

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern  
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. N. Glutz von Blotzheim)

## Anwendungsmöglichkeiten von Thermo-Eiern zur Bestimmung brutbiologischer Parameter

Lorenz Heer

**Use of artificial eggs measuring temperature as a tool for the assessment of breeding parameters.** – By the use of temperature-measuring instruments and at least four optimally timed nest controls, the following data of breeding variables can be exactly obtained: start and time of egg-laying, start of incubation, clutch size, attentiveness pattern during incubation, length of incubation period, hatching success, brooding of young at the beginning of the nestling period, fledging time and time of clutch desertion or predation.

Key words: Eggs, breeding biology, incubation, nest.

Lorenz Heer, Zoologisches Institut, Universität Bern, CH–3012 Bern (email: lorenz\_heer@hotmail.com)

Thermo-Eier sind entweder ausgeblasene Vogeleier oder künstliche Eier, in deren Mitte eine Sonde die Temperatur misst. Zur Füllung eignet sich ein Material, das giessbar ist und ähnliche Thermo-Eigenschaften wie der Embryo besitzt (z.B. Paraffin). Diese Thermo-Eier werden vor allem angewendet, um die Bruttemperatur (Verlauf während der Bebrütung, Toleranzbereiche; z.B. Huggins 1941, Burger & Williams 1979, Webb 1987) oder das Bebrütungsmuster (Länge von Brutpausen und Sitzphasen; z.B. Heiniger 1991, Zerba & Morton 1983) zu ermitteln.

In der vorliegenden Beschreibung dieser Methode werden zusätzliche Anwendungsmöglichkeiten vorgestellt. Ein optimierter Einsatz in Verbindung mit einer minimalen Anzahl Nestkontrollen ermöglicht eine genaue Bestimmung vieler brutbiologischer Parameter. Die Arbeit bezieht sich in erster Linie auf Nesthocker, doch lassen sich einzelne Bereiche auch bei Nestflüchtern anwenden.

### 1. Methode

Durchgeführt wurde die hier beschriebene Methode bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris* (17 Nester) und beim Hausrotschwanz *Phoe-*

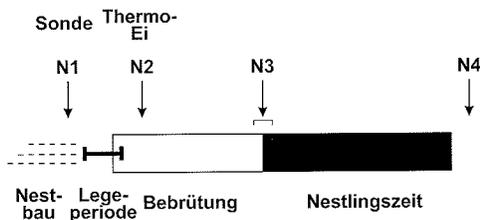
*nicurus ochruros* (4 Nester)<sup>1</sup>. Das Untersuchungsgebiet lag in der Gemeinde St-Luc (Kt. Wallis). Alle Nester der Alpenbraunelle befanden sich in Felsen oder Erdhöhlen zwischen 2500 und 2850 m ü.M., die des Hausrotschwanzes an Gebäuden auf 2340 m ü.M.

Zwei verschiedene Arten von Thermo-Eiern wurden verwendet; sie liessen weder unter Labor- noch unter Feldbedingungen Unterschiede erkennen. (1) Kunst-Eier: Zwei Tonschalenhälften wurden passend aufeinandergeklebt. Die Dicke der Wand betrug 1–2 mm. (2) Für die Alpenbraunelle wurden zudem ausgeblasene Eier aus Zuchten der Chinesischen Zwergwachtel *Excalfactoria chinensis* benutzt, die in der Grösse denjenigen der Alpenbraunelle entsprachen. Bei beiden künstlichen Eitypen lag die Temperatursonde ungefähr in der Mitte des Eies. Der Hohlraum wurde mit erhitztem Pa-

<sup>1</sup>Als Tierversuch gilt jede Massnahme, bei der lebende Tiere verwendet werden, um wissenschaftliche Annahmen zu prüfen oder um Informationen zu erlangen. Nestkontrollen obliegen nicht dem Tierschutzgesetz vom 9.3.1978 (TSchG; SR 455). Das Setzen von Thermo-Eiern ist nicht namentlich erwähnt. Deshalb muss je nach Kanton abgeklärt werden, ob es möglicherweise ein melde- oder bewilligungspflichtiger Tierversuch ist.

raffin ausgefüllt, das sich nach dem Abkühlen verfestigte. Das Ton- oder Wachtel-Ei wurde dann entsprechend der natürlichen Eifarbe bemalt. Das Verbindungskabel zwischen Sonde und Datenlogger wurde durch den Nestboden gezogen und mit Haarklammern befestigt.

Die Temperatursonde lieferte die gemessenen Werte über das Verbindungskabel einem kleinen Datenlogger (StowAway:  $4,8 \times 4,5 \times 1,5$  cm, Bakrona AG, Zürich), der unter oder neben dem Nest positioniert wurde. Die Speicherdauer des Loggers hing ab von dessen Kapazität und dem eingestellten Messintervall. Die verwendeten Geräte speicherten etwa 22 000 Werte. Dies erlaubte eine Temperaturmessung beispielsweise alle 30 s während 8 Tagen oder alle 90 s während 24 Tagen. Eine Brutpause von 10 min Dauer kann bei einem Messintervall von 30 s mit einer Genauigkeit von 95 % bestimmt werden. Die Temperaturfühler besitzen eine Messgenauigkeit von  $\pm 0,18$  °C. Unter Laborbedingungen betrug die Trägheit des Fühlers im Thermo-Ei der Alpenbraunelle beim simulierten Beginn einer Brutpause (Wechsel der Umgebungstemperatur von 35 auf 4 °C) 5–17 s (Median: 10 s,  $n = 5$ ) und beim simulierten Ende (Wechsel der Umgebungstemperatur von 28 auf 35 °C) 2–23 s (Median: 11 s,  $n = 5$ ). Da diese Trägheit kürzer ist als das Messintervall von 30 s und sich der Zeitverzug zu Beginn und am Ende der Brutpause aufhebt (Mann-Whitney U-Test:  $U = 13,5$ ,  $n_1 = n_2 = 5$ , n.s.), kann dieser Messfehler bei der Berechnung vernachlässigt werden.



**Abb. 1.** Optimale Zeitpunkte für Nestkontrollen (N1–4) und für das Setzen bzw. Holen von Temperatursonden (N1) oder Thermo-Eiern (N2–4). – *Optimal timing for nest controls (N1–4) and the positioning, or getting resp., of temperature-measuring instruments in the nest (probe: N1; artificial egg: N2–4).*

Weder das zusätzliche Thermo-Ei noch das Kabel oder der Logger hatten einen ersichtlichen Einfluss auf das Verhalten der Altvögel. Ein zusätzliches Ei dürfte aber einen erhöhten Brutaufwand bewirken. Als Referenz mass eine Wetterstation im Untersuchungsgebiet Umgebungstemperatur und Strahlung.

## 2. Ergebnisse und Diskussion

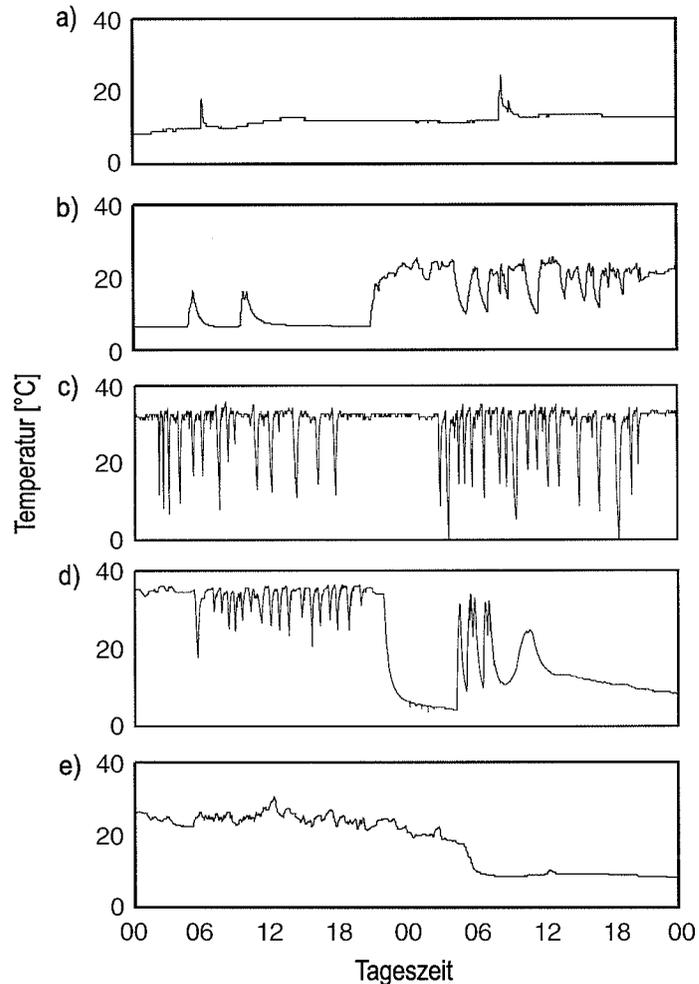
### 2.1. Zeitliches Setzen der Temperatursonden

Um möglichst wenige Nestkontrollen durchführen zu müssen (Verhinderung von Spuren, schwere Zugänglichkeit) und um ein umfangreiches Erfassen brutbiologischer Parameter zu erreichen, eignen sich folgende Zeitpunkte für Nestkontrollen und für den Wechsel der Sonden (Abb. 1):

Am Ende der Nestbauphase wird eine Temperatursonde im Nestboden befestigt (N1). Zusätzlich kann ein weiterer Logger zur Messung des Mikroklimas am Neststandort gesetzt werden. Nach Beendigung des Vollgeleges wird die Temperatursonde im Nestboden durch ein Thermo-Ei ersetzt (N2). Aufgrund der bereits erhaltenen Daten der Legeperiode, des Brutbeginns und aus Erfahrungswerten lässt sich der Schlüpftag ungefähr errechnen, welcher dann durch eine weitere Nestkontrolle um dieses Datum bestätigt wird (N3). Danach fällt nur noch eine Nestkontrolle an, um nach dem Ausfliegen der Nestlinge Thermo-Ei und Logger zu holen (N4). Somit lassen sich mit nur vier Nestkontrollen und mit der Verwendung von Thermo-Eiern bestmöglich folgende brutbiologischen Parameter ermitteln: Zeitpunkt der Eiablage, Legeperiode, Gelegegröße, Beginn und Rhythmus der Bebrütung, Brutdauer, Schlüpferfolg, Huderzeit in den ersten Nestlingstagen, Zeitpunkt und Erfolg des Ausfliegens, Nestlingsdauer und eventuell Zeit der Brutaufgabe oder Predation.

Allgemein nimmt die Wahrscheinlichkeit einer Brutaufgabe durch Störungen bei Nestkontrollen mit Fortschreiten des Brutgeschäftes ab, jedoch ist die Empfindlichkeit der Altvögel am Nest von Art zu Art (vgl. Kania 1992) und von Individuum zu Individuum (eigene Beobachtungen) verschieden.

**Abb. 2.** Gemessener Temperaturverlauf von Gelegen der Alpenbraunelle an zwei aufeinanderfolgenden Tagen. (a) Eiablage; (b) Brutbeginn: Am ersten Tag ging das ♀ abends auf das Nest und brütete am darauffolgenden Tag regelmäßig; (c) Brutrhythmus: Ein Temperaturabfall zeigt den Beginn einer Brutpause, ein Wiederanstieg deren Ende; (d) Gelegeaufgabe: Nach einem Kaltwettereinbruch verließ das ♀ um 22.00 Uhr das Nest und nahm am kommenden Morgen für kurze Zeit die Brutaktivität nochmals auf; (e) Zeitpunkt des Ausfliegens: Der letzte Nestling flog kurz vor 06.00 Uhr aus. – *Temperature measured in clutches of Alpine Accentors by probes and artificial eggs on two consecutive days. (a) Egg-laying; (b) start of incubation: the ♀ passed the night on the nest and incubated on the following day; (c) nest attendance: a fall in temperature indicates the beginning of an inattentive phase, a reincrease its end; (d) nest desertion: after a cold spell of weather, the ♀ left the nest at 2200 hours and incubated some more time the following morning before desertion; (e) fledging: the last young left the nest shortly before 0600 hours.*



## 2.2. Eiablage

Bei vielen verhaltensökologischen Studien, in denen Reproduktionsstrategien von ♂ und ♀ untersucht werden, ist das Wissen über den genauen Zeitpunkt der Eiablage sehr wertvoll. Sucht das ♀ das Nest nur zur Eiablage auf, so verursacht es dabei einen deutlichen Anstieg der Temperatur im Nest (Abb. 2a). Auch wenn das ♀ vor Beendigung des Geleges zu brüten beginnt, so lässt sich zumindest der Zeitpunkt der Ablage der ersten Eier aus dem Temperaturverlauf ablesen.

Bei Arten, wo das ♀ bereits vor Legebeginn

oder während der Legeperiode längere Zeit auf dem Nest verbringt (z.B. Schneesperling *Montifringilla nivalis*, Birkenzeisig *Carduelis flammula cabaret*, Hänfling *Carduelis cannabina*, Glutz & Bauer 1997), kann der Zeitpunkt der Eiablage nicht mit dieser Methode bestimmt werden.

Eine mögliche Fehlerquelle liegt bei Neststandorten mit sehr schmalen Nesteingängen, wo die wandernde Sonne zu einer kurzfristigen Temperaturerhöhung führen kann. Der über mehrere Tage (fast) konstante Zeitpunkt sowie Temperaturmessungen am Neststandort lassen diesen möglichen Fehler aber erkennen.

### 2.3. Brutbeginn

Als Länge der Brutdauer gilt die Zeitspanne, die bei natürlicher und ungestörter Bebrütung von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungvogels verstreicht (Heinroth 1922). Mit Nestkontrollen alleine lassen sich aber beispielsweise viele Fragen zu asynchronem Schlüpfen kaum beantworten. Mit einer Temperatursonde im Nestboden kann deshalb bereits während der Legeperiode die Anwesenheit eines brütenden Altvogels bestimmt und der genaue Brutbeginn ermittelt werden (Abb. 2b). Ist die Brutdauer der einzelnen Eier von zentraler Wichtigkeit, so müssen diese in der Reihenfolge der Ablage markiert werden. Zusätzliche Nestkontrollen während der Legeperiode und um den Schlüpftermin sind dann notwendig. Mit einer Nestkontrolle wenige Tage nach dem Schlüpftermin (Nesthocker) oder kurz nach dem Verlassen des Nestes (Nestflüchter) kann die Schlüpftrate ermittelt werden.

### 2.4. Bruttemperatur

Durchschnittliche Bruttemperaturen über die ganze Bebrütungszeit hinweg lassen auf die Bedingungen für die sich entwickelnden Embryonen schliessen. Die Bruttemperatur gemessen am Embryo schwankt in Abhängigkeit von der Eiposition im Nest und von den Sitzphasen und Brutpausen. Zur exakten Bestimmung muss das Thermo-Ei daher frei beweglich sein, damit es verschiedene Positionen im Nest einnehmen kann. So ergaben Messungen zwischen zentralen und peripheren Eiern zum Teil grosse Temperaturunterschiede (Huggins 1941). In dieser Studie wurde das Thermo-Ei in der Nestbodenmitte straff befestigt, damit der brütende Altvogel sich nicht im Verbindungskabel verfangen konnte. Da jedoch der Nestboden kühler ist (und damit die untere Hälfte des Thermo-Eies) als obenauf liegende Eier, dürfte die auf diese Weise gemessene Temperatur zumindest teilweise unter der effektiven Bruttemperatur liegen. Exaktere Messungen können mit Sender-Eiern erzielt werden, da diese frei beweglich sind und bei Eirollbewegungen verschiedene Positionen in

der Nestmulde einnehmen. Sender-Eier funken einem nahestehenden Empfänger die jeweiligen Messwerte. Es gibt solche Eier selbst für kleinste Singvogelarten (Naef-Daenzer 1994).

Weitere Fehlerquellen bei der Bestimmung der Bruttemperaturen liegen in den unterschiedlichen Thermo-Eigenschaften von Embryo und Kunst-Eiern. Die Wärmeleitfähigkeit des Embryos ändert sich im Verlaufe der Entwicklungszeit, so dass das verwendete Füllmaterial zeitweise davon abweicht. Zudem produzieren ältere Embryonen Eigenwärme (Drent 1975). Genauere, aber ethisch zweifelhafte Methoden umfassen das interne Anbringen der Temperatursonde in der Nähe des Embryos (z.B. Huggins 1941, Morton & Pereyra 1985) oder an der inneren Wand der Luftkammer (Webb 1987). Beim Zulegen eines Thermo-Eies müsste zudem ein Ei entfernt werden, da die Gelegevergrösserung zusätzliche Kosten verursacht. Ein Thermo-Ei senkt die durchschnittliche Bruttemperatur, da die Aufwärmung nach einer Brutpause langsamer erfolgt (Drent 1975).

Zusammenfassend eignen sich deshalb Thermo-Eier mit Verbindungskabel nur für relative Unterschiede der Bruttemperatur und für die Messung von Extremwerten des Geleges, wie beispielsweise ein Auskühlen oder eine strahlungsbedingte Überhitzung bei längeren Abwesenheiten. Sie sind aber für die Erfassung der durchschnittlichen Bruttemperatur nicht geeignet.

### 2.5. Brutrhythmik

Brütende Altvögel sind aufgrund von Kälte-, Hitze- oder Nahrungsstress teilweise gezwungen, einen für die Entwicklung der Embryonen suboptimalen Brutrhythmus einzuhalten (Webb 1987). Ein Thermo-Ei gibt Auskunft über Sitzphasen der brütenden Altvögel (Abb. 2c). Ein Temperaturabfall bedeutet das Verlassen des Nestes und ein erneuter Anstieg der Temperatur ein Wiederaufnehmen der Brutaktivität. Zusätzliche Feldbeobachtungen sind notwendig, um die individuelle Beteiligung der Altvögel an der Bebrütung festzustellen. Brütet nur ein Elter, so lässt sich dessen Nestpräsenz direkt mit seinen Bedürfnissen unter verschiede-

denen Umweltbedingungen vergleichen (Heer 1998: II.3 und 1999.).

Mit einem Thermo-Ei kann in den ersten Nestlingstagen ebenfalls die Huderzeit ermittelt werden, da die Nestlinge zu diesem Zeitpunkt ihre Körpertemperatur nicht selber aufrecht erhalten können (Myhre & Steen 1979). Wie zur Brutzeit lassen sich Toleranzbereiche festlegen.

### 2.6. Brutaufgabe und Predation

Sind Altvögel aufgrund limitierender Faktoren gezwungen, das Gelege oder die Nestlinge aufzugeben, so lässt sich der entsprechende Zeitpunkt bei Eiern oder jüngeren Nestlingen anhand der schnellen Abkühlung der Brut genau bestimmen (Abb. 2d). Ältere Nestlinge produzieren noch längere Zeit Eigenwärme, was den genauen Zeitpunkt der Aufgabe verwischt. Aus dem Temperaturverlauf kann lediglich das langsame Abkühlen der Nestlinge bis zu deren Tod abgelesen werden.

Der genaue Zeitpunkt der Plünderung eines Nestes gibt zusätzlich zu eventuell vorhandenen Spuren einen Hinweis auf mögliche Feinde (tag- oder nachtaktiv). Werden zudem ausgeblasene und mit Paraffin gefüllte Vogeleier als Thermo-Eier verwendet, so lassen sich oft Zahn- oder Schnabelspuren im Paraffin nutzen (Ribaut 1961).

### 2.7. Zeitpunkt des Ausfliegens

Die Nestlingszeit ist definiert als Zeitspanne vom Schlüpfen des letzten bis zum Ausfliegen des letzten Jungvogels. Mit Nestkontrollen allein lässt sich meist nur der Ausfliegetag ermitteln. Ein schneller Temperaturabfall dokumentiert hingegen den genauen Zeitpunkt des Ausfliegens des letzten Nestlings (Abb. 2e). Bisweilen sitzen Nestlinge längere Zeit auf dem Nestrand bevor sie ausfliegen. In diesem Fall liefert das Thermo-Ei einen ungenauen Wert.

Aus dem Temperaturverlauf allein kann nicht zwischen erfolgreichem Ausfliegen und Plünderung während der letzten Nestlingstage unterschieden werden. Dazu notwendig ist die Beobachtung flügger Jungvögel oder möglicher Spuren von Predation.

### 2.8. Mikroklima

Zur Interpretation der mit einer Temperatursonde oder einem Thermo-Ei gemessenen Werte ist es oft hilfreich, das Mikroklima am Neststandort oder wenigstens die Umgebungstemperatur zu kennen. Dadurch lassen sich Störfaktoren wie Temperaturschwankungen im Tagesverlauf oder während der Brutzeit eliminieren. Zudem sind Messungen der Aussenfaktoren notwendig (Temperatur, Strahlung, Luftfeuchtigkeit, potentielles Nahrungsangebot u. a.), um die erhaltenen Befunde auf möglichen Umweltstress zurückführen zu können.

## 3. Schlussfolgerungen

Thermo-Eier werden in der Literatur vor allem zur Messung von Bruttemperaturen, Toleranzbereichen von Embryonen und von Bebrütungsmustern aufgeführt. Als neue Anwendungsmöglichkeiten sind hier zudem der genaue Zeitpunkt der Eiablage, der genaue Bebrütungsbeginn und der Zeitpunkt von Predation und vom Verlassen des Nestes beschrieben. Mit dem Setzen von Temperaturfühlern und Thermo-Eiern und mit drei Nestkontrollen während der Brutzeit können die wichtigsten brutbiologischen Parameter bestimmt werden. Bei Nesthockern sind dies Zeitpunkt der Eiablage, Brutbeginn, Bruttemperatur, Bruthrhythmik und je nachdem Brutaufgabe, Predation oder Ausfliegen. Bei Nestflüchtern dürften dieselben Parameter gemessen werden können. Hier deutet aber ein Temperaturabfall am Ende der Bebrütung an, dass die frisch geschlüpften Jungvögel das Nest verlassen haben.

**Dank.** Prof. U. N. Glutz von Blotzheim leitete diese Untersuchung und verfasste die französische Zusammenfassung. Dr. B. Naef-Daenzer stellte die Tönhälften für die Thermo-Eier her. C. Mingard versorgte mich mit unbefruchteten Wachteleiern aus Zuchten. Prof. U. N. Glutz von Blotzheim, A. C. Fraenkl, M. Kestenholz und einem anonymen Rezensenten danke ich für viele Anregungen und die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes. Die Untersuchung entstand im Rahmen eines Projektes des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Nr. 3100-041911.94/1). Das Projekt lief unter der Tierversuchs-Bewilligung 1/1993 des Kantons Wallis.

### Zusammenfassung, Résumé

Thermo-Eier sind entweder ausgeblasene Vogeleier oder künstliche Eier, in deren Mitte eine Sonde die Temperatur misst. Diese wurden vor allem angewendet, um die Bruttemperatur oder das Bebrütungsmuster zu ermitteln. Aus dem gemessenen Temperaturverlauf lassen sich aber nebst diesen noch weitere brutbiologische Parameter bestimmen.

(1) *Eiablage*: Sucht das ♀ das Nest nur zur Eiablage auf, so verursacht es dabei einen deutlichen Temperaturanstieg. (2) *Brutbeginn*: Bereits während der Legeperiode kann die Anwesenheit eines brütenden Altvogels gemessen werden. (3) *Bruttemperatur*: Die exakte Bruttemperatur kann mit den verwendeten Thermo-Eiern nicht gemessen werden. Die Bestimmung relativer Unterschiede und Messungen von Extremwerten des Geleges sind aber möglich. (4) *Brutrythmik*: Ein Abfall der Temperatur bedeutet das Verlassen des Nestes und ein erneuter Anstieg ein Wiederaufnehmen der Brutaktivität. (5) *Brutaufgabe*: Werden Eier oder jüngere Nestlinge aufgegeben, so lässt sich der Zeitpunkt anhand der Abkühlung der Brut bestimmen. (6) *Prädation*: Der genaue Zeitpunkt gibt einen Hinweis auf tag- oder nachtaktive Feinde. (7) *Ausfliegen*: Ein schneller Temperaturabfall dokumentiert den Zeitpunkt des Verlassens des Nestes durch den letzten Nestling.

### Utilisation d'œufs artificiels contenant une sonde thermique pour déterminer des variables de la biologie de la reproduction

Jusqu'à présent, les œufs artificiels contenant une sonde pour mesurer la température ont surtout été employés pour connaître la température ou le rythme d'incubation. Mais de pareilles installations peuvent aussi être utilisées pour répondre à de nombreuses questions:

1. *Moment de la ponte*. Aussi longtemps que la femelle ne visite le nid que pour la ponte d'un œuf, ces visites se manifestent par une hausse momentanée de la température.

2. *Le début de l'incubation* est indiqué par des périodes de température élevée plus longues.

3. *Température d'incubation*. La sonde thermique ne donne pas de température d'incubation exacte, mais elle montre des différences relatives et des valeurs extrêmes.

4. *Rythme d'incubation*. Quand l'oiseau qui couve quitte le nid, la température tombe très vite; quand il reprend l'incubation, elle augmente.

5. *L'abandon d'un nid* par les parents est marqué par le début d'un refroidissement définitif des œufs ou des poussins.

6. *Prédation*. L'heure exacte donne un indice sur l'identité du prédateur diurne ou nocturne.

7. *L'envol du dernier oisillon* d'une nichée a pour effet en une baisse rapide de la température enregistrée.

### Literatur

- BURGER, A. E. & A. J. WILLIAMS (1979): Egg temperatures of the Rockhopper Penguin and some other penguins. *Auk* 96: 100–105.
- DRENT, R. H. (1975): Incubation. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds): *Avian biology*. Vol. 5. New York.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1997): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 14. Wiesbaden.
- HEER, L. (1998): The polygynandrous mating system of the Alpine Accentor *Prunella collaris*, individual reproductive tactics, breeding adaptations on high mountain conditions and winter ecology. Diss. Phil.-nat. Fakultät Univ. Bern. – (1999): Brutpausen von mehreren Stunden Dauer beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* und bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris* während Kaltwetterperioden. *Ornithol. Beob.* 96: 123–130.
- HEINIGER, P. H. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Bedingungen des Hochgebirges. *Ornithol. Beob.* 88: 193–207.
- HEINROTH, O. (1922): Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Ornithol.* 70: 172–285.
- HUGGINS, R. A. (1941): Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22: 148–157.
- KANIA, W. (1992): Safety of catching adult European birds at the nest. Ringers' opinions. *Ring* 14: 5–50.
- MORTON, M. L. & M. E. PEREYRA (1985): The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the Dusky Flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102: 25–37.
- MYHRE, K. & J. B. STEEN (1979): Body temperature and aspects of behavioural temperature regulation in some neonate subarctic and arctic birds. *Ornis Scand.* 10: 1–9.
- NAEF-DAENZER, B. (1994): Radiotracking of Great and Blue Tits: new tools to assess territoriality, home-range use and resource distribution. *Ardea* 82: 335–347.
- REBAUT, J.-P. (1961): Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: l'œuf postiche. *Rev. Suisse Zool.* 68: 238–241.
- WEBB, D. R. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- ZERBA, E. & M. L. MORTON (1983): The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White-crowned Sparrows. *Ornis Scand.* 14: 188–197.

Manuskript eingegangen 2. Oktober 1998

Bereinigte Fassung angenommen 19. Januar 1999