

Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland

Number of clutches and clutch-size of the redwing *Turdus iliacus* in subalpine meadow birch forest at Ammarnäs in Swedish Lapland

Ola Arheimer

Arheimer, O. 1978. Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. (Number of clutches and clutch-size of the redwing *Turdus iliacus* in subalpine meadow birch forest at Ammarnäs in Swedish Lapland.) – ANSER, Supplement 3: 15–30.

Two aspects of the breeding biology of the redwing *Turdus iliacus* were studied in a subalpine meadow birch forest in Swedish Lapland: 1) variation in clutch-size, and 2) the question whether the redwing ever lays a second clutch in this subalpine habitat, where it occurs with its highest density. The study area was located between 500 and 600 m a.s.l. near Ammarnäs (65° 58' N, 16° 17' E). Its size was 2 km².

The study area was very carefully searched for redwing nest in June in 1968–1970 and in both June and July in 1971–1975. The analysis of clutch-size in this paper is based only on nests in which laying was certainly completed and no eggs yet hatched. The error in the determination of the date for the laying of the first egg was always smaller than three days.

Egg-laying started in late May after the mean temperature had risen 4–6°C within 3–6 days with a heavy melting of snow as a consequence (Figs 2 and 3). The increasing availability of earthworms was probably an important proximal factor for the initiation of egg-laying.

During the first ten days of the breeding season 70 % of all clutches were started, and during the next five days another 10 % followed (Fig. 1). The remaining 20 % were spread over the next 30–35 days. Only very few clutches were laid at the end of the season (Tab. 1, Fig. 1).

Predation occurred during the whole of June (Fig. 1). It was experimentally proved that the redwings were capable of starting a new clutch by the end of June even after two earlier unsuccessful breeding attempts (Tab. 2). Hence it seems reasonable to assume that the 10–15 % of all clutches that theoretically could have been true second clutches were late re-layings. This conclusion is supported by the fact that none of the 15 colour-ringed birds, which bred successfully in June 1972 and 1974 could be found at any of the late clutches in these years. True second clutches have in fact never been positively observed in the Scandinavian subalpine birch region. This in combination with my own results makes necessary to conclude that the breedings that several authors (Ekman 1907, Bergström 1928, Lundgren 1949, Swanberg 1955, Curry-Lindahl 1958, Tyrväinen 1969) considered to be second clutches were instead re-layings after breeding failure. If true second clutches should in fact occur, their number must be so small that they can be disregarded in studies of population dynamics.

The clutch-size decreased with about one egg from 5.80 in the beginning to 4.76 by the end of the laying period of 6–7 weeks (Tab. 1). This decrease is in agreement with other studies at a corresponding date (Fig. 5). The physiological mechanism that modifies clutch-size in this way cannot be coupled with common phenological factors, since the latter are quite different in southern Finland and in the mountains of Lapland at the same calendar date. Preliminary results show that the amount of earth-worms available, the main food of the redwing, cannot explain the declining clutch-size in the Ammarnäs area either.

The size of the clutches started during the first 15 days in 1969 and 1974 were significantly smaller than during the same period in 1968 and 1973 (Tab. 3). There was no correlation between clutch-size and the date for the start of egg-laying, mean temperature during the period, or population density that could explain the annual differences (Tab. 5). In 1969 and 1974 rodents (*Clethrionomys glareolus*, *C. rufocanus* och *Microtus agrestis*) were very common during the laying period, and in 1970, when clutch-size was also low, lemmings *Lemmus lemmus* were abundant. It is very likely that the abundance of rodents, which ran about searching for food, was a factor affecting the clutch-size of the birds.

The distribution of the total material on clutch size (Tab. 4) in different parts of the breeding season agrees with the distribution in 1971–1973, the years when the investigation was most detailed (Fig. 1). The absence of late clutches in 1968–1970 (Tab. 1) is compensated by the under-representation of early clutches in 1974–1975 (Tab. 3).

The weighted mean of the total material is 5.537 ± 0.030 eggs per clutch (Tab. 4), and the mean of the annual means 5.531. If the annual means are corrected for population density a grand mean of 5.553 is obtained. The mean clutch-size of the redwing in the subalpine birch forest around Ammarnäs could therefore safely be given as 5.54 ± 0.030 .

In 67 nests that were followed through the laying period during a total of 172 days two eggs disappeared. The corresponding loss was 12 eggs for 225 nests followed during 1273 days during the incubation period. Accounting for the length of the laying and incubation periods and the day on which the clutch-size was determined, the average number of eggs originally laid was 5.63, and of these 5.49 remained when the first young hatched.

The clutch-size of the redwing is significantly larger in the subalpine birch forest at Ammarnäs than is reported from southern Finland (Haartman 1969, Tyrväinen 1969). A general trend towards larger clutch-size at higher latitudes could be assumed on the basis of available data (Tab. 6). Whether this is correct cannot be determined because the different investigations do not allow a detailed examination of the representativity and reliability of the clutch-size information. Often neither the distribution of the clutch-size data within and between years, nor the population density in different years, nor the seasonal distribution of the breeding in each particular habitat is described. As an example of difficulties involved in comparisons one can examine the seasonal distribution of the nest finds given by Haartman (1969) and Tyrväinen (1969). These two materials should be similarly distributed since they originate from about the same part of Finland. Yet they are far from similar.

It is also known that clutch-size can vary with habitat (Kluyver 1951, Snow 1958, Perrins 1965) and that certain species appear to have a geographically patchy distribution of clutch-size (Haartman 1967b, Hussell 1972). Thus, the redwing cannot yet be safely grouped among those species that show an increasing clutch-size towards the north.

Ola Arheimer, Magasinsvägen 58, S-681 00 Kristinehamn, Sverige.

Inledning

Rödvingetrastens kullstorlek under den första delen av häckningssäsongen och datum för äggläggningens början i fjällbjörkskogen vid Ammarnäs har tidigare redovisats i en översiktlig uppsats (Arheimer 1973). Från nordligaste Finland har Hildén (1967) lämnat uppgifter om kullstorleken vid olika tidpunkter av sommaren och i Haartmans (1969) och Tyrväinens (1969) redogörelser över rödvingetrastens häckningsbiologi i Finland finns uppgifter om äggläggningssäsongens längd i finska Lappland.

Med hjälp av det förhållandevis stora material som nu finns tillgängligt kommer jag att beskriva årliga variationer i antalet ägg per kull hos rödvingetrasten i Ammarnäsområdet och diskutera olika proximala faktorer som kan tänkas påverka kullstorleken. Skillnader i antalet lagda ägg per kull vid olika delar av häckningssäsongen kommer också att behandlas.

Bergström (1928), Swanberg (1955) och Curry-Lindahl (1958) anser att rödvingetrasten lägger två kullar i

fjällbjörkskogen. Tyrväinen (1969) stödjer denna uppfattning. Efter att ha redovisat fördelningen av antalet kullar under olika delar av häckningssäsongen och ha påvisat rödvingetrastens benägenhet att göra flera omläggningar om häckningen spolieras kommer jag att framföra åsikten att de enstaka sena kullar som skulle kunna vara verkliga andrakullar med största sannolikhet i stället är omläggningar.

De uppgifter som finns om rödvingetrastens kullstorlek i Skandinavien (Putkonen 1942, Hildén 1967, Haartman 1969, Tyrväinen 1969 och denna uppsats) antyder att kullstorleken ökar mot norr. Efter en ingående diskussion av de olika undersökningsresultaten kommer jag emellertid att hävda att nu tillgängliga material inte är tillräckliga för att inordna rödvingetrasten bland de många europeiska småfåglar vars kullstorlek ökar ju längre norrut man kommer (Lack 1954, 1966).

Eftersom skillnader förekommer i kullstorleken både inom och mellan olika år är det väsentligt att framräknade medelvärden för kullstorleken bygger på material

som är riktigt fördelade. Jag kommer därför att ingående diskutera detta både vad gäller mitt eget material och vad beträffar material från andra uppsatser som behandlar rödvingetrastens kullstorlek.

Material och metod

Undersökningarna har utförts inom ett ca 2 km² stort område i de subalpina ängsbjörkskogarna på fjällen Valles och Gaisatjs sydsluttningar, belägna 500–600 meter över havet vid Ammarnäs (65°58'N, 16°13'E) i mellersta svenska Lappland.

Förutom material från mina egna undersökningar över rödvingetrastens häckningsbiologi under nästan hela juni månad 1969–1975 och tre veckor av juli 1971–1975 ingår också uppgifter som samlats in av andra personer under åren 1968–1975 i samband med de undersökningar över småfågelsamhällenas ekologi i Ammarnäsområdet som pågår sedan 1963 (LUV-RE-projektet, Enemar 1969a).

Uppgifter om förhållandena i påträffade bon finns samlade på bokort. Lokal, boläge, datum, klockslag, antalet ägg och ungar samt uppgiftslämnarens namn finns bland annat angivet på korten. Bokortsuppgifterna har bedömts på följande sätt för att dels fastställa kullstorleken, dels datum när första ägget lagts:

1. Rödvingetrasten lägger äggen med ca 20 timmars mellanrum (Arheimer 1978). Om ett bobsök gjorts under ägglägningsperioden och ett annat så många dagar senare att äggläggningen då måste ha varit avslutad kan datum för läggning av första ägget och kullstorleken fastställas med stor säkerhet. Vid de flesta fall som bedömts på detta sätt (87 st i Tab. 1) har bona besökts dagligen under äggläggningens slutskede och den närmaste tiden därefter.
2. Ruvningstiden för det sist lagda ägget är 12–13 dygn och kläckningen av kullens ägg sker inom 1–2 dygn (Arheimer 1978). Om datum för kläckningens början är känd och boet besökts någon gång under tiodagarsperioden före kläckningens början måste kullen vid detta besök därför ha varit fullagd. Beräkningen av datum för kullens första ägg kan emellertid bli upp till två dagar fel i det enskilda fallet. Häckningar som bedömts på detta sätt (223 st i Tab. 1) har hittats efter det att äggläggningen varit avslutad. Under tiden fram till kläckningen har bona oftast besökts med 1–2 dagars mellanrum.
3. Ruvningen börjar successivt under äggläggningen (Arheimer 1978). Vid genomlysning av äggen med en liten specialkonstruerad ficklampa (Enemar 1969b, Arheimer 1973) under äggläggningens slutskede och de närmaste dagarna därefter finner man därför att det mörkare parti som utgöres av area vasculosa (Hansson 1954a, b) är olika stort beroende på att äggen ruvas

olika lång tid. Från dagliga genomlysningar av ca 40 kullar har jag funnit att det mörkare fältet i det sist lagda ägget täcker ungefär halva ytan när ruvningen pågått två dygn. Om detta är fallet i samtliga ägg är kullen alltså fullagd. Fyra dagar efter att äggläggningen avslutats är de först lagda äggen helt mörka, medan de två sist lagda äggen fortfarande uppvisar en del små ljusa partier vid genomlysningen. Vid denna fas av ruvningen är det möjligt att fastställa äggens ålder med två dagars säkerhet även om det förekommer ägg i kullen som inte utvecklar embryo och area vasculosa tillväxt därför inte framstår som ett mörkt fält vid genomlysningen. Uppgifter från genomlysningar av ägg har använts för bedömning av kullar (59 st i Tab. 1) som legat i utkanten av undersökningsområdet och därför inte besökts så ofta samt i de fall då kläckningsdatum inte kunnat fastställas emedan boet rövats.

Av de 883 bokort som finns från 1968–1975 har kullstorleken kunnat fastställas i totalt 488 fall (Tab. 4). 355 av de använda korten har förts av mig och min fältassistent Bengt Arvidsson, 93 av projektledaren Anders Enemar och resterande 40 av andra deltagare i LUVRE. Tidpunkten för läggning av första ägget har bestämts med högst två dagars fel i de totalt 369 kullar som ingår i Tab. 1 & 2 och Fig. 1 & 2. De krav som ställts på uppgifterna är större än vad som är vanligt vid behandling av bokortsmaterial (Myres 1955, Snow 1955, 1969a, 1969b, Howard 1967, Haartman 1969, Pikula 1969a, 1969b, 1973). Vid tveksamma uppgifter har jag tagit kontakt med bokortsskrivaren. Felaktigheterna i det använda materialet torde därför vara mycket små.

De karterade provytorna i undersökningsområdet (Enemar & Sjöstrand 1972), liksom de delar som jag arbetat i för övrigt, har letats igenom efter rödvingebon före den 10 juni. 1969–1975 har områdena dessutom gått igenom mycket noga 20–25 juni för att finna sena häckningar; 1971–1975 även 10–25 juli.

Under 1972 fångades den ena eller båda de adulta fåglarna i nät och märktes med färgringar vid tolv och 1974 vid tre häckningar där ungarna lämnade boet under senare hälften av juni. 1973 fångades och ringmärktes fyra och 1974 tretton honor i början och mitten av juni vid boet som sedan avlägsnades vid olika stadier av häckningen. För att finna eventuella andra kullar och omläggningar letades terrängen igenom extra noga inom 200 m avstånd från dessa häckningar under slutet av juni och mitten av juli.

Väderleksförhållandena under åren 1968–1971 har bedömts enligt uppgifter från SMHI:s väderstation i Tärnaby, belägen ca 4 mil SV om undersökningsområdet. 1972 öppnades en station i Ammarnäs och mätningarna därifrån har använts under senare år. Temperaturen i slutet av maj och början av juni vid dessa båda stationer är ofta 1–2 grader högre än i undersökningsområdet men vädertendensen i stort överensstämmer väl, vilket har konstaterats genom jämförelser med uppgifter som samlats in vid fältarbetet under årens

lopp. 1973 anlände jag redan den 15 maj för att följa början av häckningssäsongen. Snödjup, nederbörd, temperaturen ungefär kl 0900 och 1600 samt max.- och min.-temperaturen under dygnet registrerades t o m den 7 juni. Datum för vårfloeden har för min räkning under årens lopp registrerats av personer i Ammarnäs.

Med statistiskt signifikanta skillnader (dubbelsidigt t-test) menas i uppsatsen att två medelvärden är olika med 95 % sannolikhet ($p < 0,05$), såvida inget annat anges.

Begreppet kullstorlek

Eftersom kullstorleken hos de flesta tättingar varierar mellan åren och mellan olika tidpunkter av säsongen (Klomp 1970) är det väsentligt att det material som uppgifterna om en arts kullstorlek grundas på närmare presenteras. Förutom angivelse av hur man konstaterat att uppgifterna verkligen gäller färdiglagda kullar som inte börjat kläckas måste även redovisas hur materialet är fördelat inom och mellan åren. För att beskriva rödvingetrastens kullstorlek vid Ammarnäs och för att kunna göra jämförelser med andra undersökningar har jag funnit det lämpligt att använda följande kullstorleksbegrepp:

A. Kullstorleken i början av häckningssäsongen

Den snabba omvandlingen från snörik vinter till grönskande vår i biotopen får till följd att rödvingetrastarna börjar häckningen under en komprimerad period på ca två veckor. Materialet som kommer från denna tid omfattar huvuddelen av alla kullar som läggs under häckningsperioden och beskriver alltså kullstorleken för fåglarnas första äggläggning under säsongen.

1. *Årliga kullstorleken.* Med hjälp av de enskilda årens medelvärden kommer olika proximala faktorer som kan tänkas modifiera kullstorleken att diskuteras.

2. *Totala kullstorleken.* Flera års material har sammanförts. Det medelvärde som fås är ett vägt värde, d v s medelvärdet påverkas mer av materialet från de år som har många uppgifter om kullstorleken än av de år då uppgifterna är få. Storleken av de årliga materialen är beroende av inte bara fågeltätheten utan även av fältarbetsinsatsen. Felaktiga fördelningar kan därför lätt uppstå och det erhållna medelvärdet är ett något osäkert mått på den verkliga genomsnittliga kullstorleken.

3. *Medelkullstorleken.* Medelvärdet av de enskilda årens medelvärden. Detta värde på kullstorleken är alltså inte vägt. Under förutsättning att varje års material är tillräckligt stort för att ge ett någorlunda säkert årligt medelvärde och om fågeltätheten inte varierar alltför mycket torde medelkullstorleken ge en god bild

av den genomsnittliga kullstorleken i biotopen under den aktuella delen av häckningssäsongen.

4. *Rätta kullstorleken.* För att få den absolut rätta genomsnittliga kullstorleken skulle fordras att samtliga häckningar inom området under många år följdes under äggläggningsperioden. Den riktiga fördelningen i totalmaterialet skulle i så fall erhållas och förlusterna av enstaka ägg under ruvningen skulle inte påverka resultatet. I praktiken är det omöjligt att genomföra en sådan undersökning av rödvingetrasten. Eftersom fågeltätheten fastställts varje år och då jag har ett siffermaterial på förlusterna av enstaka ägg under äggläggningen och ruvningsperioden kommer jag emellertid att kunna göra en beräkning av den verkliga genomsnittliga kullstorleken med stor noggrannhet.

B. Kullstorleken under hela häckningssäsongen

Kullarnas storlek varierar beroende på under vilken del av säsongen de lagts. Vid beskrivning av kullstorleken för hela häckningssäsongen fordras därför att uppgifterna är fördelade på ett sätt som motsvarar de verkliga förhållandena i undersökningsområdet.

1. *Årliga kullstorleken.* Varierar inte bara på grund av verkliga årliga skillnader i kullstorlek utan även därför att materialet varje år är olika fördelat under häckningssäsongen. Rödvingetrasten lägger vanligen snabbt en ny kull om häckningen spolieras. Tidpunkt och storlek av predationen under året är därför av stor vikt för den genomsnittliga kullstorleken.

2. *Totala kullstorleken.* Omfattar hela undersökningsmaterialet. Förutsatt att fördelningen av uppgifter mellan och inom åren motsvarar de faktiska förhållandena ger medelvärdet besked om den genomsnittliga kullens storlek i biotopen. Denna kullstorlek används oftast när en fågelarts kullstorlek anges i litteraturen. Jag kommer i denna uppsats att ingående diskutera den totala kullstorlekens tillförlitlighet i mitt och andra rödvingematerial genom att jämföra med medelkullstorleken och den »rätta« kullstorleken.

Resultat

Häckningssäsongens start och längd

De första äggen 1968–1975 har lagts den 27, 28, 27, 27, 20, 24, 18 och 21 maj respektive år. Eftersom en stor mängd kullar påbörjades under de första fem dagarna av äggläggningssäsongen (Fig. 1, Tab. 1) är dessa datum ett bra mått på häckningens start de aktuella åren.

Av 1973 års väderobservationer (Fig. 2) framgår att maximitemperaturer omkring 10°C och regn den 19–23 maj ledde till att snösmältningen började men att den hejdades på grund av lägre temperatur de följande dagarna. Under perioden 24–27 frös snön tidigt på kvällarna och skaren tinade inte upp förrän på eftermiddag.

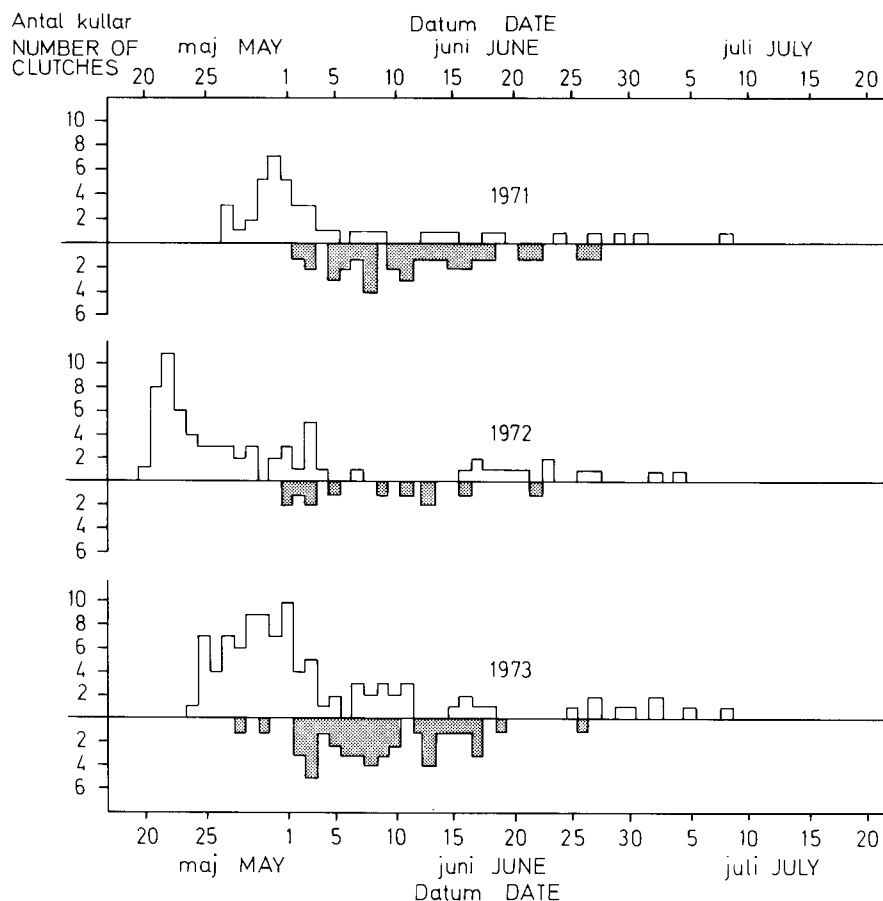
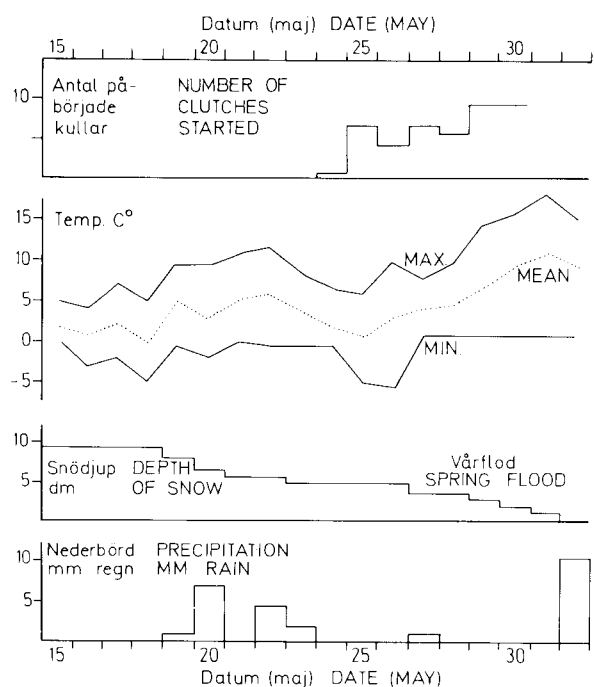


Fig. 1. Datum för kullarnas första ägg (öppna staplar) och predation (skuggade staplar) under häckningsäsongerna 1971–1973.

Date for the first egg (open histogram), and predation (dashed histogram) in 1971–1973.



garna. Först den 29–31 maj ledde maximitemperaturer mellan 10–15°C och frånvaro av nattfrost till att snön snabbt smälte och vårflood uppstod. Det ljumma regnet den 1 juni avlägsnade de sista decimetrarna snö. Öppna, solbelysta söderslutningar hade meterstora snöfria ytor runt träd och stenar när snödjupet i undersökningsområdet för övrigt var halvmeterdjupt en vecka innan den slutliga avsmältningen började. Vid dessa tidigt avsmälta områden skedde de första häckningarna.

Varje år skedde en markant ökning av medeltemperaturen under dagarna före äggläggningens början. Temperaturutvecklingen var något olika för de enskilda åren men sammanfattningsvis steg medeltemperaturen 4–6° inom 3–6 dagar och nådde upp till 5–8°C vid väderstationerna i Tärnaby och Ammarnäs (Fig. 3). Som tidigare påpekats torde temperaturen i undersökningsområdet ha varit 1–2° lägre. Det tidigaste året, 1974, var perioden med hög medeltemperatur före äggläggningens start ett par dagar längre och temperaturen nå-

Fig. 2. Äggläggningens start 1973 i förhållande till olika omvärldsfaktorer under andra hälften av maj.

Start of laying in 1973 in relation to some environmental variables during the second half of May.

Tab. 1. Antal kullar av olika storlek under skilda perioder av häckningssäsongerna 1968–1975. Dagens ordningsnummer har räknats från respektive säsongens första ägg. Inga undersökningar gjordes under andra halvan av häckningssäsongerna 1968–1970.

Number of clutches of different size in different periods of the breeding season, 1968–1975. Day 1 is the day when the first egg was laid each year. The area was not investigated during the later half of the breeding season in 1968–1970.

	Kullstorlek Clutch-size	Dag nr. Day no.					Σ	
		1–5	6–10	11–15	16–25	26–35		36–50
1968	4	–	–	–	–	–	–	
	5	2	4	1	1	–	8	
	6	18	4	3	1	–	26	
	7	5	1	–	–	–	6	
1969	4	1	4	1	1	–	7	
	5	13	15	–	–	–	28	
	6	7	6	1	–	–	14	
	7	–	–	–	–	–	–	
1970	4	–	1	–	1	–	2	
	5	11	3	2	2	–	18	
	6	19	3	1	–	–	23	
	7	–	–	–	–	–	–	
1971	4	–	1	–	–	–	1	
	5	4	–	1	1	2	10	
	6	11	7	1	2	–	21	
	7	–	–	–	–	–	–	
1972	4	–	1	–	–	1	2	
	5	1	7	2	–	2	15	
	6	27	5	9	2	4	47	
	7	2	–	–	–	–	2	
1973	4	–	–	1	1	1	3	
	5	2	3	5	7	3	24	
	6	18	27	4	4	–	53	
	7	3	2	–	–	–	5	
1974	4	1	1	1	1	–	7	
	5	4	2	4	2	10	24	
	6	3	1	–	–	2	6	
	7	–	–	–	–	–	–	
1975	4	–	–	–	–	1	2	
	5	–	–	1	3	2	8	
	6	–	–	3	3	–	6	
	7	–	–	–	1	–	1	
1968–1975	4	2	8	3	4	3	4	24
	5	37	34	16	16	19	13	135
	6	103	53	22	12	6	–	196
	7	10	3	–	1	–	–	14
	Σ	152	98	41	33	28	17	369
	\bar{x}	5,80	5,52	5,46	5,30	5,11	4,76	5,542
	S.E.	0,046	0,070	0,101	0,129	0,109	0,109	0,035

got högre än vanligt. Det senaste året, 1969, fanns det ovanligt mycket snö kvar den 1 juni och vårflo den hade ännu inte kommit igång. Av uppgifter från ortsbefolkningen under 1970–1975 framgår att vårflo den i Ammarnäs by dessa år börjat 3–5 dagar efter att säsongens första ägg lagts. Sammanfattningsvis kan man alltså konstatera ett klart samband mellan förhöjd medeltem-

peratur, kraftig snöavsmältning och häckningens början.

Åren 1971–1975 har de sista kullarna startats i början av juli (Fig. 1). Ägglägningsperioden omfattar alltså sex–sju veckor från senare delen av maj till början av juli.

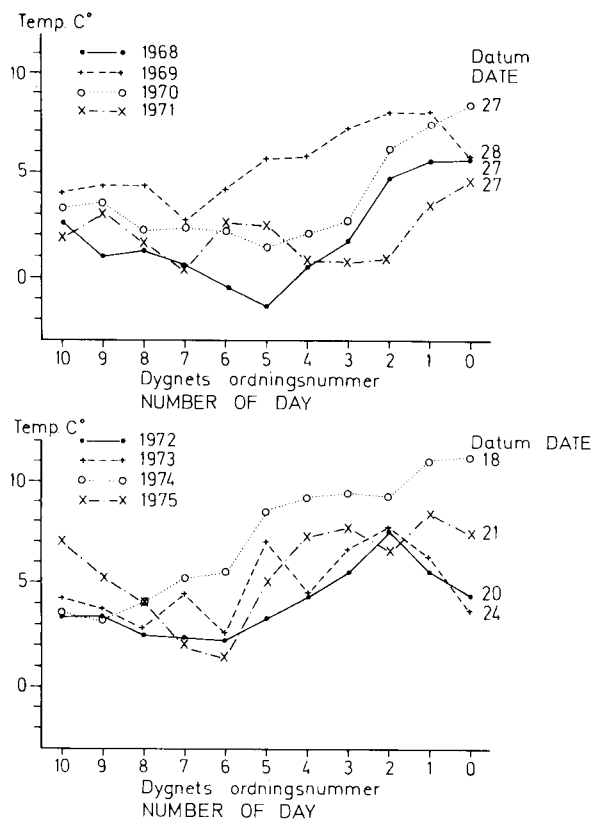


Fig. 3. Medeltemperatur under de tio dygna närmast före värpningen av säsongens första ägg (= dag 0) och datum i maj när detta ägg lades.

Mean temperature during the ten days preceding the laying of the first egg of the season (day 0) and date in May when this egg was laid.

Antalet kullar under olika delar av häckningssäsongen

Av totalt 214 kullar 1971–1973 påbörjades 145 under de första tio dagarna av äggläggningssäsongerna (Fig. 1). Bara 21 kullar startades under nästkommande fem dagar och endast 21 respektive 15 stycken under de följande två tiodagarsperioderna. Under de återstående tre veckorna påbörjades 12 kullar. I månadsskiftet maj–juni 1971–1973 påträffades dessutom 10, 14 resp. 8 bon som redan var rövdade när de hittades. Eftersom jag inte kunnat fastställa datum när äggläggningen börjat i dessa bon har de inte tagits med i materialet.

Siffrorna visar att ca 70 % av biotopens rödvingekullar påbörjades under de första tio dagarna av äggläggningssäsongerna och ca 10 % under de följande fem dagarna. Resterande 20 % av kullarna är utspridda under 30–35 dagar. I slutet av säsongen läggs endast ett fåtal kullar.

Kullarnas koncentration till de första tio dagarna av säsongen framgår också klart av materialet från 1968–1970 (Tab. 1). Det låga antalet kullar från början

av säsongerna 1974–1975 i Tab. 1 beror på att tidigt funna bon dessa år inte besöktes så ofta. Bokorten innehåller därför inte tillräckligt med uppgifter för att säkert bestämma datum när äggläggningen börjat.

Eftersom inga undersökningar utfördes under senare hälften av häckningssäsongerna 1968–1970 saknas uppgifter fullständigt från dessa perioder. 1974–1975 gjordes däremot stora ansträngningar att finna sena häckningar ända fram till 25 juli. Endast 20 resp. 13 kullar som påbörjats senare än femton dagar efter säsongens första ägg hittades (Tab. 1). Resultatet överensstämmer med erfarenheterna från 1971–1973.

Förekomsten av andrakullar och omläggningar

Tiden från bobyggandets början till dess ungarna lämnar nästet är ca 30 dagar (Tyrväinen 1969, Arheimer 1973). Honan startar byggandet av boet för en andra kull först när ungarna i det första hoppat ut (Tyrväinen 1969). En genomgång av materialet visar därför att endast 4, 9, 9, 8 resp. 6 kullar 1971–1975 teoretiskt skulle kunna vara andrakullar. De utgör endast 10–15 % av det totala antalet kullar dessa år.

Tab. 2. Data från experimentellt förorsakade omläggningar hos färgringmärkta rödvingehonor. A = Kullstorlek, B = Antal dagar från kläckningens början då häckningen avbrutits (- = ägg, + = ungar), C = Datum när häckningen avbrutits, D = Antal dagar från häckningens avbrytande till första ägget i nytt bo, E = Antal meter mellan föregående häckningsplats och det nya boet, F = Kullstorlek för den omlagda kullen.

Data from experimentally induced re-layings by colour-ringed females. A = Clutch-size, B = Number of days between the start of hatching and the termination of breeding (- = eggs, + = nestlings), C = Date for the termination of the breeding, D = Number of days between the termination of the breeding and the laying of the first egg in a new nest, E = Distance between the spoiled and the new nest in m, F = Clutch-size of repeat clutch.

	Första kull First clutch			Första omläggning First re-laying			Andra oml. Second re-l.				
	A	B	C	D	E	F	B	C	D	E	F
1973	6	-2	13/6								
	5	-7	15/6								
	6	-6	13/6	5	50	5					
	6	-4	13/6	4	75	5					
1974	6	-4	6/6								
	5	-9	6/6								
	5	+8	10/6								
	5	0	16/6								
	5	-1	17/6								
	5	+8	28/6								
	5	+6	11/6	5	10	5	-2	28/6			
	6	+10	17/6	5	25	5	-7	29/6			
	5	+5	18/6	5	125	5	-8	29/6			
	6	0	6/6	6	75	4	+4	29/6	4	25	4
	5	-7	9/6	4	50	5	+2	29/6	3	75	4
	6	+8	10/6	6	25	5	-3	27/6	4	75	4
	5	+9	10/6	4	125	5	+1	29/6	4	100	4

Ingen av de färgringmärkta adulta fåglarna från 15 lyckade häckningar som slutförts under juni 1972 och 1974 har återfunnits vid de bon som teoretiskt skulle kunna vara andrakullar.

Av de 17 häckningar under 1973 och 1974 som avbrutits experimentellt och där honan varit ringmärkt har omläggningar konstaterats i nio fall (Tab. 2). Avståndet från föregående bo har varit 10–125 m och ny äggläggning har börjat inom 4–6 dagar. Vid sju av dessa nio omläggningar har häckningen i slutet av juni åter avbrutits varvid en andra omläggning gjorts i fyra fall inom 3–4 dagar och på 25–100 m avstånd. Benägenheten att lägga en ny kull har inget samband med hur långt den föregående häckningen varit framskriden då den avbrutits (Tab. 2). Materialet omfattar nämligen såväl kullar som spolierats sju dagar före kläckningens början som bon där ungarna varit tio dagar gamla.

Predationens storlek under juni varierar men kan vissa år omfatta 60–70 % av kullarna. Genomsnittet för åren 1965–1970 har beräknats till 32 % (Arheimer 1973). 1971–1973 utgör de spolierade kullarna 70, 17 resp. 41 % av antalet påbörjade häckningar och är utspridda under hela juni månad (Fig. 1). Andelen spolierade kullar blir ändå större om de bon som redan rövats när de hittades i månadsskiftet maj–juni räknas in i materialet.

Kullstorleken under olika delar av häckningssäsongen

Sammanfattningen av materialet från olika delar av häckningssäsongerna 1968–1975 visar att kullstorleken minskar med ungefär ett ägg per kull från 5,80 i början av säsongen till 4,76 i slutet (Tab. 1). Minskningen är något större i början och slutet jämfört med i mitten av säsongen men kan generellt uttryckas som ett kvarts ägg per kull under varje tiodagarsperiod. Skillnaden mellan medelvärdena från första och andra femdagarsperioden är statistiskt signifikant och skillnaden mellan kullarnas

storlek i början och slutet av häckningssäsongen högradigt signifikant ($p < 0,001$). Smärre felaktigheter kan naturligtvis finnas i de enskilda periodernas kullstorlek eftersom resultaten bygger på vägda medelvärden.

Kullstorleken under olika år

Då kullstorleken minskar allt efter som häckningssäsongen framskrider (Tab. 1) måste årliga jämförelser av kullarnas storlek grundas på material som kommer från jämförbara delar av de olika säsongerna. Varje år kommer huvuddelen av det totala kullstorleksmaterialet från början av häckningssäsongen. För att belysa kullarnas storlek under olika år har därför alla säkert fullagda kullar som påbörjats under de första 15 dagarna av äggläggningsperioderna 1968–1975 samlats (Tab. 3). Medelvärdet för de totalt 400 kullarna är 5,628 ägg per kull och de årliga medelvärdenas medelvärde 5,621.

Åren 1969 och 1974 var kullstorleken avsevärt lägre än övriga år (5,21 resp. 5,12 ägg per kull). Skillnaden mellan 1969 års värde och de höga värdena från 1968 och 1973 (5,91 resp. 5,86) är högradigt signifikant ($p < 0,001$) och differensen till 1972 års värde (5,81) signifikant ($p < 0,01$). 1974 års kullstorlek skiljer sig också signifikant från värdena 1968 och 1973.

Kullstorleken i det totala materialet

Medelvärdet för hela bokortsmaterialets 488 säkert fullagda kullar från 1968–1975 är $5,537 \pm 0,030$ ägg per kull (Tab. 4).

Tidigare har visats att kullarnas storlek minskar och antalet häckningar blir färre allt efter som säsongen framskrider (Fig. 1 och Tab. 1), samt att kullstorleken varierar mellan åren (Tab. 3). En genomgång av hur materialet i Tab. 4 är fördelat är därför väsentlig för att visa om det framräknade medelvärdet verkligen är ett

Tab. 3. Storleken av kullar som påbörjats under de första 15 dagarna av respektive äggläggningsperiod 1968–1975. Size of clutches started during the first 15 days of each laying period in 1968–1975.

Kullstorlek Clutch-size	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Σ
4	–	10	1	1	1	2	3	–	18
5	12	41	23	10	10	11	16	6	129
6	37	26	35	25	41	52	6	15	237
7	7	–	–	1	2	5	–	1	16
Σ	56	77	59	37	54	70	25	22	400
\bar{x}	5,91	5,21	5,58	5,70	5,81	5,86	5,12	5,78	5,628
S.E.	0,078	0,075	0,070	0,095	0,071	0,069	0,122	0,115	0,032

Tab. 4. Storleken av alla säkert fullagda kullar i hela undersökningsmaterialet 1968–1975.

Size of all full-laid clutches, 1968–1975.

Kullstorlek Clutch- size	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Σ
4	1	10	2	1	2	3	7	2	28
5	13	41	23	14	15	24	36	20	186
6	40	26	35	27	48	53	9	20	258
7	7	–	–	1	2	5	–	1	16
Σ	61	77	60	43	67	85	52	43	488
\bar{x}	5,87	5,21	5,55	5,65	5,75	5,71	5,04	5,47	5,537
S.E.	0,080	0,075	0,074	0,088	0,069	0,069	0,078	0,097	0,030

bra mått på rödvingetrastens genomsnittliga kullstorlek i den aktuella biotopen.

Av de 488 kullarna har 400 påbörjats under de första 15 dagarna av häckningssäsongen (Tab. 3) och ytterligare 78 har med säkerhet startats efter den 15:e dagen (Tab. 1). Resterande 10 kullar kommer från de två tiodagars-perioderna i mitten av säsongen men datum för äggläggningens början har inte kunnat fastställas med den säkerhet som erfordrats i Tab. 1. Siffrorna innebär att 82 % av kullarna i Tab. 4 har påbörjats under de första 15 dagarna. Av erfarenheterna från 1971–1975 kan vidare antalet sena kullar som saknas i materialet under 1968–1970 uppskattas till ca 25 (Tab. 1). Frånvaron av dessa torde till stor del uppvägas av att antalet tidiga kullar 1974–1975 är för lågt, beroende på att sökandet efter bon i början av säsongen dessa år var mindre intensivt än vanligt. Det totala materialet är med andra ord väl fördelat mellan säsongens olika tidsperioder om man jämför med resultatet från de tre bäst undersökta åren (Fig. 1).

Vare sig de 400 kullarna från början av häckningssäsongen (Tab. 3) eller det totala materialet (Tab. 4) är jämt fördelat mellan de åtta åren. De vägda medelvärdena och de årliga medelvärdenas medelvärden (5,628 och 5,621 resp. 5,537 och 5,531) är emellertid så lika att någon större felkälla inte kan befaras på grund av materialens olika årliga storlek.

Sammanfattningsvis kan alltså fastslås att de ojämnheter som finns i det totala materialets fördelning inom och mellan åren inte nämnvärt kan ha gett upphov till felaktigheter i det framräknade värdet för rödvingetrastens genomsnittliga kullstorlek i den subalpina ängsbjörkskogen vid Ammarnäs: $5,54 \pm 0,030$ ägg per kull.

Rätta kullstorleken

Under äggläggnings- och ruvningsperioden har enstaka ägg ibland försvunnit ur bona utan att häckningen för den skull avbrutits. Från 67 häckningar som följdes under äggläggningen i sammanlagt 172 bodygn försvann två ägg och vid 225 häckningar som följdes i 1273 bodygn under ruvningsperioden minskade antalet ägg med 12.

De genomsnittliga förlusterna var enligt dessa siffror 0,0116 ägg per dygn och bo under äggläggningstiden och 0,0094 under ruvningsperioden.

Rödvingetrasten lägger äggen med ca 20 timmars mellanrum (Arheimer 1978). Tiden mellan första och sista äggets värpning blir därför två dygn kortare än den siffra som anger antalet ägg i kullen. Genom att använda fördelningen av kullar med olika storlek i Tab. 4 kan genomsnittskullens förlust av ägg under läggningsperioden i det totala materialet beräknas till 0,0411.

Tidsspannet från sista äggets värpning till kläckningens början kan beräknas vara 11 dygn (Arheimer 1978). Kullstorleken har i bokortsmaterialet i genomsnitt fastställts 5,5 dygn efter att sista ägget lagts. Förlusterna av enstaka ägg under denna halva del av ruvningsperioden är 0,052 ägg per kull.

Sammanlagt uppgår förlusterna under häckningen således till 0,093 ägg per kull innan kullstorleken har fastställts och till 0,145 fram till kläckningens början. Medelvärdet för det totala materialet ($5,537 \pm 0,030$) skall alltså höjas till 5,630 om man önskar ge en exakt siffra på antalet ägg per kull som rödvingetrasten i genomsnitt lägger under häckningssäsongen. En förutsättning för resonemanget är att rödvingen, liksom de flesta småfåglar där förhållandet undersökts (Klomp 1970), inte kompenserar förlusterna av enstaka ägg med nya under läggningsperioden. Kullstorleken vid kläckningens början blir enligt beräkningarna 5,485 ägg per kull.

Samtliga rödvingehonor i området kan antas börja äggläggningen under de första 15 dagarna av säsongen och antalet omläggningar under denna tid är ringa (Fig. 1). Värdet på den absolut genomsnittliga första äggkullen under åtta år i biotopen kan därför fås om medelvärdet ($5,628 \pm 0,032$ ägg per kull) i Tab. 3 ändras genom att den årliga fågeltätheten (Tab. 5) vägs in i materialet. Detta nya medelvärde blir 5,632. Efter att även ha korrigerat för antalet försvunna ägg under häckningen enligt den tidigare beskrivna metoden kan det rätta värdet för de ca 80 % av säsongernas kullar som materialet omfattar fastställas till 5,734 lagda ägg per kull, varav 5,580 finns kvar när kläckningen börjar.

Tab. 5. Kullstorleken under säsongernas första 15 dagar (Tab. 3), datum för äggläggningens början (maj), medeltemp. (°C) under dygnet 3–12 och fågeltätheten för rödvingetrast (par/km²).

Clutch size during the first 15 days of the breeding seasons (Tab. 3), date for the start of egg-laying (in May), mean temperature (°C) during days 3–12, and density (pairs/km²) of redwings *Turdus iliacus*.

År/Year	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Kullstorlek Clutch size	5,91	5,21	5,58	5,70	5,81	5,86	5,12	5,78
Första ägget Start of laying	27	28	27	27	20	24	18	21
Medeltemp. Mean temperature	8,4	5,6	11,2	8,8	5,5	8,7	6,2	3,5
Täthet Density	50	41	30	35	44	45	37	23

Diskussion

Häckningssäsongens start

Klimatiska faktorer gör att trastarna börjar lägga ägg vid olika tidpunkt i skilda delar av sina utbredningsområden. I England med dess milda maritima klimat börjar koltrasten *Turdus merula* och taltrasten *Turdus philomelos* lägga ägg redan i början av mars (Myres 1955, Snow 1958, 1969a). Tjeckoslovakien, med ett kontinentalt klimat, har kallare vårar varför taltrasten börjar äggläggningen där först i månadsskiftet mars–april (Pikula 1969a, 1973). Ytterligare en månad senare börjar trastarnas häckning i södra Finland vid 60–62° N (Haartman 1963, 1969, Tyrväinen 1969). Årliga temperaturskillnader gör att äggläggningens start kan skilja ca två veckor i Väst- och Centraleuropa. I södra Finland är variationerna mellan tidiga och sena år ca en vecka.

Av resultatet i denna uppsats framgår att rödvingetrasten i den subalpina ängsbjörkskogen på 500–600 m höjd vid Ammarnäs, 66° N, under åren 1968–1975 har börjat äggläggningen den 18–28 maj, vilket är tre veckor senare än i södra Finland (Haartman 1963, 1969, Tyrväinen 1969). I norra Finlands bergstrakter, 69° N, börjar rödvingen också lägga ägg i slutet av maj (Hildén 1967).

Myres (1955) har visat för koltrasten i England och Pikula (1969a) för taltrasten i Tjeckoslovakien att medeltemperaturen under fem dagar före äggläggningens början har nått upp till 4–6°C. Detta stämmer väl med förhållandena som rådde 1973 vid rödvingetrastarnas häckningsstart i Ammarnäs (Fig. 2). Eftersom väderstationernas uppgifter (Fig. 3) är 1–2° högre än vad som verkligen är fallet i undersökningsområdet överensstämmer temperaturförhållandena under åren med relativt tidig häckningsstart tämligen väl med Myres' och Pikulas uppgifter. Med undantag av 1969, då mycket snö fanns kvar i slutet av maj, är däremot perioden med ökad medeltemperatur före äggläggningens start ett par dagar kortare de år som häckningen börjat sent.

De första häckningarna 1973 skedde i områden som tidigast uppvisade snöfria markpartier. Rödvingetrastarna samlades där på barfläckarna för att söka dagg-

maskar, speciellt på de ställen som var täckta av fjolårslöv. Det går åt mycket näring under äggläggningensperioden och dagarna närmast före denna till produktionen av ägg (Lack 1956, 1966, Cavé 1968, Perrins 1970). Utan att närmare ha undersökt rödvingehonornas allmänna fysiska kondition och förråd av upplagsnäring vid denna tid på året är det min uppfattning att den viktigaste proximala faktor som styr häckningens igångsättande är den ökade tillgången på mask. Tidpunkten när huvuddelen av rödvingetrastarna börjar äggläggningen (Fig. 1, Tab. 1) överensstämmer därför med den ofta endast veckolånga period då fjällslutningarna förvandlas från snörik vinter till vattenöversilade vårfloodsmarker (Fig. 2 & 3). Först vid denna tid blir maskarna tillgängliga som föda i större utsträckning.

Förhållandena i den skandinaviska fjällbjörkskogen är jämförbara med vad som beskrivits från nordligaste Amerika, där småfåglarnas häckningar p.g.a. klimatförhållandena inte startar förrän i mitten av juni i de arktiska trakterna (Sutton & Parmelee 1954, 1955, Parmelee & MacDonald 1960, Drury 1961, Parmelee m.fl. 1967, Verbeek 1970, Hussell 1972).

Antalet häckningar vid olika tidpunkter av säsongen och förekomsten av verkliga andrakullar

Av stora bokortsregister med många uppgiftslämnare framgår inte hur antalet påbörjade kullar i verkligheten varierar mellan olika perioder av häckningssäsongen (Myres 1955, Howard 1967, Snow 1969b, Haartman 1969, Pikula 1969a, 1973). Geografiska och årliga skillnader, specialundersökningar m.m. påverkar materialet. Största felkällan torde emellertid vara att uppgiftslämnarnas fältaktivitet varierar under olika delar av säsongen (Myres 1955, Haartman 1963). Ett stort bokortsregister avspeglar med andra ord inte enbart fåglarnas aktivitet utan även ornitologernas.

Hur stor del av en trastpopulation som efter en lyckad häckning lägger en andra kull och eventuellt även en tredje är ändå svårare att visa från ett vittomfattande bokortsmaterial, framför allt p.g.a. det stora antalet

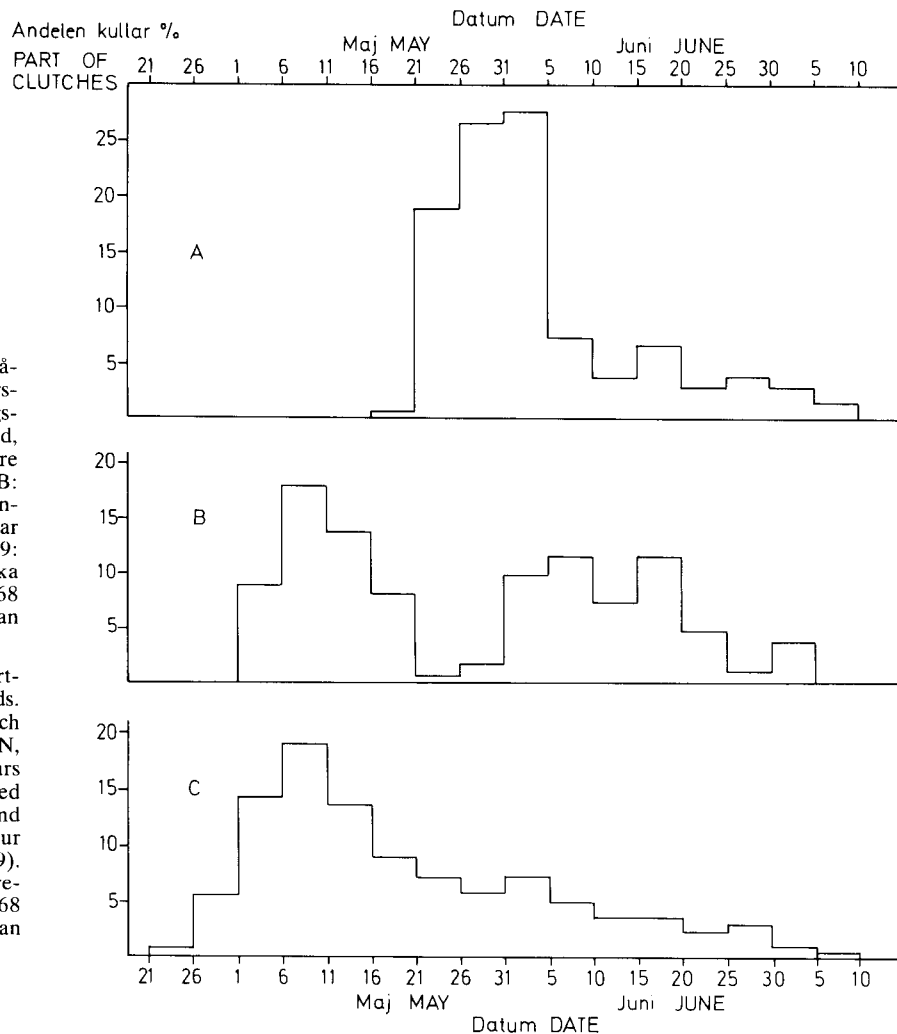


Fig. 4. Procentandelen kullar påbörjade under olika femdagarsperioder. A: Subalpin ängsbjörkskog i svenska Lappland, 66° N, 16° E. 213 kullar från tre år (Denna uppsats: Fig. 1). B: Blandskog i Joroinen, södra Finland, 62° N, 28° E. 112 kullar från fyra år (Tyrväinen 1969: Fig. 19). C: Uppgifter ur finska bokortsregistret, 60–62° N. 468 kullar från nio år (Haartman 1969: sid 78).

Proportion (%) of clutches started in different five-day periods. A: Subalpine meadow birch forest in Swedish Lapland, 66° N, 16° E. 213 nests from three years (This paper, Fig. 1). B: Mixed forest at Joroinen, S. Finland 62° N, 28° E. 112 nests from four years (Tyrväinen 1969: Fig. 19). C: Data from the Finnish nest record scheme, 60–62° N. 468 nests from nine years (Haartman 1969: page 78).

omläggningar som förvillar bilden ytterligare (Snow 1958). Enda sättet att belysa dessa förhållanden är därför att göra ingående studier av en population individmärkta fåglar (Löhr 1970).

Problematiken med utvärdering av uppgifterna i ett bokortsregister kan belysas genom jämförelse mellan de två redogörelser över antalet påbörjade rödvingekullar vid olika tidpunkt som finns från södra Finland (Fig. 4). Tyrväinens (1969) uppgifter kommer från en intensivstudie av artens häckningsbiologi. I materialet ingår bl.a. 13 andrakullar från totalt 23 par färgringmärkta fåglar som genomfört en lyckad förstahäckning. Anhopningen av startade häckningar vid tidpunkten för läggning av första respektive andra kullen är mycket markant (Fig. 4 B).

Haartmans (1969) data är hämtade från 60–62° N ur finska bokortsregistret och ger ingen klar bild av andrakullar (Fig. 4 C), trots att andelen sådana i denna del av Finland bör vara minst lika stor som i Tyrväinens undersökning vid 62°N. Haartmans uppgifter skulle kunna tolkas på sådant sätt att rödvingetrasten endast lägger

en kull i södra Finland men att predationen under hela säsongen är kraftig vilket leder till upprepade omläggningar. Rent tidsmässigt skulle materialet å andra sidan kunna tolkas som att arten lägger tre kullar i södra Finland, eftersom äggläggning pågår i två och en halv månad.

De felaktigheter som finns i mitt material (Fig. 1, Tab. 1) vad beträffar redovisningen av antalet påbörjade kullar under olika perioder av häckningssäsongen har tidigare diskuterats ingående. Åren 1971–1973 gjordes de noggrannaste undersökningarna och materialet från dessa år har därför använts i Fig. 4 A för jämförelse med Tyrväinens och Haartmans uppgifter. De tre aktuella åren utgör ett tidigt, ett sent och ett mellanår och representerar därför väl det totala materialet.

Under 20 dagar i månadsnittet maj–juni startades 80 % av säsongernas kullar (Fig. 4 A). Andelen häckningar som påbörjades efter den 20 juni och teoretiskt skulle kunna vara andrakullar utgör 10 %. Detta stämmer med de resultat som tidigare diskuterats fram med

utgångspunkt från Tab. 1 och de enskilda åren i Fig. 1. Förekomsten av predation under hela juni månad (Fig. 1) och den experimentellt dokumenterade benägenheten att starta en ny kull i månadsskiftet juni–juli efter två tidigare spolerade häckningar (Tab. 2) gör att de fåtaliga kullarna från slutet av säsongen i den aktuella subalpina ängsbjörkskogen med största sannolikhet är sena omläggningar. Slutsatsen stöds av det faktum att ingen av de färgringmärkta fåglarna som i 15 fall genomförde lyckade häckningar under juni 1972 och 1974 kunde återfinnas vid de sena kullarna dessa år.

Tyrväinen (1969: Fig. 10) har redovisat uppgifter från 73 häckningar i norra Finlands bergstrakter, 68–70° N. Materialet kommer från finska bokortsregistret samt ett tiotal enskilda personer. De flesta bona besöktes endast en gång och antalet uppgifter om sena häckningar kan enligt författaren vara överrepresenterade. Tyrväinen påpekar därför att materialet inte ger en riktig bild av antalet bon vid olika tidpunkter av säsongen eller den verkliga proportionen andrakullar. Av det faktum att äggläggning pågår från slutet av maj till början av augusti fastslår han emellertid att resultatet överensstämmer med andra undersökningar som visat att rödvingetrasten skulle kunna producera två kullar i Lappland även om ett eller två häckningsförsök misslyckats. En del av de senaste kullarna skulle enligt författaren t.o.m. kunna vara tredjekullar. Enligt min uppfattning framgår av det redovisade materialet endast att fåtaliga sena häckningar förekommer. Några slutsatser om förekomsten av verkliga andrakullar i norra Finland kan inte dras.

Under en vistelse i norra Jämtlands fjällområde, ca 65° N, fann Bergström (1928) 11 bon i vilka äggen hade lagts i början av juli. Eftersom han i flera fall även hittade tomma, använda bon i närheten av dessa häckningar drog han slutsatsen att det rörde sig om verkliga andrakullar.

Swanberg (1955) påträffade i Torne lappmarks fjällbjörkskogar, ca 68° N, 11 bon med ägg under första veckan av juli. Då inga bon med ungar hittades och eftersom de många påträffade utflugna rödvingeungarna alla tycktes vara ca tre veckor gamla konstaterar Swanberg: »Med tämligen stor visshet kan man alltså utgå från att våra rödvingetrastar 1952 allmänt lade 2 kullar».

Även Curry-Lindahl (1958) har hittat 11 sena häckningar i fjällbjörkskog. Uppgifterna kommer från tre år i Sarekområdet, ca 67° N, och äggen beräknades vara lagda i månadsskiftet juni–juli. Författaren skriver att dessa bon sannolikt var andrakullar, eftersom det är ovanligt med förolyckade bon i fjällen. Efter att ha refererat till Ekman (1907), Lundgren (1949) och Swanberg (1955) drar Curry-Lindahl slutsatsen: »I denna nordliga del av Lappland synes arten uppenbarligen normalt lägga två kullar.»

En genomgång av uppgifterna om andrakullar hos Ekman (1907) och Lundgren (1949) visar att det endast rör sig om förekomster av enstaka sena häckningar.

Sammanfattningsvis kan fastslås att förekomst av verkliga andrakullar hos rödvingetrasten ännu inte konstaterats i något enda fall i den skandinaviska fjällbjörkskogen. Tyrväinens (1969) slutsats, efter att ha refererat till Swanberg (1955) och Curry-Lindahl (1958), att arten lägger två kullar i Lapplands fjällbjörkskogar är därför mycket dåligt underbyggd. Fördelningen av antalet häckningar under olika tidpunkter av säsongen, predationen och de experimentella resultaten i denna uppsats understryker att de fåtaliga fynden av sena häckningar mycket väl kan vara omläggningar. Om andrakullar trots allt skulle förekomma är antalet så ringa att de ur populationsdynamisk synpunkt är försumbara.

Kullstorlekens variation under häckningssäsongen

Materialet i Tab. 1 har i Fig. 5 ordnats efter kalenderdatum för att kunna jämföras med uppgifterna i de tre uppsatser som hittills beskrivit rödvingetrastens kullstorlek vid olika tidpunkter av häckningssäsongen (Hildén 1967, Haartman 1969, Tyrväinen 1969).

Hildéns (1967) uppgifter från norra Finland, ca 69° N, omfattar endast 32 kullar och bör därför tolkas med viss försiktighet. Tendensen överensstämmer emellertid med resultatet från Ammarnäs. Tydligt är att

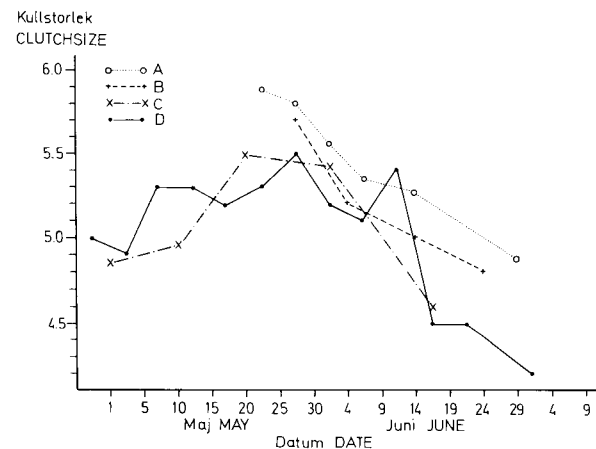


Fig. 5. Kullstorleken under olika perioder av häckningssäsongen. Datum anger kullens första ägg. A: Subalpin ängsbjörkskog, svenska Lappland, 66° N, 16° E. 369 kullar från åtta år (Denna uppsats: Tab. 1). B: Bergstrakter i finska Lappland, 69° N, 28° E. 32 kullar från tre år (Hildén 1967). C: Blandskog i södra Finland, 62° N, 28° E. 110 kullar från fem–sex år (Tyrväinen 1969). D: Uppgifter från finska bokortsregistret, 60–62° N. 350 kullar från nio år (Haartman 1969).

Clutch-size in different periods of the breeding season. The dates refer to the first egg laid. A: Subalpine meadow birch forest in Swedish Lapland, 66° N, 16° E. 369 nests from eight years (This paper: Tab. 1). B: Mountain area in N. Finland, 69° N, 28° E. 32 nests from three years (Hildén 1967). C: Mixed forest in S. Finland, 62° N, 28° E. 110 nests from five–six years (Tyrväinen 1969). D: Data from the Finnish nest record scheme, 60–62° N. 350 nests from nine years (Haartman 1969).

kullstorleken i norra Skandinavien fortlöpande minskar från häckningssäsongens start. I södra Finland däremot ökar kullstorleken i början, når sitt högsta värde i mitten och minskar kraftigt i slutet av säsongen (Haartman 1969, Tyrväinen 1969).

De beskrivna förhållandena innebär att rödvingetrastens kullstorlek i norra delen av artens utbredningsområde förändras på det sätt som allmänt gäller för småfåglar som lägger endast en kull (Klomp 1970). I södra delen överensstämmer variationerna å andra sidan med vad som är fallet hos de trastar som regelbundet lägger två kullar i Väst- och Mellaneuropa (Mildenberger 1940, Snow 1955, 1958, 1969b, Pikula 1969b, 1973).

Den relativt kraftiga minskningen av kullstorleken från den första till den andra femdagarsperioden av äggläggningssäsongen (5,80–5,52 ägg per kull, Tab. 1), skulle till en del kunna bero på det faktum att gamla honor lägger större kullar och börjar äggläggningen några dagar tidigare än vad som är fallet hos förstagångsläggare. Detta har nämligen visat sig vara fallet hos en mängd arter där förhållandet undersökts (Snow 1958, Coulson & White 1961, Haartman 1967a, Haukioja 1970). Med den knapphet på föda som råder i den aktuella ängsbjörkskogen tiden före äggläggningens början och den konkurrens om lämpliga häckningsplatser som uppstår vid de ytor som först blir snöfria är det mycket troligt att de mer erfarna äldre honorna snabbare har förmåga att komma igång med häckningen än vad som är fallet för de unga fåglarna.

Av det faktum att ca 80 % av häckningarna påbörjas under de första 15 dagarna av äggläggningssäsongen (Fig. 1, Tab. 1), förekomsten av predation under hela juni (Fig. 1) och rödvingetrastens förmåga till snabba omläggningar (Tab. 2 och Tyrväinen 1969), kan slutsatsen dras att de kullar som påbörjas senare än två veckor efter årets första äggläggning med största sannolikhet är omläggningar. Troligen kan även en del av de kullar som påbörjas under den tredje femdagarsperioden vara omläggningar eftersom predationen börjar tidigt på säsongen. Det är emellertid föga sannolikt att antalet ägg minskar p.g.a. att kullarna i och för sig är omläggningar, eftersom en mängd undersökningar visat att omläggningarnas kullstorlek följer den allmänna trenden i artens kullstorlek under häckningssäsongens framskridande (Klomp 1970). Snow (1958) och Tyrväinen (1969) har t.ex. visat för koltrast respektive rödvingetrast att omläggningar innehåller flera ägg än förstäläggningar om de infaller vid en tidpunkt då kullstorleken är stor över huvud taget.

I såväl norra Skandinavien som i södra Finland avslutas rödvingetrastens häckningssäsong med ett fåtal kullar med litet äggantal och som läggs i månadsskiftet juni–juli (Fig. 4 & 5). Detta överensstämmer med förhållandena hos andra trastar i Central- och Västeuropa (Mildenberger 1940, Myres 1955, Snow 1955, 1958, 1969a, 1969b, Pikula 1969a, 1969b, 1973). De fåtaliga kullar i norra Finland som uppgivits vara lagda i må-

nadsskiftet juli–augusti (Tyrväinen 1969) torde vara rena undantagen.

De proximala faktorer som får fåglar att modifiera kullstorleken under äggläggningssäsongens förlopp är föga kända (Klomp 1970). Födötillgångens betydelse har diskuterats mest ingående (Lack 1954, 1966, Haartman 1967a, Krebs 1970, Perrins 1970, 1973). Jag har studerat födoval, matningsfrekvens och ungarnas tillväxt hos rödvingetrasten i Ammarnäsområdet. En preliminär genomgång av resultaten visar att den minskande kullstorleken inte har något samband med förekomsten av tillgänglig föda.

Av Fig. 5 framgår att kullstorleken i södra Finland når sina högsta värden ungefär samtidigt som äggläggningen börjar i norra Skandinavien. Från denna tidpunkt, slutet av maj, minskar sedan kullarnas storlek i både norr och söder. Detta skulle kunna tolkas som om modifieringen av rödvingetrastens kullstorlek i artens hela utbredningsområde direkt sammanfaller med kalenderdatum. Den fysiologiska mekanism som modifierar kullstorleken kan i så fall inte vara knuten till vanliga fenologiska faktorer, eftersom dessa förhåller sig helt olika i södra Finland och Lapplands fjällområden vid ett visst datum.

I bergstrakterna vid Karigasniemi, 69° N (Hildén 1967), är det ljusst dygnet runt under större delen av juni månad, liksom fallet är runt midsommar vid Ammarnäs, 66° N. Dagslängden (Berndt & Winkel 1967) kan därför inte ha något samband med de faktorer som modifierar kullstorleken i norra delen av rödvingetrastens utbredningsområde.

Årliga variationer i kullstorleken

Skillnaderna mellan olika års kullstorlek i Tab. 3 (max. 0,8 ägg per kull) är av samma storlek som hos många andra småfåglar (Klomp 1970: Tab. 7). Liksom vid variationer inom säsongerna är de proximala faktorer som leder till att kullstorleken varierar mellan åren föga kända. Datum för häckningens början (Löhr 1957, Lack 1966, Haartman 1967a, Perrins 1973), temperaturen (Snow 1955, 1958) och fågeltätheten (Kluyver 1951, Perrins 1965, Krebs 1970) är emellertid faktorer som konstaterats ha samband med kullstorleken hos en del arter. I Tab. 5 har därför dessa parametrar från undersökningsområdet i Ammarnäs sammanställts.

Det finns inget samband mellan datum för äggläggningens start och storleken av de kullar som påbörjats under de första 15 dagarna av säsongen. Medelvärde för de tre tidiga åren och de fyra sena är nästan lika (5,57 resp. 5,60 ägg per kull) och båda årsgrupperna innehåller såväl låga som höga värden på kullstorleken.

Inte heller temperaturen under de tio dagarna då de sista äggen i de flesta kullarna (Tab. 1) har färdigbildats visar något klart samband med kullstorleken. Visserligen har de fyra åren med medeltemperatur över 7°C i genomsnitt större kullar än åren med lägre temperatur

(5,76 resp. 5,48 ägg per kull), men det klart varmaste året (1970) är kullarna medelstora och de två åren med lägsta temperaturen (1972 och 1975) har höga värden på kullstorleken.

Stor fågeltäthet skulle kunna innebära ökad konkurrens om födan och därmed reviren, vilket i sin tur skulle kunna påverka kullstorleken negativt. Rödvingetrasten i fjällbjörkskogen häckar emellertid ofta i glesa kolonier med 50–100 m avstånd mellan bona och söker för det mesta föda utanför det egna boreviret. Det är därför inte förvånande att samband mellan fågeltäthet (Enemar & Sjöstrand, brev) och kullstorleken saknas (Tab. 5).

Då det är mycket troligt att gamla rödvingehonor lägger större kullar än förstagångsläggare, skulle den årliga proportionen mellan gamla och unga fåglar kunna påverka kullstorlekens medelvärde. Det finns emellertid inget som talar för att andelen gamla honor skulle vara större åren 1968 och 1972, då fågeltätheten var störst och kullstorleken hög (5,91 resp. 5,81 ägg per kull). Lika troligt är att många unga fåglar överlevt flyttningen och häckade i området dessa år.

Rödvingetrastarnas furageringsplatser under veckorna efter snösmältningen utgörs till största delen av näringsrika jordsluttningar och låga sänkor med fjolårslöv. Dessa områden är alltid fuktiga och dagmaskarnas åtkomlighet torde inte variera mellan åren under denna tid. Eventuella årliga skillnader i antalet maskar per ytenhet har inte kontrollerats, och förhållandet mellan tillgång på föda och kullstorlek kan därför inte belysas närmare. Inte heller kan årliga skillnader i allmän kondition eller mängd upplagsnäring hos fåglarna p.g.a. olika svåra övervintrings- och flyttningförhållanden belysas.

De två år då kullstorleken var klart lägst (1969 och 1974) fanns många sorkar (*Clethrionomys glareolus*, *C. rufocanus* och *Microtus agrestis*) i området under ägg-läggningstiden och det år som närmast hade den lägsta kullstorleken (1970) förekom stora mängder lämlar (*Lemmus lemmus*) i denna del av fjällkedjan. Om det finns något direkt samband mellan riklig förekomst av smågnagare och låg kullstorlek hos rödvingetrasten eller om händelsernas sammanfall endast varit slumpartad är vanskligt att med bestämdhet uttala sig om för

närvarande. Det förefaller emellertid mycket tänkbart att stora mängder gnagare som letar efter föda utgör en stressfaktor för fåglarna vilket påverkar kullstorleken. Förhållandet kan jämföras med de resonemang som tidigare framförts med anledning av att rödvingetrasten under gnagarår lägger boet på marken i mindre omfattning än annars (Arheimer 1973, Arheimer & Enemar 1974). Davies & Fraser Rowell (1956) rapporterar att rödvingetrastar vid ett bo i fjällbjörkskog attackerade gråsidningar, vilket stöder de här framförda tankegångarna.

Kullstorleken i olika undersökningsmaterial

Genom en ingående diskussion av mitt material har redan visats att felaktigheten i det totala materialets vägda medelvärde ($5,54 \pm 0,03$ ägg per kull; Tab. 4) på grund av oriktig fördelning av antalet kullar inom och mellan åren är högst 0,01. Förlusterna av enstaka ägg innan kullstorleken fastställts (0,09 ägg per kull) är i samma storleksordning som de årliga medelvärdenas medelfel (Tab. 3 & 4).

I Tab. 6 har samtliga publicerade resultat över rödvingetrastens kullstorlek som omfattar minst tre år och kommer från olika delar av häckningssäsongen sammanställts (Putkonen 1942, Hildén 1967, Haartman 1969, Tyrväinen 1969). En detaljerad analys av felaktigheterna i de angivna medelvärdena kan inte göras bl.a. eftersom materialens uppdelning på olika år inte framgår. Beträffande fördelningen av uppgifterna inom häckningssäsongen har denna problematik förut behandlats ingående, bl.a. i samband med Fig. 4. En jämförelse av resultaten från de olika undersökningsmaterialen ger följande resultat.

Rödvingetrastens kullstorlek i den subalpina ängsbjörkskogen vid Ammarnäs, 66° N, tycks vara större än i södra Finland vid 60–62° N (Haartman 1969) och i Finlands sjödistrikt vid 62° N (Tyrväinen 1969). Respektive värden är 5,54 ägg per kull jämfört med 5,14 och 5,10. Skillnaden är höggradigt signifikant ($p < 0,001$). En bidragande orsak till den större kullstorleken vid Ammarnäs kan vara de höga krav jag ställt när kullstorleken har fastställts. Med de metoder som Haartman (1969: sid 9) använt kan man t.ex. befara att

Tab. 6. Kullstorleken för rödvingetrast i olika undersökningsområden.

Clutch-size in the redwing *Turdus iliacus* in different areas. 1. Putkonen (1942), 2. Tyrväinen (1969), 3–5. Haartman (1969), 6. This study (Tab. 4), 7. Hildén (1967).

Undersökningsområde Investigation area		Kullstorlek						Σ	\bar{x}	S.E.
		3	4	5	6	7	8			
1. Viipuri	61° N, 29° E							24	5,0	
2. Joroinen	62° N, 28° E	1	20	57	31	1	–	110	5,10	0,070
3. Finland	60–62° N	6	42	146	88	2	1	285	5,14	0,045
4. Finland	62–64° N	1	2	27	24	2	–	56	5,43	0,096
5. Finland	64–70° N	–	6	11	18	1	–	36	5,39	0,136
6. Ammarnäs	66° N, 16° E	–	28	186	258	16	–	488	5,54	0,030
7. Karigasniemi	69° N, 26° E	–	1	17	12	–	–	30	5,37	0,103

det angivna äggantalet blivit för lågt p.g.a. att kullen ej varit fullagd eller att ägg har försvunnit i början av kläckningen. Tyrväinen (1969) anger endast att kullstorleken bestämts under ruvningsperioden. Eftersom han varit medveten om att honan börjar ruva innan kullen är fullagd får man anta att han därmed menat att sista ägget med säkerhet lagts. Huruvida han liksom Haartman även godtagit häckningar där kläckningen börjat framgår inte.

Hildéns (1967) resultat från Karigasniemi i norra Finland, 69° N, omfattar endast 30 kullar från två-tre år och medelvärdet (5,37 ägg per kull) är kanske därför inte representativt för rödvingetrastens kullstorlek i biotopen. Putkonens (1942) medelvärde (5,0) kommer från endast 24 kullar. Vare sig Hildén eller Putkonen har närmare angivit vilka krav som ställts vid fastställande av kullstorleken.

Den tendens till ökad kullstorlek mot norr som finns enligt Tab. 6 bygger alltså på osäkra material. På grund av detta och med vetskap om den enskilda biotopens betydelse för kullstorleken (Kluyver 1951, Snow 1958, Perrins 1965) och den oregelbundna geografiska bild som kullstorleken hos en del arter uppvisar (Haartman 1967b, Hussel 1972) kan rödvingen därför ännu inte inordnas bland de arter som konstaterats ha en ökande kullstorlek mot norr (Lack 1954, 1968, Cody 1966).

Erkännanden – Jag ber att få framföra mitt stora tack till professor Anders Enemar, Göteborg, och fil lic Sören Svensson, Lund, för deras konstruktiva kritik vid genomgång av manuskriptet. Fältundersökningarna har understötts genom anslag från Statens naturvetenskapliga forskningsråd (2180-19. 21).

Referenser

- Arheimer, O. 1973. Rödvingetrastens *Turdus iliacus* häckningsbiologi i fjällbjörkskog vid Ammarnäs. – Vår Fågelvärld 32: 1–10.
- 1978. Äggläggning, ruvning och kläckning hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. – Avhandling. Zool. inst., Universitetet i Göteborg, Sverige.
- & Enemar, A. 1974. Några fågelarters boplatssval under hög smågnagartäthet i fjällbjörkskog. – Fauna och flora 69: 153–164.
- Bergström, U. 1928. Några faunistiska notiser från Jorm. – Fauna och flora: 169–179.
- Berndt, R. & Winkel, W. 1967. Die Gelegegröße des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter. – Vogelwelt 88: 87–136.
- Cavé, A. J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. – Neth. J. Zool. 18: 313–407.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch-size. – Evolution 20: 174–184.
- Coulson, J. C. & White, E. 1961. An analysis of the factors influencing the clutch-size of the Kittiwake. – Proc. Zool. Soc. London 136: 207–217.
- Curry-Lindahl, K. 1958. Vertebratfaunan i Sareks och Padjantans fjällområden. II. – Fauna och flora 53: 97–149.
- Davies, S. J. J. F. & Fraser Rowell, C. H. 1956. Observations on the redwing in Swedish Lapland. – Bird Study 3: 242–248.
- Drury, W. H. Jr. 1961. Studies of the breeding biology of Horned Lark, Water Pipit, Lapland Longspur and Snow Bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. – Bird-Banding 32: 1–46.
- Ekman, S. 1907. Die Wirbeltiere der arktischen Hochgebirgszone im nordlichsten Schweden. – Naturwissenschaftliche Untersuchungen des Sarekgebirges in Schwedisch-Lappland. IV: 1–124.
- Enemar, A. 1969a. Fågelundersökningarna i Ammarnäs-området i södra Lappland. – Vår Fågelvärld 28: 227–229.
- 1969b. Gråsiskan *Carduelis flammea* i Ammarnäs-området, Lycksele lappmark, år 1968. – Vår Fågelvärld 28: 230–235.
- & Sjöstrand, B. 1972. Effects of the introduction of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* on the composition of a Passerine bird community. – Ornith. Scand. 3: 79–89.
- Haartman, L. von 1963. The nesting times of Finnish birds. – Proc. XIII Int. Orn. Congr.: 611–619.
- 1967a. Clutch-size in the Pied Flycatcher. – Proc. 14:th Int. Orn. Congr. Oxford 1966: 155–164.
- 1967b. Geographical variations in the clutch-size of the Pied Flycatcher. – Ornith. Fenn. 44: 89–98.
- 1969. The nesting habits of Finnish birds, I. Passeriformes. – Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol. 32: 1–147.
- Hansson, H. C. 1954a. Criteria of age of incubated Mallard, Wood Duck, and Bob-White Quail eggs. – Auk 71: 267–272.
- 1954b. Apparatus for the study of incubated bird eggs. – J. Wildl. Manag. 18: 191–198.
- Haukioja, E. 1970. Clutch-size of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. – Ornith. Fenn. 47: 101–135.
- Hildén, O. 1967. Investigations on the breeding birds of Lapland. – Luonnon Tutkija 75: 152–162. (Finnish with English summary.)
- Howard, D. V. 1967. Variation in the breeding seasons and clutch-size of the Robin in the northeastern United States and the Maritime provinces of Canada. – Wilson bull. 79: 432–440.
- Hussel, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic Passerines. – Ecol. Monogr. 42: 317–364.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. – Ardea 58: 1–124.
- Kluyver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major*. – Ardea 39: 1–135.
- Krebs, J. R. 1970. Regulation of numbers in the Great Tit (*Aves: Passeriformes*). – J. Zool. London 162: 317–333.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. – Clarendon Press. Oxford.
- 1956. Further notes on the breeding biology of the Swift, *Apus apus*. – Ibis 98: 606–619.
- 1966. Population studies of birds. – Univ. Press. Oxford.
- 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. – Methuen. London.
- Lundgren, S. 1949. Stigglöst land. – Stockholm.
- Löhr, H. 1957. Populationsökologische Untersuchungen beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). – Bonner Zool. Beitr. 8: 130–177.
- 1970. Nachweis und Problematik von Zweitbruten. – Vogelwelt 91: 223–230.
- Mayer-Gross, H. 1964. Late nesting in Britain 1960. – Brit. Birds 57: 102–118.
- Mildenberger, H. 1940. Zu »Geringe Eizahlen in Amselgelegen«. – Ornith. Monatsber. 48: 42–46.
- Myres, M. T. 1955. The breeding of Blackbird, Song Thrush and Mistle Thrush in Great Britain. Part I. Breeding seasons. – Bird Study 2: 2–24.
- Parmelee, D. F. & MacDonald, S. D. 1960. The birds of west-central Ellesmere Island and adjacent areas. – Nat. Mus. Canada Bull. 169: 1–103.
- , Stephens, H. A. & Schmidt, R. H. 1967. The birds of southeastern Victoria Island and adjacent small islands. – Nat. Mus. Canada Bull. 196: 1–229.

- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. – J. Anim. Ecol. 34: 601–647.
- 1970. The timing of birds' breeding seasons. – Ibis 112: 242–255.
- 1973. Some effects of temperature on breeding in the Great Tit and Manx Shearwater. – J. Reprod. Fert., Suppl. 19: 163–173.
- Pikula, J. 1969a. Der zeitliche Brutverlauf bei *Turdus philomelos* in der CSSR. – Zool. Listy 18: 263–274.
- 1969b. Contribution towards the knowledge of ecology and breeding biology of *Turdus philomelos* in Czechoslovakia. – Zool. Listy 18: 343–368.
- 1973. The influence of environmental conditions on the breeding of *Turdus philomelos* in Czechoslovakia. – Zool. Listy 22: 223–233.
- Putkonen, T. A. 1942. Die Vogelfauna der Gegend von Viipur. Ökologisch-quantitative Untersuchung. – Ann. Zool. Soc. Vanamo 9(2): 1–92.
- Snow, D. W. 1955. The breeding of the Blackbird, Song Thrush and Mistle Thrush in Great Britain. Part II. Clutch-size. – Bird Study 2: 72–84.
- 1958. The breeding of the Blackbird, *Turdus merula*, at Oxford. – Ibis 100: 1–30.
- 1969a. An analysis of breeding success in the Blackbird, *Turdus merula*. – Ardea 57: 163–171.
- 1969b. Some vital statistics of British Mistle Thrushes. – Bird Study 16: 34–44.
- Sutton, G. M. & Parmelee, D. F. 1954. Nesting of the Snow Bunting on Baffin Island. – Wilson Bull. 66: 159–179.
- & Parmelee, D. F. 1955. Summer activities of the Lapland Longspur on Baffin Island. – Wilson Bull. 67: 110–127.
- Swanberg, P. O. 1955. Om dubbla kullar i fjällen norr om polcirkeln. – Vår Fågelvärld 14: 89–96.
- Tyrväinen, H. 1969. The breeding biology of the Redwing *Turdus iliacus*. – Ann zool. Fenn. 6: 1–46.
- Veerbeek, N. A. M. 1970. Breeding ecology of the Water Pipit. – Auk 87: 425–451.