eens, M. 2004. The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters*, 7 (12): 1216-1224.
- Garnett**, M. C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among great tits, *Parus major*. *International Journal of Avian Science*, 123 (1): 31-41.
- Gil**, D. og Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (3): 133-141.
- Gil**, D., Naguib, M., Riebel, K., Rutstein, A. og Gahr, M. 2006. Early condition, song learning, and the volume of song brain nuclei in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology*, 66 (14): 1602-1612.
- Gompertz**, T. 1961. The vocabulary of the great tit. *British Birds*, 54 (10): 369-394; 409-418.
- Gosler**, A. G., Greenwood, J. J. D. og Perrins C. 1995. Predation risk and the cost of being fat. *Nature*, 377 (6550): 621-623.
- Gosler**, A. G., og Harper D. G. C. 2000. Assessing the heritability of body condition in birds: a challenge exemplified by the great tit *Parus major* L. (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:103–117.

- Gosler**, A. G., Greenwood, J. J. D., Baker, J. K. og Davidson, N. C. 1998. The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. *Bird Study*, 45 (1): 92-103.
- Gottlander**, K. 1987. Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 35 (4): 1037-1043.
- Grafen**, A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144 (4): 517-546.
- Grieg-Smith**, P. W. 1982. Song-rates and parental care by individual male stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, 30 (1): 245-252.
- Haftorn**, S. 1993. Ontogeny of the vocal repertoire in the willow tit *Parus montanus*. *Ornis Scandinavica*, 24 (4); 267-289.
- Hailman**, J. P. 1977. *Optical signals: animal communication and light*. Bloomington: Indiana University Press.
- Harrison**, C. 1985. *A field guide to the nests, eggs and nestlings of British and European birds*. London: William Collins & Sons.
- Hasselquist**, D. 1998. Polygyny in great reed warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology*, 79 (7): 2376-2390.

- Hasselquist, D., Bensch, S. og von Schantz, T.** 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381 (6579): 229-232.
- Hegy, G., Szigeti, B., Török, J. og Eens, M.** 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38 (6): 698-708.
- Holveck, M., de Castro, A. C. V., Lachlan, R. F., ten Cate, C. og Riebel, K.** 2008. Accuracy of song syntax learning and singing consistency signal early condition in zebra finches. *Behavioral Ecology*, 19 (6): 1267-1281.
- Hörak, P., Vellau, H., Ots, I. og Møller, A. P.** 2000. Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften*, 87 (10): 460-464.
- Isaksson, C. og Andersson, S.** 2008. Oxidative stress does not influence carotenoid mobilization and plumage pigmentation. *Proceedings of the Royal society B*, 275 (1632): 309-314.
- Johannessen, L. E., Slagsvold, T. og Hansen, B. T.** 2006. Effects of social rearing conditions on song structure and repertoire size: experimental evidence from the field. *Animal Behaviour*, 72 (1): 83-95.
- Johnsen, A., Delhey, K., Andersson, S. og Kempenaers, B.** 2003. Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270 (1521): 1263-1270.
- Johnstone, R. A. og Grafen, A.** 1993. Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour*, 46 (4): 759-764.

- Kirkpatrick, M.** og **Ryan, M. J.** 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350 (6313): 33-38.
- Kirn, J. R., Clower, R. P., Kroodsma, D. E.** og **DeVoogd, T. J.** 1989. Song-related brain regions in the red-winged blackbird are affected by sex and season but not repertoire size. *Journal of Neurobiology*, 20 (3): 139-163.
- Lambrechts, M. M.** 1992. Male quality and playback in the great tit. I *Playback and studies of animal communication*. Series A: Life Sciences Vol. 228, redigert av McGregor, P. K. New York: Plenum Press.
- Lambrechts, M. M.** og **Dhondt, A. A.** 1986. Male quality, reproduction, and survival in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19 (1): 57-63.
- Lambrechts, M. M.** og **Dhondt, A. A.** 1987. Differences in singing performance between male great tits. *Ardea*, 75 (1): 43-52.
- Lindén, M.** 1988. Reproductive trade-off between first and second clutches in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Oikos*, 51: 285-290.
- MacDonald, I. F., Kempster, B., Zanette, L.** og **MacDougall-Shackleton, S. A.** 2006. Early nutritional stress impairs development of a song-control brain region in both male and female juvenile song sparrows (*Melospiza melodia*) at the onset of song learning. *Proceedings of the Royal Society B*, 273 (1600): 2559-2564.

- MacDougall**, E. A., Stewart, K. A., Potvin, D. A. og Tennenhouse, E. 2009. The rich get richer: song complexity predicts song element sharing and song output in song sparrows *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 78 (1): 141-146.
- Mace**, R. 1987. The dawn chorus in the great tit *Parus major* is directly related to female fertility. *Nature*, 330 (6150): 745-746.
- McGregor**, P. K., Dabelsteen, T., Shephard, M. og Pedersen, S. B. 1992. The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour*, 43 (6): 987-988.
- McGregor**, P. K. og Krebs, J. R. 1982. Song types in a population of great tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour*, 79 (2-4): 126-152.
- McGregor**, P. K. og Krebs, J. R. 1989. Song learning in adult great tits (*Parus major*): effects of neighbours. *Behaviour*, 108 (1-2): 139-159.
- McGregor**, P. K., Krebs, J. R. og Perrins, C. M. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). I *American Naturalist*. Volume 118, redigert i interessen til American Society of Naturalists. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Mennill**, D. J., Ratcliffe, L. M. og Boag, P. T. 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science*, 296 (5569): 873.
- Merilä**, J. og Fry, J. D. 1998. Genetic variation and causes of genotype-environment interaction in the body size of blue tit (*Parus caeruleus*). *Genetics*, 148 (3): 1233-1244.

- Merilä**, J. og Wiggins, D. A. 1995. Offspring number and quality in the blue tit: a quantitative genetic approach. *Journal of Zoology*, 237 (4): 615-623.
- Møller**, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N. og Surai, P. F. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, 11 (3): 137-159.
- Møller**, A. P., Saino, N., Taramino, G., Galeotti, P. og Ferrario, S. 1998. Paternity and multiple signaling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *American Naturalist*, 151 (3): 236-242.
- Naguib**, M, Heim, C. og Gil, D. 2008. Early developmental conditions and male attractiveness in zebra finches. *Ethology*, 114 (3): 255-261.
- Nottebohm**, F., Stokes, T. M. og Leonard C. M. 1976. Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *The Journal of comparative neurobiology*, 165 (4): 457-486.
- Nottebohm**, F. 1999. The anatomy and timing of vocal learning in birds. I *The design of animal communication*, redigert av Hauser, M. og Konishi, M. Cambridge: MIT Press.
- Nottebohm**, F. 1981. A brain for all seasons: cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science*, 214 (4527): 1368-1370.
- Nowicki**, S., Hasselquist, D., Bensch, S. og Peters, S. 2000. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267 (1460): 2419-2424.

- Nowicki, S., Peters, S. og Podos, J.** 1998. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, 38 (1): 179-190.
- Nowicki, S. og Searcy, W. A.** 2004. Song function and the evolution of female preferences: why birds sing and why brains matter. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016: 704-723.
- Nowicki, S., Searcy, W. A. og Peters, S.** 2002. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis". *Journal of Comparative Physiology A*, 188 (11-12): 1003-1014.
- Nur, N.** 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 53 (2): 479-496.
- Oberweger, K og Goller, F.** 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology*, 204 (19): 3379-3388.
- Parker, T. H., Barr, I. R. og Griffith, S. C.** 2006. The blue tit's song is an inconsistent signal of male condition. *Behavioral Ecology*, 17 (6): 1029-1040.
- Partali, V., Liaaen-Jensen, S. og Slagsvold, T.** 1987. Carotenoids in food chain studies–II. The food chain of *Parus* SPP. Monitored by caretenoid analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 87 (4): 885-888.
- Perrins, C. M.** 1965. Population fluctuations and clutch-size in the great tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 34 (3): 601-647.

- Perrins, C. M.** 1979. *British tits*. St James's Place, London: William Collins Sons & Co Ltd.
- Perrins, C. M.** og **McCleery, R. H.** 2001. The effect of fledging mass on the lives of great tits *Parus major*. *Ardea*, 89 (1): 135-142.
- Pfaff, J. A.**, **Zanette, L.**, **MacDougall-Shackleton** og **MacDougall-Shackleton, E. A.** 2007. Song repertoire size varies with HVC volume and is indicative of male quality in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society B*, 274 (1621): 2035-2040.
- Poesel, A.**, **Dabelsteen, T.** og **Pedersen, S. B.** 2004. Dawn song of male blue tits as a predictor of competitiveness in midmorning singing interactions. *Acta Ethologica*, 6 (2): 65-71.
- Poesel, A.**, **Foerster, K.** og **Kempenaers, B.** 2001. The dawn song of the blue tit *Parus caeruleus* and its role in sexual selection. *Ethology*, 107 (6): 521-531.
- Reid, M. L.** 1987. Costliness and reliability in the singing vigour as an indicator of fitness in the Ipswich sparrow. *Animal Behaviour*, 35 (6): 1735-1743.
- Rice, W. R.** 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43 (1): 223-225.
- Searcy, W. A.**, **Peters, S.** og **Nowicki, S.** 2004. Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology*, 35 (3): 269-279.
- Searcy, W. A.** og **Yasukawa, K.** 1996. Song and female choice. I *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, redigert av Kroodsma, D. E. og Miller, E. H. Ithaca, New York: Cornell University Press.

- Senar, J. C., Negro, J. J., Quesada, J., Ruiz, I. og Garrido, J.** 2008. Two pieces of information in a single trait? The yellow breast of the great tit (*Parus major*) reflects both pigment acquisition and body condition. *Behaviour*, 145 (9): 1195-1210.
- Senar, J. C. og Quesada, J.** 2006. Absolute and relative signals: a comparison between melanin- and carotenoid-based patches. *Behaviour*, 143 (5): 589-595.
- Siikamäki, P.** 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. *Ecology*, 79 (5): 1789-1796.
- Silver, D. W., Silverin, B. og Ball, G. F.** 2003. Seasonal changes and sex differences in the song control system of free-living great tits. *Society for Neuroscience Abstract Viewer and Itinerary Planner*, Abstract nr. 200.10.
- Slagsvold, T.** 1977. Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. *Ornis Scandinavica*, 8 (2): 197-222.
- Slagsvold, T. og Hansen, B. T.** 2001. Sexual imprinting and the origin of obligate brood parasitism in birds. *American Naturalist*, 158 (4): 354-367.
- Slagsvold, T. og Lifjeld, J. T.** 1985. Variation in plumage colour of the Great tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Journal of Zoology*, 206 (3): 321-328.
- Slagsvold, T. og Wiebe, K. L.** 2007. Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society B*, 274 (1606): 19-23.

- Smith**, H. G., Källander, H. og Nilsson, J. 1987. Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the great tit. *Auk*, 104 (4): 700-706.
- Soma**, M., Takahasi, M, Ikebuchi, M., Yamada, H., Suzuki, M., Hasegawa, T. og Okanoya, K. 2006. Early rearing conditions affect the development of body size and song in bengalese finches. *Ethology*, 112 (11): 1071-1078.
- Spencer**, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2003. Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, 44 (2): 132-139.
- Spencer**, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2004. Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271 (supplement 3): S121-S123.
- Spencer**, K. A., Buchanan, K. L., Leitner, S., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2005 I. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B*, 272 (1576): 2037-2043.
- Spencer**, K. A., Wimpenny, J. H., Buchanan, K. L., Lovell, P. G., Goldsmith, A. R. og Catchpole, C. K. 2005 II. Developmental stress affects the attractiveness of male song and female choice in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58 (4): 423-428.
- Stewart**, I. F. 1963. Variation of wing length with age. *Bird Study*, 10 (1): 1-9.

- Talloen**, W., Lens, L., van Dongen, S., Adriansen, F. og Matthysen, E. 2010. Mild stress during development affects the phenotype of great tit *Parus major* nestlings: a challenge experiment. *Biological Journal of the Linnean society*, 100 (1): 103-110.
- Tinbergen**, J. M. 1987. Costs of reproduction in the great tit: intraseasonal costs associated with brood size. *Ardea*, 75 (1): 111-122.
- Thomas**, R. J. 1999. Two tests of a stochastic dynamic programming model of daily singing routines in birds. *Animal Behaviour*, 57 (2): 277-284.
- Van Noordwijk**, A. J., van Balen, J. H. og Scharloo, W. 1988. Heritability of body size in a natural population of the great tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Genetic Research*, 51 (2): 149-162.
- Verboven**, N. og Visser, M. E. 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits: the importance of being early. *Oikos*, 81 (3): 511-524.
- Ward**, S., Lampe, H. M. og Slater, P. J. B. 2004. Singing is not energetically demanding for pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*, 15 (3), 477-484.
- Ward**, S., Speakman, J. R. og Slater, P. J. B. 2003. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour*, 66 (5): 893-902.
- Welling**, P. P., Rytönen, S. O., Koivula, K. T. and Orell, M. I. 1997. Song rate correlates with paternal care and survival in willow tits: advertisement of male quality? *Behaviour*, 134 (11-12): 891-904.

Zahavi, A. 1975. Mate Selection—A Selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53 (1): 205-214.

Zann, R. og **Cash, E.** 2008. Developmental stress impairs song complexity but not learning accuracy in non-domesticated zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62 (3): 391-400.

Vedlegg

Vedlegg A

Tabell A1: utvalgsstørrelse, gjennomsnitt, standardavvik og minimums-/maksimumsverdier for numeriske data på oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos kjøttmeis.

	Variabel	n	Gj.snitt	SD	Min	Maks
Oppvekst^a	Klekkedato ^c	13	23	3,26	19	29
	Vekt d15 (g)	12	18,05	1,19	15,50	19,70
	Tarslengde (mm)	13	218,04	10,25	199,00	233,00
Senere kondisjon^{ab}	Vingelengde (mm)	13	762,88	17,13	730,00	785,00
	Vekt (g)	12	17,98	0,51	16,80	18,60
Dawnsang^b	Repertoarstørrelse	13	4	1	1	6
	Mengde sang ^d (min)	13	8,99	2,92	5,21	15,09
	Strofelengde (s)	13	2,05	0,50	1,13	2,87
	Sangrate ^e	13	9,06	2,91	3,90	13,87
	Mengde varsling ^ˆ (min)	13	0,40	0,77	0,00	2,80
	Temperatur ^ˆ kl. 05 (°C)	13	6,15	2,09	3,60	9,70
	Min. temperatur kl. 00-05 (°C)	13	5,88	2,18	2,70	9,70
	Maks. temperatur ^ˆ dagen før (°C)	13	15,99	2,44	12,90	20,60
	Vindhastighet ^ˆ kl.05 (m/s)	13	2,75	2,07	0,20	6,10
	Dato opptak ^f	13	4,23	4,49	-3,00	11,00
Dato opptak relativt til egglegging ^g	13	2,62	5,65	-11,00	14,00	
Fitness^g	Dato 1. egg ^f	13	1,75	6,37	-5	19

^ˆ ikke med i videre analyser ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c 1 = 1.mai ^d totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket
^e antall strofer per minutt ^f 1 = 1.april ^g 1 = dato første egg

Vedlegg B

Tabell B1: gruppenummer, utvalgsstørrelse, gjennomsnitt og standardavvik for kategoriske data på behandling (kryssfostring), oppvekst og dawnsang hos kjøttmeis.

	Variabel	Gruppe nummer	n _{gr.1}	n _{gr.2}	n _{tot}	Gj.snitt	SD
Behandling^a	Hanngruppe	1/2 ^c	7	6	13	1,77	0,93
Oppvekst^a	Antall unger utflydd	1/2 ^d	8	5	13	5,85	1,72
Dawnsang^b	Skydekke	1/2 ^e	10	3	13	1,23	0,44
	Antall blåmeisreir < 100 m	1/2 ^f	7	6	13	1,69	1,11
	Antall kjøttmeisreir < 100 m	1/2 ^f	7	6	13	1,15	1,07

^a ikke med i videre analyser ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c 1 = kontroll, 2 = kryssfostret ^d 1 = 4-5, 2 = 7-9 ^e 1 = lettskyet/delvis skyet, 2 = skyet ^f 1 = 0-1, 2 = 2-3

Vedlegg C

Tabell C1: utvalgsstørrelse, gjennomsnitt, standardavvik og minimum-/maksimumverdier for fargevariabler målt våren 2008 og våren 2009 hos kjøttmeis.

	Variabel	n	Gj.snitt	SD	Min	Maks
Vår 2008	Lysstyrke ^a	13	29,33	5,39	20,43	38,00
	Fargetone ^b	13	501,90	2,14	498,51	505,35
	Karotkroma ^c	13	0,50	0,06	0,41	0,65
Vår 2009	Lysstyrke ^a	12	23,77	3,24	18,94	28,67
	Fargetone ^b	12	503,64	1,15	500,79	505,35
	Karotkroma ^c	12	0,69	0,05	0,59	0,76

^a ikke med i videre analyser ^a R_{av} ^b λ_{R50} ^c (C_{car})

Vedlegg D

Tabell D1: resultater fra enkel korrelasjonsanalyse mellom sangvariabler og kontinuerlige variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos kjøttmeis.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^f (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^g	
		r	p	r	p	r	p	r	p
Oppvekst^a									
Klekkedato ^c	13	-0,11	0,72	-0,11	0,71	-0,28	0,35	0,01	0,97
Vekt d15 (g)	12	0,10	0,75	0,00	1,00	0,04	0,92	-0,09	0,79
Tarslengde (mm)	13	-0,11	0,71	-0,28	0,35	-0,08	0,79	-0,10	0,76
Senere									
kondisjon^{ab}									
Vingelengde (mm)	13	0,15	0,63	0,03	0,92	-0,15	0,63	0,16	0,61
Vekt (g)	12	0,04	0,90	0,09	0,79	0,10	0,75	-0,11	0,71
Dawnsang^b									
Min. temperatur kl. 00-05 (C°)	13	0,43	0,14	0,71	0,01*	0,19	0,53	0,49	0,09*
Dato opptak ^d	13	-0,51	0,07*	-0,29	0,34	-0,33	0,27	0,03	0,94
Dato opptak relativt til egglegging ^e	13	0,15	0,62	0,18	0,57	-0,06	0,86	0,31	0,31

* $p < 0,1$ ^a 1 = 1.mai ^b 1 = 1.april ^c 1 = dato første egg ^d vår 2008 ^e vår 2009 ^f totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^g antall strofer per minutt

Vedlegg E

Tabell E1: Resultater fra enkel korrelasjonsanalyse mellom sangvariabler og variabler for farge våren 2008 og våren 2009 hos kjøttmeis.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^d		
		r	p	r	p	r	p	r	p	
Vår 2008										
Fargetone ^a	13	-0,31	0,31	-0,46	0,11	-0,09	0,78	-0,40	0,18	
Karotkroma ^b	13	-0,18	0,55	-0,44	0,13	-0,28	0,35	-0,25	0,42	
Vår 2009										
Fargetone ^a	12	-0,11	0,75	-0,16	0,62	-0,53	0,08*	0,23	0,48	
Carotchroma ^b	12	0,14	0,68	0,20	0,54	-0,35	0,27	0,49	0,11	

* $p < 0,1$ ^a λ_{R50} ^b (C_{car}) ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt

Vedlegg F

Tabell F1: resultater fra to-utvalgs t-test mellom sangvariabler og kategoriske variabler for behandling, oppvekst og dawnsang hos kjøttmeis.

Variabel ⁺	n	Repertoar- størrelse			Mengde sang ^c (min)			Strofe lengde (s)			Sangrate ^d		
		t	p	df	t	p	df	t	p	df	t	p	df
Behandling^a Hanngruppe	13	-1,74	0,12	8	0,75	0,47	9	0,36	0,72	9	0,41	0,69	10
Oppvekst^a Antall unger utflydd	13	1,31	0,22	10	-1,13	0,31	5	-1,17	0,29	6	-0,34	0,75	6
Dawnsang^b Antall blåmeis < 100 m	13	0,26	0,80	10	1,15	0,28	10	0,32	0,76	10	1,29	0,23	8
Antall kjøttmeis < 100 m	13	1,49	0,17	10	1,44	0,18	10	0,13	0,90	9	0,93	0,38	9

⁺ utfyllende informasjon om gruppene i tabell 1B ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt

Vedlegg G

Tabell G1: resultater fra multipl regressjonsanalyse mellom sangvariabler og kontinuerlige variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos kjøttmeis, kontrollert for minimumstemperatur kl. 00-05.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^f (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^g	
		t	p	t	p	t	p	t	p
Oppvekst^a									
Klekkedato ^c	13	-0,34	0,74	-0,43	0,68 ^T	-0,92	0,38	0,09	0,93
Vekt d15 (g)	12	-0,54	0,60	-2,49	0,03 ^{T**}	-0,24	0,82	-1,61	0,14 ^T
Tarslengde (mm)	13	0,26	0,80	0,09	0,93 ^T	0,00	1,00	0,44	0,67
Senere kondisjon^{ab}									
Vingelengde (mm)	13	-0,39	0,71	-2,55	0,03 ^{T**}	-1,05	0,32	-0,52	0,62
Vekt (g)	12	-0,79	0,45	-1,84	0,10 ^{T*}	-0,08	0,94	-1,91	0,09 ^{T*}
Dawnsang^b									
Dato opptak ^d	13	-1,29	0,23	0,35	0,73 ^T	-0,91	0,39	1,21	0,26 ^T
Dato opptak relativt til egglegging ^e	13	0,46	0,66	0,63	0,54 ^T	-0,22	0,83	1,08	0,31

* p < 0,1 ** p < 0,05 ^T temperatur signifikant ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c 1 = 1.april ^d 1 = 1.mai ^e 1 = dato første egg ^f totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^g antall strofer per minutt

Vedlegg H

Tabell H1: resultater fra multipl regressjonsanalyse mellom sangvariabler og variabler for farge våren 2008 og våren 2009 hos kjøttmeis, kontrollert for minimumstemperatur kl. 00-05.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^d	
		t	p	t	p	t	p	t	p
Vår 2008									
Fargetone ^a	13	-0,53	0,61	-0,94	0,37 ^T	-0,04	0,97	-0,85	0,42
Karotkroma ^b	13	-0,16	0,88	-1,07	0,31 ^T	-0,77	0,46	-0,35	0,73
Vår 2009									
Fargetone ^a	12	-0,52	0,62	-1,5	0,17 ^T	-2,1	0,07*	0,59	0,57
Karotkroma ^b	12	0,11	0,91	-0,02	0,98 ^T	-1,39	0,20	1,45	0,18

* p < 0,1 ^T temperatur signifikant ^a λ_{R50} ^b (C_{car}) ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt

Vedlegg I

Tabell I1: resultater fra General Linear models (GLM) analyse mellom sangvariabler og kategoriske variabler for behandling, oppvekst og dawnsang hos kjøttmeis, med minimumstemperatur kl. 00-05 som kovariat.

Variabel ⁺	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^d		
		F	p	F	p	F	p	F	p	
Behandling^a Hanngruppe	13	5,78	0,04**	0,25	0,63 [†]	0,06	0,81	0,04	0,85	
Oppvekst^a Antall unger utflydd	13	3,34	0,10*	1,03	0,33 [†]	1,18	0,30	0,00	0,99	
Dawnsang^b	Antall blåmeisreir < 100 m	13	0,07	0,80	2,64	0,14 [†]	0,09	0,77	1,83	0,21
	Antall kjøttmeisreir < 100 m	13	0,88	0,37	0,25	0,63 [†]	0,02	0,891	0,10	0,76

* p < 0,1 ** p < 0,05 [†] utfyllende informasjon om gruppene i tabell 1B ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt

Vedlegg J

Tabell J1: resultater fra General Linalized Models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos kjøttmeis, kontrollert for hanngruppe.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^f (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^g	
		χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
Oppvekst^a									
Klekkedato ^c	13	0,31	0,58	0,15	0,70	1,04	0,31	0,00	0,95
Vekt d15 (g)	12	0,85	0,36	0,03	0,86	0,00	0,96	0,20	0,66
Tarslengde (mm)	13	0,05	0,83	1,39	0,24	0,12	0,72	0,17	0,68
Senere kondisjon^{ab}									
Vingelengde (mm)	13	0,83	0,36 ^H	0,00	0,99	0,36	0,55	0,26	0,61
Vekt (g)	12	1,19	0,30 ^H	0,01	0,94	0,01	0,91	0,16	0,69
Dawnsang^b									
Min. temperatur kl. 00-05	13	5,21	0,02 ^{H**}	8,92	0,00 ^{***}	0,44	0,51	3,35	0,07*
Dato opptak ^d	13	2,03	0,15	2,77	0,10	2,56	0,11	0,01	0,91
Dato opptak relativt til egglegging ^e	13	4,10	0,04 ^{H**}	0,09	0,77	0,21	0,65	0,12	0,29

* p < 0,1 ** p < 0,05 *** p < 0,01 ^f temperatur signifikant ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c 1 = 1.april ^d 1 = 1.mai ^e 1 = dato første egg ^f totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^g antall strofer per minutt

Vedlegg K

Tabell K1: resultater fra Generalized Linear Models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og variabler for farge våren 2008 og våren 2009 hos kjøttmeis, kontrollert for hanngruppe.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^d	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Vår 2008 Fargetone ^a	13	3,38	0,07 ^{H*}	2,77	0,01*	0,06	0,81	2,07	0,15
Karotkroma ^b	13	1,03	0,31 ^H	2,58	0,11	1,08	0,30	0,69	0,41
Vår 2009 Fargetone ^a	12	0,03	0,85	0,66	0,41	5,68	0,02**	0,66	0,42
Karotkroma ^b	12	1,29	0,26	0,34	0,56	2,12	0,15	3,61	0,06*

* $p < 0,1$ ** $p < 0,05$ ^T temperatur signifikant ^a λ_{R50} ^b (C_{car}) ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt.

Vedlegg L

Tabell L1: resultater fra General Linearized models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og kategoriske variabler for oppvekst og dawnsang hos kjøttmeis, kontrollert for hanngruppe.

Variabel ⁺	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde		Sangrate ^d	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Oppvekst^a Antall unger utflydd	13	0,00	1,00	1,31	0,25	2,36	0,12	0,01	0,93
Dawnsang^b Antall blåmeisreir < 100 m	13	0,21	0,65	1,38	0,24	0,10	0,75	1,61	0,21
Antall kjøttmeisreir < 100 m	13	1,67	0,20	3,19	0,07*	0,058	0,81	1,38	0,24

* $p < 0,1$ ⁺ utfyllende informasjon om gruppene i tabell 1B ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt.

Vedlegg M

Tabell M1: resultater fra Generalized Linear Models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og variabler for oppvekst, senere kondisjon og dawnsang hos kjøttmeis, kontrollert for hanngruppe og temperatur.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^f (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^g	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Oppvekst^a									
Klekkedato ^c	13	0,39	0,53^H	0,22	0,64 ^T	1,05	0,31	0,01	0,91
Vekt (g)	12	0,04	0,85^H	7,90	0,01 ^{T***}	0,11	0,74	3,51	0,06 ^{T*}
Tarslengde (mm)	13	0,98	0,32^H	0,00	0,99 ^T	0,00	0,95	0,21	0,65
Senere kondisjon^{ab}									
Vingelengde (mm)	13	0,13	0,72^H	7,10	0,01 ^{T**}	1,42	0,23	0,36	0,55
Vekt (g)	12	0,00	0,95 ^H	5,73	0,02 ^{T**}	0,12	0,73	4,32	0,04 ^{T**}
Dawnsang^b									
Dato opptak ^d	13	0,01	0,94 ^H	0,01	0,94 ^T	2,33	0,13	2,28	0,13 ^T
Dato opptak relativt til egglegging ^e	13	7,12	0,01^{H***}	0,24	0,62 ^T	0,20	0,65	1,57	0,21

* p < 0,1 ** p < 0,05 *** p < 0,01 ^T temperatur signifikant ^H hanngruppe signifikant **fet^{H/T}** = både temperatur og hanngruppe signifikant, men H/T lavest p-verdi ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c 1 = 1.april ^d 1 = 1.mai ^e 1 = dato første egg ^f totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^g antall strofer per minutt

Vedlegg N

Tabell N1: resultater fra Generalized Linear Models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og variabler for farge våren 2008 og våren 2009 hos kjøttmeis, kontrollert for hanngruppe og temperatur.

Variabel	n	Repertoar- størrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofe- lengde (s)		Sangrate ^d	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Vår 2008									
Fargetoner ^a	13	1,66	0,20 ^H	0,94	0,33 ^T	0,00	1,00	0,85	0,36
Karotkroma ^b	13	0,23	0,63 ^H	1,36	0,24 ^T	0,80	0,37	0,13	0,71
Vår 2009									
Fargetoner ^a	13	0,01	0,91 ^T	2,80	0,09 ^{T*}	6,23	0,01 ^{**}	0,76	0,38 ^T
Karotkroma ^b	13	0,82	0,36 ^T	0,00	0,96 ^T	2,83	0,09 [*]	3,35	0,07 ^{T*}

* p < 0,1 ** p < 0,05 ^T temperatur signifikant ^H hanngruppe signifikant ^a λ_{R50} ^b (C_{car}) ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt.

Vedlegg O

Tabell O1: resultater fra General Linearized models (GLZ) analyse mellom sangvariabler og kategoriske variabler for oppvekst og dawnsang hos kjøttmeis, kontrollert for minimumstemperatur kl. 00-05 og hanngruppe.

Variabel	n	Repertoarstørrelse		Mengde sang ^c (min)		Strofelengde (s)		Sangrate ^d	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Oppvekst^a									
Antall unger utflydd	13	0,17	0,68 ^H	1,08	0,30 ^T	2,14	0,14	0,04	0,84
Dawnsang^b									
Antall blåmeisreir < 100 m	13	0,33	0,56^H	2,30	0,08 ^{T*}	0,11	0,74	2,16	0,14 ^T
Antall kjøttmeisreir < 100 m	13	0,17	0,68 ^H	0,67	0,41 ^T	0,00	0,94	0,20	0,65

* $p < 0,1$ ⁺ utfyllende informasjon om gruppene i tabell 1B ^a vår 2008 ^b vår 2009 ^c totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^d antall strofer per minutt.

Vedlegg P

Tabell P1: resultater fra enkel korrelasjonsanalyse av sangvariablene mot hverandre hos kjøttmeis.

Variabel	Repertoarstørrelse		Sangrate ^b		Strofelengde (s)	
	r	p	r	p	r	p
Vår 2009						
Mengde sang ^a (min)	0,18	0,56	0,66	0,01 ^{**}	0,34	0,26
Repertoarstørrelse			0,36	0,23	-0,28	0,36
Sangrate ^b					-0,46	0,12

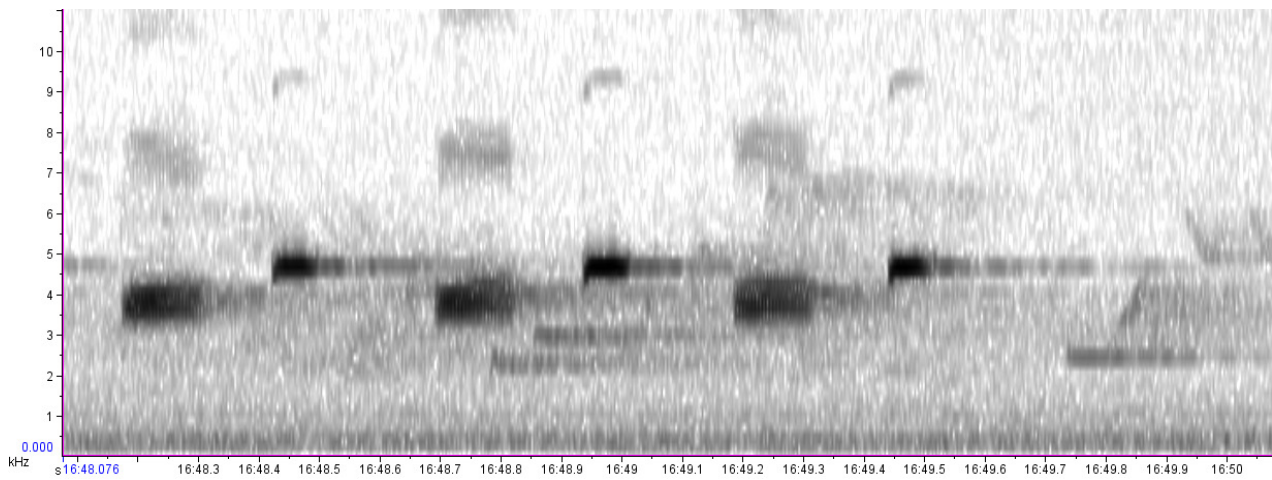
^{**} $p < 0,05$ ^a totalt antall minutter sunget i løpet av opptaket ^b antall strofer per minutt.

Vedlegg Q

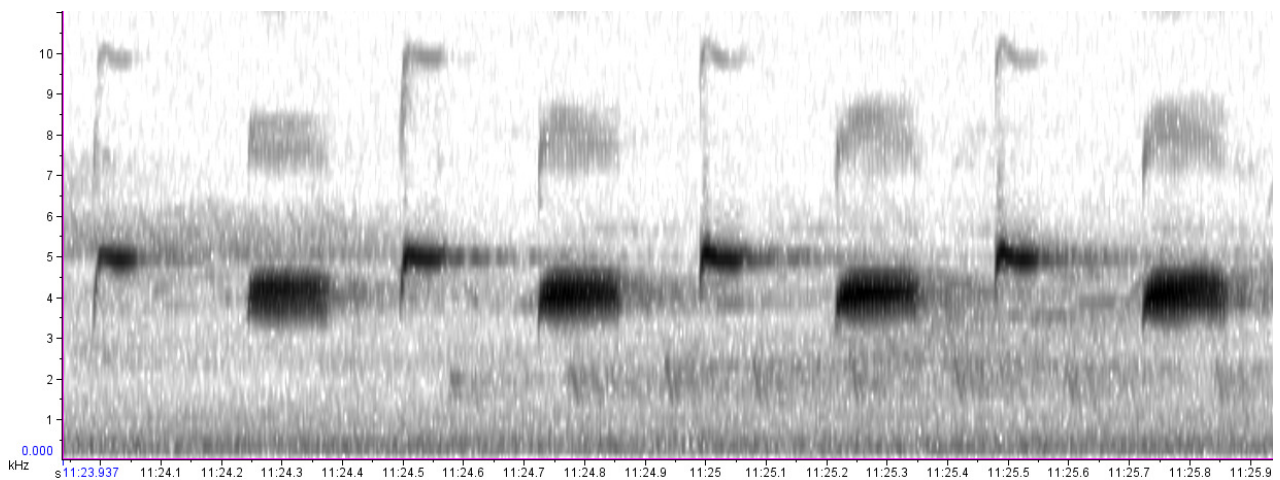
Kartotek Q1

Kartotek over alle registrerte sangtyper. Alle bildene er hentet fra Raven Pro 1.3 (Cornell Laboratory of Ornithology) programvare, med fiksert skala (frekvensakse 1kHz og tidsakse 2sek.).

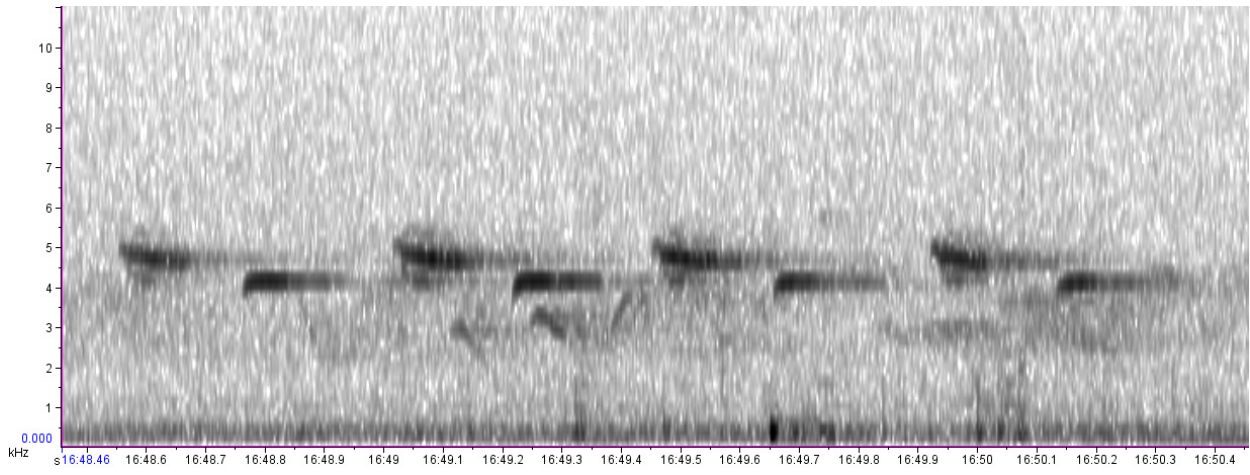
A



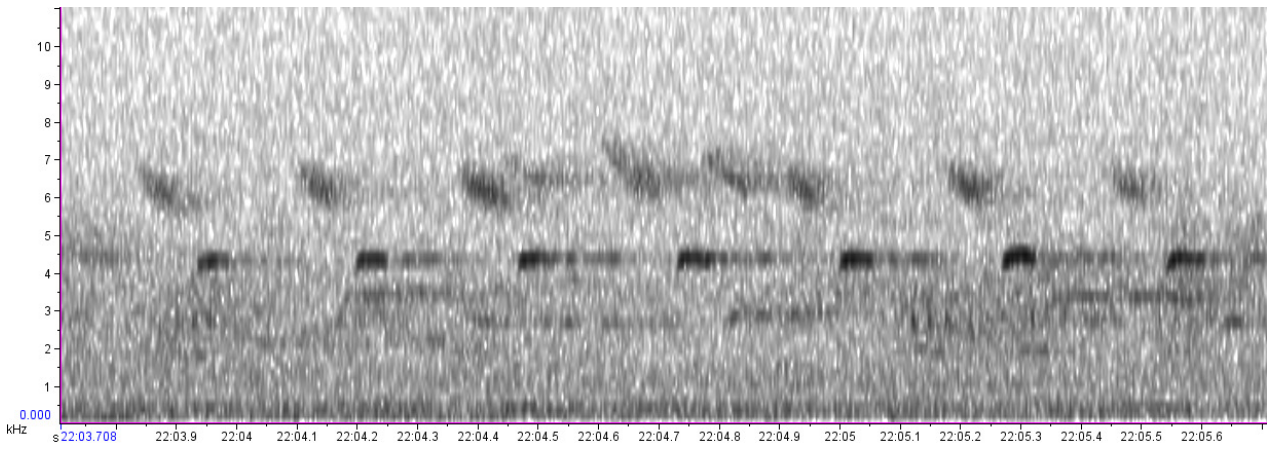
B



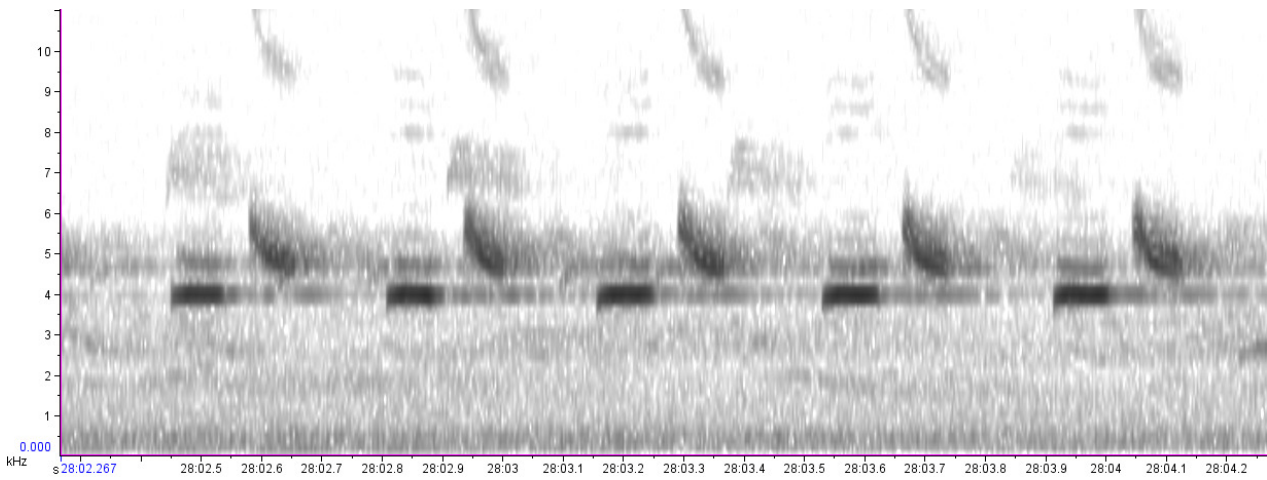
C



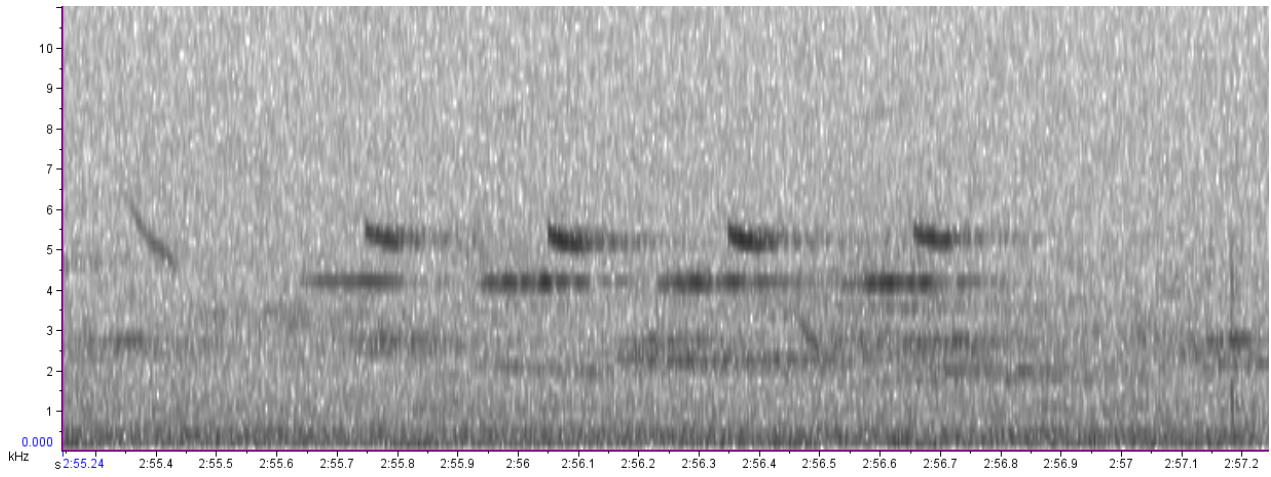
D



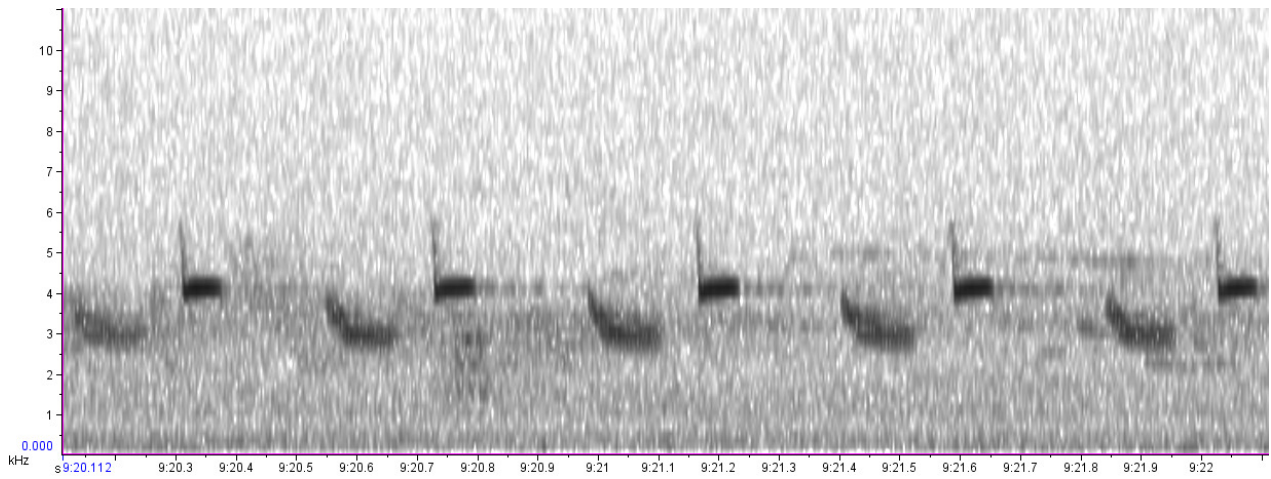
E



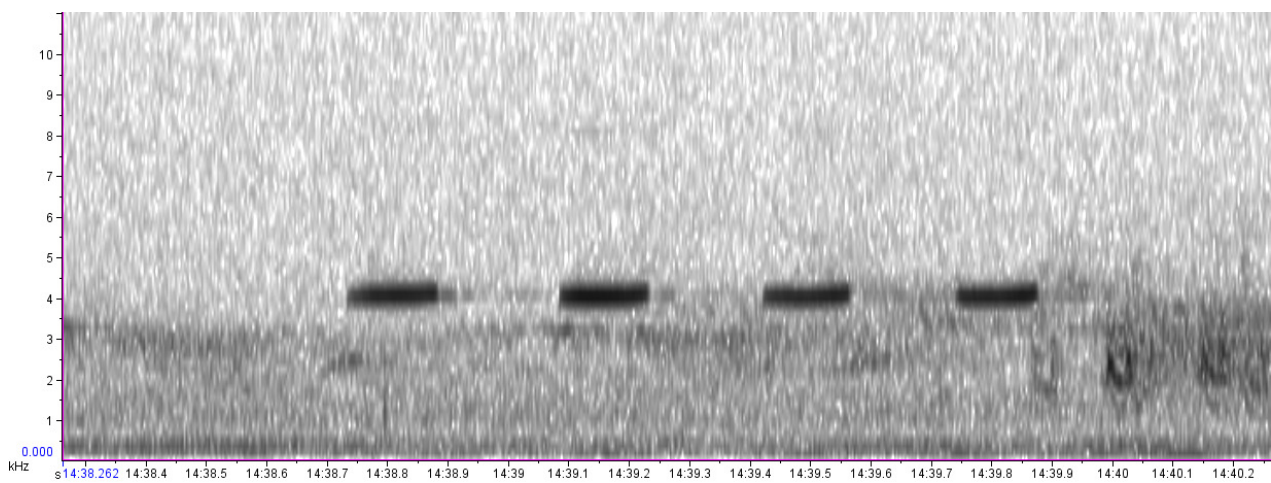
F



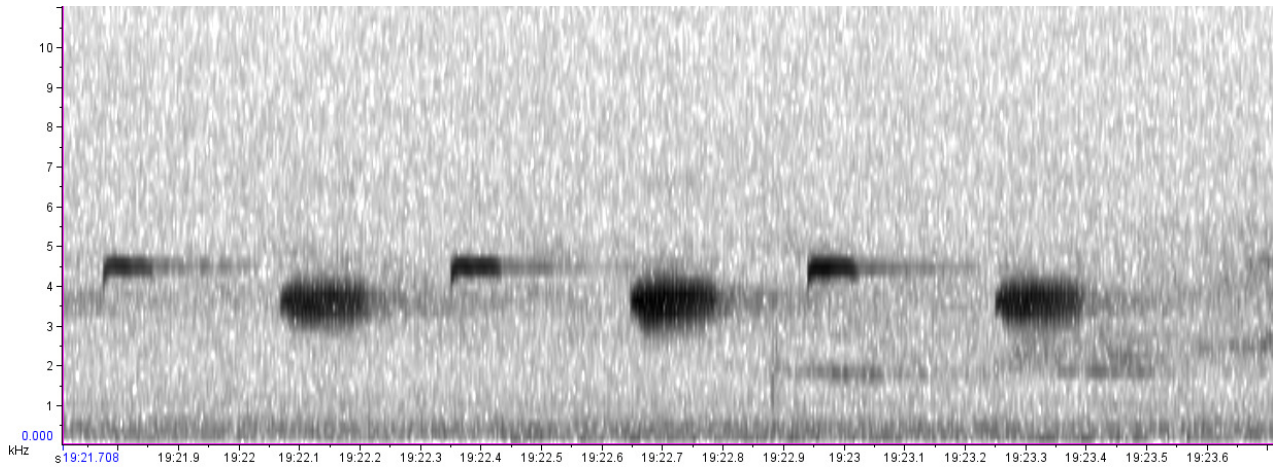
G



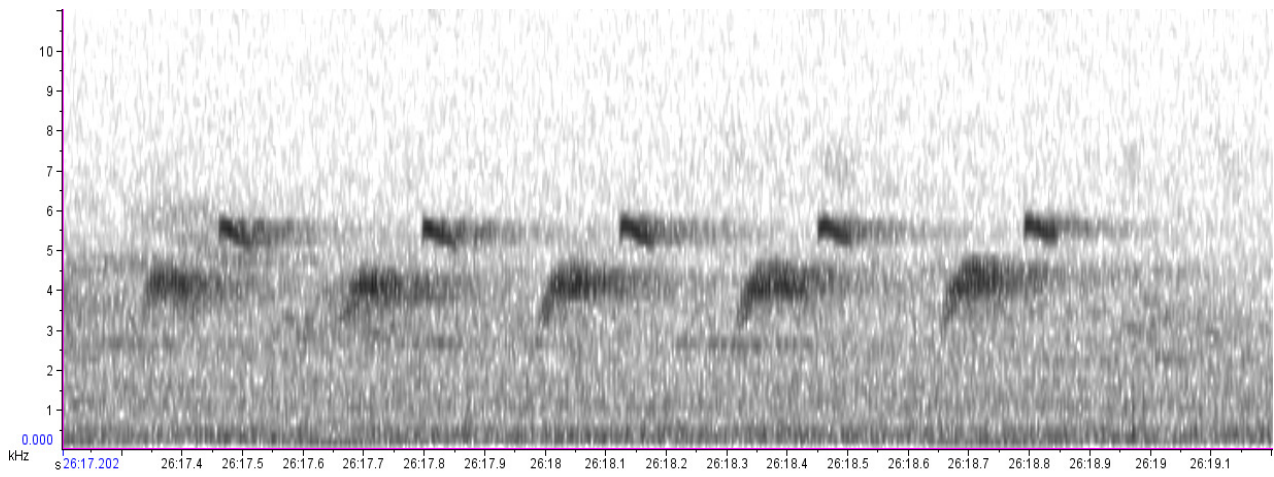
H



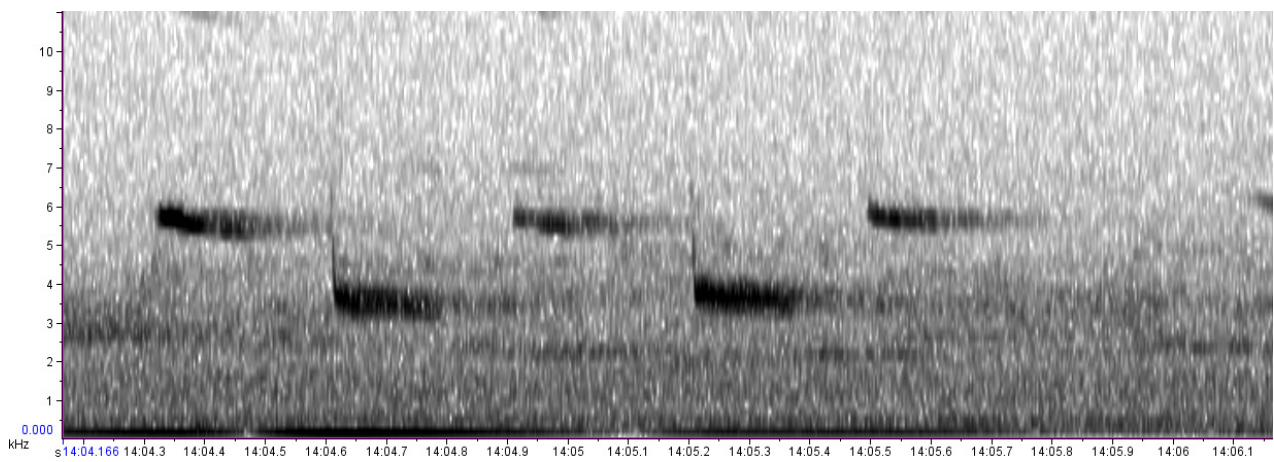
I



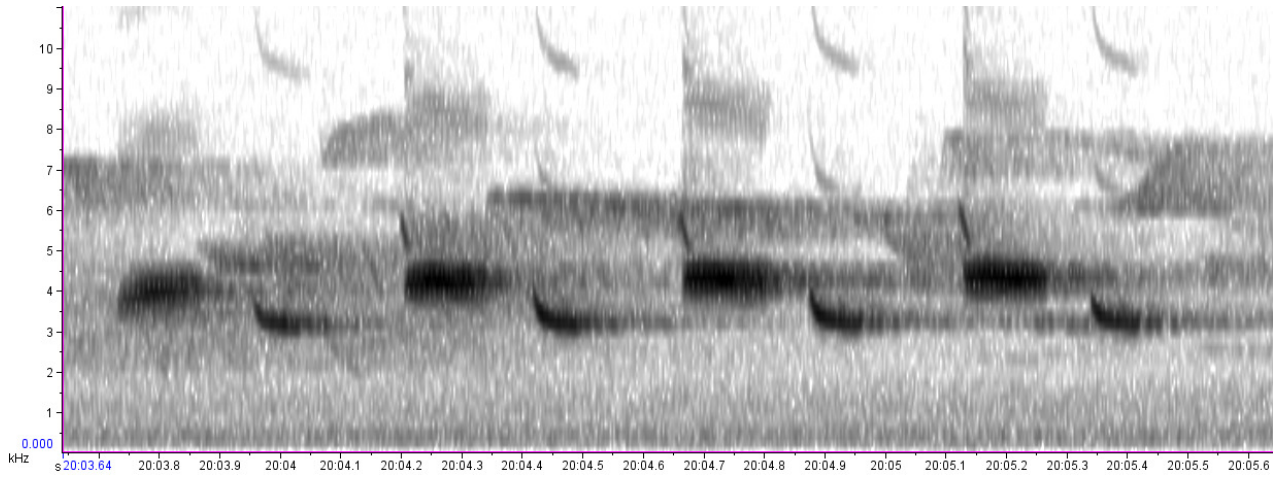
J



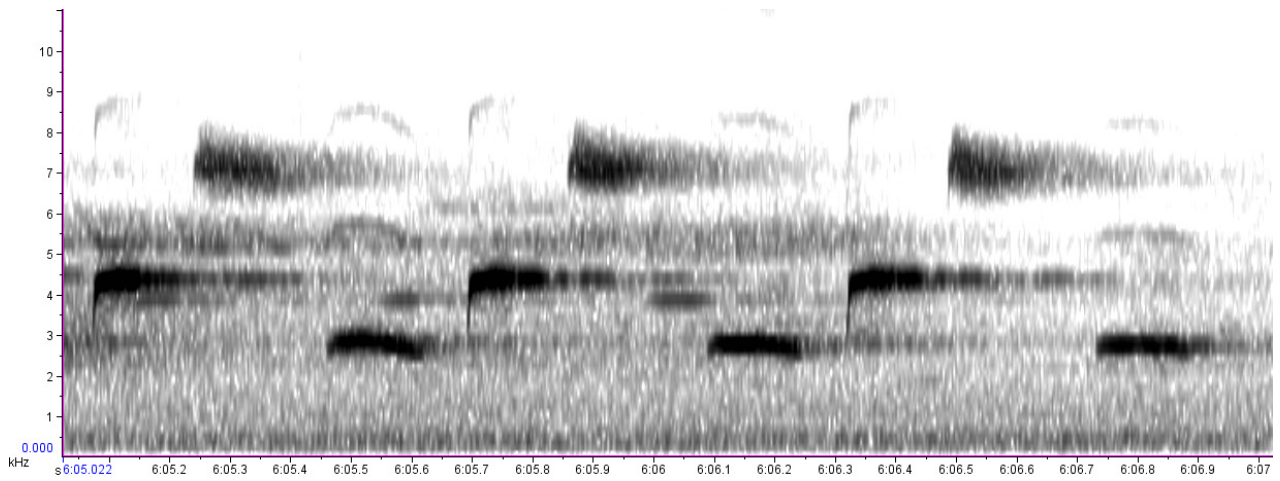
K



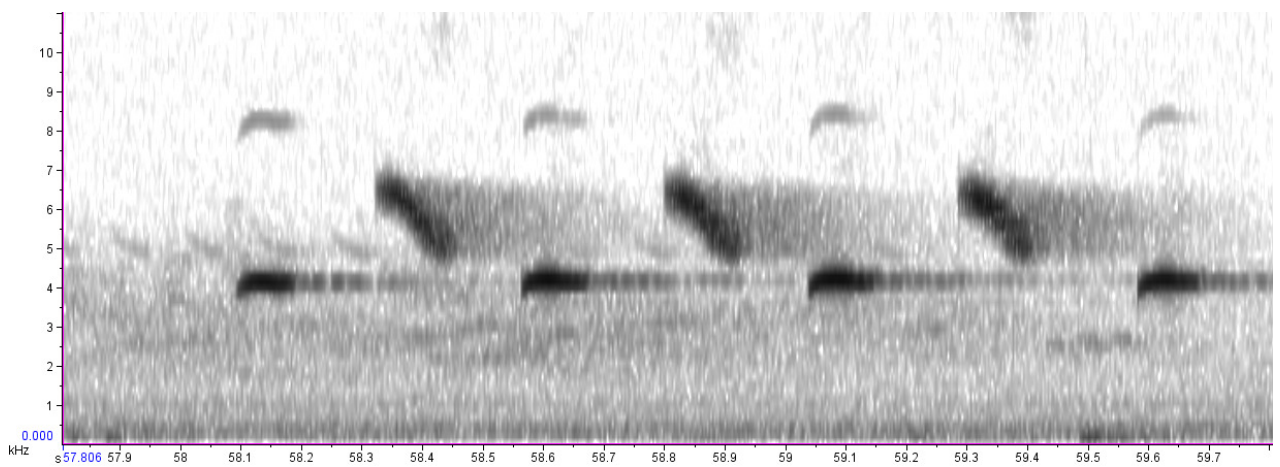
L



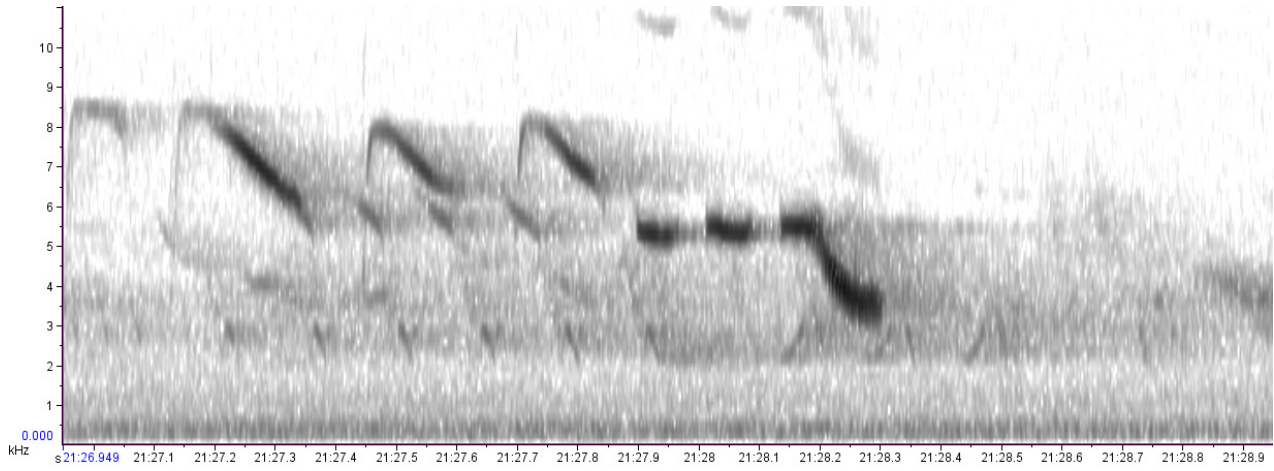
M



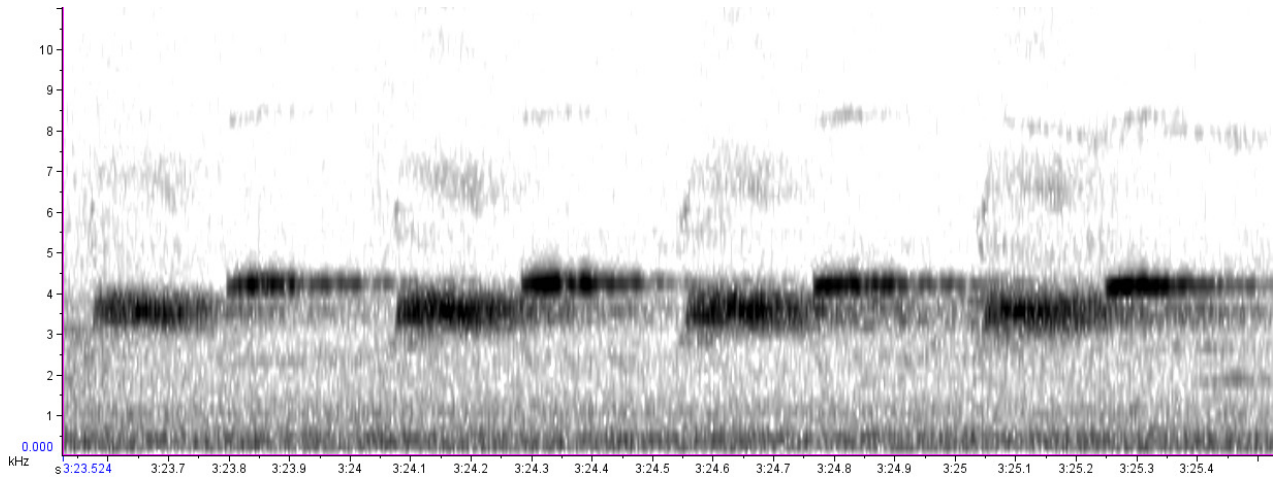
N



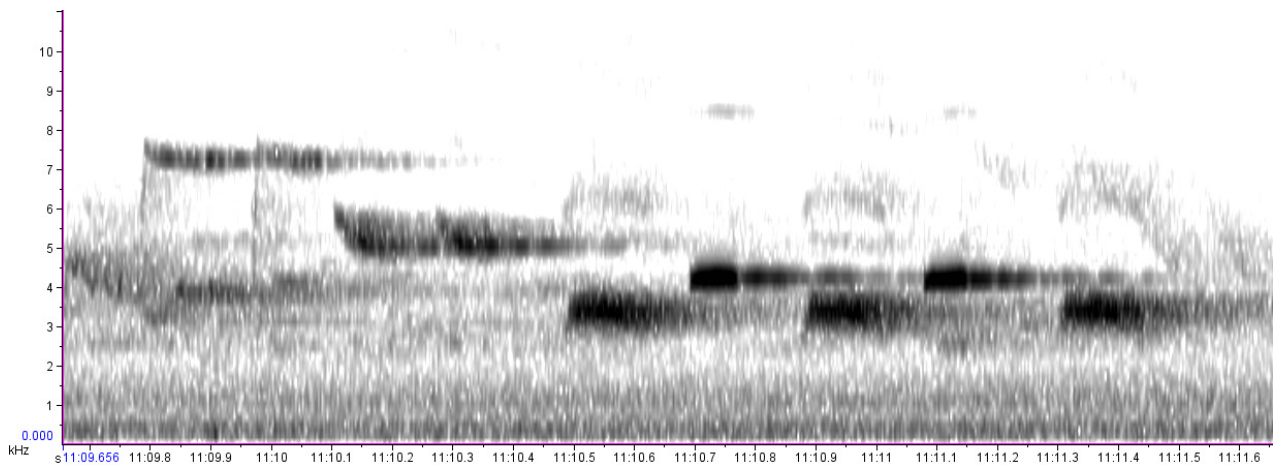
O



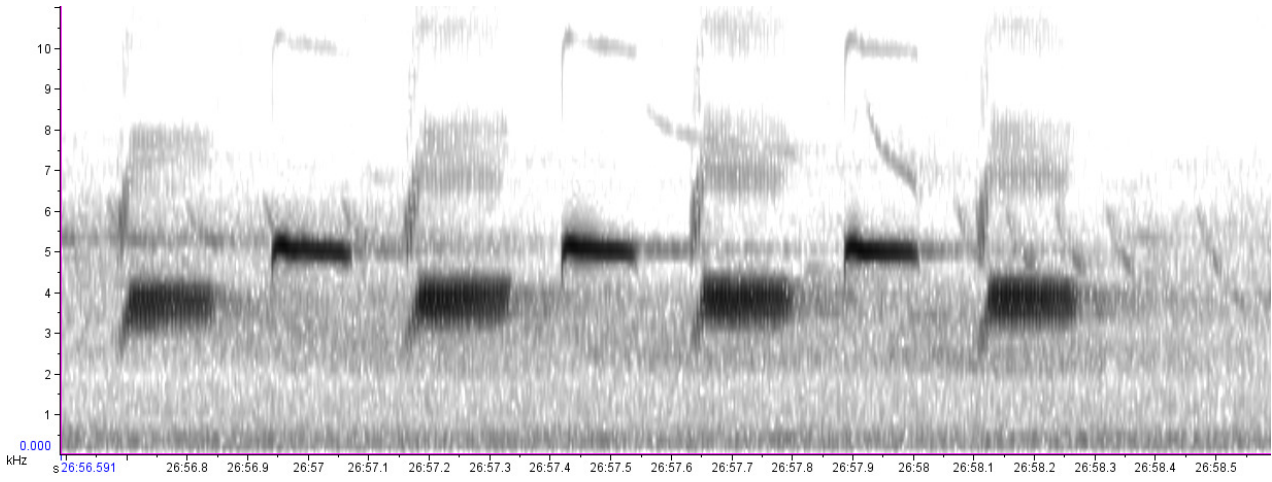
P



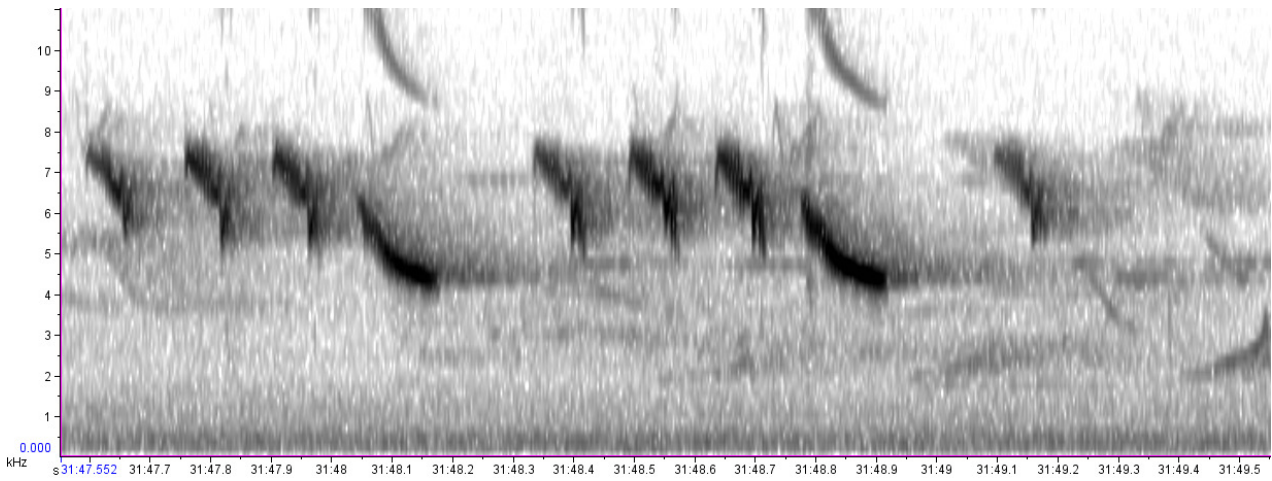
Q



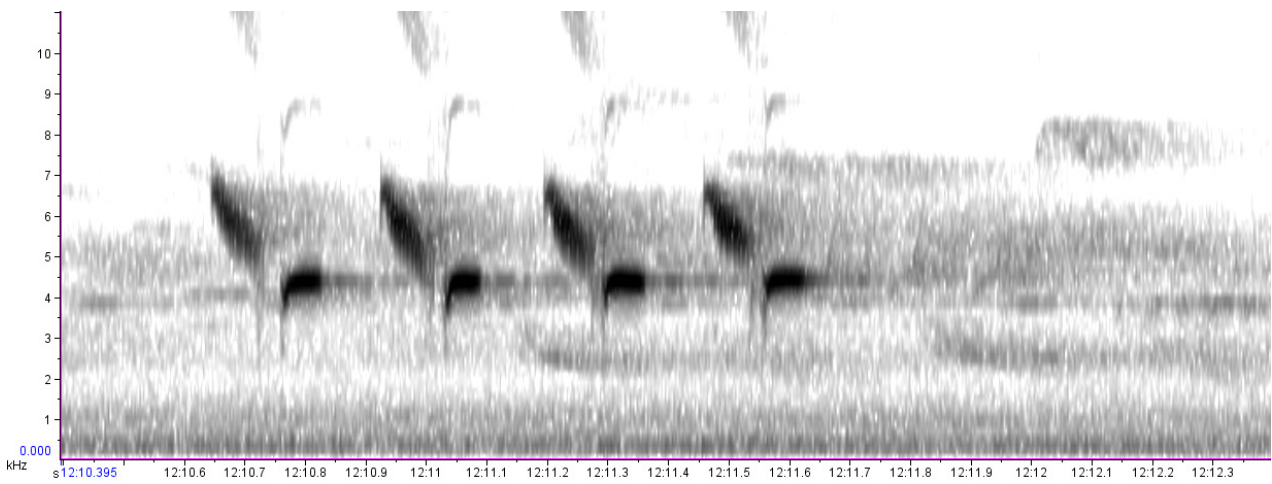
R



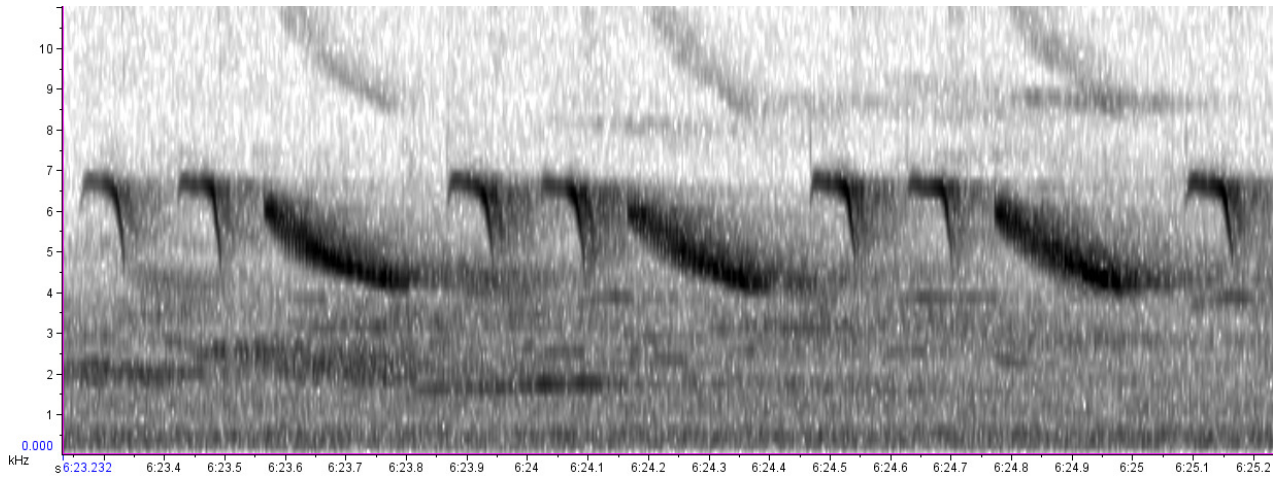
S



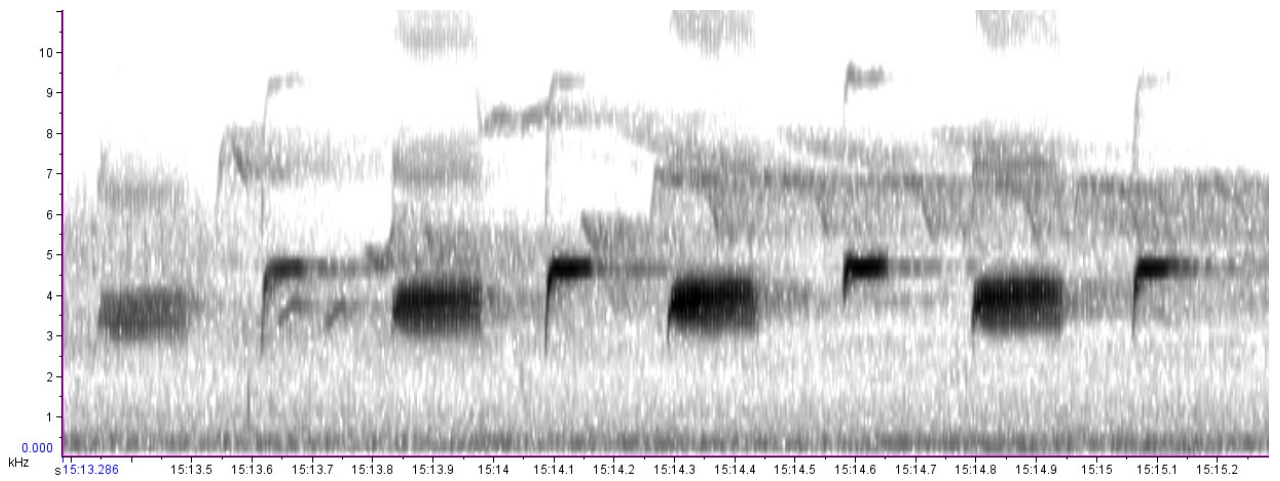
T



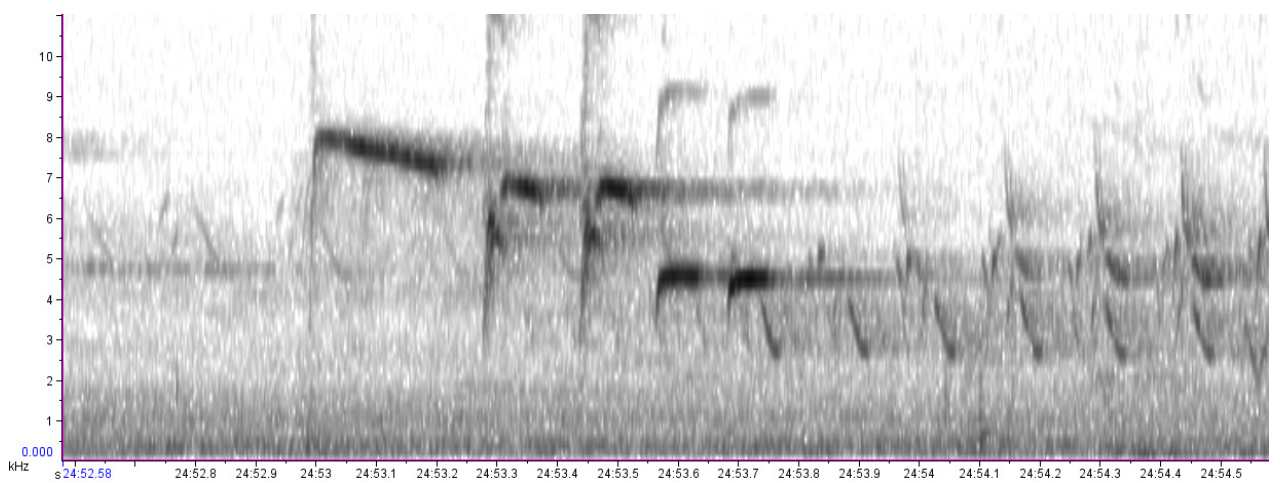
U



V

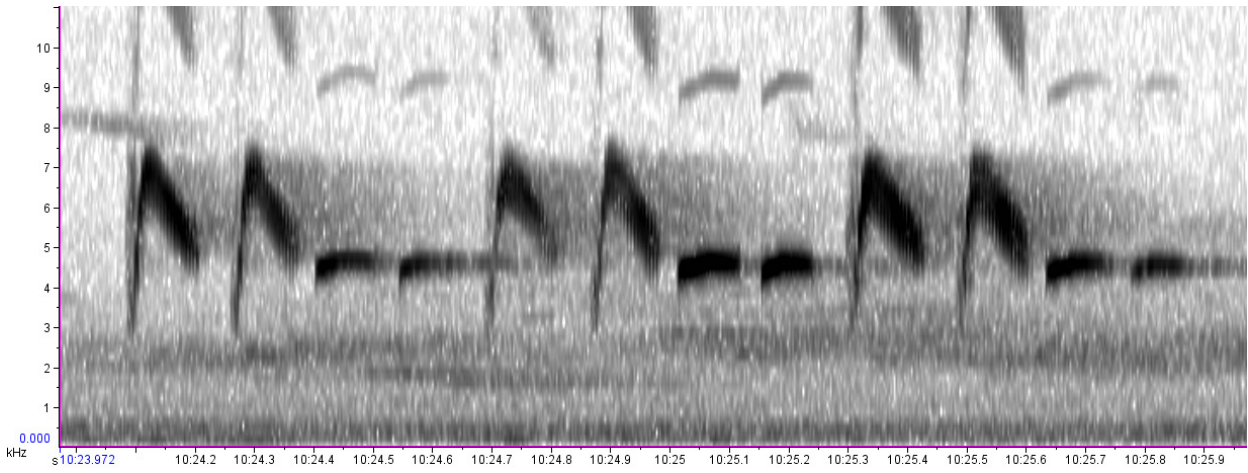


W

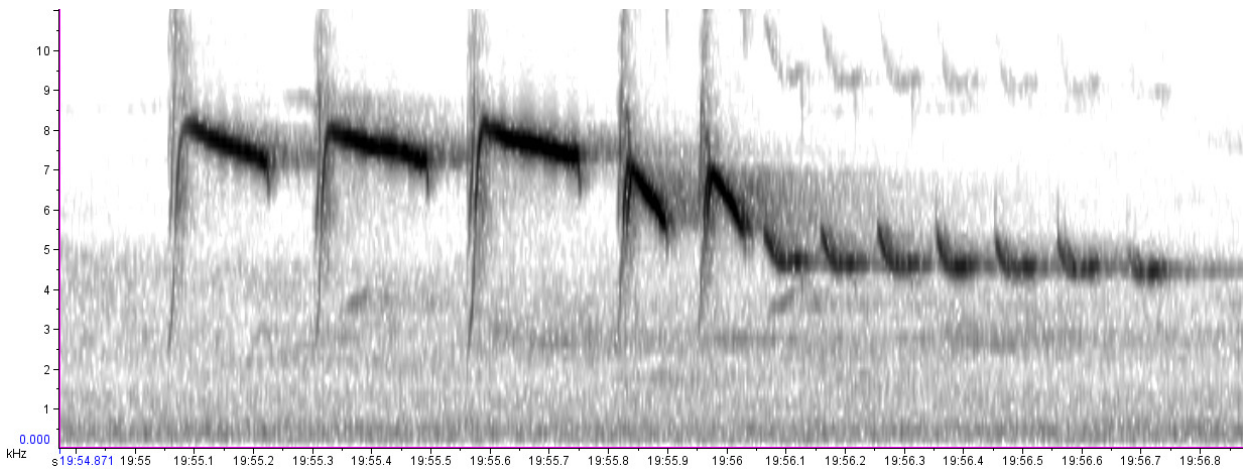


* forsøk på trillesang hos kryssfostret hann

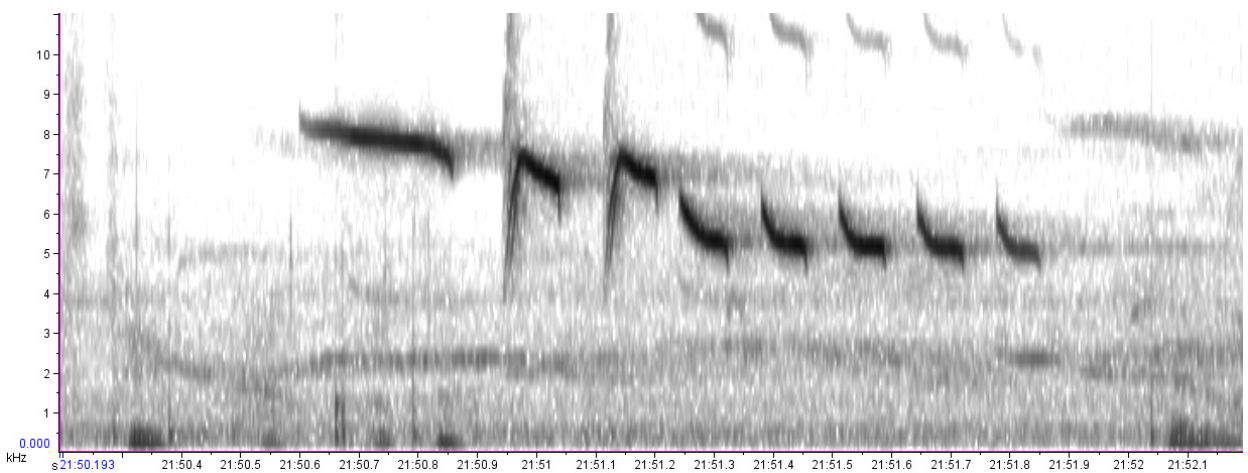
X



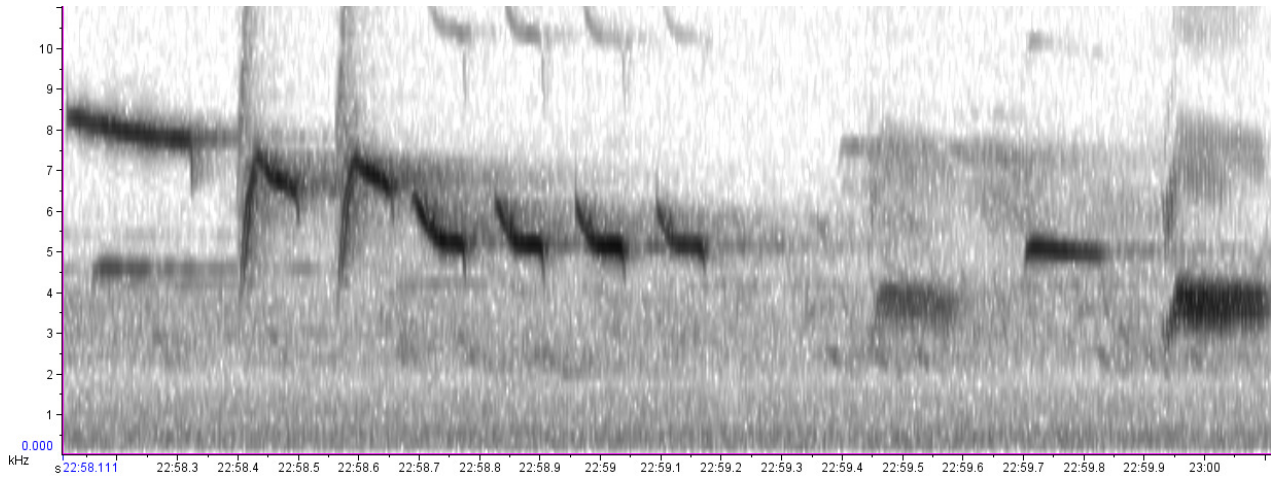
Y



Z

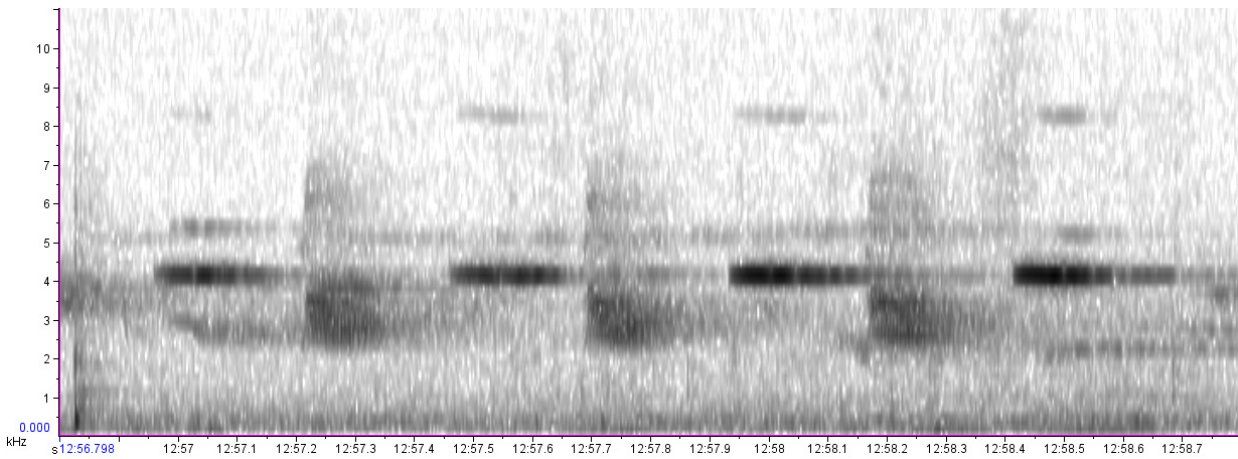


Z/R*

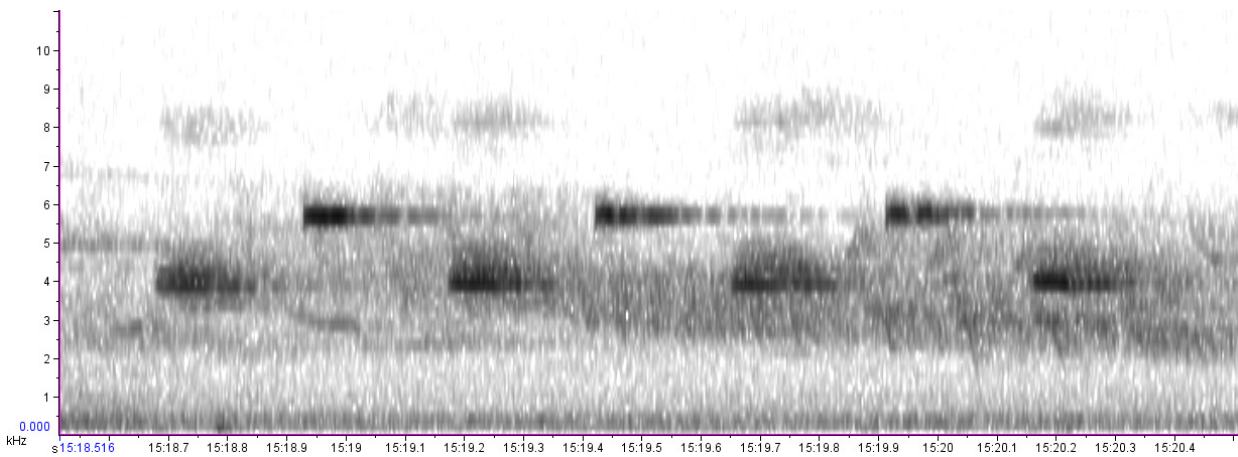


* kryssfostret hann gikk direkte fra blåmeistrille til to-tonig kjøttmeissang

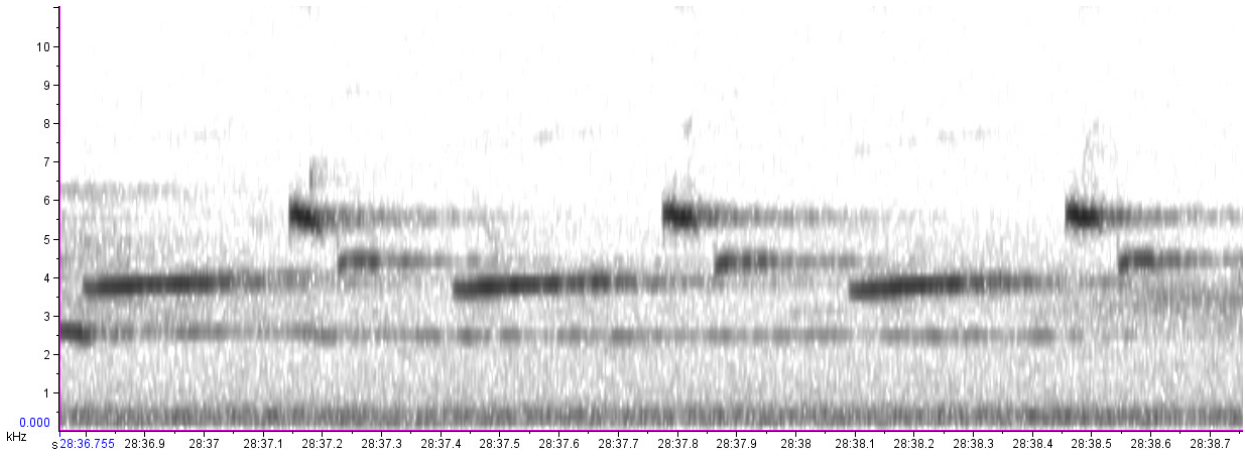
Æ



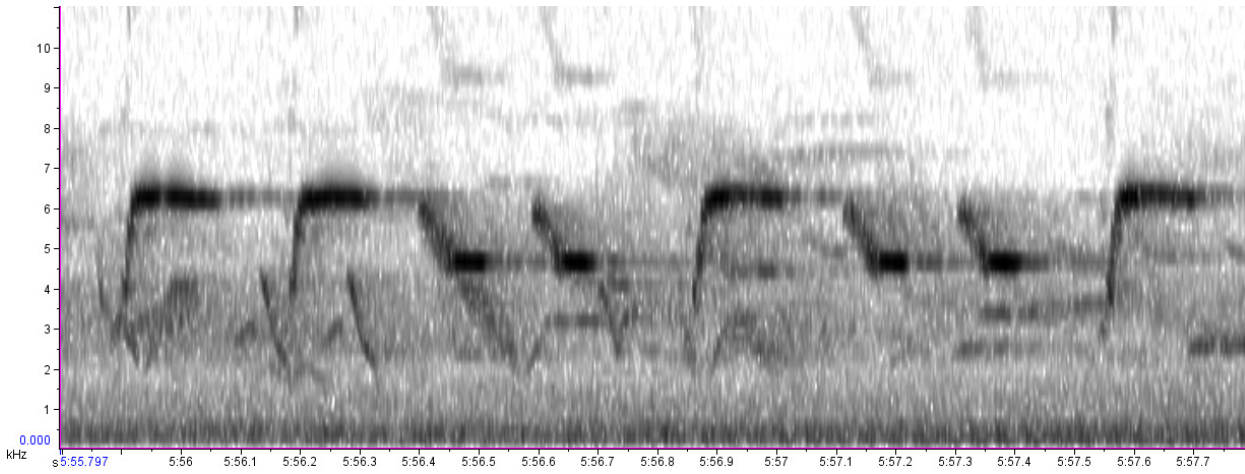
Ø



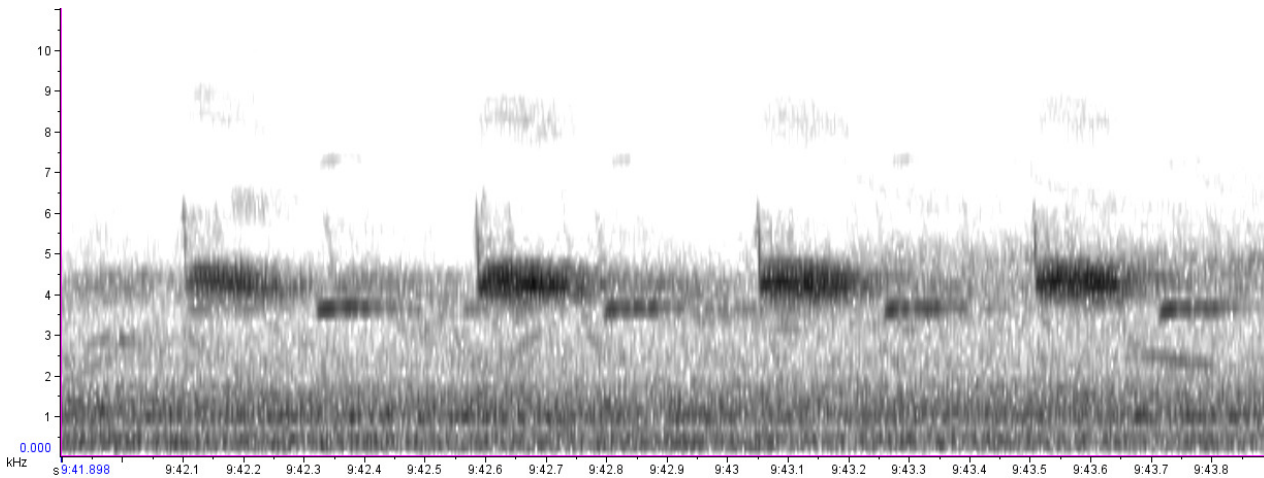
A



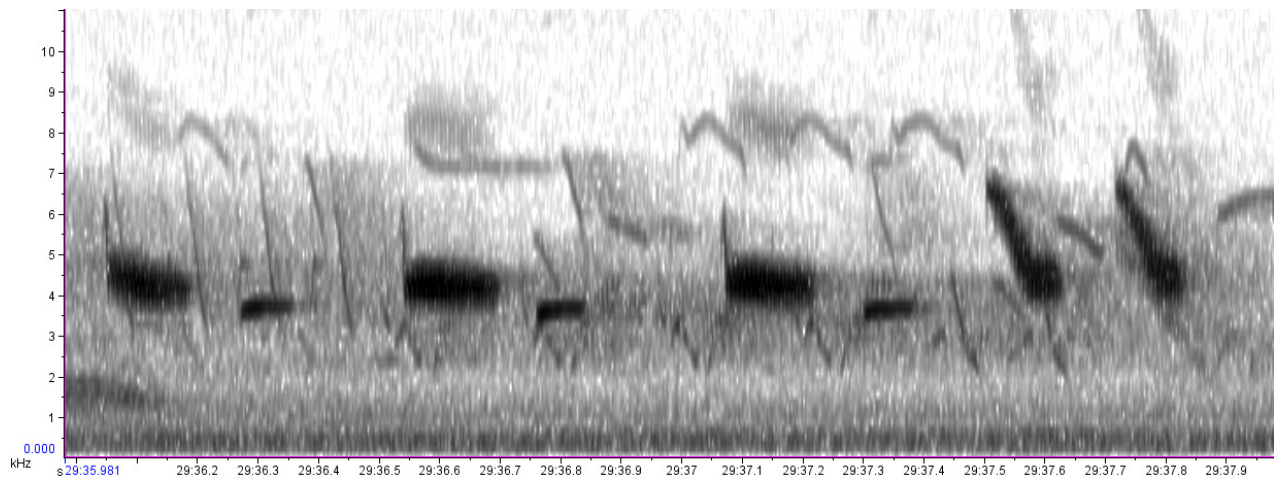
AA



AB

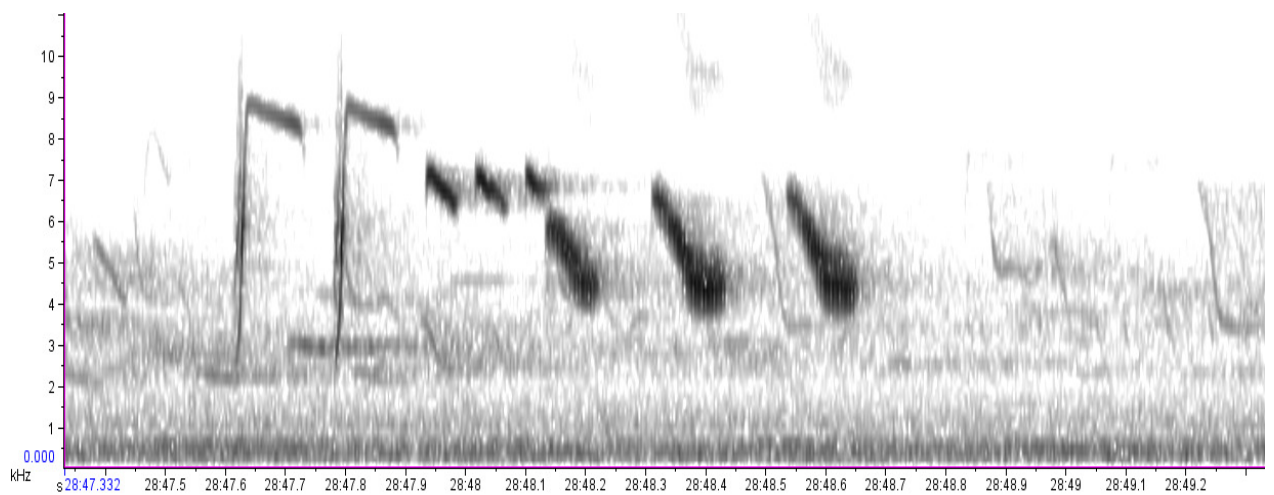


AB/AC*

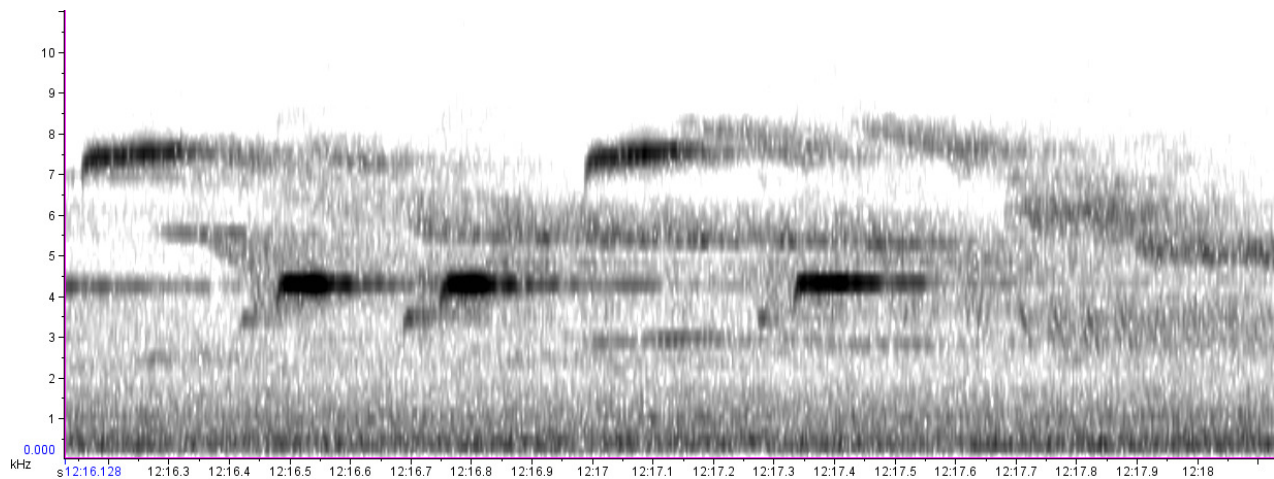


* kryssfostret hann gikk direkte fra kjøttmeissang til blåmeissang uten pause

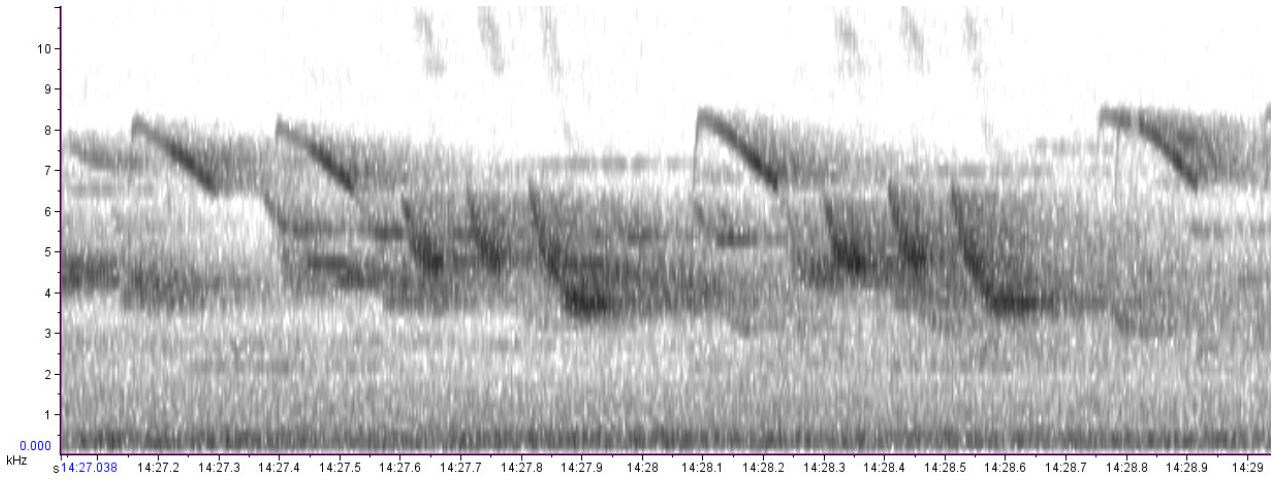
AC



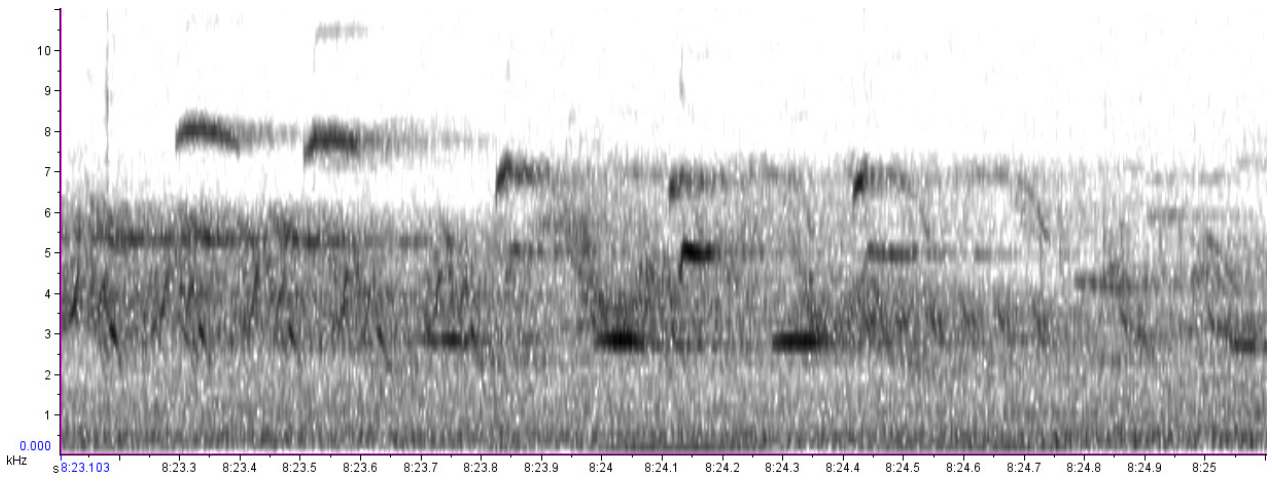
AD



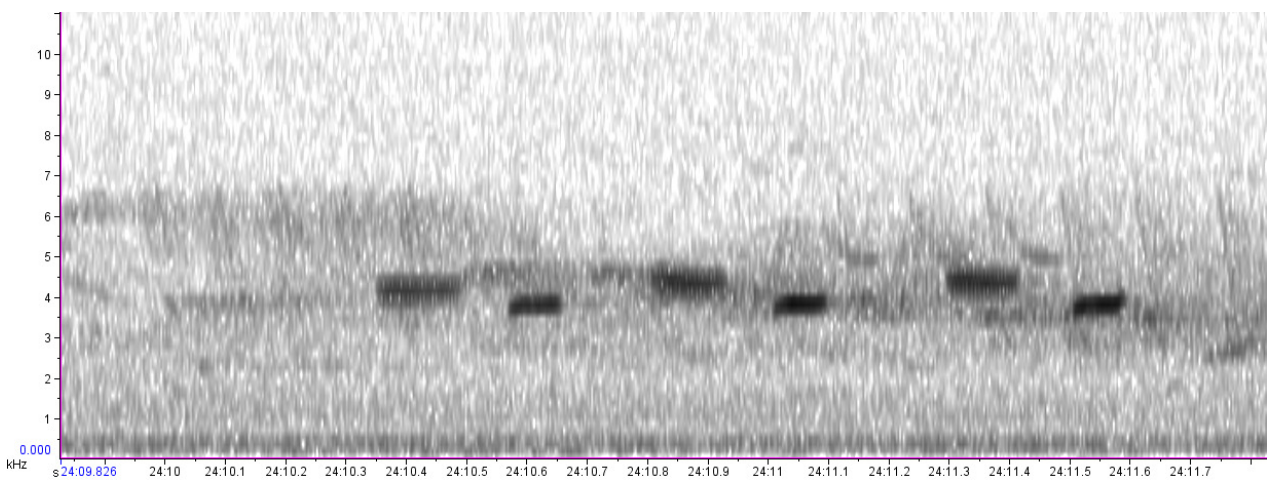
AE



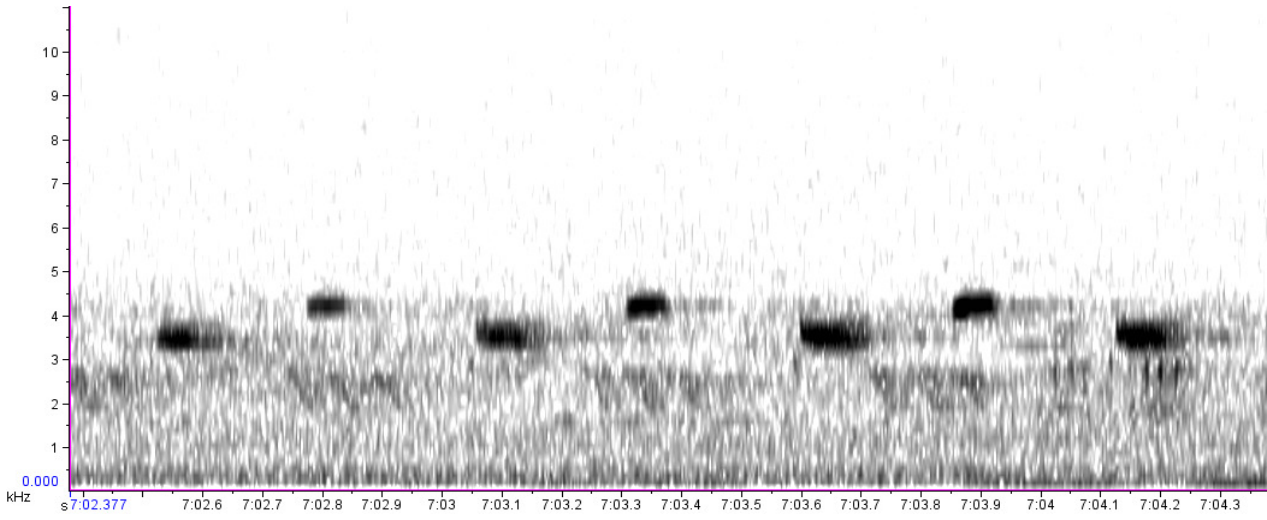
AF



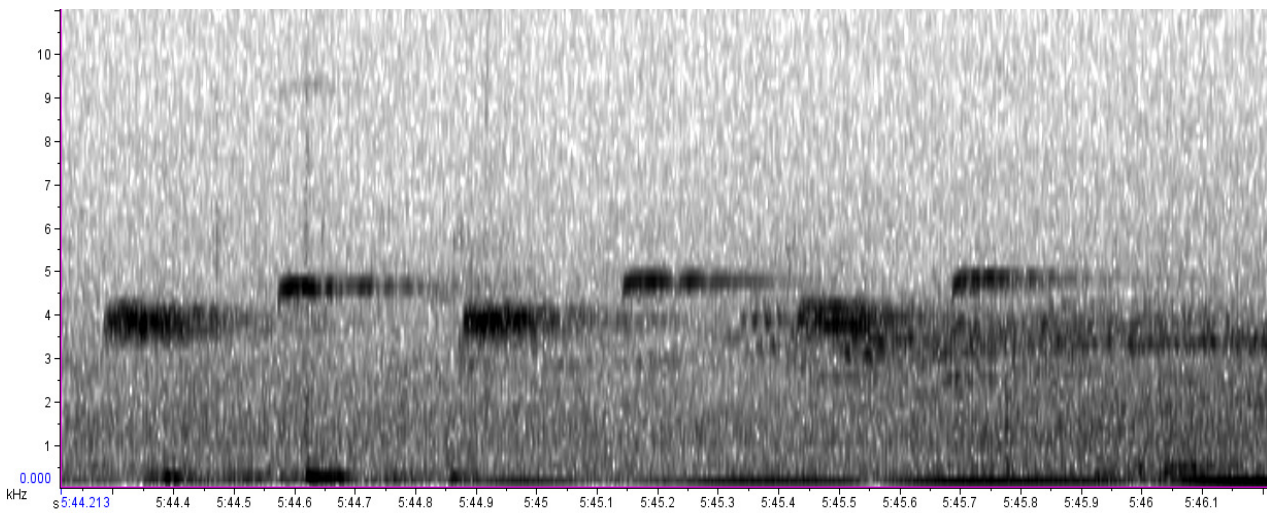
AG



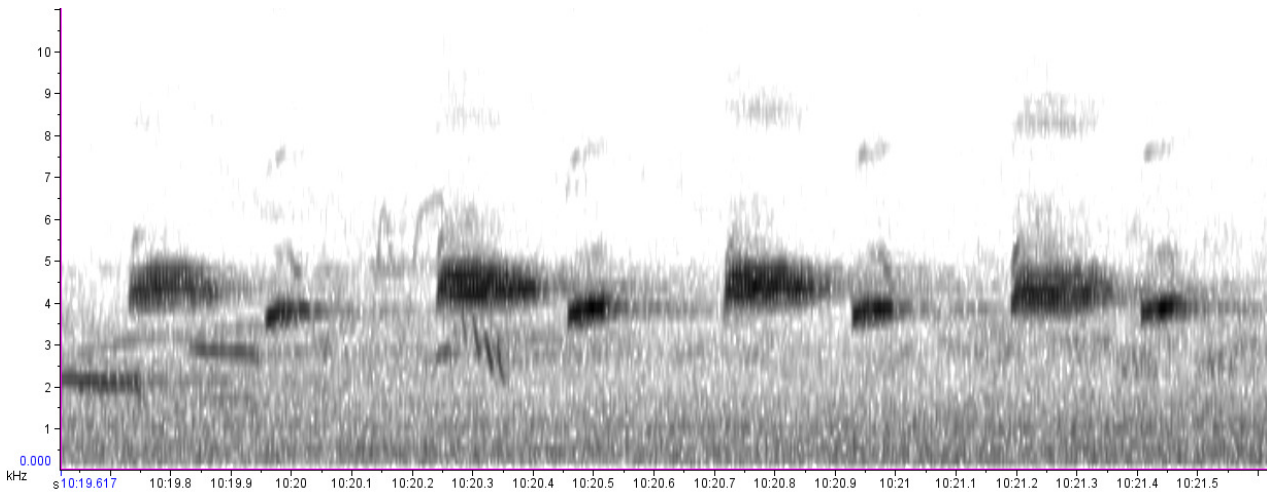
AH



AI



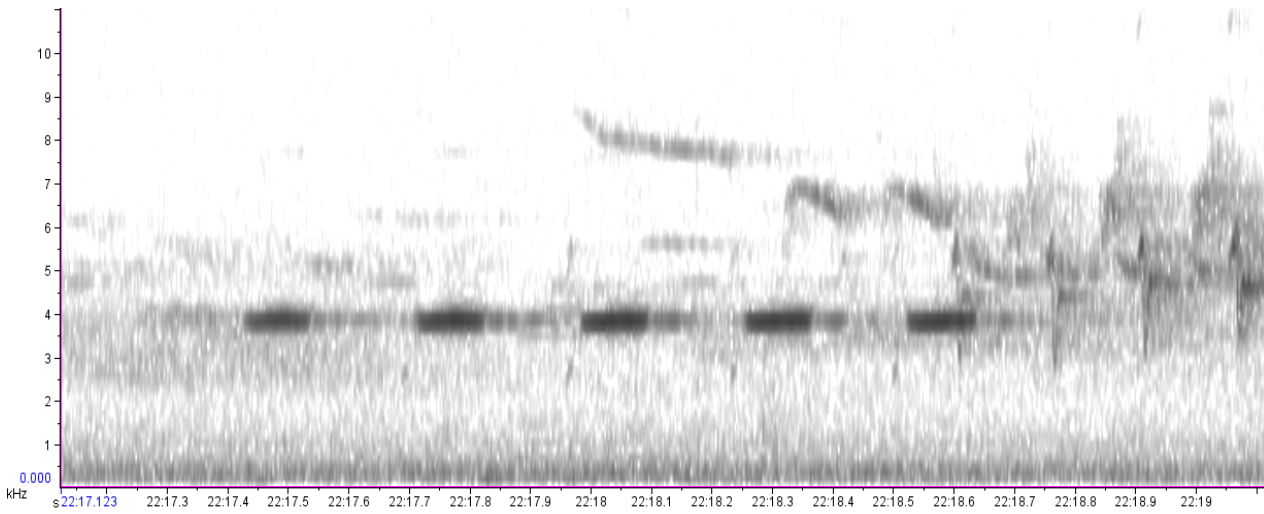
AJ



AK



AL



AM

