

Kläckningsresultat och ungarernas viktutveckling samt överlevnad under botiden hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland

Hatching, weight development, and nestling survival in the Redwing *Turdus iliacus* in subalpine birch forest at Ammarnäs, Swedish Lapland

OLA ARHEIMER

I tre tidigare uppsatser rörande rödvingetrastens häckningsbiologi i fjällbjörkskogen vid Ammarnäs har äggläggning, ruvning och kläckning (Arheimer 1978a), kullarnas antal och storlek (Arheimer 1978b) samt födoval och matningsprestation (Arheimer 1978c) behandlats. Denna avslutande del beskriver kläckningsresultatet och ungarernas viktutveckling samt överlevnad under botiden.

Lack framförde och utvecklade hypotesen att kullstorleken ytterst bestäms av det maximala antal ungar som föräldrarna i genomsnitt kan skaffa tillräckligt med föda åt (Lack 1947–48, 1954, 1966, 1968). Om detta gäller för rödvingetrasten skall den vanligaste kullstorleken genomsnittligt ge flest antal överlevande ungar. Svält skall i första hand drabba stora kullar de år då födotillgången är knapp. Dessa förhållanden utreds därför noggrant här, varvid ungarernas vikt i olikstora kullar vid slutet av botiden och under skilda delar av häckningssäsongerna beskrivs. Eftersom dagmaskar utgör basfödan för ungarerna diskuteras nederbördens betydelse för maskarnas åtkomlighet. Speciell uppmärksamhet ägnas de sist kläckta ungarernas överlevnad och viktutveckling i kullen, eftersom de är cirka ett dygn yngre och därför mindre än sina syskon under början av botiden. Jämförelser görs med resultat från Tyrväinens (1969) undersökning av rödvingetrastens häckningsbiologi i södra Finland.

Material och metod

Undersökningen utfördes inom 2 km² av den subalpina ängsbjörkskogen på fjällen Valles och Gaisatjs sydsluttningar cirka 500–600 meter över havet vid Ammarnäs (65,58°N, 16,17°E) i mellersta svenska Lappland (figur 1–4).

Under juni månad åren 1969–1973 fastställdes kläckningsresultatet i 168 kullar av olika storlek

och i 126 fall konstaterades hur många ungar som överlevde botiden. Samma gäller 24 kullar under andra hälften av juli åren 1971–1976. Ungarernas vikt noterades vid ungefär samma klockslag varje dag i 86 av junikullarna och varannan eller var tredje dag i 17 juli-kullar. Före vägningen klämdes fågeln lätt på buken så att den lämnade avföring, vars vikt kunde uppgå till 2–3 gram. Vägningen utfördes med Pesola-våg. Noggrannheten var 0,1 gram under de två första dygnet, 0,5 gram under dygnet 3–5 och därefter 1 gram. Ungarernas klor målades med nagellack av olika färger för att de skulle kunna särskiljas i början av botiden. Ringmärkning skedde vid 6–7 dygns ålder.

Dygnets ordningsnummer i tabeller och figurer betecknar den enskilde ungens verkliga levnadsdygn, eftersom korrigering gjordes i de fall ungar i kullen kläcktes under skilda dygn. Enstaka ungar som försvann ur bona antogs ha dött och förts bort av föräldrarna. Med statistisk signifikans menas att två värden skiljer sig med 95% säkerhet.

Använda väderuppgifter kommer från SMHI:s station i Tärnaby, belägen cirka 40 km sydväst om undersökningsområdet. Genom flera års jämförelser mellan temperatur- och nederbörds-iakttagelser under fältarbetet och uppgifterna från Tärnaby under motsvarande tid konstaterades att väderförhållandena var mycket lika i de två områdena.

Resultat

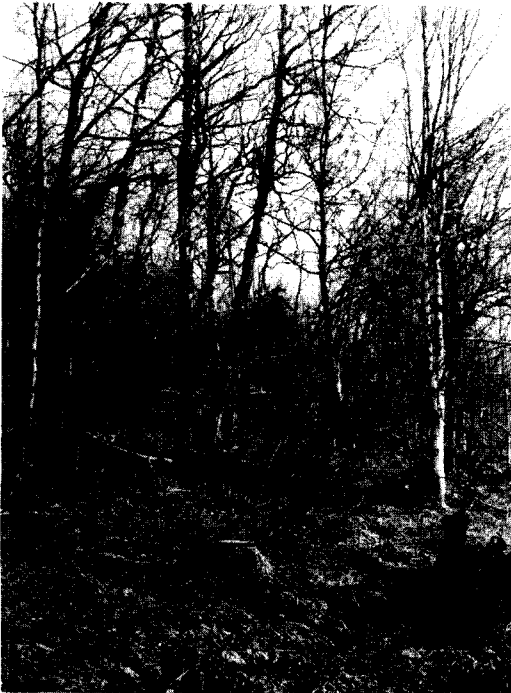
Andelen kläckta ägg och förekomsten av embryon i de ej kläckta äggen

Kläckningsresultatet under juni framgår av tabell 1. Andelen kläckta ägg var lägre 1969 (74%) än övriga år (86–92%). I det totala materialets 58 kullar med 5 ägg och 9 $\frac{1}{2}$ kullar med 6 ägg var



Figur 1 och 2 (till vänster). Undersökningsbiotopens utseende i början av juni då rödvingetrastens ruvning pågår. Foto: Ola Arheimer/LUVRE.

Left: The Redwing habitat in the beginning of June, the time when incubation takes place.



Figur 3 (överst till höger). Biotopens utseende i mitten av juni då kläckningen av rödvingetrastens kullar vanligen äger rum. Foto: Ola Arheimer/LUVRE.

Upper right: The Redwing habitat by mid-June, the time most clutches hatch.

Figur 4 (nederst till höger). I slutet av juni har den subalpina ängsbjörkskogen ett ofta meterhögt fältskikt av örter. Foto: Anders Enemar/LUVRE.

Lower right: By the end of June the field layer is highly developed and often consists of one metre tall forbes.

kläckningsandelen likartad (86 resp. 87%). I kullarna med 4 ägg kläcktes endast 15 ägg av 24 under 1969, medan alla 16 äggen från övriga år resulterade i ungar. De tre kullarna med 7 ägg var från samma år. Av de 21 äggen kläcktes 17.

Eftersom det inte fanns någon påtaglig skillnad mellan andelen kläckta ägg i olika kullstorlekar ökade antalet ungar ju större äggkullen var. I det



totala materialet, som var väl fördelat efter det verkliga antalet kullar av olika storlek i biotopen (Arheimer 1978b: tabell 3), kläcktes 4,79 ungar per kull av 5,55 lagda ägg (86% av totalt 933 ägg).

Tolv ägg som försvann under kläckningsdygnet kan antas ha innehållit fullgångna embryon som inte överlevde kläckningsfasen. De 38 embryon som dog under ruvningsperioden var av skiftande ålder. I 69 ägg (7% av det totala antalet) kunde inte något embryo iakttas vid den inspektion som utfördes i fält utan hjälpmedel.

Antalet ungar från äggkullar av olika storlek som överlevde botiden under juni respektive juli månad

Tabell 2 visar antalet ungar som lämnade boet under juni 1969–1973. Endast de häckningar där minst en unge lämnade boet ingår i materialet. Från kullar med fem ägg överlevde i medeltal 2,8–5,0 ungar och från sexkullar 3,0–5,2 ungar under olika år. De 12 kläckta ungarna från fyrekullar 1972 överlevde alla, medan 14 av 20 från 1969 dog, de flesta inom två dygn.



Tabell 1. Andelen kläckta ägg i kullar av olika storlek under juni och förekomsten av embryon i de ej kläckta äggen.
Number of eggs hatched in clutches of various size during June and the occurrence of embryos in the unhatched eggs.

År Year	Kull- storlek Clutch size	Antal ägg No. of eggs	Försvunna Lost		Antal ej kläckta ägg No. of unhatched eggs		Kläckta ägg Eggs hatched		
			Före kläckning Before hatching	Under kläckning During hatching	Med embryo With embryo	Utan embryo Without embryo	Antal Number	%	Antal per kull No. per clutch
1969	4	24			5	4	15	63	2,5
	5	100	1	1	9	12	78	78	3,9
	6	60	2		4	10	44	73	4,4
	Σ	184	3	1	18	26	137	74	3,8
1970	5	70			6	55	59	84	4,2
	6	90	2	1	3	6	78	87	5,2
	Σ	160	2	1	9	11	137	86	4,7
1971	5	20					20	100	5,0
	6	54	1	1	1	3	48	89	5,3
	Σ	74	1	1	1	3	68	92	5,2
1972	4	12					12	100	4,0
	5	45				3	42	93	4,7
	6	204	2	5	5	9	183	90	5,4
	Σ	261	2	5	5	12	237	91	5,2
1973	4	4					4	100	4,0
	5	55	2	1	2	1	49	89	4,5
	6	174		2	3	13	156	90	5,4
	7	21		1		3	17	81	5,7
	Σ	254	2	4	5	17	226	89	5,1
Alla år All years	4	40			5	4	31	78	3,1
	5	290	3	2	17	21	248	86	4,3
	6	582	7	9	16	41	509	87	5,2
	7	21		1		3	17	81	5,7
	Σ	933	10	12	38	69	805	86	4,79

Variationerna mellan åren var alltså stora. Det totala materialet var även här väl fördelat enligt det verkliga antalet kullar av olika storlek (Arheimer 1978b, tabell 3). I sexkullarna, som utgjorde cirka 60% av materialet, överlevde 4,3 ungar per kull mot 3,3 i femkullarna, vilkas andel totalt utgjorde en tredjedel. Fyrkullarna producerade 2,3 ungar och de tre sjukullarna 4,0 ungar per kull. I genomsnitt lämnade 3,87 ungar var och en av de 126 kullarna under juni.

Tjugofyra kullar med kläckning under juli

1971–1976 följdes (tabell 3). Hälften av dessa hade fem ägg som resulterade i 3,7 överlevande boungar per kull. Elva kullar med fyra ägg producerade 3,2 ungar per kull.

Eftersom fem ägg var den dominerande kullstorleken i slutet av säsongen (Arheimer 1978b: tabell 1), innebar resultatet att den vanligaste kullstorleken även denna tid gav flest antal ungar som lämnade boet. Totalt producerades 3,54 ungar per kull i julimaterialet.

Tabell 2. Antalet ungar från äggkullar av olika storlek som överlevde botiden under juni.
Number of nestlings surviving from clutches of various size hatched in June.

År <i>Year</i>	Kull- storlek <i>Clutch size</i>	Antal kullar <i>No. of clutches</i>	Antal ägg <i>No. of eggs</i>	Antal ungar <i>No. of nestlings</i>	Antal ungar per kull <i>No. of nestlings per clutch</i>
1969	4	5	20	6	1,2
	5	17	85	51	3,0
	6	9	54	30	3,3
1970	5	9	45	25	2,8
	6	6	36	18	3,0
1971	5	3	15	15	5,0
	6	6	36	31	5,2
1972	4	3	12	12	4,0
	5	7	35	26	3,7
	6	28	162	125	4,5
1973	5	6	30	23	3,8
	6	24	144	112	4,7
	7	3	21	12	4,0
Alla år <i>All years</i>	4	8	32	18	2,3
	5	42	210	140	3,3
	6	73	438	316	4,3
	7	3	21	12	4,0
	Σ	126	701	486	3,87

Tabell 3. Antalet ungar som överlevde botiden från äggkullar av olika storlek som kläcktes under juli.

Number of nestlings surviving from clutches of various size hatched in July.

År <i>Year</i>	Kull- storlek <i>Clutch size</i>	Antal kullar <i>No. of clutches</i>	Antal ägg <i>No. of eggs</i>	Antal ungar <i>No. of nestlings</i>	Antal ungar per kull <i>No. of nestlings per clutch</i>
1971	4	1	4	4	4,0
	5	3	15	13	4,3
1972	4	1	4	4	4,0
	5	4	20	14	3,5
	6	1	6	5	5,0
1973	4	1	4	4	4,0
	5	3	15	11	3,7
1974	4	2	8	5	2,5
1975	4	2	8	7	3,5
	5	1	5	4	4,0
1976	4	4	16	12	3,0
	5	1	5	2	2,0
Alla år <i>All years</i>	4	11	44	36	3,2
	5	12	60	44	3,7
	6	1	6	5	5,0
	Σ	24	110	85	3,54

Tabell 4. Antalet ungar av olika kläckningsordning som påträffades döda eller försvunnit efter god (A) respektive dålig (B) viktökning under juni. * = inklusive 2 ungar med mycket dålig viktökning i bon som rövades innan ungarna dog av svält.

*Number of nestlings of various hatching order found dead or disappearing after having shown a satisfactory (A) and an unsatisfactory (B) increase in weight. * = including 2 nestlings which showed a very unsatisfactory increase in weight before the nests were predated.*

År Year	Antal ungar i kullen Brood size		Kläckningsordning Hatching order				Antal kullar No. of clutches
			1-3	4	5	6	
1969	4	A	-	-			2
		B	-	-			
	5	A	3		-		7
		B	-	2	1		
1970	4	A	1	1			4
		B	-	4			
	5	A	3		-		8
		B	2	5*	8*		
	6	A	-	-	-	-	5
		B	1	1	5*	5	
1971	5	A	-	-	-		5
		B	-	-	-		
	6	A	-	-	-	-	2
		B	-	-	-	-	
1972	4	A	-	-			8
		B	-	-			
	5	A	10	1	2		11
		B	-	-	-		
	6	A	2	-	1	1	11
		B	-	-	1	4	
1973	4	A	-	-			3
		B	1	1			
	5	A	1	1	-		6
		B	-	-	2		
	6	A	1	-	-	-	6
		B	-	1	1	3	
Alla år All years	4	A	2	-			17
		B	1	5			
	5	A	17	2	2		37
		B	2	7	11		
	6	A	3	-	1	1	24
		B	1	2	7	12	
Σ		A	22	2	3	1	78
		B	4	14	18	12	

Kläckningsordningen för de ungar som dog under botiden

I 78 kullar med 4-6 ungar som alla klarade de första två levnadsdygnen och som vägdes dagligen analyserades ordningsföljden vid kläckning-

en för de ungar som dog under den fortsatta tiden i boet. Resultatet framgår av tabell 4.

Av 28 ungar som dog utan att viktökningen dessförinnan avtagit var 22 bland de tre först kläckta i kullen (9%), 3 var näst sist kläckta (5%) och 3 stycken hade kläckts sist (4%). De sist och

näst sist kläckta ungarna skilde sig vad beträffar dödligheten sammanlagt alltså ej från de först kläckta ($\chi^2 = 3,33, p > 0,20$).

Fyrtioåtta ungar dog efter svag viktökning eller t.o.m. efter att ha minskat i vikt under dygnen dessförinnan. Dödligheten i denna grupp varierade avsevärt mellan åren. Om fyra bon som rövades, där de senare kläckta ungarna visat mycket svag viktökning, inkluderas, dog alla de sist kläckta ungarna i samtliga kullar 1970 och 10 av 13 näst sist kläckta i kullar med 5-6 ungar. 1971 däremot överlevde alla ungarna.

I det totala materialet var hälften av de ungar som dog i sexkullarna sist kläckta (12 av 24) och 29% näst sist kläckta (7 av 24). I femkullar var 30% sist kläckta (11 av 36) och 19% näst sist kläckta (7 av 36). I fyrukullarna var 29% (5 av 17) sist kläckta. Av övriga sex ungar som dog var två fjärdeungar i sexkullar och två tredjeungar i femkullar. De sist och näst sist kläckta ungarna dog alltså totalt sett i långt större utsträckning än övriga ungar ($\chi^2 = 82,8, p < 0,001$).

De sist kläckta ungar som dog i sexkullar blev i medeltal $6,4 \pm 0,6$ dygn gamla och de näst sist kläckta $7,3 \pm 0,5$ dygn. Motsvarande siffror för femkullarna var $5,3 \pm 0,4$ och $7,3 \pm 0,9$ dygn. Av det samlade resultatet framgår utomordentligt klart att de sist kläckta ungarna i de största kullarna var de som först avled. I inget fall har den näst sist kläckta ungen avlidit före den sist kläckta.

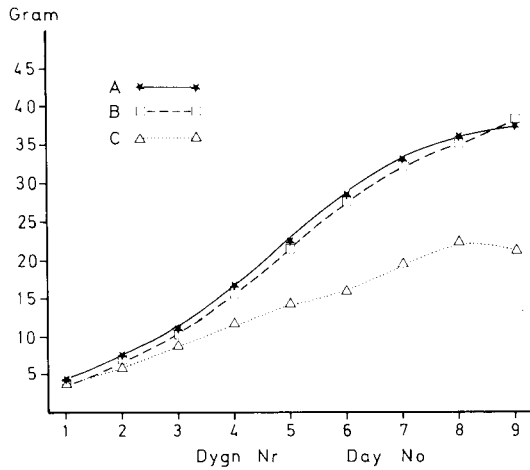
Viktutvecklingen för tidigt och sent kläckta ungar inom kullen

Av tabell 5 framgår viktutvecklingen varje år under juni för de tre först kläckta ungarna i kullar som fram till sjunde dygnet eller längre bestod av minst fyra individer. De tre ungarna tillväxte likartat i kullar som från början utgjordes av fyra, fem och sex ungar alla år utom 1970, då viktökningen i kullar med från början sex ungar under dygnen 7-9 var 3-6 gram lägre än i övriga kullar.

Under åren 1971-1973 vägde de tre först kläckta ungarna 40-41 gram under det nionde levnadsdygnet och under 1969-1970 i genomsnitt 35-37 gram. Skillnaden ligger i närheten av statistisk signifikans. År 1969 vägdes dessutom ungarna i fyra kullar med en och i fyra kullar med två ungar. Viktutvecklingen var likartad i dessa små kullar och de större.

Tabell 5. Vikt i g hos de tre först kläckta ungarna i stora kullar under juni åren 1969-73. A = antal vägda ungar, B = medelvikt i g, C = medelvårdets medelfel. Weight in g of the three first hatched nestlings in large broods in June, 1969-73. A = no. of young weighed, B = mean nestling weight in g, C = standard error.

Dygn Nr Day No.	1969 4-5 ungar 4-5 nestlings			1970 4-5 ungar 4-5 nestlings			1970 6 ungar 6 nestlings			1971 5-6 ungar 5-6 nestlings			1972 4-6 ungar 4-6 nestlings			1973 4-6 ungar 4-6 nestlings		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	27	4,6	0,15	28	4,8	0,15	12	5,3	0,33	15	4,8	0,17	62	4,7	0,11	30	4,7	0,14
2	24	7,8	0,32	36	7,5	0,23	15	7,9	0,32	15	7,8	0,24	64	7,8	0,15	31	7,4	0,17
3	27	12,0	0,48	33	11,5	0,32	14	12,6	0,42	14	11,8	0,34	52	11,7	0,23	28	11,7	0,29
4	26	17,7	0,59	36	16,8	0,37	14	16,4	0,64	19	17,5	0,51	62	17,5	0,26	30	17,3	0,40
5	26	23,6	0,43	26	22,4	0,46	14	22,8	0,51	21	23,6	0,62	47	24,0	0,48	32	23,2	0,44
6	23	29,6	0,89	23	27,2	0,50	13	26,8	0,53	21	30,0	0,60	47	30,0	0,51	27	28,6	0,55
7	24	33,4	1,08	14	33,0	0,65	7	29,9	1,19	21	35,1	0,59	51	35,1	0,47	35	33,8	0,49
8	24	35,3	1,19	15	35,6	0,84	5	30,2	1,71	18	39,3	0,55	50	38,6	0,56	32	37,5	0,49
9	21	37,1	1,15	6	37,5	2,30	5	31,8	2,51	17	41,4	0,46	50	41,2	0,48	31	39,8	0,56



Figur 5. Rödvingetrastungarnas viktutveckling. A = medelvärdet av de årliga medelviktterna för de 201 tre först kläckta ungar i kullar med minst fyra ungar 1969-73 (tabell 5). B = medelvärdet av de årliga medelviktterna för de 66 överlevande sist kläckta ungar i kullar med minst fyra ungar och näst sist kläckta i kullar med minst fem ungar (tabell 6). C = medelvikten för de 42 sist kläckta ungar i kullar med minst fyra ungar och näst sist kläckta i kullar med minst fem ungar, som dött efter dålig viktutveckling (tabell 4).

Weight development in nestling Redwings. A = the mean of the annual mean weights, considering the 201 first three hatched nestlings in broods of at least four nestlings in 1969-73 (Tab. 5). B = the mean of the annual mean weights, considering the 66 surviving last hatched nestlings in broods of at least four nestlings and next to the last hatched nestlings in broods of at least five nestlings (Tab. 6). C = the mean weight of the 42 last hatched nestlings in broods of at least five nestlings, which died after poor weight increase (Tab. 4).

Samma kullar som i tabell 5 användes för att fastställa viktutvecklingen för de överlevande sist kläckta ungar i kullar med minst fyra ungar och de näst sist kläckta i kullar med fem-sex ungar. Utvecklingen var likartad i dessa två grupper varför materialet slogs samman (tabell 6). Ungarna vägde i likhet med de tidigare kläckta 40-41 gram under det nionde dygnet åren 1971-1973 medan de år 1969 var ett par gram lättare i slutet av botiden jämfört med sina syskon vid samma ålder. Från 1970 finns inget resultat eftersom de enda tre kullarna med överlevande näst sist kläckta ungar plundrades under dygnet 5-6.

Medelvärdena av medelviktterna från olika år visar att tillväxten var mycket lika för de tre först kläckta ungar och de överlevande sist och näst sist kläckta i stora kullar under de fem aktuella junimånaderna (figur 5).

Ungarnas vikt vid slutet av botiden i tidiga och sena kullar av olika storlek

Ungarnas vikt under det nionde levnadsdygnet i tidiga och sena kullar 1971-1973, där alla ungar som vägdes överlevde botiden, framgår av tabell 7. Ungarnas vikt var ungefär lika oavsett kullstorlek och tidpunkt på häckningssäsongen. I medeltal vägde de 207 ungar i 46 kullar från 15-25 juni 40,9 gram och de 51 ungar från 13 kullar under tiden 15-25 juli 41,3 gram.

Längden på ungaras tid i boet för kullar av olika storlek

Ungarnas botid varierade mellan 8 och 12 dygn, vanligen var den 9-11. En tendens till kortare botid för den sist kläckta ungen ju större kullen var framgår av tabell 8 A. Skillnaden mellan värdena från kullar med fyra och sex ungar ($10,2 \pm 0,34$ resp. $9,4 \pm 0,17$ dygn) är emellertid inte statistiskt signifikant.

Botidens medelvärde för de sist kläckta ungar i 38 stora kullar (9,8 dygn) överensstämde väl med värdet för övriga ungar i sammanlagt 75 kullar av olika storlek (10,0 dygn). De smärre skillnaderna i medelvärden mellan olikstora kullar i det senare materialet (9,7-10,1 dygn, tabell 8 B) når aldrig i närheten av statistisk signifikans. Medelvärdet för det totala materialets 282 ungar var $10,0 \pm 0,05$ dygn i boet.

Bolämnandet

I 24 kullar med två-fyra ungar lämnade alla ungar boet inom två dygn, medelvärdet var $1,5 \pm 0,12$. Vid större kullstorlek tog det i fyra fall tre-fyra dygn innan samtliga ungar hoppat ut. Medelvärdet för 25 kullar var $2,5 \pm 0,19$ dygn. Den sist kläckta ungen var alltid bland de sista som lämnade boet. I de 10 kullar med sex ungar som ingår i tabell 8 vägde den sist kläckta ungen 39-43 gram (medelvärde $41,7 \pm 0,51$) och de övriga ungar 36-48 gram (medelvärde $42,7 \pm 0,46$) under sista dygnet i boet.

Ungarnas utveckling i de kullar där matningsfrekvensen studerades 1971-1973

I totalt fem kullar med 4 ungar, sex kullar med 5 ungar och tre kullar med 6 ungar registrerades matningsfrekvensen under juni månad 1971-

Tabell 6. Vikt i g för överlevande sist kläckta ungar i kullar med minst fyra ungar och för näst sist kläckta ungar i kullar med minst fem ungar i juni 1969 och 1971–73. A = antal vägda ungar, B = medelvikt i g, C = medelvårdets medelfel.

Weight in g of surviving last hatched nestlings in broods of at least four young and of second last hatched nestlings in broods of at least five young in June 1969, and 1971–73. A = no. of young weighed, B = mean nestling weight, C = standard error.

Dygn Nr Day No.	1969			1971			1972			1973		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1	12	4,5	0,28	8	4,7	0,34	24	4,8	0,16	14	5,0	0,20
2	12	7,5	0,51	10	7,0	0,41	20	7,5	0,28	15	8,2	0,35
3	12	11,2	0,54	13	11,7	0,54	20	11,7	0,38	13	12,7	0,50
4	12	15,8	0,47	14	16,9	0,91	21	17,3	0,57	15	17,7	0,76
5	10	22,2	0,60	14	22,7	0,98	18	23,2	0,59	14	22,4	0,94
6	11	27,3	1,21	14	29,0	1,11	21	30,2	0,66	16	28,0	0,89
7	12	31,2	1,36	13	34,4	0,84	21	35,5	0,69	15	32,0	1,27
8	10	32,4	2,24	12	37,8	0,92	21	39,9	0,71	13	36,0	1,34
9	9	35,6	1,45	10	41,1	0,55	15	40,3	0,88	10	39,9	1,39

Tabell 7. Ungarnas vikt i g vid nionde levnadsdygnet i kullar av olika storlek under tiden 15–25 juni och 15–25 juli 1971–1973.

Weight of nestlings in g on their ninth day of life in broods of various size 15–25 June and 15–25 July, 1971–1973.

	Kull- storlek Brood size	Antal ungar No. of nestlings	Vikt Weight			
			Min.	Max.	Medel Mean	S.E.
Juni June	1971	5	38	44	41,0	0,31
		6	36	44	41,2	0,77
	1972	3	39	45	42,1	0,48
		4	35	48	41,4	0,43
		5	31	48	40,1	0,90
		6	39	47	41,3	0,37
1973	3	41	43	42,3	0,82	
	4	30	43	39,5	0,95	
	5	32	45	40,0	0,75	
	6	39	43	40,5	0,73	
Juli July	1971	4	37	47	42,4	1,37
		5	39	45	42,1	0,53
	1972	3	34	46	39,2	1,30
		4	44	46	45,5	0,58
		5	40	47	42,5	1,47
	1973	3	39	43	41,0	0,57
		4	32	43	38,8	2,73
		5	40	45	41,4	0,84

1973 (Arheimer 1978c: tabell 7). Den sist kläckta ungen i vardera en 4-kull, en 5-kull och i två 6-kullar avled under 6–8:e levnadsdygnet efter dålig viktökning.

Det fanns inga statistiskt signifikanta skillnader i vikt under det nionde levnadsdygnet mellan

ungar från olika år eller skilda kullstorlekar. De tre först kläckta ungarna vägde $34\text{--}48$ gram (medelvärde $40,8 \pm 0,48$) och den sist kläckta i 4-kullarna liksom den näst sist och sist kläckta ungen i 5–6 kullarna $35\text{--}44$ gram (medelvärde $40,6 \pm 0,52$).

Tabell 8. Botidens längd för de sist kläckta ungarerna i stora kullar (A) och för alla övriga ungar (B). Kullstorleken anger antalet ungar i slutet av botiden.

Length of nestling period for the last hatched young in large broods (A) and for all other young (B). Brood size refers to the number of young alive at the end of the nestling period.

	Kullstorlek Brood size	Antal dagar No. of days					N	Medel- värde Mean	S.E.
		8	9	10	11	12			
A	4		4	4	2	2	12	10,2	0,34
	5		4	11	1		16	9,8	0,14
	6		6	4			10	9,4	0,17
			14	19	3	2	38	9,8	0,13
B	1-2	2	6	5	4	2	19	9,9	0,28
	3	2	15	11	3	3	34	9,7	0,18
	4	1	15	25	20	2	63	10,1	0,11
	5		16	33	16	4	69	10,1	0,10
	6		7	42	6	4	59	10,1	0,09
			5	59	116	49	15	244	10,0
A + B	Alla ungar All nestlings	5	73	135	52	17	282	10,0	0,05

Ungarnas utveckling i de stora kullar där matningsfrekvensen registrerades överensstämde alltså med undersökningsresultatet från det totala materialet (tabell 4, 5, 6 och 7). Erfarenheterna rörande matningsprestationen (Arheimer 1978c) var därmed representativa för biotopens rödvingetrastar.

Diskussion

Kläckningsresultatet

I en blandskogsbiotop belägen i södra Finland, på 62°N, kläcktes 95% av 421 ägg vid en flerårig undersökning av rödvingetrastens häckningsbiologi (Tyrväinen 1969). Andelen är större än de 86% av 933 ägg som kläcktes i fjällbjörkskogen vid 66°N (tabell 1) ($\chi^2 = 19,1$, $p < 0,001$).

En av orsakerna till skillnaden var den låga kläckningsprocenten i min undersökning 1969 (74%), då många ungar också dog under de första levnadsdygnen. Våren var ovanligt sen detta år med låg temperatur och stora mängder kvarliggande snö under första delen av häckningssäsongen (Arheimer 1973: figur 5, Arheimer 1978b: tabell 5; figur 7). Förklaringen till det dåliga kläckningsresultatet kan därför vara att

fåglarna hade svårt att finna föda och upprätthålla det normala intensiva ruvningsbeteendet (Arheimer 1978a). Förhållandena i södra Finland är troligen inte lika bistra under häckningstiden. I detta sammanhang kan emellertid även nämnas att snösparven *Plectrophenax nivalis* kläckte 91% och lappsparven *Calcarius lapponicus* 93% av äggen i norra Amerikas arktiska trakter vid 76°N (Hussell 1972).

Andelen kläckta ägg hos koltrasten *Turdus merula* och taltrasten *Turdus philomelos* i England konstaterades vara 88–96% (Lack 1949, Snow 1955, 1958). Liksom för rödvingetrasten i Ammarnäs var kläckningsandelen i olikstora kullar densamma i dessa engelska undersökningar. I Tjeckoslovakien kläcktes endast 61% av taltrastens ägg, huvudsakligen beroende på att en så stor andel som 24% försvann under ruvningen utan att häckningarna avbröts (Pikula 1969). Motsvarande siffra i mitt material var endast 1%.

De sist kläckta ungarernas överlevnad i stora kullar

Eftersom rödvingetrasten successivt började ruvningen redan under första hälften av äggläggning-

en kläcktes i stora kullar det näst sist lagda ägget ofta ett halvt dygn efter de tidigare lagda och det sista ägget efter ytterligare ungefär ett halvt dygn (Arheimer 1978a: tabell 7). Den sist kläckta ungen var alltså cirka ett dygn yngre än huvuddelen av kullen och därför klart mindre än övriga ungar (Arheimer 1973: figur 7), vilket gjorde att den torde haft svårt att hävda sig mot sina syskon om mattillförseln var otillräcklig.

Den mängd föda som fördes till varje unge var mindre ju större kullen var (Arheimer 1978c: figur 5). Medelvärden av de största antalen bobsök per dygn under dyggen 7–11 räknat från kläckningens början var 501, 518 och 488 för kullar med 4, 5 respektive 6 ungar vilket visade att rödvingetrasten utnyttjade sin maximala matningskapacitet redan vid kullar med 4 ungar (Arheimer 1978c: tabell 7). Det är därför sannolikt att de sist och näst sist kläckta ungarna i stora kullar med dålig viktökning avlidit på grund av svält, vare sig de påträffades döda eller försvann ur bona (tabell 4).

Tyrväinen (1969) gjorde samma erfarenheter vid sina undersökningar av rödvingetrastens häckningsbiologi. Antalet matningar per unge i slutet av botiden var lägre i 6-kullar än vid mindre kullar. Av totalt tio ungar, som dog i boet, var fem de sist kläckta i kullar med 6 ungar.

Även för koltrasten *Turdus merula* har konstaterats att den börjar ruvningen innan kullen är fullagd (Enemar 1958) och att de sist kläckta ungarna dör en efter en när det råder brist på föda (Snow 1958). Hohlt (1957) hävdade att björktrasten *Turdus pilaris*, och Siivonen (1936) att taltrasten *Turdus philomelos* inte börjar ruva förrän kullen är färdiglagd. Mina erfarenheter från ett 50-tal björktrasthäckningar och cirka 20 taltrastbon i fjällbjörkskogen var emellertid, att båda dessa arter ruvade innan sista ägget lades, och att en unge kläcktes något senare än de övriga, samt att denna minsta unge ibland avled efter dålig viktökning. Det är därför min uppfattning att det antal ungar, som kom att överleva botiden, vid födobrist reglerades på samma sätt även hos björktrasten och taltrasten.

Löhr (1968) hävdade att den eller de sist kläckta ungarna hos hålbyggande tättingar som regel dog av undernäring vid otillräcklig tillförsel av föda och att detta sätt att reglera antalet ungar visserligen förekom men var mindre vanligt hos fribyggare. Många ingående undersökningar av



Figur 6. Rödvingetrastens ungar stannar vanligen 10 dagar i boet. På denna bild är de 5 dagar gamla. Foto: Bruno Helgesson/LUVRE.

Five day old Redwing nestlings.

icke hålbyggande arter har emellertid visat att den sist kläckta ungen först avlidit (Lockie 1955, Snow 1958, Ricklefs 1965, Brenner 1966, Willson 1966, Tyrväinen 1969, Haukioja 1970, Holcomb 1970, Seel 1970, Hussel 1972 m.fl.). Det är därför min uppfattning, att denna metod att säkra överlevnaden för de största ungarna när födan inte räcker för hela kullen, är vanlig även bland fribyggande tättingar. Lack (1954, sid. 41) undervärderade den biologiska betydelsen av ruvningens igångsättande innan kullen var färdiglagd, när han hävdade att förhållandet hade betydelse för ungarernas överlevnad endast hos arter med lång boungetid och mer eller mindre varierande födotillgång.



Figur 7. Somliga år finns mycket snö kvar i slutet av maj när rödvingetrasten startar äggläggningen. Foto: Ola Arheimer/LUVRE.
In some years a lot of snow remains in late May, the time the Redwing starts laying.

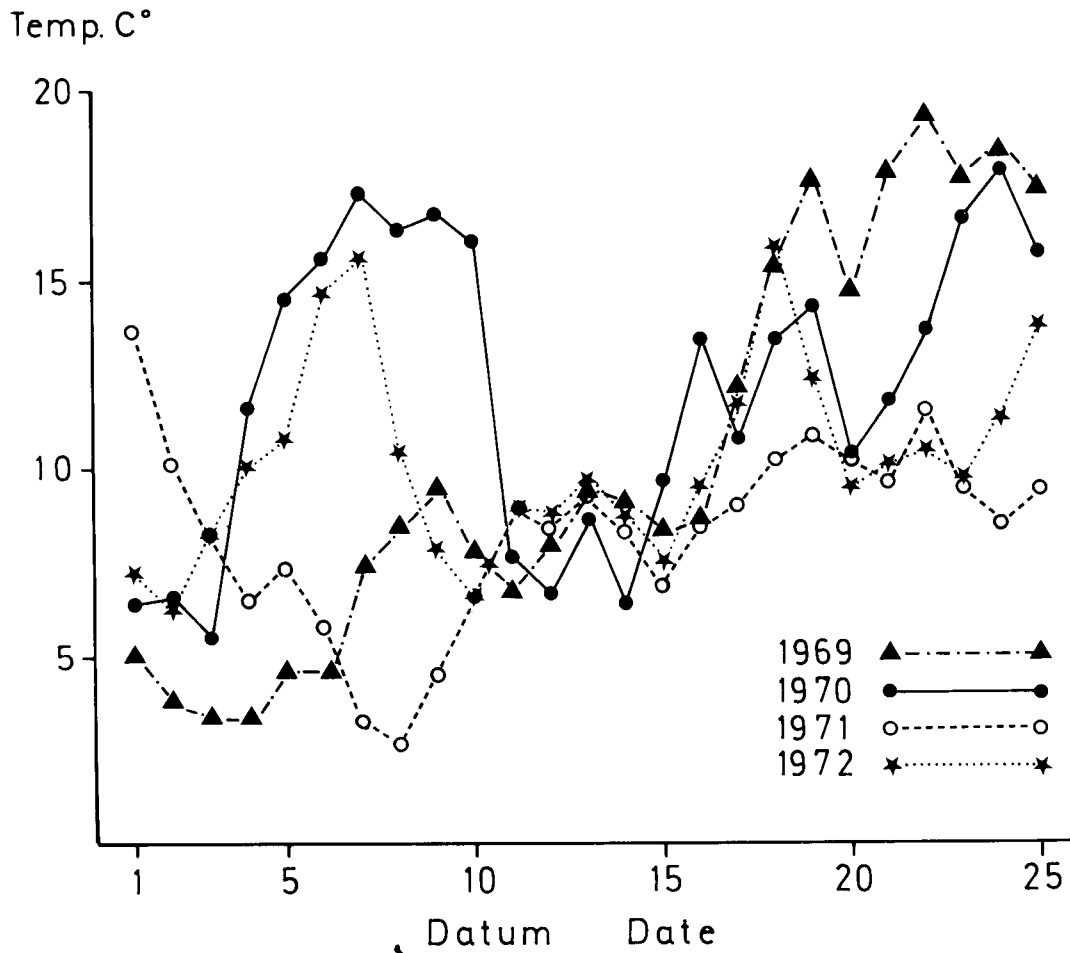
Ungarnas viktutveckling under olika år

Ungarnas föda torde till ungefär 90% ha bestått av dagmaskar (Lumbricidae) under åren 1969–1972, eftersom fjällbjörkmätarlarver *Oporinia autumnata* inte förekom talrikt dessa år, vilket däremot var fallet 1973 (Arheimer 1978c: tabell 2). Vågningarna under juni (tabell 5, 6) utfördes nästan uteslutande mellan den 10:e och 25:e. Medeltemperaturen under perioden 1–25 juni för åren 1969–1972 framgår av figur 8.

Åren 1969 och 1970 föll endast 3 mm regn under juni fram till den 25:e, fördelat på tre respektive ett enda tillfälle. Från mitten av månaden rådde båda åren en värmebölja med molnfri himmel och maximitemperaturer på upp till 26°C. De flacka sänkorna med fjolårslöv och småbäckarnas sluttningar, som normal var rödvingetrastarnas fourageringsplatser, torkade ut fullständigt. Torkan var svårast 1970, eftersom en vecka i början av månaden också var osedvanligt varm detta år, medan förhållandena 1969

präglades av låg temperatur med kvardröjande snö i månadsskiftet maj–juni (Arheimer 1973: figur 3, 5). Det är min uppfattning, att de sist kläckta ungarernas död i stora kullar 1970 (tabell 4) och den dåliga viktökningen över huvud taget 1969 och 1970 (tabell 5, 6) orsakades av att rödvingetrastarna på grund av torkan inte kunde finna tillräckligt med dagmaskar att föda ungarerna med.

År 1971 präglades av en jämn medeltemperatur kring cirka 8–11°C under bounetiden. Fram till den 25:e föll under juni 34 mm regn, fördelat på 13 dygn. Samtliga ungar i de sju bon med 5–6 ungar som vägdes detta år utvecklades väl. År 1972 förekom varma perioder i början och mitten av juni. Nederbörden var emellertid mycket riklig. Inte mindre än 97 mm regn föll under 13 av de 25 första dagarna av juni. De sist kläckta ungarernas död i 6-kullarna (tabell 4) kan detta år ha haft samband med att matningsfrekvensen vid rikliga regn minskade, eftersom den ena föräldrafågeln låg skyddande på ungarerna. Övriga ungar



Figur 8. Medeltemperaturen i Tärnaby under perioden 1–25 juni.
Mean temperature at Tärnaby during June 1–25.

tillväxte väl. Någon brist på åtkomliga daggmaskar på grund av torka var det som framgått vare sig 1971 eller 1972.

Eftersom ungarna i kullar som kläcktes i juli 1971–1973 vägde lika mycket under sitt nionde levnadsdygn som juniungarna vid samma ålder (tabell 7) kan de nästan identiska viktutvecklingskurvorna i figur 5 användas för att generellt beskriva de överlevande ungararnas tillväxt. Tyrväinen (1969, figur 32) vägde 52–105 ungar per dag under de första nio dyggen av botiden, innefattande troligen cirka tio sist kläckta ungar som tillväxte dåligt och dog. Hans ungar var i medeltal 2–3 gram tyngre under 8–9 dygnet än de överlevande ungararna i hela mitt material.

För åren 1971–1973 överensstämde de överlevande ungararnas viktutveckling i den subalpina ängsbjörkskogen vid 66°N med ungararnas viktutveckling i blandskogsområdet i södra Finland på 62°N. Eftersom boungnetiden i den finska undersökningen (Tyrväinen 1969) var lika lång som i mitt material ($10,0 \pm 0,05$ dygn, tabell 8), vägde ungararna i de två biotoperna när de lämnade boet i genomsnitt lika mycket under år med god tillgång på föda i fjällen.

De sist kläckta ungararna tillväxte långsammare än de först kläckta enligt Tyrväinen. Skillnaden var cirka 4 gram under sjunde levnadsdygnet och cirka 7 gram under det åttonde vid ett 20-tal vägningar av vardera gruppen ungar. Det fram-

går emellertid inte hur materialet var fördelat mellan olika år eller hur många av de vägda sist kläckta ungar som senare dog av undernäring, varför det är svårt att värdera den biologiska betydelsen av dessa viktangivelser. I mitt material uppnådde de överlevande sist och näst sist kläckta ungar samma vikt som sina äldre syskon innan de lämnade boet. Detta måste ha varit av betydelse för reproduktionen, eftersom välnärda ungar har större möjlighet att klara sig i fortsättningen jämfört med magra.

Det kan synas märkligt att ungaras vikt under det nionde levnadsdygnet åren 1971–1973 var likartad i alla kullstorlekar (tabell 7), trots att mängden föda som fördes till varje unge var mindre ju större kullen var (Arheimer 1978c: figur 5). Förklaringen kan delvis vara att värmeförlusterna per unge var mindre i stora kullar, i likhet med vad som konstaterats vara fallet hos bl.a. talgoxen *Parus major* (Royama 1966, Mertens 1969, Perrins 1973, O'Connor 1975). Dessutom var födotillförseln troligen något större vid de häckningar som ledde till sex normaltunga ungar i slutet av botiden än vad resultatet rörande matningsprestationen visade, eftersom två av de sist kläckta ungar i denna undersökning tre 6-kullar dog av svält dygnet efter det att registreringarna avbrutits.

Antalet flygga ungar från äggkullar av olika storlek under skilda delar av häckningssäsongen

Lack framförde, som nämnts i inledningen, hypotesen att kullstorleken hos fågelarter som föder upp sina ungar i boet ytterst bestäms av det maximala antal ungar som föräldrarna i genomsnitt kan skaffa tillräckligt med föda åt. En arts kullstorlek skulle sålunda bli framselektad genom att de flesta ungar som uppnår könsmognad kommer från kullar av viss storlek och som genom ärftlighet därför blir vanligast. Hypotesen innebär att åtminstone en del av ungar i ovanligt stora kullar oftast svälter, men också att svält kan uppkomma i de vanligaste kullstorlekarna under år då födotillgången är mindre än normal.

Rödvingetrasten utgör enligt mina undersökningar exempel på en art som passar in mycket väl på Lack's hypotes. Sex ägg var den vanligaste kullstorleken under juni (Arheimer 1978b: tabell 1, 3) och gav 1,0 fler vuxna boungar (tabell 2) än den näst vanligaste kullstorleken, 5 ägg.

Hälften av ungar med ordningsnummer 6 vid kläckningen och en tredjedel av ungar med nummer 5 avled i kullar med 5–6 ungar på grund av svält (tabell 4), säkerligen beroende på att föräldrarna inte kunde skaffa tillräckligt med föda (Arheimer 1978c: figur 5). Detta visar att större kullstorlek än 6 ägg vanligen inte kan ge fler flygga ungar. I fyra av de kullar som innehöll 7 ägg 1968 (Arheimer 1978b: tabell 4) ringmärktes emellertid sju ungar, och i två fall var de nästan stora nog att lämna boet, vilket visar att sju ungar kan födas upp (troligen också med god viktökning) under speciellt gynnsamma förhållanden. För att närmare utreda hur rödvingetrasten klarar att föda upp sju ungar fordras emellertid undersökningar av experimentellt förstörade kullar under flera år. Erfarenheterna från de redovisade naturliga materialen (tabell 2, 3, 4) tyder emellertid på att antalet flygga ungar genomsnittligen inte skulle bli större än från kullar med 5 eller 6 ägg och att 7-kullarna därför är tillfälliga adaptiva modifikationer hos troligen erfarna honor i mycket god kondition. Kullar med 4 ägg var fåtaliga under den tvåveckorsperiod i början av häckningssäsongen då 80% av äggläggningarna i biotopen skedde. Det är mycket troligt att dessa små kullar lades av unga och därmed oerfarna förstagångsläggare (Arheimer 1978b).

Den andel lagda ägg som resulterade i vuxna boungar var större i slutet av häckningssäsongen än i början (77 respektive 69%, tabell 2, 3). Trots att kullstorleken minskade med cirka ett ägg under säsongens lopp (Arheimer 1978b: tabell 1) utgjorde skillnaden i det antal ungar som lämnade boet därför endast 0,3 per kull. Av det faktum att ungar i juli blev lika tunga som i juni (tabell 8) framgår att rödvingetrasten inte hade svårigheter att skaffa tillräckligt med föda under botiden till de sena kullarna.

Hur många ungar av respektive kullstorlek från skilda delar av säsongen som kom att häcka följande år kunde inte utredas, eftersom det nätfångstjobb som skulle erfordras förutsätter ett mycket större antal ringmärkta ungar än vad som fanns vid min undersökning. Det är emellertid mycket troligt att de rödvingeungar som lämnade boet i slutet av häckningssäsongen hade svårare att överleva, jämfört med ungar från tidiga kullar. Dels hade de en månad kortare tid på sig för tillväxt och näringsupplagring inför flyttningen, dels måste de ha varit underlägsna äldre kullar av rödvingetrast, björktrast och

taltrast som fanns i biotopen i månadsskiftet juli–augusti (Fredriksson i brev 1972, Arheimer, Hanson & Nyholm 1973, Arheimer 1977) vid konkurrensen om maskfödan. Vidare kan rödvingetrastens ungar inte flyga när de lämnar boet och är därför mycket beroende av föräldrarnas förmåga att skaffa föda speciellt under den första tiden. Eftersom de gamla rödvingetrastarna i Lappland ruggar så kraftigt under slutet av juli att deras flygförmåga måste bli väsentligt nedsatt (Haukioja 1971), har de troligen svårt att ta hand om ungarna vid denna tid. Ovan nämnda förhållanden kan ha haft betydelse när rödvingetrastens benägenhet att dels endast lägga en kull, dels minska kullstorleken med häckningssäsongens fortskridande, selekterades fram (Arheimer 1978b).

Jag önskar framföra ett varmt tack till fil. kand. Bengt Arvidson för hans goda hjälp vid fältarbetet under juni 1971–1973. Jag tackar också professor Anders Enemar och fil. dr. Conny Askenmo för värdefulla synpunkter vid uppsatsens utarbetande. Ekonomiskt bidrag till undersökningen har erhållits genom anslag till professor Anders Enemar från Statens Naturvetenskapliga forskningsråd (Dnr 2180, 19–21) för fågelforskning i Ammarnäsområdet.

Summary

Hatching success, nestling weight development, and nestling survival in the Redwing *Turdus iliacus* in subalpine birch forest 500–600 m a.s.l. at Ammarnäs (65.58°N, 16.17°E), Swedish Lapland are described.

In 1969–73, 86% of a total of 933 eggs laid in June hatched (Table 1). The proportion was lower in 1969 (74%), possibly the result of low ambient temperatures and large amounts of remaining snow (Arheimer 1973), which might have affected the females' possibilities to obtain enough food and to maintain an effective incubation.

The number of nestlings per brood surviving to fledging varied considerably between years. In June 1969–73, a mean of 4.3 young were produced from clutches of six and 3.3 from clutches of five (Table 2). In July 1971–76 3.7 young fledged from clutches of five and 3.2 from clutches of four (Table 3). A few large clutches of seven eggs in June and of six eggs in July (Arheimer 1978b, Table 1) probably belonged to old, experienced females in good condition. The most common clutch size, in both June and July, was also the most productive.

There was no correlation with hatching order in 28 nestlings which died during the nestling period after having experienced a normal weight development (Table 4), whereas 42 out of 48 young which died after having shown a poor weight increase were the last or next to the last to hatch in their respective brood. In broods of six, half, and in broods of five, one third of the last hatched young died from starvation. The parents were often feeding at maximum capacity already with a brood of four; the amount of food per nestling decreased with increasing brood size (Arheimer 1978c). The last hatched young were about one day younger than the rest of their brood (Arheimer 1978a) and thus were likely to die first when food was short.

In the period 10–25 June in both 1969 and 1970, surviving

young showed a slower weight increase than in 1971–73 (Tables 5 and 6). In 1969–72, earthworms probably constituted some 90% of the nestling food as larvae of *Oporinia autumnata* were scarce compared with 1973 (Arheimer 1978c). In both 1969 and in 1970, only 3 mm rain fell during the first 25 days of June, and the weather was sunny with high temperatures, especially in 1970 (Figure 2). Suitable foraging areas were therefore dry. It is concluded that both the death of last hatched young in large broods in 1970 (Table 4) and the nestlings' poor weight increase in both years (Tables 5 and 6) are explained by the parent Redwings' difficulties in finding enough earthworms for their broods.

In 1971 and 1972, temperatures were lower and precipitation rich. The fact that some last hatched young in broods of six died in 1972 might be due to low feeding frequency caused by continuous rain forcing one of the parents to brood the young all the time.

In 1971–73, the last and next to the last young to hatch from large clutches weighed as much as the three young which hatched first (Tables 5 and 6). In these years, young from large and small broods weighed about the same in June and July on their ninth day. Their weight increase also agreed with that found in mixed forest in southern Finland (Tyrväinen 1969). As the nestling period was of equal length (10.0 ± 0.05 days at Ammarnäs, Table 8) in the two areas in years when food was abundant in the birch forest, the young had about the same fledging weight as in southern Finland.

The young hatching in July have one month shorter period before migration than those hatching in June. Furthermore, in Lapland adult Redwings moult so heavily in July that their flying ability must be considerably reduced (Haukioja 1971), thus possibly affecting their chances of caring for their young. The latter also face competition from broods hatched in June. These factors probably explain why clutch size decreases with season and why the Redwing is singlebrooded in Lapland (Arheimer 1978b).

To summarize: the Redwing data support Lack's (1947–48, 1954) hypothesis regarding the evolution of clutch size. In the Redwing, the most common clutch size results in the maximum brood size that the parents can feed and consequently in the largest number of surviving young. In large broods, the last young to hatch often starve to death.

Litteratur

- Arheimer, O. 1973. Rödvingetrastens *Turdus iliacus* häckningsbiologi i fjällbjörkskog vid Ammarnäs. *Vår Fågelvärld* 32: 1–10. (English summary).
- Arheimer, O. 1977. Fågelsammansättningen i ängsbjörkskogen på Valles och Gaisatjs sydsluttningar 8–10 sept. 1977. *LUVRE-symposiet 1977. Stencil*.
- Arheimer, O. 1978a. Äggläggning, ruvning och kläckning hos rödvingetrast *Turdus iliacus* L. i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. *Vår Fågelvärld* 37:297–312. (English summary).
- Arheimer, O. 1978b. Kullarnas antal och storlek hos rödvingetrast *Turdus iliacus* L. i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. *Anser, Suppl.* 3:15–30. (English summary).
- Arheimer, O. 1978c. Födoval och matningsprestation hos rödvingetrast *Turdus iliacus* L. i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland. *Anser, Suppl.* 3:31–46. (English summary).

- Arheimer, O., Hanson, S.-A. & Nyholm, E. 1973. Nätfångst av fågel på Kaissats' - Valles sydsluttningar 26.7-4.8 1973. *LUVRE-symposiet 1974. Stencil*.
- Brenner, F. J. 1966. The influence of drought on reproduction in a breeding population of Redwinged Blackbirds. *Amer. Midl. Natur.* 76:201-210.
- Enemar, A. 1958. Om ruvningens igångsättande hos koltrast, *Turdus merula*. *Vår Fågelvärld* 17:81-103. (English summary).
- Haukioja, E. 1971. Summer schedule of some subarctic passerine birds with reference to postnuptial moult. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 7:60-69.
- Hohlt, H. 1957. Studien an einer süddeutschen Population der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*). *J. Orn.* 98:71-118.
- Holcomb, L. C. 1970. Growth of nestling American Goldfinches depending on the number in the nest and hatching sequence. *Bird-Banding* 41:11-17.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch-size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.* 42:317-364.
- Lack, D. 1947-48. The significance of clutch-size. *Ibis* 89:302-352, 90:25-45.
- Lack, D. 1949. Family-size in certain thrushes (Turdidae). *Evolution* 3:57-65.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Univ. Press, Oxford.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Lockie, J. D. 1955. The breeding and feeding of Jackdaws and Rooks with notes on Carrion Crows and other Corvidae. *Ibis* 97:341-369.
- Löhrl, H. 1968. Das Nesthäkchen als biologisches Problem. *J. Orn.* 109:384-395.
- Mertens, J. A. L. 1969. The influence of brood size on the energy metabolism and water loss of nestling Great tits *Parus major major*. *Ibis* 111:11-16.
- O'Connor, R. J. 1975. The influence of brood size upon metabolic rate and body temperature in nestling Blue tits *Parus caeruleus* and House sparrows *Passer domesticus*. *J. Zool., Lond.* 175:391-403.
- Perrins, C. M. 1973. Some effects of temperature on breeding in the Great tit and Manx shearwater. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 19:163-173.
- Pikula, J. 1969. Contribution towards the knowledge of ecology and breeding biology of *Turdus philomelos* Brehm, 1831, in Czechoslovakia. *Zool. listy* 18:343-368.
- Ricklefs, R. E. 1965. Brood reduction in the Curve-billed Thrasher. *Condor* 67: 505-510.
- Royama, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great tits *Parus major*. *Ibis* 108:313-347.
- Seel, D. C. 1970. Nestling survival and nestling weights in the House Sparrow and Tree Sparrow *Passer* spp. at Oxford. *Ibis* 112:1-14.
- Siivonen, L. 1939. Zur Ökologie und Verbreitung der Singdrossel *Turdus ericetorum philomelos* (Brehm). *Ann. Zool. Soc., Vanamo* 7:1-289.
- Snow, D. W. 1955. The breeding of the Blackbird, Song Thrush and Mistle Thrush in Great Britain. Part III: Nesting success. *Bird Study* 2:169-178.
- Snow, D. W. 1958. The breeding of the Blackbird, *Turdus merula*, at Oxford. *Ibis* 100:1-30.
- Tyrväinen, H. 1969. The breeding biology of the Redwing (*Turdus iliacus* L.). *Ann. Zool. Fenn.* 6:1-46.
- Willson, M. F. 1966. Breeding biology of the Yellow-headed Blackbird. *Ecol. Monogr.* 36:51-77.

Ola Arheimer, Magasinsvägen 58,
S-681 00 Kristinehamn