

The age of young Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* estimated from different stages of post-juvenile moult

STAFFAN BENSCH & ÅKE LINDSTRÖM

Abstract

A scale for estimating the progression of post-juvenile moult in Willow Warblers is described. The scale was used on birds caught at Ammamäs, Swedish Lapland in 1984-1991. Two data sets were used to determine the average age (days since hatching) of birds in different stages of moult. First, 91 Willow Warblers with known hatching date were later retrapped and examined for state of moult. Most of these birds were caught in the earlier stages of moult. Second, birds first caught in one stage of moult were retrapped in later stages and this enabled an estimate to be made of the average age of juvenile Willow

Warblers in the later stages of moult. The moult of juveniles commences at an age of 26 days, just after the outermost primaries reach full length. Few birds with completed moult were registered but data suggest that moult ends around 60 days of age. The scale is also applicable to juveniles of many other passerine species, but there are exceptions.

Staffan Bensch & Åke Lindström, Department of Ecology, Animal Ecology, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

Introduction

In studies on birds it is often important to determine the age of individuals in the population. Differences in age usually explains much of the interindividual variation in behaviour, e.g. in relation to reproduction (Pianka & Parker 1975, Partridge 1989) and migration (Alerstam 1982). For passerines, excellent reference works are available for separating adults from first-year birds (Svensson 1984). Recent studies have shown that adults of many species can be separated into further age classes (Karlsson et al. 1985, 1986). However, methods for determining the more precise age of juvenile birds during their first months of life are also desirable.

The hatching date of young birds has a direct bearing on the reproductive success of the parent birds (see Price et al. 1988) and also in the survival of young once independence is attained. For example in Marsh Tits *Parus palustris*, early hatched young reach independence earlier than later hatched conspecifics and are therefore more successful in entering a winter flock (Nilsson & Smith 1988). Thus, knowledge of hatching date of juveniles caught after fledging may help to explain observed variation in many traits and behaviours.

In this paper we present a method for estimating the age (days since hatching) of first year Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*, using the progress of post-juvenile moult. The scale presented has been used e.g. in a nation-wide Swedish project studying the migration of Willow Warblers (Hedenström et al. 1989). However, the age of birds in different stages of moult has not yet been determined.

Methods

Study area and material

The study was carried out near Ammamäs (65°58'N, 16°07'E) in Swedish Lapland, as a part of the LUVRE project (see Enemar et al. 1984). Daily ringing, using 20 to 22 mist nets, was carried out in a subalpine birch forest near Lake Tjulträsk (520 m a.s.l.) from approximately 15 July to 20 August during the years 1983-1991. In most years (1984-1991), non-systematic mist netting was also carried out in a study area situated less than 2 km north of Lake Tjulträsk. The breeding biology of Willow Warblers was studied there during

several years up to 1985 (Arvidsson & Nilsson 1983, Arvidsson 1984, Arvidsson et al. 1985). During that study, all nestlings were ringed with aluminium rings and several of these birds were later caught by us. In addition we retrapped a few Willow Warblers ringed as nestlings by our own ringing group. Juvenile Willow Warblers remain in their nest for 12 days (Arvidsson & Nilsson 1983) and normally gain independence from parental control when 25 days old (own observations).

All juvenile Willow Warblers were ringed and the extent of post-juvenile moult noted (see below). Moulting profiles were also taken on all birds retrapped later in the same season.

Assessing post-juvenile moult

In 1983 we developed a method for classifying the progress of post-juvenile moult in Bluethroats *Luscinia svecica* using a scale with seven categories (Lindström et al. 1985). This method served as a base for the scale we developed for Willow Warblers and is shown in Table 1 and Fig. 1. When devising this scale we chose

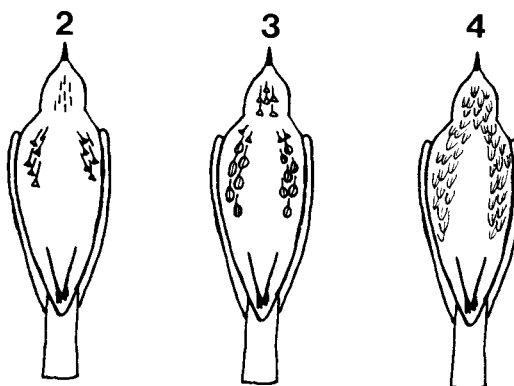


Fig. 1. Extent of post-juvenile moult on the underparts of Willow Warblers in moult stages 2, 3 and 4 (see Table 1). Dark areas refer to juvenile feather growth which is yellow, clearly contrasting with the greyish-white natal set of feathers.

Utbredningen av nya fjädrar (mörka partier) hos unga lövsångare i ruggstadium 2, 3 respektive 4. I verkligheten är de nya fjädrarna gula, ofta i skarp kontrast mot de gråvita fjädrarna som är kvar sedan tiden i boet.

Table 1. Criteria for scoring post-juvenile moult in Willow Warblers. Only the underparts (throat, breast, flanks and belly) are considered.

Kriterier för klassning av ungfågelruggningen hos lövsångare. Endast undersidans fjädrar (strupe, bröst, flanker och buk) används vid klassningen.

Moult stage <i>Ruggningsstadium</i>	Moult criteria	<i>Ruggningskriterier</i>
1	Growth of primaries not yet complete, waxy sheaths present on outer primaries.	<i>Handpennor ej helt utvuxna, de yttre har spolrester.</i>
2	Wing growth complete. New feathers growing on sides of breast with throat feathers still in pin.	<i>Vingpennor färdigvuxna. Ruggar fjädrar på strupe och flanker men strupfjädrarna har ännu inte brutit ut ur spolarna ("spikar").</i>
3	Growing feathers on throat and sides of breast (three moulting areas distinguishable). Some throat feathers have now emerged from the sheaths.	<i>Ruggar fjädrar på strupe och på bröstets sidor (tre urskiljbara ruggningscentra). Strupfjädrarna har brutit ut ur spolarna ("flaggor").</i>
4	The three moulting areas have merged. There is an uninterrupted band of new feathers from the throat along each side of the breast and flanks.	<i>De tre ruggningscentra har vuxit ihop. Det går att följa ett sammanhängande stråk med nya fjädrar från strupen ner längs vardera kroppssida.</i>
5	New feathers only, but waxy sheaths still present on belly feathers.	<i>Enbart nya fjädrar. Spolrester på bukfjädrarna.</i>
6	Post-juvenile moult complete.	<i>Helt färdigruggad. Första höstdräkt.</i>

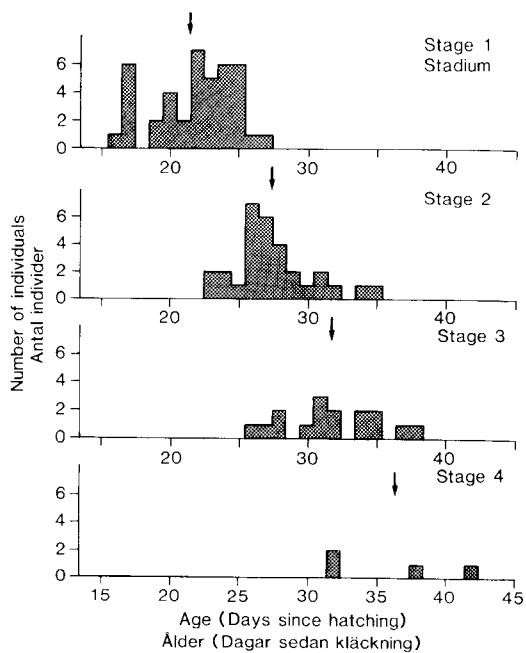


Fig. 2. Days since hatching of juvenile Willow Warblers ringed as nestlings and later retrapped and classified to stage of moult according to Table 1. Arrows indicate mean age of birds for each stage of moult.

Ålder hos bomärkta lövsångare som senare återfångats och klassificerats till olika ruggstadien enligt Tabell 1. Pilar anger medelåldern för fåglar i respektive ruggningsstadium.

criteria on the birds' underparts because they were easy to observe and examination of moult in other body feather tracts would have increased the processing of each bird. Since the moult of these feather tracts closely follow the moult of the underparts (Norman 1981), we decided to consider the underparts only. The scale has been in use by our ringing group since 1984.

Results

We captured and classified the extent of post-juvenile moult on the underparts of 91 Willow Warblers with known hatching date (Fig. 2). The median and mean age of juveniles in each stage of moult did not differ by more than one day, therefore only mean values are presented. The mean age of birds retrapped in moult stage 1 was 21 days. By an age of 26 days 95% had completed primary growth. The average age of birds in stage 2 was 27 days, and 32 days for moult stage 3.

Table 2. Mean number of days (\pm s.d.) between ringing and recapture for juvenile Willow Warblers ringed when in moult stage 2, 3 and 4, and recaptured in later stages of moult (see Table 1).

Det genomsnittliga antalet dagar (\pm s.d.) mellan första fångst och återfångst av unga lövsångare märkta i ruggstadium 2, 3 eller 4, och återfångade i senare ruggstadium (se Tabell 1).

Moult stage when ringed	Moult stage when recaptured			
	3	4	5	6
Ruggstadium vid märktillfället				
2	4.5 \pm 2.5 (150)	9.1 \pm 3.2 (23)	18.0 \pm 3.4 (4)	(-)
3		6.4 \pm 3.5 (93)	11.2 \pm 2.1 (4)	24 (1)
4			5.0 \pm 2.9 (13)	(-)

Unfortunately, only four individuals with known hatching day were caught when in moult stage 4 (mean: 36 days), and none when in stages 5 or 6.

However, an estimate of the average age of birds in later stages of moult (4-6) can be made using birds of unknown hatching date. We assume that the average age of individuals in moult stage 2 is 27.5 days, and then analyse birds ringed in stage 2 and recaptured in later stages of moult. In Table 2 we present the average number of days between ringing and recapture for birds ringed in moult stage 2, 3 and 4, respectively, and recaptured in later stages of moult. From this we can calculate the age of birds in stage 3 as 32 days (27.5+4.5), which is similar to known aged birds shown in Fig. 2. The age of birds retrapped in moult stage 4 can be calculated for birds initially caught in moult stage 2 as 37 days, or 38 days for birds ringed in moult stage 3. These estimates are similar to the 36 days shown by the four birds in Fig. 2. The average of the three estimates for birds in moult stage 4 is 37 days. Similarly, for birds in moult stage 5, the average age is 44 days. Table 3 shows the average ages of juvenile Willow Warblers in the different stages of post-juvenile moult.

Only one bird was recaptured in moult stage 6 (estimated age of 56 days) and we are therefore unable to give an age estimate on moult completion. However, according to Norman (1981), post-juvenile moult in Willow Warblers finishes around 60 days of age. In a study of hand-raised juvenile Willow Warblers, Gwinner (1969) found that the post-juvenile moult ended at an age of 60-70 days.

Table 3. The average age (days since hatching) of juvenile Willow Warblers in moult stages 1-5. These figures are derived from data of retrapped birds of known age (Fig. 2), and from retraps of birds caught in different moult stages (Table 2).

Genomsnittlig ålder (dagar sedan kläckning) hos unga lövsångare i ruggstadium 1-5. Åldersuppskattningarna är härledda dels från återfångster av fåglar med känd ålder (Fig. 2) och dels från återfångster av fåglar som fångats i olika ruggningstadier (Tabell 2).

Moult stage Ruggstadium	Age Ålder
1	21
2	27
3	32
4	37
5	44

Discussion

The criteria used in this study for estimating the progression of post-juvenile moult were chosen in order to obtain a standard method. However, there might be other good and easy criteria to use for estimating the progression of post-juvenile moult. For instance, Norman (1981) points out that the moult of the tail-coverts starts at an age of 37-39 days. Thus, a bird which had commenced tail-covert moult would conform to our stage 4.

Norman (1990) has already developed a method for ageing juvenile Willow Warblers. However, it is not directly compatible with the method presented here. Our method has been extensively used since 1984 at Ammarnäs, and at the bird observatories of Kvismaren and Ottenby, as well as in the Swedish Willow Warbler Project (Hedenström et al. 1989). Therefore, a detailed description of our scoring system would enable data sets collected with any of the two methods comparable. This is now possible because Norman (1990) gives the estimated age of birds in different moult categories. For instance, Willow Warblers in Norman's moult stage 3 are 26-30 days old, thus corresponding to our moult stage 2. Baggott (1975) classified post-juvenile moult in Willow Warblers in a similar way, but did not present age estimates for birds in different moult categories.

Fig. 2 shows that there is either individual variation in a birds' progress of moult, or the criteria used for classification is difficult to interpret by workers, or a combination of both. Ten ringers were involved collecting most of the data in this study and although we regularly checked the criteria between ringers, the number of people involved almost certainly increased the observed variation. Thus, the variation in the age of

birds and the extent of moult is probably smaller than the data suggests. It is worth noting that the relationship between age and stage of moult is almost linear up to moult stage 5. However, the further the moult has progressed the more inaccurate the estimated age would be.

With minor adjustments, it is possible to apply this method also to other passerines. In many species, similar to the Willow Warbler, the natal feather growth has just finished (normally ending when the primaries are fully grown) when post-juvenile moult begins, e.g. in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* (Norman 1981), the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Gwinner 1969), the Bluethroat *Luscinia svecica* (Lindström et al. 1985) and the Brambling *Fringilla montifringilla* (own observations). Other species show a dormant period between the end of natal feather growth and the onset of post-juvenile moult. Birds in this condition would comply with moult stage 2 (Table 1) and may remain so for about three weeks in the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* (Gwinner 1969, Norman 1991) and probably more than a month in Blue tits *Parus caruleus* (own observations).

In a small number of species the post-juvenile moult seems to start before young birds gain independence from parental control. Thus, by the time the primaries are full-grown, the majority of feathers included in the moult are already shed and the new feathers are growing. These birds should be classified as stage 5 birds when they leave stage 1, thus skipping the intermediate stages. The Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*, the Marsh Warbler *A. palustris*, the Great Reed Warbler *A. arundinaceus*, as well as the Red-backed Shrike *Lanius collurio* all seem to fit into this group (own observation). However, the post-juvenile moult in these species seems not to include all body feathers as in the Willow Warbler, and may in fact be limited to the filling in of bare areas on the body, rather than replacement of feathers.

Acknowledgements

The trapping and examination of birds at Ammarnäs was carried out by the staff of Post-LUVRE. We are especially thankful to Lars Gezelius, Mats Grahn, Dennis Hasselquist, Anders Hedenström, Ulf Ottosson, Owe Persson, Göran Pettersson and Susanne Åkesson. Bengt Arvidson and Raimo Neergaard made this study possible by supplying us with hatching dates of birds ringed as nestlings. S. C. Norman and A. Hedenström gave constructive comments on the manuscript. Financial support to the activities of Post-LUVRE was received from the Swedish Natural Science Research Council (to A. Enemar and S. Svensson), Gustav Danielsson Foundation and Elis Wide Foundation.

References

- Alerstam, T. 1982. *Fågelflyttning*. Signum, Lund. (In Swedish)
- Arvidsson, B. E. & Nilsson, L. 1983. Breeding biology of willow warbler, *Phylloscopus trochilus*, in Swedish Lapland. *Vår Fågelvärld* 42: 81-88. (In Swedish with English summary).
- Arvidsson, B. E. 1984. The relation between male song territory and the foraging areas of male and female Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Vår Fågelvärld* 63: 107-112. (In Swedish with English summary).
- Arvidsson, B. E., Eriksson, U. & Lindell, U. 1985. Iakttagelser och erfarenheter av lövsångarens revirbildning och häckningsbiologi. *Fauna och Flora* 80: 111-120. (In Swedish with English summary).
- Baggott, G. K. 1975. Molt, flight muscle "hypertrophy" and premigratory lipid deposition of the juvenile Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *J.Zool.* 175: 299-314.
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. *Ann. Zool. Fenn.* 21: 321-338.
- Gwinner, E. 1969. Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. *J.Orn.* 110: 1-21.
- Hedenström, A., Lindström, Å. & Pettersson, J. 1989. Projekt lövsångare - ett samarbetsprojekt mellan svenska fågelstationer. *Vår Fågelvärld* 48: 87-90.
- Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1985. Photographic documentation of age and sex differences in birds - aims, methods and examples of results. *Vår Fågelvärld* 44: 465-478. (In Swedish with English summary).
- Karlsson, L., Persson, K. & Walinder, G. 1986. Ageing and sexing in Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Vår Fågelvärld* 45: 131-146. (In Swedish with English summary).
- Lindström, Å., Bensch, S. & Hasselquist, D. 1985. Autumn migration strategy of young Bluethroats, *Luscinia svecica*. *Vår Fågelvärld* 44: 197-206. (In Swedish with English summary).
- Nilsson, J.-Å. & Smith, H. G. 1988. Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tits *Parus palustris*. *J. Anim. Ecol.* 57: 917-928.
- Norman, S. C. 1981. A study of post-juvenile moult in Willow Warblers. *Ringing & Migration* 3: 165-172.
- Norman, S. C. 1990. Factors influencing the onset of post-nuptial moult in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Ringing & Migration* 11: 90-100.
- Norman, S. C. 1991. Post-juvenile moult in relation to dispersal and migration in the Chiffchaff *Phylloscopus collybita*. *Ringing & Migration* 12: 80-85.
- Partridge, L. 1989. Lifetime reproductive success and life history evolution. Pp 421-440 in *Lifetime reproduction in birds* (Newton, I. ed). Academic Press, London.
- Pianka, E. R. & Parker, W. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am.Nat.* 109: 453-464.
- Price, T., Kirkpatrick, M. & Arnold, S. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798-799.
- Svensson, L. 1984. *Identification Guide to European Passerines*. Svensson, Stockholm.

Sammanfattning

Ålder hos unga lövsångare Phylloscopus trochilus i olika stadier av ungfågelruggningen

Vid många studier av fåglar är det ofta viktigt att rätt kunna åldersbestämma individer. Framför allt för tättingar så är kunskapen idag ganska god om hur man skiljer adulta fåglar från årsungar (Svensson 1984). Däremot saknas god kunskap om hur man mer exakt åldersbestämmer ungfåglar under deras första månader i livet. I den här uppsatsen presenterar vi en metod att bestämma åldern (i dagar efter kläckning) hos unga lövsångare *Phylloscopus trochilus* baserad på hur långt de kommit i sin ungfågelruggning.

Metoder

Studien utfördes nära sjön Tjulträsk, Ammarnäs (65°58'N, 16°07'E) i svenska Lapland, som en del i det så kallade LUVRE-projektet (se Enemar et al. 1984). Under åren 1984-1991 fångades fåglar dagligen i 20-22 slöjnat, under perioden 15 juli till 20 augusti. De flesta av dessa år utfördes också oregelbunden fångst i ett undersökningsområde cirka 2 km norr om Tjulträsk. I det senare området studerades lövsångarens häckningsbiologi intensivt under åtskilliga år fram till 1985 (Arvidsson & Nilsson 1983, Arvidsson 1984, Arvidsson et al. 1985) och alla boungar ringmärktes. Flera av dessa återfångades senare av oss. Bouppgifter, inklusive kläckningsdag, för dessa fåglar ställdes välvilligt till vårt förfogande av B.E. Arvidsson och R. Neergaard. Vid några tillfällen fångade vi också fåglar som var ringmärkta som boungar av oss själva.

Alla unga lövsångare som fångades klassificerades efter hur långt de kommit i ungfågelruggningen (ungfågeln byter kropps fjäderarna och en del vingtäckare strax efter att de blivit självständiga). Skalan som användes presenteras i Tabell 1 och Fig. 1. Denna skala har under lång tid även använts vid Ottenby och Kvismare fågelstationer, samt i det landsomfattande Lövsångarprojektet (Hedenström et al. 1989).

Resultat

Totalt fångades 91 unga lövsångare med känd ålder. Deras fördelning över olika ruggningstadier framgår av Fig. 2. Medelvärdena och medianvärdena för fåglarnas ålder i de olika stadierna skilde sig aldrig åt med mer än en dag. Därför redovisas i fortsättningen endast medelvärdet. Medelåldern i ruggstadium 1 var 21 dagar. Vid 26 dagars ålder hade 95 % av fåglarna färdigvuxna handpennor. Medelåldern i ruggstadierna 2 och 3 var 27 respektive 32 dagar. Vi fångade endast fyra fåglar i stadium 4 (vars kläckdag var känd) och de var i genomsnitt 36 dagar gamla. Vi fångade inga fåglar i stadierna 5 eller 6 med känt kläckdatum.

Vi använde också en annan metod för att kunna bestämma åldern på fåglar i de högre ruggningsstadierna. Till det utnyttjade vi data från de fåglar som märkts i nätfångsten och senare återfångats när de befunnits vara i ett längre framskridet stadium av ruggningen (Tabell 2). Medelåldern i stadium 2 är 27,5 dagar. Om vi därtill lägger de (i genomsnitt) 4,5 dagar det tagit för unga lövsångare att gå från stadium 2 till 3, ger detta en medelålder på 32 dagar för fåglar i stadium 3. Detta är samma åldersuppskattning som vi erhöll från de bomärkta ungarna (Fig. 2). På liknande sätt uppskattade vi åldern på fåglar i stadium 4: 37 dagar om vi börjar från stadium 2 och 38 dagar från stadium 3, vilket är mycket nära de 36 dagar som data i Fig. 2 indikerar. Den genomsnittliga åldern för fåglar i ruggstadium 5 blir på samma sätt 44 dagar. Bara en fågel återfångades i stadium 6 (uppskattad ålder 56 dagar). Enligt Gwinner (1969) och Norman (1990) avslutas ungfågelruggningen vid en ålder av 60 respektive 60-70 dagar. Vi föreslår att värdena i Tabell 3 används vid åldersklassning av unga lövsångare.

Diskussion

Kriterierna i den här presenterade skalan valdes för att de verkade lätta att observera. Det kan dock mycket väl finnas andra kriterier som är bra att använda. Till exempel så anger Norman (1981) att ruggningen av de övre stjärtäckarna börjar vid en ålder av 37-39 dagar (vilket skulle motsvara vårt ruggningsstadium 4).

En liknande skala har presenterats av Norman (1990) men de två metoderna är inte direkt jämförbara. Vår skala har använts på många platser ända sedan 1984. Vi ansåg det därför angeläget att presentera denna så att resultaten från studier där olika metoder använts kan jämföras. Detta är möjligt då också Norman (1990) ger

åldersuppskattningar för fåglar i olika ruggningskategorier. Till exempel så är en lövsångare i Norman's stadium 3 26-30 dagar gammal, vilket skulle motsvara vårt stadium 2.

Som framgår av Fig. 2 så är antingen variationen i ruggningshastighet mellan individer stor, eller så ger metoden utrymme för icke-konsekventa bedömningar. I vår studie gjordes de flesta klassningarna av totalt 10 olika ringmärkare. Trots att vi regelbundet kalibrerar våra bedömningar så har det stora antalet inblandade personer säkerligen ökat variationen. Troligen är alltså den sanna spridningen i ålder mindre för respektive ruggningsstadium än vad som framgår av Fig. 2.

Efter små modifikationer är den här presenterade skalan användbar även för andra tättingarter. Hos arter som t.ex. rörsångare *Acrocephalus scirpaceus* (Norman 1981), grönsångare *Phylloscopus sibilatrix* (Gwinner 1969), blåhake *Luscinia svecica* (Lindström et al. 1985) och bergfink *Fringilla montifringilla* har ruggningen ett liknande förlopp. Andra arter kan dröja kvar flera veckor i stadium 2, t.ex. gransångare *Phylloscopus collybita* (Gwinner 1969, Norman 1981) och blåmes *Parus caruleus* (egna observationer). Hos ett fåtal arter startar ungfågelruggningen långt före det att fåglarna blivit självständiga. När handpennorna är färdigvuxna är också de flesta kropps fjädrar klara eller nästan klara. Dessa fåglar går alltså, enligt vår skala, direkt från stadium 1 till stadium 5. Några arter som verkar höra till denna grupp är sävsångare *Acrocephalus schoenobaenus*, kärrsångare *A. palustris*, trastsångare *A. arundinaceus* och törnskata *Lanius collurio* (egna observationer). Dessa arter verkar dock inte byta alla kropps fjädrar som t. ex. lövsångarna gör, utan ruggningen kan eventuellt vara begränsad till att nya fjädrar växer ut för att täcka nakna partier som inte täcks av fjäderskruden som anlades i boet.