

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Stuttgart-Hohenheim

Das Fütterungsverhalten der Schleiereule *Tyto alba*¹⁾

The feeding behaviour of the Barn Owl *Tyto alba*.

Von Paul Bühler

Key words: Barn Owl, *Tyto alba*, feeding behaviour, altruism, cannibalism, mechanisms of optimal supply, kin selection.

Zusammenfassung

An in Gefangenschaft sich fortpflanzenden Schleiereulen wurde untersucht, (1) wie die Altvögel die noch blinden und nicht sperrenden Jungtiere füttern, (2) wie die Altvögel beim Füttern zwischen diesen kleinen Jungtieren (die nur Häppchen aufnehmen können) und älteren (die ganze Mäuse verschlingen) unterscheiden, (3) welche Steuerungssysteme eine optimale Versorgung der verschiedenen alten Jungtiere ermöglichen, und wie bei Nahrungsmangel die Brutgröße verkleinert wird:

(1) Beim Füttern der wenige Tage alten Eulenküken zerlegt das ♀ die Beute mit Fängen und Schnabel und verfüttert nur ausgesuchte Eingeweide- und Muskelfleischhäppchen. Darmschlingen und Stücke mit Knochen oder Fell werden vom Altvogel selbst gefressen. Bei der Übergabe des einzelnen Häppchens ermöglichen der Gluckerlaut des ♀ und das Bettelschnarchen des Jungtieres eine gegenseitige akustische Lokalisierung der Partner, so daß sich deren Schnäbel trotz der Dunkelheit finden können. Dabei richtet sich das blinde Jungtier auf und watschelt dem abgesenkten Kopf des ♀ entgegen.

(2) Beim Füttern der verschieden weit entwickelten Jungtiere läßt sich das ♀ in der Regel solange von den älteren Jungtieren unzerlegte Beutetiere abnehmen, bis diese alle satt sind. Wenn dann beim nächsten Beutetier, das das ♂ einträgt, kleine Jungtiere noch weiterbetteln, schaltet das ♀ auf das Programm des Häppchenfütterns.

(3) Das Sozialverhalten der Jungtiere zeigt – je nach Ernährungszustand und Nahrungsangebot – ein soziobiologisch interessantes Spektrum von Interaktionen, die von der altruistischen Geschwisterfütterung bis zum Kannibalismus reichen; auch das Grundschema des Fütterungsverhaltens der Altvögel zeigt eine Reihe von Abweichungen, die zumindest teilweise vom Nahrungsangebot mitbedingt werden. Biologisch wichtig ist dabei, daß trotz der extremen Altersunterschiede zwischen den Jungtieren einer Brut bei ausreichendem Nahrungsangebot die Versorgung aller Jungtiere gewährleistet ist. Tritt Nahrungsmangel auf, dann dienen die jüngsten den älteren Nestgeschwistern als Nahrungsreserve. Dadurch wird die Größe der Brut so weit verkleinert, daß die übrigbleibenden Jungtiere noch vom Brutpaar versorgt werden können.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Paul Bühler, Institut für Zoologie, Universität Hohenheim, 7000 Stuttgart 70

Summary

Barn Owls breeding in captivity were investigated to determine: (1) How the birds feed the young ones which are blind and do not gape, (2) how the parent birds distinguish between those young which can only take up small bits of meat and those which can swallow entire prey items, and (3) what regulating systems lead to an optimal supply of young birds.

(1) When feeding owlets just a few days old, the female uses a special „bit-feeding program“ (fig. 6). She dismembers the prey with talons and beak (fig. 3, fig. 6 b) and feeds only selected pieces of offal and meat (fig. 6 d). Gut and pieces with bones or hair are eaten by the parent bird (fig. 4, fig. 5, fig. 6 c). In delivering the food the fast chattering call of the female and the snoring begging call of the young one helps the partners to locate each other acoustically so that their beaks can contact in the dark. The call of the female also causes the blind chick to raise up and waddle towards the bent-down head of the parent bird (fig. 6 e, f, g; fig. 7; fig. 8).

(2) When feeding the owlets of different ages (cf. fig. 1), the female usually allows the older chicks to take the undivided prey items from her (fig. 9) until all of the older chicks are satisfied. If small chicks still go on begging when the male carries in the next prey animal (fig. 2, fig. 6 a), the female switches to the bit-feeding program (cf. fig. 10).

(3) The social behaviour of the owlets varies from altruism to cannibalism depending on their state of nutrition. Feeding behaviour of parent birds also varies with food supply. With sufficient resources the food is distributed between all young birds inspite of the extreme differences of their ages. In the case of shortage of food the younger owlets are disadvantaged, and within the next step they serve as a food reserve for the older. This controlled reduction in the number of offspring allows the parent birds to successfully raise remaining young.

1. Einleitung

Im Gegensatz zur Mehrzahl der Vogelarten gemäßigter Breiten ist die Schleiereule ein Gelegenheitsbrüter. Ihre Fortpflanzungsaktivität ist nicht starr über einen photoperiodischen Mechanismus an eine bestimmte Jahreszeit gebunden, sondern an Zeiten mit ausreichendem Mäuseangebot, die ihrerseits breit übers Jahr verteilt sind. Durch diese Steuerung der Brutaktivität vermeidet die Schleiereule einerseits Energieverschwendung, indem sie in mäusearmen Jahren keine Gelege zeitigt, die sie ohnehin nicht groß ziehen könnte. Andererseits vermag sie ein plötzlich auftretendes – aber zeitlich begrenztes – Überangebot an Nahrung durch schnelle Produktion großer Gelege, durch Zweit- und Schachtelbruten (SCHUBERT 1959, AMES 1967, POHLE 1967, SCHMIDT 1973, SCHÖNFELD 1974, ALTMÜLLER 1976) optimal zu nutzen (BÜHLER, 1964, 1965, 1977). Im Rahmen dieser Strategie des Abwartens günstiger Gelegenheiten ist es u. a. vorteilhaft, daß das ♀ in der bekannten Weise (KLEINSCHMIDT, 1906, GUÉRIN, 1928) mit der Ablage des ersten Eies zu brüten beginnt, so daß die zuerst schlüpfenden Jungvögel so früh wie möglich am Nahrungsangebot der Umwelt teilhaben können. Zwangsläufig ergibt sich aber aus diesem Bebrütungsmodus, daß zwischen den heranwachsenden Geschwistern ausgeprägte Größenunterschiede auftreten. Da der Legeabstand bei der Schleiereule in der Regel zwei Tage beträgt und die Gelege in ausgeprägten Mäusejahren z. T. mehr als zehn Eier

umfassen, können sich die Schlupftermine über drei Wochen verteilen. Die Schleiereule ist wahrscheinlich die Vogelart, bei der die extremsten Größenunterschiede innerhalb einer Brut überhaupt auftreten. Bei den Singvogelarten der Gattungen *Sitta* und *Parus* beginnt dagegen die Bebrütung des Geleges erst etwa ein oder zwei Tage vor der Ablage des letzten Eies, so daß beim Schlüpfen nur eine Entwicklungsdifferenz von ein oder zwei Tagen entsteht (Abb. 1, oben). Trotzdem bewirkt schon diese kleine Differenz regelmäßig, daß das Jüngste wegen Benachteiligung bei der Fütterung vorzeitig zugrunde geht (LÖHRL 1957, 1968, NEUB 1979). Auch von verschiedenen Greifvogelarten wie Mäusebussard (*Buteo buteo*), Schreiadler (*Aquila pomarina*) und Bartgeier (*Gypaetus barbatus*) ist bekannt, daß regelmäßig das Jüngste einer Brut schon vor dem Ausfliegen zugrunde geht (WENDLAND 1958 a und b, THALER und PECHLANER 1979), obwohl deren Bruten in der Regel wesentlich kleiner sind als die der Singvogelarten oder gar der Schleiereule. Speziell für die Schleiereule stellt sich deshalb die Frage, wie bei dieser Art die Elternvögel es bewältigen, ihre extrem verschieden weit entwickelten Jungtiere altersgemäß zu füttern (Abb. 1, unten).

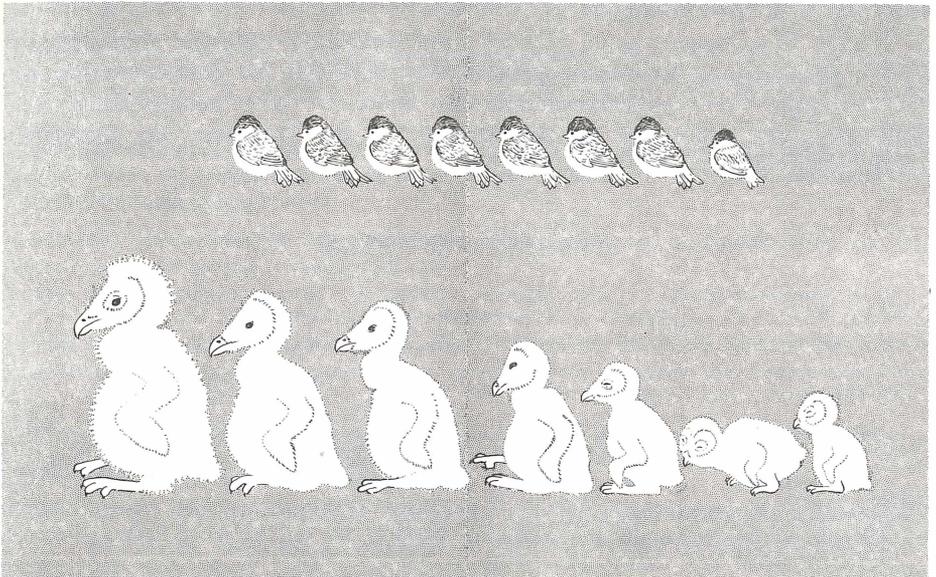


Abb. 1 Vergleich der Größenunterschiede in einer Meisenbrut und in einer Schleiereulenbrut (schematisiert).

Weiterhin ist seit HEINROTH (1927) und HUBL (1954) immer noch ungeklärt, wie die kleinen Jungtiere während der ersten Tage, wenn sie nur etwa 15 g wiegen, blind sind, nicht wie Singvögel sperren und noch keine ganzen Beutetiere verschlingen können, überhaupt gefüttert werden.

Schließlich ergibt sich aus der synökologischen Verkoppelung zwischen der Schleihereule und den Kleinsäugerarten mit schwankenden Populationsdichten die Frage nach Regel- und Steuerungssystemen im Brutpflegeverhalten der Schleihereule, die bei dem Rückgang des Beutetierangebots eine proportionale Verkleinerung der Brut ermöglichen. Daß solche Systeme wahrscheinlich sind, zeigt das bei Tierarten mit schwankendem Nahrungsangebot häufig beobachtete Phänomen des vorzeitigen Verschwindens von Jungtieren, das in der Literatur auch als Kannibalismus, Syngenophagie, Kainismus, Kronismus und „brood reduction“ beschrieben wurde (VOOUS 1951, SCHÜZ 1957, WENDLAND 1958 b, RICKLEFS 1965, JESERICH 1967, LÖHRL 1968, KUKK 1969, BAUDVIN 1978).

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden deshalb an in Gefangenschaft brütenden Schleihereulen Beobachtungen und experimentelle Manipulationen durchgeführt, um folgende Fragen zu klären:

1. In welcher Weise füttern die Altvögel die noch blinden Jungtiere?
2. Wie differenzieren Altvögel zwischen den sehr kleinen Jungtieren, die noch keine unzerlegten Beutetiere aufnehmen, und den größeren, die schon ganze Mäuse verschlingen können?
3. Welche Steuerungssysteme sichern eine möglichst optimale Nutzung des jeweils vorhandenen Nahrungsangebotes bzw. bewirken bei einer nachträglichen Verringerung der Populationsdichte der Beutetiere eine nachträgliche Verkleinerung der Brutgröße, so daß einem Teil der Jungtiere das Überleben ermöglicht wird?

2. Material und Methode

2.1 Bei den untersuchten Gefangenschaftstieren handelt es sich um acht Individuen, die 1961 als gefährdete Nesthäkchen aus Spätbruten entommen und von Hand aufgezogen worden waren, und um etwa 20 Abkömmlinge in zweiter und dritter Generation. Taxonomisch sind die Tiere, die aus dem nordwürttembergischen Neckarland stammen, wegen der Färbungsvariation als Vertreter einer *albavittata*-Mischpopulation einzuordnen (vgl. KLEINSCHMIDT 1906 und VOOUS 1950).

2.2 Um erfolgreiche Brutpaare zusammenzustellen, wurden die Tiere in Zweiergruppen in Volieren (6 x 3 x 2 m) mit je einem kleinen Aufenthaltshäuschen gehalten, in denen je ein Brutkasten in etwa anderthalb Meter Höhe montiert ist. Falls trotz reichlicher Fütterung mit Eintagsküken (vgl. BÜHLER, 1965) nach einer gewissen Zeit keine Brutaktivität mit befruchteten Eiern einsetzte, wurden die Tiere in den Zweiergruppen neu kombiniert. Während der Zeit der Brutaktivität wurden als Nahrung tote Mäuse in die Außenvoliere gelegt, so daß die ♂ ähnlich wie bei wildlebenden Paaren nachts die Beutetiere von außen in den Brutraum eintragen konnten. Als Voraussetzung für die unmittelbare Beobachtung des Fortpflanzungsgeschehens wurden erstens die Paare an schwache Dauerbeleuchtung gewöhnt (25-Watt-Birne ein Meter vom Nestplatz entfernt), zweitens wurde ein

mit Zeltbahnen und Gazevorhängen optisch abgeschirmter Ansitz etwa 80 cm vor dem Brutkasten eingerichtet, und drittens die Vorderwand des Brutkastens so aus abnehmbaren Brettchen konstruiert, daß – nachdem das Brutgeschehen im geschlossenen Kasten angelaufen war – die Einflugöffnung in der Vorderwand von Tag zu Tag um jeweils fünf Zentimeter verbreitert werden konnte, bis der ganze Nestplatz vom Ansitz aus einsehbar war. Im Ansitzversteck wurden die beobachteten Verhaltensdetails protokolliert, Kleinbildaufnahmen geblitzt und mit einem Uher-Gerät Tonbandaufnahmen der Lautäußerungen gemacht.

2.3 Die Beobachtungen an den Volierentieren wurden durch Befunde an einem Kaspar-Hauser-Paar (separate Handaufzucht vom Schlupf an) ergänzt, das in einem durch Frontscheibe gut einseharen Laborkäfig (1 x 0,7 x 0,7 m) gebrütet und Junge aufgezogen hat, und an einzelnen handzahmen Schleiereulen, die an Freiflug in Räumen gewöhnt sind.

2.4 Zur Klärung der Frage, wie die Alttiere es bewältigen, bei der Aufzucht großer Bruten zwischen frisch geschlüpften und älteren Individuen so zu differenzieren, daß alle altersgemäß gefüttert werden, wurden einem unter Beobachtung stehenden Paar, als es schon 35- bis 50tägige Nestlinge hatte, mehrmals ein frisch geschlüpftes Jungtier bzw. ein schlüpfendes Jungtier im Ei aus einer anderen Gefangenschaftsbrut zugesetzt.

2.5 Außer den Tieren der ersten Gruppe wurde etwa die Hälfte aller Nachkommen von Hand aufgezogen, wobei ebenfalls ethologische und ontogenetische Details protokolliert und photographisch festgehalten und Tonbandaufnahmen gemacht wurden. Zur Klärung der Frage, welche ethologischen Anpassungen es den Jungtieren verschiedener Entwicklungsstufen ermöglichen, gemeinsam heranzuwachsen, ohne daß die kleineren in ihrer Entwicklung gehemmt werden, wurden Jungtiere aus Bruten verschiedenen Alters gemeinsam von Hand aufgezogen.

2.6 Zur Klärung des Einflusses von Nahrungsmangel auf das Sozialverhalten der Jungtiere wurden zwei unterernährte Wildtiere, die im Alter zwischen sieben und zwölf Tagen kurz vor dem Verhungern aufgefunden worden waren, dem Nest entnommen und gemeinsam mit normal ernährten und etwa gleichaltrigen Jungtieren von Hand aufgezogen.

2.7 Zur Überprüfung der Hypothese von HEINROTH (1927) schließlich, nach der die einfache Berührung des Schnabelwinkels des Jungtieres mit einem kleinen Fleischstückchen durch das ♀ die Aufnahme des Fleischstückchens durch das Jungtier auslöse, wurde bei zwei vom Schlupf an künstlich großgezogenen Jungtieren während der ersten acht Lebenstage, als sie die Augen noch nicht öffnen konnten, die entsprechende Berührung des Mundwinkels durch das ♀ mit einer Holzpinzette beim Füttern regelmäßig simuliert.

Herr WOLFGANG EPPLE hat das Rohmanuskript kritisch gelesen und die Funktionen der beschriebenen Phänomene mit dem Autor diskutiert.

3. Befunde

3.1 Fütterung der Jungtiere während der ersten Woche nach dem Schlupf

3.1.1 Die unmittelbare Beobachtung der fütternden Altvögel vom Versteck aus ergab folgende Einzelheiten (vgl. Abb. 6):

(a) Das ♂ trägt ein Beutetier, das es mit dem Schnabel hält, aus der Außenvoliere in den Nistkasten ein und übergibt es dem hudernden ♀ (Abb. 2 und 6 a).

(b) Das ♀ übernimmt die Beute mit dem Schnabel und ergreift sie mit beiden Fängen, wobei es auf den Fersenschwielen breitbeinig über der Brut sitzen bleibt.

Gleichzeitig hebt es in auffälliger Weise den Körper steil an und stützt ihn seitlich mit den Flügeln ab (vgl. Abb. 6 d mit 6 a). Nach beknabberndem Ertasten der Kopfregion des Beutetieres wird der Kopf durch Zerren und Reißen abgetrennt (Abb. 3 und 6 b).

(c) Der abgetrennte Kopf wird in keinem Fall an das kleine Jungtier verfüttert, sondern vom ♀ vorweg selbst gefressen (Abb. 6 c). Das gleiche gilt auch für sehnige Gewebefetzen, die sich nur mit besonderem Kraftaufwand abreißen lassen, zähe Fellstücke (Abb. 4), und auch für die klebrigen Darmstücke (Abb. 5).

(d) Das ♀ zupft mit dem Schnabel aus der Thoraxregion des Beutetieres ein Stückchen Herz- oder Muskelfleisch oder Leber heraus (Abb. 6 d) und –

(e) – hält es mit gesenktem Kopf, leicht geöffnetem Schnabel und geschlossenen Augen vor dem Brustgefieder (Abb. 6 e). Gleichzeitig läßt es einen schnellen gluckernden Laut hören, der mehrere Sekunden anhält und aus etwa 15 bis 20 Einzellauten pro Sekunde besteht (Spektrogramme in BÜHLER & EPPLE 1980), und entfernt an den Lockruf einer Haushuhn-Glucke erinnert, die ihren Küken z. B. einen Wurm präsentiert.

(f) Wenn das noch embryohaft unbeholfen wirkende Küken längere Zeit nichts gefressen hat, richtet es sich mit dem Ertönen des Gluckerlautes in überraschend zielstrebigter Weise auf und watschelt auf den gesenkten Kopf des ♀ zu, wobei das blinde Jungtier schließlich durch das Brustgefieder nach außen dringt (Abb. 4 und 6 f). Gleichzeitig läßt der Jungvogel einen zarten hellen Schnarchlaut hören, der etwa alle Sekunde wiederholt wird und jeweils etwa eine viertel Sekunde dauert (Spektrogramme in BÜHLER & EPPLE 1980).

(g) Wenn das rufende Jungtier unterhalb des mütterlichen Schnabels erscheint, senkt das ♀ den Kopf weiter ab und nähert so das Häppchen noch mehr dem Jungtier, bis es schließlich zur Berührung kommt (Abb. 6 g) und das Jungtier den Nahrungshappen ergreift und verschlingt. Die Schnäbel der beiden Partner sind während der Übergabe um etwa 90 bis 180 Grad gegeneinander versetzt (Abb. 7 und 8).

Der eigentliche Fütterungszyklus (d bis g in Abb. 6) kann mehr als 15mal mit demselben Jungtier wiederholt werden. Wenn schließlich kein Jungtier mehr dem gluckernden ♀ das Häppchen abnimmt, „wartet“ das ♀ noch etwa fünf Sekunden und verschluckt dann den Happen selbst. Anschließend verschlingt es auch noch den Rest der Maus, den es mit den Fängen gehalten hatte (in der Regel Beckenregion mit Hinterbeinen, Schwanz und Fell). Wenn das ♂ beim Füttern anwesend ist, kommt es auch vor, daß das ♀ zum Schluß sich mit der Restmaus dem ♂ zuwendet, gluckert, und daß dann das ♂ das Nahrungsobjekt übernimmt und



Abb. 2 Das ♂ bringt dem hudernden ♀ (dunkler Ring) eine Maus.



Abb. 3 Das ♀ beim Zerlegen einer Maus.

auffrißt. Da das ♂ erst abends mit der Dämmerung beginnt Beutetiere einzutragen, läuft der Vorgang der Fütterung vor allem nachts ab, also (wenn keine Hilfsbeleuchtung eingeschaltet ist) im Dunkeln.

3.1.2 Bei der Fütterung der noch blinden Jungeule mit der Pinzette ergab sich, daß der taktile Reiz der Berührung des Schnabelwinkels beim ruhenden Jungtier keine Freßaktivität auslöst. Hat ein Jungvogel dagegen sich aufgerichtet, löst die Berührung der hornigen Teile des winzigen Schnabels suchende Auf-und-zu-Bewegungen der Kiefer aus. Ergreift das Jungtier hierbei ein Nahrungshäppchen, wird das Häppchen anschließend von der Zunge erfaßt und in den Schlund



Abb. 4 Das ♀ verschlingt gerade ein Stück Maus mit Fell (aus dem Brustgefieder ragt der Schnabel eines fünftägigen bettelschnarchenden Jungtieres heraus).

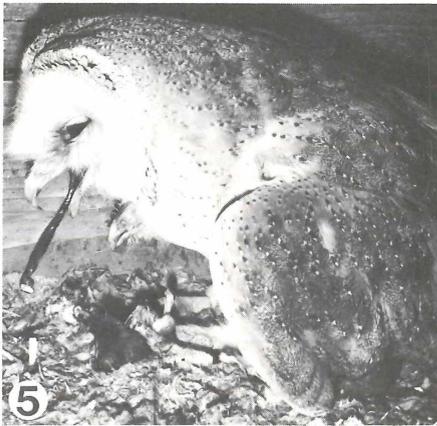


Abb. 5 Das ♀ beim Verschlingen eines Darmstückes (dahinter der Schnabel eines zwanzigtägigen Jungtieres).

gedrückt, von wo es durch eine (aus der Nähe durch die Haut gut erkennbare) peristaltische Welle des Oesophagus in den Magenbereich hinabgeschoben wird.

Für die Diskussion der Funktion des Guckerlautes ist auch die Wachstumsgeschwindigkeit handaufgezogener Jungtiere von Interesse: Während der ersten Tage, in denen sie noch keine ganzen Beutetiere verschlingen können, läßt sich das Schlingverhalten ohne akustischen Auslöser nur bei sehr hungrigen Jungtieren auslösen. Sie wachsen deshalb auch nicht so schnell heran wie Jungtiere, die von einem ♀ gefüttert werden. Dem entsprechend wogen drei handaufgezogene

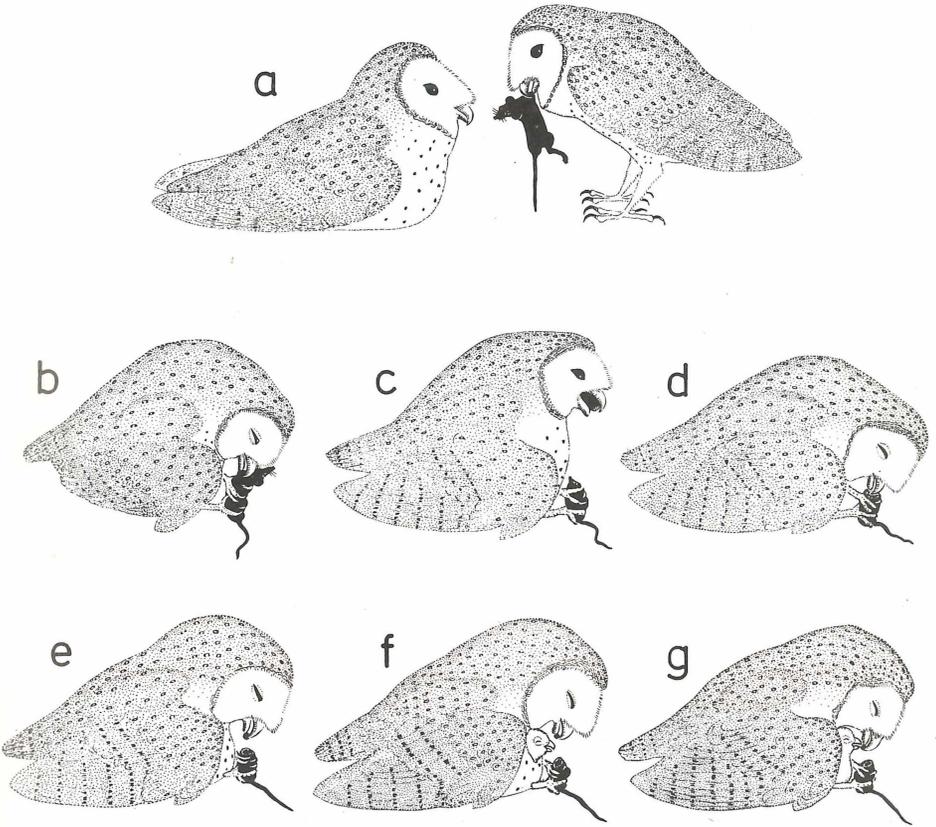


Abb. 6 Die Fütterung eines wenige Tage alten Jungtieres. a: Das ♂ übergibt Beute an das ♀, b: das ♀ trennt den Kopf der Maus ab, c: das ♀ verschlingt Kopf, Darm, etc., d: das ♀ zupft Häppchen aus dem Inneren des Beuteltieres, e: das ♀ läßt den Gluckerruf (mit Häppchen im Schnabel) ertönen, f: das bettelschnarchende Jungtier durchdringt das Brustgefieder, g: Übergabe des Häppchens an das Jungtier.

Tiere jeweils im Alter von zwei Tagen nur 13 g, 17 g und 18 g – drei von einem ♀ aufgezogene dagegen 20 g, 22 g und 24 g.

3.2 Die Unterscheidung der verschiedenen großen Jungtiere durch die Elternvögel beim Füttern

Wenn sich im Nest sowohl Jungtiere befinden, die schon selbständig ganze Mäuse verschlingen, als auch jüngere, die noch mit Häppchen gefüttert werden müssen, hängt es in der Regel von der Intensität des Bettelschnarchens und

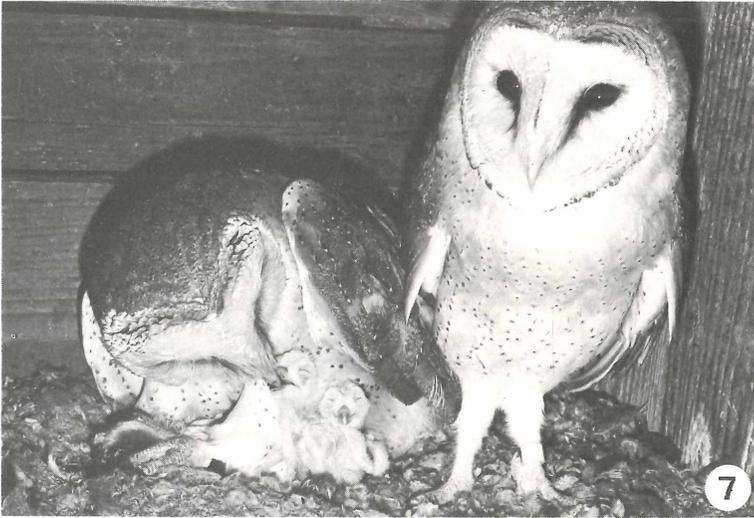


Abb. 7 Das ♀ übergibt ein Fleischstückchen an ein dreitägiges Jungtier (der stehende Vogel ist das ♂, das zuvor die Maus gebracht hat, die der fütternde Vogel in den Fängen hält; das kleinere Jungtier ist eintägig).

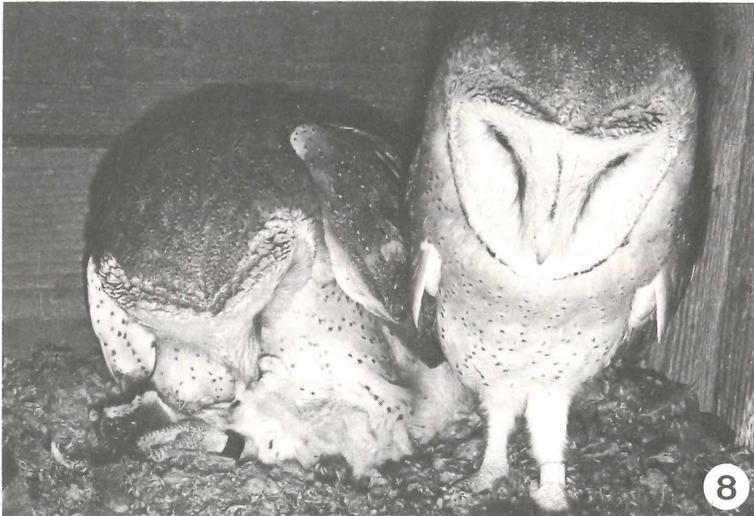


Abb. 8 Verfüttern eines Fleischhäppchens – die Schnäbel von Jungtier und Altvogel sind um fast 180° gegeneinander versetzt.

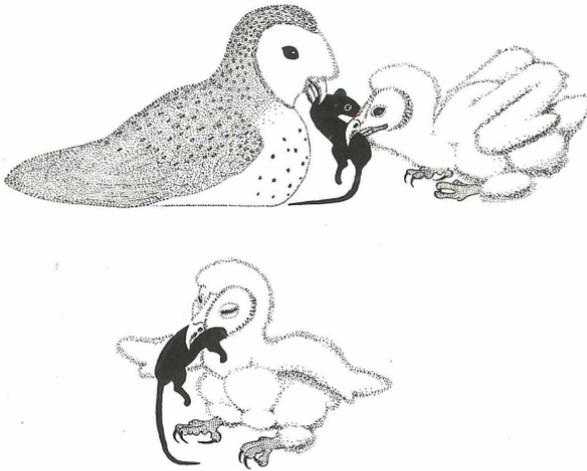


Abb. 9 Übergabe einer unzerlegten Maus an ein halbwüchsiges Jungtier. a: Das Jungtier zieht an der Maus, die das ♀ im Schnabel hält und dann freigibt, b: das Jungtier beim Verschlingen der Maus.

Drängels der älteren ab, in welcher Reihenfolge die einzelnen Tiere gefüttert werden:

3.2.1 Sind die älteren Jungtiere gesättigt, und die jüngeren schon eine Zeit lang ohne Nahrung, läuft die Fütterung so ab, wie in Abb. 6 dargestellt. Sind dagegen die älteren längere Zeit nicht gefüttert worden, betteln sie intensiv, wenn das ♂ die Maus einträgt und dem ♀ übergibt. Wenn dann eines der Halbwüchsigen versucht, dem ♀ die Maus zu entreißen (Abb. 9, oben), gibt das ♀ die Beute frei, indem es leicht den Schnabel öffnet. Anschließend verschlingt das Jungtier die Maus (Abb. 9, unten). Besonders erregt bettelnde Halbwüchsige entreißen die Maus auch unmittelbar dem bringenden ♂. Die Abgabe ganzer Mäuse an ältere Jungtiere kann so lange wiederholt werden bis alle älteren satt sind. Wenn dann nach der Übergabe der nächsten Maus an das ♀ kein älteres Jungtier mehr an der Maus zieht, aber Bettelrufe von den kleinen Jungtieren zu hören sind, packt das hockende ♀ wieder das Beutetier mit den Fängen und läßt das bekannte Programm des Häppchenfütterns ablaufen.

3.2.2 Es treten auch Abweichungen von diesem Schema auf: Wenn die Mehrzahl der Jungtiere oder alle schon ganze Mäuse verschlingen, läßt sich zunehmend häufig beobachten, daß sowohl das ♀ als auch das ♂ unzerlegte Mäuse aktiv an Jungtiere verfüttern: Sie halten die Beute einem Jungtier vor oder tragen sie zu – manchmal glücken sie auch dabei. Gelegentlich läßt sich auch eine Abweichung von der oben beschriebenen Reihenfolge beobachten: Das ♀ gibt – trotz laut

bettelnder älterer Jungtiere – zunächst nicht die Maus an ein älteres ab, sondern zerlegt sie und versorgt vorweg die mit heller Stimme bettelnden Kleinen. Weiterhin kommt es vor, daß das ♀ beim Häppchenfüttern den abgetrennten Kopf, Happen mit Fell, die Beckenregion mit Hinterbeinen und Schwanz etc. an ältere Jungtiere verfüttert, statt sie selbst zu verschlingen. Schließlich hat bei einem Paar, das reichlich mit Nahrung versorgt wurde und nur ein Jungtier zum Aufziehen hatte, das ♀ noch mit Häppchen gefüttert, als das Junge schon zwischen 20 und 30 Tagen alt war, also zu einer Zeit, zu der die Jungeulen unter normalen Bedingungen schon längst ganze Mäuse verschlingen (vgl. Abb. 5).

3.3 Zur Optimierung der Jungtierversorgung

Nach HUBL (1952) war bei den von ihm aufgezogenen Jungtieren „Streitsucht und Freßegoismus sehr stark ausgeprägt“. Demgegenüber fiel bei den ersten von mir handaufgezogenen Tieren zunächst gerade das Fehlen von Futterneid und Angriffsbereitschaft auf. Jungtiere, die ich später kurz vor dem Verhungern in einem Wildnest gefunden und ebenfalls von Hand großgezogen hatte, verhielten sich allerdings noch viel aggressiver als Hubls Tiere. Im folgenden werden deshalb die Befunde an gut ernährten Jungtieren, an zeitweilig stark unterernährten Jungtieren und an Adulten getrennt dargestellt.

3.3.1 Die durchgehend gut ernährten Jungtiere zeigen, wenn sie halbwüchsig oder flügge sind, gegenüber Nestgeschwistern ein ausgesprochen aggressionsarmes Verhalten und wenig oder keinen Futterneid (sie entreißen sich nicht gegenseitig Nahrungsobjekte; wenn sie ein Nahrungsobjekt im Schnabel halten, drohen sie wenig oder gar nicht gegenüber den Nestgeschwistern). Weiterhin praktizieren sie regelmäßig soziale Gefiederpflege, sie schnäbeln mit ihren Nestgeschwistern (vgl. Abb. 16 in BÜHLER & EPPLE 1980) und sie dulden, daß kleinere Jungtiere sich zwischen sie schieben und sich von ihnen wärmen lassen. Einzeln vom ♀ aufgezogen, fangen sie – wie schon beschrieben – sehr spät an, unzerlegte Beutetiere zu verschlingen.

Schließlich füttern gut ernährte Jungtiere auch ihre Geschwister und zwar sowohl in der Form eines passiven Feilbietens als auch in der Form eines aktiven Zutragens (vgl. auch BUNN & WARBURTON 1977 sowie EPPLE 1979): (1) Beim Feilbieten richtet sich ein halbwüchsiges Jungtier, das eine Maus mit dem Schnabel zu fassen bekam, mit dem Nahrungsobjekt auf, so daß das Beutetier gut sichtbar wird und läßt den gleichen Gluckerlaut hören wie die fütternden Elterntiere. Die Nestgeschwister schauen daraufhin zu dem gluckernden Tier hin, und eventuell hungrige reagieren mit Bettelschnarchen, Herbeikommen und indem sie an der Maus ziehen, wobei dann der fütternde Partner – wiederum wie

ein Elternvogel – das Nahrungsobjekt freigibt. Ausgelöst wird das Verhalten in der Regel dadurch, daß das Jungtier z. B. bei dem Umherspringen und -schreiten, das für halbwüchsige Schleiereulen typisch ist, auf eine abgelegte Maus stößt und sie mit dem Schnabel erfaßt. (2) Das aktive Zutragen von Nahrungsobjekten ist für flügge oder fast flügge Jungtiere charakteristisch. Sie nehmen, wenn sie ein jüngeres Eulenküken beim „Bettelschnarchen“ hören, ein Nahrungsobjekt gezielt aus der Umgebung des Nestes auf und tragen es dem bettelnden Jungtier zu.

3.3.2 Zeitweilig stark unterernährte Jungtiere zeigen eine Reihe von abweichenden Verhaltensbesonderheiten, und zwar auch nachdem sie wieder regelmäßig reichlich Nahrung erhalten:

Sie versuchen anderen Jungtieren in aggressiver Weise Beutetiere zu entreißen – und zwar auch dann, wenn sie schon einen vollen Magen haben.

Wenn sie ein Nahrungsobjekt mit dem Schnabel halten, zeigen sie gegenüber den Nestgeschwistern Aktionen der Abwehr. Sie ducken sich drohend, schirmen das Nahrungsobjekt mit gewölbten Flügeln ab und/oder drehen sich mit dem Beutetier zur Seite.

Wenn sie mehr Nahrung erhalten, als sie fressen können, geben sie diese nicht an Nestgeschwister weiter, sondern tragen sie in einen dunkleren Winkel in der Nestplatzumgebung und legen sie dort ab.

Sie zeigen im Vergleich zu den durchgehend gut ernährten Nestgeschwistern eine deutlich erhöhte Intensität, Häufigkeit und Ausdauer beim Bettelschnarchen – und zwar auch dann, wenn sie vollgefressen sind. Die Neigung, den Schnarchlaut hören zu lassen, ist so ausgeprägt, daß die Tiere sogar in speziellen Situationen, in denen ein normal aufgewachsenes Jungtier das Drohrauschen oder das Zirpen hören lassen würde (vgl. BÜHLER & EPPLE 1980), ausschließlich mit dem Schnarchlaut reagieren.

Zeitweilig stark unterernährte halbwüchsige Jungtiere schließlich zeigen – was besonders auffällig ist – keine Hemmung, ein kleineres Jungtier mit dem Schnabel zu ergreifen und zu töten, und zwar selbst dann nicht, wenn das kleine Jungtier gesund und ungeschwächt ist und beim Ergriffenwerden heftig mit dem arteigenen Zirplaut „protestiert“. Im Gegenteil: Wenn man ihnen z. B. in der hohlen Hand ein zirpendes Jungtier so vorhält, daß sie es nur hören können, knabbern und beißen sie offensichtlich gerade wegen des Zirplantes in gierig-triebhafter Weise an den Fingern herum. Auch das Verhalten der sozialen Gefiederpflege ist abgewandelt. Statt der entspannten kraulenden Bearbeitung des Kleingefieders eines Partners und dem Durch-den-Schnabel-Ziehen der größeren Konturfedern, die für die soziale Gefiederpflege gut ernährter Halbwüchsiger typisch ist, zupfen und ziehen die zeitweilig unterernährten Tiere in grob wirkender Weise am Kleingefieder oder am Schnabel jüngerer Nestgeschwister – und zwar wiederum

trotz oder gar wegen deren erregtem Zirpen. In der Regel weicht zwar das jüngere Tier aus, und im Extremfall wehrt es sich gar aus der Rückenlage mit Abwehrschlägen der Fänge, aber in insgesamt drei Fällen konnte ich feststellen, daß Halbwüchsige gesunde jüngere Nestgeschwister getötet und aufgefressen hatten.

3.3.3 Schließlich ergaben sich auch bei geschlechtsreifen Tieren einige Beobachtungen – über die in den Abschnitten 3.1 und 3.2 dargestellten hinaus, die im Zusammenhang mit der Regulation der Brutgröße noch in die Diskussion einzu beziehen sein werden:

Bei der Fütterung des frischgeschlüpften Kükens durch den Muttervogel kommt es sehr leicht zu Entgleisungen des normalen Ablaufs, so daß das ♀ das Jungtier als Nahrungsobjekt behandelt und verfüttert oder, wenn kein weiteres Nestgeschwister anwesend ist, selbst auffrißt. Bei einem ♀ z. B., das vom Schlupf an handaufgezogen worden war, und im Paarungsverhalten Störungen erkennen ließ, kam es in insgesamt sechs Fällen – ohne erkennbaren Anlaß – zu Kannibalismus gegenüber einem frisch geschlüpften Jungtier. Auch bei einem ♀, das ansonsten eine größere Zahl von Jungtieren erfolgreich groß gezogen hat, konnte ich ebenfalls in sechs Fällen feststellen, daß ein frisch geschlüpftes Jungtier getötet und als Nahrung verwendet worden war – und zwar bei diesem ♀ in allen Fällen dann, wenn ihm unmittelbar nach dem Schlupf keine frischtoten Mäuse zur Verfügung standen.

Bei einem ♀ mit Halbwüchsigen, dem nachträglich frischgeschlüpfte Jungtiere zugesetzt worden waren (vgl. Abschnitt 3.2), ergab sich folgendes: Zunächst begann das ♀ mit Hudern und – wie beschrieben – auch mit Häppchenfüttern. Nach einigen Tagen aber vernachlässigte das ♀ die Huderaufgabe zusehends, obwohl das inzwischen zweieinhalb tägige Jungtier in regelmäßigen Abständen zirpte, was wenige Wochen früher das ♀ veranlaßt hätte, das Eulenküken zu wärmen.

Ein zweijähriges, allein gehaltenes ♂, das unvermittelt mit halbwüchsigen Jungtieren zusammengebracht wurde, die ihren schnarchenden Bettelruf hören ließen, ergriff als erste Reaktion eine am Boden liegende tote Maus und trug sie den bettelnden Jungtieren zu. Ein anderes einzelgehaltenes und achtjähriges Tier (vermutlich ein ♂) zeigt rund-ums-Jahr täglich das Häppchenverfüttern mit Gluckerlaut im Leerlauf: Das Tier, das hauptsächlich tote Eintagsküken als Nahrung geboten bekommt, reißt beim Fressen Kopf, Hautstücke und Happen mit Skelett-Teilen heraus und verschlingt sie. Sobald es aber ein Häppchen Leber oder ähnliches zu fassen bekommt, neigt es den Kopf abwärts und läßt mehrmals den Gluckerlaut hören, bevor es das Häppchen nach etwa fünf bis zehn weiteren Sekunden verschlingt – also nach einer „Wartezeit“ wie sie auch von einem ♀ in der Fortpflanzungsphase beim tatsächlichen Füttern eingehalten wird.

4. Diskussion

4.1 Zur Fütterung der wenige Tage alten Jungtiere

Schon HEINROTH (1927) hat darauf hingewiesen, daß es noch ungeklärt ist, wie die Eulen ihre Jungen im Dunkel füttern. Ein optisch kontrolliertes Hineinstecken von Nahrungsstückchen in den weit geöffneten Schlund des sperrenden Jungvogels wie bei Singvögeln kommt wegen Dunkelheit, und weil den Eulen das Sperrverhalten fehlt, nicht in Frage. Gezielt die Nahrung vom Elternschnabel abnehmen, wie das junge Möwen und Greifvögel tun, können die Eulen ebenfalls nicht – wieder wegen der Dunkelheit und weil die jungen Schleiereulen erst ab dem siebten Tag ihre Augen öffnen. HEINROTH und später auch SCHERZINGER (1980) gingen davon aus, daß das ♀ den Schnabelwinkel des Jungtieres mit einem Fleischstückchen ertaste und daß durch diese Berührung das Jungtier veranlaßt wird, sich am Fütterungsgeschehen zu beteiligen. Nach BUNN & WARBURTON (1977) müssen bestimmte Borsten der Schnabelbasis berührt werden. Die Beobachtungen im Rahmen vorliegender Untersuchung zeigen jedoch, daß die taktile Reizung des Schnabelwinkels als primärer Auslöser keine Bedeutung hat.

Dagegen bewirkt der Gluckerlaut des ♀ beim Jungtier, daß es sich aufrichtet und sich auf die Kopfreion des ♀ zubewegt (offensichtlich ist das Jungtier schon vom ersten Tag an in der Lage, die Schallquelle des Gluckerns zumindest grob zu lokalisieren). Gleichzeitig ermöglicht der Bettellaut des Jungtieres dem ♀, das Jungtier akustisch zu orten, so daß die beiden Schnäbel aufeinander zu bewegt werden können und sich schließlich berühren. Erst in dieser Berührung spielt die taktile Reizung eine Rolle – allerdings nicht über die Mundwinkelregion oder Borsten an der Schnabelbasis, sondern durch die einfache Berührung der hornigen Teile der Schnäbel. Optische Wahrnehmung hat wegen der Dunkelheit keine Bedeutung bei der Fütterung: Dem entspricht, daß das Jungtier während der ersten Woche die Augen nicht öffnen kann, und daß das ♀ während des Fütterns die Augen zukneift (Abb. 7 und 8). Wie wesentlich der Gluckerlaut für das Fütterungsgeschehen ist, zeigt der Vergleich des Wachstums während der ersten Tage nach dem Schlupf zwischen handaufgezogenem Jungtier und vom ♀ aufgezogenem (vgl. 3.1.2). Damit ein solches Küken gefüttert werden kann, muß es sich aufrichten. Wenn es längere Zeit nichts gefressen hat, tut es das spontan. Aber ohne spezielle akustische Hilfsgeräte, mit denen man den Gluckerlaut in unmittelbarer Nähe des Jungtieres ertönen lassen kann, gelingt es nicht, beim handaufgezogenen das Sich-Aufrichten so häufig auszulösen, daß es genau so schnell wächst wie das vom ♀ gefütterte.

Beim Zerlegen der Beutetiere unterscheidet das ♀ offensichtlich drei verschiedene Kategorien von Nahrungsstückchen, die von ihm auch in verschiedener Weise verwendet werden: (1) Grobe und z.T. sperrige Happen mit relativ geringerem Nährgehalt (wie der abgetrennte Kopf, Stücke mit Knochen oder Fell

und die Beckenregion mit Extremitäten), die während der Zeit, nachdem die ersten Jungtiere geschlüpft sind, ausschließlich vom ♀ selbst verschlungen werden – später aber auch an ältere Jungtiere und gelegentlich auch an das ♂ abgegeben werden; (2) Dünndarmstücke, die immer mit Sorgfalt vom ♀ selbst verschlungen werden. Dies ist auffällig, weil erwachsene Tiere außerhalb der Brutzeit häufig herausgezogene Darmstücke wie angewidert fallen lassen. Wahrscheinlich ist die Gefährdung der bedunten Küken durch die klebrigen Darmschlingen so groß, daß durch natürliche Selektion die Koppelung des Darmfressens an die Brutzeit herausgezüchtet worden ist; (3) kleine und weiche Fleisch- und Eingeweidestückchen aus dem Inneren des Beutetieres. Diese Häppchen stellen während der ersten Tage nach dem Schlupf die einzige Nahrung der Eulenküken dar. Ob das Entscheidende beim Häppchenfüttern die Auswahl besonders nahrhafter Gewebeteile ist oder die mechanische Zerkleinerung, ist noch unklar (vgl. aber SCHERZINGER in GLUTZ & BAUER, 1980, S. 267).

4.2 Das Problem der gleichzeitigen Versorgung frisch geschlüpfter und älterer Jungtiere durch die Elternvögel

Im Normalfall werden ältere Jungeulen vorrangig mit unzerlegten Beutetieren versorgt. Es kommt aber vor, daß ein ♀ zuerst die Jüngeren mit Häppchen füttert. Für das Verständnis dieses Widerspruchs ist das Verhalten des ♀ von Interesse, das ein einzelnes Jungtier wochenlang ausschließlich mit Häppchen gefüttert hat (vgl. 3.2.3). Dieser Fall spricht nämlich dafür, daß das ♀ offensichtlich nicht spontan während der ersten drei Wochen mit der Abgabe ganzer Mäuse beginnt, sondern auf die hungrigen Halbwüchsigen reagiert. Ob die hungrigen Halbwüchsigen dabei akustisch durch Bettelschnarchen oder/und taktil durch Ziehen am Beutetier im Sinne eines angeborenen Mechanismus die frühzeitigere Umstellung im Verhalten des ♀ auslösen, oder ob die Halbwüchsigen das ♀ regelrecht konditionieren, das Programm der Abgabe ganzer Beutetiere zu bevorzugen, ist dabei offen. Wesentlich ist aber, daß die Entscheidung für eine der Alternativen vom Nahrungsangebot abhängt: Nur in dem besonderen Fall, in dem sehr viel Nahrung vom ♀ angeliefert wird, kann sich das ♀ gewissermaßen den Luxus leisten, kleine Jungtiere vorweg zu atzen, weil es nicht von den älteren bedrängt wird. Innerhalb der meisten Bruten werden aber regelmäßig einige der älteren Jungtiere so hungrig sein, daß das ♀ sich relativ früh „daran gewöhnt“, zuerst mit ganzen Mäusen zu füttern.

Bei der Steuerung des Verhaltens der Altvögel gegenüber den Jungtieren spielen offensichtlich neben dem Nahrungsangebot auch verschiedenartige Zeitprogrammierungen eine Rolle: Einerseits lassen Beobachtungen an einzeln gehaltenen Tieren, die z. B. rund-ums-Jahr das Häppchenfüttern im Leerlauf zeigen oder außerhalb der Brutphase spontan ältere Jungtiere mit Beutetieren versorgen, als möglich erscheinen, daß derartige Verhaltensweisen unabhängig von der Zeit

aktivierbar sind. Andererseits sind auch Zeitprogramme bei der Steuerung des Verhaltens der Altvögel gegenüber den Jungtieren beteiligt: (1) Die Bereitschaft des ♀ zu hudern, nimmt während der Nestlingsphase ab; (2) die Bereitschaft des ♀, „grobe Happen“ (Fleischstücke mit Fell und Knochen etc.) zu verfüttern, anstatt sie selbst zu verschlingen, nimmt zu; (3) die Bereitschaft des ♀, spontan unzerlegte Mäuse zu verfüttern, nimmt zu; und (4) die Bereitschaft des ♂, Beutetiere den Jungtieren unmittelbar zuzutragen, anstatt sie dem ♀ zu geben, tritt ebenfalls in zunehmendem Maße auf, sobald auch die jüngsten Küken Beutetiere unzerlegt verschlingen können. Wie diese Zeitprogramme gesteuert werden, ist wiederum offen.

4.3 Zur Optimierung der Jungtierversorgung

Wenn man das Verhalten verschieden ernährter Jungeulen vergleicht (3.3.1 und 3.3.2), fällt auf, wie in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot ein breites Spektrum verschiedener Varianten des Sozialverhaltens verwirklicht wird. Echter Altruismus in Form der Geschwisterfütterung kann auftreten, das Wärmen jüngerer Nestgeschwister, aber auch das Verstecken und Entreißen von Nahrungsobjekten und der krasse Egoismus der Geschwistertötung und des Kannibalismus.

Auch bei den Altvögeln ist – ebenfalls in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot – eine auffallende Plastizität sowohl bei der Versorgung der Jungtiere (vgl. 3.2 und 3.3.3) als auch bei der Festlegung des Brutbeginns und der Gelegegröße feststellbar (BÜHLER 1964, 1965, 1977).

Wenn man zusammenfassend die verschiedenen Brutpflegeprogramme der Altvögel und unterschiedlichen Realisierungen vergleicht, fällt in allen Bereichen eine große Gesamtvariation im Brutpflegeverhalten auf. Wahrscheinlich ist der genetische Anteil dieser Variation eine Anpassung an die von Jahr zu Jahr ungewöhnlich stark schwankenden schleiereulen-relevanten Umweltbedingungen, die sich besonders deutlich an extrem schwankenden Gelegegrößen ablesen lassen (Gelege zwischen vier und zwölf Eiern sind normal, Extremgrößen zwischen eins und fünfzehn kommen vor – SCHERZINGER & GLUTZ 1980). Anders formuliert: Da die Selektionswirkungen von Jahr zu Jahr variieren, werden die betroffenen, erblich fixierten ethologischen Merkmale nicht in dem Maße wie bei vielen anderen Arten durch stabilisierende Selektion vereinheitlicht. Die auffallende Gesamt-Variation im Bereich der Fortpflanzungsaktivität ist also teilweise die Folge einer großen genetischen Streuung, teilweise aber auch das Ergebnis von sensibel auf Umweltveränderungen reagierenden hormonal-ethologischen Steuerungssystemen.

Die Steuerung der Nahrungsverteilung bei der Schleiereule zeigt – wie die meisten Verhaltensabläufe – Analogien zu den Prinzipien der Computer-Programmierung (Abb. 10): Ein Schritt bedingt den anderen und wie in einer

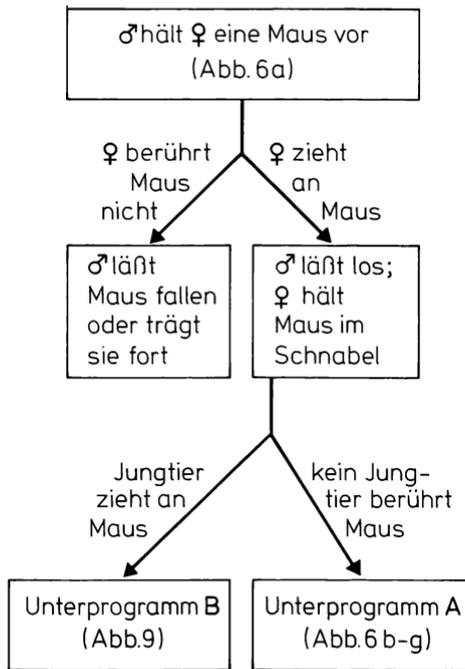


Abb. 10 Diagramm des ethologischen Steuerungssystems, durch das die jeweils altersgemäße Fütterung der Jungtiere gesichert wird.

elektronischen Steuerung sind Alternativmöglichkeiten und Spezialprogramme ausgebildet. Biologisch wichtig ist, daß trotz der z. T. extremen Altersunterschiede zwischen den Nestgeschwistern eine optimale Versorgung aller Jungtiere gewährleistet ist, solange das ♂ genügend Futter eintragen kann. Reicht die Nahrungsmenge aber nicht aus, so wird (1) in den älteren Jungtieren ein Steuerungsmechanismus von mehr Altruismus auf mehr Egoismus verstellt und (2) werden die kleinen Jungtiere gegenüber den großen benachteiligt (vgl. Abb. 10), so daß sie entkräften. Als konsequente Folge beider Veränderungen werden schließlich die Jüngeren von den Älteren gefressen, wodurch einerseits vor allem in großen Brutten die Jüngeren regelrecht als Nahrungsreserve für die Älteren interpretiert werden können, und andererseits durch das aufgezeigte Steuerungssystem eine optimale Reduzierung der Brut auf genau die Größe erfolgt, die unter den aktuellen Bedingungen gerade noch von dem Brutpaar versorgt werden kann.

Die Geschwisterfütterung bei der Schleiereule entspricht aktuellen soziologischen Überlegungen über den positiven Selektionswert von Altruismus gegenüber nahe verwandten Individuen (vgl. WILSON 1975): (1) Die fütternden Jung-

tiere sind mit ihren Geschwistern ebenso nahe verwandt, wie sie es mit ihren eigenen Nachkommen wären. (2) Der Gluckerlaut stimuliert die Nahrungsaufnahme, so daß bei reichlichem Nahrungsangebot durch die Geschwisterfütterung die Menge der von den Geschwistern aufgenommenen Nahrung vergrößert wird. (3) Durch die Geschwisterfütterung wird die Wahrscheinlichkeit verringert, daß tote Beutetiere, die in Nestnähe deponiert wurden, von jüngeren Geschwistern übersehen werden und verderben. (4) Schließlich ermöglichen die älteren Jungtiere, dadurch daß sie anstatt des ♀ die jüngeren Geschwister zum Fressen stimulieren und auch hudern (3.3.1), dem ♀ schon relativ bald nach dem Schlüpfen der jüngsten Jungtiere nachts den Brutraum zu verlassen, um gleichzeitig mit dem ♂ zu jagen, was der gesamten Brut einschließlich den fütternden Jungtieren unmittelbar zugute kommt.

Abschließend muß noch betont werden, daß die in dieser Arbeit diskutierten Verhaltensweisen hauptsächlich an handaufgezogenen Gefangenschaftstieren beobachtet worden sind, und deshalb durch Artefakte modifiziert sein können. Ob und wie weitgehend deshalb in Zukunft noch Korrekturen an der Darstellung der aufgezeigten Optimierungssysteme notwendig sein werden, werden künftige Untersuchungen mit Infrarot-Beobachtungsgeräten an Wildpaaren zeigen (vgl. BÜHLER und EPPLE 1980). Grundsätzlich läßt sich aber jetzt schon erkennen, in welchem hohem Maße die Schleiereule im ethologischen Bereich an die Strategie des Gelegenheitsbrütens angepaßt ist.

Literatur

- ALTMÜLLER, R. (1976): Schachtelbrut eines Schleiereulen-Weibchens (*Tyto alba*). Vogelk. Ber. Niedersachs. 1: 9-10. — AMES, P. L. (1967): Overlapping nestings by a pair of Barn Owls. Wils. Bull. 79: 451-452. — BAUDVIN, H. (1978): Le cannibalisme chez l'Effraie *Tyto alba*. Nos Oiseaux 34: 223-231. — BÜHLER, P. (1964): Brutausfall bei der Schleiereule und die Frage nach dem Zeitgeber für das reproduktive System von *Tyto alba*. Vogelwarte 22: 153-158. — BÜHLER, P. (1965): Experimentell ausgelöste Frühbruten bei der Schleiereule *Tyto alba*. J. Orn. 106: 347. — BÜHLER, P. (1977): Zur Brutbiologie der Schleiereule. Wir und die Vögel 1: 8-11. — BÜHLER, P., & W. EPPLE (1980): Die Lautäußerungen der Schleiereule (*Tyto alba*). J. Orn. 121: 36-70. — BUNN, D. S. and A. B. WARBURTON (1977): Observations on breeding Barn Owls. Brit. Birds 70: 246-256. — EPPLE, W. (1979): Geschwisterfütterung bei jungen Schleiereulen *Tyto alba*. J. Orn. 120: 226. — GUÉRIN, G. (1928): L'Effraie commune en Vendée. Lechevalier, Paris. — HEINROTH, O. und M. (1927): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 2, Bermühler, Berlin. — HUBL, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Verhaltensweisen junger Eulenvögel in Gefangenschaft: (Schleiereule *Tyto alba*, Steinkauz *Athene noctua* und Waldkauz *Strix aluco*). Z. Tierpsychol. 9: 103-119. — HUBL, H. (1954): Junge Schleiereulen. Kosmos 50: 583-585. — JESERICH, E. (1967): Fehlverhalten einer wilden Schleiereule (*Tyto alba*) vernichtet die eigenen Jungen. J. Orn. 108: 3. — KLEINSCHMIDT, O. (1906): *Strix Flammea*. In: Berajah (Zoographia infinita). Nägele, Leipzig. — KUHK, R. (1969): Schlüpfen und Entwicklung der Nestjungen beim Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*). Bonner Zool. Beiträge 1, 145-150. — LÖHRL, H. (1957): Der Kleiber. Ziemsen, Wittenberg. — LÖHRL, H. (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. J. Orn. 109: 383-395. — NEUB, M. (1979):

Brutbiologische Konsequenzen des asynchronen Schlüpfens bei Kohlmeise (*Parus major*) und Blau-
meise (*Parus caeruleus*). J. Orn. 120: 196-214. – POHLE, H.-J. (1967): Schachtelbrut der Schleie-
reule. Falke 14: 318. – RICKLEFS, R. E. (1965): Brood Reduction in the curve-billed thrasher.
Condor 67: 505-510. – SCHERZINGER, W. und U. GLUTZ (1980): Fortpflanzung (*Tyto alba* –
Schleiereule). In: GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER: Handbuch der Vögel Mitteleuropas.
Bd. 9, S. 250-256. Akad. Verlagsges., Wiesbaden. – SCHERZINGER, W. (1980): Verhalten (*Tyto alba*
– Schleiereule). In: GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. N. und K. M. BAUER: Handbuch der Vögel Mitteleuro-
pas. Bd. 9, S. 259-268. Akad. Verlags Ges., Wiesbaden. – SCHMIDT, K. (1973): Schachtelbrut der
Schleiereule, *Tyto alba* L. in Barchfeld/Werra. Thüringer Ornithol. Rundbrief 21: 21-
22. – SCHÖNFELD, M. (1974): Beiträge zur Ökologie und Populationsdynamik der Schleiereule
(*Tyto alba guttata*) nach 6jährigen Untersuchungen einer Population des Mittleren Saaletales. Diss.
Halle/S. – SCHUBERT, P. (1959): Ineinandergeschachtelte Bruten der Schleiereule. Falke 6: 33-
34. – SCHÜZ, E. (1957): Das Verschlingen eigener Jungen („Kronismus“) bei Vögeln und seine
Bedeutung. Vogelwarte 19: 1-15. – THALER, E. und H. PECHLANER (1979): Volierenbrut und
Handaufzucht beim Bartgeier (*Gypaetus barbatus aureus*): Beobachtungen aus dem Alpenzoo Inns-
bruck. Gef. Welt 2: 21-25. – VOOUS, K. H. (1950): On the distributional and genetical origin of
the intermediate populations of the Barn Owl (*Tyto alba*) in Europe. In: Syllogomena biologica, 429-
443. – VOOUS, K. H. (1951): Een geval van Kannibalisme bij de Kerkuil, *Tyto alba* (Scop.). Ardea
39: 371. – WENDLAND, V. (1958 a): Der Schreiadler. Falke 5: 6-13. – WENDLAND, V. (1958 b):
Zum Problem des vorzeitigen Sterbens von jungen Greifvögeln und Eulen. Vogelwarte 19: 186-
191. – WILSON, E. O. (1976): Sociobiology. The new synthesis. Belknap (Harvard), Cambridge
(Mass).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Bühler Paul

Artikel/Article: [Das Fütterungsverhalten der Schleiereule Tyto alba 183-202](#)