

## Die Modulation der Stressantwort bei Vögeln und ihre Bedeutung für den Naturschutz

Susanne Jenni-Eiermann, Bettina Almasi, Claudia Müller, Baptiste Schmid, Alexandre Roulin und Lukas Jenni



JENNI-EIERMANN, S., B. ALMASI, C. MÜLLER, B. SCHMID, A. ROULIN & L. JENNI (2014): Modulation of the stress response in birds and its meaning in nature conservation. *Ornithol. Beob.* 111: 107–120.

During threatening situations birds react with the activation of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis (HPA-axis). Corticosterone, the main glucocorticoid in birds, is released from the adrenal cortex into the circulation in high concentrations and delivered to the organs. There corticosterone triggers metabolic and behavioural changes which help to overcome the dangerous situation and to restore homeostasis. This activation implies costs: reproductive activities and immunity are suppressed and energy stores are mobilized. Therefore a bird has to balance its stress response in a way that the benefits outweigh the costs.

We present 3 studies investigating the questions (1) which factors can affect the activation of the HPA-axis and (2) whether the variation of the stress response shows a long-term effect. The first study investigated the interaction between fat reserves and stress response of nestlings of the Common Kestrel *Falco tinnunculus*. Nestlings without fat reserves had an elevated baseline corticosterone level and a dampened stress response indicating a stressful state. The second study investigated whether the stress response of Eurasian Hoopoes *Upupa epops* depended on the brood value. Hoopoe parents during the first of two annual broods or with an early single brood showed a higher stress response than parents with the second brood or breeding late in the season. The results confirmed the brood-value-hypothesis postulating that parents with the chance for a second brood invest more in their own survival than parents with only a small chance for a future brood, which invest more into the current brood. The third study showed that the activation of the HPA-axis is genetically regulated. Small-spotted Barn Owls *Tyto alba* reacted with a higher stress response than large spotted Barn Owls. Depending on the environmental conditions the different stress response was advantageous for one of the two colour variants. Finally the role of corticosterone measurement as a tool in conservation biology is discussed. It offers a measure to identify stressors which would otherwise not have been detected. It also offers a measure to identify the ability of an individual to cope with stress and whether in the long-term a stressor might have a selective effect.

Susanne Jenni-Eiermann, Bettina Almasi, Claudia Müller, Lukas Jenni, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH–6204 Sempach, E-Mail susi.jenni@vogelwarte.ch, bettina.almasi@vogelwarte.ch, claudia.mueller@vogelwarte.ch, lukas.jenni@vogelwarte.ch; Baptiste Schmid, Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Senckenberganlage 25, D–60325 Frankfurt (Main), E-Mail oeildesokol@hotmail.com; Alexandre Roulin, Dept. of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Biophore, CH–1015 Lausanne, E-Mail Alexandre.Roulin@unil.ch

Stress wird als ein Zustand der Alarmbereitschaft des Organismus definiert. Der Organismus stellt sich auf eine erhöhte Leistungsbereitschaft ein (Selye 1946). Ausgelöst wird Stress durch psychische, physische oder pharmakologische Reize, die das innere Gleichgewicht, die Homöostase, verletzen. Der Körper reagiert auf einen Stress auslösenden Reiz (Stressor) mit dem Ziel, das Gleichgewicht wiederherzustellen (Landys et al. 2006). Für den Beobachter kann diese Reaktion durch ein verändertes Verhalten wie Flucht, Kampf oder Erstarren sichtbar werden. Im Körper, also physiologisch, wird eine Kaskade von Hormonausschüttungen ausgelöst, die dazu führt, dass letztendlich die Menge des sogenannten «Stresshormon» Corticosteron im Blut ansteigt (Wittow 2000). Corticosteron, das für Vögel typische Glukokortikoid (Cortisol bei Menschen und vielen Säugetieren), wird dann zu den Zielorganen transportiert und leitet die entsprechenden Reaktionen ein. Ist die Homöostase wiederhergestellt, geht die Konzentration des Corticosterons im Blut durch Rückkoppelungsmechanismen wieder auf ein Basisniveau zurück (McEwen & Wingfield 2003, Landys et al. 2006).

## 1. Was ist physiologischer Stress und welche Auswirkungen hat er?

### 1.1. Wirkung von Stress

Tritt eine Gefahr auf, reagiert der Organismus mit einer stark erhöhten Ausschüttung von Corticosteron. Diese Reaktion wird auch die adrenocortical Stressantwort (im Folgenden einfach Stressantwort) genannt. Die hohen Corticosteronkonzentrationen rufen dann physiologische Reaktionen hervor, die das Überleben in der akuten Gefahrensituation sichern sollen. Die kurzfristige Stressantwort ist also eine positive Reaktion des Organismus auf einen Stressor, die dazu führen soll, das Gleichgewicht wiederherzustellen. Allerdings können auch akute, kurzfristige Stressereignisse langfristige Folgen haben, insbesondere, wenn sie im Jugendstadium des Vogels auftreten (Boonstra 2013).

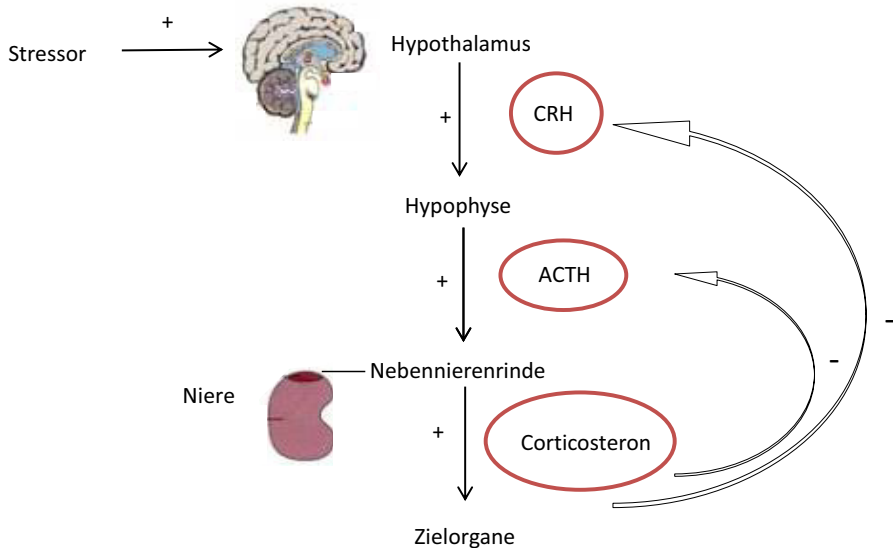
Welche Wirkung hat nun das Corticosteron auf den Stoffwechsel? Corticosteron in niedri-

gen, basalen Konzentrationen hat eine verstärkende (permissive) Wirkung, d.h. es ermöglicht in Interaktion mit anderen Hormonen (z.B. Adrenalin, Glukagon, Wachstumshormon), das Immunsystem zu aktivieren oder die Bereitstellung von Energie zu fördern. Die Basalkonzentration von Corticosteron im Blut variiert je nach Energiebedarf der Aktivität im Tages- und Jahresverlauf um das etwa 2- bzw. 3-fache (Romero 2002). Reguliert werden die permissiven Wirkungen durch die Bindung von Corticosteron an die Mineralokortikoidrezeptoren (MR). Corticosteron hat eine hohe Affinität an die MR, was bedeutet, dass die MR schon bei niedrigen Konzentrationen gesättigt werden.

Tritt eine akute Stresssituation ein (z.B. ein Angriff durch einen Prädator), werden innert Sekunden mehrere Hormone freigesetzt. Zuerst steigt Adrenalin im Blut an, das Hormon, das eine «Flucht-» oder «Kampfreaktion» auslöst. Es folgen Stoffwechsellormone wie das Glukagon oder das Wachstumshormon sowie Hormone der Stressachse (Abb. 1), die bewirken, dass mit einer Verzögerung von 2–3 min das sogenannte Stresshormon Corticosteron aus der Nebennierenrinde ins Blut ausgeschüttet wird.

Hohe Konzentrationen des Corticosteron, die ein Mehrfaches des Basalwerts betragen, haben je nach Zielorgan suppressive, stimulierende oder vorbereitende Wirkungen. Suppressiv wirken sie auf all die Vorgänge, die im Moment der Gefahr nicht überlebensnotwendig sind wie z.B. Fortpflanzung und Immunabwehr, stimulierend wirken sie auf die Bereitstellung von Energie (Neubildung von Glukose, Abbau körpereigener Proteine und Fettdepots), und vorbereitend wirken sie, in dem sie den Organismus auf einen nachfolgenden Stressor vorbereiten (Sapolsky et al. 2000).

Reguliert werden diese Funktionen durch die Glukokortikoidrezeptoren. Das sind Rezeptoren mit einer niedrigen Affinität für Corticosteron, die erst bei hohen Corticosteronkonzentrationen gesättigt werden. Der Corticosteron-Rezeptor-Komplex (dies gilt auch für den Corticosteron-MR-Komplex) bindet im Zellkern an eine bestimmte DNA-Sequenz und reguliert dann die entsprechenden Transkriptionen. Daher treten diese Effekte des Corticosterons frühestens 1 h nach dem Stress auslösenden Ereignis



**Abb. 1.** Schematische Darstellung der Stressachse, auch HPA-Achse genannt (Hypothalamo-Pituitary-Adrenal-Axis). Sobald ein Reiz als Stress wahrgenommen wird, schüttet der Hypothalamus das Corticotropin freisetzende Hormon (CRH) aus, das auf die Hypophyse wirkt. Die Hypophyse entlässt daraufhin das adrenocorticotrope Hormon (ACTH), das seinerseits auf die Nebennierenrinde wirkt, welche schliesslich das eigentliche «Stresshormon», das Glukokortikoid Corticosteron in das Blut freisetzt. – *The Hypothalamo-Pituitary-Adrenal-Axis. An acute stressor is detected by the brain, which sends a neural signal to the hypothalamus. The hypothalamus sends CRH (corticotropin releasing hormone) to the pituitary resulting in the pituitary sending ACTH (adrenocorticotropin) to the adrenal gland to release corticosterone.*

nis auf. Die Regulierung über zwei Rezeptortypen erklärt auch die zum Teil gegensätzlichen Wirkungen des Corticosterons. So wird zum Beispiel die Immunabwehr durch Basalwerte des Corticosterons stimuliert, durch hohe Konzentrationen hingegen unterdrückt (Sapolsky et al. 2000).

Eine weitere Reaktion auf anhaltend schlechte Bedingungen kann auch die Erhöhung des Basalwertes sein. Das ist keine Stressantwort, da das Corticosteron im Blut nicht die Konzentrationen erreicht, die es für eine Sättigung der Glukokortikoidrezeptoren braucht. Es werden also nicht die für Stresssituationen typischen physiologischen und Verhaltensänderungen hervorgerufen. Trotzdem hat auch eine Erhöhung des Basalwertes Auswirkungen auf den Stoffwechsel. Die permissiven Wirkungen von Corticosteron, wie z.B. eine Stimulation des Appetits und der Futteraufnahme sind erhöht. Ausserdem kann ein chronisch erhöhter Basal-

spiegel zu einer Erschöpfung der Stressachse (s. Abb. 1) führen und die Stressantwort dämpfen (Cyr et al. 2007).

Für den Organismus schädlich wird Stress, wenn die Stressachse dauerhaft aktiviert ist. Die Folgen von chronisch durch Stress erhöhten Corticosteronkonzentrationen sind drastisch: Proteinverlust, Absterben von Neuronen, Unterdrückung der Fortpflanzung sowie Reduktion des Immunsystems, des Wachstums und der Entwicklung der Neuronen im Hirn (z.B. Sapolsky et al. 2000, Cyr et al. 2007, Stier et al. 2009). Darüber hinaus kann die Stressachse desensibilisiert werden, so dass der Organismus im Falle einer sehr grossen Gefahr gar nicht mehr antwortet, also kein Corticosteron ausschütten kann (Cyr et al. 2007). Besonders heikel ist chronischer Stress während des Wachstums. So können chronisch hohe Corticosteronkonzentrationen das Gesangs-zentrum im Gehirn beeinflussen (Buchanan et

al. 2004), exploratives Verhalten reduzieren (Spencer & Verhulst 2007) und das Wachstum beeinträchtigen (Müller et al. 2009). Die Folge von Dauerstress früh im Leben kann zu einem lebenslangen Nachteil und sogar zu erhöhter Mortalität im Erwachsenenalter führen (de Kogel 1979). Es gibt aber auch Beispiele, die zeigen, dass Nestlinge durch mehrere Tage langen Dauerstress verursachte Defizite wieder aufholen (Müller et al. 2009, Drummond et al. 2011) oder dass sie durch das erhöhte Corticosteron auf ihre (ungünstige) Umgebung vorbereitet werden (z.B. Love & Williams 2008). Es wurde kürzlich sogar die Hypothese formuliert, dass die negativen Folgen chronischen Stresses nur bei Menschen und Laborversuchen zu beobachten seien, während bei Wildtieren chronischer Stress Teil der normalen Lebenserfahrung und die Stressantwort adaptiv und Teil langfristiger evolutionärer Anpassung sei (Boonstra 2013).

### 1.2. Individuelle Variation der Stressantwort

Die hohe Corticosteronausschüttung während einer Stresssituation bewirkt einerseits, dass möglichst viel Energie bereitgestellt wird, um die Gefahr zu überwinden, und andererseits, dass physiologische Prozesse unterdrückt werden, die momentan nicht überlebensnotwendig sind. Das heisst, die Stressantwort verursacht Kosten. Diese sollten aber die Vorteile, also den Energieaufwand und den Schaden, überwiegen. Der Organismus hat somit die Chance, schlechte Bedingungen zu überleben, seine Fitness kann aber beeinträchtigt werden. Würde der Organismus jedoch nicht in eine Stressantwort investieren, wäre seine Fitness noch mehr beeinträchtigt. Wenn diese Aussage zuträfe, müsste die Stressantwort je nach Situation unterschiedlich stark ausfallen, d.h. vom Individuum moduliert werden können.

Gibt es eine solche Modulation der Stressantwort oder löst Stress immer gleich starke physiologische Reaktionen aus? Die Reaktion auf einen akuten Stressor kann anhand eines standardisierten Versuchs untersucht werden. Ein Vogel wird gefangen, und innerhalb von 2–3 min wird eine Blutprobe genommen, um die basale Corticosteronkonzentration (= Ba-

salwert) zu bestimmen. Dann wird der Vogel 30 min in einem Stoffsäckchen aufbewahrt und danach eine zweite Blutprobe entnommen, um den Anstieg des Corticosteronspiegels seit dem Fang zu messen (Wingfield et al. 1992). Kohlmeisen *Parus major*, die diesem Stressprotokoll unterworfen wurden, zeigten unterschiedliche Stressreaktionen: Je nach Individuum schütteten sie unterschiedlich viel und unterschiedlich schnell Corticosteron aus (Cockrem & Silverin 2002). Das individuelle Muster der Corticosteronausschüttung blieb bei Wiederholung konstant, das heisst, dass es tatsächlich eine Variation der Stressantwort zwischen Individuen gibt. Diese individuelle Variation der Stressantwort kann zum Teil genetisch bedingt sein, teilweise durch Umwelteinflüsse (z.B. während der frühen Entwicklung) zustande kommen (Satterlee & Johnson 1988, Evans et al. 2006). Neben dieser individuellen Variation der Stressantwort wurde auch eine jahreszeitliche Variation gefunden (Romero & Remage-Healey 2002). So war bei Staren *Sturnus vulgaris* während der Mauser die Stressantwort gering, während der Brutzeit hingegen hoch. Offensichtlich haben die Stare ihre Stressantwort – in diesem Fall dem lebensgeschichtlichen Stadium entsprechend – moduliert. Eine situationsgerechte Modulation der Stressantwort ist demnach möglich.

### 2. Biologische Bedeutung der Variation der Stressachse: drei Fallstudien

Unser Ziel war es, Faktoren zu erkennen, die Stress auslösen können, und herauszufinden, welche Konsequenzen dieser Stress hat, um dann diese Erkenntnis im Naturschutz anzuwenden. Warum nun haben wir das Glukokortikoid Corticosteron als Indikator für Stress gewählt? Corticosteron ist auf alle Stressoren sensitiv und spielt im Stoffwechsel eine zentrale Rolle. Unabhängig davon, welcher Faktor eine Störung hervorruft, hat sie immer zur Folge, dass die Stressachse aktiviert und Corticosteron ausgeschüttet wird, was dann schliesslich Konsequenzen für den Stoffwechsel und das Verhalten hat. Mit der Messung eines einzigen Hormons können wir aber nicht nur die Ursa-

che und die Folge einer Störung feststellen, wir können auch die Fähigkeit messen, wie ein Individuum mit Stress umgeht. Diese regulierende Rolle von Corticosteron erlaubt darüber hinaus auch experimentell vorzugehen. Durch Manipulation der Hormonkonzentration kann die Auswirkung erhöhten Corticosterons unabhängig von Umwelteinflüssen (wie Wetterbedingungen, Nahrungsverfügbarkeit) und im Vergleich zu einer Kontrollgruppe untersucht werden.

Wir stellten uns folgende Fragen: (1) Welche Faktoren beeinflussen die Basalkonzentration und die Stressantwort (im Folgenden Stressachse genannt), und (2) welche langfristige Auswirkung hat eine veränderte Stressachse?

Wir haben diese Fragen an drei Beispielen untersucht. Wir wollten erstens wissen, welchen Einfluss Energiereserven auf die Variation der Stressachse von Turmfalkennestlingen *Falco tinnunculus* haben. In einer zweiten Studie haben wir analysiert, wie die Stressachse von Wiedehopfern *Upupa epops* durch Lebenserwartung und Reproduktionsmöglichkeit moduliert wird, und in einer dritten Studie wurde die individuelle Variation der Stressachse bei Schleiereulen *Tyto alba* untersucht.

Alle drei Studien wurden während der Jungenaufzucht durchgeführt. Dieser Lebensabschnitt ist für Eltern und Nachkommen besonders sensibel. Nestlinge, die widrige Umstände erfahren, können zeitlebens eine veränderte Stressantwort zeigen, was einen direkten Einfluss auf ihre Fitness und ihr Überleben hat (Cavigelli & McClintock 2003, Blas et al. 2007). Eltern, die während der Brutzeit widrige Umstände erfahren, entscheiden, ob sie ihre Brut aufgeben oder weiterbetreuen, mit dem Risiko, dabei Schaden zu nehmen oder gar umzukommen. Dies ist eine Entscheidung, die sich schliesslich auf eine ganze Population auswirken kann.

### 2.1. Variation der Stressachse durch Energiereserven

Turmfalkennestlinge schlüpfen teilweise asynchron. Der vierte bis sechste Nestling schlüpfen später als die ersten drei, da das ♀ schon nach Ablage des dritten Eies mit der Bebrütung



**Abb. 2.** Etwa 13 Tage alte Turmfalkennestlinge im Nistkasten in Schinznach-Dorf (Kanton Aargau). Aufnahme 6. Juli 2013, C. Müller. – 13 days old nestlings of Common Kestrel.

beginnt. Bei einer Gelegegrösse von 4–6 Eiern gibt es also fast in jeder Brut mindestens ein jüngeres und schwächeres Nesthäkchen (Abb. 2, 3). Die Nesthäkchen überleben nur bei guten Nahrungsbedingungen. Die Schlupfasynchronie wird als Anpassung an ein variierendes Nahrungsangebot interpretiert (Lack 1954).

Turmfalkennestlinge ohne Fettreserven hatten höhere Corticosteron-Basalwerte im Plasma als Nestlinge mit Fettreserven (Abb. 4 oben; Müller et al. 2010). Solch erhöhte Konzentrationen des Corticosteron-Basalwertes sind typisch für magere oder durch Hunger gestresste



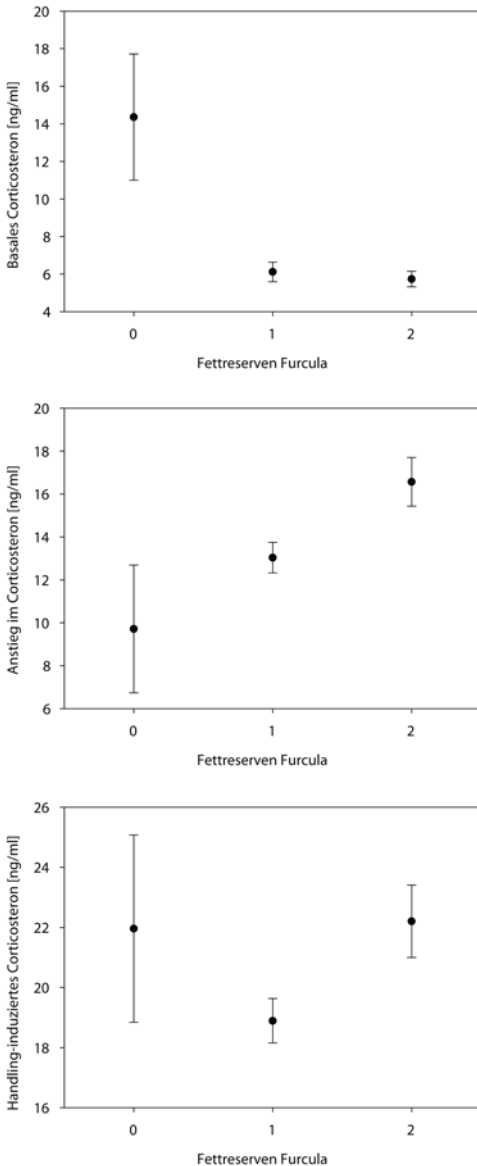
**Abb. 3.** Etwa 22 Tage alte Turmfalkennestlinge unterschiedlicher Grösse im Nistkasten in Villigen (Kanton Aargau). Aufnahme 26. Mai 2012, C. Müller. – 22 days old nestlings of Common Kestrel with different size.

Vögel (z.B. Wingfield et al. 1994, Schoech et al. 1997, Kitaysky et al. 1999, Pereyra & Wingfield 2003, Müller et al. 2006, Jenni-Eiermann et al. 2008, vgl. aber Romero et al. 1998, Silverin et al. 1997, Lynn et al. 2003 für Ausnahmen). Die Erhöhung des Corticosteronspiegels

mobilisiert Energiereserven im Körper in Form von Fetten und Proteinen.

Um den Einfluss der Körperkondition auf die Stressantwort zu messen, wurden den Nestlingen 2 Blutproben entnommen, die erste innerhalb von 3 min nach Entnahme aus dem Nest und die zweite 20 min später. In diesen Proben wurde die Corticosteronkonzentration bestimmt (Abb. 4 oben; Wingfield et al. 1992). Nestlinge mit guten Fettreserven (Fettscore 2; Bandbreite 0–2) zeigten einen starken Anstieg des Plasma-Corticosterons, jene ohne Fett (Fettscore 0) hingegen einen geringen Anstieg (Abb. 4 Mitte). Da die mageren Nestlinge bereits einen hohen Basalwert hatten, ist der Corticosteronspiegel im Plasma nach Durchführung des Stressprotokolls ungefähr gleich hoch wie jener der fetten Nestlinge, der Netto-Anstieg ist aber gering (Abb. 4 unten).

Das bedeutet, dass Nestlinge mit grossen Fettreserven während einer Stresssituation mehr Corticosteron freisetzen, also eine stärkere Stressantwort zeigen als Nestlinge mit geringen Fettreserven. Dies könnte für das Überleben wichtig sein, da einige der lebensrettenden Auswirkungen wie z.B. die erhöhte Neubildung von Blutzucker (Glukoneogenese) dosisabhängig sind (Sapolsky et al. 2000). Ein Individuum mit hohen Fettreserven, das akut mehr Corticosteron ausschüttet, könnte demnach mehr Energie, also Zucker (Gluko-



**Abb. 4.** Beziehung zwischen Fettreserven über der Furcula (Fettscore, Stufen 0–2) und basalem Corticosteron (oben), der Zunahme des Corticosterons als Reaktion auf einen Stressor bei 10 Tage alten Turmfalkennestlingen (unten). Nestlinge mit Fettreserven hatten ein niedrigeres basales Corticosteron und zeigten einen stärkeren Anstieg im Corticosteron auf einen Stressor als Nestlinge ohne Fettreserven. Das Stress-induzierte Corticosteron war zwischen den 3 Fettscorestufen nicht signifikant verschieden. – *Relation between furcular fat reserves (score 0–2) and baseline corticosterone (top), increase in corticosterone in response to handling (middle) and handling-induced corticosterone in 10 days old Kestrel nestlings (bottom). Nestlings with fat reserves showed lower baseline corticosterone levels and a stronger increase in corticosterone to handling than nestlings without fat reserves. Handling-induced corticosterone was similar between different fat scores.*

se) für diese Stressreaktion wie z.B. eine Abwehrhandlung mobilisieren. Ein Nestling ohne Fettreserven hingegen hat bereits eine erhöhte Basalkonzentration und damit eine gesteigerte Glukoneogenese, um den energetischen Grundbedarf zu decken. In einer Stresssituation stünde ihm folglich weniger zusätzliche Glukose zur Verfügung. Allerdings ist bis heute nicht ganz geklärt, bei welchem Schwellenwert die typischen Stressreaktionen wie der Abbau von Eiweissen (Proteinen) eintreten.

Was passiert aber, wenn es für alle Nestlinge ausreichend Nahrung hat, so dass auch das Jüngste Fett anlegen kann? Tatsächlich hat ein Nesthäkchen mit wenig Fett die gleiche Basiskonzentration Corticosteron wie seine Geschwister. Hat es hingegen grosse Fettreserven, ist seine Basiskonzentration sogar niedriger als die seiner Geschwister (Müller et al. in Vorb.). Da Corticosteron das Wachstum hemmt, setzt das Nesthäkchen somit auf maximales Wachstum. Bei einer optimalen Nahrungsversorgung folgt das Nesthäkchen offenbar der «Alles oder Nichts»-Strategie. Es investiert seine Energie ins Wachstum, um den Abstand zu den Geschwistern zu verringern. Unter schlechten Bedingungen hingegen verhungert es meist.

## 2.2. Variation der Stressantwort durch Lebenserwartung und Fortpflanzungsaussichten

Unter ungünstigen (stressreichen) Umständen müssen Eltern abwägen, ob sie in die laufende Reproduktion investieren wollen oder lieber ihr eigenes Überleben und damit eine zukünftige Fortpflanzungsmöglichkeit sichern. Sie müssen den Weg finden, der ihnen den grösstmöglichen Fitnessvorteil bringt. Haben die Eltern keine Aussicht auf eine Ersatzbrut, sollten sie in die Erhaltung der aktuellen Brut investieren, selbst wenn sie dabei ihr eigenes Leben riskieren. Haben die Eltern hingegen die Möglichkeit einer späteren Brut, sollten sie eher das eigene Leben sichern. Das heisst, die Stressantwort sollte dem Wert der laufenden Brut entsprechend ausfallen (Brutwerthypothese). Wenn der Brutwert – relativ zum eigenem Überleben und der Möglichkeit, eine spätere Brut zu haben – hoch ist, sollte die Stressantwort gedämpft sein und die Eltern sollten die laufende Brut nicht verlas-

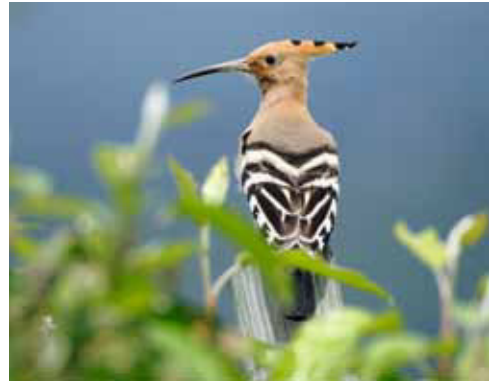


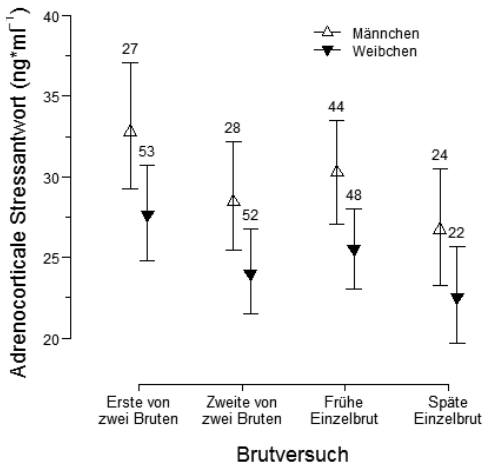
Abb. 5. Wiedehopf im Wallis. Aufnahme 5. Mai 2010, Y. Bötsch. – *Eurasian Hoopoe*.

sen. Umgekehrt sollte dann, wenn der Brutwert gering ist und die Eltern eine Chance auf eine Ersatzbrut haben, eine hohe Corticosteronausschüttung jene Mechanismen begünstigen, die das eigene Überleben sichern, möglicherweise auf Kosten der laufenden Brut.

Eine solche individuelle Modulation der Stressantwort wurde beim Wiedehopf (Abb. 5, 6) gezeigt (Schmid et al. 2013). Ein Wiedehopf kann 2–3-mal im Jahr brüten, aber seine Chancen, das zweite Lebensjahr zu erreichen, liegen nur bei 38 % (Schaub et al. 2012). Das bedeu-



Abb. 6. Wiedehopf beim Nestanflug mit Maulwurfsgrille *Gryllotalpa vulgaris* im Wallis. Aufnahme 21. Juni 2012, R. van Wijk. – *Hoopoe bringing an European mole cricket to the young*.



**Abb. 7.** Abhängigkeit der Stressantwort von der Brut (Erst-, Zweit- oder Einzelbrut) für ♂ (offene Dreiecke, Spitze nach oben) und ♀ (schwarze Dreiecke, Spitze nach unten) bei Wiedehopfen. Es werden Mittelwerte und das 95%-Vertrauensintervall aus einem Modell gezeigt. Die Mittelwerte wurden für eine Blutentnahme 23 min nach der ersten Blutentnahme, die Tageszeit 12.00 h, eine mittlere Körperkondition und eine mittlere Basiskonzentration von Corticosteron berechnet (Details s. Schmid et al. 2013). Die Zahlen stehen für die Stichprobengröße. – *Dependence of handling-induced total corticosterone levels on breeding attempt category (first or second of two broods, single early brood and single late brood) in males (open triangles) and females (full triangles) in Hoopoe. The predicted means and 95 % confidence intervals were computed for the mean time since capture (23 min) and sampling time of day (12.00 h), average body condition and average base-line corticosterone (see Schmid et al. 2013 for details). Numbers indicate sample sizes.*

tet, dass der Wert seiner Brut gegen Ende der Brutzeit entsprechend zunimmt. Tatsächlich zeigten Individuen bei ihrer ersten von zwei Bruten eine höhere Stressantwort als bei ihrer zweiten und letzten Jahresbrut (Abb. 7). Ferner bestand ein negativer Zusammenhang zwischen der Stressantwort und dem Reproduktionserfolg: Je stärker die Stressantwort war, desto geringer war der Bruterfolg. Die Resultate unterstützen also die «Brutwerthypothese» und zeigen, wie situationsbedingt die Reaktion auf eine Störung ist.

### 2.3. Genetische Variation der Stress-Sensibilität

Selektionsstudien belegen, dass die Stressempfindlichkeit erblich ist (Kohane & Parsons 1988, Price 1999). Dies ist vor allem bei Haustieren untersucht worden, da sich weniger stressensible Tiere besser halten lassen als sensible. Domestikation bedeutet somit auch eine Selektion auf niedrigere Stressempfindlichkeit. Wir haben uns die Frage gestellt, ob es eine solche Variation der Stresssensibilität auch bei Wildtieren gibt. Dazu wurde die Stressantwort von Schleiereulen verschiedener Färbungen untersucht. Schleiereulen können eine von Weiss bis Rotbraun variierte Grundfärbung (Phaeomelanin) und ein in verschiedenem Ausmass schwarz gepunktetes Gefieder (Eumelanin) haben (Abb. 8, 11). Grundfärbung und Punkte sind erblich. Grundsätzlich kann bei beiden Geschlechtern jede Färbung vorkommen, aber ♀ haben meist grössere Punkte und sind häufiger rotbraun als ♂. Die individuelle Färbung ist grösstenteils unabhängig von Körperkondition und Umwelteinflüssen (Roulin & Dijkstra 2003, Roulin et al. 2010). Sie steht daher stellvertretend für den Genotyp. Die Grösse der Punkte sowie die Grundfärbung korrelieren mit Fitnessparametern. So haben Nestlinge von grossgepunkteten Müttern weniger Ektoparasiten als solche von kleingepunkteten (Roulin et al. 2001). Grossgepunktete Individuen brüten früher und haben eine höhere Überlebensrate als kleingepunktete, und rotbraune ♂ haben mehr überlebende flügge Nestlinge als weisse ♂ (Roulin & Altwegg 2007). In einem Übersichtsartikel konnten Ducrest et al. (2008) zeigen, wie Melanin-Färbung und Verhaltensweisen bei vielen Arten zusammenhängen können. Auf den einfachsten Nenner gebracht: Dieselben Hormone (Melanocortine), die die Synthese von Eumelanin (schwarze Pigmente) und Pheomelanin (rotbraune Pigmente) regulieren, regulieren – unter anderem – auch die Stressantwort. Einige Studien zeigen, dass dunklere Individuen weniger stresssensibel sind. Auch bei der Schleiereule konnten wir zeigen, dass grossgepunktete Individuen weniger auf Stress reagieren als kleingepunktete, also eine reduzierte Stressantwort haben (Abb. 9; Almasi et al. 2010).

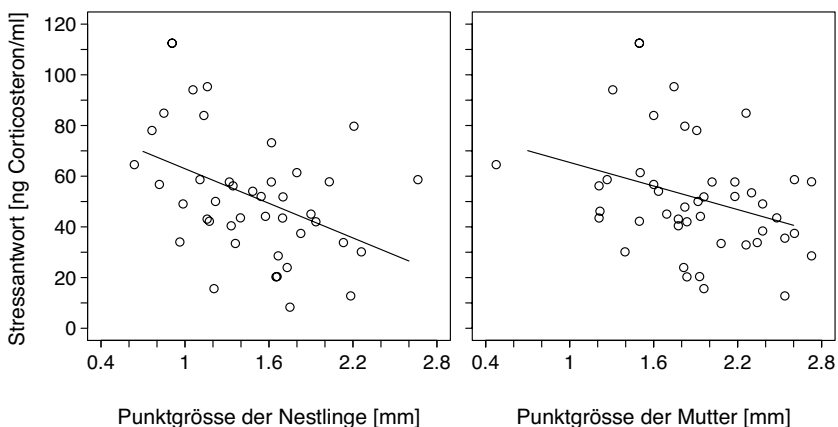




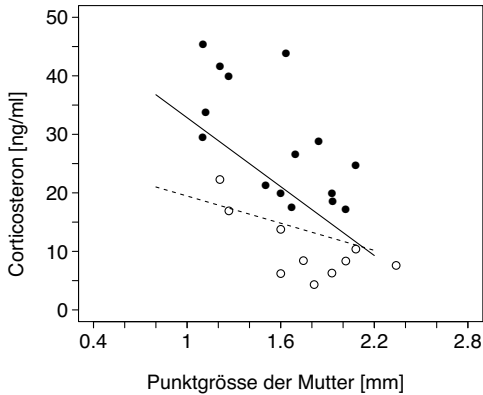
**Abb. 8.** Schleiereulen unterschiedlicher Färbung. Links ein Vogel mit heller Grundfärbung ohne Punkte, in der Mitte einer mit heller Grundfärbung und dunklen Punkten, rechts eine Schleiereule mit dunkler Grundfärbung und grossen Punkten. Aufnahmen B. Almasi. – *Barn Owls with varying colouration and spot size.* Left: a light-coloured bird without spots, centre: one with light colouration and large spots, and right: dark reddish-brown owl with large spots.

Warum nun ist die Stresshormonkonzentration tiefer? Das kann entweder daran liegen, dass (a) grossgepunktete Individuen in Stresssituationen weniger Corticosteron ausschütten oder (b) grossgepunktete Individuen die Corticosteronkonzentration im Blut nach dem ersten Stress schneller senken. Die negative Korrelation zwischen der Stressantwort von Nestlingen und der Eumelanin-Färbung (Abb. 9 links) sowie die negative Korrelation zwischen der

Stressantwort von Nestlingen und dem Punktedurchmesser der biologischen Mutter (Abb. 9 rechts) unterstützen die erste Hypothese, eine genetische Abhängigkeit der Stressantwort. Allerdings gibt es auch eine Unterstützung der zweiten Hypothese: Schleiereulennestlinge von grossgepunkteten Müttern bauen experimentell verabreichtes Corticosteron schneller ab als Nestlinge von kleingepunkteten Müttern. Obwohl allen Nestlingen die gleiche Konzen-



**Abb. 9** Stressantwort von Schleiereulennestlingen in Abhängigkeit von ihrer Punktegrösse (links) sowie der Punktegrösse der Mutter (rechts). – *Stress-induced corticosterone in relation to nestling spot diameter (left) and spot diameter of the mother (right) in Barn Owls.*



**Abb. 10.** Künstlich erhöhte Corticosteronkonzentrationen (ausgefüllte Symbole) und natürliche Corticosteronkonzentrationen (offene Symbole) von Schleiereulen-Nestlingen in Abhängigkeit von der Punktegrösse der Mutter. – *Total corticosterone levels after implantation of a corticosterone releasing (full circles) or placebo pellet (open circles) in relation to spot diameter of the biological mother in Barn Owls.*

tration Corticosterone verabreicht wurde, hatten 2 Tage später die Nestlinge von grossgepunkteten Müttern einen niedrigeren Corticosteronspiegel als solche von kleingepunkteten (Abb. 10; Almasi et al. 2010).

Warum hält sich diese genetische Variation der Färbung in der Schleiereulenpopulation?

Das liesse sich damit erklären, dass je nach Umweltbedingungen eine gedämpfte oder aber eine starke Stressantwort vorteilhaft ist. Tatsächlich konnte gezeigt werden, dass kleingepunktete Väter ihren Jungen mehr Nahrung brachten als grossgepunktete Väter (Almasi et al. 2008). Wurde den Vätern aber zusätzlich Corticosteron verabreicht und somit eine leichte Stresssituation simuliert, war die Fütterungsrate bei kleingepunkteten Vätern stärker reduziert als bei grossgepunkteten. Die Variation der Stress-Sensibilität könnte demnach den Effekt haben, dass grossgepunktete Individuen in schlechten Jahren höheren Bruterfolg haben, da sie immer noch genügend Nahrung bringen, während die kleingepunkteten Individuen in guten Jahren besser reproduzieren, da sie ihren Nestlingen mehr Nahrung bringen.

### 3. Schlussfolgerung

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Aktivität der Stressachse je nach Fettdepots, Brutwert, Genotyp und Umweltbedingungen variiert wird. Das heisst, diese Faktoren beeinflussen die Basiskonzentration und/oder das Ausmass der Stressantwort je nachdem, in welcher Situation sich das Individuum befindet. Ein und derselbe Faktor, der in einer Situation eine starke Stressreaktion auslöst, kann in



**Abb. 11.** Links zwei Schleiereulen mit heller Grundfärbung und unterschiedlicher Punktierung, rechts ein Vogel mit dunkler Grundfärbung und nur wenigen kleinen Punkten. Aufnahmen 22. Mai 2007 und 28. Juni 2010, B. Almasi. – *Left: two light-coloured Barn Owls with varying spot size; right: dark reddish-brown owl with small spots.*

einer anderen Situation keine oder eine geringere physiologische Auswirkung haben. Wenn ein Vogel die Stressantwort reduziert oder gar unterdrückt, minimiert er die Kosten. Zeigt ein Vogel hingegen eine starke Stressantwort, so ist er offenbar auch fähig, mit den Kosten fertig zu werden. Gemäss unserer Hypothese sollten beide Vögel ihre Fitness erhöhen. Beide sollten das Beste aus einer Stresssituation machen. Ist das so? Der direkte Nachweis ist nur schwer zu erbringen. Man müsste die Stressantwort eines Vogels unterdrücken und dann schauen, was passiert. Das ist praktisch nicht durchführbar, da eine solche Manipulation schädliche Nebeneffekte hätte. Indirekt haben aber unsere Untersuchungen wie auch von anderen Autoren publizierte experimentelle Studien gezeigt, dass eine Korrelation zwischen der Konzentration der Basalwerte bzw. der Stärke der Stressantwort und Fitnessparametern wie Wachstum, Gewicht, Reproduktionserfolg und Mortalität besteht. Das legt die Vermutung nahe, dass unsere Hypothese zutrifft.

#### 4.1. Bedeutung der Corticosteronanalysen im Naturschutz

Im Naturschutz geht es häufig um die Frage, ob ein Individuum durch von Menschen ausgelöste Reize soweit gestresst wird, dass es in seiner Fitness, also in seinem Fortpflanzungserfolg oder seinem Überleben beeinträchtigt wird. Menschliche Störungen können direkte Begegnungen oder wirtschaftliche und industrielle Aktivitäten (Abholzen, Strassenbau, Umweltgifte, Klimaerwärmung) sein. Die direkten Folgen reichen vom einfachen Aufscheuchen eines Vogels bis hin zur Verschlechterung oder gar Zerstörung seines Lebensraums. Nicht immer, besonders im ersten Fall, ist klar, ob ein Tier gestresst wird oder nicht. Sind Strassenlärm, ein vermindertes Nahrungsangebot oder Aufscheuchen tatsächlich eine Störung im Sinne, dass vermehrt Corticosteron ausgeschüttet wird, oder kann sich ein Vogel an die geänderten Verhältnisse anpassen?

Vom Verhalten her ist das nicht immer erkenntlich. So hatten Blaumeisen *Parus caeruleus*, die an ihren Nistkästen durch die Anwesenheit von Menschen so gestört wurden, dass

sie über 20 min warteten, bevor sie ihre Jungen fütterten, keine erhöhten Corticosteronwerte (Müller et al. 2006). Ihr scheinbar gestresstes Verhalten hatte keine physiologische Auswirkung. Der Mensch wurde offenbar nicht als Bedrohung für das eigene Überleben angesehen.

Ganz andere Ergebnisse hingegen brachten Untersuchungen an Raufusshühnern und Schleiereulen. Nestlinge von Schleiereulen, einem typischen Kulturfolger, die nahe bei Menschen aufwuchsen (also mehr Lärmimmissionen ausgesetzt waren), zeigten eine erhöhte Stressantwort und ein geringeres Körpergewicht als Nestlinge abseits von bewohnten Häusern (Almasi et al. in Vorb.). Auerhühner *Tetrao urogallus*, die sich in stark frequentierten Wintersportgebieten aufhielten, zeigten keine offensichtlichen Verhaltensänderungen. Die Analyse der Abbauprodukte des Stresshormons im Kot ergab aber, dass die Konzentration der Corticosteronmetaboliten während der Skisaison höher war als vor der Skisaison und darüber hinaus in stark frequentierten Gebieten höher als in unberührten Gegenden (Thiel et al. 2008a, b, 2011). In einer parallelen Studie über Birkhühner *T. tetrix* wurde experimentell nachgewiesen, dass die Konzentrationen der Corticosteronmetaboliten nach einmaligem Aufscheuchen aus der Schneehöhle auch nach 24 h noch erhöht waren (Arlettaz et al. 2007). Begegnungen mit Menschen wurden von den Raufusshühnern demnach als starke Störung wahrgenommen und hatten einen Einfluss auf den Stoffwechsel. Welche Auswirkungen dies jedoch auf die Fitness der Auer- bzw. Birkhühner hatte, konnte in diesen beiden Studien nicht beantwortet werden. Die Ergebnisse unserer Turmfalken- und Schleiereulenstudien (Müller et al. 2009, Almasi et al. 2012) sowie Literaturdaten (für einen Überblick s. Sapolsky et al. 2000, Breuner et al. 2008) legen aber die Vermutung nahe, dass eine andauernd erhöhte Corticosteronkonzentration einen negativen Einfluss auf die Körperkondition hat.

Wie bereits oben erwähnt, reagieren Individuen unterschiedlich stark auf Stress, und diese Stresssensitivität kann erblich sein. Bei häufigen Störungen durch den Menschen wären somit Individuen, die weniger stark auf Stress reagieren, im Vorteil und müssten entspre-

chend durch die Selektion begünstigt werden. Tatsächlich konnte für eine Schleiereulenpopulation in der Westschweiz gezeigt werden, dass stark gepunktete Individuen (vor allem ♀) im Laufe der 12-jährigen Untersuchungszeit anteilmässig zunahm (Roulin et al. 2010). Die grossgepunkteten Individuen, seien es Nestlinge, adulte ♀ oder ♂, sind nun genau jene, die weniger stark auf Stressoren reagieren (Almasi et al. 2008, 2010, 2012, Dreiss et al. 2010).

#### 4.2. Corticosteronmessung: Werkzeug in der Naturschutzbiologie?

Lässt sich nun die Messung des Stresshormons Corticosteron als Werkzeug im Naturschutz einsetzen? Welche Vorteile und welche zusätzlichen Erkenntnisse erhalten wir im Vergleich zu Verhaltensbeobachtungen oder dem Messen von Fitnessparametern wie Körperkondition, Überleben oder Reproduktionserfolg? Die Messung des Stresshormons hilft, mögliche Stressoren überhaupt zu erkennen. Wie in den oben genannten Beispielen gezeigt, ermöglichte erst die Analyse stressphysiologischer Parameter den Nachweis, dass eine hohe Wintersportaktivität im Lebensraum des Auerhuhns tatsächlich zu physiologischem Stress führt. Diese Erkenntnis ist umso wichtiger, da gerade bei dieser Art der zweite Schritt, nämlich der Nachweis, dass Störungen zu einer verschlechterten Körperversorgung und/oder einer reduzierten Fortpflanzung führen, nicht durchführbar ist, da man die Tiere kaum fangen kann und der Bruterfolg sowie die Überlebensraten nur schwer zu bestimmen sind. Die Messung von Stresshormonen ist daher ein wertvolles Instrument im Naturschutz. Ein gutes Beispiel hierfür ist das «Faktenblatt» zum Schutz von Raufusshühnern, welches wir dank unseren Studien herausbringen konnten (Mollet 2002) und das mithilft, sowohl Wintersportler wie auch Verantwortliche für das Thema «Wildruhezonen» zu sensibilisieren.

**Dank.** Unser Dank gilt zahlreichen Helferinnen und Helfern bei den Feldarbeiten, ohne die diese Arbeiten nicht möglich gewesen wären. Besonders herzliche danken wir Ueli Schaffner, der bei der Turmfalkenstudie, und Raphaël Arlettaz und Laura Tam-Dafond,

die bei der Wiedehopfstudie geholfen haben. Die Turmfalken- und Schleiereulenstudien wurden vom Schweizerischen Nationalfonds (3100AO-104134 an LJ und SJE und 3100AO-120517 an AR) unterstützt.

#### Zusammenfassung

Sobald ein Vogel eine Bedrohung wahrnimmt, reagiert er mit der Aktivierung der hormonalen Stressachse (die sogenannte adrenocorticale Stressantwort). Dabei wird vom Hypothalamus ausgehend eine Kaskade von Hormonen freigesetzt, die bewirkt, dass zuletzt das Stresshormon Corticosteron, das vorherrschende Glukokortikoid bei Vögeln, aus der Nebennierenrinde in hohen Konzentrationen ins Blut ausgeschüttet wird. Corticosteronkonzentrationen, die ein Mehrfaches des Basalwertes betragen, lösen dann physiologische Veränderungen und Verhaltensreaktionen aus, die das Überleben in Gefahrensituationen sichern sollen. Dazu wird Energie aus körpereigenen Reserven mobilisiert, und die Fortpflanzung sowie die Immunabwehr werden unterdrückt. Ist die Gefahr vorüber, kehren die Corticosteronwerte auf ihr Basisniveau zurück. Auf diese Weise kann der Vogel zwar sein Leben retten, er muss aber auch Kosten in Kauf nehmen, wie zum Beispiel erhöhten Energieverbrauch oder den Verlust einer Brut. Bei Gefahr muss der Vogel daher abwägen, ob die Aktivierung der Stressachse einen Fitnessvorteil bringt. Nicht immer ist eine scheinbare Gefahr tatsächlich lebensbedrohlich, und mancher Reiz kann situationsbedingt unterschiedlich bewertet werden.

Wir stellen drei Studien vor, in denen untersucht wurde, in welchem Kontext Faktoren die Stressachse aktivieren und welche Auswirkung eine solche situationsbedingte Aktivierung für das Individuum hat. Bei Turmfalkennestlingen *Falco tinnunculus* konnten wir eine Abhängigkeit der Stressantwort von den Fettreserven feststellen. Magere Nestlinge zeigten nur eine gedämpfte Stressantwort, da sie offenbar ihre Energie vermehrt ins Wachstum investierten. Wiedehopfeltern *Upupa epops* aktivierten ihre Stressachse je nach dem Wert der laufenden Brut. Früh in der Saison, wenn sie noch eine Chance für eine Ersatzbrut hatten, zeigten sie eine hohe Stressantwort, was bedeutet, dass sie bei Gefahr ihre Brut eher aufgeben würden. Umgekehrt verhielt es sich spät in der Saison: Dann zeigten die Wiedehopfeltern eine gedämpfte Stressantwort und waren somit bereit, mehr in ihre Brut zu investieren. Die dritte Studie zeigte eine genetisch unterschiedlich regulierte Stressantwort. Unterschiedlich gefärbte Schleiereulen *Tyto alba*, die kleingepunkteten bzw. grossgepunkteten Individuen, zeigten bei Stress verschieden starke Stressantworten, was sich vermutlich auf ihre Fitness auswirkt. Erstaunlicherweise können sich trotzdem verschiedene Färbungen in der Population halten. Das wird damit erklärt, dass je nach Umweltbedingung eine hohe oder eine tiefe Stressantwort von Vorteil ist. Je nach Nahrungsvorhandenheit pro-

fitieren in einem Jahr die kleingepunkteten, in einem anderen Jahr die grossgepunkteten Schleiereulen.

Das Verständnis der Variation der Stressachse hilft, Naturschutzfragen besser anzugehen. So kann man anhand der Corticosteronkonzentration erkennen, ob ein Vogel in einem Habitat tatsächlich gestört ist oder ob er fähig ist, sich an neue Bedingungen anzupassen. So wurde belegt, dass Schleiereulen, die eine geringe Stressantwort zeigen, begünstigt wurden und über die Jahre anteilmässig zugenommen haben. Die Messung von Stresshormonen bietet daher ein wertvolles Instrument im Naturschutz.

## Literatur

- ALMASI, B., L. JENNI, S. JENNI-EIERMANN & A. ROULIN (2010): Regulation of stress response is heritable and functionally linked to melanin-based coloration. *J. Evol. Biol.* 23: 987–996.
- ALMASI, B., A. ROULIN, S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2008): Parental investment and its sensitivity to corticosterone is linked to melanin-based coloration in barn owls. *Horm. Behav.* 54: 217–223.
- ALMASI, B., A. ROULIN, F. KORNER-NIEVERGELT, S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2012): Coloration signals the ability to cope with elevated stress hormones: effects of corticosterone on growth of barn owls are associated with melanism. *J. Evol. Biol.* 25: 1189–1199.
- ARLETTAZ, R., P. PATTHEY, M. BALTIC, T. LEU, M. SCHAUB, R. PALME & S. JENNI-EIERMANN (2007): Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proc. R. Soc. B Lond.* 274: 1219–1224.
- BLAS, J., G. R. BORTOLOTTI, J. L. TELLA, R. BAOS & T. A. MARCHANT (2007): Stress response during development predicts fitness in a wild, long-lived bird. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 8880–8884.
- BOONSTRA, R. (2013): Reality as the leading cause of stress: rethinking impact of chronic stress in nature. *Funct. Ecol.* 27: 11–23.
- BREUNER, C. W., S. H. PATTERSON & T. P. HAHN (2008): In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. *Gen. Comp. Endocrinol.* 157: 188–295.
- BUCHANAN, K. L., S. LEITNER, K. A. SPENCER, A. R. GOLDSMITH & C. K. CATCHPOLE (2004): Developmental stress selectively affects the song control nucleus HVC in the zebra finch. *Proc. R. Soc. B Lond.* 271: 2381–2386.
- CAVIGELLI, S. A. & M. K. MCCLINTOCK (2003): Fear of novelty in infant rats predicts adult corticosterone dynamics and an early death. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100: 16131–16136.
- COCKREM, J. F. & B. SILVERIN (2002): Variation within and between birds in corticosterone responses of great tits (*Parus major*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 125: 197–206.
- CYR, E. N., K. EARLE, C. TAM & L. M. ROMERO (2007): The effect of chronic psychological stress on corticosterone, plasma metabolites, and immune responsiveness in European starlings. *Gen. Comp. Endocrinol.* 154: 69–66.
- DE KOGEL, C. H. (1979): Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of off-spring. *J. Anim. Ecol.* 66: 167–178.
- DREISS, A. N., I. HENRY, C. A. RUPPLI, B. ALMASI & A. ROULIN (2010): Darker eumelanic barn owls better withstand food depletion through resistance to food deprivation and lower appetite. *Oecologia* 164: 65–71.
- DRUMMOND, H., C. RODRÍGUEZ & D. ORO (2011): Natural «poor start» does not increase mortality over the lifetime. *Proc. R. Soc. B Lond.* 278: 3421–3427.
- DUCREST, A.-L., L. KELLER & A. ROULIN (2008): Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol. Evol.* 23: 502–510.
- EVANS, M. R., M. L. ROBERTS, K. L. BUCHANAN & A. R. GOLDSMITH (2006): Heritability of corticosterone response and changes in life history traits during selection in the zebra finch. *J. Evol. Biol.* 19: 343–352.
- JENNI-EIERMANN, S., E. GLAUS, M. GRÜEBLER, H. SCHWABL & L. JENNI (2008): Glucocorticoid response to food availability in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 155: 558–565.
- KITAYSKY, A. S., J. C. WINGFIELD & J. F. PIATT (1999): Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Funct. Ecol.* 13: 577–584.
- KOHANE, M. J. & P. A. PARSONS (1988): Domestication. Evolutionary change under stress. *Evol. Biol.* 23: 31–48.
- LACK, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- LANDYS, M. M., M. RAMENOFSKY & J. C. WINGFIELD (2006): Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 148: 132–149.
- LOVE, O. P. & T. D. WILLIAMS (2008): Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre- and post-natal developmental stress. *Horm. Behav.* 54: 496–505.
- LYNN, S. E., K. E. HUNT & J. C. WINGFIELD (2003): Ecological factors affecting the adrenocortical response to stress in chestnut-collared and McCown's longspurs (*Calcarius ornatus*, *Calcarius mccownii*). *Physiol. Biochem. Zool.* 76: 566–576.
- MCEWEN, B. S. & J. C. WINGFIELD (2003): The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.* 43: 2–15.
- MOLLET, P. (2002): Dringliche Massnahmen zur Förderung des Auerhuhns. Faktenblatt Auerhuhn. Schweizerische Vogelwarte, Sempach.
- MÜLLER, C., S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2009): Effects of a short period of elevated circulating corticosterone on postnatal growth in free-living

- Eurasian kestrels *Falco tinnunculus*. J. Exp. Biol. 212: 1405–1412.
- MÜLLER, C., S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2010): Development of the adrenocortical response to stress in Eurasian kestrel nestlings *Falco tinnunculus*: the importance of condition and brood hierarchy. Gen. Comp. Endocrinol. 168: 474–483.
- MÜLLER, C., S. JENNI-EIERMANN, J. BLONDEL, P. PERRÉ, S. P. CARO, M. LAMBRECHTS & L. JENNI (2006): Effect of human presence and handling on corticosterone levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). Gen. Comp. Endocrinol. 148: 163–171.
- PEREYRA, M. E. & J. C. WINGFIELD (2003): Changes in plasma corticosterone and adrenocortical response to stress during the breeding cycle in high altitude flycatchers. Gen. Comp. Endocrinol. 130: 222–231.
- PRICE, E. O. (1999): Behavioral development in animals undergoing domestication. Appl. Anim. Behav. Sci. 65: 245–271.
- ROMERO, L. M. (2002): Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. Gen. Comp. Endocrinol. 128: 1–24.
- ROMERO, L. M. & L. REMAGE-HEALEY (2000): Daily and seasonal variation in response to stress in captive starlings (*Sturnus vulgaris*): corticosterone. Gen. Comp. Endocrinol. 119: 52–59.
- ROMERO, L. M., K. K. SOMA & J. C. WINGFIELD (1998): Changes in pituitary and adrenal sensitivities allow the snow bunting (*Plectrophenax nivalis*), an Arctic-breeding song bird, to modulate corticosterone release seasonally. Comp. Physiol. B 168: 353–358.
- ROULIN, A. & R. ALTWEGG (2007): Breeding rate is associated with pheomelanism in male and with eumelanism in female barn owls. Behav. Ecol. 18: 563–570.
- ROULIN, A., R. ALTWEGG, H. JENSEN, I. STEINSLAND & M. SCHAUB (2010): Sex-dependent selection on an autosomal melanistic female ornament promotes the evolution of sex ratio bias. Ecol. Letters 13: 616–626.
- ROULIN, A. & C. DIJKSTRA (2003): Genetic and environmental components of variation in eumelanin and pheomelanin sex-traits in the barn owl. Heredity 90: 359–364.
- ROULIN, A., C. RIOLS, C. DIJKSTRA & A. L. DUCREST (2001): Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). Behav. Ecol. 12: 103–110.
- SAPOLSKY, R. M., L. M. ROMERO & A. U. MUNCK (2000): How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions. Endocr. Rev. 21: 55–89.
- SATTERLEE, D. G. & W. A. JOHNSON (1988): Selection of Japanese quail for contrasting blood corticosterone response to immobilisation. Poultry Sci. 67: 25–32.
- SCHAUB, M., T. S. REICHLIN, F. ABADI, M. KÉRY, L. JENNI & R. ARLETTAZ (2012): The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. Oecologia 168: 97–108.
- SCHMID, B., L. TAM-DAFOND, S. JENNI-EIERMANN, R. ARLETTAZ, M. SCHAUB & L. JENNI (2013): Modulation of the adrenocortical response to acute stress with respect to brood value, reproductive success and survival in the Eurasian hoopoe. Oecologia 173: 33–44.
- SCHOECH, S. J., R. L. MUMME & J. C. WINGFIELD (1997): Corticosterone, reproductive status, and body mass in a cooperative breeder, the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). Physiol. Zool. 70: 68–73.
- SELYE, H. (1946): The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. J. Clin. Endocrinol. Metab. 6: 117–230.
- SILVERIN, B., B. ARVIDSSON & J. WINGFIELD (1997): The adrenocortical responses to stress in breeding Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden: effects of latitude and gender. Funct. Ecol. 11: 376–384.
- SPENCER, K. A. & S. VERHULST (2007): Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). Horm. Behav. 51: 273–280.
- STIER, K. S., B. ALMASI, J. GASPARINI, R. PIAULT, A. ROULIN & L. JENNI (2009): Effects of corticosterone on innate and humoral immune functions and oxidative stress in barn owl nestlings. J. Exp. Biol. 212: 2085–2091.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN, V. BRAUNISCH, R. PALME & L. JENNI (2008a): Ski tourism affects habitat use and evokes physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. J. Appl. Ecol. 45: 845–853.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN & L. JENNI (2008b): Der Einfluss von Freizeitaktivitäten auf das Fluchtverhalten, die Raumnutzung und die Stressphysiologie des Auerhuhns *Tetrao urogallus*. Ornithol. Beob. 105: 85–96.
- THIEL, D., S. JENNI-EIERMANN, R. PALME & L. JENNI (2011): Winter tourism increases stress hormone levels in the Capercaillie *Tetrao urogallus*. Ibis 153: 122–133.
- WITTOU, G. C. (2000): Sturkie's avian physiology. 5th ed. Academic Press, San Diego.
- WINGFIELD, J. C., P. DEVICHE, S. SHARBAUGH, L. B. ASTHEIMER, R. HOLBERTON & R. SUYDAM (1994): Seasonal changes of the adrenocortical responses to stress in Redpolls, *Acanthis flammea*, in Alaska. J. Exp. Zool. 270: 372–380.
- WINGFIELD, J. C., C. M. VLECK & M. C. MOORE (1992): Seasonal changes in adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran desert. J. Exp. Zool. 264: 419–428.

Manuskript eingegangen 5. September 2013

Bereinigte Fassung angenommen 12. Februar 2014