

## Flohzyklus im Vogelnest: Wirt-Parasiten-Interaktionen in der Brutzeit

Heinz Richner

Beitrag zum Symposium der Arbeitsgemeinschaft wissenschaftlich-ornithologischer Vereinigungen der Schweiz «Übersicht über die ornithologische Forschung in der Schweiz» im Rahmen der 175. Jahresversammlung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften SANW, St. Gallen, 6.–9. September 1995

**Flea circus in bird nests: host-parasite interactions at breeding.** – Ectoparasites have been neglected until recently in studies of bird behaviour, ecology and life-history evolution. Our experimental studies on the effects of the hen flea, a haematophagous ectoparasite, on great tits demonstrate their importance for the breeding ecology of the birds and for the evolution of life-history traits. For conservation biology, an understanding of the various interactions between host and parasite, and the mechanisms involved, is important for predicting the effects of man-made habitat changes on bird populations.

Key words: Host-parasite interactions, life-history evolution, breeding ecology, bird malaria, conservation biology, *Parus major*, *Ceratophyllus gallinae*.

Heinz Richner, Zoologisches Institut der Universität Bern, CH-3032 Hinterkappelen

Alle Pflanzen und Tiere leben in einer fragilen Wechselbeziehung nicht nur mit ihren Feinden, sondern auch mit ihren oft zahlreichen Parasiten. Höhlen- und koloniebrütende Vogelarten gebrauchen denselben Nistplatz über mehrere Brutzyklen und sind deshalb besonders willkommene Wirte von Ektoparasiten, deren Eier, Larven, Puppen und ausgewachsene Nachkommen problemlos vom einen zum folgenden Jahr in den alten Nestern überleben, bereit, sich zu Beginn der Brutsaison auf den nächsten Wirt zu stürzen.

Ornithologen haben sich traditionsgemäss mit den Vögeln, Parasitologen mit den Parasiten beschäftigt, und zudem besteht die weitverbreitete Ansicht, dass sich in den seit langer Zeit bestehenden Wirt-Parasitensystemen durch die Koevolution eine vorwiegend harmlose Beziehung zwischen Parasit und Wirt ausgebildet hätte. In wissenschaftlichen Studien, beispielsweise an Meisen, Trauerschnäppern und vielen anderen Höhlenbrütern wurden bisher die Nistkästen vor der Brutzeit zum Wohle der Forscher und der Vögel sorgfältig gereinigt. Somit wurde also ein wichtiges Element der natürlichen Umwelt des Vogels ausgeschlossen. Trotzdem wurde versucht, die Popu-

lations- oder Brutökologie, das Verhalten oder die Evolution von fitnesskorrelierten Merkmalen wie etwa der Brutgrösse oder des Fortpflanzungszeitpunktes zu verstehen.

Nehmen wir illustrationshalber etwa an, jemand möchte die Populationsdynamik von Amseln verstehen und würde dabei systematisch alle Feinde der Amseln in seinem Studiengebiet ausschliessen, möchte mit den Resultaten aber trotzdem den Anspruch erheben, über die Populationsdynamik der Amsel allgemein etwas aussagen zu können. Jedermann würde sofort darauf hinweisen, dass die Resultate nur für den Fall der vollständigen Abwesenheit aller Feinde Gültigkeit hätten und deshalb nur sehr beschränkt über die Populationsdynamik der Amsel etwas aussagen könnten.

Ektoparasiten wurden bis anfangs der neunziger Jahre in praktisch allen Studien an höhlenbrütenden Singvögeln ausgeschlossen, und trotzdem wurde meist der Anspruch der Allgemeingültigkeit der Befunde erhoben. Man hatte somit angenommen, dass Ektoparasiten die Evolution von brutökologischen Merkmalen oder von territorialen oder koloniebezogenen Brutstrategien (Heeb & Richner 1994, Richner & Heeb 1996, oder Richner & Heeb 1995 für

eine Übersicht) und anderen Merkmalen kaum beeinflussten.

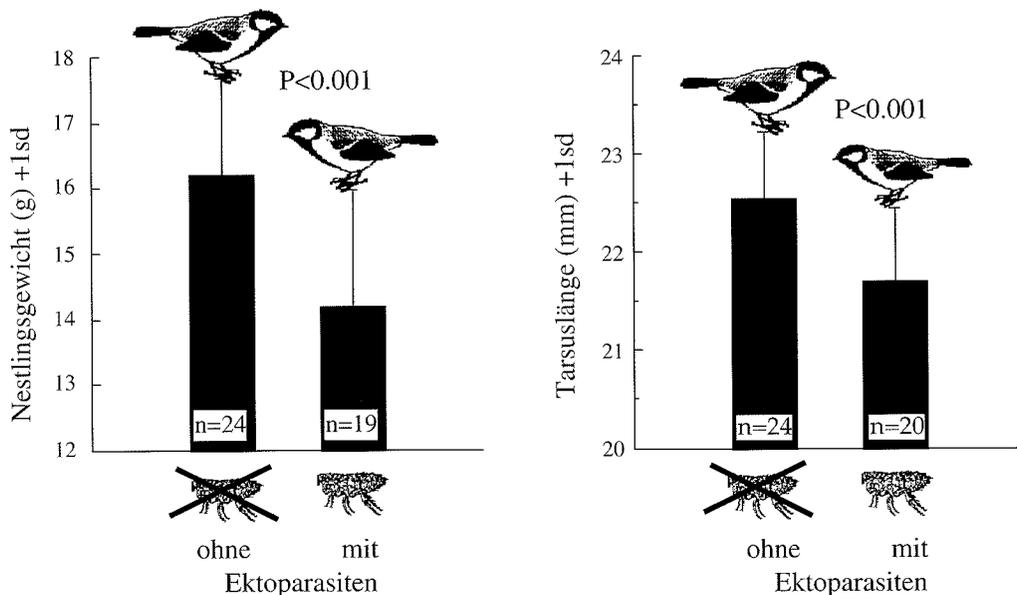
Unsere experimentellen Feldstudien an Kohl- und Blaumeisen (*Parus major* und *Parus caeruleus*) zeigen, dass Wirte und Parasiten in vielfältiger und subtiler Weise interagieren (z.B. Richner et al. 1993; Oppliger et al. 1994; Christe et al. 1994; Heeb et al. 1996; Werner et al. subm.). Zur Illustration sollen einige dieser Aspekte im vorliegenden kurzen Abriss exemplarisch dargestellt werden. Detailliertere Darstellungen unserer Untersuchungen finden sich in den im Anhang aufgeführten Originalarbeiten.

### 1. Effekt von Ektoparasiten auf Wachstum und Mortalität von Nestlingen

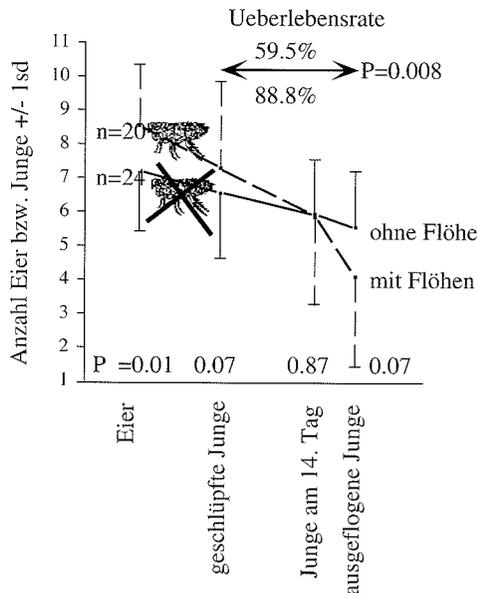
Unter den hiesigen Singvogelarten ist der Hühnerfloh *Ceratophyllus gallinae* einer der häufigsten Ektoparasiten. Vor Beginn unserer experimentellen Studien haben wir die natürliche Befallsrate verschiedener Nistkastenpopulatio-

nen von Kohl- und Blaumeisen in Lausanne, Bern und Basel untersucht: 50–80 % aller Bruthöhlen waren oft von Hunderten von Flöhen befallen. Um den Effekt dieser Ektoparasiten auf das Wachstum der Nestlinge abzuklären, muss gezwungenermassen ein experimenteller Ansatz gewählt werden.

Würden wir ohne Experiment feststellen, dass Nestlinge in befallenen Nestern schlechter wachsen als in flöhfreien, so könnte dies auf viele andere Gründe als auf den direkten Effekt der Ektoparasiten zurückzuführen sein: Beispielsweise besteht die Möglichkeit, dass vorwiegend die qualitativ schlechteren Eltern oder die Eltern in schlechten Nahrungsterritorien von Flöhen befallen sind. Somit könnte nicht entschieden werden, ob das geringere Wachstum durch die Phänotypqualität, die Territoriumsqualität, die Flöhe oder eine Kombination der Faktoren bestimmt wird. Aus diesem Grund haben wir vor Legebeginn alle Kohlmeisennester im Mikrowellenofen behandelt und damit alle Ektoparasiten eliminiert. Danach haben wir eine Anzahl Nester nach dem



**Abb. 1.** Gewicht und Grösse von Kohlmeisennestlingen in Nestern mit und ohne Ektoparasiten (n = Anzahl Bruten). – Weight and size of nestling great tits in broods with and without hen fleas (n = number of broods in each experimental group).



**Abb. 2.** Sterblichkeit von Kohlmeisennestlingen in Nestern mit und ohne Ektoparasiten ( $n$  = Anzahl Bruten). – *Mortality of nestling great tits in broods with and without hen fleas ( $n$  = number of broods in each experimental group).*

Zufallsprinzip mit total 60 Flöhen infiziert und die flohfreien Nester während der Nestlingszeit nachbehandelt, um während der gesamten Wachstumsphase Flohfreiheit zu garantieren.

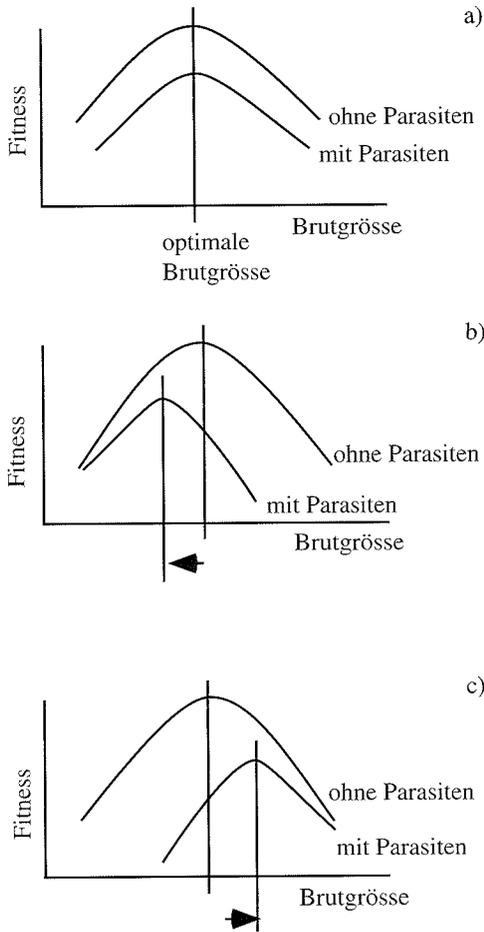
Diese Experimente zeigen, dass Flöhe sowohl die Gewichtszunahme als auch das Körperwachstum entscheidend reduzieren (Richner et al. 1993): am 14. Tag nach dem Ausschlüpfen sind Nestlinge in flohbefallenen Nestern signifikant leichter und kleiner als Nestlinge in flohfreien Nestern (Abb. 1). Bei den meisten Singvögeln findet nach etwa dem zweiten Drittel der Nestlingszeit kein Wachstum mehr statt. Die Meisen aus flohbefallenen Bruten werden also zeitlebens kleiner sein. Dies kann Konsequenzen haben für ihre soziale Stellung oder nachteilig sein bei der späteren Aquisition von wichtigen Ressourcen wie zum Beispiel einem Brutterritorium (siehe Gebhardt & Richner 1996 für eine Übersicht). Zudem erhöhen die Flöhe auch die Mortalität der Nestlinge: in flohfreien Nestern überlebten 88 %

der Nestlinge, in befallenen Nestern nur gerade 59 % (Abb. 2). Damit ist gezeigt, dass diese Ektoparasiten den Fortpflanzungserfolg der Meisen stark reduzieren, trotz millionenjähriger Koevolution mit ihren Wirten.

Im evolutionsbiologischen Sinne reduzieren Ektoparasiten somit die Darwin'sche Fitness eines Individuums, d.h. den genetischen Beitrag eines Individuums zum Genpool der nächsten Generation. Das drückt sich wie oben gezeigt dadurch aus, dass Ektoparasiten sowohl die Qualität der Nestlinge als auch deren Anzahl negativ beeinflussen. Beide dieser Merkmale, Qualität und Anzahl der Nachkommen, korrelieren üblicherweise stark mit der Gesamtfitness eines Individuums.

## 2. Ektoparasiten und Evolution von fitness-korrelierten Merkmalen

In der Ornithologie und Evolutionsbiologie ist die Frage der optimalen Gelege- und somit Brutgröße seit mehr als fünfzig Jahren ein zentrales Thema. Gelege- und Brutgrößen variieren nicht nur zwischenartlich, sondern auch innerhalb derselben Art. Innerartliche Unterschiede in der Brutgröße sind oft auf Unterschiede in der Habitats- und Phänotypqualität, aber auch auf genetische Unterschiede zurückzuführen. Aus unserer Beobachtung, dass Ektoparasiten die Darwin'sche Fitness eines Individuums reduzieren, ergibt sich somit die Frage, ob Ektoparasiten die optimale Gelege- oder Brutgröße beeinflussen. Die vielen Dutzend Studien zur optimalen Gelegegröße, bei denen Ektoparasiten systematisch eliminiert wurden, mussten implizit die Annahme enthalten, dass Ektoparasiten dieses Optimum kaum verändern (Abb. 3a), d.h. in grossen und kleinen Bruten die Fitness in ähnlichem Masse reduzieren. Gehen wir jedoch von der Annahme aus, dass der Effekt der Parasiten von der Brutgröße nicht unabhängig ist, so ist leicht ersichtlich, dass sich damit auch die optimale Gelege- und Brutgröße verschiebt: In Abb. 3b haben Parasiten in grossen Bruten einen stärkeren Effekt auf die Fitness eines Individuums als in kleinen Bruten. In Anwesenheit von Parasiten ist somit eine kleinere Brut günstiger



**Abb. 3.** Optimale Brutgrösse (a) wenn Ektoparasiten den Reproduktionserfolg in Bruten aller Grössen in ähnlicher Art beeinträchtigen, (b) wenn der Effekt in kleinen Bruten weniger bedeutend ist als in grossen Bruten, und (c) wenn der Effekt in grossen Bruten weniger bedeutend ist als in kleinen Bruten. – *Optimal brood size (a) if ectoparasites have similar effects on small and large clutches, (b) if small broods are less affected than large broods, and (c) if large broods are less affected.*

als eine grosse. Genau das umgekehrte gilt für den Fall, dass Parasiten in kleinen Bruten ihren stärksten Effekt zeigen: grosse Bruten sind in diesem Fall vorteilhafter (siehe Richner & Heeb 1995). In beiden Fällen (Abb. 3b und 3c) erwarten wir also, dass Parasiten einen signifi-

kanten Selektionsdruck auf die optimale Brut- und Gelegegrösse ausüben. Falls Ektoparasitenhäufigkeiten von Brutsaison zu Brutsaison stark fluktuieren, erwarten wir Selektion für phänotypische Plastizität für das Merkmal Gelegegrösse, andernfalls Selektion für grosse oder kleine Gelege.

Man kann sich nun vorstellen, dass bei einem Nestbefall mit Ektoparasiten in einer Brut mit nur vier Nestlingen jedes Junge von doppelt so vielen Ektoparasiten befallen sein wird als in einer Brut mit acht Nestlingen. Tatsächlich fanden wir sowohl in Bruten, in denen Flöhe natürlicherweise auftraten, als auch in unseren experimentellen Bruten eine hochsignifikante negative Korrelation zwischen der Brutgrösse und der Anzahl Flöhe pro Nestling. Für diesen Parasitentyp erwarten wir also eine Selektion für grössere Bruten (Abb. 3c). Die Generationsdauer von Flöhen ist mit 20–40 Tagen relativ hoch, und der Verdünnungseffekt in grossen Bruten wird sich deshalb über die gesamte Nestlingszeit positiv auswirken.

Dieser Effekt verschwindet rasch bei einem Befall mit Parasiten von kurzer Generationsdauer wie etwa Blutmilben. Durch die Generationsdauer von nur 4–7 Tagen wächst die Milbenpopulation dermassen rasch, dass schon nach kurzer Zeit die durch die Anzahl Nestlinge gegebene maximale Milbenpopulation erreicht wird. Folglich erwarten wir, dass Nestlinge aller Brutgrössen von etwa der gleichen Anzahl Ektoparasiten befallen sein werden. Nestlinge in kleineren Bruten können zudem besser ernährt werden, und dadurch erwarten wir eher einen Selektionsdruck für kleinere Bruten (Abb. 3b). Auch Brutreduktionsstrategien sollten erwartungsgemäss bei Vogelarten, die üblicherweise von Ektoparasiten von langer Generationsdauer befallen sind, deutlich seltener auftreten als bei Vogelarten, die eher Ektoparasiten von kurzer Generationsdauer ausgesetzt sind.

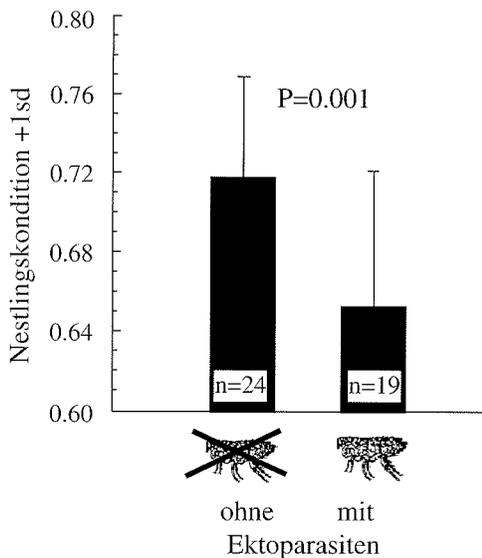
In einer Übersichtsarbeit (Richner & Heeb 1995) liessen sich die meisten dieser Voraussetzungen bestätigen: Im zwischenartlichen Vergleich zeigten Vogelarten, die hauptsächlich von Ektoparasiten mit langer Generationsdauer befallen sind, relativ grosse Gelege und eine

positive Korrelation zwischen dem Ausmass der Parasitierung und der Gelegegrösse. Arten, die von Ektoparasiten mit kurzer Generationsdauer befallen sind, zeigten relativ kleine Gelege und eine negative Korrelation zwischen dem Ausmass der Parasitierung und der Gelegegrösse. In diesem Zusammenhang mag auch interessant sein, dass unsere Blaumeise gleichzeitig die Singvogelart mit dem höchsten Flohbefall darstellt und im Verhältnis zu ihrer Körpergrösse unter allen Singvögeln das grösste Gelege aufweist!

### 3. Effekt von Ektoparasiten auf den Brutpflegeaufwand

Nestlinge in flohbefallenen Nestern sind in signifikant schlechterer Kondition (berechnet als Körpergewicht/Körpergrösse, d.h. Tarsuslänge) als Nestlinge in flohfreien Nestern (Abb. 4).

Dieser Befund kann zwei mögliche Ursa-



**Abb. 4.** Kondition (Gewicht/Tarsuslänge) von Kohlmeisennestlingen in Nestern mit und ohne Ektoparasiten ( $n$  = Anzahl Bruten). – *Body condition of nestling great tits in broods with and without hen fleas* ( $n$  = number of broods in each experiment).

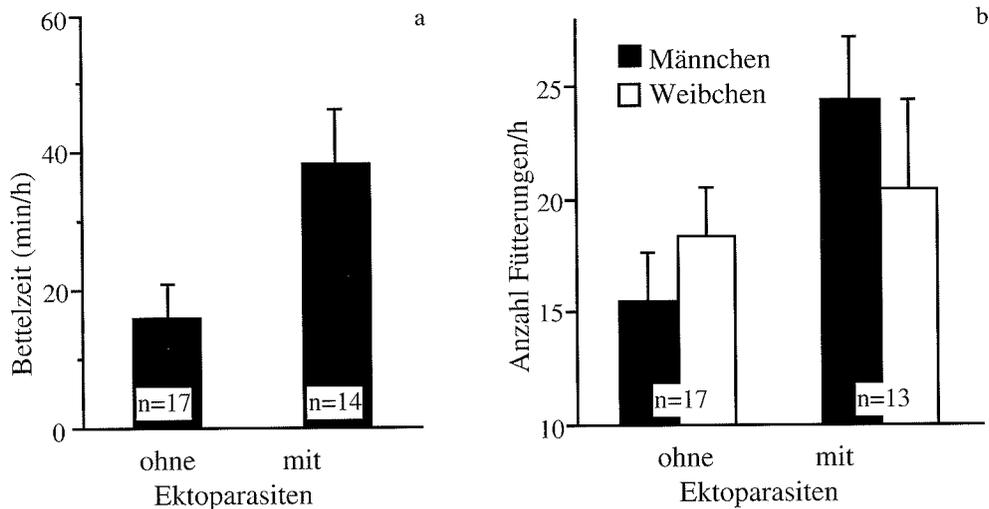
chen haben: Die schlechtere Kondition ist auf den direkten Effekt der an Nestlingen blutsaugenden Ektoparasiten zurückzuführen, oder aber er entsteht durch eine schlechtere Versorgung der Brut durch die beiden Eltern. Diese zweite Hypothese entspringt einer evolutiven Betrachtungsweise, die erstens davon ausgeht, dass natürliche Selektion den Fortpflanzungserfolg über die gesamte Lebenszeit eines Individuums maximiert, und zweitens annimmt, dass für die Eltern die maximal mögliche Investition in die Fortpflanzung in einem Jahr durch die im Vorjahr getätigte Investition beeinflusst wird und somit auch die maximal mögliche Investition im darauffolgenden Jahr bestimmt (d.h. dass «life-history trade-offs» bestehen).

Um die zweite Hypothese zu prüfen, haben wir in den Nistkästen am 12. Tag nach dem Ausschlüpfen der Jungen eine infrarotempfindliche Videokamera installiert und sowohl die Bettelraten der Nestlinge als auch die Fütterungsraten durch die Eltern gemessen.

Nestlinge in flohbefallenen Nestern betteln signifikant mehr und werden auch häufiger gefüttert als Nestlinge in flohfreien Nestern (Abb. 5a, b) (Christe et al. 1996; Kölliker et al. subm.; Tripet & Richner in press). Die schlechtere Kondition entsteht also durch den direkten Effekt der Ektoparasiten auf die Nestlinge und wird, wie erwartet (siehe Perrin et al. 1996), auch durch die zusätzliche Fütterung nicht vollständig kompensiert. Weiter fällt auf, dass nur das ♂ seine Fütterungsrate signifikant erhöht, nicht aber das ♀ (Abb. 5b). Eine Hypothese, dass das ♀ seine Fütterungsrate nicht erhöhen kann, weil seine maximal mögliche Investition schon durch die Produktion der Eier erreicht wird, ist durch die Resultate anderweitiger Experimente gestützt (Oppliger et al. 1996a, b).

### 4. Brutpflege und Vogel malaria: Trade-offs

Ektoparasiten reduzieren also die Wachstumsrate der Nestlinge und ihre Kondition, und die Meisen, vor allem die ♂, erhöhen ihre Fütterungsrate der Nestlinge in flohbefallenen Nestern. Falls, wie oben dargestellt, eine höhere



**Abb. 5.** Bettelzeit von Kohlmeisennestlingen und Fütterungsfrequenz der beiden Eltern in Nestern mit und ohne Ektoparasiten ( $n$  = Anzahl Bruten). – *Begging rate of nestling great tits and rate of food provisioning by male and female parent in broods with and without hen fleas* ( $n$  = number of broods in each experimental group).

Investition in die Brut nur auf Kosten der potentiellen Investition in nächste Bruten möglich ist (d.h. wenn also «life-history trade-offs» bestehen), so stellt sich die Frage nach der Natur dieser trade-offs. Da natürliche Selektion diejenigen Individuen begünstigt, deren Fortpflanzungserfolg über die gesamte Lebenszeit am höchsten ist, so folgt daraus auch, dass diejenigen Individuen favorisiert werden, die gleichzeitig in die Fortpflanzung und in andere Körperfunktionen optimal investieren.

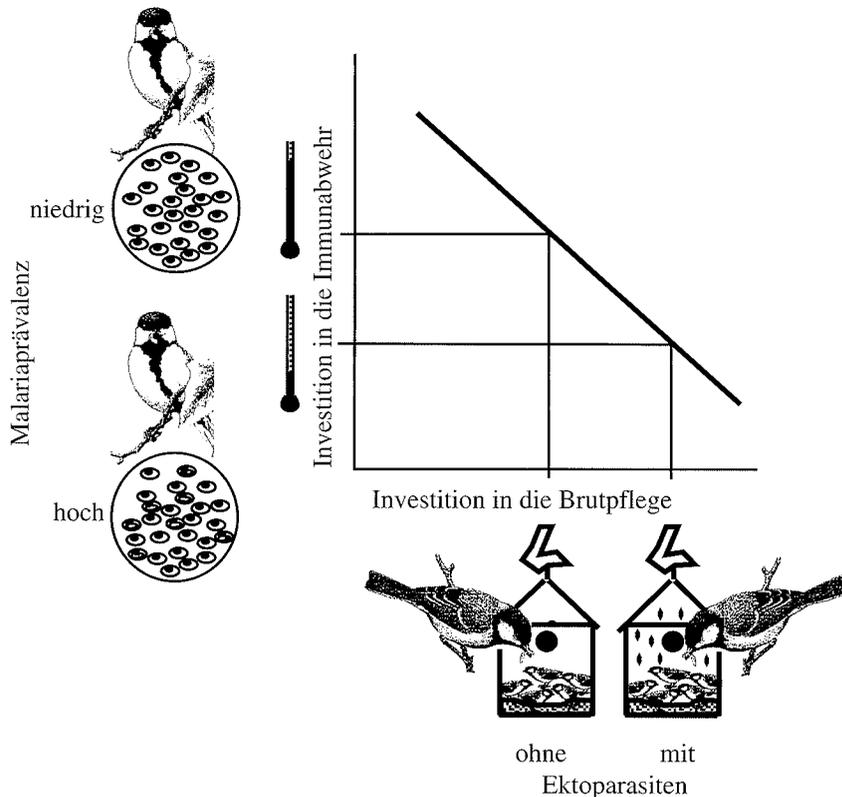
Eine der wichtigsten, aber auch kostspieligsten Investitionen stellt die Aufrechterhaltung eines effizienten Immunsystems dar. Für unser Wirt-Ektoparasitensystem können wir deshalb die Voraussage wagen, dass eine durch Ektoparasiten bedingte höhere Investition in die Brutpflege nur auf Kosten der Investition in das Immunsystem möglich ist. Als Konsequenz ergibt sich eine höhere Anfälligkeit für andere Parasiten, beispielsweise für die weitverbreiteten einzelligen Blutparasiten, die etwa zur Malariaerkrankung führen.

Da theoretisch auch die Ektoparasiten selbst die Blutparasiten übertragen könnten, haben wir für den experimentellen Test der obigen Voraussage den Brutpflegeaufwand nicht

durch Ektoparasiten, sondern durch Hinzufügen von zwei zusätzlichen Jungen pro Brut erhöht. Es hat sich wiederum gezeigt, dass vor allem die ♂ mit einer erhöhten Fütterungsrate auf den grösseren Nahrungsbedarf dieser Bruten reagieren (Richner et al. 1995). Gleichzeitig, und wie oben vorausgesagt, steigt aber die Häufigkeit des Befalls mit malariaspezifischen Blutparasiten von 36 % bei Kontroll-♂ in normal grossen Bruten auf 76 % bei den intensiver arbeitenden ♂ der vergrösserten Bruten (Richner et al. 1995)! Die anderweitig gemachte Beobachtung, dass in den von Ektoparasiten befallenen Bruten auch die Häufigkeit von Blutparasiten ansteigen kann, wird dadurch erklärbar.

## 5. Bedeutung für Natur- und Vogelschutz

Die meisten Probleme, mit denen sich unsere Pflanzen- und Tierwelt heute auseinandersetzen hat und die zur Gefährdung vieler Arten führen, werden durch menschliche Eingriffe in das weitgehend unverstandene Netz komplexer Interaktionen zwischen den Organismen und ihrer Umwelt hervorgerufen. Die Erfahrung hat



**Abb. 6.** Der evolutionäre Kompromiss zwischen der Investition in die Brutpflege und der Investition in die Immunabwehr führt zu höherer Prävalenz von Blutparasiten, wenn die Anforderungen an die Brutpflege durch Ektoparasiten erhöht sind. – *The evolutionary trade-off between investment in the current brood and investment in immune defense predicts higher prevalence of blood parasites if current investment is increased by the presence of ectoparasites.*

auch gezeigt, dass die durch den Menschen vorgenommenen Korrekturmaßnahmen trotz vielstelligen Geldbeträgen oft wenig erfolgreich sind. Ein wesentlicher Grund für diese Misserfolge besteht darin, dass die grundlegenden Mechanismen dafür, wie sich eine Umweltveränderung auf Änderungen einer Tier- oder Pflanzenpopulation oder -gemeinschaft überträgt, meistens unverstanden sind.

Die Fragmentierung von Lebensräumen, als Beispiel, ist eine der bedeutendsten Konsequenzen menschlichen Handelns der vergangenen Jahrzehnte und hat für unsere Vogelwelt tiefgreifende Veränderungen gebracht. Mit dieser Fragmentierung einher geht ein Stress für

die in diesen Lebensräumen vorkommenden Vogelarten, und dadurch verändert sich auch das Gleichgewicht zwischen Vogelwirten und ihren Parasiten.

Zunehmender Parasitendruck kann, wie oben gezeigt, zu einer Änderung der Gelegegröße und somit einer Änderung des Aufwandes für die Aufzucht führen. In der Folge kann, wie ebenfalls gezeigt, die körpereigene Resistenz gegen weitere Parasitenarten stark abnehmen und die Mortalität der Wirte sich dadurch weiter erhöhen. Wir stellen auch fest, dass die von Ektoparasiten befallenen Nestlinge lauter und häufiger betteln als Nestlinge in parasitenfreien Brutten und dadurch für Feinde viel auffälliger

werden. Parasiten haben somit nicht nur direkte Effekte auf ihre Wirte, sondern auch indirekte.

Habitatsveränderungen oder auch klimatische Änderungen beeinflussen die Gleichgewichte zwischen Parasiten, Prädatoren und Wirten und verändern dadurch Populationsdynamik und Demographie der Wirte.

Populationsdynamische Modelle basieren bis heute auf Erkenntnissen, die an künstlich parasitenfrei gehaltenen Vogelpopulationen gewonnen wurden und können uns deshalb durch ihre beschränkte Gültigkeit für die Beurteilung einer natürlichen Situation auch nur beschränkt oder gar nicht weiterhelfen. In der Überzeugung, dass durch das Verständnis dieser Mechanismen die Erfolgsaussichten naturschützerischer Massnahmen besser beurteilt werden können, versuchen wir in unseren, hier nur summarisch dargestellten Arbeiten diese Interaktionen auf mehreren Ebenen experimentell aufzudecken. Dazu ist Grundlagenforschung in der hier aufgezeigten Art unentbehrlich.

**Dank.** Unsere Studien werden durch den Schweizerischen Nationalfonds finanziell unterstützt (No. 31-26606.89, 31-27217.89, 31-34020.92, und 31-43570.95, alle an H. Richner).

### Literatur

- CHRISTE, P., A. OPPLIGER & H. RICHNER (1994): Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 47: 895-898.
- CHRISTE, P., H. RICHNER & A. OPPLIGER (1996): Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behav. Ecol.* (in press).
- CHRISTE, P., H. RICHNER & A. OPPLIGER (1996): Of great tits and fleas: Sleep baby sleep... *Anim. Behav.* (in press).
- GEBHARDT, S. & H. RICHNER (1996): Consequences of growth variation for fitness. In: R. RICKLEFS & M. STARCK: *Avian Growth*. Oxford University Press (in press).
- HEEB, P. & H. RICHNER (1994): Seabird colonies and the appeal of the information center hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 25.
- HEEB, P., I. WERNER, H. RICHNER & M. KÖLLIKER (1996): Horizontal transmission and reproductive rates of hen fleas in great tit nests. *J. Anim. Ecol.* (in press).
- KÖLLIKER, M., H. RICHNER, I. WERNER & P. HEEB: Signaling of need: nestling great tits discriminate male and female parent. Submitted.
- OPPLIGER, A., P. CHRISTE & H. RICHNER (1996): Trade-off between clutch size and parasite resistance. *Nature* (in press).
- OPPLIGER, A., P. CHRISTE & H. RICHNER (1996): Clutch size and malarial parasites in female great tits. *Behav. Ecol.* (in press).
- OPPLIGER, A., H. RICHNER & P. CHRISTE (1994): Effect of an ectoparasite on lay date, nest site choice and desertion, and hatching success in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol.* 5: 130-134.
- PERRIN, N., P. CHRISTE & H. RICHNER (1996): On host life-history responses to parasitism. *Oikos* (in press).
- RICHNER, H. & P. HEEB (1995): Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos* 73: 435-441.
- RICHNER, H. & P. HEEB (1996): Communal life: Honest signaling and the recruitment centre hypothesis. *Behav. Ecol.* 7: 115-118.
- RICHNER, H. & P. HEEB (1995): Is the information centre hypothesis a flop? *Advances in the Study of Behaviour* 24: 1-46.
- RICHNER, H., P. CHRISTE P. & A. OPPLIGER (1995): Paternal investment affects prevalence of malaria. *Proc. National Academy of Science (USA)* 92: 1192-1194.
- RICHNER, H., A. OPPLIGER & P. CHRISTE (1993): Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *J. Anim. Ecol.* 62: 703-710.
- TRIPET, F. & H. RICHNER: Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos* (in press).
- WERNER, I., P. HEEB & H. RICHNER: Ectoparasite assessment and parental behaviour in great tits. Submitted.