

Botschaften aus dem Vogelnest

Bernd Leisler

Leisler B 2016: Signals from avian nests. *Vogelwarte* 54: 109-124.

That nest structure and characteristics are primarily the result of natural selection was, until recent years, thought to be self-evident. In addition, it has been shown for a whole series of bird species that number, size, or quality of nests built by males play a role in attracting females. Thus males improve their chances of being chosen by females (intersexual selection) thus increasing their reproductive success.

According to more recent studies, nest architecture and characteristics may represent external signals that transmit a range of information to conspecifics. Therefore they can be subject to social and/or sexual selection. For example, following pair-formation, conspicuous nest-building behaviour, enlargement or decoration of the nest can serve as communication between the partners or as information for other individuals. It has been experimentally demonstrated, especially for cavity-nesting species, that individuals signal their attractiveness by exaggerated structures or decoration of the nest and in this way influence the reproductive strategy of their partner. However, internal (constructive) as well as external constraints like nest parasites, brood parasites, and above all nest predation, severely limit such elaborations and the development of 'signals from the nest'.

The ecological and behavioural conditions under which external signals develop are poorly understood. The example of a scenario is given as to how the nest-building of different Wheatear *Oenanthe* species might have developed to become a signal. Studies of this sort are hampered by the problem that certain nest materials (e.g. feathers) can perform different functions in different species, or several functions in one species.

What has hardly been studied is the very interesting question of whether there is a connection between sexually selected ornamentation of a bird (e.g. decorative plumage) and the elaboration of its nest as an 'extended phenotype'. Examples of this might be the ovenbirds (plain plumage, elaborate nest structure), or the Barn Swallow *Hirundo rustica* and Penduline Tit *Remiz pendulinus* (antagonistic relationship between male plumage ornamentation and nest structure).

Various open questions are discussed (for instance whether there are fashions and traditions in the decoration of nests) and comparative studies are encouraged in order to look at problems such as which conditions are necessary for nest structure or characteristics to become signals, and whether both sender and receiver actually profit equally from such signalling.

✉ BL: Max Planck Institut für Ornithologie, Am Obstberg 1, D-78315 Radolfzell. E-Mail: leisler@orn.mpg.de

1. Einleitung

Nester veranschaulichen das breite Spektrum der „Baukunst“ der Vögel, das von simplen, in den nackten Boden gescharrten Mulden bis zu aufwendigen und kunstvollen Konstruktionen reicht. Selbst Segler, welche die meiste Zeit ihres Lebens in der Luft verbringen, müssen zum Brüten ein Nest bauen. Nester haben Ornithologen seit jeher fasziniert und wissenschaftlich angeregt, ähnlich wie etwa Vogelgesang oder Vogelzug. In vielen Kulturen gilt das Vogelnest auch als Metapher für Geburt, Harmonie, Familie oder eine gute Mutter. Eine außerordentliche Bedeutung hat im Deutschen der Begriff „Nestwärme“ erlangt als das Gefühl von Geborgenheit, Vertrauen und Zuwendung, welche ein kleines, behütetes Kind erfährt. Über Generationen hinweg waren sich die Wissenschaftler einig, dass der Bau und die Eigenschaften von Nestern der natürlichen Selektion unterliegen, das Nest quasi als Behältnis für die sichere und erfolgreiche Entwicklung von Eiern und Jungvögeln, ebenso als physischer Schutz für die Altvögel. Nester und Nestbau stehen aber auch im Zusammen-

hang mit der Balz und Paarbildung und stimulieren die Fortpflanzung der Partner (Collias & Collias 1984). Außerdem leiten sich vom Nestbau und von der Übergabe von Nistmaterial viele Ausdrucksbewegungen ab, die bei der Balz in ritualisierter Form wieder auftauchen (die sogenannten Nistsymbole) oder Gruß- und Drohfunktionen erfüllen (etwa bei verschiedenen Pelecaniformes).

Meine persönliche Begeisterung für Nester reicht weit zurück in die Zeit, als ich im Schilfgürtel des Neusiedler Sees den Nestbau verschiedener Rohrsänger vergleichend beobachtete (Leisler & Schulze-Hagen 2011). Fragestellungen „rund um das Vogelnest“ waren Themen unterschiedlicher Projekte von mir betreuter Studenten (Franz 1991; Hirler 1994; Forstmeier & Weiss 2004). Schließlich gehörte über einige Jahre die Demonstration der Nester heimischer Vögel anlässlich des Brutbiologischen Kurses zu meinen Aufgaben an der Vogelwarte Radolfzell. Die mittlerweile kaum noch überschaubare Literatur über Vogelnester habe ich deshalb zumindest „aus

dem Augenwinkel“ über Jahrzehnte hinweg verfolgt und dabei den mehrfachen Themenwandel bei der Untersuchung von Nestern erlebt und mit anderen diskutiert. Darin kommt zum Ausdruck, dass verschiedene Aspekte des Nestbaus im Lauf der Zeit wissenschaftlichen Trends und Moden unterworfen sind: Etwa die Abfolge und Integration angeborener Nestbaubewegungen, die Rolle von Lernen und Erfahrung, die gerade eine Renaissance erlebt (z. B. Deckert 1955; Dilger 1962; Gwinner 1965; dann erneut Bailey et al. 2014), der Vergleich von Nestbau und dessen Funktionen bei nahverwandten Arten (z. B. Thaler 1976) sowie die Untersuchung von Nestprädation im Zusammenhang mit Lebenslaufstrategien (z. B. Martin 1992, 1995). In den letzten Jahren hat sich eine kleine Gruppe von Interessenten um Charles Deeming (Lincoln University, Großbritannien) geschart, der spezielle Tagungen zu diversen nestbiologischen Themen ausgerichtet hat, die teilweise als Kapitel Eingang in das Buch „Nest, Eggs & Incubation“ gefunden haben (Deeming & Reynolds 2015).

In jüngerer Zeit wurde in zahlreichen Arbeiten untersucht, wie Nest und Nestbau Informationen sowohl für Artgenossen, als auch für artfremde Individuen liefern und in unterschiedlicher Weise genutzt werden (Zusammenfassungen einiger Aspekte bei Moreno 2012 und Mainwaring et al. 2014). Ziel dieses Reviews ist eine zusammenfassende Darstellung verschiedener Funktionen von Nestern, denen über den eigentlichen Zweck hinaus auch eine Wirkung als Signal zukommt. Derartige Signale werden von Vögeln während des Nestbaues oder mittels bestimmter Nestmerkmale an Artgenossen gesendet, in erster Linie an den eigenen Partner (Kapitel 2). Hierbei stellen sich die Fragen, wozu solche Signale dienen, d. h. welche Wirkung sie beim Empfänger erzeugen, welche Vorteile sie dem Sender selbst erbringen, und wie diese Signale entstehen (Kapitel 3). Kapitel 4 beschäftigt sich mit den Problemen der Unterscheidung der Funktion des Signals von anderen Funktionen. Der Einbau von Federn in ein Nest kann z. B. die Qualität eines Individuums anzeigen und den Partner dazu bewegen, seine Brutfürsorge zu erhöhen oder andererseits lediglich die Wärmeisolation verbessern. In Kapitel 5 wird diskutiert, unter welchen ökologischen und sozialen Bedingungen ein elaborierter Nestbau und eine Reihe von Nestmerkmalen die Bedeutung als Signal erhalten können. Schließlich wird in Kapitel 6 zusammengetragen, was derzeit über die Beziehung zwischen der Ausschmückung des Nests und einer Ornamentierung des Vogels bekannt ist. Die Schlussbemerkungen geben einen Ausblick auf einige offene Fragen.

2. Altbekannte und neu erkannte Funktionen von Nestern

(1) Technisch-konstruktive Funktion (engineering)

Auffällige Nestmerkmale können eine praktische Funktion erfüllen, indem sie strukturbildend an der Nest-

konstruktion beteiligt sind oder zur Verbesserung des Designs beitragen. Einige Steinschmätzerarten *Oenanthe spec.* unterfüttern z. B. ihre Nester mit Steinen, um Neigungen des Untergrundes auszugleichen und eine ebene Nestunterlage zu schaffen oder um zu verhindern, dass das Nest abrutscht. Felsenkleiber *Sitta neumayer*, deren Lehmester wegen ihrer Gestalt seit langem das Interesse der Ornithologen erregt haben, verwenden in den extrem sommertrocknen Regionen ihres Verbreitungsgebietes Beeren und Fettkörper von Insekten zum Nestbau bzw. verbessern mit diesen Materialien die Qualität des Mörtels (Löhrl 1988). Die Konstruktion von Napfnestern wird stärker von den statischen Anforderungen der Gewichtsbelastung durch Alt- und Jungvögel bestimmt als durch Erfordernisse für die Wärmeisolation (Heenan & Seymour 2011). Eine bestimmte Nestgröße ist erforderlich, um ein Gedränge der heranwachsenden Nestlinge zu verhindern, welches den Bruterfolg vermindern kann (Slagsvold 1989).

(2) Schutz und Mikroklima

Das Nest muss Schutz vor widrigen Umweltbedingungen sowie ein für die Embryonal- bzw. Jungvogelentwicklung geeignetes Mikroklima bieten. Dazu tragen sowohl die Art des Nistmaterials als auch die Konstruktionsweise bei. Beide beeinflussen die Temperaturregulation und können so extreme Kälte bzw. Hitze vermeiden oder ein durchnässtes Nest rascher abtrocknen lassen (Heenan 2013). In erster Linie ist es die gute Isolation durch die in kleinsten Hohlräumen der Nestwand eingeschlossene Luft, die den Abfluss der vom brütenden Vogel produzierten Wärme verringert. Nachgewiesenermaßen können Größe und Wärmedämmung des Nests an die Umgebungstemperaturen angepasst werden und können in Abhängigkeit von Brutsaison, Höhenstufen und dem Breitengrad variieren. Diesbezügliche Unterschiede existieren sowohl innerartlich als auch zwischenartlich (Mainwaring et al. 2014). Vor allem bei Höhlenbrütern wird das Mikroklima des Nistraumes maßgeblich von seiner Größe beeinflusst (Erbelding-Denk & Trillmich 1990).

(3) Milieu (Hygiene „Gesundheitsmittel“)

Die Größe eines Nests kann sich positiv auf die Sauberkeit auswirken (Erbelding-Denk & Trillmich 1990), in anderen Fällen aber zusammen mit höherer Temperatur und Feuchtigkeit zu vermehrter Entwicklung von Nestparasiten und Pathogenen führen (Stolp 1988). Vögel halten nicht nur sich selbst Ektoparasiten und pathogene, vor allem federzerstörende Bakterien mit Hilfe diverser Repellents vom Leibe, sie schützen auch ihre Kinderstuben vor solchen Plagegeistern. Einer aufseherregenden Hypothese zufolge nutzen etliche Arten zu diesem Zweck „natürliche Pestizide“, frisches Pflanzenmaterial, insbesondere aromatische Kräuter, deren flüchtige sekundäre Pflanzenstoffe eine biozide oder antimikrobielle Wirkung besitzen. Spektakuläres Bei-

spiel sind zwei Stadtvögel, Haussperlinge *Passer domesticus* und Hausfinken *Carpodacus mexicanus*, die in Mexico City die Filter von gerauchten Zigaretten als Nistmaterial verwenden; und das mit deutlichem Erfolg. Je mehr Zigarettenstummel im Nest, desto weniger Milben (Suarez-Rodriguez et al. 2013). In Experimenten mit Parasitenfallen in den Nestern, die entweder mit frischen oder mit gerauchten Zigarettenfiltern bestückt waren, näherten sich die Lästlinge den Fallen mit ungerauchten Filtern, während die nikotinhaltigen Filter von den Angreifern gemieden wurden. In südlicheren Breiten, wo das Angebot an aromatischen Kräutern höher ist als den nördlicheren, tragen verschiedene Sperlingsarten Wermut oder andere Duftpflanzen in ihre Nester ein (Hudde 1997). Auch Blaumeisen *Cyanistes caeruleus* verwenden duftende Pflanzen als Nistmaterial und ersetzen diese, wenn deren Wirkung nachlässt. So halten sie eine höhere Aromenkonzentration aufrecht (Petit et al. 2002), welche die Artenzahl und die Dichte von Bakterien auf ihren Nestlingen verringert und deren Immunsystem verbessert (Mennerat et al. 2009a). Ähnliches gilt für den Star *Sturnus vulgaris*, bei dem die Männchen das aromatische Pflanzenmaterial heranschaffen und einbauen. Die Vorteile, die den Weibchen und Jungen daraus erwachsen, sind bei Staren besonders gut untersucht (für einen zusammenfassenden Überblick s. Gwinner 2013): Wenn in den Nistkasten Grünmaterial eingetragen wird, das volatile Substanzen enthält, deren Konzentration während des Brutgeschäfts sogar noch zunimmt, dann hemmt das die Entwicklung von Bakterien und verbessert das Brutverhalten der Weibchen. Die aromahaltigen Pflanzen tragen also dazu bei, dass Weibchen (Bebrütungs-)Energie sparen und dass die Nestlinge sich gesünder entwickeln und mit höherem Gewicht ausfliegen (H. Gwinner, unpubl.).

(4) Vermeidung von Nestprädation

Eine besondere Bedeutung kommt dem Nestdesign bei der Verringerung des Prädationsrisikos zu. Allgemein sind besser getarnte Nester erfolgreicher und werden von Weibchen eher bevorzugt (z. B. Lambert & Kleindorfer 2006). Entsprechend kann der Neststandort wichtiger sein als die Qualität der Nestkonstruktion (z. B. Baya-Weber *Ploceus phillipinus*; Quader 2005). Im Versuch wählten Zebrafink-Männchen aus einem Angebot aus verschieden gefärbtem Nistmaterial dasjenige, das ihr Nest vor einem gegebenen Hintergrund am besten tarnte (Bailey et al. 2015). Bei vielen Arten sind kleinere Nester sicherer als größere (z. B. Amsel *Turdus merula*, Möller 1990; Blassspötter *Iduna pallida*, Antonov 2004). Nur wenige Arten entwickelten dagegen den Trick durch den Bau von einem Nebennest („Hahnenest“) oder sogar durch mehrere zusätzliche Nester, Nesträuber oder Nestparasiten in die Irre zu führen (einige afrikanische und asiatische Prachtfinken, der Plantagenschlüpfer *Acrobatornis fonsecai*, Whitney et

al. 1996, und der Gelbbürzel-Dornschnabel *Acanthiza chrysorrhoa*, Galligan & Kleindorfer 2008). Vor allem bei bodennah brütenden Arten erschweren verschiedene Anbauten und Zusatzeinrichtungen wie Steinwälle oder sogenannte „Vorleger“ (Makatsch 1965) Nesträubern den Zugang. Sie wirken u. a. als „Frühwarnsysteme“ oder erhöhen die Tarnung der brütenden Altvögel (z. B. Lerchen, de Juana et al. 2004). Beim Schwarzschanz *Cercomela melanura* verkleinern sie den Höhlen- oder Nesteingang und fungieren als Schutzwall (Leader & Yom-Tov 1998). Eine spezielle Form von Barriere gegen kletternde Schlangen sind Harzflüsse, die Spechte durch Hacken von Löchern unterhalb des Fluglochs erzeugen (Rudolph et al. 1990). Relativ neu ist die Vorstellung, dass Informationen über sichere und somit erfolgreiche Nester von Artgenossen, ja sogar auch von artfremden Mitbewohnern des Lebensraumes, für die Wahl des Standortes des eigenen Nests genutzt werden („inadvertent social information“; Danchin et al. 2004). Halsbandschnäpper *Ficedula albicollis* nehmen Informationen über den Bruterfolg von Artgenossen sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht auf und wählen ihren späteren Brutort entsprechend (soziales Lernen, Doligez et al. 2002).

(5) Externe Signale

Zwei Konzepte haben Ende des vorigen Jahrhunderts unsere Sichtweise auf Nester grundlegend verändert und seinerzeit viel Aufsehen erregt: Zum einen die Idee des erweiterten Phänotyps und zum anderen das Wirken der sexuellen Selektion (Andersson 1994; Moller 1994). In seinem Buch „The Extended Phenotype“ dehnt Dawkins (1982) die Wirkung von Genen auf Artefakte aus, die vom Organismus selbst geschaffen worden sind, also auf Produkte des Verhaltens wie Geruchsmarken oder Bauten oder von einem Tier angesammelte Objekte, die nun Signalfunktion erhalten. Um als Signale zu wirken, müssen derartige Phänomene von anderen Artgenossen wahrgenommen und dem Produzenten selbst zugeordnet werden können (Schaedelin & Taborsky 2009). Dass Tiere möglicherweise viel häufiger als bislang angenommen selbst gebaute Strukturen bzw. externe Attribute einsetzen, um Signale an Artgenossen zu senden, ist schon durch von Frisch (1974) in seinem Buch „Tiere als Baumeister“ diskutiert worden. Nicht für jeden erweiterten Phänotyp ist die Signalfunktion bekannt. Vogelneester bzw. ihre Komponenten können dann eine Signalfunktion bekommen, wenn sie eine intendierte, also beabsichtigte Information vermitteln, die das Verhalten des Empfängers verändert. Der Erbauer (männlich bzw. weiblich) will Artgenossen etwas „durch das Nest“ sagen, z. B. die eigene Qualität oder die seines Reviers demonstrieren. Darin unterscheidet sich die beabsichtigte Information von unbeabsichtigten Informationen, welche zuvor (4) in diesem Kapitel dargestellt worden sind.

3. Nestbau und Nestmerkmale als externe Signale

Phänomene und Mechanismen

Woraus kann man schließen, dass ein Nestmerkmal bzw. der Nestbau selbst Signalfunktion haben? Sie müssen (für den Vogel) auffällig sein und über das notwendige Maß, das für das Überleben und die Reproduktion erforderlich ist, deutlich hinausgehen, bzw. nicht die oben genannten Funktionen erfüllen. Also Merkmale wie Nestgröße oder „protzige“ Materialien, die früher als „Zierrat“ oder Nestdekoration bezeichnet wurden. Ein schönes Beispiel, das auch von der Boulevardpresse aufgegriffen wurde („Raubvögel protzen mit Plastikfetzen“), bietet die Langzeitstudie von Sergio et al. (2011), die sich mit der Nestdekoration von Schwarzmilanen *Milvus migrans* in der Coto Doñana (Spanien) beschäftigt. Bei dieser territorialen Greifvogelart bauen beide Geschlechter das Nest und dekorieren es häufig mit auffälligen Materialien, die sie aus großer Entfernung herbeischaffen. Im Untersuchungsgebiet bevorzugen sie dazu Fetzen weißer Plastikfolien. Im Versuch angebotene andere Farben oder anderes Material lehnten die Milane fast vollständig ab. Mit dem weißen Plastikdekor stellen Milane im mittleren Lebensalter ihre Kampfkraft zur Schau. Die Nestbewohner waren bei der Abwehr von Konkurrenten um Revier, Horst und Nahrungsquellen umso erfolgreicher, je mehr ein Nest dekoriert war; ihre Reviergrenzen wurden stärker respektiert. Junge oder alte Tiere schmückten ihre Nester hingegen nur wenig oder gar nicht. In einem Versuch dekorierte man alle Nester opulenter, indem man weiße Plastikfetzen hinzufügte. Als Reaktion darauf wurden die Paare von „Floatern“ durch vermehrte Grenzverletzungen herausgefordert. Interessanterweise wehrten sich dagegen nur Vögel im besten Lebensalter mit Attacken, während junge bzw. alte Paare die Dekoration entfernten. Offensichtlich wollten sie nicht stärker erscheinen als sie wirklich sind. Dies ist ein Hinweis darauf, dass die Dekoration ein „ehrliches“ Signal darstellt und mit der Kampfkraft der Besitzer übereinstimmt. Im Fall der Schwarzmilane ist also ein Attribut des Nests durch Konkurrenz zwischen Artgenossen durch nicht-sexuelle soziale Selektion zu einem Statussignal geworden, welches verlässliche Information über die Dominanz in sozialen Interaktionen übermittelt.

Inzwischen gibt es aber auch vermehrt Beispiele dafür, dass Vogelnester als Signale auch im sexuellen Kontext selektiert wurden, um Botschaften an das andere Geschlecht oder den Partner zu senden. „Bauherren“ können sowohl ein Geschlecht, also entweder das Männchen oder das Weibchen, oder auch beide Partner sein. Nestbau und -merkmale können effektive Ansatzpunkte für Formen der sexuellen Selektion sein, da sie einem Individuum ermöglichen, gleich eine ganze Reihe von Eigenschaften eines potenziellen Paarungspartners zu beurteilen. Diese Informationen können Aufschluss

geben über die Kondition, die kognitiven und morphologischen Fähigkeiten des Baumeisters, den elterlichen Aufwand oder über das Geschick, Nistmaterial gegenüber diebischen Mitbewohnern zu verteidigen etc. (Moreno 2012). Dabei sollte zwischen Signalen, die vor bzw. nach der Verpaarung eingesetzt werden, unterschieden werden. Gewöhnlich sind es die Männchen, die größere, stärker geschmückte Nester oder gleich mehrere Nester, sogenannte Wahl- oder Schaunester, bauen, um ihren Paarungs- und Fortpflanzungserfolg zu erhöhen, indem sie mehrere oder „bessere“ Partnerinnen gewinnen (s. u.). Seit langem ist bekannt, dass bei einigen Arten (z. B. Zaunkönig *Troglodytes troglodytes*, Garson 1980; Oryxweber *Euplectes orix*, Friedl & Klump 1999) die Anzahl der von den Männchen erbauten Wahlnester deren Chancen bei den Weibchen erhöht. Bei anderen Arten spielen dagegen die Qualität der Nestkonstruktion (z. B. Siedelweber *Ploceus cucullatus*, Collias 1979) oder die Nestgröße (z. B. Beutelmeise *Remiz pendulinus*, Hoi et al. 1996) eine wichtige Rolle. Dekorieren männliche Stare ihre Bruthöhlen mit Grünmaterial, so erhöht das ihren Paarungserfolg (Brouwer & Komdeur 2004; Gwinner 2013). Attraktivere Männchen profitieren davon, dass sie von „besseren“ Weibchen, also solchen mit höherer Fertilität, besseren Brutpflegequalitäten oder früherem Legebeginn, gewählt werden. Diese sind bei der Konkurrenz um begehrte Männchen erfolgreicher als ihre Geschlechtsgenossinnen („differential female access“; Burley 1988). Hierfür gibt es experimentelle Belege: Vermehrte man im Versuch das Grünmaterial, mit dem männliche Einfarbstare *Sturnus unicolor* ihre Nester verzieren, verschärfte dies die Konkurrenz unter den Weibchen und erhöhte deren Testosteronwerte (Polo et al. 2010). Besonderer Nestbau oder „Zierrat“ als epigames Merkmal eines Männchens und eine Vorliebe der Weibchen genau hierfür können sich entwickeln, wenn die Weibchen von ihrer Präferenz Vorteile erzielen, nämlich direkte Vorteile in Form von Energieersparnis oder verstärkter väterlicher Brutpflege nach der Verpaarung („good parent process“) oder indirekte Vorteile in Form „guter väterlicher Gene“ für den Nachwuchs.

Nach der Paarbildung können der Nestbau beider Geschlechter bzw. Merkmale ihrer Nester hauptsächlich durch eine spezielle Form der sexuellen Selektion, nämlich durch „differenzielle Ressourcenzuteilung“ selektiert werden („differential allocation“; Moreno 2012). Dabei beeinflusst die durch besonderen Nestbau bzw. besondere Nestmerkmale angezeigte Attraktivität des einen Partners den elterlichen Aufwand des anderen Partners (eine Form der „postmating intersexual selection“; Burley 1986; Sheldon 2000). Ein adaptiver Effekt entsteht durch die Bereitschaft, sich beim Brutgeschäft „stärker ins Zeug zu legen“, wenn man mit einem „Top-Partner“ verpaart ist. Das ist vor allem bei Arten zu erwarten, bei denen beide Elternteile bei der Brutpflege eine essenzielle Rolle spielen. In aller Regel handelt es

sich hierbei eher um monomorphe Arten. Mögliche Vorteile für Sender derart entstandener Signale wären etwa für Weibchen gute Väter und umgekehrt für Männchen, sicherere Vaterschaft, mehr Nachwuchs, früherer Brutbeginn oder ein günstiges Geschlechterverhältnis der Nachkommen. Ob „differential allocation“ im Spiel ist, kann nur experimentell nachgewiesen werden.

Beispiele

Überzeugende experimentelle Hinweise darauf, dass Elaboration, Vergrößerung bzw. Ausschmücken des Nests der Kommunikation zwischen den Geschlechtern dient und die reproduktive Strategie der Partner beeinflusst, liegen bisher vor allem für einige Höhlenbrüter vor (Blaumeise, Steinsperling *Petronia petronia*, Starenarten). Verringert man die Nestgröße und die Menge aromatischer Pflanzen in den Nestern von Blaumeisen, bei denen der Nestbau allein durch die Weibchen erfolgt, dann reduzieren Männchen ihren elterlichen Aufwand. Umgekehrt investieren die Männchen mehr Energie in ihre Brut, wenn die Nester experimentell vermehrt mit Grünmaterial ausgestattet werden (Tomas et al. 2013). Ein ähnlicher Effekt lässt sich durch Manipulation der Gefiederfärbung (durch Veränderung der UV-Reflexion der Kopfplatte) von Weibchen erreichen: Männchen deren Partnerinnen „unattraktiver“ gemacht worden sind, verringern ihren Bruteinsatz (Mahr et al. 2012). Gefiederfärbung und Nestbau, obwohl völlig verschiedene Eigenschaften der Weibchen, unterliegen intersexueller Selektion (s. Kapitel 6). Auch beim Steinsperling bauen allein die Weibchen das Nest und dekorieren es mit Federn. Im Experiment zusätzlich angebotene Federn arbeiteten sie nicht in die Nestwand ein, sondern platzierten sie möglichst auffällig am Nestrand. Als Reaktion darauf erbrachten ihre Männchen mehr Einsatz sowohl für die Partnerin als auch für die Brut. Das Resultat: Größere Gelege, weniger Eindringlinge, stärkere Nestverteidigung und seltenere Brutaufgabe durch das Männchen (Garcia-Navas et al. 2015). Die Ausschmückung von Steinsperlingnestern dient nicht nur intersexueller Kommunikation sondern auch (ähnlich wie beim Schwarzmilan) als Statussignal. Auch weibliche Stare bzw. Einfarbstare setzen „Demonstrationsfedern“ in die Nestwand, um ihre Qualität dem Partner zu signalisieren (H. Gwinner, unpubl.; Polo & Veiga 2006; s.u.).

Weil es experimentell schwierig ist, Nester von Offenbrütern zu manipulieren, gibt es bislang an ihnen nur wenige derartige Studien. Jelinek et al. (2016) vergrößerten die Nester von Drosselrohrsängern *Acrocephalus arundinaceus*, bei denen nur die Weibchen bauen. Daraufhin engagierten sich die Männchen stärker und versorgten die Nestlinge mit mehr Nahrung. Bei Elstern *Pica pica* zeigen große Nester hohen elterlichen Aufwand an. Soler et al. (2001) vergrößerten bzw. verkleinerten die Nester experimentell durch Zugabe bzw. Entfernen von Nistmaterial, was eine unterschiedliche Bereitschaft

der Männchen bei der Brutpflege simulieren sollte. Das beeinflusste die Entscheidung der Weibchen, die ihre Gelegegröße an die veränderte Nestgröße anpassten. Elsternpaare mit großen Nestern bringen ihren Nestlingen besseres Futter, was sich positiv auf deren Kondition und Immunsystem auswirkt (De Neve et al. 2004). Soler et al. (1998b) fanden in einer vergleichenden Studie Hinweise, dass diejenigen Arten, bei denen beide Partner am Nestbau beteiligt sind, relativ größere Nester haben als Arten, bei denen nur ein Geschlecht baut. Der größere Aufwand beim Nestbau korreliert mit einer intensiveren Versorgung der Jungen sowie mit einem besseren Immunsystem der Altvögel (Soler et al. 2007). Erklärung: Wenn sich beide Partner am Nestbau beteiligen, kann jeder das beabsichtigte Investment des anderen besser abschätzen und darauf reagieren (wechselseitiges Signalisieren). Ein berühmtes Beispiel für derartiges Signalisieren ist die Studie von Moreno et al. (1994) über das extravagante Nestbauverhalten des Trauersteinschmätzers *Oenanthe leucura*. Anders als die meisten anderen Steinschmätzer, bei denen sich beide Geschlechter deutlich unterscheiden, sind männliche und weibliche Trauersteinschmätzer hinsichtlich Größe und Färbung nahezu monomorph. Und ungewöhnlich für Steinschmätzer beteiligen sich beide Geschlechter am Nestbau, wobei die Männchen sogar die Hauptlast bei der Konstruktion eines Unterbaues aus flachen Steinchen übernehmen. Etwa 14 Tage vor der Eiablage beginnen die knapp 40 g schweren Männchen über eine Woche lang Steinchen am Nestrand anzuhäufen. Dieser Vorbau erreicht ein Gesamtgewicht von 1,8 kg. Der energieaufwändige Transport der Steine zu den oft an erhöhten Stellen angebrachten Nestern wird immer wieder unterbrochen und erfolgt in Teilschritten. Da meist mehr als eine Brut gezeitigt wird, bewegen die Männchen pro Saison 3,1 kg, was einen gewaltigen Kraftakt darstellt, ist doch die kurzfristige Leistung beim Tragen um das 2,3fache größer als die eines rüttelnden Kolibris. Bei langjährig genutzten Nestern sammeln sich im Lauf der Zeit regelrechte „Wälle“ vor einer Nisthöhle an. Männchen, die besonders große Steinchen tragen, sind „gesünder“ als solche, die weniger schaffen. Ihr besseres Immunsystem korreliert mit einem höheren Überlebenspotenzial (Soler et al. 1999). Mit dieser Art des Gewichthebens demonstrieren die Männchen ihre „Fitness“, während umgekehrt die Weibchen so die Leistungsfähigkeit ihrer Partner einschätzen können. Experimentell ließ sich zeigen, dass die Weibchen ihre Brutleistung nicht an die Gesamtmenge von Steinen am Brutplatz anpassen, sondern an die Zahl an Steinen, deren Transport sie beobachtet haben (Soler et al. 1996). Der Effekt: Das Ausmaß des Transportes von Steinen durch die Männchen korreliert mit früherem Legebeginn, größeren Gelegen, höherem Jahresbruterfolg und höherer väterlicher Investition in die Brut (Moreno et al. 1994).

Bei vielen Arten obliegt der Rohbau des Nestes hauptsächlich einem Geschlecht, während der jeweils andere

Partner die Konstruktion vollendet, die Nestmulde auspolstert oder das Nest mit bestimmten „Zusätzen“ garniert. Auf diese Weise bekommt der weniger beteiligte Partner die Möglichkeit, sich „einzubringen“ und noch vor der Eiablage sein Investment zu signalisieren. Erhöhte man experimentell den Anteil von Grünmaterial, welches männliche Einfarbstare eintragen, brachten ihre Weibchen mehr Federn zum Nest (Polo & Veiga 2006). Männliche Blaumeisen platzieren Federn mit der stärker reflektierenden Seite sichtbar und beeinflussen so gezielt den Einsatz des Partners (Sanz & Garcia-Navas 2011).

Kosten und Variation von Nestsignalen

Sexuell selektierte Körpermerkmale eines Individuums, seien es ein Prachtkleid oder die Komplexität von Gesang, welche als Qualitätsmerkmal dienen, sind mit verschiedenen Kosten verbunden und variieren dementsprechend in ihrer Ausprägung. Bei externen Merkmalen ist dies anscheinend nicht anders.

Heute wissen wir aus vergleichenden und experimentellen Studien, dass der Nestbau tatsächlich ein enorm energieaufwändiger Prozess ist. Wer je einen Vogel beim Bau eines kunstvollen Nests beobachten konnte, wird dem intuitiv zustimmen. Mich persönlich hat die Intensität, mit der sich Mariskensänger-Weibchen *Acrocephalus melanopogon* ihrem Nestbau widmen, stets beeindruckt: Mit welchem Kraftaufwand sie Nistmaterial von Stängeln abreißen oder sperrige Stücke heranschleppen, welchem Prädationsrisiko sie sich aussetzen, wenn sie sich darauf kaprizieren, ein bestimmtes Material zu finden. Auch der Einsatz beim eigentlichen Nestbau erfolgt geradezu mit „Besessenheit“ und großem körperlichem Einsatz, etwa wenn beim „Mulden“ die Brust so stark gegen die nasse Nestwand gestemmt wird, dass das Brustgefieder der Rohrsänger völlig durchnässt wird (Leisler 1991; Abb. 1). Thaler (1976) hat bei Goldhähnchen die enorme Intensität dokumentiert, mit der bestimmte Baubewegungen während der verschiedenen Phasen der Nestkonstruktion durchgeführt werden. Bisher wurde der Energiebedarf für den Nestbau nur indirekt gemessen: Bei manchen Arten erreicht er fast die Hälfte des gesamten Ruheumsatzes eines Tages (Dolnik 1991; Hansell 2005); am anstrengendsten ist anscheinend der Transport von schwerem Nistmaterial im Fluge. Der Nestbau ist für Trauerschnäpper-Weibchen „stressig“ (Moreno et al. 2008), bei Beutelmeisen beschränkt er das Zeitbudget der Männchen für andere Aktivitäten (Schleicher et al. 1993) und ist aufwändiger als die Bebrütung selbst (Bleeker et al. 2005). Nicht verwunderlich ist es deshalb, dass Individuen in besserer Körperkondition bzw. Vögel, denen Extrafutter geboten wird, größere und schwerere Nester bauen und diese auch noch in kürzerer Zeit fertig stellen (z. B. Blaumeisen, Mainwaring & Hartley 2009, 2013; Haubenmeisen *Lophophanes cristatus*, Lens et al. 1994). Stärkere Männchen sind in der Lage, mehr

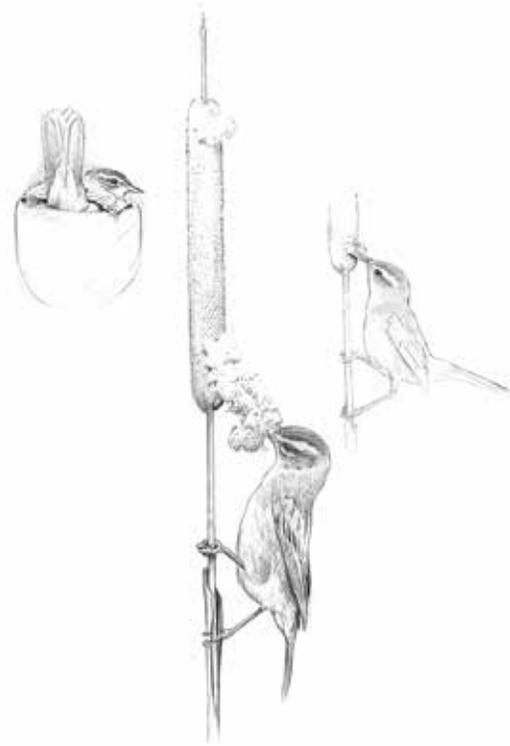


Abb. 1: Der Nestbau ist eine energieaufwändige und risikoreiche Phase im Brutgeschäft. Mariskensänger *Acrocephalus melanopogon* beim Sammeln und Verbauen von Nistmaterial durch Hochstrampeln. – Nest building is an energy-consuming and risky phase of breeding. Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon* collecting material and incorporating it in the nest by treading.

Zeichnung: David Quinn

Schaunester als schwächere Männchen zu produzieren (z. B. Australien-Rohrsänger *Acrocephalus australis*; Berg et al. 2006).

Die individuellen Fähigkeiten beim Nestbau variieren beträchtlich. Diese Variation ist eine wichtige Voraussetzung dafür, dass Selektion überhaupt stattfinden kann und dass Nestmerkmale evolvieren können. Bei Staren gibt es Männchen, die von Jahr zu Jahr fleißig Grünmaterial eintragen, während sich andere Männchen dafür weniger oder gar nicht interessieren (H. Gwinner, pers. Mitt.). Noch heute wird der individuellen Variation im Nestbau wenig Bedeutung beigegeben, obwohl sich mehrere Arbeiten damit beschäftigt haben (z. B. bei verschiedene Steinschmätzer-Arten, Panov 2005; Haussperling, Garcia-Lopez de Hierro et al. 2013). In älteren Studien stand naturgemäß die Suche nach dem „Arttypischen“ -im Sinne von Konrad Lorenz- im Vordergrund und hat über lange Zeit eine Einsicht in die Bedeutung der Variabilität des Nestbauverhaltens verhindert, wie eine Kontroverse über die Nestdekoration des Felsenkleibers illustriert: Sowohl Kipp (1965)

als auch Löhrl (1988) haben darauf hingewiesen, dass bei dieser Art die gemauerte Bruthöhle mit verschiedenen optisch auffallenden, bunten oder glitzernden Objekten verziert sein kann. Außerdem sind das Nest oder seine Umgebung gelegentlich mit Federn geschmückt. Allerdings lehnte Löhrl die Kipp'sche Interpretation eines „Ausschmückens“ als Nestbauhandlung mit dem Argument ab, dass sich dann „solche Erscheinungen bei allen Nestern zeigen“ müssten.

Inzwischen ist für eine Reihe von Arten belegt, dass sowohl die Größe der Nester als auch die Art der Ausführung individuell konstant sind. Bei Mariskensänger-Weibchen beobachtete ich in einer Brutsaison mit mehrfacher Überflutung und dem anschließenden Bau mehrerer Ersatznester in rascher Folge, dass die meisten der Weibchen ihre Nester nach individuellen „Marotten“ ausstatteten (s. a. die Formkonstanz von Nestern bei Maskenwebern *Ploceus velatus*, Walsh 2010; und die individuellen Präferenzen von Blaumeisen-Weibchen für bestimmte Aromapflanzen, Mennerat et al. 2009b; Schlussbemerkungen). Für Rauchschwalben ist nachgewiesen, dass die Nestgröße einzelner Vögel sogar über mehrere Jahre konstant und erblich ist (Moller 2006, s.u.). Dies stellt eine weitere wichtige Voraussetzung für die Evolvierbarkeit von Nestmerkmalen dar.

4. Problem der Multifunktionalität von Nestmaterial und -konstruktion

Die Schwierigkeit, ein Merkmal als Signal zu identifizieren, liegt nicht allein darin begründet, Vorteile für die Beteiligten der Kommunikation (Sender, Empfänger) nachweisen zu können (Ruxton & Schaefer 2011). Ein weiteres Problem besteht darin, dass nicht nur das Baumaterial des Nestes in komplexer Weise verwoben wird, sondern auch dessen Funktionen. Wie viele andere biologische Strukturen können Merkmale des Nests mehrere Funktionen beinhalten, die sich nicht gegenseitig ausschließen. Zusätzlich kann dasselbe Merkmal bei verschiedenen Arten unterschiedliche Funktionen erfüllen (s. Einleitung).

Große Nester von Elstern zeigen, wie bereits dargestellt, hohe elterliche Qualität ihrer Erbauer an. Das gilt allerdings nur für die Gesamtmasse, wird doch der Ausbau des Nestdaches in erster Linie durch den herrschenden Prädationsdruck und durch das Parasitierungsrisiko (auf der iberischen Halbinsel ist der Häherkuckuck *Clamator glandarius* häufiger Brutparasit von Corviden) bestimmt. Der Bau des Daches steht somit unter natürlicher Selektion (Quesada 2007). Tyrannen und Töpfervögel verwenden Schlangenhäute als Nistmaterial (Medlin & Risch 2006, Remsen 2003), Wellenastrilde *Estrilda astrild* die Losung von Karnivoren als Nestaccessoires (Schuetz 2004). Natterhemden wie Karnivorenkot vermögen Nesträuber über längere Zeit abzuschrecken, dienen vermutlich andererseits aber auch als Nestschmuck (K. Delhey, pers. Mitt.). Dagegen

verbauen Basra-Rohrsänger *Acrocephalus griseldis* Schlangenhäute an den Haltepunkten ihrer Nester, um diese fest zwischen wenigen Schilfhalmen aufzuhängen (Al-Sheikhly et al 2013). Verschiedene Bewohner von Trocken- und Wüstengebieten aus unterschiedlichen Familien (u. a. Fliegenschnäpper, Lerchen, Drosseln, Zaunkönige), zu denen sowohl Bodenbrüter als auch Höhlenbrüter gehören, bauen die bereits erwähnten „Nest-Vorleger“ aus Steinen, Erdklumpen oder Dung (z. B. Mohrenlerche *Melanocorypha yeltoniensis*, Fijen et al. 2015). Neben der Verbesserung des Nestdesigns und Vorteilen bei der Regulation des Mikroklimas durch Pufferung von Temperaturextremen können diese Strukturen auch dazu beitragen, das Nest trocken zu halten oder vor Überflutung zu schützen, wie etwa beim amerikanischen Felsenzaunkönig *Salpinctes obsoletus* (Warning & Benedict 2015). Ähnlich wie bestimmte Steinschmätzerarten schaffen sich diese Zaunkönige für ihre in Höhlen oder in Spalten versteckten Nester ein bis zu 1,4 kg schweres Fundament aus flachen Steinchen, die vom Weibchen zusammengetragen werden, und „pflastern“ sogar Zugangswege. Experimentell konnte gezeigt werden, dass ein solcher „Vorleger“ nicht nur vor Durchnässung und Erosion der Nestbasis schützt, sondern auch als Frühwarnsystem vor Prädatoren dient, da er z. B. sich nähernde Schlangen hörbar macht (Warning & Benedict 2015). Ob er darüber hinaus auch im sexuellen Kontext wirkt, ist nicht untersucht. Bei anderen Arten schützen „Vorleger“ das Nest vor dem Versanden. Die von Mohrenlerchen zusammengetragenen großen Anhäufungen von Weidetierdung bieten vermutlich Schutz vor Viehtritt, da es verschiedene Weidegänger vermeiden, in Kothaufen zu treten (Fijen et al. 2015; Abb. 2).

Zu den auffälligsten und bekanntesten Nestaccessoires gehören belaubte Zweige oder anderes Grünmaterial, das dem fertigen Nest hinzugefügt wird. Es wird hauptsächlich von Arten eingetragen, die ihre Nester wiederbenutzen oder die in Höhlen brüten, so z. B. von Greifvögeln, Mönchssittichen *Myopsitta monachus* und Staren (Collias & Collias 1984; Wimberger 1984). Das lässt vermuten, dass dieses Verhalten mit dem Vorkommen von Ektoparasiten zu tun haben könnte. Heinrich (2013) unterscheidet bei Greifvögeln zwischen Grünmaterial, das bereits vor der Eiablage und solchem, das erst nach dem Schlupf ins Nest eingetragen wird. Erstes dient vermutlich als soziales Signal, welches die Besetzung eines Horstes anzeigt. Es fehlt wiederum bei kleinen, versteckt nistenden Arten, die durch Prädation größerer Greifvögel gefährdet sind (z. B. Doppelzahnweih *Harpagus bidentatus*, Schulze et al 2012). Die erst nach dem Schlupf der Nestlinge erfolgende bzw. wiederaufgenommene Ausstattung der Nestmulde mit Grün kann Beschattung und Kühlung spenden und die Belastung mit Ektoparasiten reduzieren (z. B. Kiefern- oder Eichenzweige im Horst von Habichtsadlern *Hieraaetus fasciatus*, Ontiveros et al. 2008a) oder den Jungen



Abb. 2: Die ausgedehnten „Vorleger“ aus Dung, die Weibchen der Mohrenlerchen *Melanocorypha yeltoniensis* um ihre Nester anlegen, erfüllen nicht nur eine Aufgabe. Sie schützen vermutlich vor Viehtritt und verbessern das Mikroklima im Nest. – *The extensive livestock dung ‚pavements‘ that Black Lark *Melanocorypha yeltoniensis* females make around their nests do not have just one function. They probably protect against trampling by hooves and improve the microclimate in the nest.* Foto: Johannes Kamp

eine saubere Unterlage für größere Nahrungsbrocken bieten, die etappenweise verfüttert werden. Damit dienen sie der Verbesserung der Hygiene („clean-surface-hypothesis“, Heinrich 2013). Zusammen mit der Nutzung eines alternierenden Horstes (z. B. Habichtsadler, Ontiveros et al. 2008b) könnte die Verwendung grüner Nestaccessoires bei Greifvögeln eine flexible und effektive Antwort auf die jeweilige Parasitensituation ermöglichen.

Federn können ebenso vielfältige Funktionen als Nistmaterialien erfüllen: Eine wesentliche Bedeutung haben sie für die Wärmeisolation während der Bebrütung und frühen Nestlingsphase. Es wird auch diskutiert, ob die Verwendung von Federn - wegen ihrer Auffälligkeit - bei bestimmten Arten gegenüber einem erhöhten Prädatationsrisiko abgewogen wird (Moller 1984). Prachtfinkenarten, die ihre Jungen in sehr dunklen Nestern aufziehen, bevorzugen für die Auspolsterung weiße Federn. Nach Mettke-Hofmann & Hofmann (2002) wird dadurch das Restlicht verstärkt und die Sicht der Altvögel auf die Nestlinge und letztlich der Bruterfolg verbessert. Weibliche Einfarbstare und Steinsperlinge (s. o.) sowie Haussperlings-Männchen verwenden Federn aber auch für ein sexuelles display. Dabei machen die Haussperlings-Männchen durch Hüpfen und einen speziellen Ruf auf sich aufmerksam. Ihr „Federeintragen“ beeinflusst den mütterlichen Einsatz (Garcia-Lopez de Hierro



Abb. 3: Der Außenhülle des Nests des Gelbspötters *Hippolais icterina* sind verschiedene auffallende, größere Materialien, wie Birkenbast oder Kokons aufgesetzt, deren Aufgabe es nach Ferry & Faivre (1991) sein soll, den Bau zusätzlich zu verfestigen. Sie könnten aber auch verschiedene andere Funktionen erfüllen, etwa als helle Flecken dazu beitragen, die Nestkontur aufzulösen (Hansell 2000), die Feuchtigkeit zu regulieren oder ein sexuelles Signal darstellen. – *The outer wall of the Icterine Warbler *Hippolais icterina* nest has many conspicuous rough materials like birch-bark fibres or cocoons stuck in it, whose function, according to Ferry & Faivre (1991), could be to additionally strengthen the structure. But they could perform several other functions, such as breaking up the outline of the nest with their brighter patches (Hansell 2000), regulating moisture, or representing a sexual signal.*

Foto: Joseph Hlasek aus Leisler & Schulze-Hagen 2011

2013). Darüber hinaus entfalten die Federn in den Nestern bakterizide Wirkung (Peralta-Sanchez et al. 2010; Veiga & Polo 2011). Dieses Beispiel zeigt noch einmal, wie schwierig und aufwändig es sein kann, die verschiedenen möglichen Funktionen eines Nestmerkmals bzw. eines Nistmaterials experimentell zu testen (Abb. 3).

5. Rahmenbedingungen für die Entstehung von Nestsignalen und -ornamenten

Die verhaltensökologischen Rahmenbedingungen, unter denen Nestornamente und -signale entstehen können, zu denen die ökologischen und sozialen Bedingungen für unterschiedliche Geschlechterrollen und Paarungssysteme gehören (Emlen & Oring 1977), sind bisher kaum vergleichend untersucht worden. Das sei am Beispiel der Arbeiten über den Trauersteinschmätzer illustriert. Obwohl die Männchen aller Steinschmätzerarten ihren Weibchen während der Balz immer wieder potenzielle Nisthöhlen zeigen, sind es stets die

Weibchen, die schließlich den Neststandort bestimmen und das Nest (bei den allermeisten Arten) allein bauen (Panov 2005). Besonders bei den Arten, die in steinigem bzw. felsigem Gelände leben (Trauer-, Elster- *O. picata*, Felsen- *O. finschii*, Schwarzkopfstainschmätzer *O. albomiger*) tragen Weibchen Steinchen ein, um das Nest zu unterfüttern. Der Trauersteinschmätzer stellt eine Ausnahme dar (s. Kapitel 3, Beispiele), weil bei diesem auch die Männchen hier die Hauptrolle übernommen haben. Welche verhaltensökologischen Bedingungen könnten das Entstehen dieser Auffälligkeit gefördert haben? Als Standvogel bewohnt die Art Blockhalden im mediterranen Klimagebiet mit ganzjährig geringem und sehr variablem Insektenangebot. Das begrenzt einerseits die Gelegegröße (meist vier Eier), ermöglicht aber andererseits bis zu drei Bruten in einer Saison. Entsprechend variabel sind der Legebeginn sowie der Gesamtbruterfolg einzelner Paare. Deren elterlicher Aufwand variiert stark und ist von der Kondition der jeweiligen Individuen abhängig (Soler et al. 1995). Das Tragen von Steinen als Qualitätsindikator der Männchen könnte es den Weibchen ermöglichen, ihre Brutentscheidungen nicht nur in Abhängigkeit von der eigenen Kondition, sondern auch von der des Partners auszurichten.

Sucht man nach einer dem Trauersteinschmätzer vergleichbaren anderen Steinschmätzerart mit fehlendem Größen- und Farbdimorphismus (als Hinweis auf ein monogames Paarungssystem mit hohem Brutpflegeaufwand der Männchen), stößt man auf den Kaukasusteinschmätzer *Oenanthe chrysopygia*. In der Tat haben die beiden Arten ein sehr ähnliches Fortpflanzungssystem. Wenn auch nicht im gleichen Umfang wie beim Trauersteinschmätzer, beteiligen sich ebenfalls bei jenem die Männchen am „Pflastern“ und tragen Steinchen nicht nur zum gewählten Nistplatz, sondern auch zu anderen Höhlungen (Panov 2005). Die Leistung der Weibchen ist aber ähnlich beeindruckend wie bei anderen felsbewohnenden Arten (sie bewegen Steinchen mit einem Gesamtgewicht von fast 1,5 kg). Wie der Trauersteinschmätzer bewohnen auch Kaukasusteinschmätzer extremen Blockschutt, also einen gleichermaßen nahrungsarmen und harschen Lebensraum, allerdings im Hochgebirge. Auch hier erscheint das symmetrische (wechselseitige) Signalisieren durch Nestbau wichtig – in einer Situation, in der das männliche Investment in die Brut hoch sein muss und der reproduktive Erfolg von der Qualität beider Partner abhängig ist. Der evolutive Ursprung des Tragens von Steinen mag sich bei dieser Klade der Steinschmätzer daraus erklären, dass zunächst bei den Weibchen ein ursprünglich funktionales Verhalten (Bau eines „Nest-Vorlegers“) erweitert wurde, um deren Qualität zu demonstrieren. Unter bestimmten ökologischen Extrembedingungen konnte dieses Verhalten aber auch bei den Männchen zum Signal werden. Bisher gibt es nur wenige Voraussetzungen, unter welchen Bedingungen „differential allocation“ auftreten sollte. Nach Moreno (2012) ist dies bei

dauerhaft verpaarten Arten eher wenig wahrscheinlich, weil die Entscheidungen über den Aufwand in derzeitige und zukünftige Reproduktionsmöglichkeiten bei beiden Partnern übereinstimmen. Jelinek et al. (2016) diskutieren, dass Männchen als das weniger wählerische Geschlecht sich öfter auf Weibchen von „geringer“ Qualität einlassen. Nach der Verpaarung wird dann aber eine genauere Einschätzung der Qualität der Partnerin wichtig, weil die Männchen nun u. U. entweder ihre Brutleistung reduzieren oder sich nach einem besseren Weibchen bzw. einem Zweitweibchen umschauen können. In einem solchen Szenario sollten die Weibchen ihre Bereitschaft, in die Brut zu investieren, erkennbar signalisieren, etwa durch den Bau großer Nester wie beim fakultativ polygynen Drosselrohrsänger.

Relativ selten sind bisher die ökologischen Faktoren (etwa neue Neststandorte, veränderte Nahrungssituation u. a.) hinterfragt worden, die eine Elaboration des Nestes oder des Nestbauens erlauben oder aber dieser entgegenwirken. Nestparasiten, Brutparasitismus und Prädation sind die Hauptfaktoren, die nicht nur das Nestbauverhalten und die Eigenschaften des Nests selbst, sondern auch eine Reihe weiterer Aktivitäten der Altvogel während des Brutgeschäfts und letztlich deren Lebenslaufstrategien beeinflussen. Eine für größere Nester erforderliche längere Bauzeit würde das in dieser Phase ohnehin sehr hohe Mortalitätsrisiko für Altvogel zusätzlich erhöhen (Slagsvold & Dale 1996). Hohe Nestprädation bewirkt Heimlichkeit der Altvogel, kleine Nester, kleine Gelegegröße und penible Nesthygiene. Eine eindrucksvolle Analyse von James Briskie (unpubl.) belegt diesen Trend: Bis vor 700 Jahren, also vor der Ankunft von Menschen, gab es auf Neuseeland weder terrestrische Säugetiere noch Schlangen. Prädatoren der endemischen Vogelwelt waren allein (Greif-)Vögel. Derartige Inselfituationen mit dem weitgehenden Fehlen von Beutegreifern bieten eine ideale Möglichkeit zu analysieren, wie Brutbiologie und Lebenslaufstrategien von Vögeln in Abhängigkeit vom Prädationsrisiko variieren. Briskie verglich die entsprechenden Merkmale der Neuseeland-Endemiten mit solchen ihrer Nächstverwandten außerhalb Neuseelands. In der Inselfituation bauten die Arten größere Nester, welche sie häufiger besuchten (weil dadurch ein Prädationsrisiko nicht erhöht wurde wie am Festland). Es bleibt eine lohnende Frage, ob es auch verstärkte Ornamentierung bei Nestern von Vögeln auf Neuseeland oder auf anderen Inseln gibt. Auch ein innerartlicher Vergleich von Insel- und Landpopulationen wäre sehr interessant.

Umgekehrt besteht in den Tropen hoher Prädationsdruck. Als Folge haben viele Arten ihre Nester daraufhin „miniaturisiert“ (Biancucci & Martin 2010; Abb. 4). Sind deshalb in den wärmeren Breiten die Möglichkeiten für ein Signalisieren bzw. für eine Ornamentierung des nun „geschrumpften“ Nestes stärker reduziert als in den gemäßigten Breiten? Welche „trade-offs“ bzw. welche anderen Möglichkeiten eröffnen sich? Eine Al-



Abb. 4: Wegen des hohen Prädationsrisikos in den Tropen brüten viele Vogelarten auf „miniaturisierten“ Nestern. Schwarzgenickschnäpper *Hypothymis azurea*. – *Because of the high risk of predation in the tropics, many birds breed on 'miniature' nests.* Black-naped Monarch *Hypothymis azurea*.

Foto: Jason Thompson, Creative Commons

ternative hat sich z. B. beim Weißohr-Zaunkönig *Cantorchilus leucotis* entwickelt. Bei dieser tropischen, dauerverpaarten, territorialen Art bauen beide Geschlechter das Brutnest und versorgen den Nachwuchs. Zusätzlich bauen sie Schlafnester, bei deren Konstruktion sich die Männchen sehr viel stärker einbringen als die Weibchen. Durch den Bau von Schlafnestern, der im Lauf eines Jahres wiederholt notwendig wird, signalisieren Männchen ihre Versorgerqualitäten oft schon viel früher als durch die Mitarbeit am Bau eines Brutnestes, der oft erst Monate später erfolgt (Gill & Stuchbury 2005).

Ein Beispiel dafür, dass sich Umweltveränderungen wie etwa die Klimaerwärmung auf den Nestbau auswirken könnten, liefert eine Studie von Møller & Nielsen (2015) über die Änderung der Horstgröße beim Habicht *Accipiter gentilis*. Bezogen auf ihre Körpergröße bauen Habichte riesige Nester, die im Vergleich dreimal so groß sind wie bei gleichschweren Vögeln. Wie beim Weißstorch, einer anderen wehrhaften Art, wird bei Habichten die Zunahme der Nestgröße nicht durch Prädationsdruck begrenzt. Die extravagante Nestgröße ist vielmehr ein repräsentatives Merkmal für den jährlichen Aufwand, den ein Paar für den Nestbau betreibt; dieser korreliert wiederum mit den elterlichen Fähigkeiten. Offensichtlich zeigen größere

Nester bessere Brutpflegekapazitäten ihrer Erbauer an. Von 1977 bis 2014 nahm mit steigenden Apriltemperaturen die Nestgröße bei dänischen Habichten kräftig zu. Dieser Trend lässt sich mit der gesteigerten Möglichkeit erklären, mehr Zeit und Einsatz in den Nestbau zu stecken, obwohl die Notwendigkeit zur Wärmeisolation des Nests geringer geworden ist (Møller & Nielsen 2015).

6. Mögliche Beziehungen zwischen Ornamentierung von Vogel und Nest

Vögel kommunizieren häufig nicht nur mit mehreren Signalen (multiple Signale), sondern auch „multimodal“ über verschiedene Sinneskanäle, z. B. durch visuelle, akustische, olfaktorische und taktile Wahrnehmung. Unter dem Einfluss der sexuellen Selektion können sich sowohl „übertriebene“ Merkmale derselben Modalität (z. B. verschiedene Gefiederpartien als visuelle Merkmale) als auch Merkmale unterschiedlicher Modalität (z. B. visuelle und akustische Merkmale) in verschiedener Richtung zueinander entwickeln: Gleichsinnig, gegenläufig oder unabhängig voneinander. Eine gegenläufig entwickelte Merkmalskombination wären z. B. schlichtes Gefieder und komplexer Gesang (Transfer-Hypothese, Badyaev et al. 2002). Badyaev und Mitarbeiter fanden, dass bei den Carduelinen eine Zunahme der Komplexität des Gesanges mit einer Abnahme des Gefiederschmucks (insbesondere desjenigen, der von Karotinoiden beeinflusst wird) einhergeht. Also je unscheinbarer eine Art, desto beeindruckender ihr Gesang. In ähnlicher Weise singen Paruliden (amerikanische Waldsänger) umso komplexere und längere Gesänge, je weniger sich Männchen und Weibchen im Gefieder unterscheiden, d. h. je geringer der Geschlechtsdimorphismus ist (Shutler & Weatherhead 1990).

Überraschend selten wurden bisher Beziehungen zwischen der Ornamentierung des Vogels und seinen externen Attributen untersucht: Laubenvögel, die kunstvollere Lauben bauen – zeichnen sich durch schlichteres Gefieder aus. Je unscheinbarer der Bauherr, desto beeindruckender sein Werk (Gilliard 1969). Allerdings entwickelte sich der Laubenbau eher aus der Gestaltung des Balzplatzes und nicht aus dem Nestbauverhalten; deshalb ist dieses bekannte Beispiel hier nur bedingt brauchbar.

Eine Familie, bei der der Kontrast zwischen unscheinbarem Gefieder und „Luxurierung“ des Nestbaus besonders auffällt, sind die südamerikanischen Töpfervögel (Furnariidae), die ein schlichtes graubraunes Gefieder besitzen sowie eine wenig differenzierte Stimme (Schreibvögel). Im Lauf ihrer langen Evolution haben sie nicht nur eine erstaunliche Vielfalt ökologischer und morphologischer Lebensformen entwickelt, sondern decken auch mit ihren Neststandorten und Nestbauweisen praktisch das gesamte Spektrum der Sperlingsvögel ab (Remsen 2003): Obwohl

allgemein bekannt durch ihre namensgebenden Lehm-bauten, graben einige Furnariiden selber Niströhren, andere nutzen quasi als sekundäre Höhlenbrüter vorhandene Höhlungen unterschiedlichster Art, wieder andere nisten in Spalten, hängen die Nester zwischen aufrechte Röhrichpflanzen ähnlich wie Rohrsänger, bauen Hängenester wie Nektarvögel, verstärken das Nestdach mit einem „Plafond“ wie manche Webervögel oder halten ihre Nester an extrem nassen Standorten durch Baumaßnahmen trocken, wie dies sonst Wasseramseln *Cinclus cinclus* tun. Angesichts der großen Mannigfaltigkeit an Nestformen ist erstaunlich, dass kein einziger Töpfervogel ein offenes Napf-nest baut. Offensichtlich waren überdachte, geschützte Brutstätten durch die gesamte Evolution der Gruppe hindurch von zentraler Bedeutung als physischer Schutz vor Wetterextremen und Nesträubern. Mehrfach hat sogar ein Wechsel zwischen dem Brüten in bereits vorhandenen Höhlen und dem Nisten in selbsterbauten Höhlennestern im Freien stattgefunden (Zyskowski & Prum 1999; Irestedt et al. 2006). Obwohl außerordentlich kunstvoll, groß und sehr haltbar, werden die Nester der Töpfervögel stets nur für eine einzige Brut verwendet. Von verschiedenen „Nachmietern“ werden sie anschließend gern weitergenutzt. Ein solch überdimensionierter Nestbau dient offensichtlich als Vorstufe zu weiterer Nestornamentierung. Dekorationen in Form von Federn, Knochen, buntem Glas, Papier u. a. Materialien enthalten z. B. die überdachten Zweignester der abgeleiteten Gruppe der Schlüpfker (Synallaxinen, Abb. 5). Das alles lässt vermuten, dass der aufwändige Nestbau bei den subtropisch bis tropisch verbreiteten, überwiegend paarweise lebenden Töpfervögeln als sexuelles Signal zwischen den Geschlechtern dient (Kaspar Delhey, pers. Mitt.).

Untersuchungen über eine Korrelation von sexuell selektierten Merkmalen von Vogel und Nest fehlen weitgehend, das gilt sowohl für den Vergleich von Artengruppen als auch für einzelne Arten. Dazu zwei Fallbeispiele:

Rauchschwalbe: Eine antagonistische Beziehung zwischen den Merkmalen von Vogel und Nest entdeckte Møller (2006): Nestgröße und Länge der Schwanzspieße der Rauchschwalben-Männchen sind sexuell selektiert. Die Weibchen profitieren hiervon auf unterschiedliche Weise. Männchen, die sich beim Nestbau stärker beteiligen und so zur Herstellung eines größeren Nestes beitragen, sind auch bessere Versorger ihrer Nachkommen. Dagegen halten sich Männchen mit längeren Schwanzspießen - ein Zeichen von Attraktivität - sowohl beim Nestbau als auch bei der Jungenaufzucht eher zurück (Soler et al 1998a). Die Nestgröße ist erblich und bei den Männchen genetisch negativ mit der Länge der Schwanzspieße korreliert. In einer Langzeitstudie nahm die Nestgröße über 25 Jahre um ein Drittel ab, während gleichzeitig die Län-



Abb. 5: Weißkehl-Bündelnister *Anumbius anumbi*, ein Töpfervogel aus der Gruppe der Synallaxinen, bauen uneinnehmbare „Festungen“. Die Vögel schleppen in kurzen Flatterflügen Zweige an, die ihrem Körpergewicht entsprechen. Ob das dem Signalisieren zwischen den Partnern dient, ist nicht untersucht. Ein gewundener, gelegentlich dekoriertes Gang führt zur Brutkammer. - *The Firewood-gatherer Anumbius anumbi, an ovenbird of the synallaxine group, builds impregnable 'fortresses' of sticks. In short fluttering sallies the birds bring large twigs about the same weight as themselves. Whether this serves as signalling between the sexes has not been studied. A winding, sometimes decorated tunnel leads to the nest chamber.*

Foto: Alec Earnshaw

ge der Schwanzspieße signifikant zunahm (Møller 2006). Die Verkleinerung der Nestgröße wird als eine indirekte Folge einer mikroevolutionär bedingten Größenzunahme eines Körpermerkmals, hier der Schwanzspieße der Männchen, interpretiert.

Beutelmeise: Auch bei der Beutelmeise stehen ein (untersuchtes) Gefiedermerkmal der Männchen, nämlich die Größe der schwarzen Gesichtsmaske, und der Nestbau unter sexueller Selektion. Das überaus komplexe Paarungssystem dieser Art ist das Ergebnis eines extremen Geschlechterkonflikts um die Übernahme der Brutpflege. Beide Geschlechter sind häufig polygam, d. h. beide können sich nacheinander mit mehreren Partnern verpaaren, aber nur ein Geschlecht, entweder das Weibchen oder aber das Männchen, bebrütet das Gelege und zieht die Jungen groß. In bis zu 30 % der Fälle wird das Nest schließlich von beiden Partnern verlassen. Dabei hatte jeder der beiden versucht, seine Absicht vor dem anderen zu verbergen (van Dijk et al. 2007). Zu Beginn der Saison sind es überwiegend die Männchen, welche die Brut verlassen.



Abb. 6: Beutelmeisen *Remiz pendulinus* nutzen zwei unterschiedliche Neststandorte: Zweigspitzen und Schilf. Die Art der Anheftung von Schilfnestern scheint eine Vergrößerung des Nestbeutels einzuschränken. – *Penduline Tits* *Remiz pendulinus* use two different nest sites: the tips of hanging twigs and reeds. The method of attaching the reed nests appears to restrict the enlarging of the nest pouch.

Foto: Leopold Daschitz

Angelpunkt im Brutsystem der Beutelmeise ist zum einen das anfänglich vom Männchen gebaute Nest, dessen isolierende Eigenschaften die Brutfürsorge durch ein Elternteil allein ermöglichen. Große und vor allem dickwandige Nester bringen direkte Vorteile, weil sie die Kosten der Bebrütung reduzieren. Entsprechend bevorzugen Weibchen größere Nester, besonders zu Beginn der Brutsaison, wenn es noch kälter ist (Grubbauer & Hoi 1996; Szentirmai et al. 2005a, b). In dickwandigeren Nestern haben die Weibchen außerdem die Möglichkeit, ihre Eier in den Nestboden einzugraben und somit vor dem Männchen zu verbergen. Damit erschweren sie deren Entscheidung, evtl. das Nest zu verlassen (Valera et al. 1997; Pogany et al. 2008). Die Weibchen bevorzugen gleichzeitig aber auch Männchen mit größerer Ausdehnung der schwarzen Gesichtsmaske. Deren Größe nimmt mit dem Alter und der Kondition zu und signalisiert genetische Vorteile (Kingma et al. 2008). Solche attraktiven Männchen investieren aber weniger in ihre Brut und sind eher geneigt, das Nest zu verlassen, um an anderer Stelle ihr Glück noch einmal zu versuchen (Pogany & Szekely 2007; van Dijk et al 2012).

Beutelmeisen bauen ihre Nester an zwei sehr unterschiedlichen Standorten: Entweder in Bäumen oder im Schilf. Die an Zweigspitzen angebrachten Baumnester erlauben eine Vergrößerung des Nestbeutels. Dagegen scheint die Art und Weise der Anheftung bei Schilfnestern eine solche Elaboration einzuschränken. Schilfnester sind simpler (Portenko 1955; Abb. 6). Deshalb fragt sich, ob sich bei der Schwarzkopf-Beutelmeise

Remiz macronyx, die ausschließlich im Schilf nistet, durch den besonderen Neststandort die Beziehung der beiden sexuell selektierten Merkmale Gefieder und Nest verändert hat? Hat bei der Schwarzkopf-Beutelmeise die Ornamentierung des Gefieders gegenüber Merkmalen des Nests noch stärker an Bedeutung gewonnen?

Da unser Wissen über die verwandtschaftlichen Beziehungen von Arten und deren Phylogeographie rasch wächst, müsste es zukünftig vermehrt möglich sein, die Evolution und die Richtung der Änderung von Gefieder- und Nestmerkmalen bei nahverwandten Arten entlang ihrer Stammbäume zu rekonstruieren.

7. Schlussbemerkungen

Über „Nestsignale“ gibt es eine Fülle an Studien, die sich jedoch allermeist auf einzelne Vogelarten beschränken. Nur selten werden mehrere bzw. verschiedene Arten miteinander verglichen. Dabei vermag der vergleichende Ansatz unser Verständnis in vielfacher Weise vertiefen, z. B. unter welchen Bedingungen Änderungen im Nestbau oder Funktionswechsel von Nestmerkmalen stattfinden. Als ein Beispiel hierfür wurde ein verhaltensökologisches Szenario für die Wandlung im männlichen Nestbauverhalten mehrerer Steinschmätzerarten entworfen. Selbst für ein gut untersuchtes Artenpaar wie z. B. Einfarbstar und Star, die in unterschiedlichen Klima- und Vegetationsgebieten vorkommen und sich im Nestbau unterscheiden, existiert bisher keine vergleichende Analyse.

Gegenüber körpergebundenen Ornamenten sowie Verhaltensweisen haben externe Signale eine Reihe von Vorteilen: Sie sind unabhängig von der Anwesenheit des Individuums, sie existieren länger als eine Verhaltensweise, jedoch kürzer als ein Körpermerkmal; als „starkes“ Signal können sie darüber hinaus mit relativ geringem Kostenaufwand produziert werden (Moreno 2012). Andererseits setzt eine Reihe von inneren Einschränkungen (Konstruktionszwänge) und äußeren Zwängen (Nestparasiten, Brutparasitismus und Prädation) ihrer Entstehung enge Grenzen und verhindert damit auffälliges Nestbauverhalten bzw. eine Elaboration von Nestern. Da Offenbrüter allgemein stärker unter Nestprädation zu leiden haben als Höhlenbrüter, stellt sich bei einem Vergleich die Frage, ob bei Offenbrütern der Spielraum für unpraktische oder ästhetische Übertreibungen generell stärker eingeschränkt ist als bei Höhlenbrütern.

Noch unklar ist, wie die Kenntnis eines als Signal verwendeten Nistmaterials, z. B. eine bestimmte Aromapflanze, weitergegeben wird. Den wenigen Studien zufolge, die sich dieser Frage widmen, können dabei neben einer genetischen Verankerung auch Lernprozesse eine Rolle spielen. Starenmännchen besitzen eine angeborene Bevorzugung für spezielle duftende Pflanzen. Andere Düfte, die sie als Nestlinge erlernt haben, spielen bei der Wahl des Nistmaterials aber auch eine Rolle. Allerdings sind die angeborenen

Präferenzen dominant über die im Nest erworbenen (Gwinner & Berger 2008). Eine andere Verhaltensplastizität (nämlich soziales Lernen) konnte für Blaumeisen wahrscheinlich gemacht werden. Blaumeisen-Weibchen besitzen offensichtlich ganz persönliche Vorlieben für bestimmte Duftpflanzen, die sie in ihre Nester eintragen (Mennerat et al. 2009). Interessanterweise differierte die Zusammensetzung der Aromapflanzen in verschiedenen ökologisch vergleichbaren Untersuchungsgebieten, war dagegen innerhalb eines Gebietes sehr homogen. Vermutlich kommen die regionalen Besonderheiten dadurch zustande, dass einzelne Individuen von Artgenossen abschauen, was „man einträgt“ (Mennerat et al. 2009). Ob es Moden und Traditionen beim Ausschmücken von Vogelnestern gibt, ist eine spannende Frage für zukünftige Studien (etwa beim Schwarzen Milan *Milvus migrans*), wenn man bedenkt, dass der Nestbau bislang als extrem stereotypes Verhalten angesehen wurde.

Theoretisch wird vorausgesagt, dass sich ein Signal in einer Population nur dann halten kann, wenn von diesem nicht nur der Sender, sondern auch der Empfänger einen Vorteil erlangt (Maynard-Smith & Harper 2003). Noch wenig ist über Bedingungen bekannt, unter denen der Sender den Empfänger zum eigenen Vorteil manipulieren kann („deceptive communication“). Ein derartiges Beispiel bietet möglicherweise der Hausperling (Hoi et al. 2003). Eine höhere Beteiligung einzelner Männchen an Nestbau und -bewachung führt zwar zu früherer Eiablage und größerem Gelege des Weibchens, aber die Männchen reduzierten später trotzdem ihr väterliches Investment. Ob Sender und Empfänger tatsächlich gleichermaßen von einer Interaktion profitieren, sollte bei Arten untersucht werden, bei denen die Geschlechter in variablem Umfang am Brutgeschäft beteiligt sind und die Koordination der Aufgaben nicht strikt festgelegt ist, wie z. B. bei sozial monogamen Arten mit alternativen Reproduktionsstrategien.

Insgesamt gibt es aber noch eine Reihe von Fragezeichen. Wie valide und wie reproduzierbar sind die Nestsignale, die in den hier vorgestellten Studien gefunden worden sind? Gibt es vielleicht auch alternative Erklärungen? In den Studien an Blaumeisen ist z. B. unberücksichtigt geblieben, dass sie duftendes Nistmaterial auch dazu verwenden könnten, um Nesträuber, insbesondere Schlangen, abzuwehren (H. Winkler und Mitarbeiterinnen, unpubl.). Die Multifunktionalität von Nestmerkmalen, die nicht immer erkannt wird bzw. werden kann, stellt die größte Herausforderung für zukünftige Arbeiten über Nestsignale dar und verlangt eine sorgfältige und kritische Interpretation der Ergebnisse.

Dank

Für die Durchsicht früherer Manuskriptversionen und kritische Anmerkungen danke ich W. Fiedler, W. Forstmeier, H. Gwinner, E. Thaler, K. Schulze-Hagen und H. Winkler. Die letzten beiden trugen viel zur Verbesse-

rung von Form und Inhalt bei. Helga Gwinner war mir mit Literaturhinweisen behilflich, informierte mich über viele Details der Starenbiologie und überließ mir noch unpublizierte Ergebnisse. B. Hillcoat übersetzte die Zusammenfassung und Abbildungslegenden. Die Herren L. Daschitz, A. Earnshaw, J. Kamp und D. Quinn stellten in dankenswerter Weise das Bildmaterial zur Verfügung.

8. Zusammenfassung

Dass Nestbau und Nestmerkmale in erster Linie durch natürliche Selektion geformt sind, galt bis in die jüngere Zeit als gegeben. Für eine Reihe von Vogelarten ist darüber hinaus nachgewiesen, dass die Anzahl der von Männchen gebauten Nester sowie deren Größe oder Qualität bei der Werbung um Weibchen eine Rolle spielen. So erhöhen Männchen ihre Chancen bei der Auswahl durch das Weibchen (intersexuelle Selektion) und steigern ihren Fortpflanzungserfolg.

Jüngeren Studien zufolge können Nestbau und Nestmerkmale externe Signale darstellen, die vielfältige Informationen an Artgenossen übermitteln. Deshalb unterliegen sie der sozialen bzw. der sexuellen Selektion. Beispielsweise können auffälliges Nestbauverhalten, Vergrößerung und Ausschmückung des Nests nach der Paarbildung der Kommunikation zwischen den Partnern bzw. als Information für andere Individuen dienen. Vor allem für höhlenbrütende Arten ist experimentell belegt, dass Individuen durch übertriebenen Nestbau oder Elaboration des Nests ihre Attraktivität signalisieren und somit die reproduktive Strategie des Partners beeinflussen. Innere (konstruktive) als auch äußere Zwänge wie Nestparasiten, Brutparasiten und vor allem Nestpräda-tion setzen derartigen Übertreibungen und dem Entstehen von „Signalen aus dem Vogelne-st“ jedoch enge Grenzen.

Die ökologischen und verhaltensbiologischen Bedingungen, unter denen sich externe Signale entwickeln, sind noch wenig verstanden. Als Beispiel wird ein Szenario beschrieben, wie sich der Nestbau bei einzelnen Steinschmätzerarten *Oenanthe spec.* zum Signal entwickelt haben mag. Diesbezügliche Untersuchungen sind mit dem Problem behaftet, dass bestimmte Nistmaterialien (z. B. Federn) bei verschiedenen Arten unterschiedliche Funktionen und bei einer Art mehrere Funktionen erfüllen können.

Bisher kaum untersucht, aber sehr spannend ist die Frage, ob ein Zusammenhang besteht zwischen sexuell selektierten Ornamenten des Vogels (z. B. Gefiederschmuck) und der Elaboration seines Nests als „erweitertem Phänotyp“. Als Beispiel hierfür können die Töpfungsvögel (schlichtes Gefieder, luxurierender Nestbau) sowie Rauchschwalbe *Hirundo rustica* und Beutelmeise *Remiz pendulinus* (antagonistische Beziehung zwischen der Ornamentierung des Gefieders der Männchen und Nestbau) gelten.

Es wird auf offene Fragen verwiesen (etwa ob es Moden und Traditionen beim Ausschmücken von Vogelnestern gibt) und zu vergleichenden Ansätzen bei der Untersuchung der Fragen ermuntert, unter welchen Bedingungen Nestbau oder Nestmerkmale zu Signalen werden können und ob Sender und Empfänger von einem derartigen Signalisieren tatsächlich gleichermaßen profitieren.

9. Literatur

- Andersson M 1994: Sexual selection. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Al-Sheikhly OF, Nader I & Barbanera F 2013: Breeding ecology of the Basra Reed Warbler, *Acrocephalus griseldis*, in Iraq (Aves: Passeriformes: Acrocephalidae). *Zool. Middle East* 59: 107-117.
- Antonov A 2004: Smaller Eastern Olivaceous Warbler *Hippolais pallida elaeica* nests suffer less predation than larger ones. *Acta Ornithol.* 39: 87-92.
- Badyaev AV, Hill GE & Weckworth BV 2002: Species divergence in sexually selected traits: Increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution* 56: 412-419.
- Bailey IE, Morgan KV, Bertin M, Meddle SL & Healy SD 2014: Physical cognition: birds learn the structural efficacy of nest material. *Proc. Royal Soc. B-Biol. Sci.* 281.
- Bailey IE, Muth F, Morgan K, Meddle SL & Healy SD 2015: Birds build camouflaged nests. *Auk* 132: 11-15.
- Berg ML, Beintema NH, Welbergen JA & Komdeur J 2006: The functional significance of multiple nest-building in the Australian Reed Warbler *Acrocephalus australis*. *Ibis* 148: 395-404.
- Biancucci L & Martin TE 2010: Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *J. Anim. Ecol.* 79: 1086-1092.
- Bleeker M, Kingma SA, Szentirmai I, Szekely T & Komdeur J 2005: Body condition and clutch desertion in Penduline Tit *Remiz pendulinus*. *Behav.* 142: 1465-1478.
- Brouwer L & Komdeur J 2004: Green nesting material has a function in mate attraction in the European Starling. *Anim. Behav.* 67: 539-548.
- Burley N 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am. Nat.* 127: 415-445.
- Burley N 1988: The differential-allocation hypothesis - an experimental test. *Am. Nat.* 132: 611-628.
- Collias NE 1979: Nest and mate selection by the female Village Weaverbird. *Anim. Behav.* 27: 310-310.
- Collias NE & Collias EC 1984: Nest building and bird behavior. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ & Wagner RH 2004: Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305: 487-491.
- Dawkins R 1982: The extended phenotype. The long reach of the gene. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Deckert G 1955: Beiträge zur Kenntnis der Nestbau-Technik deutscher Sylviiden. *J. Ornithol.* 96: 186-206.
- Deeming DC & Reynolds SJ 2015: Nests, eggs, & incubation. New ideas about avian reproduction. Oxford Univ. Press, Oxford.
- De Neve L, Soler JJ, Soler M & Perez-Contreras T 2004: Nest size predicts the effect of food supplementation to Magpie nestlings on their immunocompetence: an experimental test of nest size indicating parental ability. *Behav. Ecology* 15: 1031-1036.
- de Juana E, Suarez F & Ryan PG 2004: Family Alaudidae. In: del Hoyo J, Elliott A & Christie DA (Hrsg) Handbook of the birds of the world. Vol. 9: 496-601. Lynx, Barcelona.
- Dilger WC 1962: The behavior of lovebirds. *Sci. Am.* 206: 88-96.
- Doligez B, Danchin E & Clobert J 2002: Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297: 1168-1170.
- Dolnik VR 1991: Zeit- und Energiebedarf der Vögel für den Nestbau (in Russisch). *Zool. J.* 70: 97.
- Emlen ST & Oring LW 1977: Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Erbelding-Denk C & Trillmich F 1990: Das Mikroklima im Nistkasten und seine Auswirkungen auf die Nestlinge beim Star (*Sturnus vulgaris*). *J. Ornithol.* 131: 73-84.
- Ferry C & Faivre B 1991: Gelbspötter *Hippolais icterina*. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM (Hrsg) Handbuch der Vögel Mitteleuropas 12: 568-601. Aula, Wiesbaden.
- Fijen TPM, Kamp J, Lameris TK, Pulikova G, Urazaliev R, Kleijn D & Donald PF 2015: Functions of extensive animal dung "pavements" around the nests of the Black Lark (*Me-lanocorypha yeltoniensis*). *Auk* 132: 878-892.
- Forstmeier W & Weiss I 2004: Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487-499.
- Franz D 1991: Paarungssystem und Fortpflanzungsstrategie der Beutelmeise (*Remiz p. pendulinus*). *J. Ornithol.* 132: 241-266.
- Friedl TWP & Klump GM 1999: Determinants of male mating success in the Red Bishop (*Euplectes orix*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 387-399.
- Galligan TH & Kleindorfer S 2008: Support for the nest mimicry hypothesis in Yellow-rumped Thornbills *Acanthiza chrysorrhoa*. *Ibis* 150: 550-557.
- Garcia-Lopez de Hierro L, Moleon M & Ryan PG 2013: Is carrying feathers a sexually selected trait in House Sparrows? *Ethology* 119: 199-211.
- Garcia-Navas V, Valera F & Griggio M 2015: Nest decorations: an 'extended' female badge of status? *Anim. Behav.* 99: 95-107.
- Garson PJ 1980: Male behaviour and female choice: mate selection in the wren? *Anim. Behav.* 28: 491-502.
- Gill SA & Stutchbury BJM 2005: Nest building is an indicator of parental quality in the monogamous neotropical Buff-breasted Wren (*Thryothorus leucotis*). *Auk* 122: 1169-1181.
- Gilliard ET 1969: Birds of Paradise and Bowerbirds. Weidenfeld & Nicholson, London.
- Grubbauer P & Hoi H 1996: Female Penduline Tits (*Remiz pendulinus*) choosing high quality nests benefit by decreased incubation effort and increased hatching success. *Ecoscience* 3: 274-279.
- Gwinner E 1965: Beobachtungen über Nestbau und Brutpflege des Kolkraben (*Corvus corax*) in Gefangenschaft. *J. Ornithol.* 106: 145-178.
- Gwinner H 2013: Male European Starlings use odorous herbs as nest material to attract females and benefit nestlings. In: East ML & Denhard M (Hrsg) Chemical signals in vertebrates 12: 353-362. Springer, New York.
- Gwinner H & Berger S 2008: Starling males select green nest material by olfaction using experience-independent and experience-dependent cues. *Anim. Behav.* 75: 971-976.
- Hansell M 2000: Bird nests and construction behaviour. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hansell M 2005: Animal architecture. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Heenan CB 2013: An overview of the factors influencing the morphology and thermal properties of avian nests. *Avian Biol. Res.* 6: 104-118.
- Heenan CB & Seymour RS 2011: Structural support, not insulation, is the primary driver for avian cup-shaped nest design. *Proc. R. Soc. London B* 278: 2924-2929.

- Heinrich B 2013: Why does a hawk build with green nesting material? *Northeastern Nat.* 20: 209-218.
- Hirler A 1994: Verluste bei Vogelnestern durch Prädatoren in verschiedenen Vegetationstypen - eine experimentelle Untersuchung. Diplomarb. Univ. Konstanz.
- Hoi H, Schleicher B & Valera F 1996: Nest size variation and its importance for mate choice in Penduline Tits, *Remiz pendulinus*. *Anim. Behav.* 51: 464-466.
- Hoi H, Vaclav R & Slobodova D 2003: Postmating sexual selection in House Sparrows: can females estimate "good fathers" according to their early paternal effort? *Folia Zool.* 52: 299-308.
- Hudde H 1997: Haussperling *Passer domesticus*; Weidensperling *Passer hispaniolensis*. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM (Hrsg) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* 14: 46-125, 125-161. Aula, Wiesbaden.
- Irestedt M, Fjeldsa J & Ericson P 2006: Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves:Furnariidae) - major shifts in nest architecture and morphological radiation. *J. Avian Biol.* 37: 260-272.
- Jelinek V, Pozgayova M, Honza M & Prochazka 2016: Nest as an extended phenotype signal of female quality in the Great Reed Warbler. *J. Avian Biol.* 47: 1-10.
- Kingma S A, Szentirmai I, Szekely T, Bokony V, Bleeker M, Liker A & Komdeur J 2008: Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous Penduline Tits *Remiz pendulinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1277-1288.
- Kipp FA 1965: Beobachtungen an dem Felsenkleiber. *Vogelwarte* 23: 19-24.
- Lambert S & Kleindorfer S 2006: Nest concealment but not human visitation predicts predation of New Holland Honeyeater nests. *Emu* 106: 63-68.
- Leader N & Yom-Tov Y 1998: The possible function of stone ramparts at the nest entrance of the blackstart. *Anim. Behav.* 56: 207-217.
- Leisler B 1991: Mariskensänger *Acrocephalus melanopogon*. In: Glutz von Blotzheim UN & Bauer KM (Hrsg) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd 12: 217-252. Aula, Wiesbaden.
- Leisler B & Schulze-Hagen K 2011: The Reed Warblers. Diversity in a uniform bird family. *KNNV, Zeist*.
- Lens L, Wauters LA & Dhondt AA 1994: Nest-building by Crested Tit *Parus cristatus* males - an analysis of costs and benefits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 431-436.
- Löhrl H 1988: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae). *Bonner Zool. Monogr.* 26.
- Mahr K, Griggio M, Granatiero M & Hoi H 2012: Female attractiveness affects paternal investment: experimental evidence for male differential allocation in Blue Tits. *Frontiers Zool.* 9/1/14.
- Mainwaring MC & Hartley IR 2009: Experimental evidence for state-dependent nest weight in the Blue Tit, *Cyanistes caeruleus*. *Behav. Processes* 81: 144-146.
- Mainwaring MC & Hartley IR 2013: The energetic costs of nest building in birds. *Avian Biol. Res.* 6: 12-17.
- Mainwaring MC, Hartley IR, Lambrechts MM & Deeming DC 2014: The design and function of birds' nests. *Ecol. Evol.* 4: 3909-3928.
- Makatsch W 1965: Der Vogel und sein Nest. *Neue Brehm-Bücherei* 14. Ziemsen, Wittenberg.
- Martin TE 1992: Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithol.* 9: 163-197.
- Martin TE 1995: Avian life-history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101-127.
- Maynard Smith J & Harper D 2003: *Animal Signals*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Medlin E & Risch TS 2006: An experimental test of snake skin use to deter netpredation. *Condor* 108: 963-965.
- Mennerat A, Mirleau P, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM & Heeb P 2009a: Aromatic plants in nests of the Blue Tit *Cyanistes caeruleus* protect chicks from bacteria. *Oecologia* 161: 849-855.
- Mennerat A, Perret P & Lambrechts M M 2009b: Local individual preferences for nest materials in a passerine bird. *PLoS ONE* 4 (4): e5104. doi:10.1371/journal.pone.0005104.
- Mettke-Hoffmann C & Hoffmann G 2002: Breeding success and colour of nest lining material - is there a relationship? In: Mettke-Hoffmann C & Gansloßer U (Hrsg) *Bird research and breeding*: 137-152. Filander, Fürth.
- Møller AP 1984: On the use of feathers in bird nests - predictions and tests. *Ornis Scand.* 15: 38-42.
- Møller AP 1990: Nest predation selects for small nest size in the Blackbird. *Oikos* 57: 237-240.
- Møller AP (1994) *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Møller AP 2006: Rapid change in nest size of a bird related to change in a secondary sexual character. *Behav. Ecol.* 17: 108-116.
- Møller AP & Nielsen JT 2015: Large increase in nest size linked to climate change: an indicator of life history, senescence and condition. *Oecologia* 179: 913-921.
- Moreno J 2012: Avian nests and nest-building as signals. *Avian Biol. Res.* 5: 238-251.
- Moreno J, Martinez J, Corral C, Lobato E, Merino S, Morales J, Martinez-de la Puente J & Tomas G 2008: Nest construction rate and stress in female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Acta Ornithol.* 43: 57-64.
- Moreno J, Soler M, Møller AP & Linden M 1994: The function of stone carrying in the Black Wheatear *Oenanthe leucura*. *Anim. Behav.* 47: 1297-1309.
- Ontiveros D, Caro J & Pleguezuelos JM 2008a: Green plant material versus ectoparasites in nests of Bonelli's eagle. *J. Zool.* 274: 99-104.
- Ontiveros D, Caro J & Manuel Pleguezuelos J 2008b: Possible functions of alternative nests in raptors: the case of Bonelli's Eagle. *J. Ornithol.* 149: 253-259.
- Panov EN 2005: Wheatears of Palearctic. *Ecology, Behaviour and Evolution of the Genus Oenanthe*. Pensoft, Sofia-Moskau.
- Peralta-Sanchez JM, Møller AP, Martin-Platero AM & Soler JJ 2010: Number and colour composition of nest lining feathers predict eggshell bacterial community in Barn Swallow nests: an experimental study. *Functional Ecol.* 24: 426-433.
- Petit C, Hossaert-McKey M, Perret P, Blondel J & Lambrechts MM 2002: Blue Tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecol. Letters* 5: 585-589.
- Pogany A & Szekely T 2007: Female choice in the Penduline Tit *Remiz pendulinus*: the effects of nest size and male mask size. *Behav.* 144: 411-427.
- Pogany A, Szentirmai I, Komdeur J & Szekely T 2008: Sexual conflict and consistency of offspring desertion in Eurasian Penduline Tit *Remiz pendulinus*. *BMC Evol. Biol.* 8: 242.

- Polo V, Lopez-Rull I, Gil D & Veiga JP 2010: Experimental addition of green plants to the nest increases testosterone levels in female Spotless Starlings. *Ethology* 116: 129-137.
- Polo V & Veiga JP 2006: Nest ornamentation by female Spotless Starlings in response to a male display: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* 75: 942-947.
- Portenko LA 1955: Eine Übersicht über die Formen der paläarktischen Beutelmeise *Remiz pendulinus* (L.) und deren taxonomische Bewertung (in Russisch). *Trudy Zool. Inst. AN SSSR* 18: 459-492.
- Quader S 2005: Elaborate nests in a weaverbird: a role for female choice? *Ethology* 111: 1073-1088.
- Quesada J 2007: The different roles of the roof density and nest size in the Iberian Magpie nest. *Acta Ethol.* 10: 41-45.
- Remsen JV 2003 Familie Furnariidae. In: del Hoyo J, Elliott A & Christie DA (Hrsg) *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 8: 162-239. Lynx, Barcelona.
- Rudolph DC, Kyle H & Conner R N 1990: Red-cockaded Woodpeckers vs rat snakes - the effectiveness of the resin barrier. *Wilson Bull.* 102: 14-22.
- Ruxton GD & Schaefer HM 2011: Resolving current disagreements and ambiguities in the terminology of animal communication. *J. Evol Biol.* 24:2574-2585.
- Sanz JJ & Garcia-Navas V 2011: Nest ornamentation in Blue Tits: is feather carrying ability a male status signal? *Behav. Ecol.* 22: 240-247.
- Schaedelin FC & Taborsky M 2009: Extended phenotypes as signals. *Biol. Rev.* 84: 293-313.
- Schleicher B, Valera F & Hoi H 1993: The conflict between nest guarding and mate guarding in Penduline Tits (*Remiz pendulinus*). *Ethology* 95:157-165.
- Schuetz JG 2005: Common Waxbills use carnivore scat to reduce the risk of nest predation. *Behav. Ecol.* 16: 133-137.
- Schulze MD, Cordova JL, Seavy NE & Whitacre DF 2012: Double-toothed Kite. In: Whitacre DF (Hrsg) *Neotropical birds of prey. Biology and ecology of a forest raptor community*: 68-81. Cornell Univ. Press.
- Sergio F, Blas J, Blanco G, Tanferna A, Lopez L, Lemus JA & Hiraldo F 2011: Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics. *Science* 331: 327-330.
- Sheldon BC 2000: Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol. & Evol.* 15: 397-402.
- Shutler D & Weatherhead PJ 1990: Targets of sexual selection: song and plumage of Wood Warblers. *Evol.* 44: 1967-1977.
- Slagsvold T 1989: Experiments on clutch size and nest size in passerine birds. *Oecologia* 80: 297-197.
- Slagsvold T & Dale S 1996: Disappearance of female Pied Flycatchers in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology* 77: 461-471.
- Soler JJ, Cuervo JJ, Møller AP & De Lope F 1998a: Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Anim. Behav.* 56: 1435-1442.
- Soler JJ, de Neve L, Martinez J G & Soler M 2001: Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study. *Behav. Ecol.* 12: 301-307.
- Soler JJ, Martin-Vivaldi M, Haussy C & Møller AP 2007: Intra- and interspecific relationships between nest size and immunity. *Behav. Ecol.* 18: 781-791.
- Soler JJ, Møller A P & Soler M 1998b: Nest building, sexual selection and parental investment. *Evol. Ecol.* 12: 427-441.
- Soler M, Martin-Vivaldi M, Marin JM & Møller AP 1999: Weight lifting and health status in the black wheatear. *Behav. Ecol.* 10: 281-286.
- Soler M, Moreno J, Møller AP, Linden M & Soler J J 1995: Determinants of reproductive success in a mediterranean multi-brooded passerine - the Black Wheatear *Oenanthe leucura*. *J. Ornithol.* 136: 17-27.
- Soler M, Soler JJ, Møller AP, Moreno J & Linden M 1996: The functional significance of sexual display: Stone carrying in the Black Wheatear. *Anim. Behav.* 51: 247-254.
- Stolp H 1988: *Microbial ecology: organisms, habitats, activities*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Suarez-Rodriguez M, Lopez-Rull I & Macias Garcia C 2013: Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biol. Letters* 9. 20120931.
- Szentirmai I, Komdeur J & Szekely T 2005: What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in Penduline Tits. *Behav. Ecol.* 16: 994-1000.
- Szentirmai I, Szekely T & Liker A 2005: The influence of nest size on heat loss of Penduline Tit eggs. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 51: 59-66.
- Thaler E 1976: Nest und Nestbau von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*). *J. Ornithol.* 117: 121-144.
- Tomas G, Merino S, Martinez-de la Puente J, Moreno J, Morales J & Rivero-de Aguilar J 2013: Nest size and aromatic plants in the nest as sexually selected female traits in Blue Tits. *Behav. Ecol.* 24: 926-934.
- Valera F, Hoi H & Schleicher B 1997: Egg burial in Penduline Tits, *Remiz pendulinus*: Its role in mate desertion and female polyandry. *Behav. Ecol.* 8: 20-27.
- van Dijk R, Szentirmai I, Komdeur J & Szekely T 2007: Sexual conflict over parental care in Penduline Tits *Remiz pendulinus*: the process of clutch desertion. *Ibis* 149: 530-534.
- van Dijk RE, Szekely T, Komdeur J, Pogany A, Fawcett TW & Weissing FJ 2012: Individual variation and the resolution of conflict over parental care in Penduline Tits. *Proc. Royal Soc. B* 279: 1927-1936.
- von Frisch K 1974: *Tiere als Baumeister*. Ullstein, Frankfurt/M.
- Veiga JP & Polo V 2011: Feathers in the spotless starling nests: a sexually selected trait? *Behav.* 148: 1359-1375.
- Walsh PT, Hansell M, Borello WD & Healy SD 2010: Repeatability of nest morphology in African weaver birds. *Biol. Letters* 6: 149-151.
- Warning N & Benedict L 2015: Paving the way: multifunctional nest architecture of the Rock Wren. *Auk* 132: 288-299.
- Whitney BM, Pacheco JF, da Fonseca PSM & Barth RH 1996: The nest and nesting ecology of *Acrobatornis fonsECAI* (Furnariidae), with implications for intrafamilial relationships. *Wilson Bull.* 108: 434-448.
- Wimberger PH 1984: The use of green plant-material in bird nests to avoid ectoparasites. *Auk* 101: 615-618.
- Zyskowski K & Prum RO 1999: Phylogenetic analysis of the nest architecture of neotropical ovenbirds (Furnariidae). *Auk* 116: 891-911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [54_2016](#)

Autor(en)/Author(s): Leisler Bernd

Artikel/Article: [Botschaften aus dem Vogelnest 109-124](#)