

Skillnader i reviretablering under hösten mellan adulta och årsunga hannar av svart rödstjärt *Phoenicurus ochruros* på Cypern och Kreta

Differences in territory establishment during the autumn between adult and yearling males of Black Redstart Phoenicurus ochruros on Cyprus and Crete

REINO ANDERSSON

Abstract

Competition for food and protection from predators are two important reasons for the development of winter territories. In their breeding areas, older males of several species signal their quality and possession of resources with attributes and behaviours. This can also be valid in winter quarters. This study of Black Redstart shows significant differences between adult and yearling males and also between habitats. Adult males were found solitary more frequently, they were fighting less and they were also singing more often in urban areas than in shrubland compared to yearlings. Urban areas, in comparison to shrubland, were characterised by lower individual den-

sity, higher proportion of males, more “intensive fights” and also higher singing activity from tall song perches. This indicates that territories are mainly established by adult males in urban areas. In shrubland males often appeared in groups and interacted in social behaviours with a high proportion of female-like birds. They also interacted with other species. I conclude that only the most dominant males are capable of maintaining stable territories when suitable habitats are scarce.

Reino Andersson, Adjunktsvägen 1, S-432 50 Varberg, Sweden. Email: reino.andersson@seaside.se

Received 14 March 2008, Accepted 7 July 2008, Editor: J. Lind

Inledning

Svarta rödstjärten är ovanlig bland svenska tättingar, då den har en utpräglad sångperiod i sina häckningsområden även på hösten. Höstsång förekommer regelmässigt hos vår europeiska ras *gibraltariensis*, men också hos östliga raser och populationer i Tibet (Wang m.fl. 2005). Höstsångens funktion hos andra studerade arter, anses främst vara att erhålla reproduktiva fördelar under kommande häckningssäsong (t. ex. Hegner & Wingfield 1986, Logan & Hyatt 1991). Weggler (1997, 2000) presenterar likartade resultat för svarta rödstjärten i de schweiziska alperna. Ett sådant mönster har även kunnat fastställas i västsvenska studier av svart rödstjärt (Andersson 2001).

Revirbeteenden förekommer hos vissa arter även sedan de lämnat sina häckningsområden och påbörjat höstflyttningen, men finns inte belagt hos svart rödstjärt (t.ex. Rappole & Warner 1976, Bibby & Green 1981, Lindström 1990). Det är dock sällsynt att fåglar sjunger under flyttningen (Vogrin 2002). Desto vanligare är det med revirbeteenden i vinterkvarteren, men i jämförelse med beteenden i häckningsområdena är företeelsen sparsamt

studerad (t.ex. Kelsey 1989, Gwinner m.fl. 1994, Cuadrado 1995a, Salewski m.fl. 2002). Hypoteser som framförts är att konkurrens om föda och predationsskydd är avgörande för utvecklandet av vinterrevir (t.ex. Davies & Houston 1984, Cuadrado 1995a). Cuadrado (1997) visar att rödhakar snarare prioriterar säkerhet före födotillgång när de väljer vinterrevir (jfr. Lind & Cresswell 2005).

Endast en utförlig studie författad av Cuadrado (1995a,b) föreligger om revirförhållanden och ortstrohet under vintern hos svarta rödstjärten i södra Spanien. Denne nämner dock inget om sångaktivitet och separerar inte olika hankategorier. Cramp (1988) och Glutz & Bauer (1988) anger däremot att svarta rödstjärten sjunger sporadiskt i sina övervintringsområden.

Syftet med denna studie var att undersöka skillnader i reviretablering under hösten mellan adulta och årsunga hannar utanför häckningsområdet. Cypern och Kreta utvaldes som studieobjekt eftersom svarta rödstjärten inte häckar på dessa Medelhavsöar men är vanlig där under vinterhalvåret (Stugg & Hearl 1998, Birdlife Cyprus). Sannolikt har revirinnehav ett överlevnadsvärde även i vinterkvarteret, på ett liknande sätt som i häck-



Figur 1. Buskmark vid Cape Greco, Cypern, november 2003. Foto: förf. *Shrubland at Cape Greco, Cyprus.*

ningsområdena (jfr. Davies 1978). Man kan dock förvänta sig skilda strategier hos olika åldersgrupper vid etablerandet av vinterrevir (Holberton m.fl. 1990). Hos många arter som studerats i sina häckningsområden signalerar äldre hannar genom olika attribut (t.ex. fjäderdräkt/ornament) och beteenden (t.ex. sång) att de besitter bättre egenskaper (t.ex. kondition), vilket ofta sammanfaller med att de är reproduktivt framgångsrikare än yngre hannar (t.ex. Hill 1990, 1991, Andersson 1994, Möller 1994, Sundberg 1994, Qvarnström 1998). East (1982) framhåller att hannars sångaktivitet under vintern hos rödhake, är betydelsefull då den utgör ett viktigt kriterium för honor att skilja mellan potentiella partners. Hos svart rödstjärt har Cucco & Malacarne (1999) konstaterat olika sångtyper hos äldre och yngre hannar. Det finns ett flertal exempel på att äldre hannars högre status sammanfaller med valet av ett bra revir, eftersom de ofta anländer tidigt och besätter de bästa reviren (t.ex. Studd & Robertson 1985, Maynard Smith & Harper 1988, Möller 1988). Att upprätthålla olika attribut medför dock vissa kostnader, t.ex. energiförluster och ökad predationsrisk (Andersson 1994). När en alltför hög ålder uppnås avtar ofta reproduktionsförmågan (Pärt 1991, 1995) och hos t.ex. gulsparv minskar även färgintensiteten (Sundberg 1994). Hos vissa arter anses honor välja partner utifrån hannens kvaliteter (se referenser ovan), medan det i andra fall snarare är revirkvaliteten som styr honans val (t.ex. Alatalo m.fl. 1986, Björklund 1990). Det är dock svårt att separera han- respektive reviregenskaper (t.ex. Halliday 1978, Davies 1992). Att äldre han-

nar skulle signalera högre status med bättre egenskaper/resurser gentemot yngre individer kan gälla även i vinterkvarteren (Holberton m.fl. 1990). Företeelsen är ännu bristfälligt utforskad och kräver fördjupade studier för att fastslå säkra samband. Föreliggande uppsats utgör ett led i att öka denna kunskap beträffande svarta rödstjärten.

Material och metoder

Studien genomfördes under 6 dagar på Kreta 19–24 oktober 2002 och sammantaget 19 dagar på Cypern under perioden 27 oktober–19 november under tre olika år (1997, 2001 och 2003). Fältarbetet på Kreta förlades till Malia, 34 km öster om Heraklion. På Cypern utfördes arbetet vid Ayia Napa och öns sydöstligaste udde Cape Greco. Två likartade provytor valdes ut på respektive ö, en med bebyggelse och en i busklandskap. Arealen vid bebyggelse var densamma på de båda öarna (0,6 km²), liksom arealen i buskmark (0,3 km²). Provyornas storlek anpassades utifrån rimlig tidsåtgång, med hänsyn till individtäthet och de systematiska rutten som dagligen genomfördes. Bebyggelsen bestod huvudsakligen av en blandning av hotellområden, äldre byggnader samt hus under byggnation. Busklandskapet karakteriserades av gles och låg växtlighet med buskar i torr och stenig klippterräng i direkt anslutning till havet (Figur 1 och 2).

Materiallet baseras på 196 individer fördelade på 38 adulta hannar (2K+), 40 1K-hannar och 118 hontecknade fåglar som inte gick att könsbestämma. Hannarna identifierades med hjälp av



Figur 2. Bebyggelse i Ayia Napa, Cypern, november 2003. Foto: förf. *Urban area in Ayia Napa, Cyprus.*

dräktkaraktärer och sång (jfr. Cramp 1988, Glutz & Bauer 1988). Trots att uppsatsen är helt fokuserad på de 78 hannarnas reviretablering, krävdes genomgång av ett stort antal hontecknade fåglar. Detta för att registrera tillräckligt många hannar samt studera deras sociala struktur. För att fåglar skulle registreras krävdes att de iakttofs i minst 30 minuter vid ett enskilt observationstillfälle. Denna tidsperiod bedömdes lämplig dels för att sångaktiva hannar skulle hinna sjunga åtminstone några strofer, dels för att tiden måste begränsas för att kunna studera så många individer som möjligt. Vid varje tillfälle registrerades gruppbildning, stridigheter och sångaktivitet. Resultaten presenteras i två separata biotoper utifrån provytornas beskaffenhet och benämns hädanefter som ”bebyggelse” och ”buskmark”.

Grupp definieras som ansamlingar av 2–12 fåglar med sociala interaktioner, som uppträdde i täta eller mer löst sammanhållna grupper med maximalt några tiotals meters mellanrum. Ensamma hannar anges som solitära, medan 12 hannar (3 adulta, 7 1K-hannar i bebyggelse och 2 adulta hannar i buskmark) som uppträtt i grupper om två individer har utelämnats i vidare gruppbearbetning. Detta på grund av att de var indragna i intensiva och uppenbara revirstrider och varken kunde hänföras till grupper eller solitärer (se grupp under resultat). Benämningen strid innebär antingen att en hanne som uppträtt socialt, kortvarigt har jagat en annan individ med några meters mellanrum (”jakt”), eller att en intensiv och uppenbar revirstrid ägt rum under längre tid utan några andra synbara sociala

beteenden (”intensiv strid”). Begreppet sång avser endast om sångstrofer hörts från en hanne eller inte vid respektive observationstillfälle, utan närmare precisering av sångintensitet. Eftersom inga färgringmärkta, kända individer ingick i studien, bör påpekas att de antal som anges i texten ska betraktas som observationstillfällen. Att materialinsamling skett på flera platser vid olika tidpunkter, reducerar dock möjligheterna att samma individer registrerats flera gånger. Likaså att studien förlades till skiftet oktober–november då höststräcket just avslutats och fåglar fortfarande uppvisar en viss rörlighet. För att testa materialet statistiskt användes χ^2 -test (Yates correction) med hjälp av statistikprogrammet Statistica 7.1.

Resultat

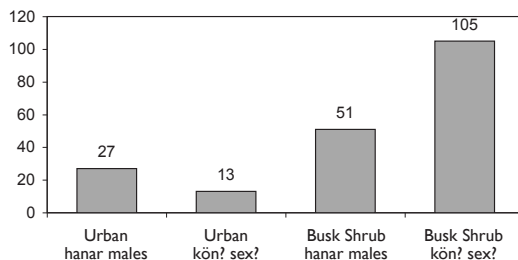
Högre individtätthet uppmättes i buskmark än i bebyggelse och totalt utgjordes 40 % av säkra hannar (i genomsnitt 1,3 individer/ha och år respektive 0,2 individer/ha och år, $n=196$). En signifikant större andel hannar påträffades dock i bebyggelse, medan hontecknade dominerade i buskmark (Figur 3: $\chi^2=16,10$; $df=1$; $p=0,001$). Fördelningen mellan adulta hannar och 1K-hannar var numerärt likvärdig inom respektive biotop, trots den högre individtätthet i buskmark (Tabell 1, i genomsnitt 0,4 hannar/ha och år i buskmark, 0,1 hannar/ha och år i bebyggelse, $n=78$).

Fyrtiofem av 66 (68%) hannar uppträdde i grupp (12 hannar utelämnade, se metodik). Av Tabell 1 framgår att adulta hannar uppträdde solitärt i större

utsträckning än 1K-hannar som oftare var i grupp ($\chi^2=4,470$; $df=1$; $p=0,034$). Någon signifikant skillnad mellan biotoperna kunde däremot inte påvisas.

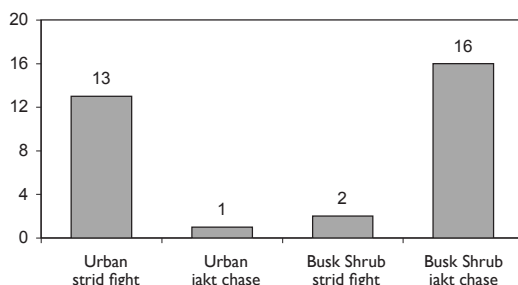
Strider noterades hos 32 av 78 (41%) hannar. 1K-hannar var oftare indragna i strider jämfört med adulta hannar (Tabell 1, $\chi^2=6,63$; $df=1$; $p=0,010$). Skillnaden var signifikant även vid test separat i bebyggelse ($\chi^2=4,52$; $df=1$; $p=0,033$), dock ej i buskmark ($\chi^2=1,24$; $df=1$; $p=0,2473$). Om man betraktar stridernas karaktär förelåg en signifikant skillnad mellan biotoperna. "Intensiva strider" förekom oftare i bebyggelse, jämfört med buskmark där "jakter" var vanligare (Figur 4: $\chi^2=17,98$; $df=1$; $p<0,00001$). Strider förekom vid 11 tillfällen även med andra arter, samtliga trastfåglar. Adulta hannar sågs konfronteras med finschstenskävta *Oenanthe finschii* (2), blåtrast *Monticola solitarius* (1), svarthakad buskskvätta *Saxicola torquata* (1) och rödhake *Erithacus rubecula* (1), medan 1K-hannar stred med svarthakad buskskvätta *Saxicola torquata* (5) och buskskvätta *Saxicola rubetra* (1). Flertalet stred i buskmark och i samtliga fall utom i strider mot rödhake, föreföll svarta rödstjärtarna vara mindre dominanta och blev vanligtvis bortkörda.

Sång registrerades hos 17 av 78 (22%) hannar, men någon signifikant skillnad mellan adulta hannar och 1K-hannar kunde inte noteras ($\chi^2=2,22$; $df=1$; $p=0,1356$). Tabell 1 visar dock att adulta hannar sjöng mer frekvent i bebyggelse jämfört med 1K-hannar (bebyggelse; $\chi^2=6,99$; $df=1$; $p=0,0082$,



Figur 3. Antal hannar och hontecknade fåglar av okänt kön (kön?) observerade i bebyggelse (urban) respektive buskmark.

Number of males and female-like birds of unknown sex (sex?) recorded in urban areas and shrubland.



Figur 4. Antal "intensiva strider" och "jakter" registrerade i bebyggelse (urban) respektive buskmark.

Number of "intensive fights" and "chases" in urban areas and shrubland.

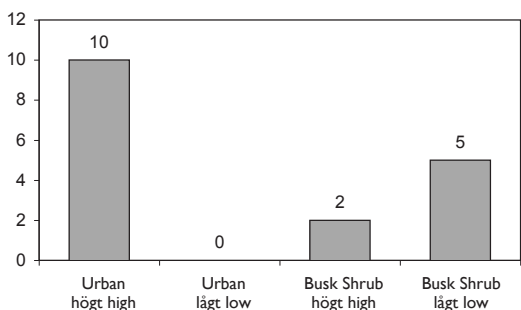
Tabell 1. Fördelning av grupper, strider och sång hos adulta hannar och 1K-hannar i bebyggelse respektive buskmark.

Distribution of groups, fights and song activity by adult males and yearling males in urban areas respectively shrubland.

	Bebyggelse Urban areas		Buskmark Shrubland	
	Adulta hanar Adult males	1K-hannar Yearling males	Adulta hanar Adult males	1K-hannar Yearling males
Grupp* Group*	3	3	15	24
Solitär Solitary	8	3	7	3
Strid Fight	4	10	6	12
Ej strid Non fight	10	3	18	15
Sång Song	9	1	2	5
Ej sång Non song	5	12	22	22
Antal hanar No. of males	14	13	24	27

* 3 adulta hannar, 7 1K-hannar i bebyggelse och 2 adulta hannar i buskmark har utelämnats (se material och metoder samt resultat).

* 3 adult males, 7 yearling males in urban areas and 2 adult males in shrubland have been omitted (see material and method respectively results).



Figur 5. Antal höga och låga sångposter registrerade i bebyggelse (urban) respektive buskmark.

Number of high and low song posts in urban areas and shrubland.

buskmark; $\chi^2=0,42$; $df=1$; $p=0,517$). Samtliga sångposter i bebyggelse var högt belägna på hotell och hus under byggnation, till skillnad från buskmark där hannarna oftast sjöng lågt på stenar etc. (Figur 5: $\chi^2=10,12$; $df=1$; $p=0,0015$).

Diskussion

Resultaten visar på vissa signifikanta skillnader mellan adulta hannar och 1K-hannar samt mellan olika biotoper. Adulta hannar uppträdde i högre grad solitär, var mindre stridsbenägna och sjöng mer i bebyggelse jämfört med 1K-hannar. Bebyggelse karakteriserades i förhållande till buskmark av lägre individtäthet, högre andel hannar, fler "intensiva strider" samt sångaktivitet utslutande från höga sångposter. Detta indikerar att revir huvudsakligen etableras av adulta hannar i bebyggelse. Reviren återfanns framför allt i vegetationsrika hotellområden i kombination med hus under byggnation. Möjligen är födan i denna miljö lättillgängligare, samtidigt som det finns bättre skydd för predatorer jämfört med i buskmark. Att hannarna sjöng från höga poster, torde ge dem bättre förutsättningar att deklarerat sin närvaro gentemot rivaliserande hannar. Att främst 1K-hannar var indragna i "intensiva strider" i bebyggelse, skulle kunna tolkas som försök att inta äldre hannars revir eller skaffa sig erfarenhet inför framtida övertagande, på ett liknande sätt som under häckningstid (jfr. Andersson 1995). Landmann & Kollinsky (1995) har hos svart rödstjärt visat en högre aggressivitet bland 1K-hannar jämfört med adulta hannar. I buskmark uppträdde hannarna ofta gruppvis där de uppvisade sociala beteenden tillsammans med en stor andel hontecknade fåglar, men även med konkurrerande arter. I de stridigheter som förekom

med fem andra arter trastfåglar, var alla utom rödhake dominant över svart rödstjärt. Indikationer på reviretablering förelåg endast i ett fall i buskmark. Eftersom fåglarna inte var individmärkta, går det inte att dra några vidare slutsatser om revirstatus. Det är inte heller möjligt att fastslå eventuella rörelser eller individutbyte mellan buskmark och bebyggelse.

Figuerola m.fl. (2001) och Telleria & Perez-Tris (2004) anger att rödhaken i Spanien under vintern uppträder åldersuppdelat i olika biotoper. Cuadros (1995a) vinterstudier av svart rödstjärt i södra Spanien, överensstämmer till stor del med den redovisade populationsstrukturen på Cypern och Kreta. Denne anger att svarta rödstjärten kan försvara stabila eller temporära revir, men att majoriteten uppträder flockvis i sociala icke-territoriella system. Tätheten i öppen terräng som i huvudsak hyste icke-territoriella fåglar, var betydligt högre än i mer varierat landskap med buskar, träd och klippor där de stabila reviren återfanns. Av 35 adulta hannar höll fem stabila och sex temporära revir. Endast en av 112 hontecknade, ej könsbestämda fåglar, hävdade ett temporärt revir. Stabila och temporära revir var snarlika till utseendet, men stabila revir hade fler höga utsiktsposter. Oavsett revirstatus stannade drygt hälften av fåglarna kvar i sina områden en stor del av vintern. 36% av hannarna återvände ortstroga till föregående års plats, medan siffran för hontecknade fåglar uppgick till 11%.

Ortstrohet till vinterkvarteret är en vanlig och alltmär uppmärksam företeelse hos olika arter (t.ex. Baillon m.fl. 1992, Catry m.fl. 2004, Belda m.fl. 2007). Även från Cypern finns flera exempel på att svarta rödstjärter vid denna årtid varit ortstroga samma platser, där de bl.a. återfångats två år i följd (Cramp 1988). Ortstrohet innebär ofta en tidig ankomst till övervintringsplatserna bland äldre och erfarna individer, på samma sätt som i häckningsområdena. Detta ger hemmaplansfördelar, vilket medför dominansfördelar och större framgång, i synnerhet för äldre hannar som signalerar högre status genom speciella dräktkaraktärer (Holberton m.fl. 1990). Många studier i övervintringsområden har rapporterat att adulta fåglar generellt är dominant över yngre individer (Ketterson 1979, Ewald & Rohwer 1980, Piper & Wiley 1989).

Denna uppsats och Cuadros (1995a) studier i Spanien behandlar av allt att döma två olika övervintrande populationer med skilda geografiska ursprung (Hempel & Reetz 1957, Erard & Yeatman 1967, Glutz & Bauer 1988, Landmann 1996). Trots detta pekar resultaten samstämmigt på att äldre

hannar i vinterkvarteren uppvisar beteendemässiga skillnader jämfört med yngre hannar. Kontroller av ringmärkta fåglar i Cuadrados studieområden, indikerar att adulta hannar har en signifikant bättre överlevnad än honteknade fåglar. Möjligen är det så även på Cypern och Kreta, som antytts av Cuadrado, att endast de mest dominanta hannarna förmår hävda revir i ett fåtal lämpliga biotoper som finns tillgängliga. Studier av honors strategi för att vinna individuella fördelar i en sådan situation, är av stort intresse och ett framtida forskningsfält för att erhålla en mer komplett bild av svarta röststjärtens vinterekologi i Medelhavsområdet.

Tack

Ett varmt tack riktas till Lars-Åke Flodin för granskning av manuskriptet och hjälp med statistiska tester samt Johan Lind. Mats Lundberg, Bo Nielsen och Kåre Ström har lämnat värdefulla synpunkter, liksom Robin Andersson som även granskat den engelska texten. Robin Anderssons medverkade även i fältarbetet på Cypern 2001. Jag vill också tacka Sveriges Ornitologiska Förening för ekonomiska anslag från Elis Wides fond.

Referenser

Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton. Princeton Univ. Press.

Andersson, R. 1995. Hannars etableringsmönster, revirkvalitet samt flytande bestånd i en randpopulation av svart röststjärt *Phoenicurus ochruros*. *Ornis Svecica* 5: 143–159.

Andersson, R. 2001. Höstbiologi och sångaktivitet hos svart röststjärt *Phoenicurus ochruros* i sydvästra Sverige. *Ornis Svecica* 11: 135–146.

Alatalo, R.V., Glynn, C. & Lundberg, A. 1986. Female pied flycatchers choose territory quality, not male characteristics. *Nature* 323: 152–153.

Baillon, F., Benvenuti, S. & Ioale, P. 1992. Fidelity to non-breeding site in some species of birds in Senegal. *Tropical Zoology* 5: 31–43.

Belda, E.J., Barba, E. & Monros, J.S. 2007. Resident and transient dynamics, site fidelity and survival in wintering Blackcaps *Sylvia atricapilla*: evidence from capture-recapture analyses. *Ibis* 149: 396–404.

Bibby, C. & Green, R.E. 1981. Autumn migration strategies of reed and sedge warblers. *Ornis Scand.* 12: 1–12.

Björklund, M. 1990. Mate choice is not important for female reproductive success in the common Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*). *The Auk* 107: 35–44.

Catry, P., Erncarnacao, V., Araujo, A., Fearon, P., Fearon, A., Armelin, M. & Delaloye, P. 2004. Are long-distance migrant passerines faithful to their stopover sites? *J. of Avian Biology* 35: 170–181.

Cramp, S. 1988. *Handbook of the birds of the Western Palearctic*. Vol. 5, Oxford.

Cuadrado, M. 1995a. *Site fidelity and territorial behaviour*

of some migratory passerine species overwintering in the Mediterranean area. Ph. D. Thesis, Univ. Lund, Sweden.

Cuadrado, M. 1995b. Winter territoriality in migrant Black Redstarts *Phoenicurus ochruros* in Mediterranean area. *Bird Study* 42: 232–239.

Cuadrado, M. 1997. Why are migrant Robins *Erithacus rubecula* territorial in winter?: the importance of the anti-predation behaviour. *Ethology, Ecology and Evolution* 9: 77–88.

Cucco, M. & Malacarne, G. 1999. Is the song of Black Redstart males an honest signal of status? *The Condor* 101: 689–694.

Davies, N.B. 1978. Ecological Questions About Territorial Behaviour. In *Behavioural Ecology*. Ed. by J.R. Krebs & N.B. Davies. Oxford.

Davies, N.B. & Houston, A.I. 1984. Time allocation between territories and flocks and owner satellite conflict in foraging Pied Wagtails *Motacilla alba*. *J. Anim. Ecol.* 52: 621–634.

Davies, N.B. 1992. *Dunnoek Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press.

East, M. 1982. Time-budgeting by European Robins *Erithacus rubecula*: Inter and intrasexual comparisons during autumn, winter and early spring. *Ornis Scand.* 13: 85–93.

Erard, C. & Yeatman, L. 1967. Sur les migrations des *Phoenicurus ochruros gibraltarensis* d apres les donnees du bagage. *L Oiseau et R.R.O.* 37: 20–47.

Ewald, P.W. & Rohwer, S. 1980. Age, colouration and dominance in nonbreeding hummingbirds: a test of the asymmetry hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 273–279.

Figuerola, J., Jovani, R. & Sol, D. 2001. Age-related habitat segregation by Robins *Erithacus rubecula* during the winter. *Bird Study* 48: 252–255.

Glutz von Blotzheim, U.N. & Bauer, K.M. 1988. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Vol. 11, Wiesbaden.

Gwinner, E., Rödl, T. & Schwabl, H. 1994. Pair territoriality of wintering stone chats: behaviour, function and hormones. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 321–327.

Halliday, T.H. 1978. Sexual Selection and Mate Choice. In *Behavioural Ecology*. Ed by J.R. Krebs & N.B. Davies. Oxford.

Hegner, R.E. & Wingfield, J.C. 1986. Gonadal development during autumn and winter in House Sparrows. *Condor* 88: 269–278.

Hempel, C. & Reetz, W. 1957. Der Zug von Hausrotschwanz und Gartenrotschwanz nach Beringungsergebnissen. *Vogelwarte* 19: 97–119.

Hill, G.E. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40: 563–572.

Hill, G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337–339.

Holberton, R., Hanano, R. & Able, K.P. 1990. Age-related dominance in male dark-eyed juncos: effects of plumage and prior residence. *Anim. Behav.* 40: 573–579.

Kelsey, M.G. 1989. A comparison of the song and territorial behavior of a long-distance migrant the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* in summer and winter. *Ibis* 131: 403–414.

Ketterson, E.D. 1979. Status signaling in dark-eyed juncos. *Auk* 96: 94–99.

Landmann, A. & Kollinsky, C. 1995. Territory defence in Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*: effects of intruder

- and owner age. *Ethology* 101: 121–129.
- Landmann, A. 1996. *Der Hausrotschwanz. Vom Fels zum Wolkenkratzer-Evolutionsbiologie eines Gebirgsvogels*. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Lind, J. & Cresswell, W. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behav. Ecol.* 16: 945–956.
- Lindström, Å. 1990. *Stopover ecology of migrating birds*. Ph. D. Thesis, Univ. Lund, Sweden.
- Logan, C.A. & Hyatt, L.E. 1991. Mate attraction by autumnal song in the Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 108: 429–432.
- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. 1988. The evolution of aggression can selection generate variability? *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B.* 319: 557–570.
- Möller, A.P. 1988. Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. Effects of intra and intersexual selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 373–378.
- Möller, A.P. 1994. *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Piper, W.H. & Wiley, R.H. 1989. Correlates of dominance in wintering white-throated sparrows: age, sex and location. *Anim. Behav.* 37: 298–310.
- Pärt, T. 1991. Philopatry and age as factors influencing reproductive success in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). Acta. Univ. Ups. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science* 310. 35. Uppsala.
- Pärt, T. 1995. Does breeding experience explain increased reproductive success with age? An experiment. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 360: 113–117.
- Qvarnström, A. 1998. Sexual selection in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). A life-history perspective. Acta Universitatis Upsaliensis. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 388. 33. Uppsala.
- Rappole, J.H. & Warner, D.W. 1976. Relationships between behaviour, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia (Berl.)* 26: 193–212.
- Salewski, V., Bairlein, F. & Leisler, B. 2002. Different wintering strategies of two Palearctic migrants in West Africa—a consequence of foraging strategies? *Ibis* 144: 85–93.
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. 1985. Evidence for reliable badges of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Anim. Behav.* 33: 1102–1113.
- Stugg, A. & Hearl, G. 1998. *A birdwatching guide to Cyprus*. Arlequin.
- Sundberg, J. 1994. Sexual selection in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*): the advantage of being yellow. Acta Univ. Ups., *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 30. 45pp. Uppsala.
- Telleria, J.L. & Perez-Tris, J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents. *Ibis* 146: 258–268.
- Wang, A.Z., Lei, F.M., Yin, Z.H., Kristin, A. & Kanuch, P. 2005. Song pattern of black redstart populations in the Tibet Plateau: an intercontinental comparison. *Folia Zool.* 54: 301–315.
- Weggler, M. 1997. *Age-related reproductive success and function of delayed plumage maturation in male Black Redstart *Phoenicurus ochruros**. Ph.D. Thesis, Univ. Zurich, Switzerland.
- Weggler, M. 2000. Reproductive consequences of autumnal singing in Black Redstarts (*Phoenicurus ochruros*). *Auk* 117: 65–73.
- Vogrin, M. 2002. Autumnal singing and territoriality in Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ornis Svecica* 12: 95–96.

Summary

Territorial behaviour in winter quarters has not been studied as extensively compared to territorial behaviour during breeding. Competition for food and protection from predators are two important reasons for the development of winter territories (e.g. Davies & Houston 1984, Kelsey 1989, Gwinner et al. 1994, Cuadrado 1995a, 1997, Salewski et al. 2002). Only one detailed study, conducted in southern Spain, is available on the Black Redstart's territorial behaviour during the winter (Cuadrado 1995a,b).

The purpose of this study was to investigate differences in territory establishment between adult and yearling males outside the breeding area during the autumn. I chose Cyprus and Crete because the Black Redstart does not breed there, but it is common during the winter period (Stugg & Hearl 1998, Birdlife Cyprus). Territory possession probably augments survival in the winter quarters as it does during breeding (e.g. Davies 1978). However, different strategies in the establishment of winter territories can be expected between separate age groups (Holberton et al. 1990). In many species studied during breeding, older males signal with different attributes and behaviour that they possess better quality which often coincides with a higher reproductive success than that of younger males (e.g. Hill 1990, 1991, Andersson 1994, Möller 1994, Sundberg 1994, Qvarnström 1998). Older males' higher status coincide with the choice of a good territory, because they arrive earlier than younger males (e.g. Studd & Robertson 1985, Maynard Smith & Harper 1988, Möller 1988). In some species females appear to choose a partner based on male quality, while in other species territory quality determines female choice (e.g. Alatalo et al. 1986, Björklund 1990). That older males could signal higher status with better quality/resources compared to younger males could be valid also in the winter quarters (Holberton et al. 1990). This study is one step to increase the knowledge concerning differences between adult and yearling Black Redstarts.

Material and methods

The study was carried out during 6 days in Malia on Crete 19–24 October 2002 and for a total of 19 days in Ayia Napa and Cape Greco on Cyprus during the period 27 October–19 November during three different years (1997, 2001 and 2003). Two similar areas were selected on both islands, one urban site (0.6 km²) and one site in shrubland (0.3 km²). The urban areas consisted mainly of a mix of hotel areas, older buildings and also house during construction. The shrubland was characterised of sparse and low vegetation with bushes in dry and rocky terrain located near the beaches of the Mediterranean sea (Figure 1 and 2).

The study is based on 196 individuals. This sample included 38 adult males (2y or older), 40 yearling males (1y) and 118 female-like birds whose sex could not be determined. The males were identified by plumage characteristics or song (e.g. Cramp 1988, Glutz & Bauer 1988). For an observation to be included the bird had to be observed for at least 30 minutes. At each observation, formation of groups, fights and song activity were noted. A group was defined as clusters of 2–12 birds with social interactions, which appear in dense or loose groups with some ten meters between them. 12 males (3 adult, 7 yearlings in urban areas and 2 adult in shrubland) which appeared in groups of two individuals were omitted because they were involved in intensive territory fights and could not be assigned to either belonging to a group or being solitary. A fight was defined as short chases between two individuals (“chase”), or as an intensive and obvious territory fight occurring during a longer time without any other social behaviour (“intensive fight”). With song activity I mean any song heard from a male, without defining song intensity. For the statistical tests, χ^2 -tests (Yates correction) were done using Statistica 7.1.

Results

Higher individual density was observed in shrubland than in urban areas and 40 % of the birds were determined as males (on average 1.3 individuals/hectare and year respectively 0.2 individuals/hectare and year, $n=196$). A significant larger proportion of males were found in urban areas, while female-like birds dominated the shrublands (Figure 3, $\chi^2=16.10$, $df=1$, $p=0.001$). The distribution between adult males and yearling males were numerously similar within both habitats, even if it was a higher individual density in shrubland (Table 1,

on average 0.4 males/hectare and year in shrubland, 0.1 males/hectare and year in urban areas, $n=78$).

Forty-five of 66 (68%) males appeared in groups (12 males been omitted, see Material and methods). Table 1 shows that adult males appeared solitary more often than yearling males, which were mostly in groups ($\chi^2=4.470$, $df=1$, $p=0.034$). I found no significant difference between the habitats.

Thirty-two of 78 (41%) males were involved in fights. Yearling males were more often involved in fights compared to adult males ($\chi^2=6.63$, $df=1$, $p=0.010$). The difference was significant even when tested in separately in urban areas ($\chi^2=4.52$, $df=1$, $p=0.033$), but not in shrublands ($\chi^2=1.24$, $df=1$, $p=0.2473$). If the character of the fight was considered, there was a significant difference between the habitats. “Intensive fights” were more common in urban areas, compared to in shrubland where “chase” was more common (Figure 4, $\chi^2=17.98$, $df=1$, $p<0.00001$). In 11 cases, fights with other species were observed, all with members of the family Turdidae. Adult males interacted with Finch’s wheatear *Oenanthe finschii* (2), Blue Rock Thrush *Monticola solitarius* (1), Stonechat *Saxicola torquata* (1), and Robin *Erithacus rubecula* (1), while yearling males were observed fighting with Stonechat *Saxicola torquata* (5) and Whinchat *Saxicola rubetra* (1). The majority of the fights were observed in shrubland and in every case, except in fights with Robins, Black Redstart were subdominant.

Singing activity was observed in 17 of 78 (22%) of the males, but any significant difference between adult males and yearling males could not be demonstrated ($\chi^2=2.22$, $df=1$, $p=0.1356$). Table 1 show however that adult males sing more frequently in urban areas compared to yearling males (urban areas; $\chi^2=6.99$, $df=1$, $p=0.0082$, shrubland; $\chi^2=0.42$, $df=1$, $p=0.517$). All song perches in urban areas were placed at high levels on hotels and construction sites, in comparison to shrublands where the males often sang from low places (Figure 5, $\chi^2=10.12$, $df=1$, $p=0.0015$).

Discussion

The results show some significant differences between adult and yearling males and also between different habitats. Adult males were found solitary more frequently, they were fighting less and they were also singing more often in urban areas compared to yearlings. Urban areas were, in comparison to shrublands, characterised by lower individual density, higher proportion of males, more “inten-

sive fights” and also more singing from high song perches. These results indicate that territories are mainly established by adult males in urban areas. In shrubland, the males often appeared in groups where they interacted in social behaviours together with a high proportion of female-like birds, but also with other species.

Figuerola et al. (2001) and Telleria & Perez-Tris (2004) show that Robins during the winter appeared with separated ages in different habitats. Cuadrado’s (1995a) winter studies of Black Redstart correspond to the described population structure on Cyprus and Crete. Site fidelity often involves an early arrival to the winter sites among older and experienced individual, in a similar way to what happens in the breeding areas. This can result in stronger dominance and higher success, especially for older males that signal higher status with plumage traits (Holberton et al. 1990). Many studies in winter areas have reported that adult

birds in general are dominant over younger individuals (Ketterson 1979, Ewald & Rohwer 1980, Piper & Wiley 1989).

This study and Cuadrado’s (1995a) study in Spain treat two different winter populations with separated geographical origin (Hempel & Reetz 1957, Erard & Yeatman 1967, Glutz & Bauer 1988, Landmann 1996). In spite of that, the results show that older males in the winter quarters behaved differently to younger males. Recoveries of ringed birds in Cuadrado’s study area indicate that adult males have a significantly better chance of survival than female-like birds. This is possibly the case on Cyprus and Crete, as also is indicated by Cuadrado, that only the most dominant males are capable to maintain territories when suitable habitats are scarce. Studies of female strategies to gain individual advantages in such a situation are of great interest to get a more complete picture of the Black Redstart winter ecology in the Mediterranean.