

Ökologie der Vögel · Ecology of Birds

Band 5, Heft 1 · März 1983

BIO I 90,334/5,1
OÖ. *Landesmuseum*
Biologiezentrum
Inv. 1998/5476

Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 5, 1983: 1-40

Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie
(Außenstelle Rees-Grietherbusch)

Habitat, Siedlungsdichte und Brutbiologie einer niederrheinischen Steinkauzpopulation (*Athene noctua*)*

Habitat, population density and breeding biology of a Little Owl
(*Athene noctua*) population on the lower Rhine

Von Klaus-Michael Exo

Key words: Little Owl, *Athene noctua*; population density: method, results, distribution of nest sites and habitat; breeding biology: egg laying, clutch size, clutch size in relation to food supply (*Microtus arvalis*), begin of incubation, length of incubation, hatching dates, hatching success, breeding success, cause and time of failure, age of fledging; geographical variations: clutch size, reproduction, mortality, winter losses; k-factor analysis, density-dependent regulation, territorial behaviour.

Zusammenfassung

Auf einer 35,4 km² großen Probefläche am unteren Niederrhein (Kr. Kleve) wurden von 1974 bis 1980 Untersuchungen zur Siedlungsdichte, zur Habitatstruktur und zur Brutbiologie des Steinkauzes durchgeführt.

Auf Teilfläche I betrug die mittlere Siedlungsdichte in den Jahren 1974 bis 1980 etwa $1,7 \pm 0,2$ rufende ♂/km². In Dichtezentren konnten 5-6 rufende ♂/km² nachgewiesen werden. Der Bestand nahm von 1975 bis 1978 sowie von 1979 auf 1980 zu; der Bestandsrückgang von 1978 auf 1979 kann auf den extrem strengen Winter 1978/79 zurückgeführt werden.

In Jahren mit durchschnittlichen klimatischen Verhältnissen begannen die meisten Paare in der 3. April-dekade mit der Brut. Im Mittel legten die ♀ $3,7 \pm 0,9$ Eier/Gelege (n=44). Die mittlere Gelegeträger war im Feldmausgradationsjahr 1977 vermutlich signifikant größer als 1975 ($p < 0,025$) und 1976 ($p < 0,04$). In allen in Deutschland, Frankreich und der Schweiz bislang untersuchten Populationen war die mittlere Eizahl größer als am unteren Niederrhein. Die meisten Tiere begannen nach der Ablage des 2. oder 3. Eies zu brüten.

* Erweiterte Fassung eines auf der 93. Jahresversammlung der DO-G (1981) in Melk gehaltenen Vortrags.

Anschrift des Verfassers:

Klaus-Michael Exo, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, Weyertal 119, D-5000 Köln 41

Aus 34 Bruten schlüpften $2,5 \pm 1,5$ Jungtiere/Brutpaar. Die überwiegende Anzahl der Tiere schlüpfte in den Jahren 1974 bis 1978 in der 3. Maidekade, 1979 erst Anfang Juni. Im Mittel flogen $2,0 \pm 1,5$ Jungtiere/Brutpaar aus ($n=40$). Die Anzahl ausgeflogener Jungtiere pro Brutpaar variierte im Untersuchungszeitraum nicht signifikant.

Bei etwa 72% von 40 untersuchten Gelegen traten vom Brutbeginn bis zum Erreichen des Beringungsalters Verluste auf. Die Verlustrate betrug bis zu diesem Zeitpunkt etwa 45%. Eine Korrelation zur Gelegröße, dem Schlupfdatum sowie den Niederschlagsverhältnissen zur Brutzeit bestand nicht.

Die Jungtiere verließen die Bruthöhle etwa mit 35 Tagen. Im Alter von zwei bis drei Monaten wanderten sie aus dem elterlichen Revier ab.

Die Analyse von 26 1-Quadratkilometer großen Einheitsflächen ergibt positive Korrelationen zwischen der als Grünland genutzten Fläche und der Anzahl der Steinkauzstandorte ($p < 0,05$) sowie zwischen der Anzahl der potentiellen Brutbäume und der Anzahl der Steinkauzstandorte ($p < 0,025$).

Die Abhängigkeit des Steinkauzes vom Grünland sowie vom Vorkommen natürlicher Baumhöhlen wird erörtert. In Verbindung mit der beobachteten Bestandsentwicklung werden die Reproduktions- und Mortalitätsraten aus verschiedenen Regionen diskutiert. Eine Analyse der populationsbiologischen Daten (K-Faktoren-Analyse nach VARLEY & GRADWELL 1960) ergibt, daß die Bestandsentwicklung im Untersuchungsgebiet in erster Linie durch Bestandsänderungen außerhalb der Brutzeit bestimmt wurde. Die außerhalb der Brutzeit beobachteten Bestandsänderungen dürften zum größten Teil auf die Mortalitätsrate der Jungtiere ($m_{juv.} = 65\%$) zurückzuführen sein. Hohen Verlusten außerhalb der Brutzeit standen geringe Verluste in der vorherigen Brutzeit gegenüber, vice versa. Mögliche Ursachen dieser sich kompensatorisch auswirkenden Beziehung werden diskutiert.

Summary

Habitat, population density and breeding biology of a Little Owl (*Athene noctua*) population on the lower Rhine

On the lower Rhine (district of Kleve; $51^{\circ}48'N, 6^{\circ}21'E$, fig. 1) investigations concerning population density, habitat and breeding biology of the Little Owl were carried out between 1974 and 1980. The study area comprised 35.4 km^2 .

The mean population density was about 1.7 ± 0.2 calling ♂ per km^2 on part I of the study area. The density varied between 0 calling ♂ per km^2 and 5-6 calling ♂ per km^2 (fig. 3). From 1975 to 1978 and from 1979 to 1980 the population increased, whereas the number of Little Owls decreased from 1978 to 1979 (fig. 5). This decline was probably caused by the severe winter of 1978/79 (fig. 2).

In years with average climatic conditions most Little Owls started breeding in the last third of April. The average clutch size was 3.7 ± 0.9 eggs ($n=44$, fig. 7, tab. 3). In 1977, when the Common Vole (*Microtus arvalis*) was abundant (peak-year), the mean clutch size was significantly larger than in 1975 ($p < 0.025$) and in 1976 ($p < 0.04$). All populations in Germany, France and Switzerland investigated so far had larger clutches than on the lower Rhine (fig. 8, tab. 4). Most females began incubation when the second or third egg had been laid (tab. 5).

On the average 2.5 ± 1.5 young hatched per clutch (fig. 7, tab. 3). From 1974 to 1978 the majority of the young hatched in the last third of May, in 1979 at the beginning of June (fig. 9). The mean number of fledged young per clutch didn't vary significantly in the period of the study.

Losses occurred in about 72% of the 40 investigated nests between egg laying and ringing age of the juveniles. About 45% of the young died during this period. Significant correlations between mortality and a) clutch size, b) hatching date, c) total precipitation during breeding period and d) the number of days with rain during breeding did not exist.

Normally the young fledged after about 35 days. At the age of 2-3 months the young left the territory of their parents.

The analysis of 26 unit areas (each 1 km² in size) resulted in positive correlations between the area used as grassland and the number of Little Owl sites ($p < 0.05$) and between the number of possible tree sites and the number of Little Owl sites ($p < 0.025$).

The dependences of the Little Owl upon grassland and upon the occurrence of natural tree sites are discussed. Geographical variations in mortality and reproduction are discussed in connection with the observed population fluctuation. A k-factor-analysis (according to VARLEY & GRADWELL 1960) of the population data showed that k_3 – population changes outside the breeding season – contributes most to the total population changes (K, fig. 12). k_3 covers the period between the time the young fledged and the adults started breeding in the following year. Probably the greatest part of the population changes outside the breeding season can be referred to the mortality of the juveniles ($m_{juv.} = 65\%$). When losses were high outside the breeding season, losses up to fledging ($k_1 + k_2 + k_G$) had been small in the previous breeding season, and vice versa. Possible causes of this compensatory relation are discussed (fig. 13).

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	4
2. Untersuchungsgebiet und Habitat	6
2.1 Lage des Untersuchungsgebietes und Bearbeitungszeitraum	6
2.2 Orographische und klimatologische Charakteristika	6
2.3 Verteilung der Flächennutzung und der potentiellen Steinkauzbrutbäume	8
2.3.1 Methoden zur Habitat erfassung.	8
2.3.2 Ergebnisse	9
3. Siedlungsdichte	11
3.1 Methodik	11
3.2 Ergebnisse und Diskussion	13
3.2.1 Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet	13
3.2.2 Siedlungsdichte auf »benachbarten« Probeflächen	14
4. Brutverlauf und Reproduktion	16
4.1 Material und Methode	16
4.2 Ergebnisse und Diskussion	16
4.2.1 Legebeginn und Legeabstand	16
4.2.2 Gelegegröße	17
4.2.3 Brutbeginn, Brutdauer und Schlupffolge	23
4.2.4 Schlupftermine	25
4.2.5 Schlupf- und Bruterfolg	25
4.2.6 Verlustzeitpunkt und Verlustursachen.	26
4.2.7 Ausfliegen und Verstreichen	27
5. Schlußbetrachtung	28
5.1 Verteilungsmuster und Siedlungsdichte	28
5.2 Reproduktion und Mortalität in verschiedenen Regionen	30
5.3 Populationsregulatorische Vorgänge in der untersuchten Population	34
Literatur	39

1. Einleitung

In ganz Mitteleuropa ist der Steinkauzbestand in den letzten Jahrzehnten drastisch zurückgegangen (GLUTZ & BAUER 1980). Stellenweise ist der Steinkauz auch in der Bundesrepublik Deutschland bereits völlig verschwunden (GLUTZ & BAUER 1980, MEBS 1971). So gibt es beispielsweise in Baden-Württemberg (ULLRICH 1975a), Rheinland-Pfalz (SIMON 1979a) und Bayern (BEZZEL, LECHNER & RANFTL 1980) kein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet mehr: Dort siedelt der Steinkauz in kleinen Populationen von unterschiedlicher Dichte. Die großflächig größte Dichte wird heute offenbar noch in Nordrhein-Westfalen mit etwa 4000-5200 Brutpaaren (GLUTZ & BAUER 1980) erreicht. Mit Ausnahme des Ruhrgebiets und der Mittelgebirge kann der Steinkauz in Nordrhein-Westfalen in allen Landesteilen angetroffen werden (AG zum Schutz bedrohter Eulen Nordrhein-Westfalen 1978). Aber auch in diesem Bundesland – einem der letzten Verbreitungsschwerpunkte – wird der Bestand durch die weiterhin anhaltende Intensivierung der Landwirtschaft zunehmend gefährdet.

Lokal konnte der Steinkauzbestand durch das Anbringen künstlicher Nisthilfen in den letzten Jahren gesichert oder sogar vermehrt werden (KNÖTZSCH 1978, LOSKE 1978, ULLRICH 1980, SCHWARZENBERG 1970). Für die Durchführung langfristiger und großflächig effektiver Schutzmaßnahmen ist es u.a. wichtig, Kenntnisse über die Populationsdynamik und -verteilung zu besitzen. Erste Angaben zur Populationsdynamik publizierten KNÖTZSCH (1978), ULLRICH (1980) sowie EXO & HENNES (1980). Dort werden Hinweise zur Altersstruktur, zu Mortalitäts- und Reproduktionsraten, zum Einfluß des Alters auf verschiedene Brutparameter, zu den Todesursachen und zum Wanderverhalten gegeben. Die ersten detaillierten Untersuchungen zur Brutbiologie stammen von ULLRICH (1970, 1973 u. 1975b). Die genannten Arbeiten zeigen, daß zahlreiche Fragen zur Brut- und Populationsbiologie bisher ungeklärt sind; erwähnt seien hier nur: Legeabstand, Brutbeginn, Brutdauer, Schlupfabstand und eventuelle jährliche und/oder populationsbedingte Schwankungen verschiedener Faktoren (z.B. Gelegegröße, Reproduktionsrate).

Allgemeine Angaben zum Verteilungsmuster wurden von verschiedenen Autoren in Verbindung mit großflächigen Bestandsaufnahmen veröffentlicht (GLUE & SCOTT 1980, LOSKE 1978, MEBS 1971, PETZOLD & RAUS 1973, VISSER 1977). Es zeigte sich, daß der Steinkauz bevorzugt in grünlandreichen Gebieten vorkommt, während vorwiegend ackerbaulich genutzte Landschaftsteile weniger oder gar nicht besiedelt werden. Zur lokalen Verteilung schreiben GLUE & SCOTT (1980) »the population appears to be very unevenly distributed across the breeding range – including the prime habitat, farmland – and merits a detailed study to determine the limiting factors«.

Erste Hinweise bzw. Ergänzungen zu den genannten Fragestellungen sollten an einer natürlichen, nicht durch das Aufhängen von Nisthilfen beeinflußten Population gewonnen werden. Untersuchungen von DIEDERICH (1975) in den Jahren 1973

und 1974 auf Teilfläche I (Abb. 1) ergaben, daß im niederrheinischen Untersuchungsgebiet eine im Vergleich zu anderen Probeflächen hohe Siedlungsdichte vorlag (AG zum Schutz bedrohter Eulen Nordrhein-Westfalen 1978), die die Bearbeitung spezieller Fragestellungen besonders günstig erscheinen ließ.

Herr Prof. Dr. D. NEUMANN überließ mir das Thema und zeigte stets großes Interesse am Fortgang der Arbeit. Herr Dr. B. ULLRICH sowie die OAG Münster sahen das Manuskript kritisch durch.

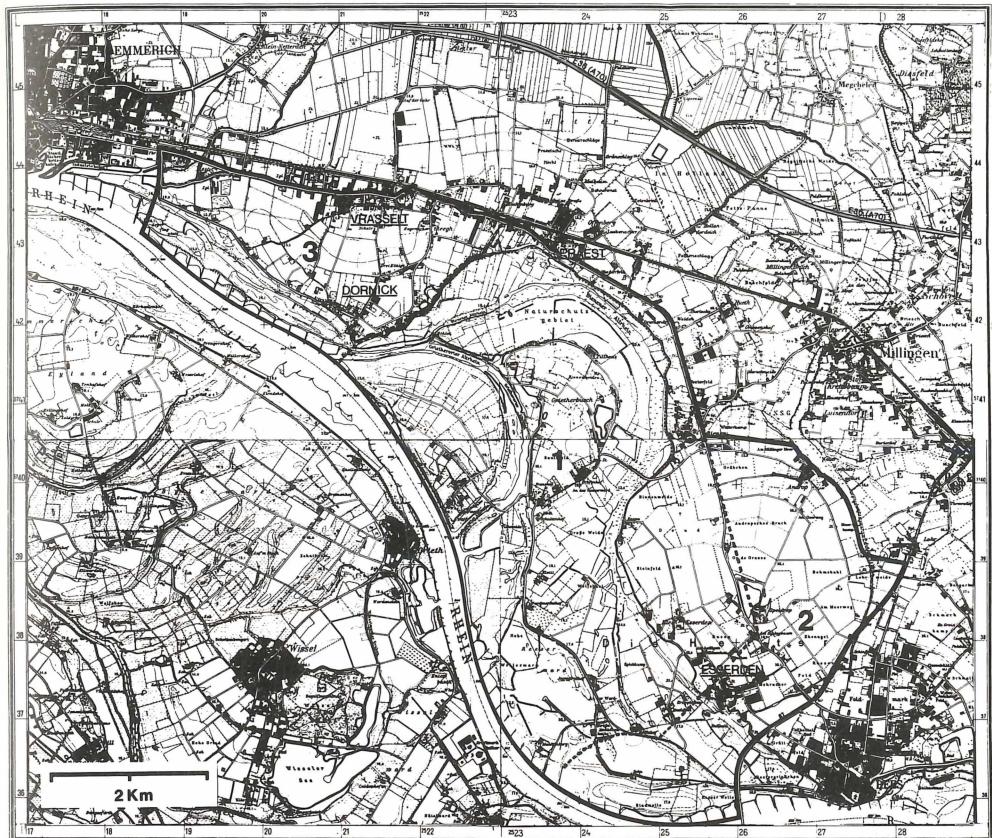


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes und Abgrenzung der Teilflächen I, II und III (Ausschnitt aus den Topographischen Karten (1:25 000): 4103 (Emmerich), 4104 (Anholt), 4203 (Kalkar) und 4204 (Rees)).

Fig. 1: Location of the study area on the lower Rhine and demarcations of part I, II and III of the study area.

— Grenze des gesamten Untersuchungsgebietes (border of the whole study area).

----- Grenze zwischen den Teilflächen (border between parts of the study area).

Herr Dr. G. GREIB, Pflanzenschutzamt der Landwirtschaftskammer Rheinland, überließ mir freundlicherweise Daten zur Fluktuation des Feldmausbestandes. Herr Dr. A. SCHNÜTGEN, Geographisches Institut der Universität zu Köln, stellte mir ein Bildanalysesystem (Leitz A.S.M.) zur Verfügung. Allen genannten Herren sowie den Mitarbeitern der Außenstelle des Zoologischen Instituts der Universität zu Köln, die mir bei der Bearbeitung verschiedener Fragestellungen (u.a. Bestandsaufnahmen) halfen, möchte ich an dieser Stelle für ihre Bemühungen herzlichst danken.

2. Untersuchungsgebiet und Habitat

2.1 Lage des Untersuchungsgebietes und Bearbeitungszeitraum

Das Untersuchungsgebiet liegt auf der Niederterrasse des unteren Niederrheins zwischen den Städten Rees ($51^{\circ}46' N$; $6^{\circ}24' E$) im SE und Emmerich ($51^{\circ}50' N$, $6^{\circ}15' E$) im NW (Kr. Kleve, Abb. 1). Es umfaßt insgesamt eine Fläche von $35,4 \text{ km}^2$. Der Bearbeitungszeitraum einzelner Teilgebiete variierte:

Teilfläche I : etwa $20,7 \text{ km}^2$; 1974-1980 (1973: DIEDERICH 1975)

Teilfläche II : etwa $7,8 \text{ km}^2$; 1976-1980

Teilfläche III: etwa $6,9 \text{ km}^2$; 1977-1980

Die Unterteilung in drei Teilgebiete erfolgte nach dem Bearbeitungszeitraum und nicht aufgrund einer naturräumlichen Gliederung. Aus dem Jahr 1980 wurden nur die Ergebnisse der Siedlungsdichte-Untersuchungen berücksichtigt.

2.2 Orographische und klimatologische Charakteristika

Das Untersuchungsgebiet gehört zur Niederrheinischen Tieflandsbucht, einem tertiären Senkungsfeld, das sich im N bis zur Nordsee erstreckt und im NE in die Westfälische Tieflandsbucht übergeht. Geprägt wird diese Landschaft durch die junge Stromäue des Rheins mit zahlreichen Altwässern. Zwei Altrheinarme – der Grietherorter Altrhein und der Bienener Altrhein (NSG) – und ein »Meer« – die Rosau – gliedern die etwa 10 m – 20 m über NN liegende Probefläche (Abb. 1 u. 3). Die außerhalb des großen Banndeichs, d.h. zwischen Rhein und Deich, gelegenen Gebiete werden im Frühjahr und im Herbst mehr oder weniger regelmäßig durch das Rheinhochwasser überschwemmt. Junge, basen- und nährstoffreiche Aueböden, die im Bereich der Altrheinarme teilweise vergleyt sind, herrschen vor. Die Bodenart liegt zwischen lehmigem Sand und lehmigem Ton (MAAS & MÜCKENHAUSEN 1971).

Die Niederrheinische Tieflandsbucht gehört zum nordwestdeutschen Klimabereich. Dominierende maritime Einflüsse bewirken relativ kühle Sommer und milde Winter (Abb. 2). Das ganze Jahr über herrschen W-Wetterlagen vor (vgl. Abb. 2 in EXO 1981). Die mittlere jährliche Lufttemperatur beträgt $9^{\circ}C$, im Jahresmittel fallen etwa 780 mm Niederschlag. Die durchschnittliche Zahl der Eistage (Temperatur-Maximum $< 0^{\circ}C$) liegt bei 10-15 Tagen/Jahr, die mittlere Zahl der Frosttage (Tem-

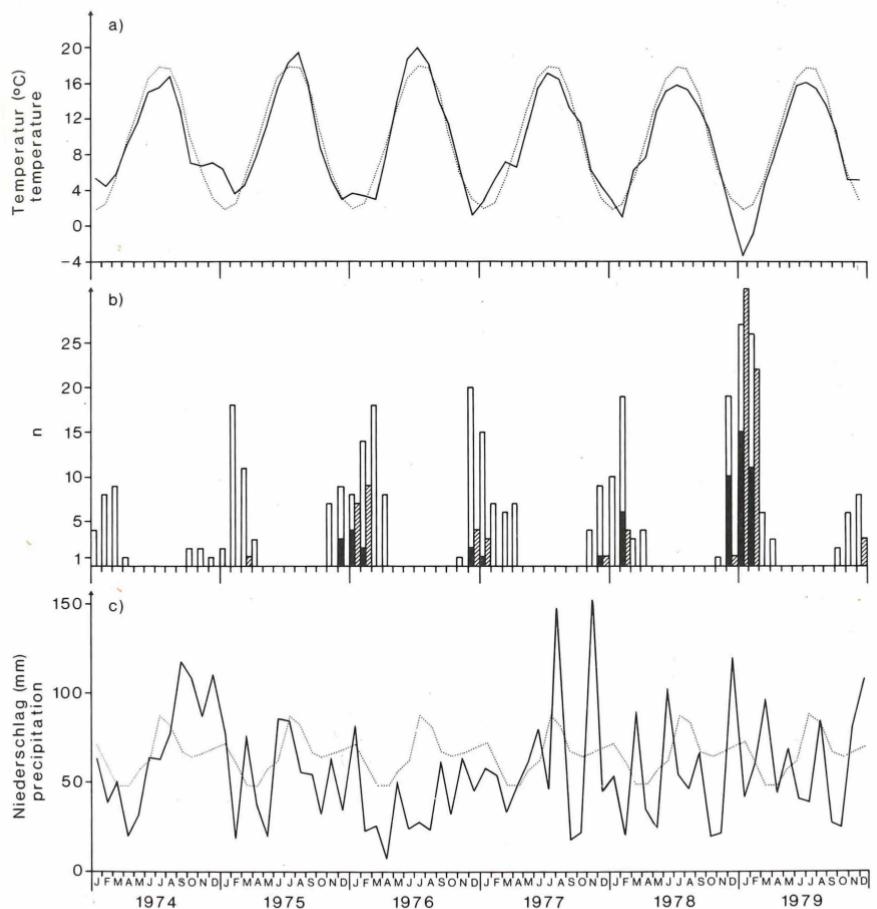


Abb. 2: Verlauf ausgewählter Witterungselemente in den Jahren 1974 bis 1979 (nach Daten der Wetterstation Kleve).

Fig. 2: Curves showing selected climatological data from 1974 to 1979 (Weather Station Kleve).

a) Monatsmittel der Temperatur (—) im Vergleich zum langjährigen Monatsmittel (·····, 1951 bis 1970).

Mean monthly temperature (—) in comparison to the twenty-year-mean (·····, 1951 to 1970).

b) Anzahl der Frosttage/Monat (number of frost days per month (minimum $<0^{\circ}\text{C}$)).
 Anzahl der Eistage/Monat (number of ice days per month (maximum $<0^{\circ}\text{C}$)).
 Anzahl der Tage mit einer Schneedecke von über 1 cm/Monat (number of days with a snow-cover of more than 1 cm per month).

c) Monatliche Niederschlagsmenge (—) im Vergleich zum langjährigen Monatsmittel (·····, 1951 bis 1970).

Mean monthly precipitation (—) in comparison to the twenty-year-mean (·····, 1951 to 1970).

peratur-Minimum < 0°C) bei 60-80 Tagen/Jahr. Der Klimabezirk zeichnet sich durch Schneearmut aus: Im Mittel liegt an weniger als 20 Tagen/Jahr eine Schneedecke von ≥ 0 cm (Periode 1935/36 bis 1944/45, DEUTSCHER WETTERDIENST 1960).

Die klimatischen Verhältnisse der Jahre 1974 bis 1979 sind im Vergleich zu dem jeweiligen langjährigen Mittel in Abb. 2 dargestellt. Alle Werte stammen von der Wetterstation Kleve; die Station liegt etwa 14 km westlich des Untersuchungsgebietes. Im Vergleich zum langjährigen Mittel waren die Winter 1973/74 und 1974/75 überdurchschnittlich warm, während der Winter 1978/79 extrem kalt war. Im Winter 1978/79 lag ungewöhnlich lange, etwa 55 Tage, eine geschlossene Schneedecke, die im Januar etwa 8 cm-17 cm hoch war. Überdurchschnittlich hohe Niederschläge fielen im Herbst 1974. Der Sommer 1976 war außergewöhnlich trocken.

2.3 Verteilung der Flächennutzung und der potentiellen Steinkauz-Brutbäume

2.3.1 Methoden zur Habitaterfassung

Zur Analyse der vom Steinkauz besiedelten Habitate wurden die Flächennutzung sowie die Anzahl und Verteilung der potentiellen Brutbäume auf einer Topographischen Karte 1:25.000 aufgenommen (Abb. 3). Die Kartierung erfolgte in den Monaten Juni bis August 1977. Die landwirtschaftliche Nutzung und der potentielle Brutbaumbestand unterlagen im Untersuchungszeitraum nur geringfügigen Änderungen. Obwohl in fast allen Fällen Dauergrün- in Ackerland umgewandelt wurde, wobei es z.T. gleichzeitig zur Rodung alter Kopf- bzw. Obstbäume kam, hatten die Veränderungen keinen entscheidenden Einfluss auf die Verteilungsmuster.

Folgende Nutzungsarten wurden bei der Kartierung unterschieden: Mahdwiese (einschließlich der Flächen, die von der Vegetationshöhe her Mahdwiesen entsprachen), Viehweide, Getreideanbau, Hackfruchtanbau, Gewässer, Uferzonen und Auwald, Siedlungen (einschließlich Gärten), Obstplantagen, Sonstiges. Bei der Auswertung wurden die Nutzungsarten Mahdwiese und Viehweide zu Grünland sowie Getreide- und Hackfruchtanbau zu Ackerland zusammengefaßt (Tab. 1).

Nutzungsart	Flächenanteil		
	km ²	%	
Mahdwiese	10,2	28,8	Grünland: 46,8%
Viehweide	6,4	18,0	
Getreide	9,4	26,6	Ackerland: 32,7%
Hackfrucht	2,2	6,1	
Gewässer	2,7	7,5	
Ufer & Auwald	1,4	4,0	
Siedlungen	2,1	5,9	
Obstplantagen	0,3	0,8	
Sonstiges	0,3	0,7	
Summe	35,0	98,4	

Tab. 1: Flächennutzung im Untersuchungsgebiet
Abweichungen von 100% (35,4 km²) beruhen auf der Meßgenauigkeit (etwa 1% bis 2%) des Bildanalyse-Systems und Rundung.

Tab. 1: Use of landscape in the study area.

Gleichzeitig wurden alle potentiellen Steinkauz-Brutbäume kartiert (Abb. 3): Als potentielle Brutbäume (vgl. EXO 1981) wurden alle alten Kopfbäumen, hochstämmigen Obst- und Nußbäume sowie einige andere alte – zur Höhlenbildung neigende – Bäume angesehen, wenn diese Bäume einen Mindeststammdurchmesser von etwa 30 cm hatten. Dieses Maß wurde zumindest von fast allen Kopfbäumen überschritten. GLUE & SCOTT (1980) fanden Steinkauzbruten sogar in ausgehöhlten Stämmen und Ästen von nur 20 cm Durchmesser. Aufgrund der bei der Nestersuche und der Untersuchung der Bruthöhlen gewonnenen Erfahrungen (EXO 1981) konnte bei Bäumen mit mindestens 30 cm Stammdurchmesser damit gerechnet werden, daß zumindest ein Teil der Bäume innerhalb einer größeren ($n > 6$) Baumgruppe (Kopfbaumreihe, Garten) geeignete Höhlen enthielt, so daß auf die Höhlensuche im Einzelfall meistens verzichtet werden konnten. – Jede einzelne Kopfbaumreihe, jeder mehr oder weniger geschlossene Obstbaumbestand (z.B. eines Gartens), aber auch jeder einzelne, isoliert stehende, potentielle Brutbaum wird als Baumgruppe oder Baumbestand bezeichnet. – Nur bei jungen oder zahlenmäßig kleinen Baumgruppen, d.h. weniger als sechs Bäume, wurde das tatsächliche Höhlenangebot untersucht. Kartiert wurden Baumbestände mit mindestens einer geeigneten Bruthöhle. Bereits eine geräumige Höhle konnte zur Besiedlung eines Standorts ausreichen. Enthielt eine Baumgruppe mindestens eine potentielle Bruthöhle, so wurde a) die Baumgruppe und b) die Gesamtzahl der Bäume dieser Gruppe aufgenommen (Abb. 3). Zur Untersuchung der Frage, inwieweit der Steinkauzbestand vom Vorkommen geeigneter Brutbäume abhängig ist, wurde u.a. die Anzahl der Baumgruppen (nicht die Gesamtzahl der potentiellen Brutbäume) zugrundegelegt. Dies erschien sinnvoll, da an einigen Standorten nur ein oder wenige geeignete Brutbäume standen, an anderen Standorten aber beispielsweise 40–50 potentielle Brutbäume geklumpt vorkamen, die Standorte aber aufgrund der Territorialität des Steinkauzes jeweils nur von einem Paar genutzt werden konnten. Berücksichtigt werden muß, daß die Abgrenzung von Baumgruppen teilweise problematisch war. Außerdem wurden Standorte mit größerem Höhlenangebot vermutlich bevorzugt besiedelt (vgl. EXO 1981, ULLRICH 1973).

Zur Analyse der Verteilungsmuster einzelner Nutzungsarten, des potentiellen Brutbaumbestandes (Gesamtzahl sowie Anzahl der Baumgruppen) und der vom Steinkauz in den Jahren 1974 bis 1979 besetzten Standorte wurde die gesamte Probefläche nach dem UTM-Gitternetz in je 1 km² große Flächen unterteilt. Es ergaben sich 22 vollständig untersuchte Flächen bzw. 26 Flächen, die zu über 90% zum Untersuchungsgebiet gehörten. Die Daten dieser 26 Flächen, die im folgenden als Einheitsflächen bezeichnet werden, liegen der Auswertung zugrunde. Für jede Einheitsfläche wurde die von jeder Nutzungsart beanspruchte Fläche mittels eines halbautomatischen Bildanalysesystems (Leitz A.S.M.) ermittelt. Ferner wurde die Anzahl der potentiellen Brutbäume, der Baumgruppen und der Steinkauz-Standorte pro Einheitsfläche bestimmt. Die Verteilungsformen wurden mittels eines Chi²-Anpassungstests nach BRAND & SNEDECOR (SACHS 1974) untersucht. Bei Korrelationsanalysen wurde je nach den Voraussetzungen der Korrelationskoeffizient (r) oder der Rangkorrelationskoeffizient nach SPEARMANN (r_s , bzw. $r_{s,B}$, wenn Bindungen gehäuft auftraten) berechnet (SACHS 1974). Es bedeuten: $p < 0,001$ hochsignifikant, $p < 0,01$ signifikant und $p < 0,05$ wahrscheinlich signifikant. Diese Signifikanzgrenzen gelten in der gesamten Arbeit.

2.3.2 Ergebnisse

Die ertragreichen Böden wurden vorwiegend als Mahdwiese und Viehweide (46,8%) sowie ackerbaulich (32,7%) genutzt (Tab. 1, Abb. 3). Die Verteilung der Nutzung war nicht gleichmäßig ($p < 0,001$), sie richtete sich in erster Linie nach den hydrologischen Verhältnissen. Auf dem außerhalb des Banndeichs (Flußseite) gelegenen Teil des Untersuchungsgebiets dominierte das Dauergrünland. In diesem Bereich lag der Grundwasserspiegel weniger als 2 m unter der Oberfläche (LANGE 1976), weite Teile wurden mehr oder weniger regelmäßig etwa zweimal jährlich überschwemmt. Das Grünland wurde von einzelnen Feldgehölzen und zahlreichen Kopfbaumreihen (vgl. Abb. 3) durchbrochen. Mit der Mahd der Wiesen wurde gegen Ende Mai begonnen, also zu der Zeit, als der überwiegende Teil der

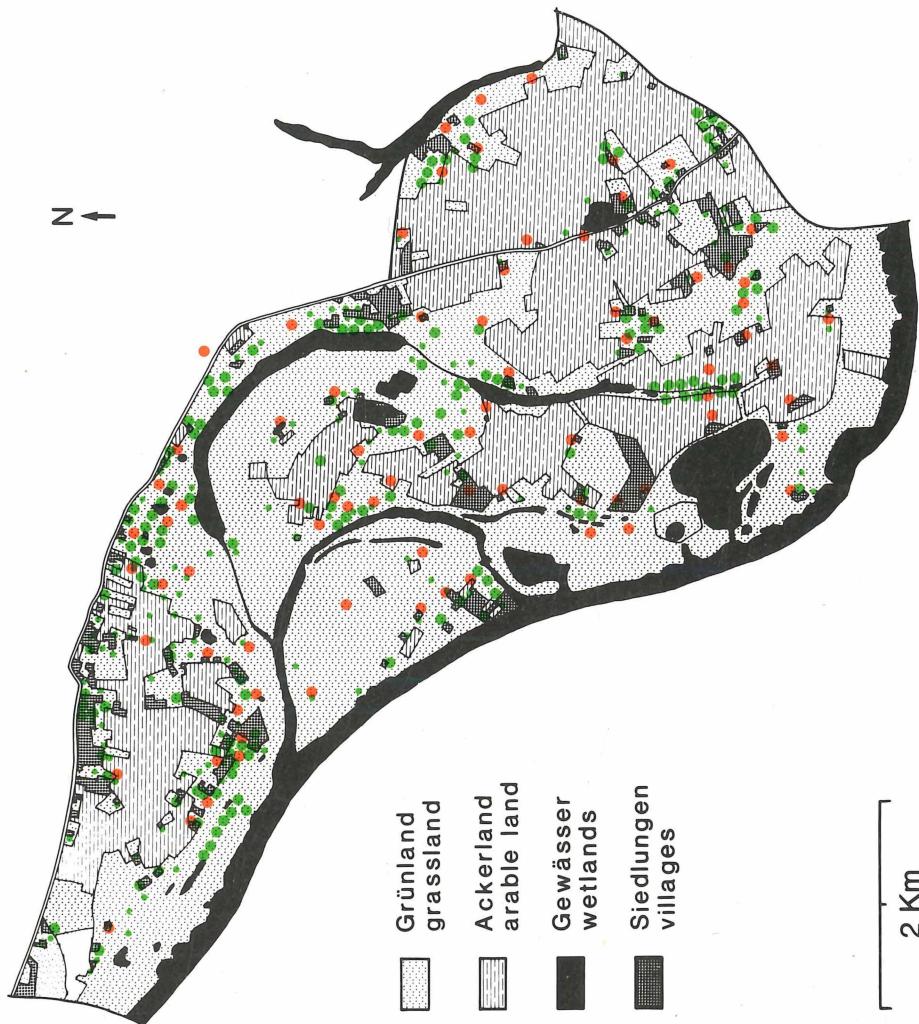


Abb. 3: Flächennutzung, Verteilung der potentiellen Steinkauz-Brutbäume (grüne Punkte) und der vom Steinkauz in den Jahren 1974 bis 1979 besetzten Standorte (rote Punkte). Kleine grüne Punkte: Baumbestände mit 1 bis 5 Bäumen; große grüne Punkte: Baumbestände mit 6 bis 10 Bäumen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden Flächen unter 1 ha – mit Ausnahme kleiner Tümpel – nicht in die Abb. aufgenommen. Ferner wurden u.a. Siedlungen und Obstplantagen zusammengefaßt (aufgenommen: Juni-August 1977, Näheres s. Text).

Fig. 3: Map of the study area showing distribution of the main habitats, distribution of possible tree sites (green dots) and distribution of Little Owl sites occupied between 1974 and 1979 (red dots, for details see text). Small green dots: timber area with 1 to 5 trees; large green dots: timber area with 6 to 10 trees.

jungen Steinkäuze schlüpfte (4.2.4, Abb. 9) und somit der Nahrungsbedarf zunahm. Nach dem Schnitt dienten die Mahdweisen meistens auch der Viehhaltung.

Hochwassersichere Flächen wurden weitgehend ackerbaulich genutzt. Die Viehhaltung beschränkte sich dort auf kleinere, direkt an die Höfe angrenzende Bereiche (Abb. 3). Bei den Dörfern handelte es sich um lockere Straßendorfer. In Dornick, Esserden und Vrasselt (Abb. 1) wurden bzw. werden planmäßig Neubausiedlungen angelegt.

Im gesamten Untersuchungsgebiet wurden 1187 Kopfbäume und 823 Obst-, Nuß- (*Juglans*) und sonstige Bäume – also insgesamt 2010 potentielle Brutbäume – gefunden (Abb. 3). Die meisten Kopfbäume gehörten der Gattung *Salix* an (z.B. *Salix viminalis* und verschiedene Bastarde), daneben traten aber auch einzelne Kopf- ulmen (*Ulmus*), -pappeln (*Populus*), -linden (*Tilia*) und -eschen (*Fraxinus*) auf. Bei den Obstbäumen handelte es sich vorwiegend um hochstämmige Apfelbäume (*Malus*, vgl. EXO 1981). Die potentiellen Brutbäume waren nicht gleichmäßig ($p < 0,001$) auf der Probefläche verteilt. Mit Zunahme der bebauten Fläche – auf den untersuchten Einheitsflächen lagen keine größeren Neubausiedlungen – nahm die Anzahl der hochstämmigen Obstbäume signifikant zu ($p < 0,005$, $r_s = 0,5726$, $n = 26$, $y = 10,15 + 2,58 x$ (x = Siedlungsfläche in ha pro Einheitsfläche, y = Anzahl der Obstbäume pro Einheitsfläche)). Die Anzahl der Kopfbäume war nicht mit dem Grünlandanteil korreliert ($r_s = 0,0134$, $n = 26$). Abb. 4 zeigt, daß aber eine Mindestfläche an Grünland für eine bestimmte Anzahl von Kopfbäumen vorhanden sein mußte, was auch für die Obstbäume galt. Eine Beziehung zwischen der Gesamtzahl der potentiellen Brutbäume bzw. Baumgruppen und dem Grünland bestand jedoch nicht ($r_s = -0,0480$ bzw. $r_{s, B} = 0,1930$, $n = 26$).

3. Siedlungsdichte

3.1 Methodik

Bestandsaufnahmen vom Steinkauz lassen sich in dicht besiedelten Gebieten – mehrere Tiere stehen in Rufkontakt – zuverlässig mit Hilfe einer Klangattrappe durchführen (EXO & HENNES 1978, KÖNIG 1968, PETZOLD & RAUS 1973). Kartiert wurden rufende ♂, die sich nach HAVERSCHMIDT (1946) vom ♀ durch den »Guhk«-Ruf (GLUTZ & BAUER 1980, PETZOLD & RAUS 1973, VOIGT 1961) unterscheiden. Berücksichtigt wurden nur Beobachtungen, wenn dieser Ruf mehrmals deutlich vorgetragen wurde, d.h. in

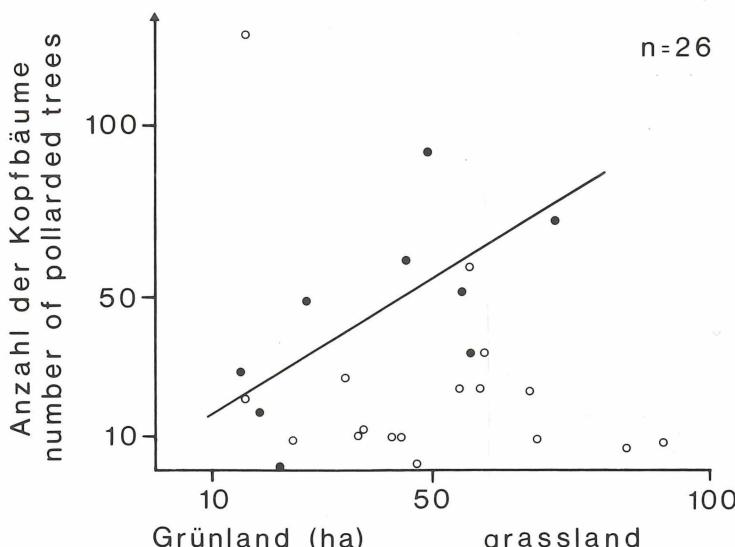


Abb. 4: Beziehung zwischen der als Grünland genutzten Fläche und der Anzahl der Kopfbäume auf 26 Einheitsflächen von 1 km^2 Größe (Näheres s. Text). Zur Verdeutlichung wurde die Punktwolke durch eine »Regressionsgerade« abgegrenzt, indem für die Häufigkeitsklassen 1-10, 11-20, ... 91-100 der Zielgröße (Kopfbäume) das jeweilige Minimum der Einflussgröße bestimmt wurde (●); es ergab sich $y = 6,88 + 0,95x$.

Fig. 4: Relation between the area used as grassland and the number of pollarded trees on 26 unit areas (each of 1 km^2 in size, for details see text).

normaler Länge (etwa 0,6 sec.) und ohne Übergang zu einem Erregungsruf, da guhk-ähnliche Rufe auch vom ♀ vorgetragen werden können (EXO in Vorb., SIMON 1979b). Zur Balzzeit – etwa Ende Februar bis Mitte April – ist häufig gleichzeitig eine Erfassung der ♀ möglich (EXO & HENNES 1978). ♀ und ♂ saßen zumindest während der akustischen Revierverteidigung oft sehr nah zusammen. Weiter kann ein Paar aufgrund einer charakteristischen wechselseitigen Ruffolge (EXO in Vorb.) von einem eventuell antwortenden Reviernachbar häufig unterschieden werden.

Zur Hauptbalzzeit wurde das gesamte Untersuchungsgebiet beschallt, hierzu wurde ein UHER REPORT 4000 benutzt. Pro 1 km^2 wurden mindestens vier Anlockstandorte angefahren. In Dichtezentren wurde an wesentlich mehr Stellen gelockt. Dort half bei der Kartierung meistens ein zweiter Beobachter; der Einsatz von zwei Tonbandgeräten in Verbindung mit Funkspiegelgeräten erwies sich als vorteilhaft. Einzelheiten zur Methodik (Anlockabstand, Anlockfolge, Witterung, Reaktionsbereitschaft etc.) können EXO & HENNES (1978) entnommen werden. In Ergänzung zu den dort gegebenen Empfehlungen für Siedlungsdichte-Untersuchungen am Steinkauz wurden alle Anlockstandorte zur Balzzeit nicht nur in einer, sondern in mindestens 2 bis 3 verschiedenen Nächten angefahren. Erfolgte an potentiell besiedelbaren Standorten bei keiner Kontrolle eine Reaktion, so wurden die in Frage kommenden Brutplätze bzw. Tageseinstände meistens (1980 nicht) noch nach Steinkäuzen bzw. deren Spuren (Gewölle, Federn, Kot) abgesucht. Durch Sichtkontrollen zur Balzzeit konnten im gesamten Untersuchungsgebiet in keinem Jahr mehr als zwei zusätzliche Standorte gefunden werden. Reagierten diese Tiere bei späteren Rufkontrollen nicht oder nicht mit dem »Guhk«-Ruf, so wurden diese Standorte nicht berücksichtigt. Sichtbeobachtungen von Paaren, die zur Hauptbalzzeit nicht auf mindestens eine von drei Kontrollen reagierten, kamen nicht vor, was die große Effektivität von Bestandsaufnahmen des Steinkauzes mittels einer Klangattrappe unterstreicht.

Bei der angewandten Methode kann es sowohl zu geringfügigen Unter- als auch Überschätzungen des Bestandes kommen. Die Gefahr der Unterschätzung des Bestandes ist am unteren Niederrhein wohl in den Steinkauz-Dichtezentren am größten, da grundsätzlich alle ♂ gleichzeitig verhört werden müssen (EXO & HENNES 1978). Zu einer Überschätzung kann es dadurch kommen, daß rufende ♂ und nicht Brutpaare kartiert werden. Auch wenn mindestens 2 bis 3 Kontrollen zur Balzzeit erfolgten, kann nicht ausgeschlossen werden, daß in wenigen Fällen einzelne, nicht verpaarte ♂, die sich nur kurze Zeit im Untersuchungsgebiet aufhielten, miterfaßt wurden. Bei auf Teilfläche I durchgeführten Klangattrappenversuchen (EXO in Vorb.) wurden zur Balzzeit nur selten herumstreuende Tiere angetroffen. Verpaarte Tiere zeigten spätestens zu dieser Zeit eine enge Bindung an die spätere Bruthöhle (EXO 1981). Eine Ausnahme bildete das Jahr 1979: Nach dem extrem strengen Winter (2.2, Abb. 2) wurden noch bis etwa Mitte April Revierverschiebungen beobachtet, die zumindest teilweise auf Neuverpaarungen – nach dem Tod eines Partners – zurückgeführt werden konnten. Darum wurden die Bestandsaufnahmen 1979 erst Anfang Mai abgeschlossen. Im Untersuchungsgebiet kam es in Einzelfällen durch das Hochwasser des Rheins zu kurzfristigen Revierverschiebungen im März, die aber keinen Einfluß auf die Siedlungsdichtebestimmung hatten.

Aufgrund von Klangattrappenversuchen zur tages- und jahreszeitlichen Reaktionsbereitschaft des Steinkauzes sowie von Sichtkontrollen (Teilfläche I) kann angenommen werden, daß die Bestandsangaben maximal mit einem Fehler von 5% bis 10% behaftet sind (EXO in Vorb.). Der Fehler dürfte auf der intensiver untersuchten Teilfläche I geringer sein. Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren sind nicht zu erwarten. Eine Beeinflussung der Bestandsentwicklung durch das Anbringen von Nisthilfen (ab Februar 1976) kann weitgehend ausgeschlossen werden, da Brutröhren nur an vom Steinkauz bereits besetzten Standorten, an denen natürliche Bruthöhlen vorkamen, aufgehängt wurden. Die Nisthilfen wurden am unteren Niederrhein ausschließlich zum Fang bzw. zur Untersuchung spezieller Fragestellungen (z.B. Lautentwicklung) angebracht.

3.2 Ergebnisse und Diskussionen

3.2.1 Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet

Im zentralen Teil des Untersuchungsgebietes (Teilfläche I, s. Abb. 1) betrug die mittlere Siedlungsdichte ($\bar{x} \pm s$) in den Jahren 1974 bis 1980 etwa $1,7 \pm 0,2$ rufende ♂/km² (Spannweite: 1,6-2,1 rufende ♂/km², Abb. 5). Auf den beiden angrenzenden Teilflächen (II und III) war die Siedlungsdichte mit einer Ausnahme (1980 auf Teilfläche III) in allen Jahren geringer. Aber auch auf den Teilflächen II und III wurde noch eine im Vergleich zu anderen Probeflächen (3.2.2, vgl. Zusammenstellung in GLUTZ & BAUER 1980) sehr hohe Siedlungsdichte erreicht: Teilfläche II: 1976 bis 1980, $\bar{x} = 1,2 \pm 0,3$ rufende ♂/km², Spannweite: 0,8-1,5 rufende ♂/km²; Teilfläche III: 1977 bis 1980, $\bar{x} = 1,3 \pm 0,3$ rufende ♂/km², Spannweite 1,2-1,7 rufende ♂/km². In Dichtezentren – beispielsweise den Ortschaften Esserden und Praest (vgl. Abb. 1 u. 3) – konnten 5 bis 6 rufende ♂/km² nachgewiesen werden. Lokale Konzentrationen dieser Größenordnung wurden auch in anderen Untersuchungsgebieten gefunden (KNÖTZSCH 1978, ULLRICH 1973). Die geringsten ermittelten Abstände zwischen den Bruthöhlen von drei bzw. vier benachbarten Paaren betrugen am unteren Niederrhein 125 m-150 m-200 m bzw. 175 m-250 m-275 m-250 m. GEROUDET & DOEBELI (in GLUTZ 1962) berichten von nur 50 m Entfernung zwischen zwei benachbarten Nestern, während die von KNÖTZSCH (1978) und ULLRICH (1973) ermittelten Bruthöhlenabstände mit einer Ausnahme zwischen 300 m und 700 m lagen. Daneben gab es auf der Probefläche aber auch größere (≥ 1 km², Abb. 3) unbesiedelte Flächen. Aufgrund dieser Dichteunterschiede – 5 bis 6 rufen-

de δ / km^2 bzw. O rufende δ / km^2 – können die angegebenen Mittelwerte nur für großräumige Vergleiche (z.B. Naturlandschaftseinheiten) sowie zur Beurteilung jährlicher bzw. langfristiger Populationsschwankungen herangezogen werden. Über das Verteilungsmuster geben die Mittelwerte nur bedingt Auskunft (vgl. GLUE & SCOTT 1980, KNÖTZSCH 1978, PETZOLD & RAUS 1973, VISSER 1977).

Auf der von 1974 bis 1979 intensiver untersuchten Teilfläche I wurde zur Balzzeit mit Hilfe der Klangattrappe festgestellt, daß mindestens 75% der δ verpaart waren (Abb. 5). Damit ist nicht gesagt, daß die übrigen δ unverpaart waren. Der Nachweis von Paaren mittels einer Klangattrappe ist u.a. in Dichtezentren schwierig, da alle Tiere gleichzeitig gehört werden müßten. Weitere Nachweise von Paaren erbrachte die Nestersuche zur Brutzeit. – Aufgrund der hohen Steinkauzdichte und der großen Anzahl potentieller Brutbäume war eine intensive Nestersuche bzw. Suche nach verpaarten Tieren nur an einem Teil der Standorte möglich. – Der Anteil verpaarter δ dürfte demnach mindestens um 90% gelegen haben; dies entsprach einer Abundanz von etwa 1,5-1,7 Brutpaaren / km^2 (Teilfläche I von 1974 bis 1979 bzw. 1,3-1,4 Brutpaare im gesamten Untersuchungsgebiet von 1977 bis 1979). Da der Erfolg bei der Nestersuche in allen Jahren etwa gleich war, sind markante Unterschiede weder bei der Anzahl der verpaarten Tiere noch beim Anteil der Nichtbrüter wohl nicht zu erwarten (vgl. 4.2.5). ILLNER (1979) gibt hingegen für den Raum Werl – ohne Angabe zur Methodik – für zwei Jahre mit geringem Feldmausbestand (1976 u. 1978, vgl. Abb. 7a) den Prozentsatz der Nichtbrüter mit 25% bzw. 22% an, während er in den mäusereichen Jahren 1974, 1975 und 1977 bei 0% lag. Derartige Beobachtungen wurden von anderen Autoren bislang nicht beschrieben (vgl. 4.2.5, GLUE & SCOTT 1980, ULLRICH 1980).

3.2.2 Siedlungsdichte auf »benachbarten« Probeflächen

Weitere Siedlungsdichte-Untersuchungen im Bereich der Niederrheinischen Tieflandsbucht wurden von MILDENBERGER (1967/68) und MÜLLER (1976) im Einzugsbereich des unteren Niederrheins, von HEGGER (1977) im Kempener Land (Kr. Viersen) sowie von VISSER (1977) im Gebiet zwischen Maas und Waal in der Umgebung von Nijmegen (Niederlande) durchgeführt. Die Daten von MILDENBERGER (1967/68) und MÜLLER (1976) konnten infolge einer anderen Untersuchungsmethodik leider nicht berücksichtigt werden¹⁾. HEGGER (1977) und VISSER (1977) bestimmten die Bestandsdichten mit Hilfe einer Klangattrappe. HEGGER (1977) fand auf einer 105 km^2 großen Probefläche im Kempener Land 1976 58 rufende δ (0,55 rufende δ / km^2). Auf der insgesamt etwa 473 km^2 großen Probefläche in der Umgebung von Nijmegen zählte VISSER (1977) im Mittel 1,7 Brutpaare / km^2 (Untersuchungszeitraum: 1974 bis 1976), der Bestand variierte zwischen 0,7 und 6,9 Brut-

¹⁾ Beide Autoren werteten Sichtbeobachtungen adulter und juveniler Steinkäuze sowie Rufnachweise aus. Jedes beobachtete Tier entsprach bei MÜLLER (1976) einem Brutpaar. »Da diese Methode eine größere Fehlerquote enthält«, wurden »zu der festgestellten Zahl der Brutpaare 20% dazugerechnet, um diese Mängel der Bestandsaufnahme auszugleichen.« (MÜLLER 1976, S. 289).

paaren/km². In Dichtezentren siedelte der Steinkauz nach VISSER (1977) mit 15- \geq 20 Brutpaaren/km². Eine ähnlich hohe Siedlungsdichte wurde in Mitteleuropa nur noch 1952 in der Ebene von Genf (16-20 Brutpaare/km²) gefunden (GEROUDET & DOEBELI in GLUTZ 1962).

Von der Methodik her vergleichbare Untersuchungen aus Nordrhein-Westfalen stammen u.a. von R.&M. HENNES (AG zum Schutz bedrohter Eulen Nordrhein-Westfalen 1978) aus dem Raum Alsdorf-Geilenkirchen (Kr. Aachen) und PETZOLD & RAUS (1973) aus Mittelwestfalen. R. & M. HENNES ermittelten 1974 auf einer 100 km² großen Probefläche etwa 1,2 rufende ♂/km². Für die trockenen Landschaftsteile Mittelwestfalens geben PETZOLD & RAUS (1973) für 1971/72 eine mittlere Dichte von 0,05 rufende ♂/km² an, für die feuchteren Teilgebiete 0,7 rufende ♂/km². Die höchste ermittelte Siedlungsdichte betrug 1,4 rufende ♂/km² (28 km²).

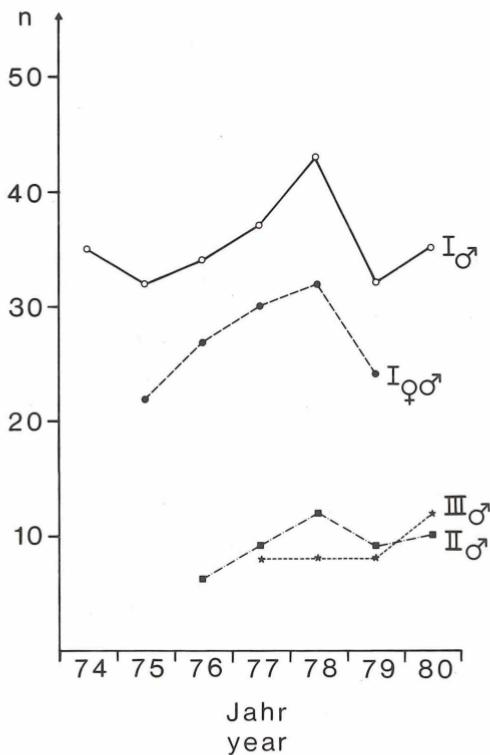


Abb. 5: Anzahl rufender ♂ auf den Teilflächen I (20,7 km²), II (7,8 km²) und III (6,9 km²) von 1974 bis 1980 sowie die Anzahl der zur Hauptbalzzeit mit Hilfe einer Klangattrappe registrierten Paare (♂♀) auf Teilfläche I von 1975 bis 1979.

Fig. 5: Number of calling ♂ on part I (20.7 km²), II (7.8 km²) and III (6.9 km²) of the study area between 1974 and 1980. From 1975 to 1979 additionally the number of pairs (♂♀) on part I of the study area were determined. In the graph only the number of pairs which could be recorded by using an acoustical lure during the main time of courtship were included.

Die bislang vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß der Steinkauz momentan in Nordrhein-Westfalen großflächig die größte Dichte in Mitteleuropa erreicht (GLUTZ & BAUER 1980). In Nordrhein-Westfalen gibt es heute drei Verbreitungsschwerpunkte: a) die kopfbaumreichen Grünlandgebiete des unteren Niederrheins, b) die beweideten Obstbaumwiesen der westlichen Jülicher Börde und c) das Mittelwestfälische Niederungsgebiet. In diesen Landschaftsräumen wurde übereinstimmend in größeren Bereichen eine Abundanz von etwa 1,5 Paaren/km² ermittelt, wobei lokal z.T. erheblich höhere Dichten erreicht wurden (AG zum Schutz bedrohter Eulen Nordrhein-Westfalen 1978).

4. Brutverlauf und Reproduktion

4.1 Material und Methode

Insgesamt wurden von 1974 bis 1979 85 Brutnachweise erbracht. Da in zahlreichen Fällen erst geschlüpfte oder kurz vor dem Ausfliegen stehende Jungtiere gefunden wurden, konnte für die verschiedenen Fragestellungen jeweils nur ein Teil der kontrollierten Bruten ausgewertet werden. Spezielle Angaben zur Methodik – z.B. Auswahlkriterien – werden daher im Zusammenhang mit den Ergebnissen erwähnt.

Zur Beschreibung der untersuchten Faktoren werden verschiedene statistische Kenngrößen angegeben. Bei der Anzahl geschlüpfter Jungtiere/erfolgreichem Brutpaar (vgl. Tab. 3) wurden beispielsweise neben dem arithmetischen Mittel (\bar{x}) der Median (\tilde{x}) und das Dichtemittel bzw. relative Dichtemittel (D) berechnet. Die beiden letztgenannten Kenngrößen charakterisieren bimodale Verteilungen besser als das arithmetische Mittel (SACHS 1974). Das arithmetische Mittel wurde bei bimodalen Kurven (vgl. Abb. 6b u. c) dennoch berechnet, da es zumindest begrenzt einen Vergleich zu den Untersuchungen anderer Autoren erlaubt. Für den Vergleich von Mittelwerten wurden je nach den Verteilungsformen der t-Test oder der U-Test (SACHS 1974) herangezogen.

Zu den Massenwechseln der Feldmaus (*Microtus arvalis*), die gewichtsmäßig wohl das bedeutendste Beutetier des Steinkauzes ist (ULLRICH 1980), liegen aus dem Untersuchungsgebiet keine quantitativen Daten vor. Es handelt sich, wie bei den Angaben von ILLNER (1979) und ULLRICH (1980), um qualitative Abschätzungen. Danach kann mit einiger Sicherheit auf eine Gradation 1973/74 geschlossen werden (April bis November 1973: »vereinzelt bis verbreitet/mittel«; April bis November 1974: »verbreitet/stark«). 1977/78 wurden allgemein in den Ackerbaulagen des Rheinlandes Bekämpfungsmaßnahmen durchgeführt (G. GREIB schriftl.).

4.2 Ergebnisse und Diskussion

4.2.1 Legebeginn und Legeabstand

Auf eine exakte Bestimmung des Legebeginns wurde bei den Untersuchungen weitgehend verzichtet. Jahreszeitliche Verschiebungen des Brutverlaufs werden anhand des Schlupfdatums erörtert (4.2.4). Die zur Zeit der Eiablage kontrollierten Gelege sowie Rückrechnungen vom Schlupftermin auf den jeweiligen Legebeginn (28 Tage Brutdauer, Legeintervalle von 1 bis 2 Tagen, Brutbeginn ab 2. bis 3. Ei; für die Rückrechnung wurden 1,5 bzw. 2,5 Tage angenommen; vgl. 4.2.3) ergaben, daß die meisten Tiere in Jahren mit etwa durchschnittlichen klimatischen Verhältnissen (Ausnahme: Winter 1978/79, Abb. 2) in der 3. Aprildekade mit der Brut begannen.

1974 und 1977 legte je ein Paar bereits in der 1. Aprildekade, während bei einem ♀ 1979 der Brutbeginn in die 2. oder evtl. sogar 3. Maidekade fiel. Ob es sich in dem letzten Fall um ein Nachgelege handelte, ist nicht bekannt. Der am unteren Niederrhein ermittelte Legebeginn entsprach weitgehend den von KONIG (in GLUTZ & BAUER 1980) in den Amsterdamse Waterleidigduinen (Niederlande) sowie den von KNÖTZSCH (1978) und ULLRICH (1973 u. 1980) in S-Deutschland erzielten Beobachtungen. Im Raum Werl (Westfalen) fiel der mittlere Legebeginn in den Feldmauskulminationsjahren 1974 und 1977 jeweils in die 2. Aprildekade, 1975, 1976 und 1978 jeweils in die 3. Aprildekade (ILLNER 1979). Ähnliche Beobachtungen erzielte ULLRICH (1980) in der Umgebung von Göppingen. Ein Vorrücken des Legetermins in Kulminationsjahren wurde auch bei anderen Eulenarten beobachtet (GLUTZ & BAUER 1980, KAUS 1977, KORPIMÄKI 1981, LINKOLA & MYLLYMÄKI 1969, SOUTHERN 1970). Ein Zusammenhang zwischen dem Legebeginn und dem Alter der ♀ konnte bislang nicht nachgewiesen werden (ULLRICH 1980).

Der Legeabstand beträgt nach MEBS (1971) und KÖNIG (1969a) zwei Tage. ULLRICH (1973 u. 1975b) hat Legeintervalle von ein und zwei Tagen ermittelt. ULLRICH's Angaben konnten an fünf regelmäßig untersuchten Bruten bestätigt werden. Wesentlich längere Legepausen wurden bei einem mindestens 4jährigen Steinkauz- ♀ (He 495111) beobachtet (Tab. 2). Dies ♀ saß über mehrere Wochen in einem angrenzenden Seitengang neben den Eiern (vgl. LABITTE 1951). Das Eiablageintervall scheint auch beim Steinkauz, wie es u.a. MEBS (1971) für verschiedene Eulenarten beschrieben hat, variabel zu sein, wobei unterschiedliche Legepausen auch innerhalb einer Brut auftreten können (ULLRICH 1973).

Datum	Bemerkungen
7.5.1977	1 Ei, kalt, ♀ nicht in der Bruthöhle
14.5.	3 Eier, kalt
19.5.	3 Eier, kalt
29.5.	4 Eier, kalt
11.6.	6 Eier, kalt
	} ♀ saß im Seitengang neben den Eiern
16.6.	5 Eier, warm
18.6.	5 Eier, warm
8.7.	5 Eier, kalt, verlassen

Tab. 2: Extreme Legeintervalle eines mindestens 4jährigen Steinkauz- ♀ (He 495111).

Tab. 2: Extreme intervals in egg laying of a female of at least 4 years (He 495111).

4.2.2 Gelegegröße

Die ermittelte Eizahl variierte bei 44 untersuchten Bruten zwischen 2 und 6 Eiern/Gelege, im Mittel legten die ♀ $\bar{x}=3,7 \pm 0,9$ Eier/Gelege ($n=44$, Tab. 3, Abb. 6a und 7b). Die mittlere Gelegestärke war im Feldmausgradationsjahr 1977 wahrscheinlich signifikant größer als in den beiden vorhergehenden Jahren (1975-1977: $p < 0,025$,

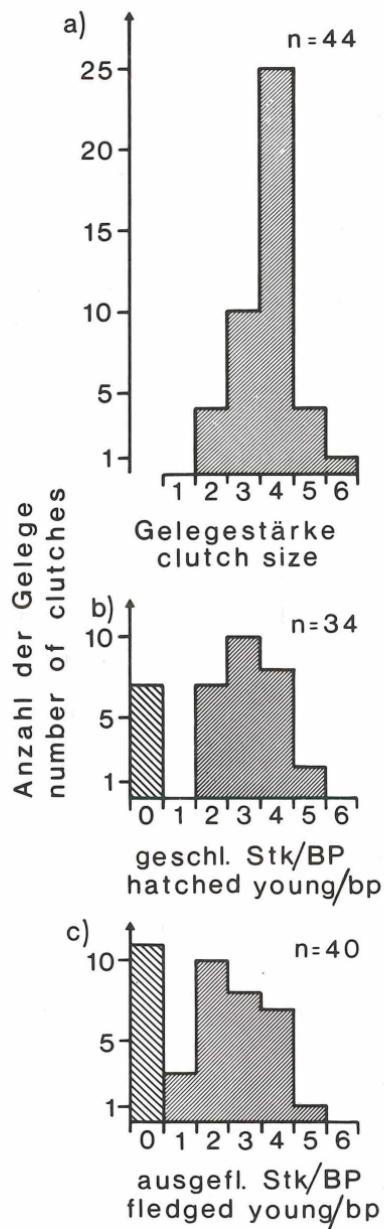


Abb. 6

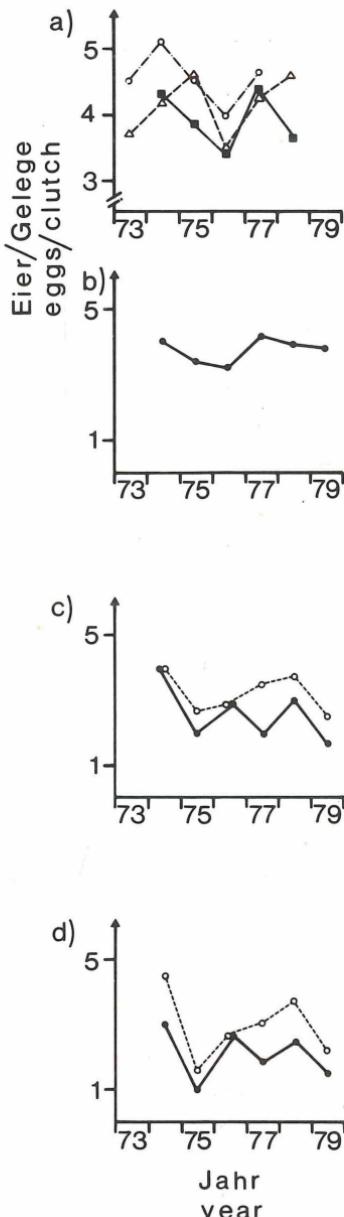


Abb. 7

Abb. 6: Zusammenfassung verschiedener brutbiologischer Daten aus den Jahren 1974 bis 1979.
 Fig. 6: Summary of breeding data from 1974 to 1979.

- a) Gelegestärke (clutch size)
- b) Anzahl geschlüpfter Steinkäuze/Brutpaar (number of hatched young per breeding pair).
- c) Anzahl ausgeflogener Steinkäuze/Brutpaar (number of fledged young per breeding pair).

Abb. 7: Brutbiologische Daten einzelner Untersuchungsjahre.

Fig. 7: Breeding data for each year of the study.

- a) mittlere Gelegestärken anderer Populationen

mean clutch sizes in other populations

- Friedrichshafen/Bodensee (nach KNÖTZSCH 1978)
 (area of Friedrichshafen/Lake of Constance (according to KNÖTZSCH 1978))
- Raum Werl (nach ILLNER 1979) (area of Werl (according to ILLNER 1979))
- △----△ Raum Göppingen (nach ULLRICH 1980) (area of Göppingen (according to ULLRICH 1980))

- b) - d) Daten dieser Arbeit — this paper
- b) mittlere Gelegestärke (mean clutch size)
- c) ●----● Anzahl geschlüpfter Steinkäuze/Brutpaar (number of hatched young per breeding pair)
- Anzahl geschlüpfter Steinkäuze/erfolgreichem Brutpaar (number of hatched young per successful breeding pair)
- d) ●----● Anzahl ausgeflogener Steinkäuze/Brutpaar (number of fledged young per breeding pair)
- Anzahl ausgeflogener Steinkäuze/erfolgreichem Brutpaar (number of fledged young per successful breeding pair)

1976-1977: $p < 0,04$, U-Test). Auf eine Anpassung der Gelegegröße an die 3- bis 4jährigen Massenvermehrungen der Feldmaus deuten auch die von anderen Autoren ermittelten Gelegestärken hin (Abb. 7a, ILLNER 1979, KNÖTZSCH 1978, ULLRICH 1980). Die Schwankungsbreite war in den untersuchten Populationen annähernd gleich groß: etwa 1 Ei/Gelege (Abb. 7a u. b). ILLNER (1979) und ULLRICH (1980) beobachteten in Kulminationsjahren gleichzeitig ein Vorrücken des Legetermins (4.2.1). Ein Einfluß des Alters auf die Gelegegröße wurde von ULLRICH (1980) nicht beobachtet.

In allen in Deutschland, Frankreich und der Schweiz bislang untersuchten Populationen war die mittlere Gelegestärke größer als am unteren Niederrhein (Tab. 3, Abb. 7a u. b). Zu der von KNÖTZSCH (1978) am Bodensee untersuchten Population bestand ein hochsignifikanter Unterschied ($p < 0,001$, Tab. 4). Eine geringere Gelegestärke wurde bisher nur in England und Wales¹⁾ gefunden ($\bar{x} = 3,59$ Eier/Gelege, GLUE & SCOTT 1980). Der für England angegebene Mittelwert unterschied sich wahrscheinlich hochsignifikant von allen in S-Deutschland und der Schweiz ermittelten Werten (Tab. 4). Die Gelegestärken zahlreicher Vogelarten sind in England im Vergleich zum Kontinent geringer (LACK 1947/48). Interessant ist in diesem

¹⁾ Bei dem von GLUE & SCOTT (1980) angegebenen Mittelwert ($\bar{x} = 3,59 \pm 0,95$ Eier/Gelege, $n = 268$) ist zu berücksichtigen, daß sich der nach 182 Nestkarten des BRITISH TRUST FOR ORNITHOLOGY berechnete Mittelwert von $\bar{x} = 3,45 \pm 0,92$ Eier/Gelege, in den Funde von 1936 bis 1975 aus ganz England und Wales eingingen, hochsignifikant ($p < 0,001$, t-Test) von dem von SCOTT für Lincolnshire und Nottinghamshire angegebenen Mittelwert von $\bar{x} = 3,87 \pm 0,96$ Eier/Gelege ($n = 86$, 1950 bis 1977) unterschied. Auf diesen Unterschied gingen die Verff. nicht ein.

Untersuchungs-zeitraum und Autor	Eier/BP $\bar{x} \pm s$ (n)	geschl./BP $\bar{x} \pm s$ (n)	geschl./erfolgr. BP $\bar{x} \pm s$ (n)	ausgefli./BP $\bar{x} \pm s$ (n)	ausgefli./erfolgr. BP $\bar{x} \pm s$ (n)	Unter-suchungs-gebiet
diese Arbeit	1974 4,00 \pm 1,41 (4)	4,00 \pm 1,41 (4)	4,00 \pm 1,41 (4)	3,00 \pm 2,65 (3)	4,50 \pm 0,70 (2)	unterer Niederrhein, Kr. Kleve
	1975 3,44 \pm 0,73 (9)	2,00 \pm 1,31 (8)	2,67 \pm 0,52 (6)	1,00 \pm 1,07 (8)	1,60 \pm 0,89 (5)	
	1976 3,22 \pm 0,83 (9)	2,86 \pm 0,90 (7)	2,86 \pm 0,90 (7)	2,67 \pm 0,87 (9)	2,67 \pm 0,87 (9)	
	1977 4,22 \pm 0,67 (9)	2,00 \pm 1,91 (7)	3,50 \pm 0,58 (4)	1,88 \pm 1,64 (8)	3,00 \pm 0,70 (5)	
	1978 3,86 \pm 0,38 (7)	3,00 \pm 1,73 (5)	3,75 \pm 0,50 (4)	2,50 \pm 1,97 (6)	3,75 \pm 0,50 (5)	
	1979 3,83 \pm 0,98 (6)	1,67 \pm 1,53 (3)	2,50 \pm 0,70 (2)	1,50 \pm 1,22 (6)	2,25 \pm 0,50 (4)	
	1974-1979 3,73 \pm 0,85 (44)	2,53 \pm 1,54 (34)	3,19 \pm 0,92 (27)	2,00 \pm 1,54 (40)	2,75 \pm 1,06 (29)	
	$\bar{x} = 3,82$ D = 3,92	$\bar{x} = 2,80$	$\bar{x} = 3,15$ D = 3,10	$\bar{x} = 2,10$	$\bar{x} = 2,69$ D = 2,28	
ULLRICH (1973) 1968-1973	4,21 \pm 1,05 (14)	3,15 (13)		2,4 (13)		Raum
(1980) 1973-1978	4,13 (61)			3,14 (61)		Göppingen
KNÖTZSCH (1978) 1973-1978	4,41 \pm 0,99 (64)	3,5 (64)	3,7 (61)	2,8 (64)	2,98 (61)	Friedrichsha-fen/Bodensee
JUILLARD (in GLUTZ 1980) 1973-1978		2,37 (105)		2,0 (105)		Ajoie NW-Schweiz
GLUTZ (1962)	4,17 \pm 0,99 (30)					Schweiz
LABITTE (1951)	3,91 (80)					Eure-et-Loire Frankreich
GLUE & SCOTT (1980) 1939-1975	3,59 \pm 0,95 (268)				2,39 \pm 0,99 (241)	England & Wales

Tab. 3: Zusammenstellung der brutbiologischen Daten im Vergleich zu den von anderen Autoren ermittelten Ergebnissen. Die variierenden Anzahlen in den verschiedenen Spalten sind darauf zurückzuführen, daß nicht alle Daten bei jedem Brutpaar ermittelt werden konnten.

Tab. 3: Summary of breeding data in comparison to breeding data found out by other authors. Varying numbers in different columns are due to the fact that it was not possible to investigate all data for each pair.

A b k ü r z u n g e n (a b b r e v i a t i o n s) :

Eier/BP=Eier/Brutpaar (clutch size); geschl./BP=geschlüpft/Brutpaar (hatched young per breeding pair); geschl./erfolgr. BP=geschlüpft/erfolgreichem Brutpaar (hatched young per successful breeding pair); ausgefl./BP=ausgeflogen/Brutpaar (fledged young per breeding pair); ausgefl./erfolgr. BP=ausgeflogen/erfolgreichem Brutpaar (fledged young per successful breeding pair); \bar{x} =Median (median); D=Dichtemittel (mode)

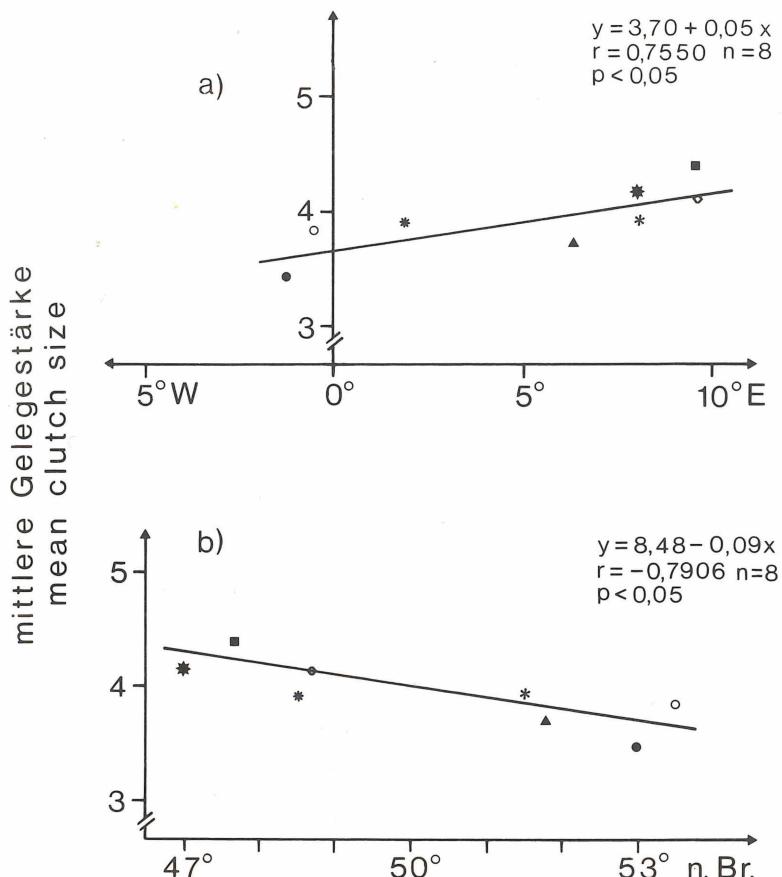


Abb. 8: Mittlere Gelegestärken in verschiedenen Regionen.

Fig. 8: Mean clutch sizes in different regions.

- a) W-E-Trend (W-E-trend)
 - b) N-S-Trend (N-S-trend)
 - England und Wales (BTO-Daten)
(England and Wales (BTO-data))
 - Lincolnshire und Nottinghamshire
(Lincolnshire and Nottinghamshire)
 - ▲ Kr. Kleve (diese Arbeit) (district of Kleve (this paper))
 - * Raum Werl (nach ILLNER 1979) (area of Werl (according to ILLNER 1979))
 - * Schweiz (nach GLUTZ 1962) (Switzerland (according to GLUTZ 1962))
 - Friedrichshafen/Bodensee (nach KNÖTZSCH 1978) (area of Friedrichshafen/Lake of Constance (according to KNÖTZSCH 1978))
 - ◇ Raum Göppingen (nach ULLRICH 1980) (area of Göppingen (according to ULLRICH 1980))
 - * Eure-et-Loire (nach LABITTE 1951) (region of Eure-et-Loire (according to LABITTE 1951))
- } (nach GLUE & SCOTT 1980, s. Fußnote S. 19)
 (according to GLUE & SCOTT 1980)

Zusammenhang, daß der Steinkauz vom europäischen Kontinent aus erst zwischen 1870 und 1890 erfolgreich in England eingebürgert wurde (WITHERBY & TICEHURST 1908). Kurz nach der Einbürgerung überwogen in England 4er bis 6er Gelege; ab etwa 1930 wurden meist 3 bis 5 Eier/Gelege ermittelt (HIBBERT-WARE 1938, LACK 1947/48). Ähnliche Ergebnisse liegen aus Neuseeland vor (NIETHAMMER 1970). Die von W nach E zunehmende Gelegestärke (Abb. 8a, Tab. 3) entspricht den an zahlreichen anderen Vogelarten – u.a. Waldkauz (*Strix aluco*) – ermittelten Ergebnissen (KLOMP 1970, LACK 1947/48, MURRAY 1976). Der W-E-Trend kann nach KLOMP (1970) auf das größere Nahrungsangebot im trockeneren und wärmeren Zentraleuropa zurückgeführt werden. Während die Gelegestärke der meisten Vogelarten von S nach N ansteigt (KLOMP 1970, LACK 1947/48, MURRAY 1976), nimmt die Gelegestärke des Steinkauzes in Mitteleuropa nach N ab (Abb. 8b). Ob dieser Trend evtl. auch klimatisch bedingt ist und/oder auf besonderen Verhältnissen in den Untersuchungsgebieten beruht, ist unklar. Eine detaillierte Betrachtung dieses Problems wäre erst möglich, wenn Daten von weiteren Probfächten vorliegen würden.

Untersuchungsgebiet $\bar{x} \pm s$ (n) (Autor)	Groß- britannien	Kreis Kleve	Raum Göppingen	Fried- richshafen	Schweiz
Großbritannien $3,59 \pm 0,95$ (268) (GLUE & SCOTT 1980)	— ¹⁾	n.s.	$p < 0,05$	$p < 0,0001$	$p < 0,01$
Kr. Kleve $3,73 \pm 0,85$ (44) (diese Arbeit)		—	n.s.	$p < 0,001$	n.s.
Raum Göppingen $4,21 \pm 1,05$ (14) (ULLRICH 1973)			—	n.s.	n.s.
Friedrichshafen $4,41 \pm 0,99$ (64) (KNÖTZSCH 1978)				—	n.s.
Schweiz $4,17 \pm 0,99$ (30) (GLUTZ 1960)					—

Tab. 4: Vergleich der in verschiedenen geographischen Regionen ermittelten Gelegestärken (t-Test); n.s. = nicht signifikant, ¹⁾ s. Fußnote S. 19

Tab. 4: Comparison of the mean clutch sizes in different geographic regions (t-test), n.s. = not significant

4.2.3 Brutbeginn, Brutdauer und Schlupffolge

Der Brutbeginn scheint variabel zu sein (GLUE & SCOTT 1980, ILLNER in GLUTZ & BAUER 1980, LABITTE 1951, MEBS 1971, SCHERZINGER 1971, ULLRICH 1973 u. 1975b): Nach GLUE & SCOTT (1980) beginnt der Steinkauz normalerweise mit der Ablage des ersten Eies zu brüten, während andere Autoren den Brutbeginn auf die Ablage des vorletzten oder gar letzten Eies datieren. Hinweise zum Brutbeginn am unteren Niederrhein enthält Tab. 5. Für sieben Bruten wurde der Brutbeginn anhand von wiederholten Nestkontrollen ermittelt, während er in elf Fällen nach der Schlupffolge bestimmt wurde (vgl. ULLRICH 1973). Diese Methode wurde nur angewandt, wenn die Jungtiere beim Fund des Geleges höchstens drei Tage alt waren (vgl. JUILlard 1979). Maximal vier ♀ begannen nach der Ablage des ersten Eies zu brüten.

		V o l l g e l e g e			
		2	3	4	5 Eier
Brutbeginn nach	1. Ei	—	(möglich)	(möglich)	—
	2. Ei	2 x	3 x spätestens	1 x spätestens 5 x frühestens	—
	3. Ei		1 x	2 x spätestens 2 x frühestens	(möglich)
	4. Ei			1 x	1 x spätestens
	5. Ei				—

Tab. 5: Brutbeginn bei 18 Steinkauzgelegen (Näheres s. Text).

Tab. 5: Beginning of incubation in 18 Little Owl clutches (for details see text).

Die am häufigsten beobachteten 4er-Gelege wurden meistens nach der Ablage des 2. oder 3. Eies bebrütet (Tab. 5). ULLRICH (1973) hingegen stellte bei sieben Paaren einen Brutbeginn mit dem 1. oder 2. Ei fest. Bei den beiden aufgeführten 2er-Gelegen (Tab. 5) vergingen zwischen der Ablage des 2. Eies und dem Brutbeginn mindestens 7 bzw. 8 Tage (vgl. auch Tab. 2). Kürzere Pausen, auf die auch ULLRICH (1975b) hingewiesen hat, wurden in anderen Fällen beobachtet (vgl. GLUTZ & BAUER 1980). Beim Waldkauz hängt der Brutbeginn u.a. vom Nahrungsangebot zur Zeit der Eiablage ab. Sofern das Nahrungsangebot ausreichend ist, fällt der Brutbeginn mit der Ablage des 1. Eies zusammen, während Nahrungsmangel Pausen bis zu einer Woche bewirken kann (SOUTHERN 1970).

Ebensowenig kann die Brutdauer sicher angegeben werden. Während bislang allgemein eine mittlere Brutdauer von etwa 28 Tagen angenommen wurde (GEROUDET & DOEBELI in GLUTZ 1962, JUILlard 1979, ULLRICH 1973 u. 1975b), vergehen nach ILLNER (in GLUTZ & BAUER 1980) von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Junges 22 bis 28 Tage, gelegentlich auch mehr (bis zu 35 Tagen nach ULLRICH 1973). In schlechten Mäusejahren soll die mittlere Brutdauer bei 28

Tagen, in guten Mäusejahren bei 24 bis 25 Tagen liegen (ILLNER in GLUTZ u. BAUER 1980). Verlängerungen können auf Störungen oder verspätet einsetzende Bebrütung zurückgeführt werden (GLUTZ & BAUER 1980, vgl. KÖNIG 1969b, SCHERZINGER 1970). Am Niederrhein konnte die Brutdauer lediglich von vier Bruten mehr oder weniger exakt bestimmt werden: 1 x maximal 27 Tage (1975), 2 x 28 Tage (beide Bruten in 1978), 1 x mindestens 33 Tage (1979).

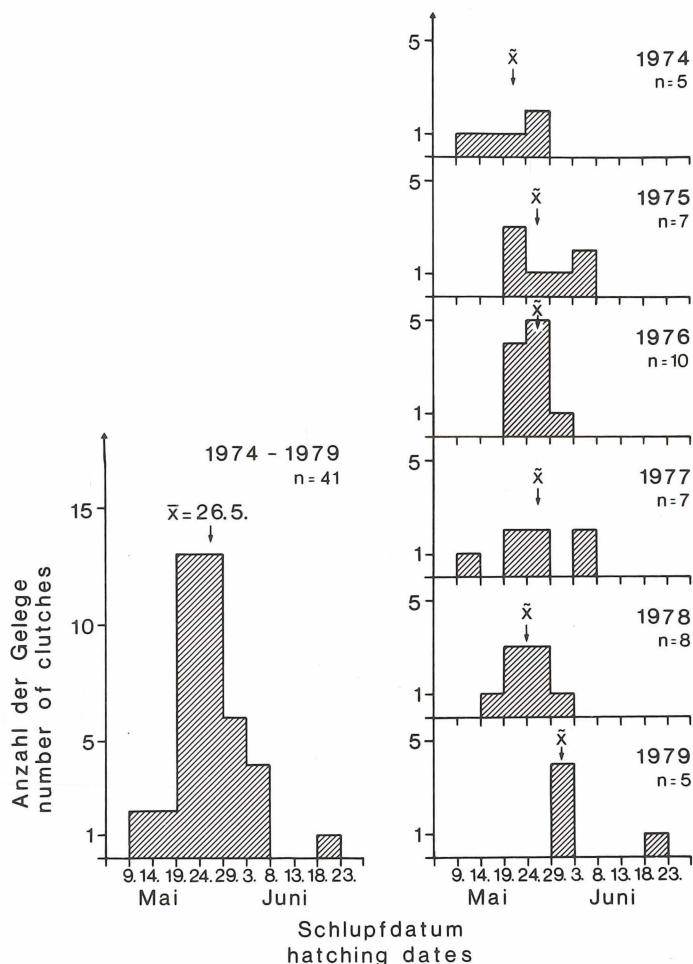


Abb. 9: Schlupfdaten niederrheinischer Steinkäuze (Pentaden)

links: Summe aller Beobachtungen aus den Jahren 1974 bis 1979 (Das Nachgelege aus 1979 wurde nicht berücksichtigt.)

rechts: Daten der einzelnen Jahre.

Fig. 9: Hatching dates of Little Owls on the lower Rhine (five-day-periods)

left: The data from 1974 to 1979 (A replacement clutch in 1979 was not considered.)

right: Hatching dates for each year.

Aufgrund der aufgezeigten Abweichungen beim Legeabstand, der Bruttzeit sowie den bei einigen ♀ beobachteten Pausen zwischen der Ablage des letzten Eies und dem Brutbeginn kann nicht exakt vom Schlupfdatum auf den Brut- oder gar Legebeginn geschlossen werden.

Schlupffolge: Bei mindestens neun von fünfzehn in den ersten drei Lebenstagen kontrollierten Bruten schlüpften mindestens zwei Tiere am gleichen Tag, in zwei Fällen fielen vermutlich sogar drei Junge innerhalb eines Tages aus. Das 1. oder 4. Tier schlüpfte 1 bis 2 Tage früher oder später. In weniger als 18 Stunden schlüpften alle drei Jungen einer Volierenbrut. Junge Steinkäuze können in 1- (bis 2)tägigem Abstand, aber auch nahezu synchron schlüpfen (vgl. GLUTZ & BAUER 1980, SCHERZINGER 1971, ULLRICH 1973 u. 1975b).

4.2.4 Schlupftermine

Die überwiegende Anzahl der Tiere schlüpfte in der 3. Maidekade ($\bar{x}=26.5 \pm 7$ Tage, $n=41$ (ein Nachgelege blieb unberücksichtigt), Abb. 9). Die frühesten Schlupfdaten wurden in den Mäusegradationsjahren 1974 und 1977 ermittelt: Von je einem Paar schlüpften die Jungen bereits am 12.5. Im Jahre 1979 wurde der späteste Schlupftermin registriert (23.6., Erstgelege?), ein Nachgelege war bereits am 3.6. geschlüpft. Während in den Jahren 1974 bis 1978 kaum jahreszeitliche Unterschiede auftraten – obwohl die Beutetierdichte schwankte (4.1) – wich das mittlere Schlupfdatum des Jahres 1979 (ohne Extremwert vom 23.6., Abb. 9) zumindest signifikant von 1976 ($p < 0,01$) und 1978 ($p < 0,005$) ab (1974-1979: $p < 0,05$, 1974 bis 1979-1979): $p < 0,025$ allerdings 1975-1979: $p > 0,05$, 1977-1979: $p > 0,05$, U-Test). Das spätere Schlüpfen 1979 kann vermutlich auf die klimatischen Besonderheiten dieses Jahres zurückgeführt werden (2.2, Abb. 2), die offensichtlich schon eine verspätete Balz bewirkt hatten (3.1, vgl. LABITTE 1951). Die Anzahl ausgeflogener Jungtiere/erfolgreichem Paar war nicht mit dem Schlupfdatum korreliert ($r_{S,B} = -0,1190$, $n=30$).

4.2.5 Schlupf- und Bruterfolg

Aus 34 Bruten schlüpften $\bar{x}=2,5 \pm 1,5$ Junge/Brutpaar ($n=34$) bzw. $3,2 \pm 0,9$ Junge/erfolgreichem Brutpaar ($n=27$, Tab. 3, Abb. 6b u. 7c). Im Mittel flogen $\bar{x}=2,0 \pm 1,5$ Junge/Brutpaar ($n=40$) bzw. $2,8 \pm 1,1$ Junge/erfolgreichem Brutpaar aus ($n=29$, Tab. 3, Abb. 6c u. 7d). Wie bei den Gelegestärken wurden auch bei diesen Werten von Jahr zu Jahr z.T. erhebliche Schwankungen beobachtet: Im mäusearmen Jahr 1975 schlüpften wahrscheinlich signifikant weniger Junge/erfolgreichem Brutpaar als in den mäusereichen Jahren 1977 ($p < 0,02$, U-Test) und 1978 ($p < 0,025$), 1978 flogen mehr Junge/erfolgreicher Brut aus als 1975 ($p < 0,02$) und 1979 ($p < 0,03$). Dennoch hatten die Massenwechsel der Feldmaus vermutlich keinen Einfluß auf die Reproduktionsleistung der Population: Die Anzahl ausgeflogener Jungtiere/ Paar variierte im Untersuchungszeitraum nicht signifikant.

Daß die regelmäßigen Fluktuationen des Feldmausbestandes die Reproduktionsleistung des Steinkauzes weniger als die anderer Eulen (z.B. *Tyto alba* (SCHÖNFELD et al. 1977), *Strix aluco* (SOUTHERN 1970), *Aegolius funereus* (KORPIMÄKI 1981), s.a. GLUTZ & BAUER 1980) beeinflußte, geht auch daraus hervor, daß in keinem Jahr auffallend viele nicht brütende Paare festgestellt wurden (3.2.1). Die im Vergleich zu anderen Eulenarten geringere Beeinflussung der Reproduktionsrate durch die Massenwechsel der Feldmaus könnte evtl. auf das breite Nahrungsspektrum (GLUTZ & BAUER 1980, UTTENDÖRFER 1939) zurückgeführt werden.

Lediglich 1976 gab es zwei Hinweise auf Brutausfälle (EXO 1981). ULLRICH (1980) vermutet, daß einzelne Steinkäuze hin und wieder pausieren, was aber möglicherweise unabhängig oder zumindest nicht allein vom Nahrungsangebot abhängig zu sein scheint (vgl. 3.2.1). Nach ILLNER (in GLUTZ & BAUER 1980) brachten vorjährige ♀ bei gleicher mittlerer Gelegegröße weniger Junge zum Ausfliegen ($\bar{x}=1,91$, $n=22$) als mehrjährige ♀ ($\bar{x}=2,78$, $n=32$).

4.2.6 Verlustzeitpunkt und Verlustursachen

Bei etwa 72% (ebenfalls 72% bei GLUE & SCOTT 1980) von 40 vom Brutbeginn an untersuchten Gelegen traten vom Brutbeginn bis zum Erreichen des Beringungsalters (etwa 2 Wochen) Verluste auf. Die Verlustrate betrug bis zu diesem Zeitpunkt etwa 45%. Eine Korrelation zur Gelegegröße, zum Schlupftermin (4.2.2) sowie den Niederschlagsverhältnissen zur Brutzeit und in den ersten Tagen der Nestlingszeit wurde am unteren Niederrhein nicht gefunden (Niederschlagsmenge-Verlustrate: $r_s=0,3044$, $n=6$; Anzahl der Tage mit mehr als 1 mm Niederschlag-Verlustrate: $r_s=0,5294$, $n=6$). Im Gegensatz hierzu schreiben GLUTZ & BAUER (1980), daß die Verluste während längerer Niederschlagsphasen zur Nestlingszeit und während der ersten 14 Tage nach dem Ausfliegen besonders groß sind. Für den Waldkauz fand SOUTHERN (1970) eine positive Korrelation zwischen der Anzahl der Regentage und der Verlustrate zur Zeit der Bebrütung.

Vom Brutbeginn bis zum Schlüpfen lag die Verlustrate im Mittel bei etwa 23% (0%-55%). Das Nichtausfallen einzelner Eier (12,4% in der Ajoie, NW-Schweiz (GLUTZ & BAUER 1980)) erfolgreicher Bruten dürfte in erster Linie auf abgestorbene Embryonen zurückzuführen sein: In fünf von sechs untersuchten Eiern war der Embryo während der Entwicklung abgestorben (B. CONRAD schriftl.).

Etwa 13% der geschlüpften Jungtiere kamen in den ersten beiden Lebenswochen um; Verluste älterer Nestlinge waren selten (vgl. ULLRICH 1973). Bei den beobachteten Totalverlusten (Tab. 6) – nur etwa 30% traten nach dem Schlüpfen auf – waren die umgekommenen Jungtiere in drei Fällen maximal sechs Tage alt, einmal etwa zehn Tage. Zwei der vier Bruten (Tab. 6) wurden wahrscheinlich durch Säuger (Marder?) ausgenommen, eine in anderen Populationen häufig beobachtete Todesursache (FURRINGTON 1979, KNÖTZSCH 1978). Ein Teil der Jungtiere war aus der Bruthöhle verschwunden, andere lagen mit Bißverletzungen im Kopfbereich bzw. mit abgebissenem Kopf in der Bruthöhle. Verluste einzelner Jungtiere wurden in

Verlustursache	Verlustzeitpunkt		Summe n %
	Eier n %	Junge n %	
unbekannt	5 38,5	2 15,4	7 53,9
Störung durch Jagd	2 15,4		2 15,4
Säuger		2 15,4	2 15,4
Hochwasser	1 7,7		1 7,7
♂ überfahren	1 7,7		1 7,7
Summe	9 69,3	4 30,8	13 100,1

Tab. 6: Verlustursachen und -zeitpunkte von 13 Totalverlusten.

Tab. 6: Causes and time of failure for 13 complete losses of clutches.

zehn Fällen beobachtet; meistens verschwanden die Nestsäckchen. Sie könnten von älteren Nestgeschwistern gefressen worden sein. Syngenophagie wurde von KNÖTZSCH (1978) für den Steinkauz nachgewiesen (s.a. ULLRICH 1973). Auch wenn Verluste einzelner Jungtiere auftraten, kamen die Jungtiere fast immer in den ersten zehn Lebenstagen um. Zwischen dem 10. und 35. Tag etwa starben kaum Tiere. Verluste aufgrund eines Kloakenmilieus in der Bruthöhle traten nicht auf. Nach dem Ausfliegen – etwa im Alter von 35 Tagen (4.2.7) – nahm die Sterblichkeit wieder zu. Es wurden wiederholt tote Jungtiere in der Nähe des Geburtsortes gefunden, wobei allerdings kaum Verluste auftraten, die auf ein vorzeitiges Verlassen des Nestes zurückgeführt werden konnten (EXO 1981, im Gegensatz zu JUILLARD 1980). Überwiegend kamen die gefundenen Jungtiere im Straßenverkehr um; einige ertranken in Viehtränken (vgl. EXO & HENNES 1980).

4.2.7 Ausfliegen und Verstreichen der Jungtiere

HAVERSCHMIDT (1946), JUILLARD (1979) und ULLRICH (1973) geben das Alter des Ausfliegens mit etwa 30 bis 35 Tagen an. Während die meisten Jungtiere im Alter von 30 Tagen tagsüber noch in der Bruthöhle angetroffen werden konnten, die sie nachts in diesem Alter regelmäßig verlassen haben, wurden Jungtiere von mehr als 40 Tagen nur noch selten in Bruthöhlen kontrolliert. Die Jungen wurden tagsüber vermehrt in benachbarten Höhlen gefunden (EXO 1981, KNÖTZSCH 1978). In einem Fall hielten sich die Jungtiere bereits mit 23 Tagen auch tagsüber außerhalb der Bruthöhle auf. Die noch nicht flüggen Jungen schienen bereits eine höher im Baum gelegene Höhle der (unveränderten) Bruthöhle vorzuziehen.

Im Alter von etwa zwei bis drei Monaten wanderten die Jungtiere aus dem elterlichen Revier ab (vgl. EXO & HENNES 1980, KNÖTZSCH 1978, ULLRICH 1980). Zwei von drei Jungen eines Paares konnten zuletzt im Alter von etwa 3,5 Monaten (11.9., He 4006826, He 4006827) in der Bruthöhle wiedergefangen werden, bei vorherigen Kontrollen war die Röhre leer gewesen. Auch die Alttiere wurden zu dieser Zeit regelmäßig im elterlichen Revier beobachtet. Nur noch in einem weiteren Fall konnte ein Jungtier (von drei Jungen, He 4006833) Mitte September im elterlichen Revier festgestellt werden, während Anfang (bis Mitte) August, d.h. etwa im Alter von 65 (bis 80) Tagen, noch zahlreiche Jungtiere regelmäßig im elterlichen Revier angetroffen wurden. Der überwiegende Anteil der Jungen dürfte gegen Ende August/Anfang September verstrichen sein (vgl. EXO & HENNES 1980). In Einzelfällen haben die Tiere den Geburtsort bereits Anfang August verlassen: Ein Tier wurde am 11.8. etwa 1,5 km nordöstlich des Beringungsortes überfahren gefunden (He 4009043). Das Alter des Ausfliegens und der Zeitpunkt des Verstreichens können auch bei Nestgeschwistern erheblich variieren (ULLRICH 1973 u. 1980).

5. Schlußbetrachtung

Anhand der vorliegenden Ergebnisse soll abschließend auf Fragen der Populationsstruktur und -dynamik sowie auf den Bestand liminitierender und regulierender Faktoren eingegangen werden.

5.1 Verteilungsmuster und Siedlungsdichte

Übereinstimmend wurde bei allen Untersuchungen festgestellt (3.2.2), daß der Steinkauz grünlandreiche Gebiete bevorzugt besiedelte (Abb. 3). Die Analyse der 26 untersuchten Einheitsflächen (Methodik s. 2.3.1) ergibt wahrscheinlich signifikante positive Korrelationen zwischen dem Grünlandanteil und der Anzahl der Steinkauzstandorte ($p < 0,05$, $r_{S,B} = 0,3304$, $n = 26$, $y = 1,51 + 0,02x$, Abb. 10a) sowie zwischen der Anzahl der potentiellen Brutbäume und der Anzahl der Steinkauzstandorte ($p < 0,025$, $r_{S,B} = 0,4420$, $n = 26$, $y = 1,80 + 0,01x$, Abb. 10b). Daß der Steinkauzbestand am unteren Niederrhein vom Vorkommen geeigneter Baumhöhlen abhängig war, wird deutlicher, wenn man nicht die Gesamtzahl der Bäume sondern die Anzahl der potentiellen Brutbaumgruppen (s. 2.3.1) zugrundelegt: $p < 0,005$, $r_{S,B} = 0,5062$, $n = 26$, $y = 1,31 + 0,19x$. Am deutlichsten zu erkennen sind diese Korrelationen im trockeneren und damit mehr ackerbaulich genutzten E und N des Untersuchungsgebietes (Abb. 3). Eine ausgeprägte nistökologische Bindung des Steinkauzes an Baumhöhlen ist auch bei der Analyse der Brutplätze deutlich geworden: Etwa 85% ($n = 34$) der Paare brüteten im Untersuchungsgebiet in Baumhöhlen, während der Anteil der Gebäudebrüter bei nur etwa 15% lag, obwohl zahlreiche zur Brut geeignete Gebäude vorhanden waren (EXO 1981). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen PETZOLD & RAUS (1973) sowie VISSER (1977), der die Heckenlänge pro Fläche (Weißdornhecken mit zahlreichen Kopfeschen) bestimmte und einen Anstieg der Steinkauzdichte mit zunehmender Heckenlänge beobachtete. Die ver-

mutlich ebenfalls signifikante Korrelation zwischen dem Grünlandanteil und der Verteilung der Steinkauzstandorte kann zumindest teilweise auf die Abhängigkeit der Kopfbaumvorkommen von Grünland zurückgeführt werden (2.3.2, Abb. 4): In Kopfbäumen brüteten 76% der Baumbrüter; die übrigen Baumbrüter nisteten fast ausschließlich in alten Obst- und Nußbäumen (EXO 1981).

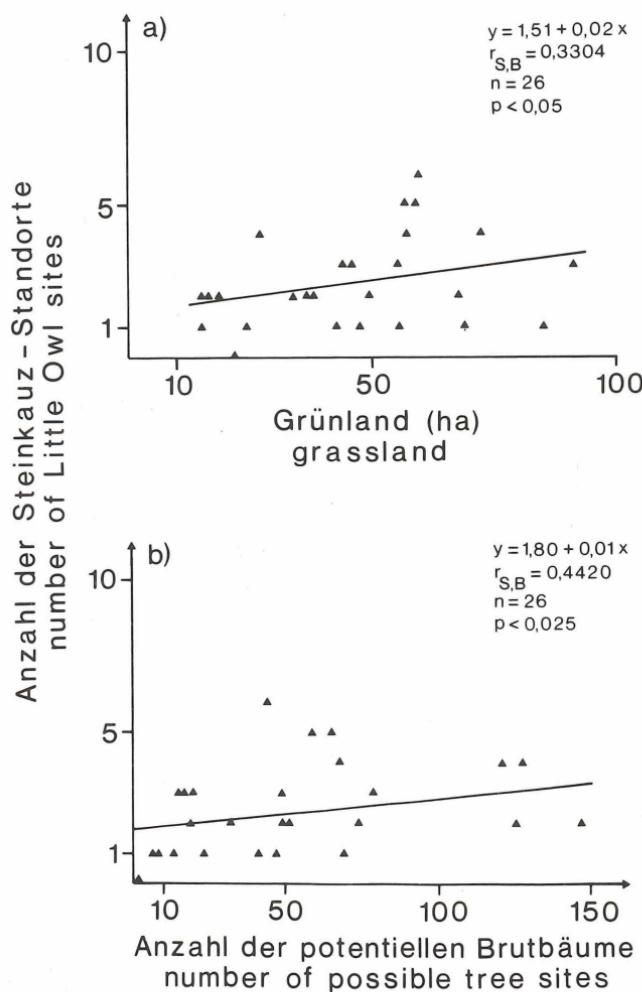


Abb. 10: Beziehung zwischen der a) als Grünland genutzten Fläche sowie b) der Anzahl der potentiellen Brutbäume und der Anzahl der Steinkauzstandorte nach Daten von 26 Einheitsflächen (je 1 km²).
 Fig. 10: Relations between a) the area used as grassland and the number of Little Owl sites and b) the number of possible tree sites and the number of Little Owl sites. The figures are based on data of 26 unit areas of 1 km² each.

Aus den bislang vorliegenden Untersuchungen kann somit kaum gefolgert werden, ob und/oder inwieweit der Steinkauz direkt, beispielsweise zum Nahrungserwerb, auf eine niedrige Vegetationshöhe (hier: Grünland) angewiesen ist, was allgemein angenommen wird (GLUTZ & BAUER 1980). Im E des Untersuchungsgebietes war der Grünlandanteil im Bereich einiger Steinkauz-Standorte sehr gering: Drei extrem grünlandarme Standorte, die aber langjährig besetzt waren (z.B. Standort 16 mindestens von 1973 bis 1980), hatten im Umkreis von 250 m bzw. 500 m um den Brutplatz nur einen Grünlandanteil von knapp 15% (2,8 ha bzw. 11,5 ha). Die übrige Fläche wurde fast ausschließlich ackerbaulich – durch Getreide- und Hackfruchtanbau – genutzt. Dies könnte ein erster Hinweis dafür sein, daß der Steinkauz große zusammenhängende Grünlandgebiete zur Deckung des Nahrungsbedarfs nicht unbedingt benötigt.

Kleine Jagdreviere könnten evtl. auf das vor allem im Sommerhalbjahr breite Nahrungsspektrum (HAVERSCHMIDT 1946, UTTENDÖRFER 1939) zurückgeführt werden, wenn die Jagd auf ackerbaulich genutzten Flächen allein aufgrund der Vegetationshöhe nur schwer möglich sein dürfte. Es ist unwahrscheinlich, daß z.B. während der Bebrütung, wenn das ♀ zumindest teilweise vom ♂ mit Nahrung versorgt wird (GLUTZ & BAUER 1980, HAVERSCHMIDT 1946, LABITTE 1951), oder zur Zeit der Jungenaufzucht für jeden Nahrungsflug mehrere hundert Meter zurückgelegt werden. In der Dämmerung konnten Steinkäuze wiederholt jagend in der unmittelbaren Umgebung des Brutbaumes beobachtet werden. Ein unterdurchschnittlicher Bruterefolg, der auf eine erschwerte Nahrungsbeschaffung hindeuten könnte, wurde in den drei Revieren nicht beobachtet. Demnach dürfte die Flächennutzung die Siedlungsdichte des Steinkauzes im Untersuchungsgebiet bislang nur indirekt, und zwar über die Anzahl und Verteilung der potentiellen Brutbäume (insbesondere Kopfbäume), limitiert haben. Auch wenn der Steinkauz zum Nahrungserwerb nicht auf eine reine Grünlandnutzung angewiesen sein sollte, was aber noch durch detaillierte Untersuchungen zu den räumlichen und zeitlichen Mustern der Nahrungssuche geklärt werden muß, so ist sein Vorkommen am unteren Niederrhein dennoch vom Vorhandensein des Dauergrünlandes abhängig gewesen, da die Anzahl und Verteilung der potentiellen Brutbäume hiervon abhängig war. Eine Umwandlung von Dauergrün- in Ackerland, die meistens gleichzeitig mit einer weiteren Reduzierung der Brutbäume verbunden ist, dürfte zu einem drastischen Rückgang des Steinkauzes führen.

5.2 Reproduktion und Mortalität in verschiedenen Regionen

Während in weiten Teilen Mitteleuropas in den letzten Jahrzehnten ein Rückgang des Steinkauzbestandes beobachtet wurde und die Art heute trotz wirksamer Artenschutzmaßnahmen als gefährdet angesehen werden muß (Ds/IRV 1976, ULLRICH 1980), nahm der Bestand auf der Probefläche von 1975 bis 1978 sowie von 1979 auf 1980 zu. Die Kapazität des Untersuchungsgebietes war noch nicht erschöpft (5.3). Der vorübergehende Bestandsrückgang von 1978 auf 1979 ist auf den extrem strengen Winter 1978/79 zurückzuführen, und kann für den betrachteten Zeitraum als Ausnahme angesehen werden.

Wie aus Tab. 3 hervorgeht, war die Reproduktionsrate im Untersuchungsgebiet im Vergleich zu den auf anderen Probeflächen ermittelten Werten auffallend gering. Nach Ringfunden deutscher und niederländischer Steinkäuze ergab sich für adulte Tiere eine jährliche Mortalitätsrate von $m_{ad.} = 35,2\% \pm 5,8\%$ ($n=35$) und für Tiere im 1. Lebensjahr eine Sterberate von $m_{juv.} = 70,1\%$ ($n=82$, EXO & HENNES 1980). Um den Bestand konstant zu halten, muß jedes Paar im Mittel jährlich mindestens (Brutausfälle wurden nicht berücksichtigt) etwa 2,35 ausfliegende Junge ($r_{juv.}$) bzw. 3,9 Eier (r_{EI}) produzieren (EXO & HENNES 1980). Beide Werte wurden von der im Bereich der deutsch-niederländischen Grenze untersuchten Teilpopulation nicht erreicht: $r_{juv.} = 2,00$ und $r_{EI} = 3,7$ (Tab. 3). Bei der im Untersuchungsgebiet ermittelten Reproduktionsrate von 2,00 ausfliegenden Jungtieren pro Paar und Jahr und den nach Ringfunden berechneten Mortalitätsraten ($m_{ad.} = 35,2\%$, $m_{juv.} = 70,1\%$) hätte der Bestand von 35 Paaren im Jahr 1974 (Teilfläche I) auf 28 Paare 1978 absinken müssen. Tatsächlich wurden auf Teilfläche I 1978 aber 43 Paare gefunden (Abb. 11). Im folgenden soll versucht werden zu klären, worauf diese Diskrepanz beruht.

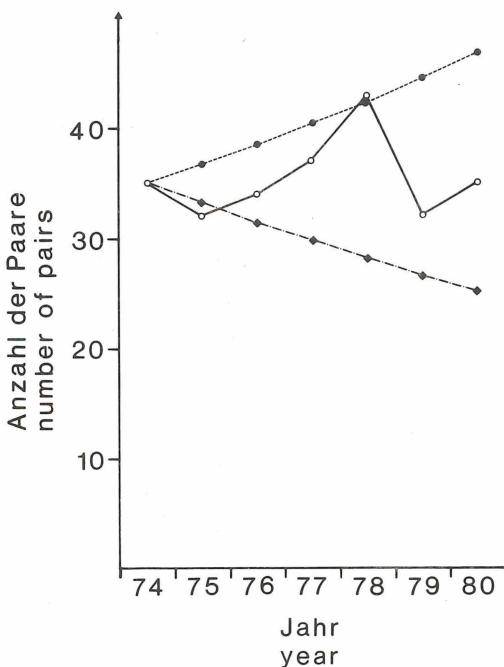


Abb. 11: Beobachtete Steinkauzbestandsentwicklung (○—○) im Vergleich zur theoretischen Bestandsentwicklung bei $r_{juv.} = 2,00$ ausfliegenden Jungen/Paar, $m_{ad.} = 35,2\%$ und $m_{juv.} = 70,1\%$ (◆—◆) bzw. $r_{juv.} = 2,00$, $m_{ad.} = 30\%$ und $m_{juv.} = 65\%$ (●—●, Näheres s. Text).

Fig. 11: Observed population fluctuation (○—○) on part I of the study area in comparison to the theoretical fluctuation with $r_{juv.} = 2.00$ fledged young per pair, $m_{ad.} = 35.2\%$ ($m_{ad.}$ = annual mortality of adult Little Owls) and $m_{juv.} = 70.1\%$ ($m_{juv.}$ = mortality in the first year after fledging) (◆—◆); $r_{juv.} = 2.00$, $m_{ad.} = 30\%$ and $m_{juv.} = 65\%$ (●—●, for details see text).

An erster Stelle könnte daran gedacht werden, daß die nach Ringfunden berechneten Mortalitätsraten nicht richtig sind, da Ringfundmaterial häufig zahlreiche Fehlerquellen enthält. Erwähnt seien hier nur: Ringabnutzung, Ringverlust sowie unterschiedliche Meldewahrscheinlichkeiten in verschiedenen Regionen bei verschiedenen Todesursachen und zu verschiedenen Jahreszeiten (CAVE 1977, FARNER 1952, GROSSKOPF 1964, HAKIOJA 1969, HENNY & WIGHT 1969, PERDECK 1977). Diese Möglichkeit dürfte als Erklärung für die aufgezeigte Differenz ausscheiden, da von EXO & HENNES (1980) wahrscheinlich gemacht werden konnte, daß die für den Steinkauz nach Ringfunden berechneten Mortalitätsraten mit keinem allzu großen Fehler behaftet sind. Eine zweite Möglichkeit wäre, daß die auf der Probefläche stichprobenartig ermittelte Reproduktionsrate nicht repräsentativ ist. Die beobachtete Fortpflanzungsrate könnte z.B. durch die bei den Kontrollen der Nester zwangsläufig auftretenden Störungen niedriger als die tatsächliche Fortpflanzungsrate sein. Auch diese Möglichkeit kann weitgehend ausgeschlossen werden, da zum einen kein Unterschied zwischen den regelmäßig und den nur selten kontrollierten Gelegen beobachtet wurde, zum anderen war bereits die Gelegestärke geringer als in den meisten bislang untersuchten Populationen (4.2.2, Tab. 3); zur Zeit der Eiablage wurden die Brutnen nur selten kontrolliert (4.2.1). Die ermittelte Bestandsentwicklung könnte somit auf verschiedenen Reproduktions- und (entsprechenden) Mortalitätsraten in verschiedenen Populationen beruhen, wenn man voraussetzt, daß Emigration und Immigration im Untersuchungszeitraum annähernd gleich waren (vgl. KLOMP 1970, LACK 1947/48, 1954 u. 1966). Lokale Variabilitäten von Reproduktion und Mortalität konnten anhand des Ringfundmaterials ebenso wie kurzfristige Schwankungen und langfristige Entwicklungstendenzen nicht erfaßt werden (EXO & HENNES 1980). Hochsignifikant unterschiedliche Reproduktionsraten wurden bereits für verschiedene Populationen nachgewiesen (4.2.2, Tab. 4). Die auf der Probefläche beobachtete Bestandsentwicklung könnte bei der ermittelten Reproduktionsrate von 2,00 ausfliegenden Jungen pro Paar und Jahr auf einer etwa 5% geringeren – gegenüber dem (großflächigen) Mittelwert für die Niederlande und Deutschland – Mortalitätsrate adulter und juveniler Steinkäuze beruhen (Abb. 11). Für den unteren Niederrhein ergibt sich dann für adulte Steinkäuze $m_{ad.} = 30\%$, für juvenile Steinkäuze $m_{juv.} = 65\%$ (Methodik der Berechnung s. EXO & HENNES 1980, HENNY et al. 1970). Ein Hinweis darauf, daß die Sterblichkeit in diesem Gebiet geringer sein könnte, findet sich bereits bei EXO & HENNES (1980), die u.a. getrennte Mortalitätsraten für die Niederlande und Deutschland berechneten: Dabei ergab sich für die Niederlande $m_{ad.} = 29,2\% \pm 8,5\%$ ($n=19$) und für Deutschland $m_{ad.} = 37,9\% \pm 5,2\%$ ($n=34$). Ein statistisch gesicherter Unterschied bestand allerdings nicht, weshalb die Werte dort nicht eingehend diskutiert wurden. Die nach Ringfunden für die Niederlande ermittelte Mortalitätsrate adulter Steinkäuze entsprach somit der für das Untersuchungsgebiet u.a. aufgrund der Bestandsentwicklung und Reproduktion berechneten Sterblichkeitsrate. Einen Hinweis auf noch niedrigere Mortalitätsraten geben die von GLUE & SCOTT (1980) für Großbritannien publizierten brutbiologischen Daten (Tab. 3): Die Gelegegröße und Anzahl ausfliegender Jungtiere/erfolgreichem Paar

war dort langfristig geringer als in den auf dem Kontinent untersuchten Populationen (4.2.2). Dennoch konnte sich der Steinkauz ausbreiten (SHARROCK 1976). Unterschiedliche Mortalitätsraten in verschiedenen Regionen wurden beispielsweise auch für den Waldkauz (OLSSON 1958, SCHIFFERLI 1957) sowie zahlreiche andere Vogelarten ermittelt.

Die unterschiedlichen Sterblichkeitsraten beim Steinkauz lassen sich wenigstens teilweise auf unterschiedliche Winterverluste zurückführen (EXO & HENNES 1980). Der Einfluß der Wintersterblichkeit wurde im Untersuchungsgebiet in dem extrem schneereichen Winter 1978/79 deutlich (Abb. 2 u. 5): Vom 17.1.79 bis zum 5.2.79 wurden insgesamt acht Tiere von Teilfläche I gemeldet, die offensichtlich verhungert (6 Ex.) bzw. stark abgemagert waren (2 Ex.). Der erste Totfund stammte vom 17.1.79 seit dem 31.12.78 lag im gesamten Untersuchungsgebiet eine etwa 10 cm hohe, geschlossene Schneedecke. Nach GUSSEW (1952 zit. n. PIECHOCKI 1960) vermindert lockerer Schnee von 7 cm - 9 cm Höhe die Erreichbarkeit der Beute. Die beiden abgemagerten Tiere wurden am 19.1. bzw. 28.1.79 gegriffen; da sie von den Findern bereits über einige Tage gefüttert wurden, ist das Gewicht zum Fundzeitpunkt nicht bekannt. Das am 17.1.79 tot gefundene Steinkauz- ♀ wog 117 g. PIECHOCKI (1960) gibt als Hungergewicht für den Steinkauz 126 g an. Über Winterverluste beim Steinkauz, die bei geschlossener Schneedecke nach etwa 2 bis 3 Wochen auftreten, wurde bereits wiederholt berichtet (DOBISON & RICHARDS 1964, EXO & HENNES 1980, KNÖTZSCH 1978, PEITZMEIER 1952, PIECHOCKI 1960). Warum es auf Teilfläche III zu keiner Bestandseinbuße kam (Abb. 5), kann nicht gesagt werden. Es ist nicht bekannt, ob das Nahrungsangebot dort größer war; Scheunen standen auf allen Teilflächen den meisten Paaren zur Jagd zur Verfügung. Die im Winter und zeitigen Frühjahr kontrollierten Höhlen und Röhren enthielten fast ausschließlich Nahrungsreste und Rupfungen von Singvögeln. Die Bestandszunahme bis zum Frühjahr 1980 (etwa 16% im gesamten Untersuchungsgebiet, Abb. 5) zeigte, daß der Steinkauz Winterverluste von 25% in dicht besiedelten Gebieten innerhalb von 2 bis 3 Jahren ausgleichen kann (vgl. VISSER 1977). Verluste in kleinen isolierten Populationen werden hingegen gar nicht oder nur sehr langsam ausgeglichen, was vermutlich größtenteils auf das Ausbreitungsverhalten junger Steinäuze zurückgeführt werden kann (EXO & HENNES 1980, PEITZMEIER 1952).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Gelegestärke des Steinkauzes nach den bislang aus Großbritannien, Deutschland, der Schweiz und Frankreich vorliegenden Daten in Mitteleuropa von W nach E und N nach S zunimmt (Abb. 8), die Sterblichkeitsrate könnte entsprechend ansteigen. Dieser geographische Trend kann evtl. auf unterschiedlichen klimatischen Bedingungen in den verschiedenen Regionen beruhen. Die Zunahme der Gelegestärke von W nach E könnte auf das im Sommer größere Nahrungsangebot im trockeneren und wärmeren Zentraleuropa zurückzuführen sein (vgl. LACK 1947/48, KLÖMP 1970, MURRAY 1976). Die Winter sind auf dem Kontinent strenger (tiefere mittlere Temperaturen, längere geschlossene Schneedecke) als in Großbritannien (LACK 1948, STEINHAUSER 1970). Während die Mortalitätsrate in Großbritannien im Winter nicht höher als beispielsweise im

Herbst war (EXO & HENNES 1980, GLUE 1973), konnte für Deutschland eine erhöhte Wintersterblichkeit nachgewiesen werden (EXO & HENNES 1980). Eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Ländern nahmen die Niederlande ein.

5.3 Populationsregulatorische Vorgänge in der untersuchten Population

Abschließend soll auf populationsregulatorische Vorgänge innerhalb der untersuchten Population eingegangen werden. Hierzu bietet sich die von VARLEY & GRADWELL (1960) entwickelte K-Faktoren-Analyse (key-factor-analysis) an, bei der die Mortalität in verschiedenen Altersstadien untersucht und als K-Faktor angegeben wird. Mit Hilfe dieses Verfahrens können Schlüsselfaktoren (z.B. Mortalitätsfaktoren) der Populationsregulation erkannt werden. Weiterhin kann zumindest begrenzt ausgesagt werden, ob die Reproduktions- und Mortalitätsfaktoren dichteabhängig reguliert werden (vgl. LACK 1954 u. 1966, WYNNE-EDWARDS 1962; zum Verfahren s. BENSON 1973, DEMPSTER 1975, ÍTO 1972, SMITH 1973, SOUTHWOOD 1966, VARLEY & GRADWELL 1960).

Bei VARLEY & GRADWELL's Methode wird die Mortalität (K-Faktor) als \log_{10} des Verhältnisses des Ausgangsbestands zum Endbestand eines Altersstadiums dargestellt:

$$k = \log_{10} \frac{\text{Ausgangsbestand des Altersstadiums}}{\text{Endbestand des Altersstadiums}}$$

Für verschiedene Altersgruppen können getrennte K-Faktoren berechnet werden, sofern Ausgangs- und Endbestand des jeweiligen Altersstadiums bekannt sind. Die Summe der einzelnen k-Werte eines Jahres ergibt die Gesamt mortalität (K) des Jahres $K = \sum k_i$. Wenn die einzelnen k-Werte aus verschiedenen Jahren gegen die Zeit aufgetragen werden (Abb. 12), dann können gegebenenfalls vorliegende Jahresabschnitte mit erhöhter Sterblichkeit erkannt und damit Hinweise auf wichtige Mortalitätsfaktoren gewonnen werden.

Zur Bestimmung der beispielsweise zur Brutzeit auftretenden Mortalität (Verlustrate von der Eiablage bis zum Schlüpfen (k_1), Verlustrate vom Schlüpfen bis zum Ausfliegen (k_2)) müssen die Gesamtzahl der in der Population gelegten Eier sowie die Zahlen der geschlüpften und ausgeflogenen Jungtiere erfaßt werden. Da diese Zahlen in der untersuchten Teil-Population nicht direkt ermittelt werden konnten – die Tiere brüteten überwiegend in Naturhöhlen – wurde vom Steinkauz-Bestand und den stichprobenartig gewonnenen Mittelwerten der brutbiologischen Daten auf die entsprechenden Gesamtzahlen geschlossen. Zur Berechnung der k-Faktoren wurden die folgenden Daten herangezogen:

der Steinkauzbestand von Teillfläche I (N_n -Anzahl der Paare im Jahr n), die mittlere Gelegestärke (mittl. Gelegest.), die mittlere Anzahl geschlüpfter Jungtiere/Brutpaare (mittl. Anz. geschl. Juv./BP) die mittlere Anzahl ausgeflogener Jungtiere/Brutpaar (mittl. Anz. ausgefl. Juv./BP), die mittlere maximale Gelegestärke (mittl. max. Gelegest.) und die Mortalitätsrate adulter Steinkäuze mit $m_{ad.} = 30\%$ (5.2). Anhand dieser Werte wurden die folgenden k-Faktoren berechnet (brutbiologische Daten s. Tab. 3, Bestand s. Abb. 5):

k_1 - Verluste vom Brutbeginn bis zum Schlüpfen

$$k_1 = \log \frac{(\text{mittl. Gelegest.}) \times N_n}{(\text{mittl. Anz. geschl. Juv./BP}) \times N_n}$$

$$= \log \frac{\text{mittl. Gelegest.}}{\text{mittl. Anz. geschl. Juv./BP}}$$

$$\text{z.B. 1974: } k_1 = \log \frac{4,0 \times 35}{4,0 \times 35} = 0$$

k_2 - Verluste vom Schlüpfen bis zum Ausfliegen

$$k_2 = \log \frac{(\text{mittl. Anz. geschl. Juv./BP}) \times N_n}{(\text{mittl. Anz. ausgef. Juv./BP}) \times N_n}$$

 k_3 - außerbrutzeitliche Bestandsänderung

k_3 deckt den Zeitraum zwischen dem Ausfliegen der Jungtiere (etwa Ende Juni/Anfang Juli) und dem Brutbeginn im nächsten Jahr (etwa Ende April) ab. Dieser k -Faktor gibt an wieviele der in einem Jahr ausgeflogenen Jungtiere bis zum Brutbeginn im folgenden Jahr »verschwunden« (gestorben oder abgewandert) sein müssen, was sich aus der Bestandsentwicklung und der Mortalitätsrate der Alttiere ergibt. Neben der Mortalität gehen in k_3 die Emigration und Immigration ein. Die außerbrutzeitliche Bestandsänderung kann größtenteils auf die Mortalität der Jungen im 1. Lebensjahr (nach dem Ausfliegen) zurückgeführt werden; deren Sterblichkeitsrate lag im Untersuchungsgebiet vermutlich bei etwa 65% (5.2). Vorausgesetzt wird bei der Bestimmung von k_3 , wie bei der Berechnung der Mortalitätsraten, daß Emigration und Immigration annähernd ausgeglichen waren. Da weder die Sterblichkeit noch die Wanderung von Jung- und Alttieren direkt bestimmt werden konnten, mußte dieser Faktor abgeschätzt werden: Vom Brutbestand (Anzahl der Tiere ($N \times 2$)) eines Ausgangsjahres wird die Anzahl der jährlich durchschnittlich sterbenden Alttiere berechnet ($m_{ad.} = 30\%$). – Jährliche Variationen von $m_{ad.}$ bewirken eine Parallelverschiebung von k_3 zu K . – Zu der Anzahl gestorbener Alttiere wird die Bestandsänderung vom Ausgangsjahr zum folgenden Jahr addiert. Die Summe ergibt die Anzahl der durch Jungtiere zu ersetzen Alttiere. Dann wird der \log_{10} des Verhältnisses der Anzahl ausgeflogener Jungtiere im Ausgangsjahr zur Anzahl der zu ersetzenen Alttiere gebildet.

$$k_3 = \log \frac{(\text{mittl. Anz. ausgef. Juv./BP}) \times N_n}{2 N_n \times \frac{m_{ad.}}{100} + (2 N_{n+1} - 2 N_n)}$$

 k_G - Variation der Gelegestärke

$$k_G = \log \frac{\text{mittl. max. Gelegest.} \times N_n}{\text{mittl. tatsächliche Gelegest.} \times N_n}$$

Neben den bislang beschriebenen Mortalitätsfaktoren können bei der K-Faktoren-Analyse unter anderem auch jährliche Schwankungen der mittleren Gelegestärke bzw. der absoluten Anzahl (Brutausfall, Nachgelege) der in der Population gelegten Eier berücksichtigt werden. Der Einfluß nahrungsbedingter Schwankungen der Gelegestärke, die beim Steinkauz in verschiedenen Populationen beobachtet wurden (4.2.2), kann erfaßt werden, indem das Verhältnis der maximal möglichen Gelegestärke zu der tatsächlich in einem Jahr beobachteten Gelegestärke gebildet wird. Die größte beobachtete Gelegestärke betrug im Untersuchungszeitraum 4,22 Eier/Gelege (Tab. 3), als maximal mögliche Gelegestärke wurden 4,3 Eier/Gelege angenommen.

Die K-Faktoren-Analyse ergab (Abb. 12a), daß die Bestandsentwicklung in erster Linie von k_3 – der außerbrutzeitlichen Bestandsänderung – beeinflußt wurde ($p < 0,01$, $r = 0,9555$, $n = 6$). Die außerhalb der Brutzeit beobachteten Bestandsänderungen dürften zum größten Teil auf die hohe Mortalitätsrate der Jungtiere zurückzuführen sein: Etwa 65% der ausgeflogenen Jungtiere starben im 1. Lebensjahr. Besonders deutlich wurde der Einfluß von k_3 nach dem außergewöhnlich strengen Winter 1978/79 (5.2).

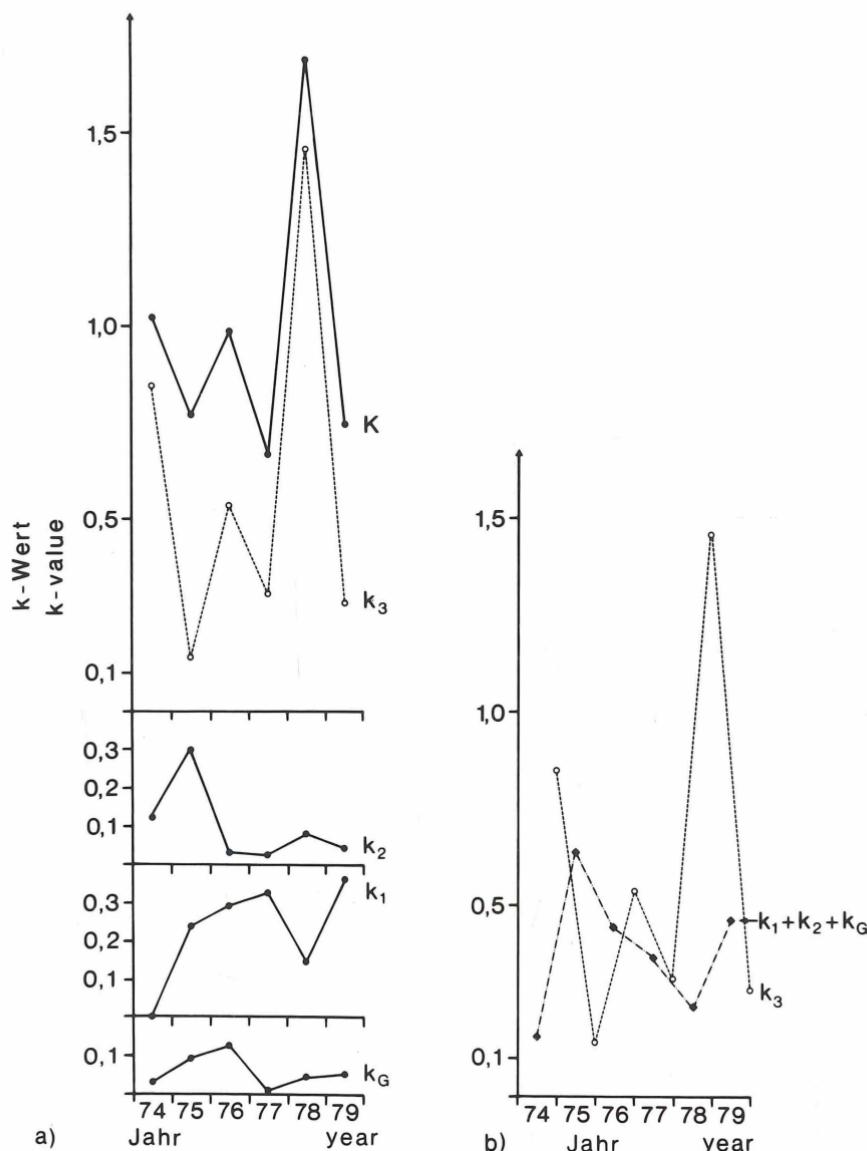


Abb. 12: Ergebnisse der K-Faktoren-Analyse (Näheres s. Text)

a) k-Werte für vier verschiedene Mortalitätsstadien sowie die Gesamtmortalität (K) in jedem Jahr
 k_G = Variation der Gelegestärke

k_1 = Verluste vom Brutbeginn bis zum Schlüpfen

k_2 = Verluste vom Schlüpfen bis zum Ausfliegen

k_3 = außerbrutzeitliche Bestandsänderung

K = Gesamtmortalität innerhalb eines Jahres ($K = k_G + k_1 + k_2 + k_3$)

b) Vergleich der zur Brutzeit auftretenden Verluste ($k_G + k_1 + k_2$) mit der außerbrutzeitlichen Bestandsänderung (k_3).

Fig. 12: Results of the k-factor-analysis (for details see text)

- a) k-values for four different stages of mortality and total mortality (K) for each year
- k_G = variation in clutch size
 - k_1 = losses of eggs
 - k_2 = losses of young in nest
 - k_3 = loss outside the breeding season (This k-value covers the period between the time the young fledged and the adults started breeding in the next year)
 - K = total mortality for each year ($K = k_G + k_1 + k_2 + k_3$)
- b) Losses throughout the breeding season ($k_G + k_1 + k_2$) in comparison to losses outside the breeding season (k_3).

Den geringsten Einfluß auf die Bestandsentwicklung hatte die Variation der Gelegegröße (k_G), die vom Nahrungsangebot bestimmt wurde. – Die brutbiologischen Untersuchungen (4.2.5) hatten bereits gezeigt, daß die Massenwechsel der Feldmaus zwar die Gelegegröße, aber nicht die Anzahl der ausgeflogenen Jungtiere pro Paar beeinflußten. – Berücksichtigt werden muß, daß der Anteil der Nichtbrüter nicht exakt festgestellt werden konnte, auffallende Unterschiede im Beobachtungszeitraum aber nicht registriert wurden (3.2.1). ILLNER (1979) ermittelte maximal 25% Nichtbrüter (vgl. 3.2.1). Nimmt man für das Feldmaus-Mangeljahr 1976 einen Anteil von 25% Nichtbrütern an, der auf der Probefläche bislang nicht erreicht wurde, so ergibt sich $k=0,125$. Dieser k-Wert entspricht dem für k_G berechneten Wert (Abb. 12a). Dem Einfluß der Nichtbrüter dürfte damit ebenfalls keine entscheidende Bedeutung zukommen. Der entscheidende K-Faktor beim Waldkauz scheint hingegen der Anteil der Nichtbrüter zu sein: In einem Extremjahr brütete beispielsweise von 31 Paaren einer Probefläche bei Oxford (England) kein Paar (SOUTHERN 1970).

Die außerhalb der Brutzeit aufgetretene Bestandsänderung (k_3) könnte von den Verlusten der vorhergehenden Brutsaison ($k_1 + k_2 + k_G$) abhängig gewesen sein (Abb. 12b). Daß k_3 eine kompensatorische Funktion zukommen könnte, was SOUTHERN (1970) für den Waldkauz beschrieb, wird auch deutlich, wenn man k_3 gegen die Anzahl der in der Population ausgeflogenen Jungtiere aufträgt ($p < 0,01$, $r = 0,9576$, $n = 6$, Abb. 13). Der exponentielle Anstieg der außerbrutzeitlichen Bestandsänderung bei zunehmender Anzahl ausfliegender Jungtiere deutet darauf hin, daß eine dichteabhängige Regulation (Mortalität, Wanderung) aufgrund intraspezifischer Konkurrenz am unteren Niederrhein bei einer bestimmten Dichte bereits einsetzte; d.h. in Jahren mit hoher Siedlungsdichte (z.B. 1978) mußten zumindest stellenweise einige Individuen aufgrund der Territorialität des Steinkauzes abwandern. Eine Begrenzung des Bestandes durch interspezifische Konkurrenz (z.B. Nistplatzkonkurrenz, s. EXO 1981) ist hingegen nicht zu erwarten. Neben der Anzahl und Verteilung der potentiellen Brutbäume dürften u.a. die Territorialität (über das Nahrungsangebot: Artenspektrum und Dichte) und die Verteilungsstruktur des Steinkauzbestandes, die u.a. auch eine Folge des asynchronen Besiedlungsablaufs ist (DAVIES 1978, MAYNARD SMITH 1974), die Abundanz limitiert haben.

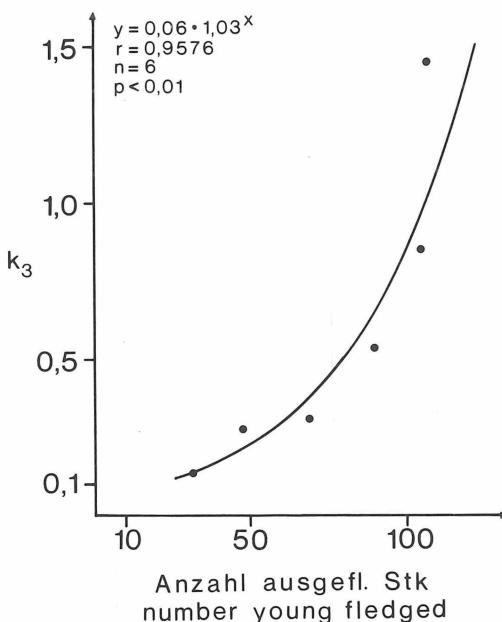


Abb. 13: Beziehung zwischen der außerbrutzeitlichen Bestandsänderung (k_3) und der Gesamtzahl der auf Teilfläche I in dem Jahr ausgeflogenen Jungtiere.

Fig. 13: Relation between losses outside the breeding season (k_3) and the number of young fledged on part I in the previous breeding season.

Die mehr oder weniger kontinuierliche Bestandszunahme sowie die Verteilung des Steinkauzbestandes und der potentiellen Brutbäume zeigen, daß die Kapazität von Teilfläche I nicht erschöpft war, auch wenn eine dichteabhängige Regulation zeitweilig auftrat. So wurden 1978 – im Jahr mit der bislang höchsten Abundanz – kleinräumig teilweise geringere Dichten als in anderen Untersuchungsjahren ermittelt. Die aufgeführten populationsregulatorischen Faktoren dürften einen weiteren Anstieg des Bestandes zulassen. Auch wenn der Bestand damit Anfang der 80er Jahre über die Dichte von 1978 ansteigen sollte, erscheint es momentan dennoch unwahrscheinlich, daß am unteren Niederrhein mittelfristig eine Dichte von etwa 1,5 Brutpaaren/km² gehalten werden kann. Der größte Teil der Kopfbäume – dort brüteten 76% der Baumbrüter – ist überaltert. Sie werden von den Besitzern nur selten regelmäßig geschnitten, so daß jedes Jahr zahlreiche ausgehöhlte Kopfbäume aufgrund ihrer Kopflastigkeit auseinanderbrechen und somit jährlich etliche Bruthöhlen verschwinden. Neue Bäume werden nur selten angepflanzt. Wenn nicht in nächster Zeit intensive Pflegemaßnahmen (Schneitelung der alten Kopfbäume, Neuanlage von Kopfbäumen) eingeleitet werden, muß damit gerechnet werden, daß der Steinkauzbestand auch am unteren Niederrhein – einem der letzten Verbreitungsschwerpunkte dieser Art – in absehbarer Zeit drastisch zurückgeht.

Literatur

- AG zum Schutz bedrohter Eulen Nordrhein-Westfalen (1978): Steinkauz-Verbreitung. Informationsblatt Nr. 7: 5-6. – BENSON, J.F. (1973): Some problems of testing for density dependence in animal populations. *Oecologia* 13: 183-190. – BEZZEL, E., F. LECHNER & H. RANFTL (1980): Arbeitsatlas der Brutvögel Bayerns. Themen der Zeit Nr. 4, Kilda, Greven. – 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. – DAVIES, N.B. (1978): Ecological questions about territorial behaviour. In: KREBS, J.R. & N.B. DAVIES (eds.): *Behavioural ecology - an evolutionary approach*. pp. 317-350, Blackwell Scientific Publications, Oxford. – DEMPSTER, J.P. (1975): *Animal population ecology*. Academic Press, London - New York - San Francisco. – DIEDERICH, H.-J. (1975): Populationsstudien an Greifvögeln im Niederrheingebiet, unter Mitberücksichtigung der DDT-Vergiftung. Staatsexamensarbeit Köln. – DEUTSCHER WETTERDIENST (1960): Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. Offenbach a.M. – DOBINSON, H.M. & A.J. RICHARDS (1964): The effects of the severe winter of 1962/63 on birds in Britain. *British Birds* 57: 373-434. – DS/IRV (1976): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland und in Westberlin gefährdeten Vogelarten (4. Fassung, Stand 1.1.77). Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat. Vogelsch. 16: 7-27. – EXO, K.-M. (1981): Zur Nistökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). *Vogelwelt* 102: 161-180. – EXO, K.-M. & R. HENNES (1978): Empfehlungen zur Methodik von Siedlungsdichte-Untersuchungen am Steinkauz (*Athene noctua*). *Vogelwelt* 99: 137-141. – Dies. (1980): Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) - eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. *Vogelwarte* 30: 162-179. – FARNER, D.S. (1952): The use of banding data in the study of certain aspects of the dynamics and structure of avian populations. *Northwest Science* 26: 41-50, 79-94, 119-144. – FURRINGTON, H. (1979): Nisthilfe für Steinkäuze - Eine Röhre schützt vor dem Marder. *Wir und die Vögel* 11/2: 20-22. – GLUE, D.E. (1973): Seasonal mortality in four small birds of prey. *Orn. Scand.* 4: 97-102. – GLUE, D.E. & D. SCOTT (1980): Breeding biology of the Little Owl. *British Birds* 73: 167-180. – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (ed.) (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau. – GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9 (*Columbiformes - Piciformes*), Akad. Verlagsgesellschaft Wiesbaden. – GROSSKOPF, G. (1964): Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvögel. *J. Orn.* 105: 427-449. – GUSSEW, W.M. (1952): (Über die Bedeutung der Tiefe der Schneedecke für die Vögel, die sich von mäuseartigen Nagern ernähren). *Zool. Z.* 31: 471-473 (Russ.). – HAUKIOJA, E. (1969): Mortality rates of some Finnish *Passerines*. *Orn. Fenn.* 46: 171-178. – HAVERSCHMIDT, F. (1946): Observations on the breeding habits of the Little Owl. *Ardea* 34: 214-246. – HEGGER, H.L. (1977): Steinkauz, Waldkauz und Waldohreule als Brutvögel im Kempener Land. Heimatbuch des Kreises Viersen 1977: 58-63. – HENNY, C.J. & H.M. WIGHT (1969): An endangered Osprey population: Estimates of mortality and production. *Auk* 86: 188-198. – HENNY, C.J., W.S. OVERTON & H.M. WIGHT (1970): Determining parameters for populations by using structural models. *J. Wildl. Mgmt.* 34: 690-703. – HIBBERT-WARE, A. (1937/38): Report of the Little Owl food inquiry 1936-37. *British Birds* 31: 162-187, 205-229, 249-264. – ILLNER, H. (1979): Eulenbestandsaufnahmen auf dem MTB Werl von 1974-1978. In: AG zum Schutz bedrohter Eulen (ed.): Informationsblatt Nr. 9: 5-6. – IRO, Y. (1972): On the methods for determining density-dependence by means of regression. *Oecologia* 10: 347-372. – JUILLARD, M. (1979): La croissance des juvéniles Chouettes chevêches, (*Athene noctua*), pendant leur séjour au nid. *Nos Oiseaux* 35: 113-124. – Ders. (1980): Répartition, biotopes et sites de nidification de la Chouette chevêche (*Athene noctua*), en Suisse. *Nos Oiseaux* 35: 309-337. – KAUS, D. (1977): Zur Populationsdynamik, Ökologie und Brutbiologie der Schleiereule (*Tyto alba*) in Franken. *Anz. orn. Ges. Bayern* 17: 18-44. – KLOMP, H. (1970): The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 58: 1-124. – KNÖTZSCH, G. (1978): Ansiedlungsversuche und Notizen zur Biologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). *Vogelwelt* 99: 41-54. – KÖNIG, C. (1968): Siedlungsdichte-Untersuchungen an Eulen. *Orn. Mitt.* 20: 145-148. – Ders. (1969a): Extrem kurze Brutdauer beim Steinkauz (*Athene noctua*). *Vogelwelt* 90: 66-67. – Ders. (1969b): Sechsjährige Untersuchungen an einer Population des Rauhfußkauzes, *Aegolius funereus* (L.). *J. Orn.* 110: 133-147. – KORPIMÄKI, E. (1981): On the ecology and biology of the Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *Acta Univ. Oul. A* 118. *Biol.* 13, 84 pp. – LABITTE, A. (1951): Notes biologiques sur la Chouette chevêche. *L'Oiseau* 21: 120-126. – LACK, D. (1947/48): The significance of clutch-size. *Ibis* 89: 302-352, 90: 25-45. – Ders. (1948): Notes on the ecology of the Robin. *Ibis* 90: 252-279. – Ders. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford. – Ders. (1966): Population studies of birds. Clarendon

- Press, Oxford. – LANGE, G. (1976): Gutachten über die geologischen und hydrogeologischen Verhältnisse im Naturschutzgebiet Bienen - Praest und die Möglichkeiten die Wasserfläche zu erhalten. Geolog. Landesamt NW. – LINKOLA, P.&A. MYLLIMÄKI (1969): Der Einfluß der Kleinsäugerfluktuation auf das Brüten einiger kleinsäugerfressender Vögel im südlichen Häme, Mittelfinnland, 1952-1966. Orn. Fenn. 46: 45-78. – LOSKE, K.-H. (1978): Gezielte Maßnahmen zur Bestandserhaltung bzw. Vermehrung des Steinkauzes in Mittelwestfalen. Vogelwelt 99: 226-229. – MAAS, H.&E. MÜCKENHAUSEN (1971): Deutscher Planungsatlas Bd. I: NW, Lfg. 1 Böden, Gebrüder Jänecke Verlag, Hannover. – MAYNARD SMITH, J. (1974): Models in ecology. Cambridge University Press, Cambridge. – MEBS, T. (1971): Eulen und Käuze. 2. Aufl., Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. – MILDENBERGER, H. (1967/68): Untersuchungen über die Bestandsdichte der Eulen im Amtsbezirk Schermbeck. Niederrhein. Jahrbuch 10: 85-86. – MÜLLER, W. (1976): Zum Vorkommen des Steinkauzes (*Athene noctua*) am unteren Niederrhein - Eine Bestandsaufnahme im südöstlichen Kreis Wesel. Rhein. Heimatpflege 13, Neue Folge 4/76: 288-289. – MURRAY, G.A. (1976): Geographic variation in the clutch sizes of seven owl species. Auk 93: 602-613. – NIETHAMMER, G. (1970): Clutch sizes of introduced European Passeriformes in New Zealand. Notornis 17: 214-222. – 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. – PETZOLD, H.&T. RAUS (1973): Steinkauz (*Athene noctua*) - Bestandsaufnahmen in Mittelwestfalen. anthus 10: 25-38. – PIECHOCKI, R. (1960): Über die Winterverluste der Schleiereule (*Tyto alba*). Vogelwarte 20: 274-280. – SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik. 4. Aufl., Springer, Berlin - Heidelberg - New York. – SCHERZINGER, W. (1970): Zum Aktionsystem des Sperlingskauzes (*Glaucidium passerinum*, L.). Zoologica 41/118: 1-120. – Ders. (1971): Beobachtungen zur Jugendentwicklung einiger Eulen (Strigidae). Z. Tierpsychol. 28: 494-504. – SCHIFFERLI, A. (1957): Alter und Sterblichkeit bei Waldkauz, (*Strix aluco*) und Schleiereule (*Tyto alba*). Orn. Beob. 54: 50-56. – SCHÖNFELD, M., G. GIRBIG & H. STURM (1977): Beiträge zur Populationsdynamik der Schleiereule, *Tyto alba*. Hercynia N.F. 14: 303-351. – SCHWARZENBERG, L. (1970): Hilfe unserem Steinkauz. Jahresheft des DBV 1970: 20-23. – SHARROCK, J.T.R. (1976): The atlas of breeding birds in Britain and Ireland. Berkhamsted. – SIMON, L. (1979a): Arbeitsbericht der AG-Eulen der Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie in Rheinland-Pfalz e.V. (GNOR) Naturschutz u. Ornithologie in Rheinland-Pfalz 1: 343-349. – Ders. (1979b): Bestandserfassung des Steinkauzes - *Athene noctua* - in einem Gebiet der Südpfalz. Naturschutz und Ornithologie in Rheinland-Pfalz 1: 187-202. – SMITH, R.H. (1973): The analysis of intra-generation change in animal populations. J. Anim. Ecol. 42: 611-622. – SOUTHERN, H.N. (1970): The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). J. Zool., London 162: 197-285. – SOUTHWOOD, T.R.E. (1966): Ecological methods. Methuen, London. – STEINHAUSER, F. (ed.) (1970): Climatic atlas of Europe. I. Maps of mean temperature and precipitation. WMO Unesco, Cartographia, Geneva. – ULLRICH, B. (1970): Ersatzbrut und Mauserbeginn beim Steinkauz (*Athene noctua*). Vogelwelt 91: 28-29. – Ders. (1973): Beobachtungen zur Biologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). Anz. orn. Ges. Bayern 12: 163-175. – Ders. (1975a): Bestandsgefährdung im Ökosystem »Streuobstwiese« unter besonderer Berücksichtigung von Steinkauz *Athene noctua* und den einheimischen Würgerarten der Gattung *Lanius*. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 7: 90-110. – Ders. (1975b): Zu Legeabstand, Brutbeginn, Schlupffolge und Brutdauer beim Steinkauz (*Athene noctua*). J. Orn. 116: 324-325. – Ders. (1980): Zur Populationsdynamik des Steinkauzes (*Athene noctua*). Vogelwarte 30: 179-198. – UTTENDÖRFER, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. Neumann-Neudamm. – VARLEY, G.C. & G.R. GRADWELL, (1960): Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. 29: 399-401. – VISSER, D. (1977): De Steenuil - in het Rijk van Nijmegen. De Mourik 3: 13-27. – VOIGT, A. (1961): Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 12. Aufl., Quelle&Meyer, Heidelberg. – WITHERBY, H.F. & N.F. TICEHURST (1908): The spread of the Little Owl from the chief centres of its introduction. British Birds 1: 335-342. – WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver&Boyd, Edinburgh-London.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Exo Klaus Michael

Artikel/Article: [Habitat, Siedlungsdichte und Brutbiologie einer niederrheinischen Steinkauzpopulation \(Athene noctua\) 1-40](#)