

# Äggläggning, ruvning och kläckning hos rödvingetrast *Turdus iliacus* i subalpin ängsbjörkskog vid Ammarnäs i svenska Lappland

Laying, incubation and hatching in the Redwing *Turdus iliacus* in subalpine birch forest at Ammarnäs, Swedish Lapland

OLA ARHEIMER

## Inledning

Detta är den första i en serie uppsatser som behandlar rödvingetrastens häckningsbiologi i subalpin ängsbjörkskog belägen 500–600 meter över havet på fjällen Valles och Kaissats sydsluttningar vid Ammarnäs (65.58°N, 16.17°E) i mellersta svenska Lappland.

Arbetet, som utfördes under nästan hela juni månad 1969–1975 och tre veckor av juli 1971–1976, utgör en del av de undersökningar över småfågelsamhällenas ekologi i Ammarnäs-trakten som sedan 1963 bedrivs av ornitologer från universiteten i Lund och Göteborg (LUV-RE-projektet; Enemar 1969a). En översiktlig uppsats om rödvingeundersökningarna t.o.m. 1970 har tidigare publicerats (Arheimer 1973).

Fåglarnas ruvning har under årens lopp behandlats i en mängd omfattande arbeten (Lorenz 1937, Huggins 1941, Kendeigh 1952, Poulsen 1953, Irving & Krog 1956, Baerends 1959, Eisner 1960, Skutch 1962, Drent 1973 m.fl.) varvid mätning av äggtemperaturen gjorts för många arter. Äggens kläckningsföljd och den därmed sammanhängande frågan hur ruvningstidens längd bör beräknas har också diskuterats ingående (Heinroth 1922, Swanberg 1950, Nice 1954, von Haartman 1956). Däremot tycks inte så många noggranna undersökningar ha gjorts beträffande hur ruvningen startar, speciellt inte hos fribyggande tättingar. Detta är något överraskande eftersom förhållandet kan ha stor reproduktionsbiologisk betydelse genom att reglera antalet ungar som produceras. Om ruvningen börjar innan kullen är fullagd kommer kläckningen nämligen inte att ske samtidigt utan ungar från de sist lagda äggen kommer att vara mindre än sina kullsyskon. Vid brist på föda kommer dessa mindre ungar att först drabbas och eventuellt dö av svält (Lack 1954, Löhrl 1969, Klomp 1970).

Rödvingetrastens häckningsbiologi i en blandskogsbiotop i södra Finland har beskrivits i det enda större arbete över arten som hittills publicerats (Tyrväinen 1969). I föreliggande uppsats kommer rödvingetrastens äggläggning, ruvning och kläckning i fjällbjörkskog att behandlas och resultaten att jämföras med erfarenheterna från södra Finland.

## Material och metod

Ett åttiotal bon hittades innan äggläggningen var avslutad. Vid besök en eller två gånger per dag nummerades nylagda ägg i tjockändan med en tuschpenna. Cirka 150 kullar följdes under hela kläckningsfasen, också då genom besök en eller två gånger per dygn.

1972 och 1973 följdes ruvningen i slutet av maj och början av juni med hjälp av termistorer kopplade till en fallbygelskrivare. Inne i rödvingeägg som tömts på sitt innehåll fixerades en termistor ( $R_{25^{\circ}} = 2200$  ohm,  $B_{25^{\circ}} = 2600^{\circ}\text{K}$ ) med hjälp av smält paraffin så att metalldelarna i termistorn och den inkopplade ledningen fullständigt inkapslades i paraffinet. Termistorn placerades cirka 5 mm från den del av skalet som kom att ligga mot fågeln vid ruvningen, för att den uppmätta temperaturen dels skulle motsvara förhållandet i embryot dels också ge snabbt utslag när fågeln gjorde avbrott i ruvningen. Ledningen från termistorn drogs genom boets botten och knöts fast på utsidan så att ägget fixerades på en plats mellan äggkullens centrum och periferi där direkt solstrålning aldrig kunde äga rum. Från boet drogs ledningen 50–200 m till skrivaren (Philips typ 9404, pappershastighet 60 mm/h) och med hjälp av inkopplade potentiometrar (2200 ohm) placerades markeringarna från de olika bona med lämpliga avstånd från varandra



Typisk placering av ett rödvingetrastbo. Till skillnad från flertalet andra tättingar lägger rödvingetrasten i Lappland äggen med kortare intervall än ett dygn. Foto: Anders Enemar/LUVRE.

*A Redwing nest in a typical position. In contrast to most other passerines the Redwing in Lapland lays its eggs with less than one day's interval.*

på skrivarens pappersrulle. Apparaturen drevs kontinuerligt av ett bilbatteri (12 V, 46 Ah, 15 kg) med hjälp av transformator (Aukit 220 V, 50 Hz). Batteriet byttes varje dag för uppladdning. Vid försökets slut kalibrerades markeringarna på pappersremsan mot bestämda temperaturer genom att termistoräggen, med respektive ledningar fortfarande inkopplade, doppades i vattenbad med kända temperaturer.

1972 placerades termistorägg i fem bon med fullagda kullar. Ett bo övergavs i samband med att en fotocell också skulle monteras och i ett annat bo hackades termistorägget sönder. Kullstorleken i de tre bon där registreringarna genomfördes var 6 ägg i två bon och 5 ägg i ett.

1973 monterades termistorer i åtta bon när 1-3 ägg lagts i kullen. Två bon övergavs och fyra rövades varvid termistorerna i två fall förstördes. I de två andra rövade bona skedde preda-

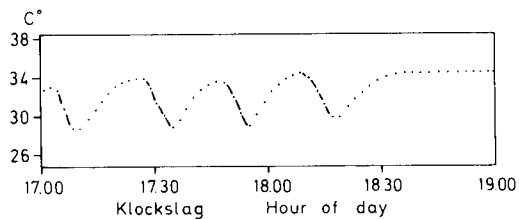
tionen turligt nog först efter det att kullen konstaterats vara fullagd, och termistorerna var oskadade, varför skrivarens registreringar kunde användas för att belysa ruvningens igångsättande. Bona besöktes morgon och kväll för att fastställa äggantalet. I de fyra bon, som undersökningarna kom att omfatta detta år, blev kullstorleken 6 ägg i tre bon och 5 ägg i ett. Både 1972 och 1973 togs ett av kullens ägg bort i samband med att termistorägget placerades i boet, så att antalet ägg kom att motsvara de verkliga förhållandena (Baerends 1959, von Haartman 1967).

För att vara säkra på att tolkningarna av nedslagen på skrivarremsan överensstämde med de verkliga förhållandena gjordes 1973 observatio-

---

Rödvingetrast. Foto: P. O. Swanberg/N.  
*Redwing.*





Figur 1. Registreringar av termistortemperaturen under två timmar just före nattvilan vid senare delen av ruvningsperioden. Avbrotten vid ruvningen har streckmarkerats.

*Thermistor temperatures during the two hours preceding night rest measured in the later part of the incubation period. Broken line indicates incubation pauses.*

ner med kikare från gömsle vid två bon. Under tre timmar vid vardera boet fördes noggranna anteckningar över fågelns beteende som sedan jämfördes med registreringarna på remsan. Någon större svårighet att tolka skrivarens markeringar, vilka vid varje bo gjordes med två minuters mellanrum, har inte funnits när ruvningen varit stabiliserad på fullagd kull (figur 1). De två första dygnens registreringar av aktiviteterna i ett bo 1973 var däremot så oregelbundna och svårtolkade under dagtid att jag avstod från att beräkna avbrotten i ruvningen och äggens medeltemperatur i detta bo under äggläggningstiden.

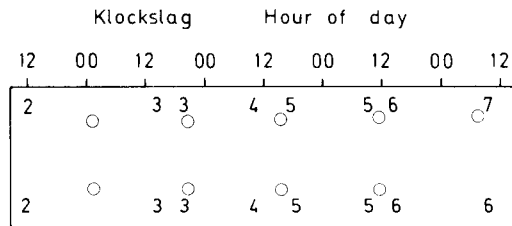
Båda åren registrerades vind, molntäcke och nederbörd. Förutom de dagliga max- och min.-värdena antecknades temperaturen ungefär kl. 09 och 16. Med dygnets medeltemperatur menas här medelvärdet av dessa fyra temperaturregistreringar.

## Resultat

### Tidsspannet mellan äggens värpning

Antalet ägg i två bon vid olika tidpunkter under äggläggningen visas i figur 2. I det ena boet lades fyra ägg inom 61 timmar och i det andra tre ägg inom 43 timmar. Som framgår av figuren måste äggen i genomsnitt ha lagts med ungefär 20 timmars mellanrum.

Tretton bon besöktes minst en gång per dag under det att fyra eller flera ägg lades. Tidsspannet mellan de enskilda äggens värpning kan antas ligga mellan den teoretiskt kortaste och längsta tiden som går att beräkna ur materialet. Det genomsnittliga tidsspannet vid en sådan beräkning



Figur 2. Antal ägg i två bon vid besökstillfällena under fyra dygn av äggläggningsperioden. Öppen cirkel betecknar trolig tidpunkt för äggläggning.

*The number of eggs recorded on different visits to each of two nests on four successive days. Open circle denotes probable time for the laying of an egg.*

blir 19,7 timmar och medelvärdet för den längsta möjliga tiden mellan två ägg 24,0 timmar (tabell 1). Att två ägg verkligen lades med mindre än ett dygns mellanrum kunde jag för övrigt konstatera i 11 fall vid de bobesök som gjordes vid ungefär samma klockslag varje dag under äggläggningen. Jag fann däremot aldrig att två ägg lades med mer än ett dygns mellanrum i de 67 bon som följdes medan totalt 206 ägg lades under 172 dygn.

Det faktum att äggen lades med cirka 20 timmars intervall innebar att äggläggningen skedde

Tabell 1. Antal timmar mellan äggens värpning i kullar som besöktes dagligen under den tid då minst fyra ägg lades.

*Number of hours between the laying of successive eggs calculated on the basis of daily visits to nests where at least four eggs were laid during the period of observation.*

Antal lagda ägg <i>No. of eggs laid</i>	Total tidsrymd <i>Total time span</i>	Antal timmar mellan två ägg <i>Number of hours between successive eggs</i>	
		Minimum	Maximum
6	117	16,7	23,4
5	98	16,3	24,5
5	98	16,3	24,5
5	98	16,3	24,5
5	96	16,0	24,0
5	93	15,5	23,3
5	92	15,3	23,0
4	75	15,0	25,0
4	73	14,6	24,3
4	73	14,6	24,3
4	72	14,4	24,0
4	72	14,4	24,0
4	71	14,2	23,7
Medelvärde <i>Mean</i>		15,4	24,0

Tabell 2. Ruvningsavbrottens antal och längd i fyra bon under ruvningens början 1973. 0 = det dygn då kullens sista ägg lades. Number and duration of incubation pauses in the beginning of the incubation period in four nests in 1973. 0 = the day when the last egg of the clutch was laid.

Bo Nr Nest No.	Dygn Nr Day No.	Antal avbrott Number of pauses	Avbrottens längd, minuter Duration of pauses in minutes			
			Min.	Max.	Medel Mean	S.E.
I	-3	11	15	660	117,7	60,0
	-2	7	30	345	130,0	47,6
	-1	18	10	90	26,8	4,37
	0	26	2	28	9,8	1,50
	1	26	4	20	8,7	0,63
	2	26	4	14	7,5	0,45
	3	33	4	10	6,3	0,28
	4	43	4	8	4,9	0,17
	5	44	4	6	4,3	0,11
II	-3	23	10	105	29,3	4,55
	-2	23	6	55	24,7	3,01
	-1	24	6	30	13,4	1,58
	0	22	4	22	11,6	0,98
	1	22	4	16	6,9	0,85
III	-2	13	25	180	61,4	9,36
	-1	16	4	65	22,8	3,87
	0	19	6	30	11,9	1,44
	1	22	4	14	6,8	0,60
	0	30	4	25	7,8	0,73
IV	1	34	2	16	6,2	0,55
	2	30	2	14	6,7	0,47
	3	28	4	12	7,0	0,41
	4	29	2	16	6,8	0,63
	5	39	4	12	5,5	0,27

vid alla tider på dygnet, vilket också framgår av figur 2. Att klockslagen för äggens värpning sammanföll i dessa två bon var en ren tillfällighet. I andra fall skedde äggläggningen vid helt andra tidpunkter. Av 36 ägg från 19 bon där tidpunkten för äggets värpning kunde fastställas inom snäva gränser lades 11 under natten-morgonen, 15 på dagen och 10 under eftermiddagen-kvällen.

#### Den ruvande fågelns kön

Hanen och honan kunde skiljas åt i 15 fall genom att åtminstone den ena av fåglarna ringmärktes. I ett tiotal andra fall hade fåglarna så olika utseende att jag lärde mig skilja könen åt efter att ha sett hanen sjunga. Vid de flera hundra tillfällen som jag stötte upp den ruvande fågelns kön vid dessa häckningar var det aldrig hanen som låg på äggen. Med stor säkerhet kan därför fastställas att honan ensam skötte ruvningen.

#### Ruvningsrytm och äggtemperatur i början av ruvningen

Temperaturregistreringarna började i två bon redan på eftermiddagen innan det andra ägget lades. I det ena fallet låg honan på boet vid 10 ungefär lika långa tillfällen under sammanlagt 90 minuter mellan kl. 14 och 22 men tillbringade sedan natten utanför boet. Den högsta temperaturen som uppmättes varierade mellan 26 och 34°C. I det andra fallet pågick ruvningen i totalt 80 minuter vid cirka 30°C under fyra lika långa perioder från klockan 15 till 20, varefter fågelns låg på oavbrutet fram till klockan 24.

Tredje och andra dygnet före läggningen av det sista ägget i tre bon karakteriserades av ruvningstillfällen som ofta var 15-45 minuter långa och där den högsta temperaturen i äggen varierade mycket ojämnt mellan 21 och 38°C (tabell 3). Tillfällena när honan låg på boet åtskildes genom oftast halvtimmeslånga, ibland flera tim-

Tabell 3. Högsta temperatur (°C) under ruvningstillfällena i fyra bon och lägsta temperatur vid ruvningsavbrotten i två bon under ruvningens början 1973. 0 = det dygn då kullens sista ägg lades.

The highest temperatures (°C) recorded in four nests during incubation, and the lowest temperatures recorded in two nests during incubation pauses in the beginning of the incubation period in 1973. 0 = the day when the last egg of the clutch was laid.

Bo Nr Nest No.	Dygn Nr Day No.	Antal tillfällen Number of registrations	Högsta temperatur under ruvningen Highest temperature during incubation				Lägsta temperatur vid ruvningsavbrotten Lowest temperature during pauses			
			Min.	Max.	Medel Mean	S.E.	Min.	Max.	Medel Mean	S.E.
I	-3	11	21	38	31,1	1,43				
	-2	7	21	33	27,8	2,14				
	-1	18	24	34	31,3	0,72				
	0	26	28	38	34,2	0,38	24	33	29,6	0,52
	1	26	33	38	35,2	0,23	27	33	30,6	0,29
	2	26	34	37	35,2	0,21	26	34	30,7	0,36
	3	33	33	36	34,7	0,14	30	32	30,9	0,26
	4	43	33	36	34,9	0,11	31	34	32,4	0,11
II	5	44	34	38	35,6	0,20	31	36	33,4	0,21
	-3	23	27	36	31,7	0,78				
	-2	23	29	38	34,0	0,69				
	-1	24	28	37	33,6	0,51				
	0	22	28	36	33,0	0,51				
III	1	22	31	36	34,1	0,29				
	-2	13	23	32	28,4	0,86				
	-1	16	25	34	28,7	1,77				
	0	19	30	35	32,4	0,38				
IV	1	22	30	35	33,1	0,35				
	0	30	27	37	33,0	0,51	25	35	29,6	0,61
	1	34	30	38	34,8	0,41	28	36	31,9	0,38
	2	30	31	37	34,5	0,24	26	34	30,5	0,42
	3	28	27	35	32,9	0,40	24	31	27,9	0,41
	4	29	30	35	32,5	0,32	23	32	28,2	0,47
	5	39	33	36	34,9	0,15	29	33	31,1	0,31

mar långa avbrott (tabell 2), då temperaturen i äggen föll till det gradtal som rådde i luften.

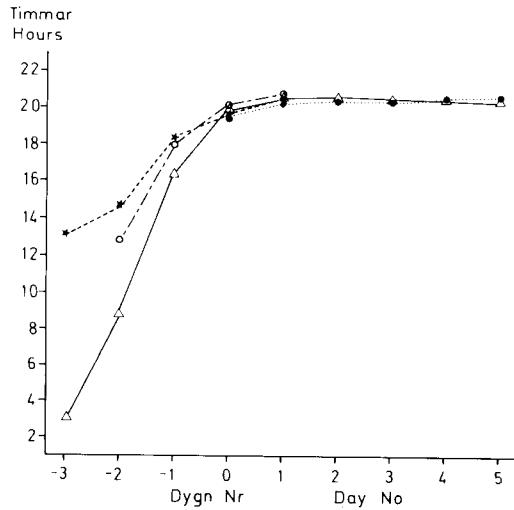
Följande dygn (-1) låg fåglarna på boet 16–18 timmar, vilket var en ökning med 4–7 timmar jämfört med närmast föregående dygn (figur 3). Avbrotten var fortfarande ofta halvtimmeslånga med kraftiga temperaturfall som följd. Den högsta temperaturen vid ruvningstillfällena varierade mellan 24 och 37°C.

Under det dygn då sista ägget lades förkortades avbrotten i genomsnitt till cirka 10 minuter och den totala ruvningstiden per dygn förlängdes till ungefär 20 timmar. Den högsta äggtemperaturen varierade mellan 28 och 38°C och dess medelvärde steg till cirka 33°C i de fyra bon som registreringarna nu omfattade.

Det dygn som följde efter det att kullen blivit fullagd innebar en fortsatt stabilisering av ruvningsförhållandena. Avbrottens längd minskade

till i medeltal 7–8 minuter och fåglarna befann sig totalt 20–21 timmar på boet. Medelvärdena för de högsta äggtemperaturerna låg mellan 33 och 35°C och understeg aldrig 30°C. I de två bon som följdes i ytterligare fyra dygn bestod dessa värden, men avbrottens längd minskade med ännu ett par minuter (tabell 2 och 3).

Förändringar i nattvilans längd i två bon vid tiden kring läggandet av det sista ägget framgår av figur 4. Nattvilan var kortare i början av ruvningen men stabiliserades i det ena boet nätterna före och i det andra nätterna efter värpningen av det sista ägget och hamnade mellan ungefär kl. 19 och 01. Äggtemperaturernas medelvärde under nattvilan steg från cirka 28 till cirka 34°C och skillnaden mellan högsta och lägsta värden krympte kraftigt (figur 5).



Figur 3. Antal timmar som fågeln låg på äggen i fyra bon under ruvningens början 1973. 0 = det dygn då kullens sista ägg lades. *The number of hours the bird spent incubating in the beginning of the incubation period in four different nests in 1973. 0 = the day when the last egg of the clutch was laid.*



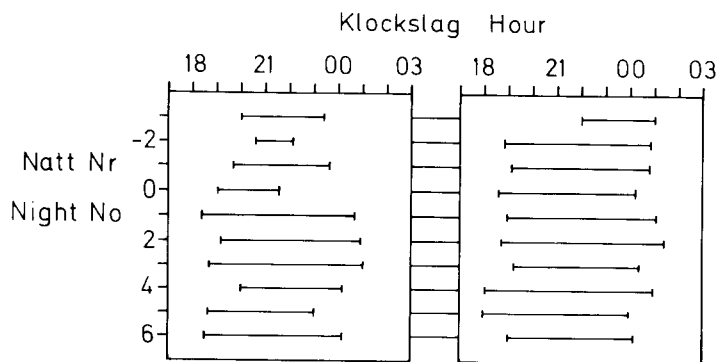
Redan dagen innan det sista ägget lagts har ruvningen hos rödvingetrasten nått nästan full intensitet. Foto: B Arvidsson. *In the Redwing, incubation reaches almost full intensity already on the day before the laying of the last egg.*

*Ruvningsrytm och äggtemperatur i slutet av ruvningen*

De förhållanden som karakteriserade ruvningen när den stabiliserats några dygn efter det att ägg-läggningen avslutats återfanns också i den senare delen av ruvningen. Den långa sammanhängande tiden som honan låg på boet under förnatten var 5–6 timmar och huvudsakligen belägen mellan kl. 18 och 01 (figur 6). Någon timmes förskjutning mellan olika bon och olika nätter förekom liksom i 1973 års material. Temperaturen

under nattvilan var mycket jämn och låg i ett bo vid 32–33°C och i två bon vid 33–34°C.

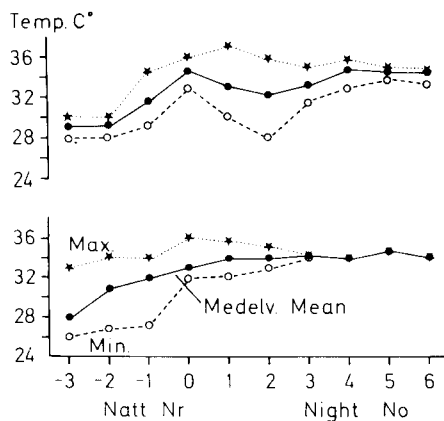
Honan ruvade sammanlagt 20–21 timmar per dygn med vanligen 30–40 avbrott jämnt fördelade mellan kl. 01 och 18 (figur 7). Ruvningsavbrottens längd var sällan över 10 minuter och medelvärdena oftast 5–7 minuter (tabell 4). Äg-



Figur 4. Tiden för nattvila i två bon 1973 under början av ruvningstiden. 0 = första natten efter det att ägg-läggningen avslutats. *Time of night rest in two nests in the beginning of the incubation period. 0 = the first night after the laying of the last egg.*

Tabell 4. Ruvningsavbrottens antal och längd i tre bon under senare delen av ruvningen 1972. Kläckningsdatum var 9–10 juni. Number and duration of incubation pauses during the last part of the incubation period in three nests in 1972. Hatching occurred on 9–10 June.

Bo Nr Nest No.	Datum i juni Date in June	Antal avbrott Number of pauses	Avbrottens längd, minuter Duration of the pauses				
			Min.	Max.	Medel Mean	S.E.	
I	3	23	2	20	7,2	0,92	
	4	33	4	8	5,8	0,26	
	5	37	4	18	6,1	0,40	
	6	38	4	12	6,4	0,36	
	7	39	4	10	7,0	0,34	
	8	33	2	10	5,8	0,34	
	9	46	2	10	5,0	0,24	
	10	49	2	8	4,4	0,18	
	II	3	31	4	10	6,0	0,33
		4	30	2	8	5,2	0,33
5		28	2	8	5,9	0,29	
6		25	4	14	6,9	0,48	
7		36	4	18	6,3	0,41	
8		31	2	8	5,5	0,25	
9		40	2	8	4,9	0,20	
10		38	2	10	4,5	0,30	
III		3	36	2	10	5,5	0,31
		4	46	2	8	4,7	0,27
	5	40	2	14	5,2	0,40	
	6	37	2	8	5,2	0,30	
	7	35	4	14	6,4	0,34	
	8	45	2	8	4,8	0,22	
	9	43	2	8	4,9	0,21	
10	51	2	10	4,3	0,24		



Figur 5. Maximum-, minimum- och medeltemperatur för äggen vid nattvilan i två bon 1973 under den första hälften av ruvningstiden. 0 = första natten efter det att äggläggningen avslutats.

Maximum, minimum, and mean egg temperatures during the night rest in two nests in 1973, first half of the incubation period. 0 = the first night after the laying of the last egg.

gens temperatur under dygnet var därför sällan lägre än 28–29°C (tabell 5). Medelvärde per dygn för den högsta temperaturen som äggen nådde upp till vid ruvningen var 33–34°C och medelvärdet för de lägsta temperaturerna när fågeln var borta från boet låg nästan alltid mellan 30 och 32°C. Temperaturfallet vid ruvningsavbrotten var med andra ord i allmänhet endast 2–3 grader.

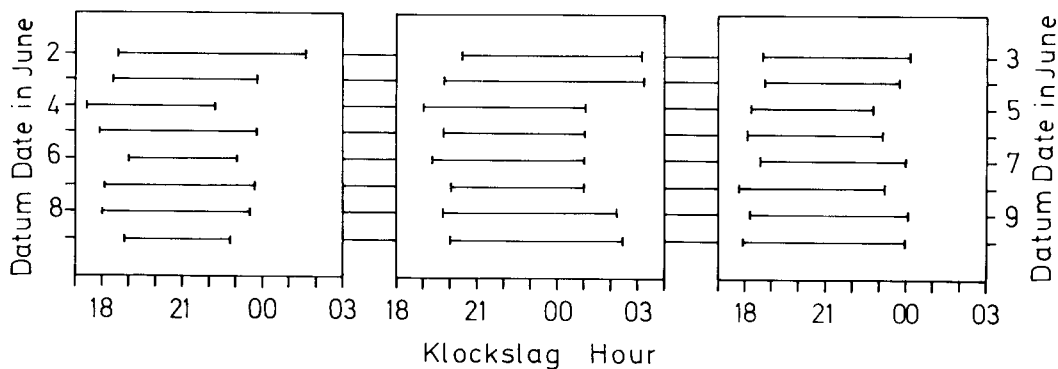
I två av bona (bo II och III, tabell 5) låg honan den 7 juni på boet kortare tid, men äggtemperaturen var ändå cirka en grad högre än dygnet före och efter. Detta hade ett klart samband med väderleken. Den 7 juni var helt molnfri och vindstilla. Såväl max.- och min.- som medeltemperaturen i luften var denna dag den högsta under försöksperioden. Den 6 juni var lufttemperaturen också hög, men molnighet rådde och regn föll under morgontimmarna. Den 8 juni karakteriserades av lägre temperatur och tunga moln som gav 8 mm regn under förmiddagen.



Tabell 5. Högsta temperatur (°C) under ruvningstillfällena och lägsta temperatur vid ruvningsavbrotten i tre bon under senare delen av ruvningen 1972. Kläckningsdatum var 9–10 juni.

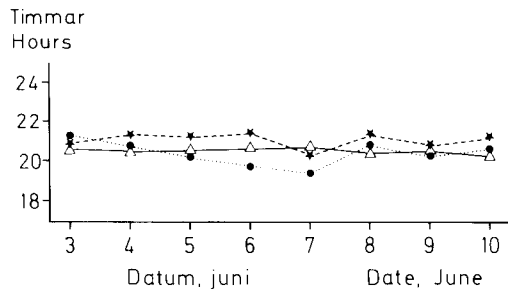
The highest temperatures (°C) recorded during incubation, and the lowest temperatures recorded during incubation pauses in three nests in 1972. Hatching occurred on 9–10 June.

Bo Nr Nest No.	Datum i juni Date in June	Antal tillfällen Number of registrations	Högsta temperatur under ruvningen Highest temperature during incubation				Lägsta temperatur vid ruvningsavbrotten Lowest temperature during pauses				
			Min.	Max.	Medel Mean	S.E.	Min.	Max.	Medel Mean	S.E.	
I	3	23	33	35	33,9	0,24	26	33	30,7	0,40	
	4	33	33	35	33,6	0,12	27	32	30,2	0,30	
	5	37	33	34	33,5	0,08	23	33	30,5	0,26	
	6	38	33	34	33,2	0,08	28	32	29,2	0,24	
	7	39	32	35	33,6	0,09	28	33	31,0	0,26	
	8	33	32	34	33,3	0,09	30	31	29,9	0,19	
	9	46	32	35	33,8	0,09	28	33	31,2	0,17	
	10	49	32	35	33,8	0,08	27	33	31,7	0,14	
	II	3	31	31	37	34,4	0,38	28	35	32,1	0,39
		4	30	33	36	34,0	0,18	30	33	31,6	0,21
5		28	33	36	34,0	0,21	31	32	31,5	0,21	
6		25	31	37	33,4	0,48	27	34	30,5	0,48	
7		36	31	38	34,3	0,38	26	36	32,0	0,45	
8		31	31	35	33,2	0,21	30	31	30,5	0,25	
9		40	30	35	32,3	0,18	28	31	29,6	0,16	
10		38	31	34	32,3	0,12	28	32	30,1	0,16	
III		3	36	32	36	33,8	0,19	28	34	30,7	0,30
		4	46	32	36	33,9	0,14	29	33	31,2	0,20
	5	40	32	35	33,7	0,11	29	32	30,6	0,28	
	6	37	32	35	33,7	0,15	29	32	30,2	0,32	
	7	35	32	36	34,5	0,19	27	34	31,3	0,30	
	8	45	31	34	33,4	0,10	27	33	30,4	0,21	
	9	43	32	34	32,8	0,12	26	32	29,1	0,22	
	10	51	31	34	32,3	0,11	27	31	29,1	0,17	



Figur 6. Tiden för nattvila i tre bon 1972 under den senare delen av ruvningsperioden. Kläckningsdatum var 9–10 juni.

Time of night rest in three nests in 1972, end of incubation period. Hatching occurred on 9–10 June.



Figur 7. Antal timmar per dygn som fågelns förälder låg på äggen i tre bon under slutet av ruvningsperioden 1972. Kläckningsdatum var 9–10 juni.

*Number of hours per day the bird incubated during the last part of the incubation period in three nests in 1972. Hatching occurred on 9–10 June.*

#### Tidsspannet mellan äggens kläckning och ruvningsförhållandena under kläckningen

Tabell 6 redovisar förhållandena i 24 bon som besöktes morgon och kväll under kläckningsfasen och där alla äggen kläcktes. I bon med 4–5 ägg skedde kläckningen med ett undantag inom 36 timmar, i bon med 6 ägg inom 48 eller 60 timmar.

I 17 av bona konstaterades att ett ägg kläcktes senare än de andra i kullen, i övriga fall var det två ägg som kläcktes under de sista 12 timmarna. Tendensen att ett eller två ägg kläcktes senare än de övriga var mest uttalad i kullarna med 6 ägg. I sex av sju bon kläcktes där det femte ägget senare än de fyra första och det sjätte ägget under en ännu senare belägen 12-timmarsperiod.

Under årens lopp följdes kläckningen i totalt 20 kullar som från äggläggningsskedet hade de två sista lagda äggen nummerade med tusch. De flesta av dessa bon besöktes endast en gång per dag. I 14 fall kläcktes det sist lagda ägget senare än de andra i kullen och i övriga 6 fall kläcktes de två sista lagda äggen under samma tidsperiod i slutet av kläckningsfasen.

Antalet gånger per dygn som honan lämnade boet under kläckningen var 40–50, alltså något fler än under ruvningen. Den totala tiden som fågelns förälder låg på boet minskade emellertid inte eftersom varje avbrott var cirka 1 minut kortare (tabell 4, figur 7). Nattvilans längd förändrades inte med anledning av att kläckningen påbörjades (figur 6). Temperaturen i termistorägget sjönk ungefär en grad i två av bona men ökade något i det tredje (tabell 5).

Tabell 6. Antal ungar under olika delar av kläckningsfasen.

*Number of nestlings hatched at different times after the hatching began.*

Ägg- kullens storlek Clutch size	Antal timmar från kläckningens början Number of hours after hatching began				
	12	24	36	48	60
4	1	2	4		
4	2	3	4		
5	3	5			
5	3	5			
5	4	5			
5	4	5			
5	4	5			
5	1	3	5		
5	1	3	5		
5	2	3	5		
5	1	4	5		
5	2	4	5		
5	2	4	5		
5	3	4	5		
5	3	4	5		
5	2	3	4	5	
6	4	5	6		
6	1	3	4	6	
6	2	4	5	6	
6	3	4	5	6	
6	1	2	4	5	6
6	2	4	4	5	6
6	3	4	5	5	6

#### Ruvningstidens längd för det sist lagda ägget

I 28 bon fastställdes datum när det sista ägget i kullen lades och kläcktes. Ruvningstiden var 12 dygn i åtta fall och 13 dygn i de övriga. Medelvärdet för ruvningstidens längd blev sålunda  $12,7 \pm 0,09$  dygn för det sist lagda ägget.

#### Diskussion

##### Äggläggningstidens längd

Resultatet från mina undersökningar av äggläggningen stämmer väl överens med Tyrväinens (1969) erfarenheter av rödvingetrastens häckningsbiologi i södra Finland (62.15°N, 27.50°E). I båda fallen lades äggen under alla tider av dygnet med cirka 20 timmars mellanrum. Hos de flesta små och medelstora fribyggande tättingarter där äggläggningen studerats i detalj läggs äggen annars under morgontimmarna och med cirka 24

timmars mellanrum (Kendeigh 1952, Myres 1955, Haukioja 1970, Verbeek 1970, Johnson 1971).

Rödvingetrastens förmåga att värpa de oftast 5–6 äggen på 4–5 dygn gör att äggläggningstiden blir ett dygn kortare än vad som är fallet för många andra tättingar med jämförbar kullstorlek. Detta förhållande ökar rödvingekullens möjligheter att överleva, eftersom den tid kullen är utsatt för predationsrisk minskar med ett dygn.

*Sambandet mellan ruvningens igångsättande och äggens kläckningsföljd*

Fåglarnas ruvningsbeteende är hormonreglerat. En del av hormonerna bildas genom feedback-reaktioner i hypothalamus efter påverkan från yttre stimuli, t.ex. fågelns känslkontakt med äggen och deras temperatur (Lorenz 1937, Poulsen 1953, Baerends 1959, Eisner 1960, Drent 1973). Skilda arter kan bete sig helt olika när de startar ruvningen. En del (t.ex. rovfåglar) börjar ruva intensivt med hög äggtemperatur som följd redan då första ägget lagts, andra (många småfåglar) startar inte ruvningen förrän kullen lagts färdig.

Ett intressant förhållande uppvisar nötkräkan *Nucifraga c. caryocatactes*. Hanen och honan turas hos denna art om att hela tiden vistas i boet efter det att första ägget lagts (Swanberg 1956). Fågeln sitter emellertid endast skyddande i en "upphöjd" ställning över äggen vilkas temperatur uppgår till 20–30°C enligt de subjektiva uppskattningar som Swanberg gjorde genom att med läpparna jämföra temperaturen i nötkräkans ägg och medhavda hönsägg av känd temperatur. Först i samband med att det sista ägget lades uppskattades temperaturen till mer än 30°C för att dagarna därefter troligen variera runt 35°C vid den intensiva ruvning med fågelns djupt nedsänkt i bobalen som då ägde rum. Eftersom det sist lagda ägget kläcktes sist i 10 av 12 kullar medan de tidigare lagda 2–3 äggen kläcktes i olika ordning endast något tidigare drog Swanberg slutsatsen att den värmemängd som tillfördes kullen innan det sista ägget lades visserligen kunde leda till en begränsad utveckling av fostren men att den mera stadigvarande utvecklingen med normal hastighet startade samtidigt i alla äggen vid den tidpunkt då det sista ägget lades. Swanberg hänvisade till att Stresemann (1934) angivit att temperaturgränsen för embry-



På grund av ruvningens successiva igångsättande kläcks rödvingetrastens ungar vid olika tidpunkt. Foto: Anders Enemar/LUVRE.

*Because incubation starts before the laying of the last egg the young Redwings hatch at different times.*

nalutvecklingen hos tamhöns ligger vid 24°C och att utvecklingen vid 28°C är mycket långsam samt till Groebbels (1937) uppgifter om att onormal utveckling av hönsägget är mindre vanlig då temperaturen överstiger 30°C.

Enligt mina resultat kläcktes de 3–4 först lagda äggen i stora rödvingekullar inom ett dygn och därefter det näst sist lagda. Det sist lagda ägget kläcktes oftast ett dygn senare än huvuddelen av kullen (tabell 6). Förklaringen till dessa kläckningsförhållanden måste vara att den värmemängd som tillfördes äggen under ruvningens successiva igångsättande var så stor att fostren började utvecklas innan det näst sista ägget lades (dygnen – 3 och – 2 i tabell 2 och 3 samt figur 3, 4 och 5). Fosterutvecklingen fram till tidpunkten för värningen av det näst sist lagda ägget motsvarade emellertid endast cirka ett halvt dygns ruvning med full intensitet. Detta berodde dels på att den tidsrymd som honan låg på ägget sammanlagt bara motsvarade ungefär ett dygns ruvning (figur 3), dels på att den högsta ruvnings-temperaturen oftast var 2–5 grader lägre än längre fram under ruvningsperioden (tabell 3 och 5, figur 5). Den låga temperaturen under de långa avbrotten (tabell 2) medförde dessutom att det oftast tog 10–15 minuter efter det att honan återvänt till boet innan äggen nådde upp till hög ruvningstemperatur.

När det näst sista ägget lades (dygnet – 1) steg temperaturen något (tabell 3, figur 5) men framför allt minskade avbrottens längd (tabell 2) med avsevärd ökning av den totala ruvningstiden (figur 3) som följd. Detta torde ha lett till att fostrens utveckling under detta dygn, i likhet med den totala tidigare tillväxten, motsvarade ungefär ett halvt dygns utveckling vid intensiv ruvning, en skattning som bygger på det faktum att det näst sist lagda ägget kläcktes ungefär ett halvt dygn före det sist lagda.

Tyrväinens (1969) erfarenheter av kläckningsförloppet och den tid honan låg på äggen under början av ruvningstiden stämmer väl överens med mina resultat. Hos övriga nordeuropeiska trastar har förhållandena undersökts närmare endast för koltrasten *Turdus merula*. Ordningföljden och tidspannet vid äggens kläckning överensstämde för denna art med förhållandena hos rödvingetrasten (Steinbacher 1941, Snow 1958). Honan vistades i boet under natten när 2–3 av de 4–5 äggen lagts (Enemar 1958). Genom att göra mätningar av värmeinnehållet fann Ene-

mar att äggens temperatur under morgontimmarna var ungefär densamma som när kullen blivit fullagd. Eftersom honan dessutom låg hårt nedtryckt i boet drog han slutsatsen att fågelns vistelse i boet under natten innebar verklig ruvning av äggen. Vid upprepade genomlysningar under tre dygn av två kullar som placerades i termostat just när de blivit färdiglagda konstaterade Enemar även att storleken av blodkärlssystemets, area vasculosas, utbredning och tidpunkten för pulseringens början i hjärtanlagen överensstämde med den ordningsföljd som äggen lagts. Enemars (1958) och mina metoder att undersöka ruvningens igångsättande var helt olika, men resultaten visade att förhållandena hos rödvingetrasten och koltrasten måste vara mycket lika.

Taltrasten *Turdus philomelos* (Siivonen 1939) och björktrasten *Turdus pilaris* (Hohlt 1957) uppges börja ruvningen först i samband med att äggläggningen avslutas. Vid genomlysning i fält (Enemar 1969b, Arheimer 1973) av kullar med ägg som nummerats under värpningsperioden och som varit fullagda ett par dagar fann jag emellertid att area vasculosa hade tillväxt mer i de först lagda äggen än i de senare lagda. Under kläckningsfasen fann jag också att de sist lagda äggen kläcktes något senare än de övriga. En noggrann undersökning av ruvningens igångsättande hos björktrast och taltrast skulle därför med största sannolikhet visa att så mycket värme tillförs äggen innan det sista ägget värps att fostren börjar tillväxa.

Tyrväinen (1969) mätte den högsta dygnstemperaturen bland äggen huvudsakligen i två bon med hjälp av en liten febertermometer som satt inkörd genom boets botten. Under äggläggningstiden var hans värden 26,2–33,5°C, vilket var 4–6 grader lägre än motsvarande värden i min undersökning (tabell 3). Tyrväinens registreringsmetod gav inte någon detaljerad upplysning om hur stora mängder värme som tillfördes äggen. Kontinuerliga mätningar med hjälp av termistorer (förutom tidigare referenser, se även Bolotnikov & Korolev 1971, Holcomb 1974) kombinerade med äggenomlysningar (Hanson 1954a, b, Enemar 1958, 1969b, Arheimer 1973) och uppföljning av de vid äggläggningen nummerade äggen under kläckningsfasen torde däremot tillsammans ge en god uppfattning om ruvningens igångsättande.

Den reproduktionsbiologiska betydelsen av att



Genom att kullen hos rödvingetrasten börjar ruvas innan den är fullagd kläcks ungen från det sist och det näst sist lagda ägget senare än sina syskon. Foto: Gösta Håkansson/N.

*The Redwing starts incubating before the clutch is completed resulting in asynchronous hatching.*

kläckningstiden hos rödvingetrasten i stora kullar omfattade cirka 2 dygn och att de sist kläckta ungarna därför var mindre än sina syskon i början av boungetiden kommer att behandlas i en följande uppsats som beskriver ungarnas viktökning och överlevnad.

#### *Förhållandena efter ruvningens stabilisering på fullagd kull*

I samband med att ruvningsbeteendet stabiliserades då sista ägget lades och dygnet därefter kom temperaturen i rödvingeäggen att överensstämma med förhållandena hos andra arter. Medelvärdet för högsta temperaturen var cirka 34°C, vilket man funnit gälla för de flesta fåglar från både tempererade (Huggins 1941) och arktiska (Irving & Krog 1956) områden. Tyrväinens

(1969) registreringar av den högsta temperaturen, 35,3–38,5°C, stämde nu bättre överens med mina resultat.

De smärre skillnader i temperatur som fanns mellan olika ruvningstillfällen (tabell 5) kan ha berott på en mängd olika omständigheter: fågeln kan åter ha lämnat boet innan maximal temperatur uppnåddes, ruvfläckarnas kontakt med termistorägget kan ha varierat på grund av fågelns olika läge i boet, kroppstemperaturen kan ha varierat på grund av fågelns olika aktiviteter när den var borta från boet (Irving & Krog 1956) o.s.v. Den kortare ruvningstid och den högre äggtemperatur som erhöles i två bon den 7 juni 1972 (figur 7, tabell 5), med denna dags molnfrihet och höga lufttemperatur, stämmer väl överens med tidigare erfarenheter av väderlekens betydelse vid ruvningen (Whitehouse & Armstrong

1953, von Haartman 1956, Baerends 1959).

För att fostren skall utvecklas snabbt är det väsentligt att en hög och jämn äggtemperatur råder under ruvningen. Av stor betydelse är därvid ruvningsavbrottens antal och längd. Allmänt gäller att små fåglar gör flera men kortare avbrott än stora fåglar gör. Bakgrunden till detta är den högre metabolismen hos små fåglar jämfört med stora. Mindre fåglar måste äta oftare för att hålla uppe sin kroppstemperatur. Deras ägg kallnar och uppvärms fortare än vad som är fallet hos större arter. Förhållandet kan beläggas genom att jämföra rödvingetrastens ruvning med vad som gäller för några andra arter under jämförbara klimatbetingelser. Kolibrin *Stellula calliope*, som häckar i områden med nattfrost i USA:s västra bergmassiv, väger endast 2–3 gram. Längden på vart och ett av dess cirka 100 ruvningsavbrott per dygn är ungefär två minuter (Calder 1971). Tjäderhönan *Tetrao urogallus*, som väger 2–3 kg, gör i Lappland endast 2–5 avbrott per dygn. Avbrotten är emellertid oftast halvtimmeslånga (Semenov-Tjan-Šanski 1960, Lennerstedt 1966, Pulliainen 1971). Mellan dessa ytterligheter ligger undersökningsresultaten för de flesta andra arter (Huggins 1941, Kendeigh 1952, Irving & Krog 1956).

Rödvingetrastens ruvningsbeteende i fjällbjörkskog innebar att äggtemperaturen vid de 30–40 avbrotten per dygn endast sjönk cirka 2–3 grader under de 5–7 minuter som fågeln i medeltal var borta från äggen (tabell 4, 5). Att temperaturskillnaderna var så små visar att artens beteende under ruvningen passar väl in för häckning i den aktuella biotopen.

Av Tyrväinens (1969) undersökning framgår att avbrottens längd i medeltal var 6–7 minuter hos rödvingetrasten i södra Finland. Antalet avbrott per dygn var också av samma storleksordning som i mitt material. Däremot skilde frekvensen avbrott vid olika klockslag. Tyrväinen visade att antalet avbrott var mindre under morgon- och kvällstimmarna än under dagen. I min undersökning var de tillfällen då honan lämnade boet jämnt fördelade under fågelns aktivitetsperiod klockan 01–18. Skillnaden kan bero på den timslånga skymnings- och gryningsperioden under sommaren vid 62°N. Under dessa förhållanden kan fågeln ha svårt att finna föda, varför den inte lämnar boet så ofta. I Ammarnäs, 66°N, är det ljusst hela natten, trots att solen försvinner någon timme bakom fjällen vid midnatt.

### Den ruvande fågelns kön

I större handböcker uppges att både hanen och honan ruvar (Niethammer 1937, Whiterby et al. 1949, Curry-Lindahl 1959). Varken Tyrväinen eller jag har emellertid någonsin funnit att hanen deltagit i ruvningen, varför handböckernas uppgifter med största sannolikhet är felaktiga.

### Ruvningstidens längd

Ruvningens successiva igångsättande under värpningstiden, som får till följd att äggen kläcks under loppet av ett par dygn, gör att rödvingetrasten är ett typexempel på en art där ruvnings-tidens längd säkrast beräknas från det sista äggets värpning till dess kläckning (Heinroth 1922, Swanberg 1950, Kendeigh 1952, Nice 1954, von Haartman 1956, 1969).

Tyrväinen (1969) fastställde ruvningstiden för det sist lagda ägget i 14 fall till 10–14 dygn. Medelvärdet var  $11,9 \pm 0,26$ . von Haartman (1969) beräknade tidsavståndet från fullagd till färdigkläckt kull i ett bokortsmaterial från huvusakligen södra Finland. Ruvningstiden blev  $12,1 \pm 0,21$  dygn för de 28 kullarna med en variation från 11 till 15 dygn. Medelvärdena var således något lägre i dessa två material och spridningen större än vad som var fallet i min undersökning (12–13 dygn för 28 kullar, medelvärde  $12,7 \pm 0,09$ ). Dessa små skillnader i medelvärden är emellertid inte statistiskt signifikanta.

Resultaten visar att en del handböckers uppgifter om 13–15 dagars ruvningstid är ett par dagar för lång tid (Niethammer 1937, Curry-Lindahl 1959).

Jag vill framföra ett varmt tack till Bengt Arvidson för hans goda insatser under fältarbetet i juni 1971–1974 och till Bertil Eriksson för hans hjälp vid uppbyggnad och intrimning av apparaturen. Jag tackar också Anders Enemar för värdefulla synpunkter vid utarbetandet av uppsatsen och Ulf T. Carlsson för översättning av de refererade ryska uppsatserna.

Ekonomiska bidrag till konstruktion och drift av apparaturen har erhållits från Elis Wides fond. Fågelforskningen i Ammarnäsområdet (LUVRE-projektet) har i sin helhet understötts genom anslag till professor Anders Enemar från Statens naturvetenskapliga forskningsråd (Dnr 2180, 19–21).

### Summary

The present paper, dealing with egg laying, incubation and hatching in the Redwing *Turdus iliacus*, is based on field work carried out in subalpine birch forest at Ammarnäs, Swedish Lapland (65.58°N, 16.17°E) in June each year 1969–75 and in

three weeks of July in 1971–76. In 1972 and 1973, incubation was followed with the aid of thermistors placed in Redwings' eggs and connected with a recorder (Figure 1).

It was calculated that eggs were laid with an interval of about 20 hours and consequently at different times of the day (Table 1, Figure 2). In eleven cases, observation proved that eggs were actually laid with less than a 24-hour interval. Accordingly, in 67 nests, where 206 eggs were laid during a total of 172 days, the interval between successive eggs never exceeded 24 hours. The exact time of laying was determined for 36 eggs of 19 nests: 11 were laid in the night and early morning, 15 in the day, and 11 in the afternoon and evening. The Redwing thus completes its clutch of 5–6 eggs in 4–5 days, which is less time than in other birds of comparable size. The short laying period might be an adaptation that minimizes the time that the eggs are exposed to predators.

At 25 nests where the parents could be separated with certainty, the incubating bird was flushed from the nest on several hundred occasions; in all cases it turned out to be the female. Thus, the statement of several handbooks that both parents incubate is probably incorrect.

Prior to the laying of the second egg, the female would sit on the nest for periods of 10–20 minutes, separated by pauses lasting for an hour or more. In this phase, the highest egg temperature varied from 26 to 34°C. During the rest of the laying period, the pauses gradually became shorter (Table 2), and the highest temperature increased (Table 3). During the last day before the laying of the last egg, the female would incubate 16–18 hours (Figure 3). During the next two days, incubation became even more regular and comprised 20–21 hours/day, interrupted by 30–40 pauses of 7–8 minutes. Mean incubation temperature was then 33–35°C. Moreover, the difference between the highest and the lowest temperatures during the night rest decreased considerably (Figure 5).

The later part of the incubation period was similar to the first. Egg temperature decreased only 2–3°C during incubation pauses; these usually lasted for 5–7 minutes (Figures 4 and 7, Tables 4 and 5).

In 20 clutches, the last two eggs laid were marked with ink, to determine the hatching sequence. In large clutches, the first 3–4 eggs laid were the first to hatch, which they usually did in less than a day, followed by the penultimate egg. The last laid egg usually hatched a day later than the first laid eggs of the clutch (Table 6). Thus, the amount of heat supplied to the clutch by the female before the laying of the penultimate egg roughly corresponded to half a day of intense incubation. Similarly, embryonic development in the penultimate egg corresponded to half a day's difference in hatching compared with the last egg.

The length of the incubation period of the last laid egg was 12 days in eight and 13 days in twenty cases ( $\bar{x} = 12.7 \pm 0.09$ ), which is similar to what was found in southern Finland ( $11.9 \pm 0.26$ , Tyrväinen 1969;  $12.1 \pm 0.21$ , Haartman 1969). An incubation period of 14–15 days as reported in several handbooks is therefore probably too long.

## Litteratur

- Arheimer, O. 1973. Rödvingetrastens *Turdus iliacus* häckningsbiologi i fjällbjörkskog vid Ammarnäs. *Vår Fågelvärld* 32: 1–10. (English summary.)
- Baerends, G. P. 1959. The ethological analysis of incubation behavior. *Ibis* 101:357–368.
- Bolotnikov, A. M. & Korolev, V. K. 1971. Temperatura nasi-  
živanija u lesnoj zaviruški. *Naučnije doklady vyšej školy. Biol. nauki.* (2):11–14. (In Russian.)
- Calder, W. A. 1971. Temperature relationship and nesting of the Calliope Hummingbird. *Condor* 73:314–321.
- Curry-Lindahl, K. 1959. *Våra fåglar i Norden*. Stockholm.
- Drent, R. H. 1973. The natural history of incubation. I: Farmer, D. S. (red.) *Breeding Biology of Birds*. National Acad. Sci. Washington. sid. 262–311.
- Eisner, E. 1960. The relationship of hormones to the reproductive behaviour of birds, referring especially to parental behaviour: a review. *Anim. Behav.* 8:155–179.
- Enemar, A. 1958. Om ruvningens igångsättande hos koltrast, *Turdus merula*. *Vår Fågelvärld* 17:81–103. (English summary.)
- Enemar, A. 1969a. Fågelundersökningarna i Ammarnäs-området i södra Lappland. *Vår Fågelvärld* 28:227–229.
- Enemar, A. 1969b. Gråsiskan, *Carduelis flammea*, i Ammarnäs-området, Lycksele lappmark, år 1968. *Vår Fågelvärld* 28: 230–235. (English summary.)
- Groebbsels, F. 1937. *Der Vogel*. Bd. 2. Berlin.
- Haartman, L. von 1956. Der Einfluss der Temperatur auf den Brutrhythmus experimentell nachgewiesen. *Ornis Fenn.* 23:100–107.
- Haartman, L. von 1969. The nesting habits of Finnish birds, I. Passeriformes. *Soc. Sci. Fenn., Comment. Biol.* 32.
- Hanson, H. 1954a. Criteria of age of incubated Mallard, Wood Duck, and Bobwhite Quail eggs. *Auk* 71:267–272.
- Hanson, H. 1954b. Apparatus for the study of incubated bird eggs. *J. Wildl. Management* 18:1917198.
- Haukioja, E. 1970. Clutch size of the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*. *Ornis Fenn.* 47:101–135.
- Heinroth, O. 1922. Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Orn.* 70:172–285.
- Hohlt, H. 1957. Studien an einer süddeutschen Population der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*). *J. Orn.* 98:71–118.
- Holcomb, L. C. 1974. Incubation constancy in the Red-Winged Blackbird. *Wilson Bull.* 86:450–460.
- Howard, D. V. 1967. Variation in the breeding season and clutch-size of the robin in the northeastern United States and the maritime provinces of Canada. *Wilson Bull.* 79:432–440.
- Huggins, R. A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22:148–157.
- Irving, L. & Krog, J. 1956. Temperature during the development of birds in arctic nests. *Physiol. Zool.* 28:195–205.
- Johnson, E. D. H. 1971. Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. *Brit. Birds.* 64:201–213.
- Kendeigh, S. C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Mon.* 22:1–356.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58:1–124.
- Lennerstedt, I. 1966. Egg temperature and incubation rhythm of a Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) in Swedish Lapland. *Oikos* 17:169–174.
- Lorenz, K. 1937. Über den Begriff der Instinkthandlung. *Folia Biotheoretica* 2:17–50.
- 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.
- Nice, M. M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173–197.
- Niethammer, G. 1937. *Handbuch der deutschen Vogelkunde*. Leipzig.
- Poulsen, H. 1953. A study of incubation responses and some

- other behaviour patterns in birds. *Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren.* 115:1–131.
- Pulliainen, E. 1971. Behaviour of a nesting capercaillie (*Tetrao urogallus*) in northeastern Lapland. *Ann. Zool. Fenn.* 8:456–462.
- Semenov-Thun-Sanskij, O. 1960. Ekologija teterevinyx ptic. *Trudy Laplandskogo Gosudarstvennogo Zapovednika* 5:1–318. (In Russian.)
- Siivonen, L. 1939. Zur Ökologie und Verbreitung der Singdrossel (*Turdus ericetorum philomelos*, Brehm). *Ann. Zool. Soc. Vanamo* 7:1–285.
- Skutch, A. F. 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bull.* 74:115–152.
- 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.
- Snow, D. W. 1958. The breeding of the Blackbird, *Turdus merula*, at Oxford. *Ibis* 100:1–30.
- Steibacher, G. 1941. Beobachtungen über das Verhalten und insbesondere über die Brutbiologie von Stadtamseln. *Beitr. Fortpflanzungsbiol. Vögel* 17:153–161.
- Stresemann, E. 1934. Aves. I: Kükenthal, W. (red.). *Handbuch der Zoologie*. Bd 7, Teil 2. Berlin.
- Swanberg, P. O. 1950. On the concept of "incubation period". *Vår Fågelvärld* 9:63–80.
- Swanberg, P. O. 1956. Incubation in the Thick-billed Nutcracker, *Nucifraga c. caryocatactes* (L.). *Bertil Hanström, Zool. Papers in honour of his sixty-fifth birthday November 20th, 1956*. Lund.
- Tyrväinen, H. 1969. The breeding biology of the Redwing, *Turdus iliacus* L. *Ann. Zool. Fenn.* 6:1–46.
- Verbeek, N. A. M. 1970. Breeding ecology of the Water Pipit. *Auk* 87:425–451.
- Whitehouse, H. L. K. & Armstrong, E. A. 1953. Rhythms in the breeding behaviour of the European Wren. *Behaviour* 5:261–288.
- Whiterby, H. F. et al. 1949. *The Handbook of British Birds*. London.
- 
- Ola Arheimer, *Magasinsvägen 58, S-681 00 Kristinehamn*