

En långtidsstudie av talgoxens *Parus major* häckningsbiologi i ett mellansvenskt blandskogsområde

A long-term study of the breeding biology of the Great Tit Parus major in a mixed forest in South Central Sweden

KARL GUSTAV SCHÖLIN

Abstract

A nestbox-breeding population of Great Tits *Parus major* was studied from 1948 to 2008 in a mixed coniferous-deciduous forest near Örebro, South Central Sweden. The population was relatively stable around 20 pairs until the mid-1980s after which it increased markedly. Mean laying date was advanced by almost 5 days over the 60-year period, with most of the change taking place after 1985. The mean size of first clutches was 8.72 and was negatively related to number of breeding pairs. Mainly because of Pine Marten *Martes martes* predation, the mean number of fledged young was only 5.76 (all nests) and

7.37 (nests with at least one fledgling). The proportion of second clutches varied from zero to c.20%. Second clutches had a mean size of 7.00 eggs, slightly less than that of replacement clutches (7.29). The mean number of young fledging from these two categories of broods combined was 5.5. Both the clutch size and fledging success found in this study are similar to those in other Swedish studies at similar latitudes.

Karl Gustav Schölin, Kyrkvärdsg. 10, SE-702 84 Örebro, Sweden. E-mail: kalle.scholin@gmail.com

Received 27 March 2009, Accepted 29 May 2009, Editor: S. Svensson

Intresset för fågelholkar och dessas invånare väcktes redan den 9 maj 1946 då jag åhörde ett föredrag av Anders Enemar på Örebro Biologiska Förening om hans studier av holkhäckande fåglar i ett skogsområde utanför Kumla. Detta medförde att jag började tillverka och placera ut holkar i större omfattning och kontrollera dessas innehåll regelbundet. Några ambitioner att publicera resultatet fanns ej från början, men med åren och en allt större mängd insamlade data kunde det kanske vara av intresse att i någon form delgiva resultatet. Talgoxen *Parus major* är en av de mest studerade arterna i Europa genom sin vana att ta holkar i anspråk för sin häckning, vilket gör det lätt att samla in data om dess häckningsbiologi. Föreliggande undersökning skall ses som ett bidrag till vår kunskap om den geografiska variationen i artens häckningsbiologi.

Metod och studieområde

Området där holkarna varit placerade ligger cirka 8 km sydost om Örebro tätort (59°14' N, 15°13' O). Biotopen består huvudsakligen av blandskog med en del insprängda små åkerlyckor. Några större ingrepp, som kalhyggen och dylikt, har ej skett under perioden men en del mindre förändringar har det

naturligtvis blivit på sextio år. De små åkrarna, som brukades de första trettio åren, är nu lämnade åt sitt öde med begynnande igenväxning som följd, och mer lövskog, främst björk och asp, har brett ut sig i området under senare tid. Holkarna har varit placerade inom en rektangel cirka 1 km lång och 500 m bred, där holkarna sitter längs en mycket slingrande linje. Det inbördes avståndet varierar mellan 40 och 200 m beroende på terrängens beskaffenhet. Holkarna har ej varit av någon standardiserad typ utan har varierat en del beroende på tillgången på virke. Största delen har varit av konventionell typ av ohyvlade bräder, men även en hel del så kallade naturholkar, tillverkade av innanmurkna stammar, har använts. Bottendiametern har varierat mellan 10 och 14 cm och ingångshålets storlek från 28 till 30 mm. Holkarnas lock har varit avtagbart så det varit lätt att kontrollera ägg och ungfuglar. Alla holkar har årligen rensats före häckningsstarten och trasiga holkar bytts ut. Holkarna har varit placerade 2 till 3 m över marken.

Antalet holkar har under åren varierat mellan 60 och 80 med undantag för några år i början av perioden då de uppgick till mellan 80 och 100. Beläggningen av holkarna har pendlat mellan 70 och 95% under åren men med en markant förändring

av artsammansättningen under framförallt de senaste femton åren. Talgoxen har från knappa 30 % ökat sin andel till cirka 45%, blåmesen *Cyanistes caeruleus* från endast 2–3% till över 30%, medan svartvita flugsnapparen *Ficedula hypoleuca*, som tidigare lade beslag på 40% till 50% av holkarna, numera endast uppgår till 15–25 % av häckningarna. Övriga arter som entita *Poecile palustris*, svartmes *Periparus ater* och nötväcka *Sitta europaea* utgör sammanlagt knappt 5% av bebyggarna. Ambitionen har varit att gå igenom och kontrollera holkarna en gång i veckan, men brist på tid har medfört att det vid enstaka tillfällen gått 9–10 dagar mellan holkbesöken.

För beräkning av datum för första ägg har jag använt den allmänt vedertagna metoden, dvs antagit att fåglarna lägger ett ägg per dag tills kullen är fulltalig och räknat bakåt från observerat äggantal i icke fullagda kullar. Avgränsningen av förstakullar försvåras av förekomsten av omläggningar, men kullar som påbörjats efter den 20 maj har säkerligen varit omläggningar. Ett undantag utgör den extremt kalla våren 1995 då en stor del av honorna påbörjade häckningen först efter den 20 maj. Antalet kullar, som presenteras, skiljer sig ibland på grund av att framför allt datum för första ägg saknas för vissa kullar.

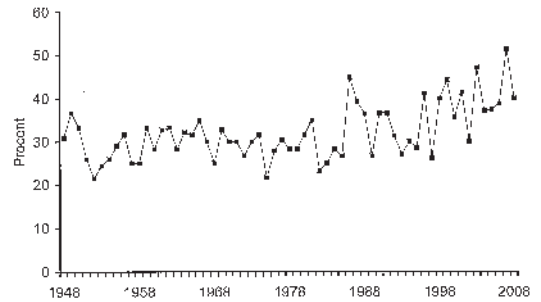
Omläggningar och andrakullar följdes inte lika noggrant som förstakullarna. Av den anledningen saknas uppgift om läggdatum eller kullstorlek för ett antal av dessa. För två av åren, 1964 och 1965, saknas data helt.

Temperaturdata för den närmast belägna stationen, Örebro, har tagits från SMHI:s årsböcker och dessas efterföljare, *Väder och Vatten*. Statistiska test har utförts i SYSTAT (Wilkinson 1990).

Resultat

Beståndsutveckling och beståndsvariation

Antalet häckande par har varierat en hel del genom åren från 13 par år 1975 till 41 par 2007. Över hela perioden 1948–2008 skedde en genomsnittlig ökning av talgoxpopulationen med 0,13 par per år (linjär regression, $Y = -233,94 + 0,129 X$, $P = 0,001$). Eftersom antalet holkar inte varit konstant, ger andelen holkar med förstakullar av talgoxe antagligen en riktigare bild av beståndsvariationen. Således var endast 21,5% av holkarna bebodda av talgoxe år 1952 mot hela 51,3% år 2007 (Figur 1). Som framgår av figuren var populationen relativt stabil till en bit in på 1980-talet, varefter den har ökat. Samtidigt har också variationen mellan år ökat markant.



Figur 1. Procenten holkar bebodda av talgoxe åren 1948–2008.

The proportion (%) of nestboxes occupied by Great Tits during 1948–2008.

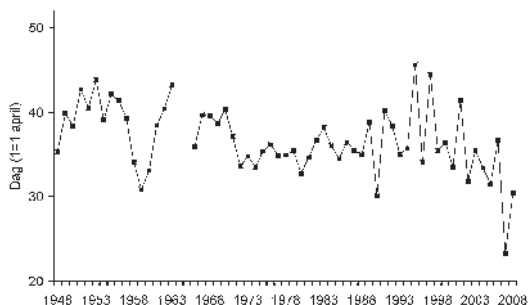
Något samband (korrelation) mellan antalet häckande par och föregående vinters temperatur (uttryckt som medeltemperatur för december–februari respektive december–mars) kan ej konstateras trots att flera riktigt stränga vintrar inträffade under perioden ($P > 0,1$ i båda fallen).

Bobyggnad

Bobyggnad inleds på denna breddgrad någon gång i april. Boet är mycket välbyggt av mossor med en djup bobale fodrad med diverse mjuka material fågeln kan finna i omgivningen. Älgår har ofta varit ett dominerande inslag. Normalt är boet cirka en decimeter tjockt i en vanlig holk. Under en period med kraftig predation av mård *Martes martes* i holkarna provade jag med holkar, som var en decimeter djupare än normalt för att mården ej skulle nå ner till boet, men det resulterade i att talgoxarna byggde betydligt tjockare bon än normalt, så den avsedda effekten uteblev helt. Ett alltför stort avstånd mellan ingångshål och bobale vill tydligen talgoxarna undvika.

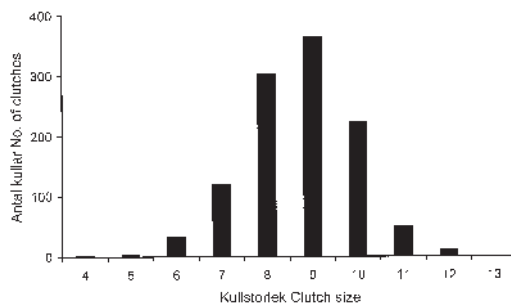
Ägglägningsstart

Medeldatum för första ägg för hela perioden 1948–2008 var den 6 maj baserat på 1035 kontrollerade förstakullar (Figur 2, Appendix 1), med en klar tendens till en tidigare ägglägningsstart under senare år. Sett över hela perioden har lägningsstarten blivit 0,08 dagar tidigare per år, vilket alltså innebär 4,8 dagar från 1948 till 2008 (linjär regression, $Y = 192,397 - 0,079X$, $N = 59$, $P = 0,001$). Det är dock stora variationer mellan åren, till största delen beroende av vädret i andra hälften av april och första dagarna av maj. Lägningsstarten visade ett



Figur 2. Medeldatum för första ägg hos talgoxe åren 1948–2008.

Mean egg date in Great Tits during 1948–2008.



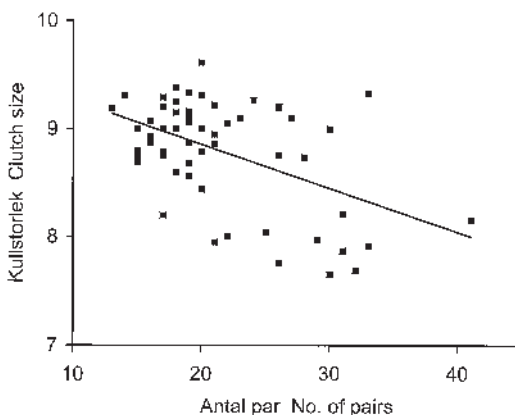
Figur 3. Kullstorleksfördelningen för samtliga förstakullar av talgoxe 1948–2008 (N = 1115).

Clutch size distribution for first clutches of Great Tits recorded during 1948–2008 (N = 1115).

negativt samband med medeltemperaturen under april (dag 1 = 1 april, linjär regression, $Y = 40,176 - 0,748X$, $N = 59$, $P = 0,013$), dvs en grads högre temperatur innebar tre kvarts dygns tidigare läggning. Högtrycksbetonat väder i april med oftast mycket kalla nätter men varma och soliga dagar har dominerat de år när häckningarna startat tidigt, som till exempel 2007, då medeldatum för 36 kontrollerade kullar blev rekordtidiga 23 april, vilket är hela sju dagar tidigare än någon notering under perioden. Motsatsen var 1995, då en mycket kall vår med kraftiga snöfall den 10 och 11 maj resulterade i ett så sent medeldatum som den 15 maj. Medan medeltemperaturen för april under perioden 1948–1984 inte visat någon statistiskt signifikant förändring, har den under de följande 24 åren stigit med 0,14 grader per år eller totalt nästan 3,4 grader (linjär regression, $P = 0,002$). Talgoxarnas 0,22 dagar per år tidigare läggningsstart under samma period är emellertid inte statistiskt signifikant.

Kullstorlek

Den vanligaste kullstorleken har varit 9 ägg (Figur 3, se också Appendix 1) och medelkullstorleken 8,72 ($N = 1115$ kullar), men en tydlig nedgång av antalet ägg i kullarna påbörjades i början av 1990-talet, och under 2000-talet har talgoxhonorna i medeltal lagt cirka ett ägg mindre än i början av undersökningsperioden, och 8-äggskullar har dominerat de senaste tio åren. Sambandet mellan medelkullens storlek och antalet häckande par är negativt (Figur 4, linjär regression, $Y = 9,707 - 0,041X$, $N = 59$, $P < 0,001$), dvs en ökning med ett par har inneburit en kullstorleksminskning med

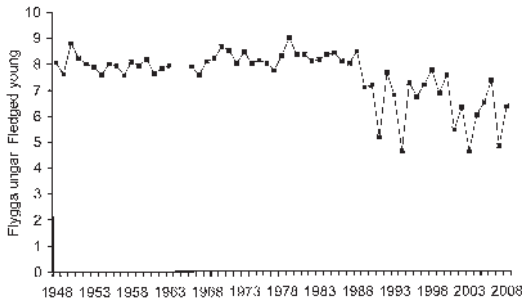


Figur 4. Medelkullens beroende av populationstätheten hos talgoxe 1948–2008.

The relationship between mean clutch size and population density in Great Tits, 1948–2008.

cirka 0,04 ägg. Däremot fanns inget samband mellan medelkullens storlek och äggläggningens start (multipel regression, läggdatum: $P = 0,5$, population: $P = 0,001$).

Inom enskilda år har som regel de tidigast påbörjade kullarna haft störst antal ägg och antalet har därefter minskat undan för undan ju senare kullarna påbörjats. Sambandet mellan kullstorlek och datum har emellertid varierat avsevärt mellan åren. I medeltal för samtliga år har minskningen varit cirka 0,03 ägg/dag. Vissa år har minskningen varit mycket markant, medan förstakullarna andra år varit av konstant storlek eller till och med ökat



Figur 5. Variationen i antalet flygga ungar hos talgoxe under åren 1948–2008. Figuren är baserad på kullar varifrån åtminstone en unge blev flygg.

The variation in Great Tit fledging success during 1948–2008. The Figure is based on the number of broods from which at least one young fledged.

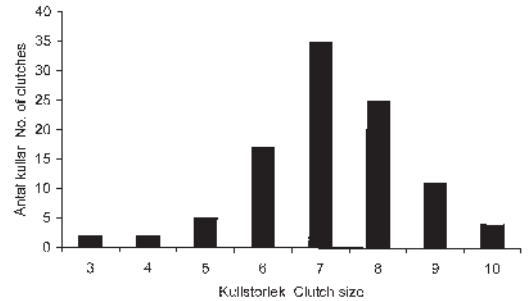
något med säsongens framskridande (data ej redovisade här).

Ungproduktion

Antalet flygga ungar har jag valt att redovisa på två sätt, dels som antal flygga per påbörjad häckning (minst ett ägg lagt) och dels som antal flygga i kullar där minst en unge uppnått flygg ålder (Appendix 2). Som ett mått på födotillgången och vädrets inverkan blir det första alternativet starkt missvisande en del år på grund av onormalt hög predation av främst mård, som kan åstadkomma stor förödelse i en holkhäckande population. De många kullar 1950 och 1951, från vilka inga ungar blev flygga, beror till viss del på att jag ringmärkte alla ruvande honor, vilket ledde till många övergivna kullar som omedelbart överbyggdes av svartvit flugsnappare. Men även efter det att jag slutat ringmärka ruvande talgoxhonor blev en del kullar övergivna, oftast under äggläggningsperioden, och holkarna övertagna av flugsnappare. Som framgår av Appendix 2 har häckningsresultaten kraftigt försämrats de senaste tjugo åren, med betydligt färre ungar som lämnat bona. Också variationen i framgång har ökat (Figur 5). Från totalt 1180 påbörjade kullar (dvs där åtminstone ett ägg lagts) lämnade i medeltal 5,76 ungar holken. Motsvarande siffra för 922 kullar, varifrån minst en unge blev flygg, var 7,37 (se Appendix 2).

Omlagda kullar och andrakullar

Den vissa år omfattande predationen resulterade i att ett varierande antal honor lade en ny kull. Un-



Figur 6. Kullstorleksfördelningen för omlagda kullar och andrakullar (kombinerade) av talgoxe (N = 101). Observera att andrakullar endast följdes en del av åren.

Clutch size distribution for replacement and second clutches of Great Tits combined (N = 101). Note that second clutches were monitored only in some years.

der sådana omständigheter är det ibland svårt att avgöra om en viss kull är omlagd eller representerar en andrakull. Jag har som andrakullar betraktat kullar där första ägget lades cirka en vecka efter det att årets tidigaste förstakull lämnat boet. Andelen andrakullar (i % av antalet startade förstakullar) har under perioden varierat från noll till 21%. Skillnaden i äggkullens storlek mellan vad som bedömts vara omläggningar respektive genuina andrakullar är i medeltal blott en knapp tredjedels ägg (7,29 mot 7,00 ägg, N = 62 respektive 39 kullar). I Figur 6, som visar fördelningen på olika kullstorlekar, har omlagda kullar och andrakullar slagits ihop. Omlagda kullar lades i medeltal cirka 9 dagar tidigare än andrakullarna. Ungefär lika många ungar blev flygga i de båda kategorierna, för dessa sammantagna i medeltal 5,5 ungar, med en spridning från 0 till 10 ungar. Kullar varifrån inga ungar flög var i flertalet fall resultatet av mårdpredation.

Interaktioner med andra arter

Talgoxen är en stridbar fågel och de fåglar som dristar sig in i hans bo får ofta plikta med livet. Framför allt den svartvita flugsnapparen har jag påträffat dödad i holkar med häckande talgoxar (jfr Källander 1994). Det är huvudsakligen hanar som drabbats, och under åren har jag plockat bort 29 döda hanar och 2 honor ur aktiva talgoxbon. De har som regel haft skador kring näbbrot och ögon. Oftast har de legat på sidan av bobalen, men vid några tillfällen har de varit invädda i bokonstruktionen. Huvuddelen av de dödade flugsnapparna har påträffats mellan 15 och 30 maj. Flugsnapparna går troligen in i holkarna när talgoxhonan har lämnat

boet för födosök och överraskas där när hon kommer tillbaka. En observation som tyder på detta gjordes vid en holkkontroll 1995. När jag öppnade locket satt en svartvit flugsnapparhona i ett talgoxbo med tre delvis övertäckta ägg. Flugsnapparen flög ut och vid nästa kontroll ruvade talgoxhonan på nio ägg.

Endast vid två tillfällen har jag påträffat andra dödade arter i aktiva talgoxbon, i det ena fallet en mycket illa tilltygad blåmes och i det andra en svartmes. Talgoxens tuffhet räcker dock ej till mot alla arter. Något eller några par har årligen inlett häckning i några specialholkar avsedda för tornseglare *Apus apus* men blivit bryskt bortmotade när seglarna återkommit i slutet av maj. Talgoxarna har då haft ungar eller hårt ruvade ägg men tornseglarna har tryckt ner kanterna på boskålen över ägg eller ungar och tagit över holken.

Hur fort en svartvit flugsnapparhona kan bygga över ett övergivet talgoxbo observerade jag den 12 maj 1990 då jag möttes av ett par varnande svartvita flugsnappare vid en holk där jag tidigare konstaterat häckande talgoxe. När jag öppnade holken var där ett talgoxbo med nio ägg. När jag en knapp timma senare passerade holken hölls flugsnapparna fortfarande vid holken. Jag kontrollerade då åter denna och nu var talgoxboet helt täckt av torra löv och strån.

Diskussion

Talgoxpopulationen var relativt stabil kring 19 par fram till mitten av 1980-talet. Därefter har antalet par ökat till i medeltal cirka 26 par. Ökningen har i stort sett skett parallellt med en ökning av antalet blåmesar i holkarna (Schölin 2004). Samtidigt har mellanårsvariationen i antalet par av ökänd anledning ökat. Möjligen något förvånande hittades inget samband mellan vinterns stränghet och

populationens storlek efterföljande vår. Inte ens de 6–7 mycket stränga vintrar, som inträffade under 60-årsperioden, hade någon påvisbar inverkan på talgoxpopulationen. Det förekom en frikostig vintermatning i anslutning till holkområdet, vilket kanske kan ha varit en bidragande orsak härtill.

Under 60-årsperioden finns en statistiskt signifikant trend mot tidigare häckningsstart, en tidigareläggning som uppgår till nästan 5 dagar från studiens start 1948 till 2008. Denna tidigareläggning hänger otvivelaktigt samman med den ökning av apriltemperaturen, som ägt rum, speciellt de senaste dryga två decennierna. Ökningstakten under denna senare period (0,141 grad per år) är nästan identisk med den Borgström (2007) fann för Råda i Värmland (0,135 grad per år). I Borgströms studie var sambandet mellan läggningsstart högradigt statistiskt signifikant, vilket den inte var för motsvarande period i föreliggande undersökning, även om trenden var likartad.

De registrerade kullstorlekarna ligger väl i linje med andra undersökningar på jämförbara breddgrader. Medelkullen ägg i min undersökning var 8,74 (N = 1076 kullar) medan Borgström (2007) redovisar en nästan identisk medelkull på 8,75 ägg (N = 1064 kullar). Johansson (1977) anger medelkullstorleken i sin undersökning (Tärnsjö, Uppland) för åren 1972–1977 till 8,41 (N = 566 kullar).

Liksom i flera andra undersökningar (t.ex. Kluijver 1951, Perrins 1965) var medelkullstorleken i min studie negativt relaterad till antalet häckande par. Däremot fanns inget samband mellan medelkullstorlek och medeldatum för läggningsstarten, något som också iakttagits i andra studier (t.ex. van Balen 1972).

Från och med 2002 har äggens kläckbarhet varit betydligt sämre i en del kullar (Tabell 1, Appendix 2). I dessa kullar har ofta hälften av äggen förblivit okläckta och i några fall har inget ägg resulterat i

Tabell 1. Medelkullstorlek och medelantal flygga ungar för förstakullar under sex perioder 1948–2008. *Mean clutch size and mean number of fledged young from first broods during six periods, 1948–2008.*

Period	Medelkull <i>Mean clutch size</i>	Flygga ungar ¹ <i>Fledglings¹</i>	Flygga ungar ² <i>Fledglings²</i>
1948-1957	9.22	5.89	8.01
1958-1967	8.89	6.73	7.87
1968-1977	9.12	6.82	8.16
1978-1987	9.11	6.55	8.21
1988-1997	8.62	5.13	6.81
1998-2008	8.07	4.71	6.19

¹ Från kullar där minst ett ägg lagts. *From clutches where at least one egg was laid.*

² Från kullar, där åtminstone en unge blev flygg. *From broods where at least one young fledged.*

att en unge kläcks. Vid analys av de okläckta äggen har innehållet varit helt förtorkat. I några fall har rester av foster kunnat urskiljas. I de kullar där inget ägg kläckts har honorna tålmodigt ruvat i cirka en månad innan de övergivit kullen. De okläckta äggen med förtorkat innehåll kan bero på äggskalsförtunning på grund av kalkbrist i en alltmer försurad miljö (se t.ex. Ormerod m.fl. 1988, Graveland & Drent 1997). Artsammansättningen av örter och gräs i området pekar på en betydande förändring av markens pH-värde under senare år. Även granen för en tynande tillvaro i skogarna på Närkesslätten och drabbas till stor del av rotröta och allmän försvagning, vilket leder till kraftiga barkborreangrepp.

I medeltal för hela perioden blev 5,76 ungar från förstakullar flygga (N = 1180 kullar) eller, om kullar med totalförluster utesluts, 7,37 ungar (N = 922 kullar). Det senare svarar mot cirka 85% av de lagda äggen. I Borgströms (2007) studie blev i medeltal 6,81 ungar flygga (N = 950 kullar). För motsvarande år (1985–2004) blev i min studie i medeltal endast 5,05 ungar flygga, vilket speglar den sämre häckningsframgången under senare år. Johansson (1974, 1977) redovisar en så hög framgång som 8,58 flygga (N = 360 kullar) mot 6,95 i min undersökning för motsvarande år (1972–1977). Som framgår av Appendix 2 varierade antalet flygga ungar ganska kraftigt år från år i min undersökning, mest markant naturligtvis när man inkluderar kullar varifrån inga ungar blev flygga. En stor del av denna variation kan tillskrivas predation, främst från mård. Från och med 1983 har mårdpredation förekommit i varierande omfattning i stort sett varje år. Att det är mård som är den skyldige är lätt att konstatera redan när man närmar sig holken. Bomaterial hänger ut genom ingångshålet eller ligger på marken och det är rikligt med dun och fjädrar runt ingångshålet. Har ungarna varit relativt stora och fjäderklädda finns som regel avbitna ving och stjärtpenor som genom pennornas vätskefyllda innehåll sitter fastklistrade på holkens tak och väggar.

Större hackspett *Dendrocopos major* har också plundrat en del holkar, men i mitt område i mycket begränsad omfattning. Tillvägagångssättet har oftast varit att den hackat upp ingångshålet och fiskat upp ungarna, men i vissa fall har den hackat hål i sidan av holken för att nå sitt mål. Övergivna kullar med ägg eller ungar är relativt vanliga hos talgoxen utan att någon påvisbar orsak hittas.

Även ungdomligheten i boet har ökat på senare år bland nykläckta och mycket små ungar. Även om jag avstått från att mera noggrant räkna nykläck-

ta ungar utan väntat tills de varit minst en vecka gamla, har jag i nykläckta kullar observerat att unganantalet oftast varit i närheten av tidigare äggantal men vid nästa kontroll funnit betydligt färre ungar i kullen men ej ett spår av några döda ungar. När jag påträffade en kull, där alla ungar dött som mycket små, plockade jag därför upp några av dem och placerade ut i aktiva bon med små ungar för att efter cirka en timme kontrollera holkarna igen. Samtliga utplacerade ungar var då borta. Det visar att de adulta fåglarna kastar ut döda små ungar. Större, befjädrade döda ungar blir dock kvar i bona. Det märkliga är att trots det dåliga häckningsutfallet har populationen ökat märkbart under de senaste åren, vilket kan indikera antingen en mycket god ungöverlevnad eller en betydande inflyttning från omgivande områden.

Andrakullar har varit ovanliga i mitt område (från inga alls vissa år till cirka 20%) och har tenderat att bli sällsyntare på senare år (jfr Borgström 2007). Några av åren på 2000-talet har ej någon enda andrakull noterats. Även Johansson (1972) noterade att under åtskilliga år inga andrakullar startades. I medeltal var andelen i hans studie 15% men nådde ett år (1959) hela 43%. Frekvensen andrakullar har visats bero bland annat på populationstätheten (färre andrakullar vid hög täthet), tidpunkten för förstakullarna (fler andrakullar tidiga år) och med antalet ungar som blivit flygga från förstakullen (fler andrakullar vid få ungar flygga från förstakullen) (Kluijver 1951, Smith m.fl. 1987). I likhet med vad man funnit i andra studier var kullstorleken i andrakullar (liksom i omlagda kullar) lägre än i förstakullar, i medeltal 7,0 ägg. Motsvarande i Johanssons (1972, 1974, 1977) studier var 6,86 (N = 96 kullar).

Tack

Ett stort tack till Hans Källander utan vars råd och hjälp denna uppsats ej blivit möjlig.

Referenser

- Borgström, E. 2007. Häckningsbiologiska rön från en långtidsstudie över en skandinavisk population av talgoxe *Parus major*. *Ornis Svecica* 17: 65–74.
- Graveland, J. & Drent, R. H. 1987. Calcium availability limits breeding success of passerines on poor soils. *J. Anim. Ecol.* 66: 279–288.
- Johansson, H. 1974. Kullstorlek och häckningsframgång hos vissa holkhäckande småfåglar i centrala Sverige 1972–1974 (1952–1963). *Fauna och Flora* 69: 212–218.
- Johansson, H. 1977. Kullstorlek och häckningsframgång hos några holkhäckande småfågelarter i nordvästra Uppland 1975–1977. *Fauna och Flora* 72: 257–264.

- Kluyver, H. N. 1951. The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 39: 1–135.
- Källander, H. 1994. Dangerous exploration: nest-cavity inspections by male Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Svecica* 4: 49–52.
- Ormerod, S. J., Bull, K. R., Cummins, C. P., Tyler, S. J. & Vickery, J. A. 1988. Egg mass and shell thickness in Dippers *Cinclus cinclus* in relation to stream acidity. *Environ. Pollut.* 55: 107–121.
- Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.* 34: 601–647.
- Schölin, K. 2004. Vad händer med blåmesarna? *Fågelvännaren* 2004, Nr 2. (In Swedish.)
- Smith, H. G., Källander, H. & Nilsson, J.-Å. 1987. Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the Great Tit. *Auk* 104: 700–706.
- van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1–93.
- Wilkinson, L. 1990. *SYSTAT: The system for statistics*. SYSTAT, Inc., Evanston, IL.

Summary

This paper summarizes basic breeding data from a long-term study of a nestbox-breeding population of Great Tits *Parus major* near Örebro in South Central Sweden (59°14' N, 15°13' O) conducted during 1948–2008. The number of boxes, most of which were normal wooden boxes while some were hollowed out pieces of tree trunks, varied from 80–100 at the start of the study and from 60 to 80 during most of the study. The boxes were irregularly placed within an area some 500 m wide and 1000 m long in a landscape dominated by mixed coniferous and deciduous forest with interspersed small patches of arable land, the latter being abandoned and gradually becoming overgrown during the last few decades. The boxes, which were placed 2–3 m above the ground and had entrance holes 28 to 30 mm in diameter, were normally checked once a week during the egg-laying and incubation periods, but sometimes slightly less often. As in most studies, first egg date was back-calculated from the observed number of eggs in incomplete clutches under the assumption of one egg being laid each day. Clutch size was checked during incubation. The number of hatchlings was not counted but the number of young fledged was recorded. Replacement clutches and second clutches were not checked in every year. Because all data were not always obtained for all clutches, e.g. date of first egg, sample sizes sometimes differ between sets of data. Each spring old nests were removed and damaged boxes were replaced. Temperature data (monthly means) were

taken from the nearest weather station, Örebro, about 5 km away.

The number of pairs varied from 13 in 1975 to 41 in 2007. During 1948–2008, the population increased by on average 0.13 pairs/year. As the number of nestboxes varied, the proportion of boxes containing first clutches probably better reflect the population development (Figure 1). As seen from this Figure, the main increase took place after the mid-1980s when also the variance increased. No correlation was found between breeding numbers and temperatures during the preceding winter despite the presence of several very severe winters ($P > 0.1$)

Mean date for the laying of the first egg was 6 May for the whole period (Appendix 1, Figure 2, $N = 1035$ clutches), with a strong tendency for earlier laying in later years. For the whole period, laying date was advanced by 0.08 days per year ($P = 0.001$, $N = 59$ years) and was related negatively to mean temperatures in April (linear regression, $Y = 40.176 - 0.748X$, $N = 59$, $P = 0.013$, Day 1 = 1 April). Despite the nearly 3.4 °C increase in April temperatures after 1984 ($P = 0.002$), the earlier clutch initiation (by 0.22 days/year) during the same period was not statistically significant.

The most frequent clutch size was 9 eggs (Figure 3, also see Appendix 1). Mean clutch size was 8.72 and was negatively related to population size ($Y = 9.707 - 0.041X$, $N = 59$, $P < 0.001$; Figure 4), but not to mean laying date ($P = 0.5$). Within years, the relationship between the size of individual clutches and their laying date was usually negative but varied considerably between years and was sometimes even weakly positive. The mean decrease for all years was 0.03 eggs/day.

Because of heavy Pine Marten *Martes martes* predation in some years, fledging success is reported as both fledglings per initiated clutch and as fledglings per clutch from which at least one young fledged (Appendix 2). Breeding success decreased markedly during the last 20 years of the study (Appendix 2, Figure 5). For the whole period, the mean number of fledged young was 5.76 ($N = 1180$ initiated clutches) and 7.37 ($N = 922$ clutches producing at least one fledgling).

The proportion of second clutches varied from zero to c. 21%. Second clutches had a mean clutch size of 7.00 eggs ($N = 39$) to be compared with 7.29 for replacement clutches ($N = 62$). These two categories have been combined in Figure 6, which shows the clutch size distribution, and produced a mean of 5.5 (0–10) fledged young.

Twenty-nine male and two female Pied Flycatcher-

ers *Ficedula hypoleuca* were found dead in active Great Tit nests, and one each of Blue Tit *Cyanistes caeruleus* and Coal Tit *Periparus ater*, most of them between 15 and 30 May.

The population increase during the last two decades of the study was paralleled by a similar increase in Blue Tits (Schölin 2004). Surprisingly, the very severe winters that occurred during the 60-year period, had no demonstrable effects on subsequent breeding numbers, perhaps because of a generous winter feeding. The advancement of laying, which was pronounced but nonetheless non-significant during the last 20 years of the study, was no doubt a result of increasing April temperatures. This increase, by 0.14 degrees/year was almost identical to that found in an area further to the north-west, where the simultaneous advancement of laying was statistically significant (Borgström

2007). The mean clutch size (8.74) was similar to that found in two other Swedish studies at similar latitudes (Borgström 2007, Johansson 1977) and was related negatively to population density, as also found in many other studies (e.g. Kluijver 1951, Perrins 1965), but not to mean laying date (cf. e.g. van Balen 1972). After 2001, a decrease in egg hatchability was observed; examined eggs contained dried embryos suggestive of acidification effects (Ormerod et al. 1988, Graveland & Drent 1997). Fledging success was lower during the last two decades (Appendix 2), to a large extent because of predation by Pine Marten but also because of increased hatchling mortality in recent years. As in Borgström's (2007) and Johansson's (1972) studies, second broods were relatively few, especially during the last few years when population density was high (cf. Kluijver 1951).

Appendix 1. Antal ägg och medeldatum för första ägget i förstakullar av talgoxe, Lövsätter 1948 – 1986. För datum för första ägg är dag 1 = 1 april. Notera att antalet kullar för medeldatum (inom parentes) skiljer sig något från antalet kullar för kullstorlek.

No. of eggs and mean date of first egg in first clutches of Great Tits at Lövsätter in 1948-2008. For first egg date 1 = 1 April. Note that N (in parentheses) differs somewhat from N for clutch size.

År Year	Antal kullar med 4, 5, 6, osv. ägg No. of clutches with 4, 5, 6, etc. eggs										Antal kullar No. of clutches	Medelkull Mean clutch size	Datum 1:a ägg 1st egg date
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			
1948				2	2	10	4	3			21	9.19	35.3 (21)
1949				1	6	6	8	3	1		25	9.36	34.6 (16)
1950			1	2	3	3	6	3			18	9.11	37.7 (23)
1951					2	8	4	3			17	9.47	42.0 (14)
1952				1	3	4	6		1	1	16	9.50	40.3 (17)
1953					2	4	7	1			14	9.50	41.9 (13)
1954			1	2	8	3					14	8.93	39.0 (16)
1955			1	3	10	3	1				18	9.00	42.1 (18)
1956				1	4	7	6		1		19	9.16	41.4 (19)
1957				1	3	5	3				12	8.83	39.4 (11)

Appendix 1. forts

År <i>Year</i>	Antal kullar med 4, 5, 6, osv. ägg <i>No. of clutches with 4, 5, 6, etc. eggs</i>											Antal kullar <i>No. of clutches</i>	Medelkull <i>Mean clutch size</i>	Datum 1:a ägg <i>1st egg date</i>	
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13					
1958					6	6	3						15	8.80	34.1 (15)
1959				2	6	6	4	1					19	8.79	31.9 (17)
1960				1	4	6	4						15	8.87	32.9 (11)
1961		1		1	3	7	5						17	8.82	37.7 (15)
1962				1	5	6	6	1					19	9.05	40.2 (17)
1963					2	7	4	1					14	9.29	43.2 (14)
1964														-	-
1965														-	-
1966				2	4	7	5	1					19	8.95	35.9 (15)
1967				1	6	6	2						15	8.60	39.3 (12)
1968					2	7	1	2					12	9.25	39.6 (13)
1969					5	7	4	1					17	9.06	39.0 (16)
1970					2	5	5						12	9.25	41.1 (15)
1971					3	5	3	1	1				13	9.38	37.3 (16)
1972					5	4	5						14	9.00	33.6 (14)
1973					4	5	6	1					16	9.25	34.9 (17)
1974			1		2	5	5	2					15	9.33	33.5 (15)
1975					3	4	3						10	9.00	35.4 (10)
1976				1	6	4	1	2					14	8.79	36.3 (15)
1977				1	5	5	3		1				15	8.93	34.9 (15)
1978					4	5	5	1					15	9.20	34.9 (15)
1979		1		1	2	6	4						14	8.79	35.5 (15)
1980					5	7	5	1					18	9.11	32.8 (18)
1981					6	4	6	2					18	9.22	34.7 (18)
1982					2	5	6						13	9.31	36.6 (12)
1983					4	4	2						10	8.80	38.5 (10)
1984				1	3	9	3	1					17	9.00	36.8 (17)
1985					3	6	5						14	9.14	34.5 (14)
1986				1	6	7	4	3					21	9.10	36.7 (23)
1987					3	9	6	1					19	9.26	35.5 (19)
1988					7	7	5	2					21	9.10	35.3 (19)
1989				1	3	8	2	1					15	8.93	39.1 (15)
1990				1	6	10	3		2				22	9.05	30.5 (21)
1991	1		1	3	7	4	1						17	7.88	38.6 (15)
1992			1	4	1	5	4	3	1				19	9.05	38.9 (19)
1993				2	8	4	4						18	8.56	35.1 (18)
1994	1		1	4	6	6	1						19	7.95	35.2 (19)
1995			1	2	4	5	3						15	8.47	45.0 (17)
1996				3	7	6	3	1	1				21	8.76	34.1 (21)
1997			2	3	4	3	2	1					15	7.90	44.1 (16)
1998				4	5	11	4		1				25	8.76	35.4 (24)
1999				5	6	9	6	2	1				29	7.90	34.8 (26)
2000		1		2	2	8	7	2					22	8.09	33.8 (22)
2001	2			2	4	8	5	6					27	8.04	41.7 (19)
2002				3	4	9	3	2					21	8.86	32.1 (18)
2003	1			2	6	12	7	2					30	7.90	35.5 (30)
2004				8	6	3							17	7.71	33.3 (16)
2005	1		4	8	9	4	1						27	7.52	32.8 (25)
2006			1	3	13	6	1	1					25	8.24	35.5 (22)
2007			3	9	11	9	6						38	8.16	23.4 (36)
2008	1		4	7	12	3	1		1				29	7.69	30.5 (26)

Appendix 2. Antalet flygga ungar från förstakullar av talgoxe vid Lövsätter 1948-2008.
Yearly number of young fledged from first broods of Great Tits at Lövsätter in 1948-2008.

År <i>Year</i>	Antal kullar med 0, 1, 2, 3, osv. flygga ungar <i>No. of broods from which 0,1,2,3, etc. young fledged</i>											Antal kullar <i>No. of broods</i>	Medelantal flygga ungar ¹ <i>Mean no. of fledged young¹</i>	Antal kullar <i>No. of broods</i>	Medelantal flygga ungar (% av lagda ägg) ² <i>Mean no. of fledged young (% of eggs laid)²</i>		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11					
1948	2		1				1	2	7	7	2		22	7.32	20	8,05 (91,0)	
1949	13				1	1	4	4	3	6	1	1	34	4.71	21	7,62 (80,4)	
1950	15						1	3	3	4	3	2	31	4.48	16	8,69 (94,6)	
1951	7						2	3	3	3	2	1	21	5.48	14	8,21 (87,8)	
1952	4				1	1	3	3	4	2			18	6.22	14	8,00 (81,2)	
1953	3						1	6	2	6			18	6.56	15	7,87 (83,7)	
1954	4		1				1	4	4	2	2		18	5.89	14	7,57 (80,6)	
1955	4							3	9	3			19	6.32	15	8,00 (95,6)	
1956	2				1	1	3	7	3	2			19	7.11	17	7,94 (87,1)	
1957	2					1	5	3	2				13	6.38	11	7,55 (84,7)	
1958	2				1		1	7	3	1			15	7.00	13	8,08 (90,4)	
1959	4			1				4	5	3	2		19	6.26	15	7,93 (89,5)	
1960	6						1	2	3	4	1		17	5.29	11	8,18 (91,8)	
1961	3				1			2	3	6	3	1	19	6.42	16	7,63 (88,5)	
1962	3	1						1	3	6	3	3	20	6.65	17	7,82 (86,9)	
1963	1		1					1	3	2	4	3	15	7.40	14	7,93 (87,5)	
1964	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1965	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1966					1			7	5	3	3		19	7.89	19	7,89 (88,2)	
1967	1		1					5	4	3	1		15	7.07	14	7,57 (86,9)	
1968	1						2	2	4	3	2		14	7.50	13	8,08 (91,3)	
1969	2				1			5	3	4	2	1	18	7.28	16	8,19 (90,3)	
1970	6							1	4	4	2		17	5.59	11	8,64 (94,1)	
1971	4						1	2	2	5	1	1	16	6.38	12	8,50 (89,5)	
1972	3		1					2	3	4	2		15	6.40	12	8,00 (89,7)	
1973	3							2	5	6	1		17	6.94	14	8,43 (90,1)	
1974	2		1					1	2	2	4	3	15	6.93	13	8,00 (85,2)	
1975	2							1	1	3	2	1	10	6.50	8	8,13 (87,2)	
1976	2							2	3	3	3	2	15	6.93	13	8,00 (89,5)	
1977				1				2	2	5	3	2	15	7.73	15	7,73 (85,9)	
1978	1		1					2	4	3	3	1	15	7.73	14	8,29 (89,2)	
1979	1				1			1	1	6	2	3	15	7.53	14	8,07 (91,9)	
1980	3								3	7	2	3	18	6.94	15	8,33 (91,9)	
1981				1					3	5	5	3	1	18	8.33	18	8,33 (90,4)
1982	1							1	2	6	1	2	13	7.46	12	8,08 (83,0)	
1983	7							1	1	2	4		15	4.33	8	8,13 (91,5)	
1984	2								4	5	3	3	17	7.35	15	8,33 (93,3)	
1985	4								1	5	3	1	14	6.00	10	8,40 (95,5)	
1986	10								2	4	3	2	2	24	4.71	14	8,07 (90,4)
1987	5				1					3	5	3	2	19	5.89	14	8,00 (86,2)
1988	6								1	3	4	5	2	22	6.14	16	8,44 (91,2)

Appendix 2. forts

Antal kullar med 0, 1, 2, 3, osv. flygga ungar <i>No. of broods from which 0,1,2,3, etc. young fledged</i>												Antal kullar <i>No. of broods</i>	Medelantal flygga ungar ¹ <i>Mean no. of fledged young¹</i>	Antal kullar <i>No. of broods</i>	Medelantal flygga ungar (% av lagda ägg) ² <i>Mean no. of fledged young (% of eggs laid)²</i>	
År <i>Year</i>	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11				
1989	3			2			1	2	6	2			16	5.75	13	7,08 (79,3)
1990	3		2	1	1		1	3	5	2	4		22	6.18	19	7,16 (79,1)
1991	8	1	1	1	2	1	3	3		1			21	3.19	13	5,15 (66,3)
1992	4			1	2		1	3	2	3	3	1	20	6.10	16	7,63 (85,3)
1993	5		1		1	1	1	4	3	1	1		18	4.89	13	6,77 (77,9)
1994	3			3	4	5	4						19	3.89	16	4,63 (58,7)
1995	8				2		3	2	4	1			20	4.05	12	7,25 (78,6)
1996	4				2	1	2	7	5				21	5.43	17	6,71 (78,1)
1997	4		1			1	1	4	2	2		1	16	5.38	12	7,17 (84,3)
1998	5	1				1	2	1	5	8	1		24	6.13	19	7,74 (93,6)
1999	5				1	3	4	8	9				30	5.70	25	6,84 (88,6)
2000	6				1	1	2	4	3	5	1		23	5.57	17	7,53 (92,8)
2001	2	1	2	1	3	6	6	4	3	1			29	5.07	27	5,44 (68,7)
2002	5		1		2	2	2	5	2	2			21	4.81	16	6,31 (71,6)
2003	9	2	1	5	5	1	4	6					33	3.33	24	4,58 (58,8)
2004	9				1	4	2	4	1	2			23	3.91	14	6,00 (81,8)
2005	8				2	3	5	7	2	2			29	4.69	21	6,48 (87,7)
2006	9					2	2	5	8	2			28	4.96	19	7,32 (88,0)
2007	13	2	1	6	5	3	3	5	3				41	3.27	28	4,79 (59,0)
2008	4	1			4	4	3	7	8	1			32	5.53	28	6,32 (81,6)

¹ Baserat på samtliga påbörjade kullar. *Based on the total number of initiated clutches.*

² Baserat på kullar från vilka minst en unge blev flygg. Procenttalet beräknat enbart på antalet lagda ägg i dessa kullar. *Based on all broods from which at least one nestling fledged. The percentages are based on the number of eggs laid in the corresponding clutches only.*