

Summary

In polygamous bird species, traits like song and plumage colouration can substantially influence individual reproductive success. Also important for reproductive success are nests because of their function to protect offspring. If nests or parts of them are built by one sex exclusively, nests can be chosen by the other sex. This is found in most weaverbird species. This thesis investigates nests and nest-building behaviour in Red Bishops (*Euplectes orix*). Red Bishops are a polygynous, colonially breeding weaverbird species widespread in sub-Saharan Africa. In this as in most weaverbird species, males alone build nest frames, which get accepted by females. Male nest-building behaviour was investigated over a course of three study seasons.

I investigated the effect of male nest-building behaviour and nest characteristics on reproductive success in the Red Bishop. Previous studies showed that male reproductive success is mainly determined by the total number of nests built which in turn depends both on the duration of territory tenure and nest-building performance (i.e. number of nests built per week). I could show that, apart from the number of nests built and territory tenure, the proportion of nests that became unusable within two weeks and the proportion of abandoned nest-building attempts also determined male reproductive success. The number of nests built by a male was related to territory tenure, the time needed to build a nest and the time delay between finishing a nest and starting with a new nest-building attempt. Male wing length, tarsus length and weight did not determine male reproductive success. Young males in their first breeding season were compared with older males to detect any age-related differences in reproductive effort and success. Young males had fewer nests accepted and built fewer nests than older males. In one season, young males held their territories for a shorter time than older males, and in another season, young males had longer delays between finishing a nest and starting a new nest-building attempt than older males. The observed differences in reproductive success between young and old males are best explained by a lack of experience and competence in young males. Nest measurements recorded in one study season revealed that nests with a higher breeding chamber density (number of fibres crossing a line of 1 cm length) and a larger entrance roof overlap had a higher probability of becoming accepted. A larger entrance roof overlap was related to increased durability of not

accepted nests, and a higher breeding chamber density was related to decreased probability of breeding failure.

Time budgets and nest-building efficiency were recorded for territorial male Red Bishops. An analysis of time budgets did not reveal any trade-offs between different behaviours in males. Instead, males differed in their general activity. The number of nests built by a male was related to the time spent with nest-building and nest-building efficiency in terms of the number of fibres woven in per minute spent with nest-building. Reproductive success was related to the total number of fibres woven in. There were no consistent patterns of the relationship between territory tenure, male-male interactions and the proportion of time spent in the territory while territorial.

Nests can be regarded as a commodity traded in a biological market. The Red Bishop's breeding season as a biological market is characterised by considerable changes in demand for and supply of nests. Additionally, most nests became accepted while less than a week old, and young nests were more often accepted than expected by chance alone. In accordance with the preference for young nests, male nest-building activity in the whole colony correlated best with the number of nests newly accepted by females in the same and following week. Nests built at times of high breeding activity were built faster and with a shorter delay between two consecutive nests. In only one of three seasons, males with a more accurate adjustment of their building speed to breeding activity profited from higher reproductive success. The Red Bishop's breeding system fulfils the requirements to be regarded as a biological market with strong temporal changes in demand and supply within a breeding season. Dynamics of the Red Bishop's mating market with nests as traded commodities are discussed.

Nest-building is a behavioural pattern requiring complex sensory and motor control. In order to identify forebrain regions involved in the control of nest-building behaviour, forebrain activity during nest-building was assessed by the protein expression of the Immediate Early Gene (IEG) *zenk*. Until now it is not known what forebrain areas are involved in the integration of this behavioural pattern. For the analysis of ZENK expression in a number of regions of interest within the forebrain, a new method was developed that automated crucial steps in the analysis of forebrain activity based on IEG expression and thus facilitates the screening of brain activity in a large number of forebrain regions. By analysing ZENK protein expression as an

indicator for brain activity, a number of forebrain regions could be identified that showed changes in their activity in relation to nest-building behaviour. ZENK protein expression increased after nest-building in a region of the frontal hyperpallium apicale in the right hemisphere. In the caudal medial mesopallium a decrease in ZENK expression with nest-building was observed in the left hemisphere. In the nidopallium, three different regions showed changes in ZENK expression after nest-building. The first region, located in the frontal part of the left hemisphere showed an increase in ZENK expression. The second region was located in the left hemisphere intermediate in the frontocaudal axis, with a decrease in ZENK after nest-building. The third region was the caudal nidopallium in the right hemisphere with an increase in ZENK after nest-building. A region in the caudal Medial Striatum in the left hemisphere showed a decrease in ZENK expression after nest-building. These changes in ZENK expression were all observed in only one hemisphere. A test for differences between experimental and control animals in their differences between hemispheres was significant only for the frontal hyperpallium. The difference was larger in building animals than in controls, due to selective ZENK expression in the right hemisphere in building animals.

Zusammenfassung

In polygamen Vogelarten bestimmen oft Eigenschaften wie Gesang und Gefiederfärbung individuellen Fortpflanzungserfolg. Einen großen Einfluss auf Fortpflanzungserfolg üben auch Nester als Schutz der Nachkommen aus. Wenn Nester oder Teile von Nestern nur von einem Geschlecht gebaut werden, können Nester durch das andere Geschlecht ausgewählt werden. Dies ist bei vielen Webervogel-Arten der Fall. Die hier vorgestellte Dissertation untersucht Nester und Nestbauverhalten beim Oryxweber (*Euplectes orix*). Oryxweber sind eine polygyne, in Kolonien brütende Webervogelart, die in Afrika südlich der Sahara weit verbreitet ist. In dieser Studie wurde Nestbauverhalten der Männchen während drei Brutsaisons untersucht.

Ich untersuchte den Einfluss von Nestbauverhalten und von Eigenschaften der Nester auf Fortpflanzungserfolg in Oryxwebern. Frühere Arbeiten zeigten, dass Fortpflanzungserfolg der Männchen vor allem von der Gesamtanzahl pro Saison gebauter Nester abhängt, die wiederum sowohl von der Dauer, wie lange ein Territorium gehalten wurde und Nestbauleistung (Anzahl pro Woche gebauter Nester) abhing. Ich konnte zeigen, dass außer der Anzahl gebauter Nester und der Dauer, wie lange ein Territorium gehalten wurde, auch der Anteil Nester, die innerhalb von zwei Wochen nach Fertigstellung unbenutzbar wurden, und der Anteil aufgegebenen Nest-Anfänge den Fortpflanzungserfolg eines Männchens beeinflussten. Die Anzahl gebauter Nester hing mit der Dauer, wie lange ein Territorium gehalten wurde, der zum Bau eines Nestes benötigten Zeit und der Pause zwischen dem Bau zweier aufeinander folgender Nester zusammen. Flügellänge, Tarsuslänge und Gewicht hatten keinen Einfluss auf Fortpflanzungserfolg der Männchen. Junge Männchen in ihrer ersten Brutsaison wurden mit älteren Männchen verglichen, um mögliche altersabhängige Unterschiede in der Nestbauleistung und im Fortpflanzungserfolg zu entdecken. Junge Männchen hatten weniger akzeptierte Nester und bauten weniger Nester als ältere Männchen. In einer Saison hielten junge Männchen ihr Territorium nicht so lange wie ältere Männchen, während in einer anderen Saison junge Männchen längere Pausen zwischen dem Bau zweier aufeinander folgender Nester hatten. Die beobachteten altersabhängigen Unterschiede im Fortpflanzungserfolg werden am besten durch mangelnde Erfahrung erklärt. In einer Saison wurden Nester

ausgemessen. Nester mit einer höheren Faserdichte in der Brutkammer und einem größeren Dach über dem Eingang wurden eher akzeptiert. Ein größeres Dach über dem Eingang erhöhte die Stabilität nicht akzeptierter Nester und eine höhere Faserdichte in der Brutkammer erhöhte die Wahrscheinlichkeit, dass ein Gelege flügge wurde.

Weiterhin wurden Zeitbudgets und Nestbaueffektivität territorialer Männchen untersucht. Eine Analyse der Zeitbudgets von männlichen Oryxwebern konnte keinen negativen Einfluss verschiedener Verhaltensmuster aufeinander feststellen. Stattdessen unterschieden sich Männchen in ihrer allgemeinen Aktivität. Des Weiteren gab es einen Zusammenhang zwischen der Anzahl gebauter Nester mit der mit Nestbau verbrachten Zeit und der Nestbaueffizienz, gemessen in der Anzahl eingewebter Fasern pro Minute Nestbau. Fortpflanzungserfolg hing mit der Gesamtanzahl eingewebter Fasern zusammen. Es gab keine allgemeingültigen Zusammenhänge zwischen der Zeit, die ein Territorium gehalten wurde, Männchen-Männchen Interaktionen und dem Zeitanteil, der im Territorium verbracht wurde.

Nester können als ein Handelsgut in einem natürlichen Markt betrachtet werden. Die Brutsaison der Oryxweber als natürlicher Markt für Nester ist durch beträchtliche Schwankungen in Angebot und Nachfrage gekennzeichnet. Zusätzlich werden die meisten Nester akzeptiert, solange sie höchstens eine Woche alt sind und junge Nester wurden öfter akzeptiert als bei zufälliger Verteilung erwartet. Entsprechend der Bevorzugung junger Nester hängt Nestbauaktivität der Männchen am stärksten mit der Anzahl von Weibchen akzeptierter Nester in der gleichen und der folgenden Woche zusammen. Während hoher Brutaktivität wurden Nester schneller und schneller aufeinander folgend gebaut. In einer Saison steigerten Männchen ihren Fortpflanzungserfolg mit einer genaueren Anpassung der Baugeschwindigkeit an Brutaktivität. Das Brutsystem der Oryxweber erfüllt die Anforderungen, um als natürlicher Markt mit starken zeitlichen Schwankungen in Angebot und Nachfrage betrachtet zu werden. Die Dynamik dieses Marktes mit Nestern als Handelsgut wird diskutiert.

Nestbau ist ein Verhaltensmuster, das komplexe sensorische und motorische Steuerung erfordert. Um Vorderhirngebiete zu identifizieren, die an der Steuerung von Nestbauverhalten beteiligt sind, wurde Gehirnaktivität anhand der Protein-Expression des Immediate Early Gene (IEG) *zenk* beurteilt. Bis jetzt ist nicht bekannt, welche Vorderhirngebiete an der Verarbeitung dieses Verhaltensmusters beteiligt

sind. Für die Analyse der ZENK Expression in mehreren Gebieten des Vorderhirns wurde eine neue Methode entwickelt, die wichtige Schritte in der Bestimmung der ZENK Expression automatisierte und das Untersuchen einer großen Zahl von Gebieten im Vorderhirn ermöglichte. Durch die Bestimmung der Expression des Transkriptionsfaktors ZENK als Anzeiger für Gehirnaktivität wurden mehrere Vorderhirngebiete entdeckt, deren Aktivität sich durch Nestbauverhalten änderte. Im frontalen Hyperpallium apicale in der rechten Hemisphäre war ZENK Expression nach Nestbau höher. Im caudalen medialen Mesopallium in der linken Hemisphäre wurde nach Nestbau ein Rückgang der ZENK Expression beobachtet. Im Nidopallium zeigten drei verschiedene Regionen Änderungen in ZENK Expression nach Nestbau-Verhalten. Im frontalen Nidopallium in der linken Hemisphäre wurde ein Anstieg in der ZENK Expression nach Nestbau festgestellt. Im intermediären Nidopallium in der linken Hemisphäre fiel ZENK Expression nach Nestbau ab. Im caudalen Nidopallium in der rechten Hemisphäre stieg ZENK Expression nach Nestbau an. Im caudalen Medialen Striatum in der linken Hemisphäre ging ZENK Expression nach Nestbau zurück. Nur im frontalen Hyperpallium apicale war der Unterschied zwischen den Hemisphären bei bauenden Tieren größer als bei Kontrolltieren, was auf höhere Aktivität in der rechten Hemisphäre bauender Tiere zurückzuführen war.