

Zur Mortalität norddeutscher Schleiereulen *Tyto alba*

von Ernst Kniprath

1 Einleitung

Für den Gesamtbestand einer Vogelart in ihrem Verbreitungsgebiet gibt es nur zwei regelnde Faktoren: Natalität (Geburtenrate) und Mortalität (Sterberate). Beide sind natürlich auch für Bestandsveränderungen in Teilpopulationen – wie denen der Zuständigkeitsbereiche von nationalen Beringungszentralen und, erheblich kleiner, der Untersuchungsgebiete einzelner Forscher – verantwortlich, jedoch nicht alleine. Hier spielen noch Emigration und Immigration eine Rolle: Je kleiner die Gebiete umso größer der Einfluss dieser letztgenannten Faktoren. Zur Abschätzung jedes dieser vier Faktoren sind Beringung und Kontrolle einer möglichst großen Zahl von Vögeln notwendig. Ausgehend von den unterschiedlichen Datenquellen – Ringfunddatenbanken von Vogelwarten und Kontrollergebnisse bei Langzeituntersuchungen – haben Autoren versucht, die Mortalität der Schleiereulen in Mitteleuropa abzuschätzen (Daten von Vogelwarten: SCHIFFERLI 1957, SCHÖNFELD 1974, BAIRLEIN 1985, DE JONG 1995, MÁTICS 2000; lokale Untersuchungen: DE BRUJN 1994, ALTWEGG et al. 2003, KNIPRATH 2007). Hier soll die Mortalität norddeutscher Schleiereulen einmal nach den Beringungsdaten zu der lokalen Population des Autors, die schon zur Analyse anderer Teile der Biologie der Art verwendet wurden (KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014), und nach den Wiederfunddaten der Vogelwarte Helgoland, die ebenfalls unter anderen Gesichtspunkten analysiert wurden (KNIPRATH 2012, 2013, 2016), ausgewertet werden.

2 Material und Methode

Die Methode der konventionellen Lebensstafel von LAW (dargestellt in BEGON et al. (1996: 37) hat sich bei der Analyse der Daten von R. ALTMÜLLER aus dessen Untersuchungsgebiet Lachendorf östlich Celle als einfach und praktikabel erwiesen (KNIPRATH 2007: 33). Sie wird auch hier angewendet.

Als erstes bot sich die Analyse der Daten aus der von KNIPRATH & STIER-KNIPRATH (2014) untersuchten Population (im Weiteren „lokale Population“ genannt) zur Untersuchung der Mortalität der Brutvögel an. Da es sich um Kontrolldaten zu lebenden Vögeln handelt, konnten sie direkt als Eingangsdaten für eine Lebensstafel (Tab. 1) verwendet werden. Die tatsächlich bei den Kontrollen ermittelten Daten wurden ergänzt durch die Jahre, in denen eine später erneut kontrollierte Eule nicht gefangen worden war. Sie hatte in dem Lückenjahr nachweislich gelebt.

Es handelt sich dabei um insgesamt 584 Vögel, von denen 433 als Fänglinge, 22 außerhalb des Untersuchungsgebietes und 129 im Untersuchungsgebiet als Nestlinge beringt worden waren. Neben den als Nestlinge beringten Eulen, die beim ersten Nachweis einer Brut alle vorjährig waren, werden auch die Fänglinge, wie es bei KNIPRATH (2007) begründet ist, als Vorjährige gewertet. Verwendet wurden die Daten von Vögeln bis zum 9. Lebensjahr. Eine irgendwie geartete Definition von Lebensjahren ist hier nicht notwendig, da alle Kontrollen aus der Brutzeit stammen. Kalenderjahr und Lebensjahr sind demnach identisch.

In den Lebensstafeln enthalten sind auch die *k*-Werte zur Vereinfachung späterer Vergleiche mit anderen Eulenarten. Hier verwendet werden die Mortalitätsraten, da sie direkt verständlich sind und sich leicht in die Werte der Überlebenswahrscheinlichkeit umrechnen lassen. (Zusatz: Hier werden „Mortalität“ und „Mortalitätsrate“ nach allgemeinem Usus als gleichbedeutend verwendet, obwohl in „Mortalität“ der Wortteil „rate“ bereits dem Sinne nach enthalten ist. Begründung: Zu „Mortalitätsrate“ ist die Pluralbildung sehr einfach und unmissverständlich.)

Zum Verständnis: Die Werte der hier verwendeten Mortalitätsraten sind das Pendant zur Überlebenswahrscheinlichkeit: [Mortalitätsrate=1-Überlebenswahrscheinlichkeit] und

umgekehrt. Eine Mortalitätsrate von 0,42 bedeutet einerseits, dass in dem betreffenden Zeitabschnitt 42% der Individuen umgekommen sind. Sie lässt sich auch so lesen: $100-42=58$ (%) ist der Anteil, der überlebt hat.

Aus der Datensammlung des Autors (KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014) stammen auch die Werte zur Entwicklung im Nest (Eizahl, Schlupferfolg und Anzahl der flügge gewordenen Pulli).

Nicht mehr direkt in eine Lebensstafel einsetzbar sind die Wiederfunddaten aus dem Fundus der Vogelwarte Helgoland (Beringungen ab 1980, Wiederfunde bis 2008, hier nur nestjung beringte Eulen; $n=5.102$). Mit MS-ACCESS wurde zuerst für jeden Vogel das letzte Wiederfunddatum nach Jahr und Monat ermittelt. Dieses Datum wurde als letzter Lebendnachweis gewertet, auch wenn es vorkommen konnte, dass eine am Anfang der Zählperiode wiedergefundene Eule in der betreffenden Periode nicht mehr gelebt haben mag. So könnte das Leben einer Eule um ein Lebensjahr zu lang gewertet sein. Andererseits sind in den Wiederfunden auch Lebendkontrollen enthalten. Diese Eulen können noch länger gelebt haben. Es wird davon ausgegangen, dass sich diese beiden Ungenauigkeiten in etwa gegenseitig aufheben.

Auswertungen von Wiederfunddaten von Standvögeln gehen normalerweise vom Beringungsort aus. KNIPRATH (2015) hat erstmals die Betrachtungsweise umgekehrt und untersucht, woher die angesiedelten Alteulen stammen. Diese Betrachtungsweise soll auch hier Grundlage sein mit der Begründung, die sehr brutorttreuen Schleiereulen wären den längsten Teil ihres Lebens den Umweltbedingungen des Brutortes ausgesetzt.

Abweichend von der oben erwähnten Verwendung von Kalenderjahren als Lebensjahre musste hier ein Lebensjahr anders definiert werden. Es wurde die Grenze zwischen der Überwinterungszeit und

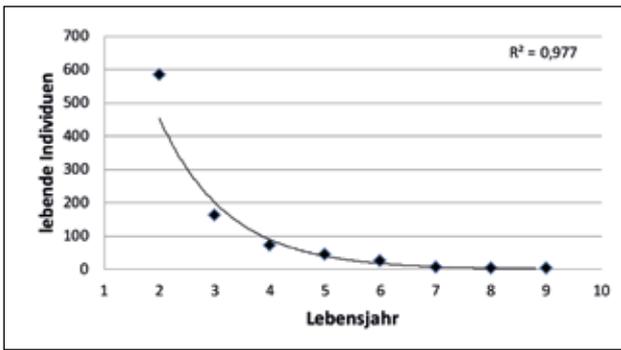


Abbildung 1: Überlebenskurve der Brüter der lokalen Population über alle Jahre der Untersuchung (Daten aus Tab. 1, Sp. „Anzahl“)

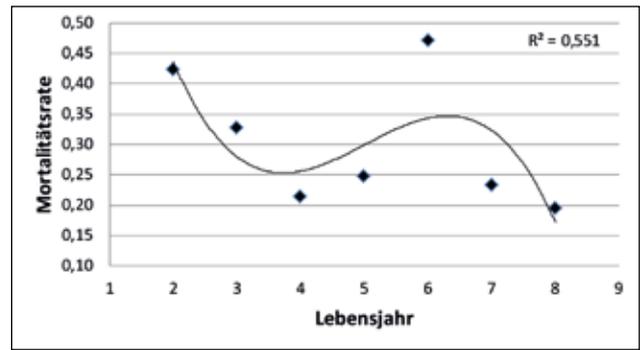


Abbildung 2: Die Mortalitätsraten der Brüter der lokalen Population von ihrem 2. bis zum 8. Lebensjahr (Daten aus Tab. 1, Sp. „qx“)

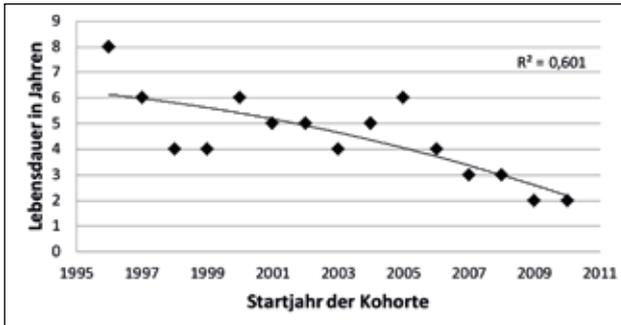


Abbildung 3: Die Lebensdauer der Kohorten in Abhängigkeit vom Startjahr (Daten aus Tab. 2 ermittelt)

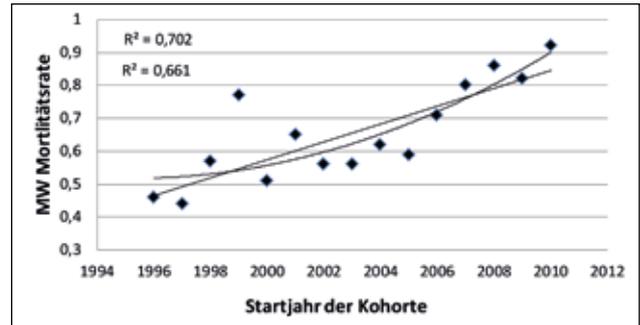


Abbildung 4: Die Entwicklung der Mortalitätsraten nach Kohorten und Jahren (Daten aus den Werten der Tab. 2)

der neuen Brutzeit gewählt: das Monatsende des Februar. So bestehen die definierten Lebensjahre (12 Monate) der Schleiereulen aus einer geschlossenen Brutzeit und einer vollständigen Überwinterung. Das Lebensjahr der Jung-eulen bis zum Beginn ihrer ersten Brutzeit ist so allerdings kürzer. Es umfasst außer der Zeit in der Obhut ihrer Eltern die nachfolgende des Dispersals und anschließend eine Überwinterung. Es wird hier zur Unterscheidung „Jugendjahr“ genannt.

Alle Jahre zwischen der Beringung und dem letzten Wiederfund sind Lebensjahre der betreffenden Eule, müssen aber ermittelt werden. (Für die Lebensdauer werden nicht die Lebensjahre einer einzelnen Eule sondern die der Kohorte (des Jahrganges) benötigt.) Mit einer ACCESS-Abfrage werden die Angehörigen jeder Kohorte gefunden und für diese dann die Anzahl der in jedem Lebensjahr (1.3.–29.2.) wiedergefundenen Individuen. Daraus ergibt sich eine Liste mit 5-9 Zahlen, je nach Existenzdauer der jeweiligen Kohorte, jeweils mit einer Null am Ende. Da die jeweils überlebenden Eulen in jedem Jahr davor auch gelebt haben, muss ihre Zahl

allen vorherigen hinzugefügt werden (EXCEL). Diese Prozedur setzt sich bis zur höchsten Anzahl fort. Erst diese Zahlenkolonne wird als Spalte a_x in der Lebensstafel verwendet.

Da nur als Nestlinge beringte Eulen in die Untersuchung eingehen, ist keine Altersdefinition von Fänglingen notwendig.

Zur Ermittlung der Mortalität der Jung-eulen in den Monaten bis zu ihrer

ersten Brut werden die in den Monaten Mai–September beringten jeweils als neue Kohorten bis zum Mai des folgenden Jahres untersucht. Es geht dabei auch darum festzustellen, wann die erhöhte Wintermortalität nachlässt.

Für die Mortalitätsraten der adulten Eulen (ab März im 2. Kalenderjahr) wurden die Werte der Kohorten nach Beringungsmonat innerhalb der Lebensjahre gemittelt und anschlie-

Lebensjahr	Anzahl	l_x	d_x	q_x	$\log a_x$	k_x
2	584	1000	423	0,42	2,766	0,560
3	161	275,7	90	0,33	2,207	0,356
4	71	121,6	26	0,21	1,851	0,198
5	45	77,1	19	0,25	1,653	0,238
6	26	44,5	21	0,47	1,415	0,716
7	5	8,6	2	0,23	0,699	0,222
8	3	5,1	1	0,19	0,477	0,176
9	2	3,4	2	0,58	0,301	0,301
10	0	0,0				

Tabelle 1: Konventionelle Lebensstafel der 584 in der „lokalen Population“ (Definition s. „Material und Methoden“) nachgewiesenen Brutvögel bis zu ihrem 9. Lebensjahr (l_x : die Anzahlen umgerechnet auf einen Ausgangswert von 1000; d_x : die Differenz zwischen den beiden aufeinander folgenden Jahren, also die Anzahl der im jeweiligen Jahr verstorbenen Eulen; $q_x=d_x-l_x$: Mortalitätsrate; $k_x=\log a_x-\log a_{x+1}$: k-Wert)

Jahre	Startjahr Kohorten														
	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
1996	0,88														
1997	0,20	0,38													
1998	0,25	0,5	0,55												
1999	0,50	0,4	0,4	0,64											
2000	0,33	0	0,33	0,67	0,19										
2001	0,00	0,33	1	0,75	0,64	0,78									
2002	0,50	1		1	0,25	0,29	0,6								
2003	1,00				0,17	0,3	0,25	0,64							
2004					0,8	0,86	0,33	0,6	0,59						
2005					1	1	0,6	0	0,44	0,82					
2006							1	1	0,4	0,24	0,67				
2007									0,67	63	0,67	0,54			
2008									1	0,5	0,5	0,86	0,9		
2009										0,33	1	1	0,67	0,63	
2010										1			1	1	0,83
2011															1

Tabelle 2: Mortalitätsraten der Kohorten (Spalten) nach Jahren (Zeilen) der Brüter aus Tab. 1

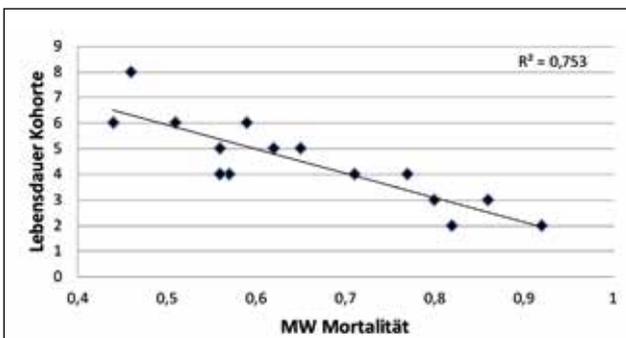


Abbildung 5: Korrelation zwischen der Lebensdauer der Kohorten und dem Mittelwert von deren Mortalitätsraten

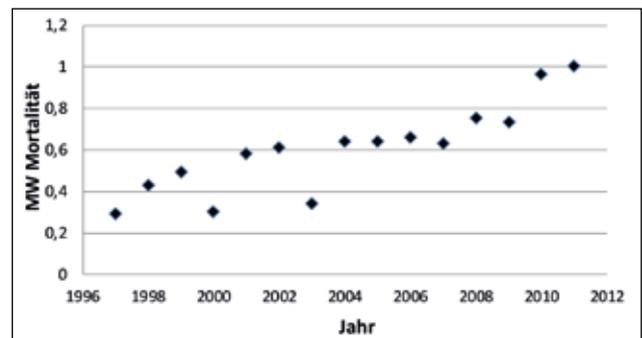


Abbildung 6: Mittelwerte der Mortalitätsraten nach Jahren (Werte aus Tab. 2: Zeilen)

ßend über die Lebensjahre 2-4 erneut gemittelt. Die späten Lebensjahre enthielten zu wenige Werte.

3 Ergebnisse

3.1 Brüter aus dem Untersuchungsgebiet (der „lokalen Population“)

Mortalität nach Lebensjahren

Tabelle 1 zeigt die vollständige Lebensstafel der 584 in die Analyse eingegangenen Eulen nach Lebensjahren. Sie beginnt mit dem 2. Lebensjahr, also dem ersten Brutjahr der vorjährigen Vögel. Abbildung 1 zeigt deren Überlebenskurve und Abbildung 2 die Mortalitätsraten nach Lebensjahren. Es wird deutlich, dass die Mortalitätsrate der adulten Eulen nicht über deren ganzes Leben hin gleich bleibt: Vom 2. bis zum 4. Jahr fällt sie deutlich ab. Die Entwicklung über die weiteren Lebensjahre ist wegen des stark abweichenden Wertes für das 6. Le-

bensjahr kaum interpretierbar. Die Ursache für diese Abweichung kann nicht in äußeren Einflüssen gesucht werden, da die Daten der einzelnen Lebensjahre aus einer größeren Zahl von Kalenderjahren stammen.

Mortalität nach Kohorten

Das Gesamtmaterial wurde auf die Kohorten (Jahrgänge/Jahrgangsklassen, nach Geburt) aufgeteilt und für jede davon eine Lebensstafel erstellt. (Da die Beringungen und auch Kontrollen nie in den ersten oder letzten Monaten eines Jahres stattfanden, sind hier Jahre = Kalenderjahre.) Die nach Lebensjahren ermittelten Mortalitätsraten der Jahre der Existenz der jeweiligen Kohorte sind in Tabelle 2 zusammengefasst. Darin fällt die deutlich unterschiedliche Lebensdauer (= Anzahl der Werte in der jeweiligen Spalte) der einzelnen Kohorten auf. In Abbildung 3 ist die Entwicklung vom Maximum der Lebensdauer der Kohorte 1996 über zwei Zwischen-

minima zum absoluten Minimum bei den Kohorten 2009 und 2010 sichtbar, insgesamt eine fast lineare Abnahme. Diese führte so weit, dass im Untersuchungsgebiet seit mehreren Jahren keine langlebigen Schleiereulen mehr gefunden wurden. Die Mittelwerte der Mortalitätsraten der einzelnen Kohorten (aus den Spalten von Tab. 2) steigen ebenfalls fast linear mit den Kohorten-Jahren an (Abb. 4). Erwartungsgemäß ist die Korrelation zwischen der Lebensdauer der Kohorten und dem jeweiligen Mittelwert der Mortalitätsraten negativ, linear und eng (Abb. 5): Erstere ist das Ergebnis letzterer.

Mortalität nach Jahren

Aus den Werten in Tabelle 2 (Zeilen) lassen sich die Mittelwerte der Mortalität nach Jahren errechnen. Sie zeigen (unter Weglassung des Wertes für 1996, der als Grundlage nur einen Wert hat) einen stetigen Anstieg

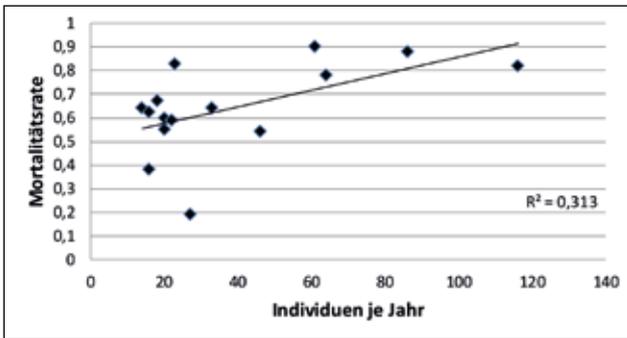


Abbildung 7: Beziehung zwischen der Individuendichte je Jahr und dem Mittelwert der jeweiligen Mortalitätsrate

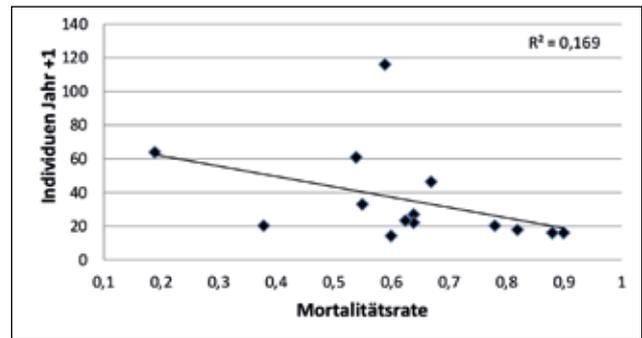


Abbildung 8: Einfluss der jährlichen Mortalitätsrate auf die Populationsgröße im darauffolgenden Jahr

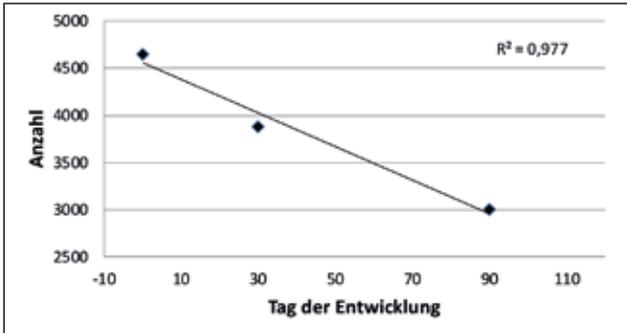


Abbildung 9: Überlebensfunktion im Brutstadium (Stadien: 1 Eier, 2 Geschlüpfte, 3 Ausgeflogene; Datengrundlage: lokale Population)

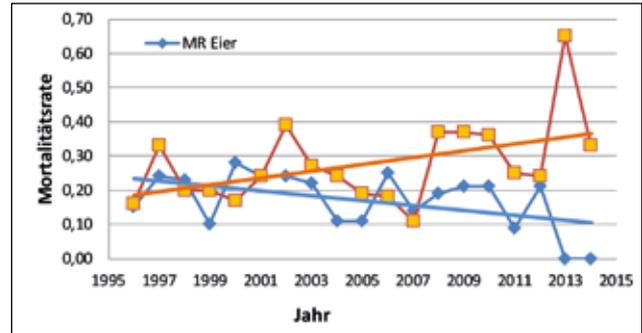


Abbildung 10: die Mortalitätsraten der Eier und der Pulli in den einzelnen Jahren

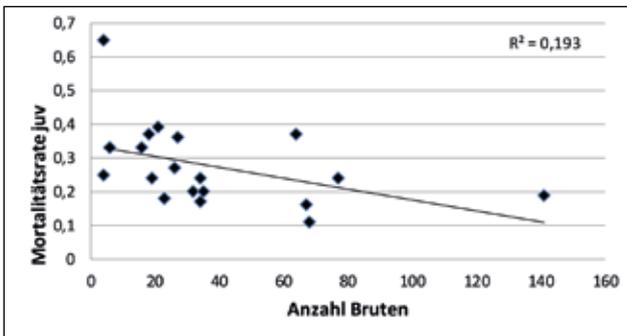


Abbildung 11: Korrelation zwischen der Anzahl der Bruten eines Jahres und der Mortalität der Nestlinge

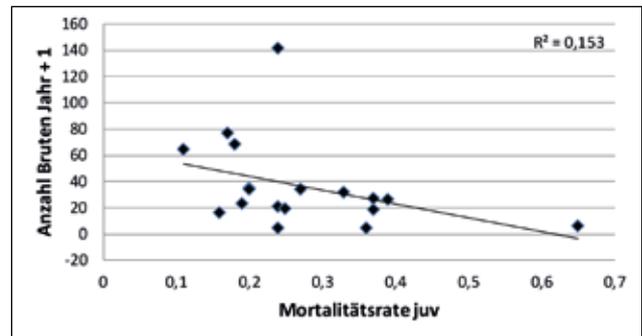


Abbildung 12: Einfluss der Mortalitätsrate der Nestlinge auf die Anzahl der Bruten im darauffolgenden Jahr

mit zwei Unterbrechungen 2000 und 2003, einer fünfjährigen Pause von 2002–2007 und einem Steilanstieg ab 2008 (Abb. 6).

Abbildung 7 lässt vermuten, dass in den Jahren mit besonders hoher Individuendichte die höheren Mortalitätsraten auftraten. Betrachtet man die Grafik ohne die Individuenwerte >60, so existiert keine derartige Korrelation.

Deutlicher und auch sicherer erscheint, dass die Mortalitätsrate eines Jahres direkt die Populationsgröße im darauffolgenden Jahr mitbestimmt (Abb. 8).

3.2 Eier und Nestlinge der lokalen Population

Die Embryonalzeit im Ei und auch die Nestlingszeit gehören zum individuellen Leben jedes Vogels. Die Überlebensfunktion dieser Stadien (Daten aus der lokalen Population) zeigt die Abbildung 9. Die lineare Kurve mit einem R² von nahezu 1 deutet nach BEGON et al. (1996: 38) daraufhin, dass die Sterblichkeit über diese Zeit weitgehend gleich bleibt. Auch für die Analyse der Mortalität während der Embryonal- und Nestlingsentwicklung ist eine konventionelle Lebens- tafelf geeignet. Verwendet werden die drei „Stadien“: Eizahl, Schlupferfolg und Ausflugerfolg. Für die insgesamt registrierten 4.644 Eier ergab sich

eine Mortalitätsrate bis zum Schlupf von 0,16 (16% der Eier sind nicht geschlüpft), vom Schlupf zum Ausfliegen von 0,23 (23% der Nestlinge nicht ausgeflogen). Abbildung 10 zeigt die Mortalitätsraten während der Bebrütung und der Huderzeit. Auffällig ist hier, dass die Mortalitätsrate der Nestlinge in den meisten Jahren über der der Eier lag, in wenigen jedoch darunter. Der Trend für beide ist sehr deutlich gegenläufig. Die Mortalitätsrate der Nestlinge war mit der Anzahl der Bruten korreliert (Abb. 11). Beides beruht auf dem Nahrungsangebot. Die Mortalitätsrate der Nestlinge hatte einen deutlichen Einfluss auf die Anzahl der Bruten im darauffolgenden Jahr (Abb. 12).

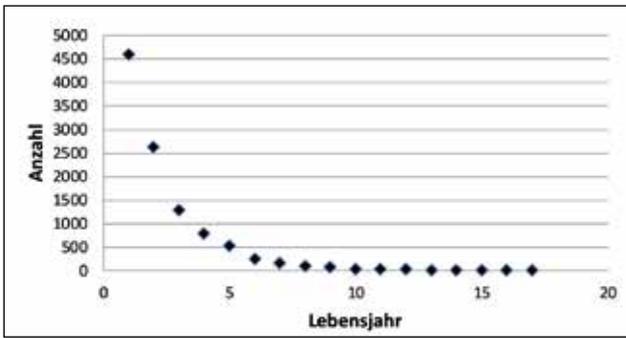


Abbildung 13: Überlebensfunktion der Eulen aus Tab. 3

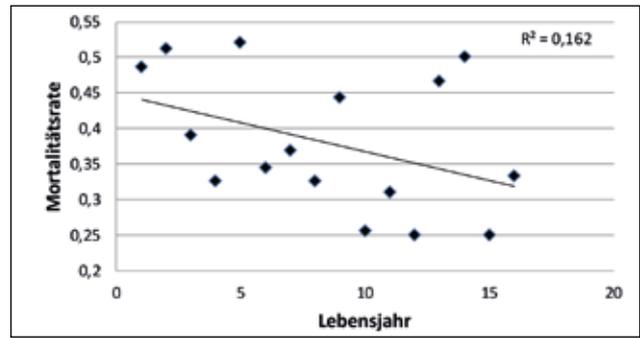


Abbildung 14: Mortalitätsrate nach Lebensjahr, Daten aus Tab. 3, Spalte 5

Lebensjahr	Anzahl	l_x	d_x	q_x Mort.rate	$\frac{\log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1}}$
1	4590	1000	486,28	0,49	0,24
2	2621	513,72	262,84	0,51	0,31
3	1280	250,88	98,00	0,39	0,22
4	780	152,88	49,78	0,33	0,17
5	526	103,10	53,70	0,52	0,32
6	252	49,39	17,05	0,35	0,18
7	165	32,34	11,96	0,37	0,20
8	104	20,38	6,66	0,33	0,17
9	70	13,72	6,08	0,44	0,25
10	39	7,64	1,96	0,26	0,13
11	29	5,68	1,76	0,31	0,16
12	20	3,92	0,98	0,25	0,12
13	15	2,94	1,37	0,47	0,27
14	8	1,57	0,78	0,50	0,30
15	4	0,78	0,20	0,25	0,12
16	3	0,59	0,20	0,33	0,18
17	2	0,39	0,39	1,00	

Tabelle 3: konventionelle Lebensstafel der ab 1980 beringten und bis 2008 in Norddeutschland wiedergefundenen Schleiereulen (1. Lebensjahr=Jugendjahr: bis 29.2.; alle anderen Lebensjahre: 1.3.–29.2.)

3.3 Daten der Vogelwarte Helgoland

Die Daten aus einem engen geographischen Bereich (die der lokalen Population), die daher recht gleichförmigen Umwelteinflüssen unterworfen waren, hatten deutliche Trends in der Mortalität und auch bei der Korrelation zwischen demografischen Daten der untersuchten Population erkennen lassen. Es schien möglich, dass bei Zugrundelegung der Wiederfunde der Vogelwarte Helgoland einige davon noch viel deutlicher und auch weitere erscheinen könnten.

Ausgewählt aus dem bereits für die Untersuchung des Konvenials der norddeutschen Schleiereulen (KNIP-RATH 2016) verwendeten Datenmaterial wurden alle Wiederfunde zu Eulen, die ab 1980 als Nestlinge beringt und bis 2008 in Norddeutschland wiedergefunden worden waren. Diese Daten gehörten zu 4.590 Indi-

viduen. Für sie wurde eine Lebensstafel erstellt (Tab. 3). In Abbildung 13 erscheint die bekannte Kurve der Überlebensfunktion einer Art mit einer sehr hohen Anfangssterblichkeit und einer dann doch langen Lebensdauer von wenigen Individuen. Die Abbildung 14 zeigt die Mortalitätsraten für die einzelnen Lebensjahre der Eulen. Es ergibt sich, dass erstere vom Geburtsjahr (0,49) zum 2. Lebensjahr (auf 0,51) ansteigen, dann jedoch bis zum 4. Lebensjahr sehr deutlich absinken. Danach streuen die Werte sichtlich. Bei dem überraschend niedrigen Wert im Jugendjahr (bis 29.2.) ist zu berücksichtigen, dass dieses „Jahr“ hier immer weniger als 12 Monate umschließt. Auf dieses Jugendjahr wird weiter unten noch gesondert eingegangen.

Nach Kohorten

Das Gesamtmaterial wurde auf die Kohorten (Jahrgänge/Jahrgangsklas-

sen, nach Geburt) aufgeteilt und für jede davon eine Lebensstafel erstellt. Zu deren Erstellung wurde die Suche nach Überlebenden in den Originaldaten so lange fortgeführt, bis es in zwei aufeinanderfolgenden Jahren keine mehr gab. Damit wurde gelegentlich eine einzelne sehr langlebige Eule ausgeschlossen. Die so ermittelten Mortalitätsraten der Jahre der Existenz der jeweiligen Kohorte sind in Tabelle 4 zusammengefasst. Darin fällt erneut die deutlich unterschiedliche Lebensdauer der einzelnen Kohorten auf. In Abbildung 15 ist die Entwicklung der Lebensdauer der Kohorten anschaulich gemacht. Es zeigen sich ein Anstieg bis etwa 1994 und danach ein deutlicher Rückgang. Letzterer könnte jedoch darauf beruhen, dass die Daten der Kohorten ab etwa 2002 wegen noch zu erwartender Wiederfunde unvollständig sind. Diese werden ab Abbildung 16 nicht genutzt. Dann jedoch ergibt sich für die Lebensdauer der Kohorten bei einem angenommenen linearen Trend eine positive Tendenz. Allerdings zeigt die polynomische Trendlinie (mit einem deutlich besseren Bestimmtheitsmaß R^2 von 0,3) immer noch den Verlauf aus Abbildung 15. Die Einschränkung auf die Jahre bis 2001 gilt auch für die weiteren Abbildungen. In Abbildung 17 wird deutlich, dass die Mittelwerte der Mortalitätsraten eine fallende Tendenz haben, die allerdings bei Verwendung der polynomischen Trendlinie in den letzten Jahren wieder anzusteigen scheint. Übersetzt bedeutet das für die Eulen: Je später nach Kalenderjahren sie schlüpften, umso größer war die Aussicht auf ein längeres Leben. Zu beachten ist, dass diese Mittelwerte der Mortalitätsraten der Kohorten Daten aus verschiedenen Kalenderjahren zusammenfassen. Eine Kohorte lebt über mehrere Kalenderjahre. Schon als Trivialität

		Kohorte																									
Jahr	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	
1980	0,41																										
1981	0,46	0,41																									
1982	0,54	0,55	0,75																								
1983	0,33	0,54	0,57	0,32																							
1984		0,46	0,67	0,62	0,73																						
1985		0,57	0,5	0,5	0,61	0,46																					
1986		0		0,29	0,43	0,6	0,77																				
1987		0,33		0,25	0,88	0,39	0,6	0,28																			
1988		0,5		0,33	0	0,45	0,33	0,36	0,33																		
1989				0,5		0,5	0	0,18	0,32	0,23																	
1990				0,67		0	0,39	0,39	0,52	0,55																	
1991				0		0,33	0,65	0,47	0,59	0,66	0,64																
1992							0,17	0,4	0,36	0,3	0,34	0,36															
1993							0,2	0,6	0,25	0,18	0,33	0,36	0,39														
1994							0,25	0,33	0,38	0,41	0,5	0,31	0,44	0,49													
1995							0,67	0,5	0,4	0,33	0,44	0,34	0,34	0,38	0,4												
1996									0,11	0,56	0,6	0,35	0,28	0,15	0,53	0,68											
1997							0,63	0,29	0	0,18	0,23	0,18	0,6	0,5	0,26												
1998							0,33	0,8	0,5	0,39	0,43	0,56	0,3	0,33	0,33	0,12											
1999							0,5		0,21	0,22	0	0,14	0,29	0,13	0,18	0,21											
2000									0,09	0,38	0,75	0,67	0,2	0,14	0,26	0,35	0,16										
2001									0,3	0,54	0	0,25	0,55	0,27	0,31	0,4	0,34										
2002									0,57	0,33		0,5	0,55	0,38	0,34	0,44	0,5	0,46									
2003									0	0,25		0	0,33	0,28	0,28	0,26	0,38	0,31	0,26								
2004									0,67	0,33				0,52	0,53	0,54	0,59	0,61	0,6	0,21							
2005									0,5					0,9	0,59	0,48	0,71	0,31	0,72	0,75	0,16						
2006														0	0,29	0,27	0,5	0,44	0,75	0,54	0,88						
2007														0,8	0,75	0,8	0,67	0,94	0								

Tabelle 4: Mortalitätsraten der Kohorten (Spalten) nach Jahren (Zeilen: 1.3.-29.2.) der Wiederfunde der Vogelwarte Helgoland. Flächig getönt ist der Überlappungsbereich mit den Daten in Tabelle 2, einzeln fett markiert sind die Werte des ersten Kalenderjahres (zuzüglich Monate Januar und Februar des folgenden Kalenderjahres) der Kohorten. (Die letzte Rate, die immer 1,0 beträgt, nämlich dann, wenn das letzte Mitglied der Kohorte gestorben ist, ist weggelassen. Sie würde die Mittelwerte nur gleichmäßig, geringfügig erhöhen.)

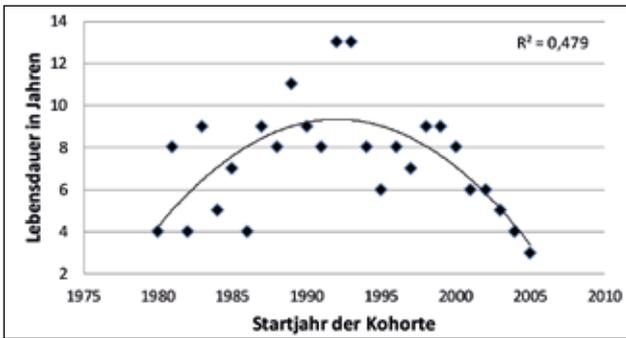


Abbildung 15: Lebensdauer der Kohorten (= Jahrgangsklassen) nach Startjahr (Daten aus Tab. 4, jeweils die Anzahl der Werte je Spalte)

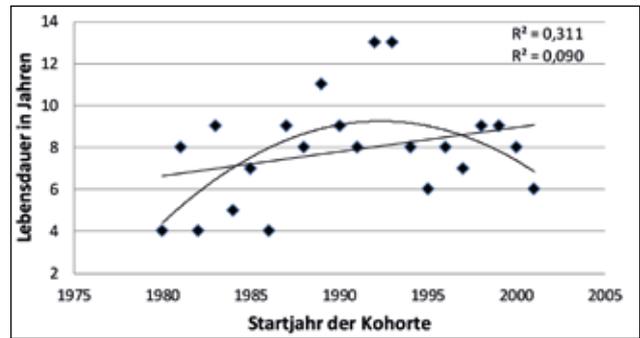


Abbildung 16: Lebensdauer der Kohorten bis zum Startjahr 2001

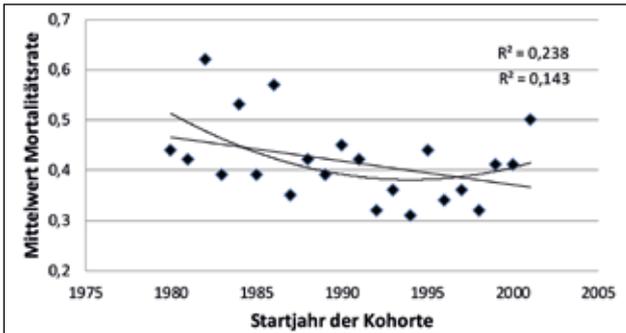


Abbildung 17: Mittelwert der Mortalitätsraten der Kohorten bis zum Startjahr 2001 (Daten aus den Werten der Tab. 4)

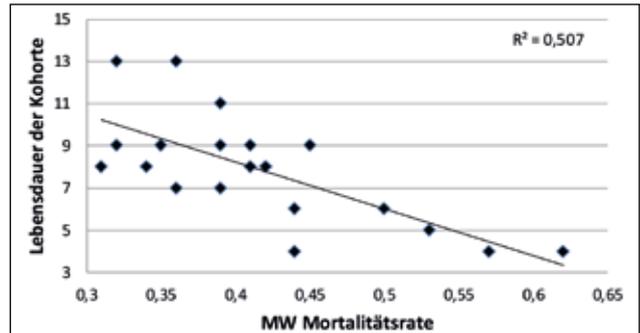


Abbildung 18: Korrelation zwischen dem Mittelwert der Mortalitätsraten und der Lebensdauer der Kohorte in Jahren

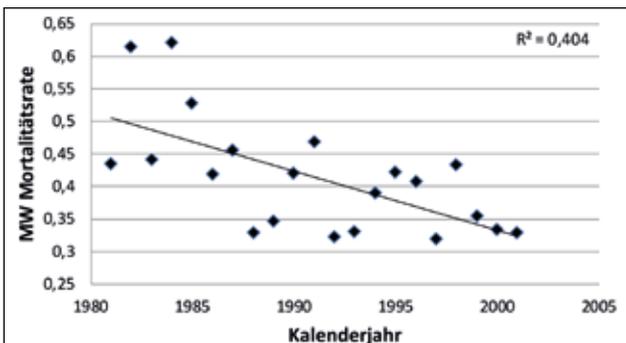


Abbildung 19: Mittelwerte der Mortalitätsraten für die Kalenderjahre

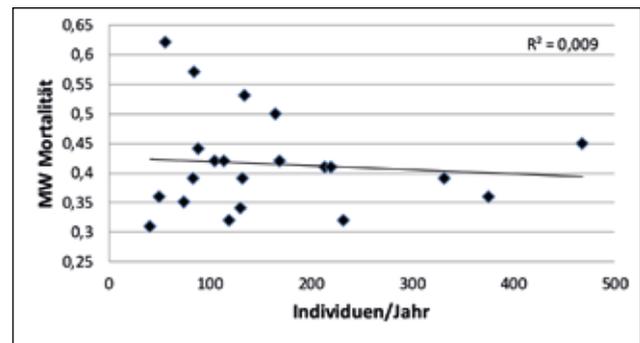


Abbildung 20: Korrelation zwischen der Zahl der beringten Individuen und dem Mittelwert der Mortalitätsrate je Kalenderjahr

bestätigt sich, dass die Lebensdauer der Kohorten eng mit deren Mittelwert der Mortalität korreliert ist (Abb. 18). Wieder übersetzt: Wenn die Individuen länger leben, steigt natürlich auch die Lebensdauer der jeweiligen Kohorte.

Mortalität nach Kalenderjahren

Wie schon oben zu sehen (Abb. 6), lassen sich auch hier aus den Zeilen in Tabelle 4 die Mittelwerte der Mortalitätsraten für die Jahre der Untersuchung ermitteln (außer beim Jugendjahr 1.3.–29.2.). Demnach hätten diese bis 2001 eine fallende Tendenz (Abb. 19). Anders als in Abbildung 17 handelt es sich hier um die Mortalitätsraten der Kalenderjahre über alle dann lebenden Kohor-

ten. Die Tendenz wird hier genauso sichtbar wie in Abbildung 17. Diese Mittelwerte der Mortalitätsraten sind mit der Populationsgröße (dargestellt als Zahl der beringten Individuen/Jahr) schwach korreliert (Abb. 20): In den Jahren mit den größeren Individuenzahlen (=Anzahl der beringten Jungeulen) ist die Mortalitätsrate durchschnittlich am geringsten. Es sind offensichtlich die Jahre mit der besseren Ernährungslage. Dass die Individuenzahl eines Jahres mit dem Absinken der Mortalität des vorangegangenen Jahres ansteigt (Abb. 21), könnte erwartet werden. (Die Gesamtberingungszahlen der Jahre hatte freundlicherweise die Vogelwarte zur Verfügung gestellt.)

Nach Monaten

Zwei Fragen soll noch nachgegangen werden:

- a: Wie verläuft die Mortalität über die Jahreszeiten?
- b: Unterscheidet sich die Mortalität im Jugendjahr grundsätzlich oder nur im Ausmaß von der im Erwachsenenleben der Schleiereulen?

Für beide erwies es sich als vorteilhaft, die Mortalität der Eulen von ihrem Ausfliegen an nach Kalendermonaten zu verfolgen. Die Daten wurden für das Jugendjahr und die nachfolgenden Lebensjahre 2–6 ermittelt (wegen der Dimension hier nicht abgebildet). Diese Gesamtmenge wurde dann in die beiden Teile Jugendjahr und Erwachsenenzeit aufgeteilt.

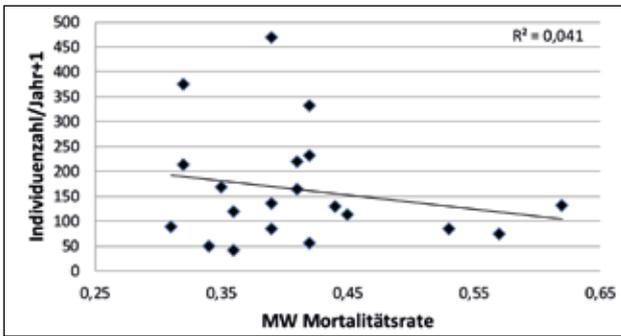


Abbildung 21: Abhängigkeit der Individuenzahl (=Anzahl der beringten juv.) eines Jahres von dem Mittelwert der Mortalitätsrate im vorausgegangenen Jahr

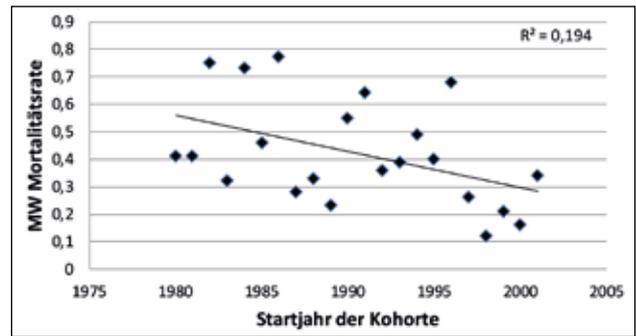


Abbildung 22: Mortalitätsrate im Jugendjahr der Kohorten (aus Tab.4: fett markierte Diagonale)

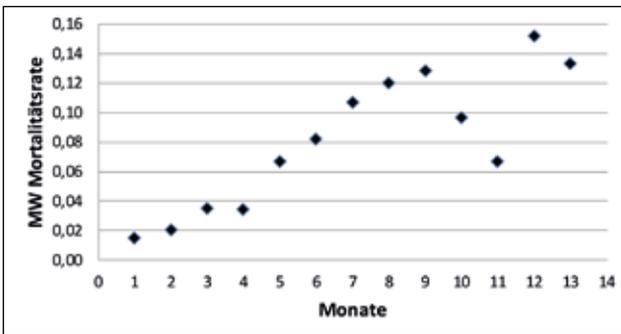


Abbildung 23: Monatsmittelwerte der Mortalitätsraten der Jungelken nach der Beringung (Zeilen in Tab. 5)

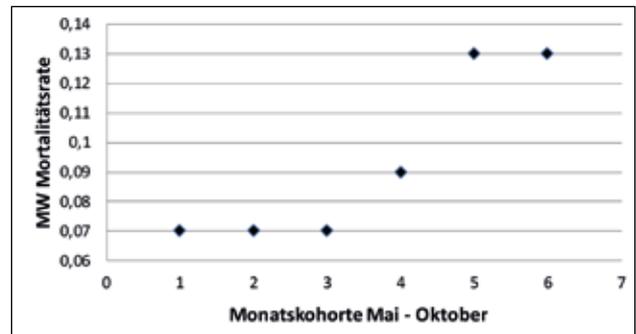


Abbildung 24: Mittelwerte der Mortalitätsraten für die Kohorten der Beringungsmonate Mai bis Oktober in den darauf folgenden Monaten bis Juni (Spalten in Tab. 5)

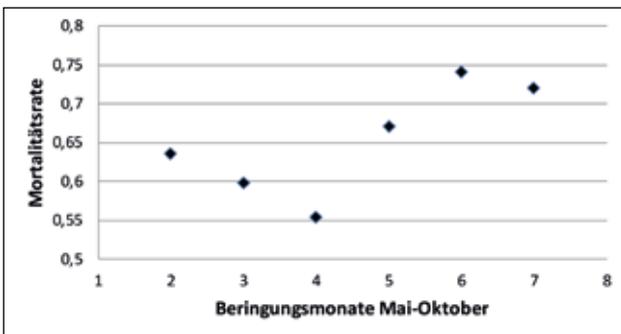


Abbildung 25: Gesamtmortalitätsrate der Jungelken für die Zeit bis Juni im Jahr nach dem Schlupf nach Beringungsmonaten

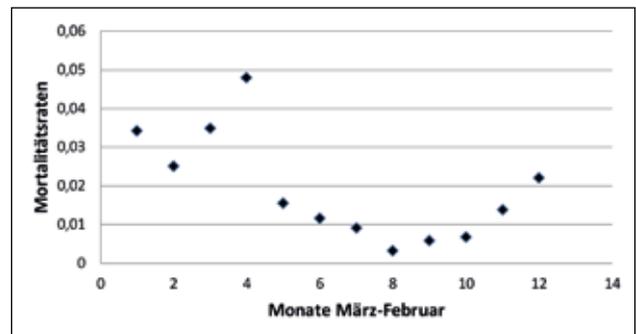


Abbildung 26: Die Veränderungen der Mortalitätsrate im Jahresverlauf über die Lebensjahre 2-4 der Eulen gemittelt.

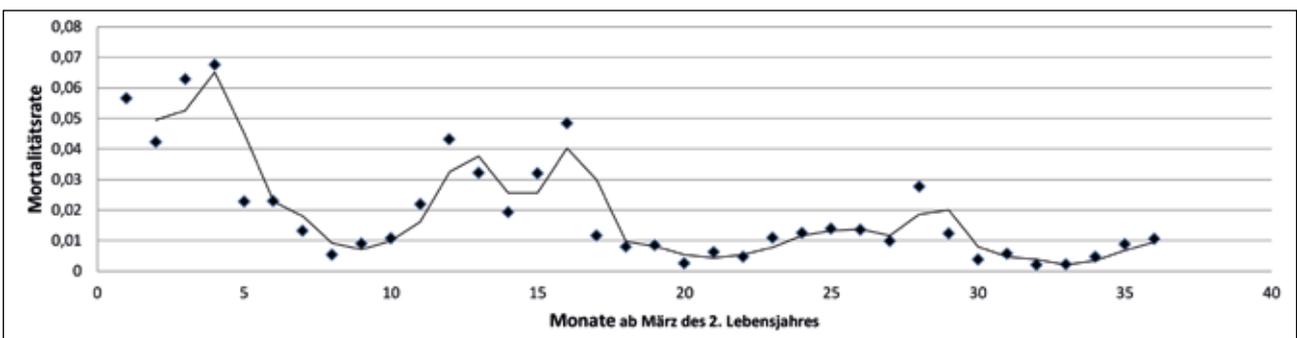


Abbildung 27: Der monatliche Verlauf der Mortalität über die Lebensjahre 2-4

Das Jugendjahr

Auffällig war bereits in Tabelle 4, dass die Mortalitätsrate im Jugendjahr (bis zum 29.2.) der Kohorten (in Tab. 4 fett markierte Diagonale) erheblich niedriger war als die von den Autoren angegebene Mortalitätsrate des 1. Lebensjahres: im Mittel 0,42 statt 0,6-0,7. Dieser Wert erreicht auch hier 0,59, wenn ein bis zum 30. Juni gehendes 1. Lebensjahr als Basis dient (wie bei SCHIFFERLI 1949 und späteren Autoren).

Die Mortalitätsrate im Jugendjahr sank über die Jahre der Untersuchung (Abb. 22). Es bleibt anzumerken, dass es sich um die Mortalität nach der Beringung handelt, die in etwa mit der nach dem Ausfliegen identisch ist.

Die Monate des Geburtsjahres, zusammen mit den weiteren 6 bis zum folgenden Juni, also der Zeit bis in die 1. Brutzeit (nach den Autoren das 1. Jahr) sollen getrennt untersucht werden. Dazu wurde die Gesamtdatenmenge aufgeteilt auf Beringungsmonate (Kohorten) und für jede davon eine Lebensstafel erstellt. Tabelle 5 zeigt die Mortalitätsraten für die Fundmonate, getrennt nach Beringungsmonaten (Spalten). Abbildung 23 zeigt für die Wiederfundmonate Mai bis Februar einen stetigen Anstieg der Mittelwerte der Mortalitätsraten, dann ab März eine deutliche Umkehr des Trends. (Das ist bereits der Beginn des 1. Adultjahres und wird weiter unten unter „Monate“ näher untersucht.)

In Abbildung 24 wird sehr deutlich, dass die Eulen der Beringungsmonate Mai bis Juli in den folgenden Monaten (bis Juni) eine fast gleiche, niedrige, die ab August (Zweitbruten) eine fast doppelt so hohe mittlere Mortalitätsrate hatten. Anders sieht es aus bei der Betrachtung der Gesamtmortalität der Jungeulen der sechs Beringungsmonate bis zum Juni des folgenden Jahres (Abb. 25). Für die ersten drei Beringungsmonate sinkt sie leicht und steigt für den August und dann für September und Oktober an, jedoch ebenfalls nur leicht.

Monate

Es bleibt zu klären, wie sich die Mortalität in den Lebensmonaten über das Jugendjahr hinaus darstellt. Das Aussehen der Trendlinie unterschied sich weder zwischen den Monatskohorten

Fundmonat	Kohorte					
	Mai	Juni	Juli	Aug	Sept	Okt
Juni	0,02	0,01				
Juli	0,02	0,03	0,01			
Aug	0,05	0,05	0,04	0		
Sept	0,03	0,04	0,04	0,05	0,01	
Okt	0,04	0,04	0,05	0,12	0,11	0,04
Nov	0,04	0,05	0,06	0,08	0,12	0,14
Dez	0,05	0,05	0,05	0,12	0,12	0,25
Jan	0,07	0,09	0,09	0,16	0,19	0,12
Feb	0,15	0,1	0,09	0,13	0,17	0,13
März	0,14	0,09	0,05	0,1	0,11	0,09
April	0,1	0,08	0,06	0,07	0,07	0,02
Mai	0,11	0,13	0,12	0,1	0,19	0,26
Juni	0,14	0,15	0,12	0,11	0,16	0,12

Tabelle 5: Mortalitätsraten der ersten Monate der Jungeulen nach der Beringung nach Beringungsmonat (Spalten) und Fundmonat (Zeilen)

der Beringung, noch zwischen den Lebensjahren (ohne Abbildungen). Es wurde daher der Mittelwert über Beringungskohorten und Lebensjahre gebildet (Abb. 26). Immer erscheint der Rückgang der Mortalität vom März zum April, wie er bereits nach Ende des Jugendjahres deutlich wurde (Abb. 23). Die Monate Mai und Juni, also die der Aufzucht der Jungen, zeigen einen deutlichen Anstieg. Danach, also bis Oktober, reduziert sich die Mortalität sehr deutlich. Es folgt der erneute Anstieg bis März. Diese Entwicklung im Jahresverlauf wurde mit dem Lebensalter der Eulen undeutlicher, die Trendlinie flacher (Abb. 27).

4 Diskussion

Die Nutzung von konventionellen Lebensstafeln nach LAW (aus BEGON et al. 1996) hat für unterschiedliche Lebensabschnitte der Schleiereulen (Nestlingszeit, Jugendjahr und Erwachsenenleben und speziell als Brüter) eine große Zahl von Mortalitätsraten erbracht, die durch verschiedene Profile (Kalenderjahre, Lebensjahre, Kohorten) mit ihren Korrelationen untersucht werden konnten.

Generell: Der Vergleich mit den einschlägigen Ergebnissen älterer Autoren ist oft nicht einfach, da manche sehr kleine (DE BRUIJN: 133 Wiederfunde WF; KNIPRATH 2007: 103 WF) oder kleine Zahlen (SCHIFFERLI 1957: 330 WF schweizerischer Ringvögel; SCHÖNFELD: 367 WF) für manchmal weitreichende Schlüsse verwenden. Deutlich größer ist die Datengrund-

lage bei BAIRLEIN: 1.245 WF. Fast so hoch sind die Zahlen von ALTWEGG et al. (2003), wobei jedoch Alt- und Jungvögel in einer Analyse zusammen verarbeitet wurden: 1.007 WF schweizerischer Ringvögel.

Es ist manchmal nicht gesagt, auf was sich Angaben beziehen (auf Gesamtwiederfunde oder pro angegebene Periode, also nicht unterschieden zwischen Totfundanteil und Mortalität). Dass die Anzahl der Totfunde mit der Zeit abnimmt, ist nicht verwunderlich: Von weniger Eulen können auch nur immer weniger sterben.

4.1 Gelege und Nestlinge

Jedes Vogelleben beginnt als Ei. Daher erscheint es sinnvoll, mit der Untersuchung der Bedeutung des Faktors Mortalität bereits in diesem Stadium zu beginnen. Wie nicht anders zu erwarten, schwankte die Mortalitätsrate erheblich zwischen den Jahren (Abb. 10). Auffällig ist jedoch, dass sie über die Jahre der Untersuchung (1996–2014) deutlich zurückgegangen ist. Da es sich bei der untersuchten Population um eine reine Nistkastenpopulation handelt (KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014), bei der die Zahl der Nistkästen über die Untersuchungszeit konstant geblieben ist, kann der Grund für den Rückgang nicht in einer zunehmenden Sicherheit der Brutplätze liegen. Dafür spricht auch, dass gleichzeitig die Mortalitätsrate der Nestlinge angestiegenen ist (Abb. 10). Ein plausibler Grund für beide Entwicklungen wurde nicht gefunden.

Andererseits erscheint es einsichtig, dass die Mortalitätsrate der Pulli negativ mit der Gesamtzahl der Bruten der jeweiligen Jahre korreliert war (Abb. 11): Beide sind abhängig von der Ernährungsgrundlage.

Die Mortalitätsrate der Pulli wirkte sich negativ auf die Gesamtzahl der Bruten im darauf folgenden Jahr aus (Abb. 12).

4.2 Nach dem Ausfliegen

Die Autoren befassen sich mit zwei Abschnitten im Leben der ausgeflogenen Schleiereulen: 1. Jahr und weitere Lebensjahre. SCHIFFERLI (1949) hat das 1. Jahr (und damit wohl auch die weiteren Jahre) exakt definiert: Es umfasst tatsächlich etwa 12 Monate, die etwas schematisch die Monate Juni im Geburtsjahr bis zum Anfang des Juni im darauffolgenden Jahr umfassen, gleichgültig, wann die jeweilige Eule tatsächlich geschlüpft ist. Die späteren Autoren haben sich offensichtlich – meist ohne es genau zu sagen – nach dieser Definition gerichtet. Das bedeutet, dass dieses 1. Lebensjahr bereits die ersten Monate der ersten Brutperiode im Leben einer Eule enthält. Der zweite Teil eben dieser Brutperiode (wie der aller weiteren) zählt dann schon zum folgenden Lebensjahr. In der vorliegenden Analyse wird davon abgewichen. Neben der Vermeidung der Aufteilung von Brutperioden auf zwei Lebensjahre, gibt es dafür eine weitere Begründung: Ziel der Aufzucht von Nachkommenschaft ist es, ein Maximum an vermehrungsfähigen Nachkommen zu erzielen, also die eigene Fitness möglichst hoch zu halten. Ob das jeweils gelungen ist, zeigt sich bereits (oder erst) in der ersten Brutperiode der Nachkommenschaft. Diese Brutperiode gehört somit nicht zum Jugendjahr. Einer ähnlichen Argumentation scheint SCHIFFERLI 1957 zu folgen, wenn er das 1. Jahr (und alle weiteren Lebensjahre) Ende März enden lässt.

Die biologisch wichtige Frage lautet demnach, wie hoch die Mortalität der Jungeulen bis zum Erreichen der ersten Brutperiode, nicht bis zu deren Ende ist. Die Brutperiode beginnt in Mitteleuropa spätestens im März mit der Balz. Demnach gehört dieser erste März im Leben einer Jungeule be-

reits zum Adultleben. Folglich gehört das Leben aller Jungeulen eines Jahres, gleichgültig in welchem Monat sie beringt worden sind, bis zum folgenden Februar zum Jugendjahr. Dieses umfasst so die Monate des Flüge- und des Selbstständig-Werdens, die Zeit des Dispersals und die erste Überwinterung. Die am frühesten im Jahr geschlüpften Jungeulen sind beim Eintritt in das erste Adultjahr manchmal fast 10 Monate alt, die jüngsten aus sehr späten Bruten manchmal nur sechs oder gar weniger Monate. Es ist hier anzumerken, dass SCHIFFERLI 1957 anders als 1949 für ein Ende des 1. Jahres am Ende des März plädiert.

Das Adultleben besteht dann aus einer Aneinanderreihung von Brutzeiten mit jeweils einer nachfolgenden Überwinterung, von März bis Februar. So wird auch die falsche Vermutung selbst des nicht ganz unbefangenen Lesers (der Autor gehört dazu) vermieden, bis zur ersten Brutzeit seien bereits die üblicherweise angegebenen 60-70% des Nachwuchses umgekommen. Tatsächlich sind es bei den norddeutschen Schleiereulen im Mittel 42% mit einer mittleren monatlichen Mortalitätsrate von 0,08 (Min: 0,03; Max: 0,13; sichtbar in Abb. 23). Hierbei wurden nur die Monate ab August einbezogen, damit beim Vergleich mit den Alteulen die bei diesen eventuell verlustreichen Hauptmonate der Brutzeit keine Rolle spielen.

Für die Adulteulen in den Daten der Vogelwarte wurde für die gleichen Monate (August–Februar) ein mittlerer Verlust von 45% mit einer mittleren Mortalitätsrate von ebenfalls 0,08 (Min: 0,034; Max: 0,128) ermittelt. Daraus lässt sich ganz sicher nicht ableiten, dass die Jungeulen in diesen Monaten höhere Verluste erlitten hätten als die Adulten, wie es bei SHAWYER (1998: 154) für englische Schleiereulen erscheint. Eine gewisse Unsicherheit besteht darin, dass nach Mitteilung der Vogelwarte bis 1990 die eigenen Wiederfunde der Beringer, die weitestgehend nicht ausgeflogene oder kurz nach dem Ausfliegen umgekommene Jungeulen betroffen haben dürften, nicht registriert wurden. In welchem Umfang sie nach 1990 gemeldet wurden, ist nicht zu ermitteln. Immerhin hat die Analyse des Dispersals (KNIPRATH 2012: 39, Abb. 57) für

die Zeit nach 1990 einen sehr deutlichen Anstieg des Anteils an Nahfunden erbracht, der auf die jetzt deutlich häufiger erfolgte Meldung der eigenen Wiederfunde hinweist. Wären sie tatsächlich durchgängig mit erfasst worden, so wäre für das Jugendjahr eine (geringfügig?) höhere Verlustrate zu erwarten gewesen.

Dass die Mortalitätsraten vom Juni bis zum Februar kontinuierlich ansteigen zeigt, dass das Selbstständig-Werden der Jungeulen doch wohl nicht mit einem kurzfristig ansteigenden Mortalitätsrisiko verbunden ist, wie es von SCHIFFERLI (1939) vermutet worden ist. TAYLOR (1994), der ebenfalls einen nur allmählichen Anstieg der Totfunde zum Winter hin fand (p. 206; Abb. 14.2), hat dafür eine sehr plausible Erklärung gegeben (p. 207): „Many young were above adult weight at the time of fledging so perhaps their reserves offset their inexperience in hunting for some time so that deaths occurred later.“

Abbildung 24 hatte gezeigt, dass es bei der Mortalität bis Oktober des Geburtsjahres zwischen den frühen Schlupfmonaten und den späten einen Sprung auf etwa den doppelten Wert gab. Von da könnte man schließen, dass Zweitbruten keine besonders rentable Investition seien. Werden hingegen die Gesamtmortalitätsraten derselben Zeit betrachtet (Abb. 25), so ergibt sich ein doch anderes Bild. Der Unterschied ist deutlich geringer. Daher kann angenommen werden, dass Zweitbruten durchaus nicht so unrentabel sind, wie es den Anschein hatte. Rechnet man ein, dass Zweitbruten oft eine höhere Eizahl haben, so gibt es in der Bilanz wohl keinen Unterschied zwischen Erst- und Zweitbruten.

4.3 Das Adultleben

Der von Lebensjahr zu Lebensjahr abfallende Wert der monatlichen Mortalität der adulten Eulen, wie er in Abbildung 27 sichtbar wird, ist auch von TAYLOR (1994: 208) festgestellt worden. Dieser verwirft jedoch die sonst übliche Deutung, die allgemeinen Fähigkeiten der Eulen könnten durch Erfahrung besser werden. Er meint im Gegenteil (p. 208/209): „It may be that only those that occupy the best quality habitat survive to

a good age, so that the decreasing annual mortality rates in older birds is mainly a habitat effect.“

Die weiteren Spezifika der Mortalitätsraten des Adultlebens konnten aus zwei Grundgesamtheiten ermittelt und dann verglichen werden. Einmal waren es die 15 (1996-2010) Kohorten der „lokalen Population“ aus der Untersuchung des Verfassers und dann die 26 (1980-2005) aus dem Datenmaterial der Vogelwarte. Für letztere als die deutlich längere Reihe ergab sich bis etwa zum Jahr 1994 ein Anstieg (Abb. 15, 16) der Lebensdauer der Kohorten (Jahrgänge). Danach fiel diese deutlich ab. Als wenigstens teilweise dafür verantwortlich wurde oben der für die letzten Jahre des Untersuchungsmaterials noch eventuell fehlende Anteil an Rückmeldungen angesehen. Dieser Deutung steht allerdings die Entwicklung bei den Brütern der lokalen Population gegenüber. Hier gab es über die Jahre 1996–2010 einen ziemlich deutlichen, fast linearen Rückgang der Lebensdauer der Kohorten (Abb. 3). Hier kann der Abfall nicht aus noch fehlenden Daten resultieren, da es wegen des fast totalen Zusammenbruchs dieser Population in den Jahren 2010–2012 solche wahrscheinlich nicht geben wird. Es scheint also durchaus möglich, dass der Rückgang auch in anderen Regionen stattfand.

Die Entwicklung der Mortalitätsrate, die ja die Lebensdauer nicht nur der Individuen bedingt, sondern auch die der Kohorten, verlief für die beiden Datenmengen gegenläufig. Bei der lokalen Population war sie deutlich positiv (für die Werte, nicht für die Eulen!) (Abb. 4), für die Daten der Vogelwarte durchaus negativ mit einer möglichen Tendenz zum Positiven in den Jahren um 2000 (Abb. 17). Erst eine erneute Untersuchung etwa im Jahre 2020 würde eventuell klären können, ob es den im vorigen Absatz beschriebenen Abfall der Lebensdauer der Kohorten bei den „Daten Vogelwarte“ so wirklich gegeben hat und ob es einen Anstieg der Mortalitätsrate dort derzeit gibt.

Die Daten Vogelwarte hatten einen sehr deutlichen Rückgang, wenn auch mit starken Schwankungen, der Mortalitätsraten über die Jahre 1980–2000 ergeben (Abb. 19). Ein irgendwie ge-

arteter Einfluss von Nistkastenaktionen ist daraus nicht abzulesen. Die starken Schwankungen lassen mit (relativen) Spitzenwerten für die Jahre 1982/84, 1991 und 1998 sehr nachteilige und für 1988/89, 1992/93 und 1997 sehr positive Jahre für die Schleiereulen in Norddeutschland erschließen. Es liegt nahe, diese Werte mit den Daten in der Abbildung zur Entwicklung des Schleiereulenbestandes in Deutschland bei MAMMEN (2008) zu vergleichen. Die hohe Mortalität 1991 leitet einen Abschwung ein, die von 1998 fällt mitten in einen deutlichen Aufschwung. Andererseits charakterisieren die Niedrigwerte der Mortalität von 1988/89 einen deutlichen Aufschwung, die von 1992/93 leiten einen Aufschwung ein und der von 1997 ebenfalls. Die Wirkung ist also zumindest für niedrige Werte der Mortalität eindeutig: Diese leiten immer einen Aufschwung der Population ein, zumindest unterstützen sie ihn. Die Wirkung von hohen Mortalitätsraten ist widersprüchlich.

Die Entwicklung in der lokalen Population (Abb. 6) war ziemlich stetig abwärtsgerichtet, mit lediglich zwei für die Schleiereulen guten Jahren: 2000 und 2003. Diese beiden Jahre leiten jeweils einen deutliche Aufschwung im Bestand ein (KNIPRATH 2014: Abb. 7). Keines dieser beiden Jahre war in den Daten Vogelwarte hervorgetreten, wie auch umgekehrt die dort herausragenden Jahre hier nicht auffallen. Auch in dieser Beziehung scheint die lokale Population eine Sonderrolle zu spielen.

Das Absinken der Mortalitätsraten nach den Daten Vogelwarte in den Jahren 1980–2001 (Abb. 19) ebenso wie für die Kohorten der Jahre 1980–2000 (Abb. 17) kann eine Folge der in dem untersuchten Zeitraum stetig ansteigenden Zahl an installierten Nistkästen für die Schleiereulen sein. Diese Kästen, bei deren Anbringung möglichst auf Mardersicherheit geachtet wird, bedeuten zumindest für das brütende und hudernde ♀ größere Sicherheit gegen Prädatoren und damit eine Lebensverlängerung. Taylor (1993: 205) gibt eine durchaus mögliche, andere Erklärung: Beringungen könnten zunehmend in für Schleiereulen besonders günstigen Arealen stattgefunden haben. (Günstigere Areale äußern sich auch in einem geringeren

Mortalitätsrisiko.) Diese Verlagerung der Beringung in möglichst günstige Habitats mit vielen Eulenbruten ist leicht aus der Mentalität von Beringern (die in gewissem Maße Jäger sind) zu erklären: Wer versucht schon in weniger guten Habitats zu beringern (jagen), wenn es viel bessere gibt, in denen der Einsatz viel mehr Beute (Beringungszahlen) verspricht. (Wie zum Beweis: Der Autor hat von 2015 auf 2016 den Umfang seines bisherigen Kontrollgebietes (s. KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014) auf dessen zentralen Teil mit den höchsten Brutzahlen und auf die auch deshalb am besten mit Fangtechnik ausgestatteten Kästen reduziert.)

Die Umkehr der Tendenz hin zu höheren Mortalitätsraten und kürzerer Lebensdauer der Kohorten, die in den Abbildungen 15–17 angedeutet ist, kann bedeuten, dass die großen Nistkastenaktionen irgendwann in den 1990er Jahren endeten und/oder dass mittlerweile andere Faktoren deren positive Wirkung überlagern. Solch einer könnte sein, dass zwar heftig Nistkästen aufgehängt werden, dann aber der Eifer bei deren Reinigung sehr schnell nachlässt. Von Schleiereulen genutzte Kästen füllen sich sehr schnell mit viel Gewöllmaterial auf, so dass sie nach ca. 10 Belegungs-Jahren nicht mehr genutzt werden können. Diese neuere Tendenz zeigte sich auch in der lokalen Population, bei der es auf keinen Fall an der Pflege der Nistkästen gefehlt hat (Abb. 4 & 6). Es könnte also (auch) andere Gründe geben, wie etwa die veränderten Lebensbedingungen durch die stark veränderte Landwirtschaft.

Die hier errechnete mittlere Mortalität der Eier von 0,16 ist höher als die aus den Daten von R. Altmüller ermittelte von 0,11 (KNIPRATH 2007). Die der Pulli bis zum Ausfliegen ist hier mit 0,23 wesentlich höher als diejenige dort mit 0,08. Da die Brutkästen bei beiden Untersuchungsflächen von gleicher Bauart und auch von gleichen Ausmaßen sind und es auch in der Art der Anbringung keine deutlichen Unterschiede gibt, ist ein deutlicher Unterschied im Ausmaß der Prädation nicht anzunehmen. Eine plausible Erklärung könnte sein: R. ALTMÜLLER hat deutlich später mit den Kontrollen begonnen und so 67% der Bruten erst gefunden, als bereits alle Jungen

geschlüpft waren, im Gegensatz zu der hier untersuchten Population mit nur 33.3% solcher Bruten. Bei fehlenden Daten aus der Zeit der Bebrütung und des Schlupfes wurde bei beiden Untersuchungen die Gelegegröße der Anzahl der vorgefundenen Jungen gleichgesetzt. Je häufiger dieses Verfahren angewendet wird, umso geringer wird die ermittelte Mortalität in diesem Stadium.

Zusammenfassung

Zur Untersuchung der Mortalität von Schleiereulen wurden die Daten aus zwei unterschiedlichen Quellen verwendet: a: die Werte aus einer lokalen Population (Eier, Nestlinge und Brüter) und b: die Wiederfunddaten der Vogelwarte Helgoland zu nestjung beringten Eulen bis 2008. Aus diesen Grundmengen wurden mit konventionellen Lebensstafeln die Mortalitätsraten ermittelt für Jahre und Kohorten. Für die Eier bis zum Schlupf errechnete sich eine mittlere Mortalitätsrate von 0,16 mit über die Jahre der Untersuchung fallender Tendenz, für die Nestlinge bis zum Ausfliegen von 0,23 mit steigender Tendenz. Letztere war umgekehrt mit der jährlichen Anzahl Bruten korreliert, ebenso mit der Zahl der Bruten im jeweils darauffolgenden Jahr.

Um nicht die Brutzeiten der Eulen jeweils auf zwei Lebensjahre aufteilen zu müssen, werden hier die Lebensjahre der Eulen neu definiert: Sie beginnen mit dem Beginn der Brutzeit, in Mitteleuropa Anfang März (hier: 1. März). Sie enthalten daher eine geschlossene Brutzeit, in manchen Jahren noch die Zeit der Zweitbrut, und eine anschließende Überwinterung. Zwangsläufig gilt das dann auch für die Jungeulen. Deren erstes Lebensjahr endet somit am 29. Februar und umfasst immer weniger als 12 Monate. Um es auch nomenklatorisch vom Lebensjahr der adulten Eulen abzugrenzen, wird hier der Begriff Jugendjahr eingeführt. Es umfasst biologisch die Wochen des Aufwachsens, das Flüge-Werden, das Selbständig-Werden, das Dispersal und die erste Überwinterung.

Die durchschnittliche Mortalität der Jungeulen bis zum Ende des Jugendjahres (29. Februar) liegt mit 0,42 in derselben Größenordnung wie die der Alteulen von August bis Ende Februar

mit 0,45. Erst mit Beginn der Brutperiode steigt sie deutlich an, bei Alteulen wie bei Jungeulen, bei letzteren stärker. Bei beiden, Jung- wie Alteulen fiel sie deutlich über die Jahre der Untersuchung.

Die Mortalitätsrate schwankte über die Jahre, stieg in der lokalen Population bis ca. 2004 stetig an, veränderte sich bis 2007 nicht mehr und stieg seither wieder verstärkt an. In den Daten der Vogelwarte ist im Gegenteil bis 2001 eine Reduktion der Mortalitätsrate sichtbar.

Die Mortalitätsrate der Kohorten (Jahrgänge) stieg in der lokalen Population über die Jahre deutlich an, dementsprechend reduzierte sich die Lebensdauer ersterer. In den Daten der Vogelwarte ist ein Abfall bis zur Mitte der 90er Jahre sichtbar mit danach erneutem Anstieg. Dementsprechend ist Entwicklung der Lebensdauer der Kohorten: zuerst Anstieg, dann Abfall.

Die Mortalitätsrate nach Lebensjahren fiel in der lokalen Population bis zum vierten Lebensjahr deutlich ab und blieb dann in etwa konstant. Ganz anders verlief die Entwicklung nach den Daten der Vogelwarte: Trotz sehr starker Streuung zeigt sich eine stetige Reduktion.

Die Mortalitätsrate eines Jahres beeinflusste die Populationsgröße des folgenden Jahres sowohl in der lokalen Population als auch nach den Daten der Vogelwarte.

Im Jahresverlauf fiel die Mortalitätsrate in den Daten der Vogelwarte bis zum April, stieg dann bis Juni stark an, fiel zum Juli bis unter den Wert des April, sank weiter bis Oktober und stieg dann erneut bis Februar an. Dieses Muster wiederholte sich bis zum vierten Lebensjahr der Eulen, jedoch mit stetig geringerer Amplitude.

Bei einigen dieser Entwicklungen ist der Einfluss von Nistkastenaktionen für die Schleiereule erkennbar.

Summary

KNIPRATH E 2016: On the mortality of northern German Barn Owls. Eulen-Rundblick 66: 53-85.

For this study of the mortality of Barn Owls data from two different sources have been used: a: the values of a local

population (eggs, nestlings, and breeders) and b: the recovery data of owls ringed as nestlings until 2008 as furnished by the Vogelwarte Helgoland. On these bases the mortality rates were calculated for years and cohorts by conventional life-tables. For the eggs up to hatching a mean mortality rate of 0.16 was calculated with a declining tendency over the years of the study, for the nestlings up to fledging of 0.23 with increasing tendency. This latter one was correlated inversely with the yearly number of broods as well as with the number of broods in the respective following year.

For not to be obliged to separate the breeding seasons of the owls into two life-years, here these years of life of the owls defined newly: They begin with the start of the breeding interval, in Central Europe the beginning of March (here: March 1st). So the include a complete breeding season, in some years also the interval of a second brood, and the following wintering. Necessarily this counts as well for the young owls. Thus their first year ends on February 29th and comprises always less than 12 months. To discriminate this latter one from the life-years of the adult owls we here introduce the term youth-year. Biologically it comprises the weeks of growth, hatching, and fledging, becoming independent, the dispersal, and the first wintering.

The mean mortality of the young owls up to the end of the youth-year (February 29th) with 0.42 is in the same magnitude as that of the adult owls with 0.45 from August to the end of February. Only with the start of the breeding period it increases clearly, for the adult owls as well as for the young ones, more strongly for the latter ones. During the years of the study it evidently decreased in the young as well as in the adult owls.

The mortality rate oscillated over the years, in the local population steadily increased until about 2004, did no more alter until 2007 and again increased more intensely since. In the data of the Vogelwarte in contrast a reduction of the mortality rate is visible until 2001.

The mortality rates of the cohorts (age-groups) in the local population clearly increased over the years with a corresponding decrease of the life expectancy of the first ones. In the data of the Vogelwarte a decrease until mid

of the 90ies is visible with a newly increase afterwards. The life-expectance of the cohorts is corresponding: first increase, then decrease.

The mortality rate by years of life in the local population up to the fourth year clearly decreased and afterwards tended to remain constant. The development was totally different after the data of the Vogelwarte: Despite of a strong scattering a steady reduction is visible.

The mortality rate of a year influenced the population magnitude of the following year as well in the local population as in the data of the Vogelwarte. During the course of the year the mortality rate in the data of the Vogelwarte decreased until April, then increased strongly until June, decreased to July until beyond the value of April, continued decreasing until October, and the increased again until February. This template repeated until the fourth year of life of the owls but with continuously decreasing amplitude.

In some of these developments the influence of nest-box-activities for the Barn Owls is recognizable.

(The entire paper in English is available at www.kniprath-barn-owl.de)

Literatur

ALTWEGG R, ROULIN A, KESTENHOLZ M & JENNI L 2003 : Variation and co-variation in survival, dispersal, and

population size in barn owls *Tyto alba*. J. Anim. Ecol. 72: 391-399

BAIRLEIN F 1985: Dismigration und Sterblichkeit in Süddeuschland beringter Schleiereulen (*Tyto alba*). Vogelwarte 33: 81-108

BEGON M, MORTIMER M & THOMPSON DJ 1996 : Population ecology. Blackwell Oxford; benutzt wurde die deutsche Übersetzung: Populationsökologie. 1997 Spektrum Heidelberg

DE BRUIJN O 1994: Population ecology and conservation of the barn owl *Tyto alba* in farmland habitats in Liemers and Achterhoek (The Netherlands). Ardea 82: 1-109

DE JONG J 1995: De kerkuil en andere in Nederland voorkomende uilen. Leeuwarden

KNIPRATH E 2007: Schleiereulen *Tyto alba*: Dynamik und Bruterfolg einer niedersächsischen Population. Eulen-Rundblick 57: 17-39

KNIPRATH E 2012: Die Wanderung nestjung beringter, norddeutscher Schleiereulen *Tyto alba* nach dem Material der Vogelwarte Helgoland – Teil 1. Eulen-Rundblick 62: 101-110

KNIPRATH E 2013: Die Wanderung nestjung beringter, norddeutscher Schleiereulen *Tyto alba* nach dem Material der Vogelwarte Helgoland – Teil 2. Eulen-Rundblick 63: 30-46

KNIPRATH E 2014: Was lässt sich aus den Bestandszahlen einzelner Untersuchungsgebiete zur Entwicklung des Schleiereulenbestandes ableiten? Eulen-Rundblick 64: 12-16

KNIPRATH E 2016: Das Konvenial als umgekehrte Betrachtung des Dispersals – oder: Woher kommen die Schleiereulen *Tyto alba*, die im norddeutschen Tiefland leben? Vogelwarte 54:

KNIPRATH E, STIER-KNIPRATH S 2014: Schleiereule *Tyto alba*: Eigenschaften und Bruterfolg einer zweiten niedersächsischen Population. Eulen-Rundblick 64: 43-65

MAMMEN U 2008: Eulenbrutsaison 2003 und 2004. Eulen-Rundblick 58: 4-9

MÁTICS R 2000: Mortality rate of Barn Owl (*Tyto alba* Scop., 1769) in Hungary based on ringing data. Aquila 105-106: 125-133

SCHIFFERLI A 1957: Alter und Sterblichkeit beim Waldkauz (*Strix aluco*) und der Schleiereule (*Tyto alba*) in der Schweiz. Orn. Beob. 54: 50-56

SCHIFFERLI P 1939: Beringungsergebnisse von schweiz. Schleiereulen (*Tyto alba* ssp.?). Tierwelt 49: 1-4

SCHÖNFELD M 1974: Ringfundauswertungen der 1964-1972 in der DDR beringten Schleiereulen. Jber. Vogelwarte Hiddensee 4: 90-122

SHAWYER C 1998: The Barn Owl. Arlequin Press

TAYLOR I 1994: Barn Owls – Predator-prey relationships and conservation. Cambridge Univ. Press

Ernst Kniprath
Ernst.kniprath@ageulen.de