

## Futter Teilen, Füttern und Altruismus bei der Schleiereule *Tyto alba*

von Ernst Kniprath

eigereicht 28.9.2021

Junge Schleiereulen, die bereits ganze Beuten unzerteilt schlucken können, geben manchmal eine dieser Beuten an ein Geschwister weiter. Man kann dieses Phänomen allein als ein Verhalten unter Geschwistern betrachten, man kann es jedoch in einem deutlich größeren Rahmen untersuchen: Die Weitergabe oder Überlassung von Futter ist die übliche Art von Tiereltern (Vögel, Raubtiere), ihre zum selbstständigen Erwerb von Nahrung noch nicht fähigen Jungen zu ernähren. Trotz dieses weit verbreiteten Verhaltens möchte ich mich hier auf das beschränken, was bei Schleiereulen beschrieben wurde.

Vorweg will ich darstellen, in welchem Sinne ich zwei Begriffe benutze: „Futter teilen“ bedeutet, es wird von dem Futter, über das ein Individuum verfügt (entweder selbst erbeutet oder vom Partner übernommen), ein Teil (z.B. eine Maus von mehreren in einer Nacht) oder auch das ganze weitergegeben. Ist solch eine Beute vom Nehmer nicht in der ursprünglichen Form zu bewältigen, und der Geber bereitet sie vor (dazu gehört auch Vorverdauen oder die Produktion von Kropfmilch bei Tauben), so handelt es sich um „Füttern“. Diese Definition unterscheidet sich von der früher von mir (KNIPRATH 2018:42) benutzten.

Bezogen auf Schleiereulen: Bei einer Brut mit kleinen Küken füttert nur das Weibchen, d.h. es reißt Teile aus der Beute und gibt diese Teile den Jungen. Das Männchen bringt Beute heran und übergibt sie dem Weibchen, es teilt somit das Futter.

Diese Weitergabe von Futter wird in der Schleiereulenliteratur durchweg als ein altruistisches Verhalten charakterisiert. Die Definition von altruistischem Verhalten differiert allerdings zwischen traditionellen, human-soziologischen und sozio-biologischen Interpretationen fundamental: Z. B. ist Altruismus nach dem DUDEN (1964) ein „Verhalten, das stets auf das Wohl des Mitmenschen ausgeht.“ Sehen wir von dem „stets“ und dem „des Mitmenschen“ einmal ab, so kann man davon ausgehen, dass diese Definition bei älteren Arbeiten über tierliches Verhalten noch als Grundlage diente. Neuere, biologische Definitionen lauten: „Aufopferung augenblicklicher Eigeninteressen“ (MANNING 1979), „selbstlos aufopferndes Verhalten“ (und „helping is altruistic as it is associated with a decrease in the FI's direct fitness but an increase in the direct fitness of individuals receiving help“ [Helfen ist altruistisch insofern es mit einer Abnahme der direkten Fitness des Gebers und einer Zunahme der direkten Fitness der die Hilfe empfangenden Individuen verbunden ist.] (LEHMANN & KELLER 2006: 1369).

Modernere Modelle der Sozio-Biologie, die sich an der Darwin'schen Selektionstheorie orientieren, rücken das verwandtschaftliche Verhältnis zwischen Geber und Nehmer in den Fokus, da ein aufopferndes Verhalten zu Gunsten eines engen Verwandten (z. B. Geschwister, eigenes Kind oder Neffe) anders zu beurteilen ist, als eine Aufopferung zu Gunsten nicht verwandter oder gar artfremder Individuen (z. B. Person versorgt oder rettet ein Tier). Entsprechend wird erstere Situation heute als „scheinbarer Altruismus“, bei engen Verwandtschaftsverhältnissen als

„genetischer Egoismus“ bewertet (DAWKINS 1976, SOMMER 1996). Als „reziproken Altruismus“ bezeichnet man „scheinbare Selbstlosigkeit, wenn damit eine Gegenleistung durch den Empfänger/Begünstigten erwartet wird“ (SOMMER 1996, HÖLLDOBLER & WILSON 2009, WILSON 2013).

Mit diesem Beitrag soll nun überprüft werden, wie Futterübergaben bei der Schleiereule zwischen den Paar-Partnern, zwischen Eltern und Jungen sowie zwischen Nestgeschwistern nach diesen Definitionen eingestuft werden können.

Betrachtet man das Leben von Schleiereulen außerhalb der Brutzeit, so gibt es bisher keinen Beleg dafür, dass ein Individuum freiwillig ein Beutestück einem anderen Individuum überlassen hätte. - Während der Brutzeit sieht das jedoch völlig anders aus. Bereits während der Balz deponiert das Männchen Beute am von ihm als zukünftigen Brutplatz vorgesehenen Ort (BUNN et al. 1982: 111; EPPLE 1985: 16). Bei fortschreitender Balz bringt das Männchen Beute an den zukünftigen Nistplatz und bietet sie dem dort anwesenden Weibchen an (BUNN et al. 1982: 109, 111; EPPLE 1985: 27). Dieses Anbieten geschieht derart, dass das Männchen mit im Schnabel baumelnder Beute (immer Kopf der Beute oben) auf das Weibchen zugeht und sie ihm so präsentiert. Dabei gluckert es regelmäßig (BUNN et al. 1982: 111; EPPLE 1993: 59). Das Weibchen übernimmt die Beute von Schnabel zu Schnabel und beginnt daran zu fressen (kröpfen: Begriff aus der Falknerei, nach SCHNEIDER 1928: 419) oder legt sie als Vorrat zur Seite. Folgerung: Nach obiger Begriffsdefinition teilt das Männchen seine Beute mit dem Weibchen, es füttert nicht. Dieses Teilen von Beute wäre, da es am Ende auch der Weitergabe des väterlichen Genoms an die Jungen (zu jeweils 50%) dient, als scheinbarer Altruismus bzw. genetischer Egoismus zu bezeichnen (DAWKINS 1976). (Theoretisch entspräche eine Aufzucht von „Kuckuckskindern“, d. h. Jungen, die durch außereheliche Paarung mit einem anderen Männchen gezeugt worden waren, einem – wenn auch unbewussten – genetisch altruistischen Verhalten des „getäuschten“ Vaters).

Ist die Paarbildung beendet (erkennbar daran, dass sich das Weibchen bei Ankunft des Männchens als Aufforderung zur Kopulation duckt (EPPLE 1985: 28; KNIPRATH 2020a: 67), so bleibt das Weibchen ständig am Brutplatz. Es jagt nicht mehr selbst, sondern verlässt sich darauf, dass das Männchen weiterhin seine Beuten mit ihm teilt. Dieser Zustand bleibt über die gesamte Legezeit, die Schlupfzeit und die Huderzeit erhalten. Erst wenn alle Nestlinge in der Lage sind, eine Beute unzerteilt zu schlucken, geht das Weibchen wieder selbst auf die Jagd. Das Männchen teilt die Beute dann nicht mehr mit dem Weibchen.

Auffällig bei der Brut 2016 in Otterwisch (KNIPRATH 2020b) war, dass das Männchen bei vielen seiner Beuteübergaben an das Weibchen dieses regelrecht zur Übernahme der Beute zu drängen versuchte. Das geschah, indem es die Beute über längere Zeit vor dem Gesicht des Weibchens baumeln ließ oder diese auch mehrfach anbot (KNIPRATH 2020b: 87).

Sicher ist bei der beschriebenen Beuteversorgung durch das Männchen, dass die direkte Fitness des Weibchens zunimmt. Diejenige des Männchens würde nur dann abnehmen, wenn er bei der Übergabe einer Beute selbst hungrig wäre. Dass das durchaus schon einmal der Fall sein könnte, belegt die Beobachtung, dass er sich 6x ausgangs der Nacht und 1x am frühen Morgen von dem Vorrat bediente, den er während derselben Nacht selbst angelegt hatte. Es könnte also sein, dass er zuerst

den Vorrat am Brutplatz vermehrte (oder anders gesagt, seinem Weibchen Futter brachte, um seine jagdliche Eignung zu demonstrieren), obwohl er selbst nicht wirklich satt war (KNIPRATH 2020b: 94).

Diese Selbstbedienung des Männchens aus dem „allgemeinen“ Vorrat bei der Brut könnte nicht selbstverständlich sein in dem Sinne, dass das Depot eher „unter Verwaltung“ des Weibchens steht. Diesen Eindruck kann man jedenfalls im Falle der Bildergeschichte von KNIPRATH (2019) haben. Dort wird gezeigt, wie sich das Männchen ganz offensichtlich mehr als einmal durch einen Blick zum Weibchen vergewissert, dass von dort kein Protest gegen seine Bedienung aus dem Vorrat kommt.

Eine völlig neue Lage entsteht etwa einen Tag nachdem der erste Nestling aus dem Ei geschlüpft ist. Das Weibchen teilt dann die Beuten, die das Männchen bringt, mit den Küken. Sie tut jedoch noch mehr. Sie reißt kleine Stückchen („Häppchen“ nach BÜHLER 1977: 11) aus der Beute und übergibt sie den Küken. Sie teilt nicht nur das Futter, sie füttert. Im engeren Wortsinn bedeutet das, sie bereitet die Beute für die Küken vor und übergibt erst dann. Wesentlicher Bestandteil dieser Fütterung ist, dass das Weibchen die einzelnen Häppchen mit Gluckern anbietet (BÜHLER 1977: 11; 1981: 183; SCHULZ 1978: 414, KNIPRATH 2018: 42).

Da der vom Männchen eingetragene Beutevorrat das hudernde Weibchen versorgt, und über das teilende Weibchen auch die gemeinsamen Jungen, ist diese scheinbar altruistische Handlung als genetischer Egoismus zu werten.

Das Füttern der Jungen durch das Weibchen dauert so lange, bis die Küken im Alter von grob drei Wochen in der Lage sind, eine vollständige Beute unzerteilt zu verschlucken. Das ist natürlich kein plötzlicher Sprung sondern eine Entwicklung: Das Weibchen bietet den Küken je nach deren Schluckvermögen immer größere Teile der Beute an. Das geht bis zum Angebot von halben Beuten. Es bedeutet jedoch immer noch, sie füttert die Küken. Sie gluckert auch dabei. Futter im Schnabel und gleichzeitiges Gluckern bedeuten für die Küken unmissverständlich ein Futterangebot. Auch das Angebot ganzer Beuten geschieht mit Gluckern, die Größe des Beuteobjekts spielt dabei keine Rolle.

Bietet sie dann den Küken eine ganze Beute an, so bedeutet das jetzt, sie teilt die Beute mit ihnen. Noch einige Tage lang bleibt sie über 24 h bei den Küken. Die gesamte Nahrungsversorgung der Nestlinge läuft also vom Männchen über die Mutter. Dabei wird die Beute zweimal geteilt.

Dann beteiligt sich das Weibchen zunehmend an der Jagd. Dabei bleibt erst einmal offen, ob es zuerst nur für sich jagt oder sofort auch für die Küken. In letzterem Falle teilt es dann ihre Beute direkt mit den Küken. Somit läuft die Nahrungsversorgung bei größeren Nestlingen sowohl über das Männchen als auch über das Weibchen. Das Männchen teilt seine Beute jetzt oft direkt mit den Küken (BÜHLER 1981).

Ein Rückblick: Seit der Balz hat das Männchen bei guter Ernährungslage oft mehr Beute zur Brut gebracht, als dort unmittelbar verzehrt werden konnte. Es entstand ein Nahrungsdepot, oft in einer Ecke des Brutraumes. Über Tag bediente sich das Weibchen nach Belieben dort (KNIPRATH 2021a: 12), manchmal auch das Männchen (SHAWYER 1998: 113, LÖHR 2008; KNIPRATH 2020b: 94; 2021b). Sind ältere Küken

dann in der Lage, den Rest einer Beute oder eine vollständige Beute selbstständig zu verzehren, so warten sie nicht mehr auf ein passendes Angebot des Weibchens, sondern bedienen sich ebenfalls aus dem Vorrat (EPPLÉ 1993: 56). [Ende Rückblick]

Solange durch das Männchen genügend Futter herbeigebracht wird, verhalten sich die Küken bei der Fütterung gegeneinander friedlich. Es wird nicht um Futter gestritten. Es geht sogar noch weiter: Größere Küken geben gelegentlich ein Beutetier durchaus an ein bettelndes Geschwister weiter (BUNN & WARBURTON 1977: 252; EPPLÉ 1979; 1993: 59; BÜHLER 1981: 194; BUNN et al. 1982: 133; MARTI 1989; SHAWYER 1998: 119, 121). Eulenküken reichen aber allenfalls dann Beute weiter, wenn sie selbst satt sind (BÜHLER 1981: 194, DE JONG 1995). Manchmal gehen sie wie die Mutter gluckend auf das Geschwister zu und bieten die Beute an (EPPLÉ 1979; Marti 1989: 133; BÜHLER 1981: 194). Oder sie reagieren sogar auf das Betteln eines Geschwisters, suchen nach einer Beute und bringen ihm diese (BÜHLER 1981: 194; BUNN et al. 1982: 133). Diese Weitergabe von Futter an ein Geschwister geschieht in der Regel vom älteren Geschwister an ein jüngeres (BUNN & WARBURTON 1977: 252; KRAHÉ 1978, BÜHLER: beide nach EPPLÉ 1979; MARTI 1989: 133), manchmal sogar mit mehrfachen Versuchen (BUNN et al. 1982: 134). Das Küken bei BUNN et al. erwies sich später als Weibchen.

Die bisherigen Schilderungen betrafen stets noch nicht flügge Junge, die ganze Beuten weitergaben. Einzig SHAWYER (1998: 121) hat beobachtet, wie „eines der älteren Mitglieder der Brut versuchte, seinem jüngeren Geschwister einen Futterbrocken anzubieten, der vermutlich vorher vom Weibchen [aus der Beute] herausgerissen worden war.“ [Übersetzung Autor] Die Weitergabe (das Teilen) von Futter kann also schon früher vorkommen als von den übrigen Autoren beschrieben. Andererseits schildert DE JONG (2020: 79), dass flügge Junge, die außerhalb des Brutplatzes auf einem Dach oder dergleichen saßen, eine Beute weitergaben. Sie trugen diese zu jüngeren Geschwistern, die noch am Brutplatz (z.B. in einem Nistkasten) saßen.

ROULIN et al. (2012) bezeichnen solche Nahrung teilenden Geschwister als Helfer. Nach der Definition oben handeln sie genetisch egoistisch: Das Handeln nützt – über das Geschwister – dem eigenen Genom (hoher Anteil gemeinsame Gene).

Zur Verdeutlichung der Art, wie sich solch ein Teilen von Beute unter Nestlingen abspielen kann, soll Abbildung 1 dienen. Einer der älteren Nestlinge hat von einem Altvogel eine Beute erhalten, steht damit „unschlüssig“, dreht sich gegen die beiden vor dem Ausgang sitzenden Geschwister (a), geht mit der im Schnabel baumelnden Beute auf diese zu (b), bietet sie dem jüngeren, noch bedunten an (c) und übergibt sie mit Flügelflattern (d). Der Empfänger dreht sich von den Geschwistern fort (e) und geht zum Verzehr bis zur Wand (f, g). Dabei wird er nicht gestört. (Das Video ist ohne Ton.)





Lö 2008-09-28-01\_04a



b



c



d



e



f



g

Abbildung 1: Ein älterer Nestling hat von einem Altvogel im Brutraumeingang eine Beute erhalten und übergibt sie dem deutlich jüngeren Geschwister. Weitere Erläuterung im Text. (Aufnahmen aus einer Videosequenz von PAUL-WALTER LÖHR, Mücke/Hessen 2008)

In den letzten Jahren ist dieses Teilen von Nahrung unter Nestgeschwistern unter verschiedenen Aspekten intensiv untersucht worden. Bei den ersten beiden folgenden Arbeiten wurde die Zahl der Nestlinge in den untersuchten Brutten experimentell auf zwei oder drei reduziert.

So haben ROULIN et al. (2012) für ihre Untersuchung 21 Versuchsfamilien mit je einem jüngeren, mittleren und älteren Küken durch vorübergehendes Entfernen der übrigen Geschwister hergestellt. Dabei stellte sich heraus, dass die älteren und die mittleren Geschwister öfter Nahrung weitergaben als die jüngeren und die mit dem dunkleren Brustgefieder öfter als die mit dem hellen (entsprechend der These, dass Unterschiede in Verhalten und Physiologie der Eulen mit dem Melaninanteil im Gefieder korrelieren). Ähnlich wie bereits oben dargestellt, nahm die Neigung, Nahrung weiter zu geben, mit dem Sättigungsgrad zu. Jungeulen mit der dunkleren

Brust waren früher freigiebig als die mit der helleren und die (nach genetischem Fingerabdruck) Weibchen früher als die Männchen.

ROULIN et al. (2016) fanden bei identischer Versuchsanordnung, dass die Weitergabe von Nahrung an Geschwister reziprok zu deren vorheriger Freigiebigkeit beim Kraulen war: Wer öfter kralte, konnte eher mit einer Futtergabe rechnen. Dies galt jedoch nur bei den geschwisterlichen Dreiergruppen, nicht, wenn die Versuchsgeschwisterschaft nur aus zwei Individuen bestand. Es war demnach für die Geber notwendig, unter zwei möglichen Empfängern auswählen zu können, damit sie überhaupt tätig wurden. Unter 33 Fällen von Nahrungsübergabe gab es nur eine, bei der die Beute von Schnabel zu Schnabel übergeben wurde. Bei den übrigen 32 wurde sie auf den Boden gelegt und von dort vom Empfänger aufgenommen.

Die Untersuchung von DUCOURET et al. (2020) fand während zweier Nächte an 27 video-überwachten, natürlichen Brutstätten in Nistkästen statt. Während einer dieser Nächte wurde zugefüttert. Von 50 Futterübergaben zwischen Geschwistern fanden 60% von Schnabel zu Schnabel statt, bei 40% wurde die Maus dem Empfänger vor die Füße gelegt. In der Nacht mit Zufütterung wurde öfter Nahrung weitergegeben. Nestlinge, die von den Eltern mehr Beuten erhalten hatten, waren eher geneigt, davon etwas weiter zu geben. Demzufolge gaben eher die Nestlinge Futter weiter, die ein relativ höheres Gewicht hatten. Wer sich vor der Anlieferung der Beute durch die Eltern mehr an den Bettel-Verhandlungen und wer sich mehr am Kraulen beteiligt hatte, wurde eher bedacht. Hinzu kam dann noch, wer näher am Geber stand, hatte eine bessere Chance.

Der Handel „Futter gegen Kraulen“ hat mit „Futter teilen“ als eigenständiges Handeln eines Individuums nichts zu tun.

Wenn sich bei den bisher zitierten Arbeiten die Autoren überhaupt zu dem Thema geäußert haben, dann wurde die Futterübergabe vom Männchen an das Weibchen von letzterem durch Bettelverhalten begleitet (so BUNN et al. 1982: 109; EPPLÉ 1993: 59). Betteln wird oft als Unterlegenheitsgeste interpretiert. Eine durchaus andere Beurteilung des Teilens schlägt SMITH (1980) vor: Das Betteln sei keine Manifestation von Unterordnung oder Unterlegenheit, sondern im Gegenteil von Dominanz des geradezu fordernden Weibchens. Damit wäre die Weitergabe von Nahrung keine Großzügigkeit, sondern die Anerkennung von Unterlegenheit. Die oben zitierten Definitionen von Altruismus würden dadurch allerdings nicht berührt. Interessant scheint mir immerhin, dass die Definition von SMITH im Eulenschrifttum keine Rolle spielt.

In diesem Sinne könnte folgende Beobachtung (KNIPRATH unpubl.) ein weiterer Hinweis auf die Unterlegenheit des Männchens auch während der Brut sein: Mehrmals kam das Männchen ohne Beute zum brütenden Weibchen. Es suchte dann eine Beute aus dem Depot am Nest und bot sie dem Weibchen an.

Oben wurde die Situation geschildert, dass das Männchen dem brütenden Weibchen eine mitgebrachte Beute nicht nur einfach zur Übernahme vorhielt, sondern das intensiv und mit Wiederholung tat. Es nötigte das Weibchen zur Übernahme. Auch das wäre eine Geste der Unterlegenheit. Diese Art der Nötigung durch Versorgung mit Futter wird von GOWATY (1996: 36) im Zusammenhang mit der Gewinnung einer

Partnerin für eine Brut diskutiert und als *helpful coercion* [Zwang durch Hilfe] bezeichnet.

Diese Hinweise auf eine Unterlegenheit des Schleiereulenmännchens passen nicht zu der Hypothese von EPPLE (1985: 23 ff), zum Gelingen einer Verpaarung sei eine Umkehr der ursprünglichen Dominanzverhältnisse bei Schleiereulen notwendig: Das kleinere Männchen müsse eine Dominanz über das größere Weibchen gewinnen.

Über das hier behandelte Thema hinaus: „Beuteübergaben des Männchens an das Weibchen sind mehr als eine Nahrungsversorgung, sie dienen der Stimulation und Paarbindung (genau wie Kopulationen). Entsprechend kann es vorkommen, dass ein Männchen die eben überbrachte und vom Weibchen abgelegte Beute wiederholt aufnimmt, um das identische Beutestück mehrfach anzubieten (da zählt die Übergabe an sich, nicht die Nahrungsversorgung).“ (W. SCHERZINGER per Mail)

Schlussfolgerung zum Unterthema Altruismus: Bei keiner einzigen der beschriebenen Futterweitergaben handelt es sich um Altruismus. Alle bekannt gewordenen Futterübergaben innerhalb einer monogamen Schleiereulenbrut sind demnach als „scheinbarer Altruismus“ bzw. als „genetischer Egoismus“ zu werten.

Dank

HANNA LANGE hat eine frühe Version kritisch durchgesehen. Dr. WOLFGANG SCHERZINGER hat durch umfangreiche Kommentierung während des Entstehungsprozesses, insbesondere den Themenbereich „Altruismus“ betreffend, sehr viel zum Gelingen beigetragen. Ich danke ihnen herzlich.

Zusammenfassung

Es werden – mehrheitlich nach der Literatur – die verschiedenen Gelegenheiten im Leben von Schleiereulen dargestellt, bei denen Futter weitergegeben wird. Wenn die Abgabe von Beute durch das Männchen an das Weibchen bzw. die Nestlinge nach älterer Definition noch als „altruistisch“ bezeichnet wurde, so orientieren sich modernere Gesichtspunkte der Sozio-Biologie an dem Verwandtschaftsgrad von Geber und Empfänger. Die Beuteversorgung innerhalb einer monogamen Schleiereulenbrut sichert jedenfalls das eigene Genom, und gilt demnach als „genetischer Egoismus“.

Summary

KNIPRATH E 2022: Food sharing, feeding, and altruism in the Barn Owl *Tyto alba*. Eulen-Rundblick 72:mm

This article presents the different occasions in the life of barn owls – according to the majority of literature sources – when food is transferred. Whereas older definitions considered the giving of prey by the male to the female or nestlings, and especially food sharing between nestlings, to be "altruistic", more modern approaches of socio-biology are oriented towards the degree of kinship between giver and receiver. The provision of prey within a monogamous brood of barn owls always has the objective of securing one's own genome, and is therefore regarded as "genetic egoism".

## Literatur

- BÜHLER P 1977: Zur Brutbiologie der Schleiereule. *Wir und die Vögel* 1: 8-11
- BÜHLER P 1981: Das Fütterungsverhalten der Schleiereule *Tyto alba*. *Ökol. Vögel* 3: 185-202
- BUNN DS & WARBURTON AB 1977: Observations on breeding Barn Owls. *Brit. Birds* 70: 246-256
- BUNN DS, WARBURTON AB & WILSON RDS 1982: *The Barn Owl*, Poyser London
- DAWKINS R 1976: *The selfish gene*. Oxford Univ. Press.
- DE JONG J 2020: *De Kerkuil – ecologie, gedrag en bescherming*. Selbstverlag Ureterp
- DUCOURET P, ROMANO A, DREISS AN, MARMAROLI P, FALOURD X, BINCTEUX M & ROULIN A 2020: Elder Barn Owl nestlings flexibly redistribute parental food according to siblings' need or in return for allopreening. *Am. Naturalist* 196
- EPPLE W 1979: Geschwisterfütterung bei jungen Schleiereulen *Tyto alba*. *J. Ornithol.* 120: 226
- EPPLE W 1985: Ethologische Anpassungen im Fortpflanzungssystem der Schleiereule (*Tyto alba* Scop., 1769). *Ökol. Vögel* 7: 1-95
- EPPLE W 1993: *Schleiereulen*. Braun Karlsruhe
- GOWATY PA 1996: Battles of the sexes and origins of monogamy. In: BLACK M: *Partnerships in birds*. Oxford Ornithol. Ser.: 21-52
- HÖLLDOBLER B & WILSON E 2009: *Der Superorganismus*. Springer Spektrum
- KNIPRATH E 2019: 90 Stunden im Leben einer Schleiereulenfamilie *Tyto alba* II. Zum Verhalten der Altvögel. *Eulen-Rundblick* 68:37-44
- KNIPRATH E 2019: Familiäre Zwiesprache bei einem Schleiereulenpaar. *Eulen-Rundblick* 69:31
- KNIPRATH E 2020a: Videobeobachtungen an einer Brut der Schleiereule *Tyto alba* in Otterwisch 2016, Teil 1: Bis zum Legebeginn. *Eulen-Rundblick* 70: 60-80
- KNIPRATH E 2020b: Videobeobachtungen an einer Brut der Schleiereule *Tyto alba* in Otterwisch 2016, Teil 2: Gelege und Bebrütung. *Eulen-Rundblick* 70: 80-101
- KNIPRATH E 2021a: Videobeobachtungen an einer Brut der Schleiereule *Tyto alba* in Otterwisch 2016, Teil 3: Gelege und Bebrütung: Einige numerische Analysen. *Eulen-Rundblick* 71: 64-72



KNIPRATH E 2021b: Videobeobachtungen an einer Brut der Schleiereule *Tyto alba* in Otterwisch 2016, Teil 4: Schlupf der Nestlinge. Eulen-Rundblick 71: 72-86

KNIPRATH E 2022: Videobeobachtungen an einer Brut der Schleiereule *Tyto alba* in Otterwisch 2016, Teil 5: Zur Phase der Entwicklung der Nestlinge. Eulen-Rundblick 72: eingereicht

KRAHÉ RG 1978: Nachruf auf das Jahr 1977: "Das Jahr der Schleiereule". Gef. Welt 102: 209-212 (nach EPPLE 1979)

LEHMANN L & KELLER L 2006: The evolution of cooperation and altruism—a general framework and a classification of models. J. Evol. Biol. 19: 1365–1376

LÖHR P-W 2008: Männchen der Schleiereule (*Tyto alba* SCOPOLI, 1769) bedient sich aus Nahrungsdepot. Beitr. Natkde. Osthessen 45: 77-81

MANNING A 1979: Verhaltensforschung. Springer

MARTI CD 1989: Food sharing by sibling common barn owls. Wilson Bull. 101: 132-134

ROULIN A, DA SILVA A & RUPPLI CA 2012: Dominant nestlings displaying female-like melanin coloration behave altruistically in the barn owl. Anim. Behav. 84: 1229–1236

ROULIN A, DES MONSTIERS B, IFRID E, DA SILVA A, GENZONI E, & DREISS AN 2016: Reciprocal preening and food sharing in colourpolymorphic nestling barn owls. J. Evol. Biol. 29: 380–394

SCHNEIDER B & W 1928: Beiträge zur Biologie der Schleiereule. J. Ornithol. 76: 412-419

SCHULZ H 1978: Zur Brut eines Schleiereulenpaares. Falke 25: 412-417

SHAWYER C 1998: The Barn Owl. Arlequin Press

SMITH SM 1980: Demand behavior: A new interpretation of courtship feeding. Condor 82:291-295

SOMMER V 1996: Heilige Egoisten – Die Soziobiologie indischer Tempelaffen. C. H. Beck

WILSON EO 2013: Die soziale Eroberung der Erde. Beck/München

Ernst Kniprath

Mail: [www.kniprath-schleiereule.de](http://www.kniprath-schleiereule.de)  
pdf : [Ernst.Kniprath@t-online.de](mailto:Ernst.Kniprath@t-online.de)