

Post-fledging movements of juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*

BO NIELSEN & STAFFAN BENSCH

Abstract

We have studied post-fledging movements among Reed Warblers and Sedge Warblers by comparing recapture rates between three different ringing sites in South Central Sweden. The positions of these three sites forms a triangle with Kvismaren in the west, Essön in the north and Segersjö in the east. Each side of the triangle is approximately 10 kilometres. A canal connects Kvismaren and Segersjö enabling the birds to move in their natural habitat between these sites. Lake Kvismaren and Essön has no such connection. Segersjö and Essön are both situated at the southern shoreline of lake Hjälmarén but bays and peninsulas make the distance of the shoreline 26 kilometres long, i.e. 16 kilometres longer than the linear distance. We discuss different hypotheses

that may explain the post-fledging dispersal. Our results indicate that there is a higher recapture rate of birds between Segersjö and Kvismaren than between Essön and Kvismaren. Both Reed and Sedge Warblers feed primarily in reed beds or similar habitats near water. This suggests that the post-fledging dispersal is an exploratory movement within the birds' main habitat rather than longer flights in random directions. The predominant direction of the dispersal might correspond to the general migratory direction.

*Bo Nielsen, Lindrothsgatan 28, S-703 67 Örebro .
Staffan Bensch, Department of Ecology, Animal Ecology,
Lund University, S-223 62 Lund.*

Received 30 January 1995, Accepted 15 May, Editor: T. Fransson

Introduction

A post-fledging movement is defined as a movement of the young bird after it has become independent of its parents but before it starts its regular migration (Baker 1993). The post-fledging movements have been poorly studied, probably because of the difficulties to follow individual birds during this period. For migratory birds there are two adaptive explanations for these movements. By moving rather than staying the bird can search for future breeding sites and/or imprint an image of the native area which can be used as a navigational target when it returns from its winter grounds (Baker 1993, Adams & Brewer 1981). However, if the foraging juvenile bird moves in random directions, this will result in a gradual dispersal which has no adaptive explanation.

In order to study post-fledging movements of juvenile passerines we carried out a study of two species that mainly utilize the reed habitat; the Reed Warbler and the Sedge Warbler. The main question was to investigate in which way these movements

are performed. We identify two possible techniques of dispersal. The birds can either move with relatively long flights quickly crossing areas of unfavourable habitats. Alternatively, they may disperse by moving through their preferred habitat. These two hypotheses may be possible to separate by studying passerines utilizing the reed habitat because reeds are mostly found in scattered areas or within easily identified habitat corridors.

Overlaying these two hypotheses, the dispersal may or may not be performed in a specific direction. Baker (1993) predicted that birds dispersing in order to imprint a navigational target area should explore the surroundings perpendicular to the migratory direction. Also, birds may start the post-fledging movement in the main migratory direction. Both Reed and Sedge Warblers migrate to western tropical Africa (Cramp 1992). Ringing recoveries from birds ringed at Kvismare Bird Observatory (unpubl) show that Sedge Warblers initially mainly migrate to the south and Reed Warblers to the southwest.

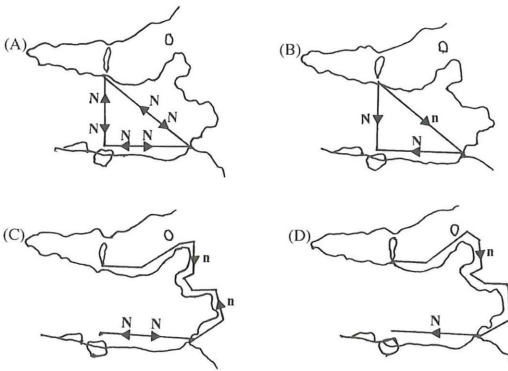


Figure 1. Expected recapture-rates between different sites based on four hypotheses of juvenile dispersal. (N = a relatively large number of recaptures, n = a relatively low number of recaptures). (A) random dispersal, (B) random dispersal in the general direction of migration, (C) random dispersal only through the habitat, and (D) dispersal within the habitat in the general direction of migration.

Förväntade återfångstfrekvenser mellan olika lokaler beroende på hur ungfågelnas spridning genomförs (N = relativt stort antal återfångster; n = relativt litet antal). (A) slumpmässig spridning, (B) slumpmässig spridning i den huvudsakliga flyttmingsriktningen, (C) slumpmässig spridning endast genom habitatet och (D) spridning genom habitatet i den huvudsakliga flyttmingsriktningen.

Study area

This study was carried out between 1991 and 1993 in South Central Sweden at three sites; Kvismaren, Essön and Segersjö (Fig. 1). Each year a daily ringing programme was carried out from the end of June until the end of September, alternating between the three sites.

Essön is situated about 8 km north of and Segersjö about 11 km east of Kvismaren. All sites have considerable areas of reed, lake Kvismaren the largest and Essön the smallest. The linear distance between Essön and Segersjö is about 13 km, but the distance is about 26 km when considering the shortest distance

containing reeds (Fig. 1 and 2). The area between Kvismaren and Essön consists mainly of fields and forests without wetlands. The area between Kvismaren and Segersjö consists of cultivated land but as a canal flows straight from Kvismaren to Segersjö there is a narrow strip of reed beds and wetland vegetation connecting these two sites (Fig. 2).

Methods

We have compared the observed recapture rates of juvenile Reed and Sedge Warblers between the different sites in the same year with expected recapture-rates according to different possible behaviours. Fig. 1 shows the expected relative number of birds moving between the sites, i.e. recaptures based on different hypotheses. The different behavioural strategies considered are: (A) a jumping-strategy in random directions, (B) a jumping-strategy mainly in the migratory directions (south to west), (C) a random dispersal the habitat-way and finally (D) a dispersal in the migratory direction the habitat-way.

We calculated the expected recapture rates under the assumption that dispersal was random with respect to direction. Since the number of ringed birds differed between the sites (Table 1), we used the following expression to calculate the expected recapture rates between each pair of sites: $(A*B)/((A*B)+(B*C)+(A*C))$. The letters A, B and C represents the total number of captures at the respective sites. The expression gives the expected proportion of recaptures between A and B in both directions. By multiplying the expected proportion of recaptures with the sum of the observed recaptures we obtain the expected number of recaptures between sites. Table 2 shows the result including the observed number of recaptures.

In order to investigate if there are birds moving along the canal between Kvismaren and Segersjö we also performed ringing at a site (Via) situated 3 kilometres east of Lake Kvismaren. At Via, ringing

Table 1. Number of ringed juvenile Reed Warblers and Sedge Warblers at different sites during 1991–1993.

Antalet juvenila rörsångare och sävsångare ringmärkta vid Kvismaren, Essön och Segersjö 1991–1993.

	Reed Warbler <i>Rörsångare</i>			Sedge Warbler <i>Sävsångare</i>		
	Kvismaren	Essön	Segersjö	Kvismaren	Essön	Segersjö
1991	602	243	95	361	36	14
1992	1 244	316	265	734	61	25
1993	909	434	131	562	85	14
Total	2 755	993	491	1 657	182	53



Figure 2. Topographic map showing the study area and the ringing sites (indicated by arrows).

Topografisk karta över undersökningsområdet med pilar som visar ringmärkningslokalerna. (Med Lantmäteriverkets tillstånd.)

was carried out during three mornings in 1994 (27, 30 July and 4 August), using four mist nets. Here we also recorded the direction of the movement for each bird, i.e. by noting from which side it had entered the net. At this ringing site the wetland vegetation is restricted to a 1–6 meter wide zone on each side of the canal, the wider parts being restricted to patches.

Results

Recaptures

The total number of recaptures is small, only 8 Reed Warblers and 5 Sedge Warblers were shown to have changed site. Information for each of these 13 indi-

viduals, i.e. date of capture, direction of movement and number of days until recapture are given in Table 3.

For Reed Warblers, the average date of ringing of recaptured individuals was 16 August (N=8) compared to the average date of ringing for all Reed Warblers which was 13 August (N=4239). The number of days between ringing and recapture at the new site was on average 12 days. However, since two Reed Warblers were recaptured at the ringing site three and nine days after ringing the maximum time available for dispersal was on average 10 days. The corresponding values for recaptured Sedge Warblers was 26 July at the ringing site and 6 days between ringing and recapture (N=5) (Table 3) and

the average date of ringing for all Sedge Warblers was 5 august (N=1892). Thus, Sedge Warblers appears to disperse more rapidly than Reed Warblers.

Seven out of thirteen birds observed to change site were ringed at Segersjö and recaptured at Kvismaren. Two birds moved in the opposite direction, expected number with a random dispersal pattern in each direction was 1.9. Three birds were shown to change site between Kvismaren and Essön and one bird in the opposite direction, expected number being 4.1 in each direction. There were no recaptures in any direction between Essön and Segersjö and the expected number was 0.5 (Table 2).

Ringling results at Kvismare canal

During three mornings at Via we caught 11 juvenile Reed Warblers and 33 juvenile Sedge Warblers. On each of these mornings ringing was also carried out at Kvismaren. The mean capture rate per net-hour was similar at the two sites. At Via we recaptured one Reed Warbler and one Sedge Warbler ringed at Kvismaren 6 and 9 days prior to the recapture respectively. The direction of the movement was about equal; 23 birds were eastbound and 21 westbound in their movement. However, in the early morning hours the direction was dominantly westward. Of 13 birds caught before 06.00 (Swedish summer time), 10 were moving from Segersjö towards Lake Kvismaren. Sedge Warblers caught at Via were significantly heavier than those captured at Kvismaren (Via 11.23 g, Kvismaren 10.92 g, t-test: $t_{250}=3.43$, $P<0.001$). The weights of Reed Warblers were similar at the two sites (Via 11.48 g, Kvismaren 11.50 g), the body mass of the birds was measured to the nearest 0.1 gram using a Pesola spring balance.

Discussion

One reason why juvenile birds undertake post-fledging dispersal movements might be to search for future breeding grounds. This can be advantageous if it is important to quickly return to the breeding ground and if prior experience of the local geography facilitates navigation. The birds might also disperse in order to create a navigation target area (Rabøl 1985, Baker 1993). Baker (1993) predicted the movements to mainly occur along the longitude inside this area. There are three recaptures between Kvismaren and Essön.

There are several studies showing that early arrival at a breeding ground increases the reproductive success of an individual bird (Alatalo et al. 1986,

Table 2. Expected recapture rates between different sites and observed recaptures (Kvi = Kvismaren, Ess = Essön, Seg = Segersjö). Expected rates are given as the expected percentage of recaptures between two sites calculated from the total number of ringed birds under assumption of random dispersal with respect to direction. Expected numbers are calculated from the expected rates and the total number of recaptures made. Observed number refers to the actual number of recaptures made between two sites.

Förväntade återfångstandelar mellan olika lokaler och antal återfångster (Kvi = Kvismaren, Ess = Essön, Seg = Segersjö). Förväntad andel = den förväntade procentandelen av återfångster mellan två lokaler kalkylerat från det totala antalet fångade fåglar vid ett slumpmässigt spridningsmönster. Förväntat antal är uträknat från den förväntade andelen och det totala antalet gjorda kontroller. Observerat antal är det faktiska antalet återfångade individer mellan två lokaler.

Combination of sites	Expected rates (%)	Expected number	Observed number
<i>Kombination av lokaler</i>	<i>Förväntad andel (%)</i>	<i>Förväntat antal</i>	<i>Observerat antal</i>
Reed Warbler and Sedge Warbler			
<i>Sävsångare och rörsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	31.5	4.1	3
Ess ⇒ Kvi	31.5	4.1	1
Kvi ⇒ Seg	14.5	1.9	2
Seg ⇒ Kvi	14.5	1.9	7
Ess ⇒ Seg	4	0.5	0
Seg ⇒ Ess	4	0.5	0
Reed Warbler			
<i>Rörsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	30	2.4	1
Ess ⇒ Kvi	30	2.4	1
Kvi ⇒ Seg	14.5	1.15	1
Seg ⇒ Kvi	14.5	1.15	5
Ess ⇒ Seg	5.5	0.45	0
Seg ⇒ Ess	5.5	0.45	0
Sedge Warbler			
<i>Sävsångare</i>			
Kvi ⇒ Ess	38	1.9	2
Ess ⇒ Kvi	38	1.9	0
Kvi ⇒ Seg	11	0.55	1
Seg ⇒ Kvi	11	0.55	2
Ess ⇒ Seg	1	0.05	0
Seg ⇒ Ess	1	0.05	0

Table 3. Ringing site, day of ringing (day 1 is the first of July, and day 32 is the first of August), number of days until recapture and recapture site for each bird observed to change site. Day of ringing in brackets shows day of recapture at the ringing site prior to dispersal and number of days in brackets shows number of days from the recapture at the ringing site.

Fångstplats, dag för ringmärkning (dag 1 är första juli, och dag 32 är 1 augusti), antal dagar till återfångst samt återfångstplats för varje individ som visats byta lokal. Dag inom parentes visar återfångst dagen vid ringmärkningslokalen innan förflyttningen och antal dagar inom parentes från återfångst vid ringmärkningslokalen.

Ringing site <i>Fångstplats</i>	Day of ringing <i>Dag för ringm</i>	Recapture site <i>Återfångstplats</i>	Number of days <i>Antal dagar</i>
<i>Reed Warbler rörsångare</i>			
Segersjö	9	Kvismaren	26
Segersjö	22	Kvismaren	11
Segersjö	34	Kvismaren	10
Segersjö	54 (63)	Kvismaren	12 (3)
Segersjö	73	Kvismaren	12
Essön	51 (54)	Kvismaren	5 (2)
Kvismaren	82	Essön	10
Kvismaren	57	Segersjö	6
<i>Sedge Warbler sävsångare</i>			
Segersjö	18	Kvismaren	8
Segersjö	30	Kvismaren	5
Kvismaren	10	Segersjö	7
Kvismaren	33	Essön	7
Kvismaren	42	Essön	4

Bensch & Hasselquist 1991, Hasselquist (manus), Pärt 1994, Pärt 1991). In the present study there tends to be a movement towards Kvismaren which indeed is an excellent breeding area but there are also many suitable areas at lake Hjälmaren. Lake Kvismaren is also situated in the general direction of migration, which might indicate that the dispersal predominantly is in that direction.

This study does not reveal why juvenile birds are involved in premigratory movements, it rather indicates what pattern they follow. As shown in Table 2 the most striking difference from a random dispersal pattern is the movement from Segersjö to Kvismaren. There is also a lower number of recaptures between Essön and Kvismaren and vice versa. Though the sample size is small the pattern appears to be similar for both the Reed and the Sedge Warbler. Thus, our data indicate that there is a higher rate of movements between two sites if these are connected with a narrow strip of the habitat preferred by the birds. Furthermore, the high capture rate at Via, which was similar to that at Kvismaren despite a very limited area of reed habitat, as well as the observed recaptures between Kvis-

maren and Via, suggests that there are birds involved in post-fledging dispersal moving along the canal. At Kvismare canal, the majority of the birds can be assumed to be involved in post-fledging movements because suitable breeding sites are few. We also found that Sedge Warblers were heavier than at the ringing site at Kvismaren which is suitable for breeding and may contain birds not involved in longer post-fledging movements. This might indicate that the extent of the dispersal is related to the general condition of the bird. That Reed Warblers did not differ in body mass might be because of the dates of ringing at Kvismare canal. The recapture data suggest that the movements of Sedge Warblers take place mainly during the end of July and beginning of August while the movements of Reed Warblers are later (Table 3). Ringing results at Kvismare Bird Observatory confirms that Sedge Warblers leave the area sooner than Reed Warblers (unpubl. data).

The data suggest that the post-fledging movements occur mainly within the preferred habitat, the birds slowly exploring the surroundings of the place of birth. Also, the data suggest that the

dispersal might be done in the general direction of migration.

Acknowledgements

We want to thank everyone who has carried out the ringing at Kvismare Bird Observatory, especially Robert Lager who has solved a lot of the practical problems with the ringing at Segersjö. We also want to thank Dennis Hasselquist and Jan Sondell for comments on an earlier version of the manuscript.

Contribution No. 87 from Kvismare Bird Observatory.

References

- Adams, R. J. Jr. & Brewer, R. 1981. Autumn Selection of Breeding Location by Field Sparrows. *Auk* 98: 629–631.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C. 1986. Female Pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature* 323: 152–153.
- Baker, R. R. 1993. The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand.* 24: 71–79.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous Great reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857–871.
- Cramp, S. (ed). 1992. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol. VI, Warblers. Oxford University Press. Oxford and New York.
- Hasselquist, D. Factors predicting male breeding success in the polygynous Great reed Warbler. (Manuscript).
- Pärt, T. 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory Collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim. Behav.* 48: 401–409.
- Pärt, T. 1991. Philopatry pays: A comparison between Collared flycatcher sisters. *Am. Nat.* 138: 790–796.
- Rabøl, J. 1985. The moving goal area and the orientation system of migrant birds. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 79: 29–42.
- ställa hur ungfågelrörelserna sker hos rörsångare och sävsångare, två tättingar vars huvudsakliga habitat är vass och våtmarksområden. Den huvudsakliga frågeställningen var hur spridningen genomförs. Ungfågeln kan röra sig långsamt genom habitatet eller också göra relativt långa flygetapper mellan olika platser.
- Studien genomfördes under åren 1991–1993 vid Kvismare fågelstation. Ringmärkningen alternerade mellan tre olika platser; Kvismaren, Essön och Segersjö. Lokalerna ligger i en triangel där varje sida är cirka en mil långt. Essön är belägen norr om Kvismaren och Segersjö öster om Kvismaren. Alla ringmärkningsplatserna ligger vid stora vassområden. Avståndet mellan Essön och Segersjö är ca 13 km men det dubbla om man följer habitatvägen (Fig. 2). Landskapet mellan Kvismaren och Essön består huvudsakligen av åkermark och skog utan våtmarksområden. Mellan Kvismaren och Segersjö är det också åkermark, men en smal remsa av vass och våtmarksvegetation (Kvismare kanal) sammanbinder märkplatserna. I Hjälmaran mellan Segersjö och Essön finns flera vikar med vass (Fig. 2).
- Vi har jämfört hur många korttidskontroller av sävsångare och rörsångare som gjorts mellan olika lokaler med det som kan förväntas vid olika spridningsbeteenden. Figur 1 visar den förväntade relativa återfångsten om någon av följande strategier används: (A) långa flygsträckor i slumpmässig riktning, (B) långa flygsträckor i den huvudsakliga flyttningsriktningen, (C) habitatet följs i slumpmässig riktning samt (D) habitatet följs i den huvudsakliga flyttningsriktningen. Ringmärkningsåterfynd gjorda av fåglar ringmärkta vid Kvismare fågelstation visar att den huvudsakliga flyttningsriktningen i initialskedet är sydlig för sävsångare och sydvästlig för rörsångare. Antalet ringmärkta fåglar varierade kraftigt mellan de olika lokalerna (Tabell 1). Vi kalkylerade därför antalet förväntade återfångster vid slumpmässig rörelse genom att beräkna hur stor procent av återfångsterna varje par av lokaler borde få, genom att det totala antalet ringmärkta fåglar parvis multiplicerades enligt följande; $(A*B)/((A*B)+(B*C)+(A*C))$. Denna beräkning ger den förväntade andelen återfångster mellan lokal A och B i båda riktningarna. Därefter multiplicerades andelen med summan av de faktiska kontrollerna. (Tabell 2). För att undersöka om rörelser sker längs kanalen ringmärkte vi vid en lokal (Via) belägen utmed Kvismare kanal under tre dagar 1994 (27.7, 30.7 samt 4.8). Förutom biometri noterade vi riktningen på rörelsen genom att anteckna från vilket håll fåglarna flugit in i näten.

Sammanfattning

Ungfågelrörelser hos rörsångare och sävsångare

Juvenila fåglars rörelser efter det att de har blivit oberoende av föräldrarna och innan de påbörjat flyttningen (ungfågelrörelser) kan ha två orsaker. Dels kan funktionen vara att få kännedom om det framtida häckningsområdet och dels skapa en bild av området för att kunna navigera rätt under vårflyttningen (Baker 1993, Adams & Brewer 1981).

Vår studie koncentrerade sig på att försöka fast-

Antalet fåglar som visats byta lokal är litet: åtta rörsångare och fem sävsångare (Tabell 3). För rörsångare var medeldatum för återfångsterna den 24 augusti och de använde i medeltal 12 dagar för förflyttningen (10 om vi räknar från det datum då två rörsångare återfångades på ringmärkningslokalen innan de bytte lokal). Motsvarande för sävsångare var 2 augusti och sex dagar (Tabell 3). Därmed verkar sävsångarna genomföra både en tidigare och en snabbare spridning än rörsångarna (Tabell 2 och 3).

Vid Via fångade vi 11 juvenila rörsångare och 33 juvenila sävsångare. Under fångstdagarna vid Via ringmärktes det samtidigt vid Vallen. Antalet fåglar per nättimme överensstämde bra vilket tyder på att åtminstone de flesta individerna inte var lokala. Dessutom fångades en rör- och en sävsångare ringmärkta vid Vallen 6 respektive 9 dagar tidigare. Antalet fåglar som rörde sig i vardera riktningen var ganska lika, 23 fåglar rörde sig österut och 21 västerut. Däremot var det en kraftig rörelse av fåglar från Segersjö mot Kvismaren de tidiga morgontimmarna. Före 06.00 svensk sommartid rörde sig 10 av 13 fåglar i den riktningen. Det var även en signifikant högre medelvikt hos sävsångarna vid Via (11,23 g) jämfört med fåglarna vid Vallen (10,92 g).

En anledning till ungfågelrörelserna kan vara att utforska framtida häckningsområden. Flera studier visar att en kännedom om häckningsområdet ökar häckningsframgången (Alatalo et al. 1986, Bensch

& Hasselquist 1991, Hasselquist (manus), Pärt 1991, Pärt 1994). I vår studie verkar det finnas en dominerande rörelse mot Kvismaren vilket är ett ypperligt häckningsområde, men sjön är också belägen i den generella flyttningsriktningen. En andra anledning kan vara att skapa en navigeringsbild av området, ett område runt latituden för hemmaområdet där skillnaderna i magnetfältet är för små för att fågeln ska kunna känna dem. Därför måste fåglarna skapa en minnesbild som täcker detta område (Rabøl 1985). Baker (1993) har utvecklat dessa hypoteser och predikerat att det huvudsakliga området för minnesbildens bör vara i longitudens riktning.

Det mest utmärkande för återfångsterna i vår studie är det relativt stora antalet mellan Segersjö och Kvismaren, det är också ett mindre antal än förväntat mellan Kvismaren och Essön. Vårt material indikerar alltså att det är en betydligt större möjlighet att få återfångster om lokalerna har en habitatförbindelse än om de inte har det. Dessutom visar data från Via att det sker en ungfågelrörelse i Kvismare kanal och dessutom kan den högre vikten hos fåglar vid Via indikera att längre rörelser görs av fåglar i bra kondition. Resultaten tyder på att ungfågelrörelser huvudsakligen är en långsam rörelse genom habitatet från födelseområdet. Den verkar också, i vårt material, mest ske i fåglarnas huvudsakliga flyttningsriktning.

Meddelande nr 87 från Kvismare fågelstation.