

111: 620—621. • Nisbet, I. C. T., & T. C. Smouth (1957): Autumn observations on the Bosphorus and Dardanelles. *Ibis* 99: 483—499. • Orn. Soc. of Turkey (1969, 72, 75, 78): Bird Report No. 1, 2, 3, 4 (1966—1967, 1968—1969, 1970—1973, 1974—1975). London. • Peterson, R., G. Mountfort, & P. A. D. Hollom (1976): Die Vögel Europas. Hamburg und Berlin. • Porter, R. F. & I. Willis (1968): The autumn migration of soaring birds at the Bosphorus. *Ibis* 110: 520—536. • Porter, R. F., I. Willis, S. Christensen & B. P. Nielsen (1976): Flight identification of European raptors. Berkhamsted. • Reiser, O. (1904): Zur Kenntnis der Vogelwelt von Konstantinopel. *Orn. Jahrbuch* 15: 153—156. • Schüz, E. (1971): Grundriß der Vogelzugkunde. Hamburg und Berlin. • Steinfatt, O. (1932): Der Bosphorus als Landbrücke für den Vogelzug zwischen Europa und Kleinasien. *J. Orn.* 80: 354—381. • Ders. (1932a): Ein wundervoller Raubvogelzugtag am Bosphorus. *Orn. Monatsberichte* 40: 33—37. • Wachenfeld, T. v. (1958): Fågelsträcked vid Bosporen några höstagar 1957. *Vår Fågelvärld* 17: 201—206.

Anschrift des Verfassers: L. Ritzel, Adam-Stegerwald-Str. 32, D 2800 Bremen 41.

Die Vogelwarte 30, 1980: 162—179

Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie

Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) — eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde

Von Klaus-Michael Exo und Rolf Hennes

Einleitung

Der Steinkauz gehört zu den in der Bundesrepublik Deutschland gefährdeten Vogelarten (Ds/IRV 1976). Als Hauptursache für den Rückgang kann der Habitatverlust angesehen werden. Die Rodung alter Kopf- und Obstbaumbestände und die Umwandlung von Grün- in Ackerland nehmen dem Steinkauz Nist- und Jagdmöglichkeiten. Seit der Entwicklung geeigneter Nisthilfen durch SCHWARZENBERG (1970) wird in zahlreichen Gebieten durch Nistkastenaktionen (z. B. KNÖTZSCH 1978) und Kopfpflegemaßnahmen (z. B. LOSKE 1978) erfolgreich versucht, dem Steinkauz geeignete Lebensmöglichkeiten zu erhalten oder neu zu schaffen. Für eine Beurteilung der verbliebenen Populationen und der Effizienz der eingeleiteten Schutzmaßnahmen ist es wichtig, Kenntnisse über Wanderverhalten, Mortalitäts- und Reproduktionsraten und Todesursachen zu besitzen. Da sich diese Kenntnisse durch die Beringung teilweise gewinnen lassen, wurde Wiederfundmaterial der Vogelwarten aus der Bundesrepublik Deutschland und den Niederlanden ausgewertet.

Unser Dank gilt der Vogeltrekstation Arnhem und den Vogelwarten Helgoland und Radolfzell, die uns freundlicherweise das Ringfundmaterial zur Verfügung stellten, insbesondere Frau M. GOERTZ und den Herren H. ROGALL, R. SCHLENKER, B. J. SPEEK und Dr. W. WINKEL. Herrn Prof. Dr. D. NEUMANN und der OAG Münster danken wir für die Durchsicht des Manuskriptes.

2. Material und Methode

Diese Untersuchung umfaßt Steinkauzringfunde der Beringungszentralen „Vogelwarte Helgoland“, „Vogelwarte Radolfzell“ (früher „Rossitten“) und der „Vogeltrekstation Arnhem“. Verwendet wurden die vom Beginn der Beringungstätigkeit (Arnhem 1911, Helgoland 1909, Rossitten 1903, ab 1947 Radolfzell) bis zum 31. 12. 1974 wiedergemeldeten Tiere (insgesamt 347). Ein erheblicher Teil der Funde konnte nicht oder nur teilweise ausgewertet werden, da die Beringungs- und Wiederfundangaben unvollständig waren und strengeren Anforderungen (SCHÜZ & LÖHRL 1954) nicht genügten. Die aufgrund unzureichender Beringungangaben ausgeschlossenen Funde stammen ausnahmslos aus den ersten Jahrzehnten der Beringungstätigkeit in Deutschland.

Spezielle Angaben über die Methoden (Auswahlkriterien, Berechnungsverfahren etc.) sind, sofern sie sich nicht auf die gesamte Arbeit beziehen, in Zusammenhang mit den Ergebnissen erwähnt. Als mittleres

Schlüpfdatum wurde der 1. 6. angenommen. Dieses Datum kann nach den Erfahrungen der Verff. und nach Durchsicht der Beringungsunterlagen als ausreichend repräsentativ angesehen werden, auch wenn der mittlere Schlüpftermin regional aufgrund klimatischer Verhältnisse variieren kann. Als juvenil wurden alle im 1. Lebensjahr stehenden Tiere bezeichnet, als adult alle älteren. Bei der Beringung vorgenommene Altersbestimmungen wie „nicht diesjährig“ bzw. „diesjährig“ wurden nur in den Monaten April bis September berücksichtigt, da die Verff. es in der Regel für ausgeschlossen halten, daß ein nennenswerter Anteil der Beringer in der Lage war, in den Wintermonaten eine sichere Altersbestimmung, z. B. nach der von KLEINSCHMIDT (1958) beschriebenen Methode, vorzunehmen. Vögel, die bei der Beringung als „Fängling“ bezeichnet wurden, konnten für einige Fragestellungen (z. B. jahreszeitliche Mortalitätschwankungen) in der Kategorie „adult beringt“ ausgewertet werden, wenn diese Tiere mindestens 11 Monate nach der Beringung — also während oder nach dem folgenden Brutzyklus — wiedergefunden bzw. gefangen wurden. Wenn die Beringungsangaben keine eindeutige Zuordnung zu einer Altersklasse zuließen, blieben die Funde — außer bei der Analyse der Todesursachen — unberücksichtigt.

3. Ergebnisse:

3. 1. Wiederfundraten

Von den im Untersuchungszeitraum beringten 5035 Steinkäuzen wurden bis zum 31. 12. 1974 347 Ex. wiedergemeldet (Tab. 1). Dies entspricht einer Wiederfundrate von 6,7%. Auch wenn für die letzte Jahresklasse (1966—1974) noch vereinzelt Funde zu erwarten sind, so ist aufgrund der Lebenserwartung des Steinkauzes (2,3 Jahre, s. 3. 2.4.) keine gravierende Änderung der Wiederfundrate zu erwarten. Die Anzahlen der Beringungen und Wiederfunde variierten in den einzelnen Jahrzehnten (Tab. 1). Hierbei ist zu berücksichtigen, daß die Vogelwarte Helgoland den Steinkauz seit 1951 mit Ausnahme von Planberingungen für die Beringung sperrte; andere Ursachen sind unbekannt. Die bei allen drei Vogelwarten zu beobachtende Abnahme der Wiederfundrate seit 1955 ist hoch signifikant ($p < 0,001$). Die Abnahme dürfte nicht mit noch ausstehenden Funden zu erklären sein.

Im Vergleich zum Steinkauz ist die Wiederfundrate der vorwiegend Gebäude bewohnenden Schleiereule (*Tyto alba*) auffallend hoch (Tab. 3). Hierfür dürfte deren Bindung an menschliche Siedlungen sowie deren Größe und auffälligere Gefiederfärbung von Bedeutung sein (GLUE 1971).

Tab. 1: Beringungs- (Ber.) und zugehörige Wiederfundzahlen (Wf.). Ringing (Ber.) and recovery (Wf.) numbers.

*) Die Wiederfundzahlen der Vogelwarte Rossitten gingen nicht in die Berechnung ein, da die zugehörigen Beringungszahlen nicht vorlagen. — Beringungszahlen entnommen aus: Arnheim: SPEEK briefl.; Helgoland: BUB (1968), REISER (1971, 1972, 1973, 1974a, 1974b, 1975, 1977), ROGALL, ROGALL & LOSKAMP (1977), SCHLOSS (1968); Radolfzell: SCHLENKER (briefl.), ZINK (1969, 1974).

Jahresklasse (time period)	Arnheim			Helgoland			Radolfzell*)			Summe (sum)		
	Ber. (n)	Wf. (n)	(%)	Ber. (n)	Wf. (n)	(%)	Ber. (n)	Wf. (n)	(%)	Ber. (n)	Wf. (n)	(%)
—1925		2		29	1		?	0			3	
1926—1935	245	11	9,0	508	52	8,9		1	—	1337	64	8,9 ^{*)}
1936—1945		9		555	44			8			61	
1946—1955	133	18	13,5	332	38	11,5	260	19	7,3	725	75	10,4
1956—1965	324	21	6,5	156	2	1,3	505	24	4,8	985	47	4,8
1966—1974	1155	71	6,2	415	15	3,6	418	11	2,6	1988	97	4,9
Summe (sum)	1857	132	7,1	1995	152	7,6	1183	63	4,4 ^{*)}	5035	347	6,7 ^{*)}

3. 2. Sterblichkeitsanalyse

3. 2. 1. Berechnung der Mortalitätsraten und Lebenserwartung

Im Untersuchungszeitraum wurden insgesamt 173 der im 1. Lebensjahr beringten Steinkäuze tot wiedergemeldet. Da zumindest bei den Funden der bundesdeutschen Beringungszentralen damit gerechnet werden muß, daß die Funde vor 1947 durch Kriegseinwirkungen nur unvollständig vorlagen (u. a. MEBS 1964 und 1971 b; SAUTER 1956), wurden zur Berechnung der Sterblichkeit nur Daten, die nach 1947 ermittelt wurden, herangezogen. Durch diese Einschränkung verringert sich die Anzahl auswertbarer Funde auf 117. Von diesen starben 82 (70,1%) im 1. Lebensjahr, nur 35 wurden älter als 1 Jahr (Tab. 2).

Die Berechnung der Überlebensrate adulter Steinkäuze erfolgte nach dem von HALDANE (1955) vorgeschlagenen Verfahren. Diese Berechnungsmethode hat gegenüber dem von LACK (u. a. 1951) entwickelten Verfahren den Vorteil, daß man auch bei unvollständig vorliegendem Ringfundmaterial (d. h. es können noch Rückmeldungen von beringten Tieren aus dem Untersuchungszeitraum erwartet werden) relativ exakte Mortalitätsberechnungen vornehmen kann. Beide Verfahren gehen davon aus, daß die Mortalitätsrate adulter Tiere in allen Altersklassen gleich ist, d. h., daß die Tierzahl in Form einer negativen Exponentialfunktion mit dem Alter abnimmt (vgl. Abb. 2). Berechnet man die Mortalitätsrate alleine aus einer solchen Funktion, wie LACK (1951) es vorgeschlagen hat, so sind jüngere Tiere überrepräsentiert, wenn nicht eine genügend große Zeitspanne (z. B. das maximal beobachtete Höchstalter der Tierart) zwischen dem letzten ausgewerteten Beringungsjahr und dem Auswertungszeitpunkt liegt. Dies berücksichtigte HALDANE (1955) indem er einen Korrekturfaktor $(1-s^k)$, der sich mit zunehmendem theoretisch erreichbarem Höchstalter asymptotisch 1 nähert, einführte. Die Division durch den Korrekturfaktor ergibt, daß sein Einfluß exponentiell (mit zunehmendem theoretisch erreichbarem Höchstalter) abnimmt.

Voraussetzungen für die Anwendbarkeit beider Berechnungsverfahren sind eine konstante Mortalitätsrate der Adulten und eine gleich hohe Wiederfundwahrscheinlichkeit in allen Altersklassen. Diese beiden Forderungen dürften vermutlich bei den Ringfunden des Steinkäuzes weitgehend erfüllt sein, wenn man die Totfunde aus dem 1. Lebensjahr nicht in diese Berechnungen einbezieht (s. 3. 2. 3. und 3. 2. 5.). Die Totfunde juveniler Vögel müssen getrennt behandelt werden, da die Sterblichkeit von Jungtieren zumindest in den ersten Lebensmonaten höher als bei adulten Tieren ist (vgl. z. B. BOTKIN & MILLER 1974, FARNER 1952, HICKEY 1952, LACK 1946; s. 3. 2. 6.). Ferner werden Kontrollen und Totfunde juveniler Tiere in den ersten Monaten nach der Beringung in manchen Fällen vermehrt durch den Beringer selbst gemeldet (HAUKIOJA 1969, LACK 1946, LACK & SCHIFFERLI 1948), so daß allein dadurch die Wiederfundwahrscheinlichkeit höher sein kann. Die Berechnung der jährlichen Überlebensrate adulter Steinkäuze ($s_{ad.}$) erfolgte nach folgender Formel (HALDANE 1955, Ableitung s. dort):

$$\sum \frac{k \cdot n_k}{1 - s_{ad.}^k} - \frac{s_{ad.} \cdot N}{1 - s_{ad.}} = \sum k \cdot n_k - \sum (x - 1) \cdot d_x$$

Es bedeuten: k — Höchstalter, das ein Tier eines Beringungsjahres bis zum Auswertungszeitpunkt hätte erreichen können (the greatest age at which a bird could have been recovered); n_k — Anzahl der gesamten Totfunde des einzelnen Beringungsjahrganges (total number of birds ringed in a distinct year and recovered later); $s_{ad.}$ — jährliche Überlebensrate adulter Steinkäuze (annual survival rate of adult Little Owls); N — Gesamtzahl der gemeldeten Totfunde ($\sum n_k$) (total number of birds picked up); x — Adultjahr, wobei das 1. Adultjahr (2. Lebensjahr) als 1 gerechnet wird (adult year, the first adult year (second year of life) is counted as one); d_x — Anzahl der im x -ten Lebensjahr gefundenen Tiere (number of birds picked up in their x -th year); $m_{ad.}$ — jährliche Mortalitätsrate adulter Steinkäuze (annual mortality rate of adult Little Owls); σ — Standardfehler (standard error).

Die Überlebensrate $s_{ad.}$ muß durch Iteration ermittelt werden. Die zugehörige Mortalitätsrate $m_{ad.}$ ergibt sich dann nach:

$$m_{ad.} = 1 - s_{ad.}$$

Zu den Überlebensraten wurde jeweils der Standardfehler σ berechnet (HALDANE 1955):

$$\sigma^{-2} = s_{ad.}^{-1} \cdot (1 - s_{ad.})^{-2} \cdot \sum n_k - s_{ad.}^{-2} \cdot \sum k^2 \left[(1 - s_{ad.}^k)^{-2} - (1 - s_{ad.}^k)^{-1} \right] \cdot n_k$$

Der Einfluß des Lebensalters auf die Mortalitätsrate mehrjähriger Tiere wurde mittels eines χ^2 -Testes überprüft, wobei die tatsächliche Anzahl der Funde eines bestimmten Lebensjahres (d_x) mit dem entsprechenden Erwartungswert ($\varepsilon(d_x)$) verglichen wurde (HALDANE 1953 und 1955, SACHS 1974), hierbei ist: $\varepsilon(d_x) = s_{ad}^{x-1} (1 - s_{ad}) \cdot N$

Zur Untersuchung der jahreszeitlichen Verteilung der Mortalität konnten auch die Funde vor 1947 herangezogen werden. Hier wurden alle Totfunde ausgewertet, wenn der Fundmonat eindeutig bekannt war.

Die Berechnung der Lebenserwartung erfolgte nach der von FARNER (1952) angegebenen Formel: $e = \frac{1}{m} - (1 - p)$

Es bedeuten: e — Lebenserwartung nach einem gewählten Startzeitpunkt (life expectancy beyond the selected initial date); m — jährliche Mortalitätsrate (annual mortality rate); p — durchschnittliche Zeitspanne die im Todesjahr gelebt wird (mean period survived in the year of death).

3. 2.2. Berechnung der Reproduktionsrate

Aus den Mortalitätsraten erst- und mehrjähriger Tiere läßt sich u. a. die theoretische Reproduktionsrate ($r_{juv.}$; ausfliegende Jungtiere/Paar · Jahr) ermitteln, die notwendig ist, um eine Population auf einem konstanten Niveau zu halten. Unter den Voraussetzungen, daß das Geschlechterverhältnis sich wie 1:1 verhält und daß alle Tiere jährlich zur Brut schreiten, gilt für Tiere, die gegen Ende des 1. bzw. im 2. Lebensjahr erstmals zur Brut schreiten, allgemein:

$$A_n + \frac{A_n r_{juv.}}{2} - \frac{A_n r_{juv.} \cdot m_{juv.}}{2} - (A_n m_{ad.}) = A_{n+1}$$

Für stabile Populationen ($A_n = A_{n+1}$) erfolgt die Berechnung der Reproduktionsrate unter den o.g. Voraussetzungen nach (vgl. auch HENNY et al. 1970):

$$r_{juv.} = \frac{2 m_{ad.}}{1 - m_{juv.}}$$

Bei der Auswertung von Ringfunden wird die Sterblichkeit vor der Beringung — Verlust der Eier und Mortalitätsrate der Nestlinge (m_{Nest}) — nicht ermittelt. Ist diese Sterblichkeitsrate aus brutbiologischen Untersuchungen bekannt, so läßt sich die zur Erhaltung des Bestandes notwendige Eizahl/Paar · Jahr (r_{Ei}) ermitteln:

$$r_{Ei} = \frac{2 m_{ad.}}{(1 - m_{juv.}) \cdot (1 - m_{Nest})}$$

Es bedeuten: A_n — Tierbestand im Jahr n (Anzahl der Tiere) (total number of animals at year n); $r_{juv.}$ — ausfliegende Jungtiere/Paar · Jahr (fledged young/pair · year); r_{Ei} — Eizahl/Paar · Jahr (eggs/pair · year); $m_{ad.}$ — jährliche Mortalitätsrate adulter Steinkäuze (annual mortality rate of adult Little Owls); $m_{juv.}$ — Mortalitätsrate im 1. Lebensjahr (mortality rate of juvenile Little Owls).

3. 2.3. Fehlermöglichkeiten der Berechnungsmethoden

Fehlermöglichkeiten bei der Berechnung von Mortalitätsraten nach Ringfunden sollen hier nur kurz erwähnt werden, da hierauf in der Literatur bereits wiederholt ausführlich eingegangen wurde (u. a. CAVE 1977, FARNER 1952, GROSSKOPF 1964, HAUKIOJA 1969, HENNY & WIGHT 1969, KADLEC & DRURY 1968, LACK 1946, PERDECK 1977). Häufige Fehlerquellen sind z. B. Ringverluste bzw. Ringabnutzung, die die Sterblichkeitsberechnungen stark verfälschen können. Nach Beobachtungen der Verf. gab es auch bei langjährig getragenen Ringen keine Hinweise, daß es beim Steinkauz zu Ringverlusten oder zu wesentlicher Ringabnutzung kam. Ungenaue Ergebnisse können weiter durch die unterschiedliche Meldewahrscheinlichkeit für verschiedene Todesursachen entstehen (CAVE 1977). Besondere Bedeutung kommt diesem Faktor bei bejagten Arten zu. Da der Steinkauz kaum bejagt wurde — insgesamt wurden nur drei Tiere als geschossen gemeldet — konnte der Einfluß der Jagd hier vernachlässigt werden. Allerdings ist keineswegs in jedem Fall sicher, daß die angegebene Todesursache auch die tatsächliche ist. Inwieweit die Meldewahrscheinlichkeit bei den unten aufgeführten Todesursachen (Tab. 5) variierte, konnte nicht abgeschätzt werden.

Tab. 2: Einteilung der Ringfunde zur Berechnung der Mortalitätsrate adulter Steinkäuze nach der Methode von HALDANE (1955) (Abk. s. Text). — Data of the recoveries for calculating the mortality rate of adult Little Owls according to HALDANE's method (1955) (abbr. s. text).

Beringungsjahr (year of ringing)	k	n _k	k · n _k	Wiederfunde im (Recovered in their)								Lebensjahr (year of life) (Adultjahr (x)) (adult year (x))
				2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	
				(1.)	(2.)	(3.)	(4.)	(5.)	(6.)	(7.)	(8.)	
1947	27	0	0									
48	26	0	0									
49	25	1	25			1						
1950	24	0	0									
51	23	0	0									
52	22	2	44	1		1						
53	21	2	42		2							
54	20	1	20		1							
55	19	0	0									
56	18	0	0									
57	17	2	34			1			1			
58	16	2	32		1			1				
59	15	2	30		1	1						
1960	14	2	28		1				1			
61	13	4	52	2	1						1	
62	12	0	0									
63	11	1	11						1			
64	10	0	0									
65	9	2	18	1		1						
66	8	3	24		2					1		
67	7	1	7	1								
68	6	2	12	2								
69	5	1	5					1				
1970	4	4	16	3				1				
71	3	3	9	2		1						
72	2	0	0									
73	1	0	0									
Σ		35	409	12	9	6	3	3	1	0	1	
Σ				0	9	12	9	12	5	0	7	(x-1)d _x

3. 2.4. Mortalitätsraten, jahreszeitliche Veränderung der Mortalität und Lebenserwartung adulter Steinkäuze

Nach dem von HALDANE (1955) entwickelten Berechnungsverfahren ergab sich für adulte Steinkäuze eine jährliche Sterberate von $m_{ad.} = 35,2\% \pm 5,8\%$ ($n = 35$). Bei einem Vergleich (Tab. 3) mit den für andere Eulenarten ermittelten Mortalitätsraten muß berücksichtigt werden, daß die anderen Autoren die Mortalitätsberechnungen meistens nach dem von LACK (1951) vorgeschlagenen Verfahren durchführten. LACK's Methode liefert etwas höhere Werte für $m_{ad.}$, beim Steinkauz ergab sich danach eine Sterberate von $m_{ad.} = 39,3\% \pm 5,2\%$ ($n = 35$). Ermittelte man für beide Länder die Mortalitätsraten gesondert, dann erhielt man für die Niederlande $m_{ad.} = 29,2\% \pm 8,5\%$ ($n = 19$) und für Deutschland $m_{ad.} = 37,9\% \pm 5,2\%$ ($n = 34$). Bei dieser Berechnung wurden auch Funde vor 1947 berücksichtigt. Ein statistisch gesicherter Unterschied bestand nicht.

Betrachtet man die jahreszeitliche Sterblichkeit, so zeigte sich keine Gleichverteilung (Deutschland $p < 0,05$, $n = 56$; Niederlande $p < 0,05$, $n = 22$; Abb. 1). In beiden Ländern gab es

Tab. 3: Wiederfundraten, Mortalitätsraten adulter ($m_{ad.}$) und juveniler ($m_{juv.}$) Tiere, Höchstalter, Lebenserwartung und Anzahl der zugrunde liegenden Funde (n — bezieht sich in der Regel auf die Gesamtzahl wiedergemeldeter Tiere) von Schleiereule, Steinkäuz und Waldkäuz.

Recovery rates, mortality rates of adult ($m_{ad.}$) and juvenil ($m_{juv.}$) animals, longevity, expectation of life and sample size (n — usually of the recovery rate) for Barn Owls, Little Owls and Tawny Owls.

Mittelwert aus den Jahren 1968, 1970 und 1971.

Mortalitätsrate 1969.

s. Fußnote S. 169.

	Wiederfund- rate (%) (recovery rate)	($m_{ad.}$) (%)	($m_{juv.}$) (%)	Höchst- alter (Jahre) (longevity (years))	Lebenserwar- tung (Jahre) (expectation of life (years))	n	Land (area)	Autor (author)
Schleiereule (<i>Tyto alba</i>)	—	im 2. Jahr: 63 3. Jahr: 54 4. Jahr: 52	66	18	—	760	D	MEBS 1971a
	27	—	—	15	—	1411	D	SAUTER 1956
	—	im 2. Jahr: 56,2 3. Jahr: 57,1	68,6* 100**	—	—	156	DDR	SCHÖNFELD 1974
	25	ab 1. Jahr: 56 2. Jahr: 46 3. Jahr: 39	64	14	ab 1. Jahr: 1,3 2. Jahr: 1,7 3. Jahr: 2,1	233	CH	SCHIFFERLI 1957
	22 (DK) 25 (S)	—	74 (DK) 76 (S)	8	—	155	DK, S	FRYLESTAM 1972
	— 14,7	28—37 —	51—58 65,2	10 11,5	—	230 340	N-Amerika N-Amerika	HICKEY 1952 STEWART 1952
Steinkäuz (<i>Athene noctua</i>)	6,7	35,2 ± 5,8	70,1	8,5 (NL) 9,5	ab 1. Jahr: 2,3	347	D, NL	EXO & HENNES 1980
	—	—	—	—	—	—	CH	GLUTZ VON BLOTZ- HEIM (briefl.)
	11,3	—	—	—	—	30	DK	ROSENDAHL & SKOVGAARD 1972
Waldkäuz (<i>Strix aluco</i>)	9	—	—	—	—	199	GB	GLUE 1971
	12	ab 1. Jahr: 37 2. Jahr: 31 3. Jahr: 24	47	18	ab 1. Jahr: 2,2 2. Jahr: 2,7 3. Jahr: 3,7	124	CH	SCHIFFERLI 1957
	13,2	43	67	—	ab 1. Jahr: 2,34	387	S, N, SF	OLSSON 1958

zwei Maxima: im Juni/Juli und Januar bis März. Die erhöhte Sterblichkeit im Juni/Juli — in diesen beiden Monaten starben allein 35% aller adulter Steinkäuze — fällt mit der Fütterungs- und Ausflugszeit der Jungtiere zusammen. Zu der Zeit müssen die Altvögel nicht nur vermehrt nach Nahrung suchen, mit dem Ausfliegen der Jungtiere beginnen die adulten Steinkäuze nach Beobachtungen der Verfasser auch mit der Mauser (s. a. HARTMANN-MÜLLER 1973 und 1974, PIECKOCKI 1968), wodurch die physiologische Belastung der Tiere weiter erhöht wird. Eine erhöhte Mortalitätsrate zur Brut- und Fütterungszeit wurde von GLUE (1973) auch in Großbritannien nachgewiesen (Abb. 1). Ebenso wurde zur Zeit des Ausfliegens der Jungtiere

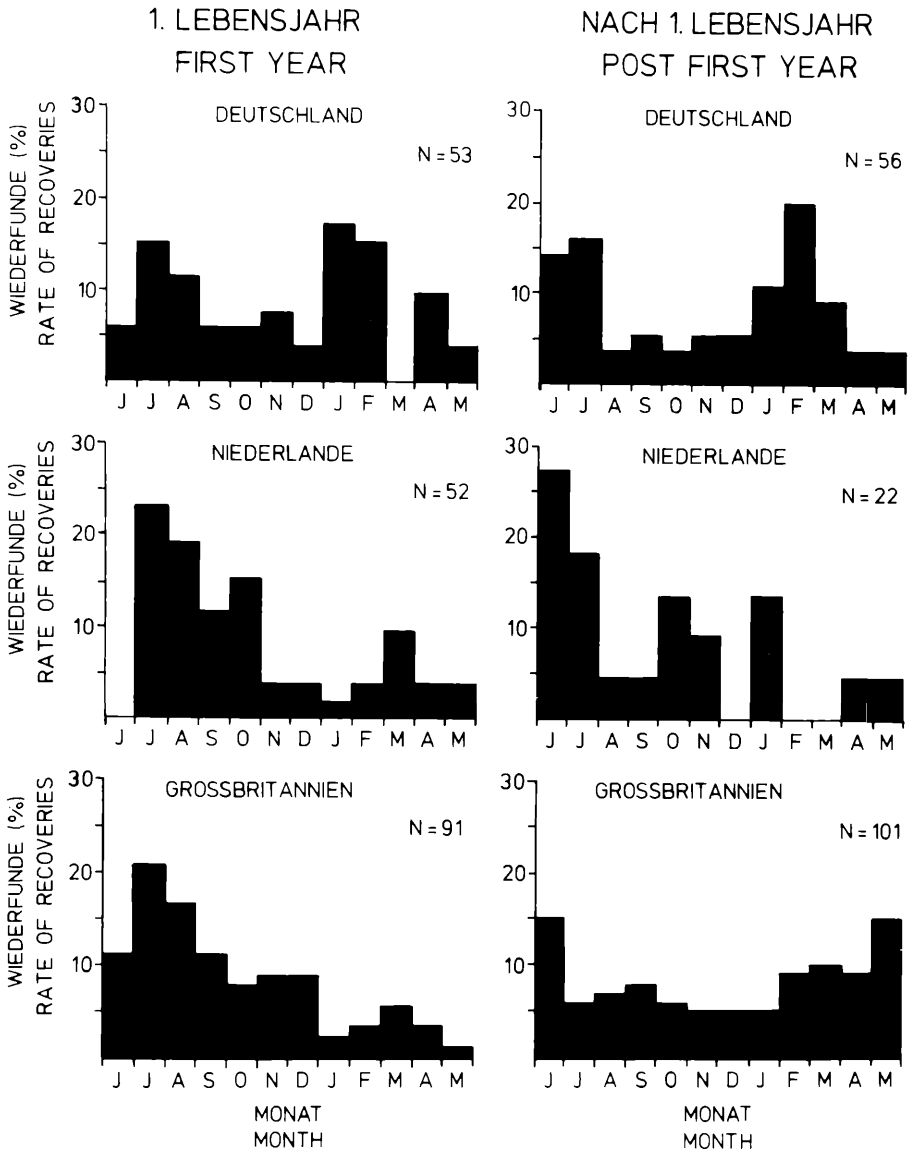


Abb. 1: Jahreszeitliche Mortalitätsraten juveniler und adulter Steinkäuze in Deutschland, den Niederlanden und Großbritannien (Großbritannien nach GLUE 1973). — Fig. 1: Pattern of seasonal mortality of juvenile and adult Little Owls in Germany, the Netherlands and Great Britain (Great Britain according to GLUE 1973).

beim Waldkauz (*Strix aluco*) (GLUE 1973, SCHIFFERLI 1957) und bei der Schleiereule (GLUE 1973) eine erhöhte Sterblichkeit beobachtet. Ein 2. Maximum lag — wie auch bei der Schleiereule (FRYLESTAM 1972, GLUE 1973) — in einigen Gebieten in den Wintermonaten Januar bis März (Abb. 1), wenn der Nahrungserwerb z. B. durch eine Schneedecke zeitweise behindert wird. Außerdem sind die Monate Februar/März auch durch eine erhöhte Aktivität gekennzeichnet, da dies die Hauptbalzzeit des Steinkauzes ist (EXO & HENNES 1978a). Das Wintermaximum ist in Deutschland am stärksten ausgebildet. Es fehlt in Großbritannien

(GLUE 1973), was darauf zurückgeführt werden kann, daß die Winter in Großbritannien milder als auf dem Kontinent sind (LACK 1948). Die mittleren Temperaturen sind in den Monaten Dezember bis Februar vor allem in Mittel- und Süddeutschland tiefer als in Großbritannien, ferner ist eine geschlossene Schneedecke in Gebieten mit kontinentalem Klima häufiger (STEINHAUSER 1970). Während die unterschiedliche Sterblichkeit im Winter zwischen Deutschland und Großbritannien signifikant war ($p < 0,05$), zeigten sich zwischen Deutschland und den Niederlanden ($0,10 < p < 0,20$) sowie zwischen Großbritannien und den Niederlanden ($0,05 < p < 0,10$) keine signifikanten Unterschiede. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß vor allem das Wiederfundmaterial aus den Niederlanden bislang recht gering ist ($n = 22$). Die klimatischen Verhältnisse lassen eine Mittelstellung der Niederlande erwarten. Möglicherweise sind auch die Unterschiede in der Mortalität zwischen den Niederlanden und Deutschland auf unterschiedliche Winterverluste zurückzuführen.

Die Lebenserwartung betrug beim Einritt der Brutreife etwa 2,3 Jahre. Das im Freiland bislang gesichert beobachtete Höchstalter liegt bei 9,5 Jahren (Tab. 3; GLUTZ VON BLOTZHEIM briefl.).*

3. 2.5. Altersabhängigkeit der Mortalität bei adulten Steinkäuzen

Für adulte Tiere verschiedener Vogelarten wurden konstante — d. h. altersunabhängige — Mortalitätsraten ermittelt (u. a. FARNER 1952, LACK 1951, MEUNIER 1960, SØRENSEN 1977). Dies kann u. a. darauf zurückgeführt werden, daß Tiere ihr maximal mögliches Alter im Freiland fast nie erreichen (LACK u. a. 1951). LACK's These (1951), daß die Mortalität adulter Vögel nach einer Phase erhöhter Jugendsterblichkeit altersunabhängig ist, wurde insbesondere von BERNDT & STERNBERG (1963) und BOTKIN & MILLER (1974), die eine Zunahme der Mortalität mit dem Alter für wahrscheinlicher halten, bestritten. Beim Steinkauz konnte bei einem $\chi^2_{v=2} = 0,292$ keine der beiden Alternativen bestätigt bzw. abgelehnt werden ($0,80 < p < 0,90$) (Abb. 2). Zu einem ähnlichen Ergebnis kam HAUKIOJA (1969), der diese Berechnungen für zahlreiche Singvogelarten durchführte. Die Frage, ob die Mortalität altersabhängig oder altersunabhängig ist, dürfte sich nur durch weitere und intensivere Markierung in unterschiedlichen Populationen klären lassen.

3. 2.6. Mortalitätsraten und jahreszeitliche Schwankungen der Mortalität bei juvenilen Steinkäuzen

Die jährliche Sterblichkeitsrate war beim Steinkauz im 1. Lebensjahr mit $m_{juv.} = 70,1\%$ ($n = 82$) etwa doppelt so hoch wie in den späteren Lebensjahren.

Wie bei den adulten Tieren zeigte sich auch bei den Jungtieren keine zeitliche Gleichverteilung der Funde (Deutschland $p < 0,05$, $n = 53$; Niederlande $p < 0,001$, $n = 52$; Abb. 1). Auch bei den Jungtieren lag eine Zweigipfligkeit vor: Junge Steinkäuze verlassen in der Regel gegen Ende Juni/Anfang Juli ihr Nest (GLUE 1973, HAVERSCHMIDT 1946, KNÖTZSCH 1978, ULLRICH 1973, Verff. unveröff.). Ein großer Teil der Jungtiere starb in den ersten Monaten nach dem Ausfliegen (Abb. 1): bis Ende August waren 37% der im 1. Lebensjahr umkommenden Tiere gestorben, bis Ende Oktober bereits 56%. Die Mortalität war somit im 1. Lebensjahr vom Ausfliegen bis zum Selbständigwerden und in der ersten Zeit des Verstreichens am größten. Die hohe Sterblichkeit kann auf die Unerfahrenheit der Jungtiere zurückgeführt werden: Ein großer Teil kam im Straßenverkehr um, auch erkrankten zahlreiche Tiere in Viehtränken (vgl. a. CRAIGHED & CRAIGHED 1969, GLUE 1973). Ferner berühren die Jungvögel während des Verstreichens ihnen unbekannte Orte. Zum einen ist anzunehmen, daß dies teilweise nur suboptimale Habitate sind. Zum anderen sind dem neu eintreffenden Jungvogel die spezifischen Eigenarten dieser Plätze (Nahrungsquellen, günstige Tageseinstände, Feinde etc.) unbekannt. Beide Faktoren dürften ebenfalls auf die Mortalität auswirken (vgl. a. GREENWOOD & HARVEY 1976). Wie bei den mehrjährigen Tieren fanden wir in Deutschland ein 2. Maximum in den Wintermonaten Januar/Februar, während eine Zunahme der Sterblichkeit in den Niederlanden und Großbritannien nicht beobachtet werden konnte (Abb. 1).

*) Es liegen Ringfunde nach 16 (He 415740, RYDZEWSKI 1978) und nach 17 Jahren (He 542624, EXO & HENNES 1978b) vor; in beiden Fällen lassen jedoch die Fundumstände eine Anerkennung dieser Daten als Nachweis für ein Höchstalter nicht zu.

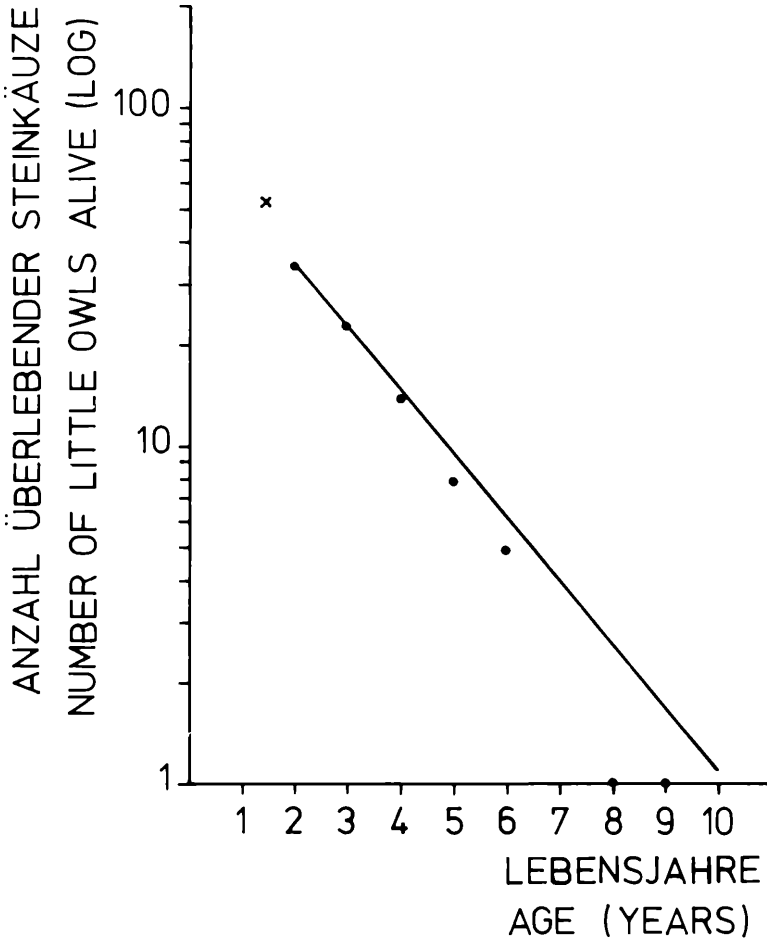


Abb. 2: Anzahl überlebender Steinkäuze zu Beginn jeden Lebensjahres (●; × 31. 12. des 1. Lebensjahres) im Vergleich zum theoretischen Bestand (—) bei altersunabhängiger Mortalitätsrate adulter Tiere. — Fig. 2: Number of Little Owls alive at the beginning of each year (●; × 31 December first year of life) in comparison to the theoretical number (—) assuming a constant mortality rate among the adults.

Die Unterschiede zwischen Deutschland und den Niederlanden sowie Deutschland und Großbritannien waren signifikant ($p < 0,025$), während sich zwischen den Funden der beiden bundesdeutschen Vogelwarten ($0,30 < p < 0,50$) und zwischen den Niederlanden und Großbritannien ($0,30 < p < 0,50$) kein Unterschied zeigte.

3. 2.7. Mortalität und Reproduktion

Nach der oben genannten Formel ergab sich bei $m_{ad.} = 35,2\%$ und $m_{juv.} = 70,1\%$ eine Reproduktionsrate $r_{juv.}$ von 2,35, d. h. jedes Steinkauzpaar müßte im Mittel jährlich 2,35 ausfliegende Jungtiere produzieren, um den Bestand konstant zu halten. Wie verschiedene brutbiologische Untersuchungen gezeigt haben (Tab. 4), fliegen nur aus etwa 60% der gelegten Eier Jungtiere aus. Bei einer Neststerblichkeit von $m_{Nest} = \pm 40\%$ (Tab. 4) müßte dann jedes Paar jährlich etwa 3,9 Eier (r_{Ei}) legen.

Vergleicht man den nur nach Ringfunden theoretisch ermittelten Wert von 2,35 ausfliegenden juv./Paar, so ergibt sich eine erstaunlich gute Übereinstimmung mit dem nach

Tab. 4: Brutbiologische Daten unterschiedlicher Steinkauz-Teilpopulationen im Vergleich zu den nach Ringfunden berechneten Werten (s. Text).
Breeding data of different Little Owl populations in comparison to the calculated values based on recoveries.

	KNÖTZSCH (1978) Friedrichshafen/ Bodensee 1973—1977	ULLRICH (1973) Raum Göppingen 1968—1973	HENNES (unveröff.) Raum Aldorf 1974—1978	EXO (in Vorb.) Kr.Kleve/ Niederrhein 1975—1977	Σ	\bar{x}	berechnete Werte (calculated values)
Gelegezahl (n) (numbers of clutches)	64	13	75	39	191	—	—
Eier/Paar (eggs/pair)	4,4	4,2	—	3,3	—	4,0	3,9
geschl. Juv./Paar (Schlüpfrate) (hatched young/pair)	3,5 (83,8%)	3,1 (74,5%)	—	2,5 (73,9%)	—	3,1	—
ausgefll. Juv./Paar (Bruterfolg) (fledged young/pair)	2,8 (64,0%)	2,4 (58,2%)	2,2	2,0 (60,7%)	—	2,3	2,3

brutbiologischen Untersuchungen (Tab. 4) tatsächlich ermittelten Durchschnittswert von 2,37 ausfliegenden Jungtieren/Paar. Dies gibt uns u. a. einen Hinweis darauf, daß die ermittelten Mortalitätsraten mit keinem allzu großen Fehler behaftet sind. Bestätigt wird dies auch noch dadurch, daß der von KNÖTZSCH (1978) ermittelte Wert von 2,8 ausfliegenden Jungen/Paar mit einem Populationswachstum verbunden war. Abweichungen von den hier ermittelten Werten lassen sich evtl. auf Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen zurückführen, was aber momentan für den Steinkauz aufgrund zu geringen Materials nicht bewiesen werden kann. Unterschiedliche Mortalitätsraten wurden z. B. auch für den Wald-

kauz (Tab. 3; OLSSON 1958, SCHIFFERLI 1957) ermittelt; sie wurden auch in verschiedenen Populationen beim Star (*Sturnus vulgaris*) von LACK & SCHIFFERLI (1948) sowie Haus- und Feldsperling (*Passer domesticus*, *P. montanus*) (DYER, PINOWSKI & PINOWSKI 1977) nachgewiesen.

3. 2.8. Todesursachen

Bei der Betrachtung der Todesursachen muß berücksichtigt werden, daß die primäre Todesursache für den Finder oft nicht ersichtlich ist. Vergiftungen, Infektionen und auch Nahrungsmangel sind äußerlich meist nicht erkennbar. Eine Aufstellung der Todesursachen enthält so zwangsläufig vermehrt diejenigen Tiere, die durch direkte und indirekte menschliche Einwirkungen umkamen (35%; Tab. 5). Etwa 20% der Steinkäuze kamen durch Kollision mit Autos oder Eisenbahnen um. Ähnliche Werte ermittelte GLUE (1971) in Großbritannien für Steinkauz, Waldkauz und Schleiereule. Da Flüge zwischen den Ansitzen oft dicht über dem Erdboden erfolgen, ist die Gefahr, mit Fahrzeugen zu kollidieren, offenbar groß. Die Ansitzjagd wird bevorzugt von Telegraphenmasten und Weidepfählen ausgeübt. Straßen können von einem derartigen Ansitz besonders gut übersehen werden. Jungtiere werden im Spätsommer häufig laufend auf der Straße beobachtet. Bei herannahenden Kraftfahrzeugen fliegen sie oft gar nicht auf, andere fliegen direkt ins Schweinwerferlicht, was u. a. auf eine zeitweise Blindheit im hellen Licht zurückgeführt wird (LABISKY 1960 zit. n. GLUE 1971). Unerfahrene Jungtiere kamen weiterhin häufig in Viehtränken um. Diese Todesursache wurde auch bei jungen Waldkäuzen (5% bei BEZZEL 1973, 4% bei GLUE 1971) und Schleiereulen (3% bei GLUE 1971) beobachtet.

Die häufigste natürliche Todesursache dürfte der Witterungstod sein. So wurden in den strengen Wintern 1939/40 (2 Funde), 1955/56 (2) und 1962/63 (4) insgesamt 8 Tiere gemeldet, deren Tod auf die extreme Witterung zurückgeführt werden kann. Daß die Verluste in strengen Wintern oft erheblich sind, zeigt u. a. die folgende Ringfundmeldung: „Ra D 9 331: o ad. 15. 3. 56 — erschöpft während großer Kältewelle gegriffen (in weiterer Umgebung ca. 15 tot gefunden)“. Über Winterverluste beim Steinkauz berichten auch DOBSON & RICHARDS (1964), KNÖTZSCH (1978), PEITZMEIER (1952) und PIECHOCKI (1960). Im Gegensatz zur Schleiereule traten beim Steinkauz Verluste erst bei lang anhaltender Schneedecke — etwa 2-3 Wochen — auf, da der Steinkauz bereits im Spätherbst subkutan ein Fettdepot anlegt (KNÖTZSCH 1978, PIECHOCKI 1960, eigene Beobachtungen).

Tab. 5: Todesursache von 245 juvenilen und adulten Steinkäuzen.
Death causes of 245 juvenile and adult Little Owls.

	Todesursache (death causes) tot gefunden (found dead)	n	%
unbekannt: (unknown) insgesamt 59,0% (total)		130	51,8
	Reste gefunden (skeleton found)	18	7,2
menschliche Einwirkungen: (human influence)	Kraftfahrzeug (found dead on road)	42	16,7
	Eisenbahn (found dead on railway) tot gefunden in Gebäuden u. Kaminen (found dead in house or chimney)	9 15	3,6 6,0
insgesamt 35,1% (total)	ertrunken (meist Viehtränken) (drowned (mostly in trough)) unter Stromleitungen tot gefunden (found dead beneath overhead wires)	10 6	4,0 2,4
	geschossen (shot)	3	1,2
	andere (different)	3	1,2
natürlich: (natural)	Winteropfer (victim of cold weather)	9	3,6
	ermattet gefunden (found exhausted)	4	1,6
insgesamt 6,0% (total)	natürliche Feinde (caught by animal)	2	0,8

3. 3. Ausbreitung

3. 3.1. Methoden der Entfernungs- und Richtungsbestimmung

Die Bestimmung der Entfernung und Richtung zwischen Beringungs- und Wiederfundort wurde von allen drei Vogelarten unterschiedlich vorgenommen, was einen Vergleich zwischen den Beringungszentralen erschwert. Auf den von der Vogeltrekstation Arnhem zur Verfügung gestellten Euringlochkarten wurde die Entfernung in 10-km-Klassen (z. B. 0—9 km, 10—19 km, ...) angegeben; dieser grobe Raster erschwert die differenzierte Betrachtung der Nahfunde. Die Vogelwarte Helgoland ermittelte Entfernung und Richtung aus den Koordinaten — angegeben in Grad und Minuten — was einer Rastergröße von etwa 1,1 km x 1,5 km entspricht (DE VRIES 1967). Falls die Koordinaten nicht vom Beringer angegeben wurden, wurden sie mittels Koordinatenbüchern, die sich meistens auf das jeweilige Ortszentrum beziehen, bestimmt. Bei den Funden der Vogelwarte Radolfzell wurden Entfernung und Kurswinkel auf Landkarten ausgemessen. In beiden Fällen sind Fehler von mehreren Kilometern und Winkelgraden möglich.

3. 3.2. Ausbreitung nestjung beringter Vögel

Bis August/September des ersten Lebensjahres lagen die Funde überwiegend in der Nahzone des Beringungsortes ($\bar{x} = 0$ km; Abb. 3). Ein großer Teil der Jungvögel hielt sich noch im elterlichen Revier auf. Die deutlich zu erkennende Abwanderung setzt nach den Beobachtungen der Verff. spätestens im September ein. Bei jungen Steinkäuzen unterschied sich die Verteilung der Wiederfundentfernungen aus den Wintermonaten November bis März signifikant (Deutschland $p < 0,001$, $n = 30$; Niederlande $p < 0,05$, $n = 18$) von der vorhergehenden Sommermonate. Der Median der Monate November bis März lag bei den

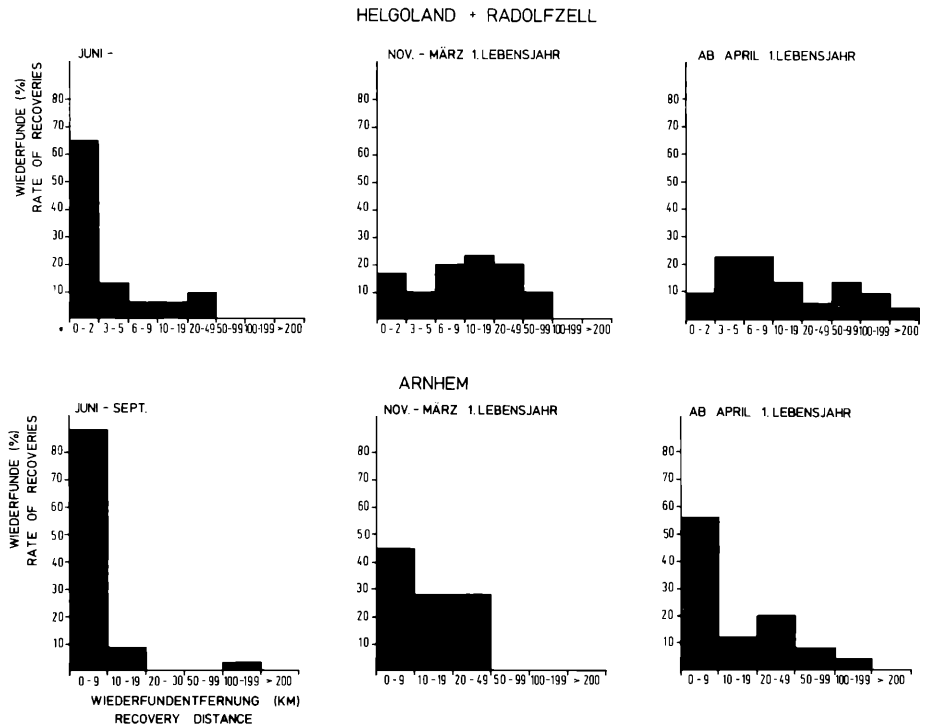


Abb. 3: Wiederfundentfernungen juvenil beringter Steinkäuze im und nach dem 1. Lebensjahr. — Fig. 3: Recovery distances of juvenil banded Little Owls during their first year of life and after their first year of life.

Funden der bundesdeutschen Vogelwarten bei 15 km ($n = 30$), bei den Arnheimfunden in der entsprechenden Entfernungsklasse von 10–19 km ($n = 18$). Im Vergleich zu den Wintermonaten betrug der Entfernungsmedian von Vögeln, die die Brutreife (etwa ab April des ersten Lebensjahres) erreicht haben, bei den deutschen Funden $\bar{x} = 7,5$ km ($n = 53$) und bei den niederländischen 0–9 km ($n = 25$). Die Unterschiede in den Entfernungsverteilungen ließen sich statistisch nicht sichern ($0,50 < p < 0,70$).

Eine Richtungspräferenz ließ sich nicht erkennen (Abb. 4). Etwa 60% der Vögel wanderte in südliche Richtungen ab. Ein regelloses Verstreichen wurde in Europa auch bei jungen Schleiereulen (FRYLESTAM 1972, SAUTER 1956) beobachtet. Mittelgebirge stellten offenbar kein Hindernis für wandernde Steinkäuze dar: u. a. wanderte ein Jungvogel (He 412164, EXO & HENNES 1978b) aus dem Raum Frankfurt/Main in die Umgebung von Halle, zwei sächsische Steinkäuze (Ra E 29612, Ra E 54698, EXO & HENNES 1978b) in die Tschechoslowakei.

Unter der Annahme, daß der überwiegende Teil der Brutvögel Brutplatztreu ist und sich ganzjährig am Brutort aufhält (KNÖTZSCH 1978, eigene Untersuchungen), entspräche die Darstellung der Wiederfundentfernungen brutfähiger Steinkäuze (Abb. 5a) in erster Näherung der Verteilung der Entfernungen zwischen Geburts- und späterem Brutort. Danach siedelten sich etwa 55% aller Steinkäuze in einer Distanz von weniger als 10 km vom Geburtsort an, etwa 9% in einer Entfernung von mehr als 100 km. Der Median lag bei 7,5 km.

In einer durch das Aufhängen von Niströhren ‚künstlich‘ aufgebauten Population ermittelte KNÖTZSCH (1978) während der Wachstumsphase der Population wesentlich

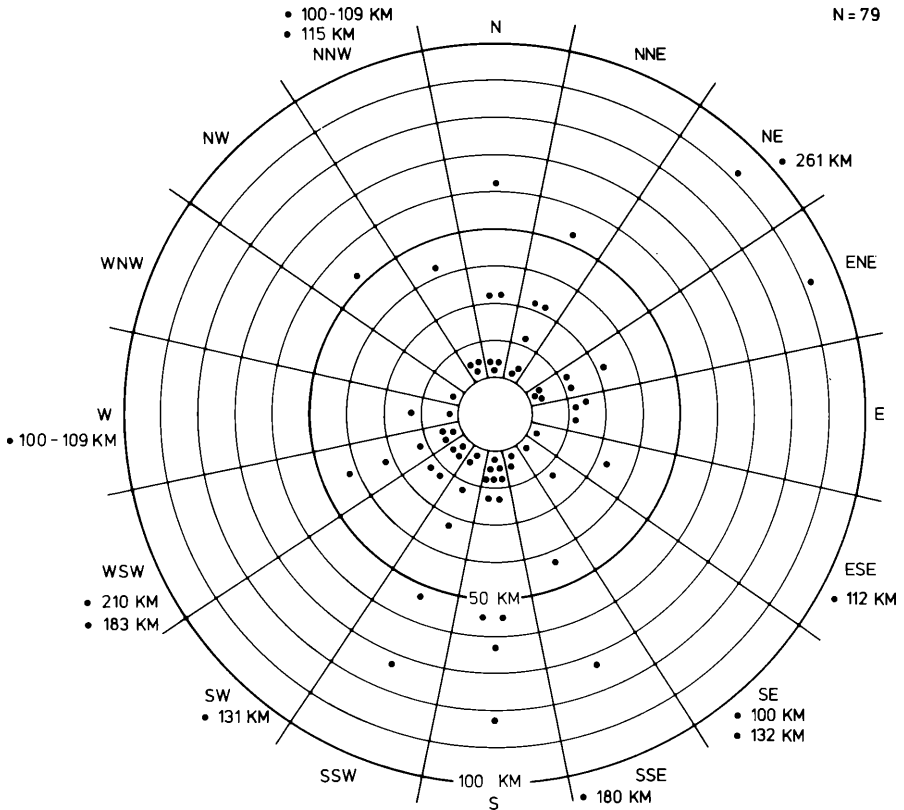


Abb. 4: Wiederfundrichtungen und -entfernungen juvenil beringter Steinkäuze. Berücksichtigt sind alle Funde aus Entfernungen von > 10 km. — Fig. 4: Recovery directions and distances of movements of Little Owls banded as juveniles. Recoveries of birds found at a distance of more than 10 km have been considered.

geringere Ansiedlungsdistanzen. Durch Nistkastenkontrollen fand KNÖTZSCH (1978) 1975 eine mittlere Ansiedlungsentfernung von 3,2 km ($n = 14$; ca. 56% der 1974 ausgeflogenen Jungtiere), 1976 eine von 4,9 km ($n = 7$; ca. 17,9% der 1975 ausgeflogenen Jungtiere). Der Anteil der Steinkäuze, die das Untersuchungsgebiet verlassen haben, ist nicht bekannt. Er muß zumindest 1974 gering gewesen sein, da KNÖTZSCH 1975 ca. 56% der 1974 ausgeflogenen Jungtiere wiederfand. Dagegen konnten ULLRICH (1973) und auch die Verff. nur selten nestjung beringte Steinkäuze brütend in der Nähe des Geburtsortes nachweisen. Im Gegensatz zu dem Untersuchungsgebiet von KNÖTZSCH (1978) war in diesen Gebieten die Siedlungsdichte wesentlich höher und die Population stabil.

Aus dem vorliegenden Material lassen sich mit Vorsicht Rückschlüsse auf das Wanderverhalten junger Steinkäuze ziehen: Nach einer mehrwöchigen Führungszeit durch die Alttiere verlassen die Jungvögel das elterliche Revier, wobei dahingestellt sein muß, ob dies endogen gesteuert wird (Dispersal-Verhalten) oder auf zunehmender Aggressivität der Altvögel beruht. Die Steuerung durch äußere Faktoren [Spacing (BERNDT & STERNBERG 1969); Territorialverhalten, Nahrungs- und Nistplatzkonkurrenz etc.] erscheint u. a. aufgrund der unterschiedlich weiten Abwanderung der Jungtiere in Abhängigkeit von der Besiedlung wahrscheinlicher. Untersuchungen zur Rufaktivität von Steinkäuzen (EXO in Vorb.) zeigten, daß Steinkäuze ganzjährig territorial sind. Somit dürfte für wandernde Jungkäuze erkennbar sein, welche geeignete Habitate bereits besetzt sind. Die Wanderung dürfte mit dem Auffinden eines nicht besetzten Revieres und/oder unverpaarten Partners beendet sein.

3. 3.3. Ausbreitung adult beringter Steinkäuze

Etwa 74% der Vögel wurden am Beringungsort oder in dessen Nahzone (bis 10 km Entfernung) wiedergefunden (Abb. 5b). Nur 2 (ca. 8,7%) von 23 Tieren legten zwischen Beringungs- und Wiederfundort mehr als 50 Kilometer zurück. Die Entfernungverteilung der Altvögel ($\bar{x} = 0$ km) unterschied sich signifikant ($p < 0,001$) von der nestjung beringter Steinkäuze, die in oder nach der ersten Brutperiode gefunden wurden ($\bar{x} = 7,5$ km, s. 3. 3.2.) Für eine hohe Brutortstreu spricht auch die Tatsache, daß bei 10 (ca. 62,5%) der 16 Funde der Vogelwarte Helgoland aus der Nahzone die Entfernung 0 km ermittelt wurde. Nach Untersuchungen der Verff. dürfte dieser Anteil noch höher liegen. Die relativ geringe Rückmeldequote am Beringungsort kann u. a. darauf zurückgeführt werden, daß regelmäßige Beobachtungen am Beringungsort von manchen Beringern nicht gemeldet werden. Abwanderungen bzw. Revierverschiebungen wurden von den Verff. nur bei Verlusten des Brutplatzes oder eines Partners beobachtet.

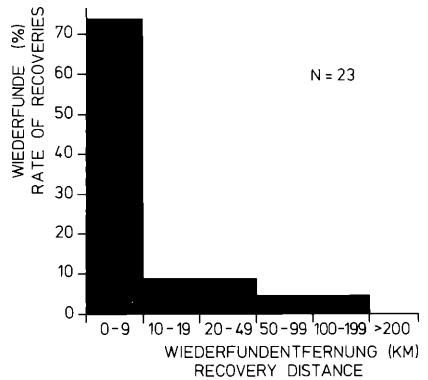
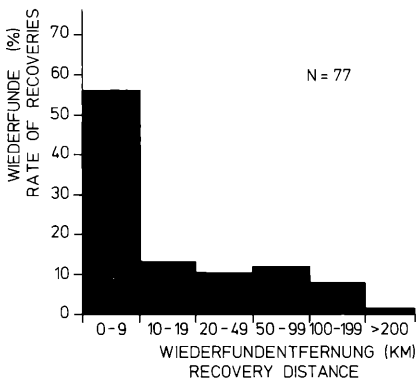


Abb. 5a: Wiederfundentfernungen juvenil beringter Steinkäuze nach dem 1. Lebensjahr. — Fig. 5a: Recovery distances of Little Owls banded as juveniles and found after their first year of life.

Abb. 5b: Wiederfundentfernungen adult beringter Steinkäuze. — Fig. 5b: Recovery distances of Little Owls banded as adults.

4. Schlußbetrachtung

Die hier dargestellten Ergebnisse erlauben es, auf einige Aspekte des Problemkreises „Artenschutz“ einzugehen: Vergleicht man die nach den Ringfunden errechneten Reproduktionsraten mit den in verschiedenen Freilandstudien ermittelten Werten (Tab. 4), so zeigt sich, daß im Untersuchungsgebiet und -zeitraum ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen Mortalität und Reproduktion bestand. Lokale und kurzfristige Schwankungen konnten anhand des vorliegenden Materials nicht erfaßt werden, ebenso wie momentane Entwicklungstendenzen. Für Großbritannien konnte GLUE (1971) zeigen, daß der Anteil der durch den Straßenverkehr umgekommenen Tiere sich im Zeitraum von 1955–1969 gegenüber 1910–1954 vervierfacht hat. Eine ähnliche Entwicklung zeigte KAUS (1977) für die Schleiereule in Franken auf. Inwieweit eine durch menschliche Einwirkungen ansteigende Mortalität durch eine erhöhte Reproduktionsrate oder eine Reduktion der ‚natürlichen‘ Mortalität ausgeglichen werden kann, bedarf weiterer Untersuchungen.

Weiter ist unbekannt, ob die Siedlungsdichte einen Einfluß auf die Mortalitäts- und/oder Reproduktionsrate hat. Von Bedeutung könnte u. a. das Verhältnis zwischen der Anzahl der besiedelten Reviere und der Anzahl der theoretisch besiedelbaren sein. Bei einer mittleren Ansiedlungsentfernung von nur 3,2 km fand KNÖTZSCH (1978) vor und während der Brutzeit 1975 ca. 56% der 1974 ausgeflogenen Jungtiere wieder, während die Verff. eine Überlebensrate von 30% im 1. Jahr bei einer Ansiedlungsentfernung von durchschnittlich 7,5 km ermittelten. Danach ist ein Zusammenhang zwischen der Mortalitätsrate im 1. Lebensjahr und der Anzahl der besiedelten Reviere im Verhältnis zur Anzahl der theoretisch besiedelbaren Reviere denkbar. Sind die besetzbaren Reviere im Bereich des Geburtsortes belegt, müssen die Jungtiere weiter abwandern als bei einer geringeren Besiedlung. Die Zeit des Verstreichens ist durch eine erhöhte Mortalität gekennzeichnet (s. 3. 2.6.). Die Differenz zwischen der von KNÖTZSCH (1978) und der von den Verff. ermittelten Mortalitätsraten kann aber wahrscheinlich nicht nur auf unterschiedliche Dichte zurückgeführt werden. Es muß berücksichtigt werden, daß das zugrunde liegende Material sehr unterschiedlich ist (Untersuchungsgebiet und -zeitraum, Art der Datensammlung). Die Klärung einer wechselseitigen Beeinflussung von Mortalität, Reproduktion und Besiedlung, die eine Grundlage für effektive Schutzmaßnahmen ist, kann nur durch intensive Markierung in Verbindung mit langfristigen Populationsstudien erfolgen.

Die Auswertung der deutschen Ringfunde zeigt ferner eine merkliche Wintersterblichkeit auf. Dieser kommt beim Steinkauz aufgrund einer ausgeprägten Depotfettbildung (KNÖTZSCH 1978, PIECHOCKI 1960, eigene Beob.) und einer möglicherweise besseren Anpassung der Jagdgewohnheit an die winterliche Witterung (Vogelbeute) nicht die Bedeutung zu, wie bei der Schleiereule (GLUE 1973, FRYLESTAM 1972, KAUS 1977, PIECHOCKI 1960, ROSENDAHL 1972, SAUTER 1956). Doch dürfte es in Gebieten mit überdurchschnittlich hohen und langen Schneelagen zumindest in ungünstigen Jahren zu nennenswerten Bestandseinbußen kommen (s. 3. 2.8.). Die erhöhte Wintersterblichkeit könnte ein wesentlicher Faktor sein, weshalb z. B. in Nordrhein-Westfalen die Mittelgebirge im Vergleich zum Flachland nicht besiedelt sind (AG ZUM SCHUTZ BEDROHTER EULEN NW 1978). Dort sind wenigstens stellenweise Biotope vorhanden, die alle nach dem derzeitigen Erfahrungsstand für ein Steinkauzrevier erforderlichen Strukturelemente (LOSKE in Vorb.) aufweisen.

Aufgrund der Ansiedlungsentfernungen vom Geburtsort ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß geeignete Lebensräume, die in großer räumlicher Distanz von existierenden Steinkauzvorkommen liegen, durch abwandernde Vögel erfolgreich besiedelt werden, zumal die Abwanderung der erstjährigen Tiere wahrscheinlich einzeln und nicht paarweise erfolgt. Auf der anderen Seite bestehen aber wegen der geringen Neigung, sich in größerer Entfernung vom Geburtsort anzusiedeln, relativ gute Voraussetzungen, den Nachwuchs einer kleinen Population durch die Schaffung geeigneter Habitats im von dieser Population besiedelten Areal ansässig zu machen und sie somit auszubauen. Dies konnte KNÖTZSCH (1978) an einem Einzelfall bereits anschaulich aufzeigen.

Bei größeren benachbarten Teilpopulationen dürfte die Ausbreitung der Jungtiere ausreichen, um einen befriedigenden Genaustausch sicherzustellen. Bei kleinen isolierten Populationen ist die Gefahr der Inzucht gegeben, zumal die geringe Lebenserwartung von 2,3 Jahren einen relativ schnellen Generationswechsel bedingt. Um einen ausreichenden Genaustausch zu gewährleisten, sollten insbesondere isolierte Populationen auf einem möglichst

hohen Niveau gehalten werden. Anzustreben wäre ein annähernd lückenloser Steinkauzbestand. Aber auch Maßnahmen zur Erhaltung der noch vorhandenen größeren mitteleuropäischen Teilpopulationen müssen rechtzeitig eingeleitet werden, da aufgrund des geringen Ausbreitungsverhaltens, der erhöhten Mortalität in harten Wintern, und unzureichenden Genaustausches individuenschwache Populationen keine ausreichende Basis für die Arterhaltung des Steinkauzes bilden.

5. Zusammenfassung

Um Kenntnisse über das Ausbreitungsverhalten, die Mortalitäts- und Reproduktionsraten und die Todesursachen zu erhalten, wurden die bis zum 31. 12. 1974 vorliegenden Ringfunde (insgesamt 347; Tab. 1) der bundesdeutschen und niederländischen Vogelwarten ausgewertet.

1. Für adulte Steinkäuze wurde eine jährliche Mortalitätsrate von $35,2\% \pm 5,8\%$ ermittelt. Die Sterblichkeit im 1. Lebensjahr betrug nach der Beringung $70,1\%$, die Nestlingssterblichkeit lag bei etwa 40% (Tab. 4). Um den Bestand auf einem konstanten Niveau zu halten, müßte jedes Steinkauzpaar jährlich 2,35 ausfliegende Junge bzw. 3,9 Eier produzieren. In brutbiologischen Untersuchungen (Tab. 4) wurden in unterschiedlichen Gebieten pro Paar jährlich im Mittel 2,37 Junge nachgewiesen.
2. Die Analyse der jahreszeitlichen Mortalitätsschwankungen ergab bei Jung- und Alttieren für Deutschland jeweils zwei Maxima (Abb. 1): Bei den mehrjährigen Tieren fiel ein Maximum mit der Fütterungs- und Ausflugszeit der Jungtiere (Juni/July) zusammen, das zweite Maximum lag in den Wintermonaten Januar-März. Von den Jungtieren starb ein großer Teil in den ersten Monaten nach dem Ausfliegen, bis Ende Oktober waren bereits 56% der im 1. Lebensjahr sterbenden Tiere umgekommen. Eine erhöhte Sterblichkeit lag auch in den Wintermonaten vor. Eine Zunahme der Sterblichkeit im Winter konnte in Großbritannien nicht beobachtet werden (GLUE 1973; Abb. 1), was darauf zurückgeführt werden kann, daß die Winter auf dem Kontinent strenger als in Großbritannien sind. Die Niederlande scheinen eine Mittelstellung einzunehmen.
3. Bei nur etwa 40% der Tiere war die Todesursache bekannt (Tab. 5). 35% starben durch direkte oder indirekte menschliche Einwirkungen. Die am häufigsten beobachtete Todesursache war die Kollision mit Autos oder Eisenbahnen (20%).
4. Das Verstreichen der Jungtiere aus dem elterlichen Revier begann im August/September (Abb. 3). In den Monaten November-März lag der Median der deutschen Funde bei 15 km , bei den niederländischen Funden in der entsprechenden Entfernungsklasse ($10\text{--}19\text{ km}$). Der Entfernungsmedian von Vögeln, die die Brutreife erlangt haben, lag bei $7,5\text{ km}$ bzw. $0\text{--}9\text{ km}$. 55% aller Steinkäuze siedelten sich in einer Distanz von weniger als 10 km vom Geburtsort an, 9% in einer Entfernung von mehr als 100 km (Abb. 5a). Diskutiert wird die Abhängigkeit der Ansiedlungsentfernung von der Besiedlung.
5. Etwa 74% der Alttiere wurden am Beringungsort oder in dessen Nahzone (bis 10 km Entfernung) wiedergefunden (Abb. 5b).

6. Summary

A contribution to the population ecology of the Little Owl (*Athene noctua*) — an analysis of band recoveries from Germany and the Netherlands.

To get knowledge of movements, mortality and reproduction rates and causes of death, band recoveries (total 347; Tab. 1) from Germany and the Netherlands have been analysed. Recoveries of birds found before 31 December 1974 have been considered.

1. The annual mortality rate of adult Little Owls was $35.2\% \pm 5.8\%$. The mortality rate in the first year of life was 70.1% (calculated from the data of ringing). About 40% of the young died before ringing (Tab. 4). To balance the demonstrated mortalities each pair of Little Owls must produce 2.35 fledglings per 3.9 eggs each year. From data presented in different nesting studies (Tab. 4), we computed the mean number of fledglings to be 2.37 per pair.
2. The monthly recovery patterns of first year and post first year Little Owls indicated two peaks in Germany (Fig. 1). There is a summer peak (Juni/July) in adult mortality associated with the stress of the breeding season and there is further a winter (January-March) mortality peak. Most young Little Owls died in the first months after leaving the nest, about 56% of the total of the first year birds died by the end of October. There is a winter peak in juvenile mortality, too. In Great Britain, GLUE (1973; Fig. 1) did not find a winter peak in mortality. The higher winter mortality of German than of British Little Owls could be a result of the stronger winters on the continent than in Great Britain. The Netherlands seems to take an intermediate position.
3. The number of birds found dead for which the cause was known was about 40% (Tab. 5). About 35% died by human influence. Deaths on roads and railways were observed most frequently (20%).

4. The young owls began to disperse in August/September (Fig. 3). From November to the end of March the average recovery distance was 15 km (median) in Germany and 10–19 km in the Netherlands. The median of the recovery distances for birds which are able to produce young was 7.5 km and 0–9 km, respectively. About 55 % of the Little Owls had settled down within 10 km of their birthplace and 9 % had settled at a distance of more than 100 km (Fig. 5a). The interrelationship between the recovery distance of young Little Owls and the number of territories occupied in relation to the number of territories which could be occupied by Little Owls is discussed.
5. About 74 % of adult Little Owls have been recovered at or near by (up to a distance of 10 km) the ringing place (Fig. 5b).

7. Literatur

- AG zum Schutz bedrohter Eulen NW (1978): Steinkauz-Verbreitung. Informationsblatt Nr. 7: 5–6. ● Berndt, R., & H. Sternberg (1963): Ist die Mortalitätsrate adulter *Ficedula hypoleuca* wirklich unabhängig vom Lebensalter? Proc. XIII Int. Orn. Congr.: 675–684. ● Dies. (1969): Über die Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln. Vogelwelt 90: 41–53. ● Bezzel, E. (1973): Verstummten die Vögel. Ehrenwirth-Verlag, München. ● Botkin, D. B., & R. S. Miller (1974): Mortality rates and survival of birds. Am. Nat. 108: 181–192. ● Bub, H. (1968): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland von 1909 bis 1965, aufgerechnet nach Jahrzehnten. Auspicius 3: 18–19. ● Ders. (1970): Vogelfang und Vögelberingung IV. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt, Neue Brehm Bücherei Bd. 409. ● Cave, A. J. (1977): Pitfalls in the estimation of age-dependent survival rates of birds from ringing and recovery data. Vogelwarte 29: 160–171, Sonderheft. ● Craighed, J. C., & F. C. Craighed, Jr. (1969): Hawks, Owls and Wildlife. Dover Publications, New York. ● DS/IRV (1976): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland und in Westberlin gefährdeten Vogelarten (4. Fassung Stand 1. 1. 1977). Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelsch. 16: 7–27. ● Dobinson, H. M., & A. J. Richards (1964): The effects of the severe winter of 1962/63 on birds in Britain. Brit. Birds 57: 373–434. ● Dyer, M. I., J. Pinowski, & B. Pinowski (1977): Population dynamics. In: J. Pinowski, & S. C. Keindeigh: Granivorous birds in ecosystems. Cambridge University Press, London-New York-Melbourne. ● Exo, K.-M., & R. Hennes (1978a): Empfehlungen zur Methodik von Siedlungsdichte-Untersuchungen am Steinkauz (*Athene noctua*). Vogelwelt 99: 137–141. ● Dies. (1978b): Ringfunde des Steinkauzes (*Athene noctua*). Auspicius 6: 363–374. ● Farner, D. S. (1952): The use of banding data in the study of certain aspects of the dynamics and structures of avian populations. Northwest Science 26: 41–50, 79–94, 119–144. ● Frylestam, B. (1972): Über Wanderungen und Sterblichkeit beringter skandinavischer Schleiereulen *Tyto alba*. Orn. Scand. 3: 45–54. ● Glue, D. E. (1971): Ringing recovery circumstances of small birds of prey. Bird Study 18: 137–146. ● Ders. (1973): Seasonal mortality in four small birds of prey. Orn. Scand. 4: 97–102. ● Glutz von Blotzheim, U. N. (1979): Zur Dismigration junger Schleiereulen, *Tyto alba*, mit einem Anhang von F. H. Schwarzenbach. Orn. Beob. 76: 1–7. ● Greenwood, P. J., & P. H. Harvey (1976): Differential mortality and dispersal of male Blackbirds. Ring. and Migr. 1: 75–77. ● Grosskopf, G. (1964): Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvögel. J. Orn. 105: 427–449. ● Haldane, J. B. S. (1953): Some animal life tables. J. Inst. Actuaries 79: 83–89. ● Ders. (1955): The calculation of mortality rates from ringing data. Proc. 11th Int. Orn. Congr. Basel 1954: 454–458. ● Hartmann-Müller, B. (1973): Beiträge zur Mauser des Steinkauzes *Athene noctua* (Scop.). I. — Der Handflügel. Phillipia I: 286–295. ● Dies. (1974): Beiträge zur Mauser des Steinkauzes (Scop.), II. — Der Armflügel. Phillipia II: 182–184. ● Haukioja, E. (1969): Mortality rates of some Finnish Passerines. Orn. Fenn. 46: 171–178. ● Haverschmidt, Fr. (1946): Observations on the breeding habits of the Little Owl. Ardea 34: 214–246. ● Henny, C. J. & H. M. Wight (1969): An endangered Osprey population: Estimates of mortality and production. Auk 86: 188–198. ● Henny, C. J., Overton, W. S. & H. M. Wight (1970): Determining parameters for populations by using structural models. J. Wildl. Mgmt. 34: 690–703. ● Hickey, J. J. (1972): Survival studies of banded birds. Fish and Wildlife Service, Special Scientific Report — Wildlife No. 15, Washington, D. C. ● Kadlec, J. A., & W. M. Drury (1968): Structure of the New England Herring Gull population. Ecology 49: 644–676. ● Kaus, D. (1977): Zur Populationsdynamik, Ökologie und Brutbiologie der Schleiereule, *Tyto alba* in Franken. Anz. orn. Ges. Bayern 16: 18–44. ● Kleinschmidt, O. (1958): Raubvögel und Eulen der Heimat. Ziemsens-Verlag, Wittenberg. ● Knötzsch, G. (1978): Anschließversuche und Notizen zur Biologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). Vogelwelt 99: 41–54. ● Labisky, R. F. (1960): A technique for capturing birds and mammals. Biological Notes, 40. Nat. Hist. Survey Div. Univ. III. ● Lack, D. (1946): Do juvenile birds survive less well than adults? Brit. Birds 39: 258–264, 320. ● Ders. (1948): Notes on the ecology of the Robin. Ibis 90: 252–279. ● Ders. (1951): Population ecology in birds: a review. Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 409–448. ● Lack, D., & A. Schifferli (1948): Die Lebensdauer des Stares. Orn. Beob. 45: 107–114. ● Loske, K.-H. (1978): Pflege, Erhaltung und Neuanlage von Kopfbäumen. Natur und Landschaft 53: 279–281. ● Mebs, Th. (1964): Über Wanderungen und bestandsgestaltende Faktoren beim Mäusebussard (*Buteo buteo*) nach deutschen Ringfunden. Vogelwarte 22: 180–194. ● Ders. (1971a): Eulen und Käuze. Frankh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. ● Ders. (1971b):

Todesursachen und Mortalitätsraten beim Wanderfalken (*Falco peregrinus*) nach den Wiederfunden deutscher und finnischer Ringvögel. Vogelwarte 26: 98—105. ● Meunier, K. (1960): Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. Z. wiss. Zool. 163: 397—445. ● Olsson, V. (1958): Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco*, *Buteo buteo*, *Ardea cinerea* and *Larus argentatus*. Acta Vertebr. 1: 85—189. ● Peitzmeier, J. (1952): Langsamer Ausgleich der Winterverluste beim Steinkauz. Vogelwelt 73: 136. ● Perdeck, A. C. (1977): The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. Vogelwarte 29: 33—44, Sonderheft. ● Piechocki, R. (1960): Über die Winterverluste der Schleiereule (*Tyto alba*). Vogelwarte 20: 274—280. ● Ders. (1968): Die Großgefiedermauser des Steinkauzes (*Athene noctua*). J. Orn. 109: 30—36. ● Reiser, K.-H. (1971): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1967. Auspicium 4: 265—271. ● Ders. (1972): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1968. Auspicium 4: 367—374. ● Ders. (1973): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1969. Auspicium 5: 3—9. ● Ders. (1974a): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1970. Auspicium 5: 167—181. ● Ders. (1974b): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1971. Auspicium 5: 297—313. ● Ders. (1975): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1972. Auspicium 5: 353—368. ● Ders. (1977): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1973. Auspicium 6: 107—123. ● Rogall, A. & H., & W. Loskamp (1977): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1974 und Gesamtberingungszahlen für die Jahre 1909—1974. Auspicium 6: 199—215. ● Rosendahl, S. (1972): Om dødsårsager blandt slorugler, og om artens status i Danmark (*Tyto alba guttata* (Brehm)). Danske Fugle 24: 143—147. ● Rosendahl, S., & P. Skovgaard (1972): Nogle meldinger af Kirkeugle (*Athene noctua noctua* Scop.). Danske Fugle 24: 248. ● Rydzewski, W. (1978): The longevity of ringed birds. The Ring: 96/97: 218—262. ● Sachs, L. (1974): Angewandte Statistik. Springer, Berlin-Heidelberg-New York. ● Sauter, U. (1956): Beiträge zur Ökologie der Schleiereule (*Tyto alba*) nach den Ringfunden. Vogelwarte 18: 109—151. ● Schifferli, A. (1957): Alter und Sterblichkeit bei Waldkauz (*Strix aluco*) und Schleiereule (*Tyto alba*). Orn. Beob. 54: 50—56. ● Schloss, W. (1968): Beringungsbericht der Vogelwarte Helgoland für das Jahr 1966. Auspicium 2: 357—363. ● Schönfeld, M. (1974): Beiträge zur Populationsdynamik und Ökologie der Schleiereule *Tyto alba guttata* Brehm, nach sechsjährigen Untersuchungen an einer Population des mittleren Saaletals. Diss. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg. ● Schütz, E., & H. Löhrl (1954): Mehr Strenge gegenüber dem Stoff. Vogelwarte 17: 1—6. ● Schwarzenberg, L. (1970): Hilfe unserem Steinkauz. Jahresheft des DBV 1970: 20—23. ● Sørensen, L. H. (1977): An analysis of common gull (*Larus canus*) recoveries from 1931 to 1972 by the Zoological Museum in Copenhagen. Gerf. 67: 133—160. ● Steinhauser, F. (ed.) (1970): Climatic atlas of Europe. I. Maps of mean temperature and precipitation. WMO, Unesco, Cartographia, Geneva. ● Stewart, P. A. (1952): Dispersal, breeding behaviour and longevity of banded Barn Owls in North America. Auk 69: 227—245. ● Ullrich, B. (1973): Beobachtungen zur Biologie des Steinkauzes. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 163—175. ● Vries, R. de (1967): Fortran-Programm zum Berechnen von Entfernung und Kurswinkel für Nah- und Fernfunde beringter Vögel. Vogelwarte 24: 110—115. ● Zink, G. (1969): Beringungsübersicht der Vogelwarte Radolfzell für die Jahre 1962—1967. Auspicium 3: 371—419. ● Ders. (1974): Beringungsübersicht der Vogelwarte Radolfzell für die Jahre 1968—1971. Auspicium 5: 255—296.

Anschrift der Verfasser: Klaus-Michael Exo, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, Weyertal 119, D—5000 Köln 41 — Rolf Hennes, Mühlenweg 18, D—5110 Alsdorf.

Die Vogelwarte 30, 1980: 179—198

Zur Populationsdynamik des Steinkauzes (*Athene noctua*)

Von Bruno Ullrich

1. Einleitung

Der Steinkauz ist seit Jahren zu einem regelmäßigen Bewohner künstlicher Niströhren geworden. Durch systematische Ansiedlungsversuche ist es gelungen, den Bestand zu sichern und lokal zu vermehren. Stellenweise siedelt die Art in mehreren Paaren/km² (EXO & HENNES 1978, KNÖTZSCH 1978, ULLRICH 1973). Seitdem können Fragen zur Brutbiologie und Populationsdynamik unter ebenso günstigen Bedingungen, wie sie höhlenbrütende Singvögel schon lange Zeit bieten, untersucht werden: Die Jung- und Altvögel lassen sich ohne größere Schwierigkeiten nahezu vollständig individuell kennzeichnen. Die Brutplätze im Untersu-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [30_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Exo Klaus Michael, Hennes Rolf

Artikel/Article: [Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes \(*Athene noctud*\) - eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde 162-179](#)