BUNN DS, WARBURTON AB & WILSON RDS 1982: The Barn Owl. Poyser, Calton

DE JONG J 1995: De Kerkuil en andere in Nederland voorkomende uilen. Friese Pers Boekereij Leeuwarden EPPLE W 1979: Geschwisterfütterung bei jungen Schleiereulen *Tyto alba*. J. Ornithol. 120: 226

EPPLE W 1993: Schleiereulen. G. Braun Karlsruhe

GLUTZ VON BLOTZHEIM U & BAUER K 1994: Handbuch der Vögel Mitteleuropas 9, 2. Aufl., Aula Wiesbaden Klein A, Nagy T, Csörgö T & Mátics R 2007: Exterior nest-boxes may negatively affect Barn Owl *Tyto* 

*alba* survival: an ecological trap. Bird Cons. Int. 17: 263–271

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 & STIER-KNIPRATH S 2010: Schleiereulen *Tyto alba*: Jungvogel an Geschwister verfüttert. Eulen-Rundblick 60: 66–68 KNIPRATH E & STIER-KNIPRATH S

KNIPRATH E & STIER-KNIPRATH S 2014: Schleiereule *Tyto alha*: Figenschaften und Bruterfolg einer zweiten niedersächsischen Population. Eulen-Rundblick 64: 43–65

Mebs T & Scherzinger W 2000: Die Eulen Europas. Kosmos

ROULIN A, KÖLLIKER M & RICHNER H 2000: Barn owl (*Tyto alba*) siblings vocally negociate resources. Proc. R. Soc. London B 267: 459–463

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

WILSON RT, WILSON MP & DURKIN JW 1986: Breeding biology of the barn owl *Tyto alba* in central Mali. Ibis 128: 81–90

Dr. Ernst Kniprath ernst.Kniprath@ageulen.de

# Fertilität, Natalität, Immigration und das source-sink-Problem bei Populationen der Schleiereule *Tyto alba*

### von Ernst Kniprath

### **Einleitung**

Betrachtet man die Gesamtpopulation einer Art, so gibt es nur zwei Faktoren, welche den Bestand regeln: Geburt und Tod. Wird jedoch nur eine Teilpopulation untersucht, wie das bei allen lokalen oder regionalen Untersuchungen der Fall ist, so kommen zwei weitere Faktoren hinzu: Auswanderung und Einwanderung.

Die Geburt bei Vögeln beschreibt man am besten - wie bei Begon et al. (1996) - als die Aufeinanderfolge von zwei Stadien: das Eistadium mit Bebrütung durch das Weibchen und das Schlüpfen. Diese sollen für einige Teilpopulationen der Schleiereule in Norddeutschland im Zusammenhang untersucht werden. Sodann soll geprüft werden, ob es für die Schleiereule möglich ist, einzelne Teilpopulationen als solche mit Geburtenüberschuss (Quelle, source) oder solche mit einem Defizit (Schwinde, sink) zu definieren. De Bruijn (1994) hat dazu Berechnungen für zwei Teilpopulationen in den Niederlanden angestellt.

## **Material und Definitionen**

Zwei norddeutsche Teilpopulationen der Schleiereule sind unter den Na-

Fläche	9	23	Eier	Fertilität
Lachendorf	88	176	650	3,69
Einbeck	310	620	3521	5,68
Salzgitter	69	138	631	4,57

Tabelle 1: Die mittlere Fertilität in drei untersuchten Populationen in Südniedersachsen (Eier/♂♀)

men "Lachendorf" und "Einbeck" mit ihren biologischen Daten ausführlich beschrieben worden (KNIPRATH 2007, KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014). Diese Daten werden auch hier verwendet. Einzeldaten aus anderen Teilpopulationen in Norddeutschland werden ebenfalls herangezogen.

Die Anzahl der Eier in einem Gelege in Relation zur Zahl der beteiligten Elternvögel (genauer natürlich der ♀) wird als Fertilität (Fruchtbarkeit) bezeichnet. Die geschlüpften Jungvögel verbringen die Zeit des Aufwachsens weitestgehend im Nest, bei passenden Umständen auch in dessen näherer Umgebung (meist im Dachraum eines Gebäudes). Mit dem Flüggewerden verlassen sie dann endgültig das Nest und werden bis zur Selbstständigkeit noch von den Eltern gefüttert. Sind die Jungeulen dann selbstständig, so verteilen sie sich mehr oder weniger weit. Es ist dies das Dispersal (für die Schleiereule s. KNIPRATH 2012; 2013). An dessen Ende befinden sich die Eulen dann in dem Gebiet, in dem sie zu brüten beabsichtigen (KNIP-RATH 2016b). Sie siedeln sich an und sind dann Teil der jeweiligen (Brüter-)Population. Die Zahl der Angesiedelten in einem definierten Gebiet in Relation zur Populationsgröße ihrer Elterngeneration stellt die Natalität dar. Da die Zahl der tatsächlich Integrierten erst bei der quantitativen Kontrolle der neuen Population feststellbar ist, haben diese Eulen dann – nach ihrer Ansiedlung im Herbst – schon ihren ersten Winter überstanden.

#### **Ergebnisse**

#### Fertilität

Es scheint ziemlich einfach, bei einer gut kontrollierten Teilpopulation die benötigten Zahlen zu finden. Das gilt sicher für die Zahl der Eier. Jedoch, auf wen soll man sie beziehen, auf die Gesamtzahl der Bruten=Gesamtzahl der  $\mathbb{Q}$ ? Dann werden aus eventuellen Zweit- und Ersatzbruten jeweils neue Bruten mit anderen Eltern gemacht.

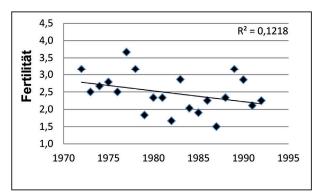


Abbildung 1: Entwicklung der Fertilität der Paare im Untersuchungsgebiet Lachendorf über die Jahre (nPaare=135)

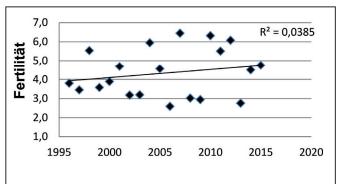


Abbildung 2: Entwicklung der Fertilität der Paare im Untersuchungsgebiet Einbeck über die Jahre (nPaare=344)

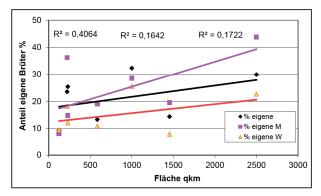


Abbildung 3: Der Zusammenhang zwischen der Größe des Untersuchungsgebietes und dem Anteil der im Gebiet geborenen Brüter (Werte aus Tab. 3)

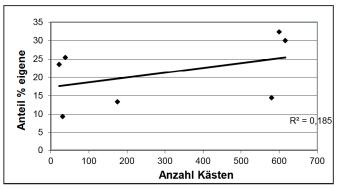


Abbildung 4: Zusammenhang zwischen der tatsächlichen Zahl der Nistkästen in der Untersuchungsfläche und dem Anteil der eigenen Brüter (Werte aus Tab. 3)

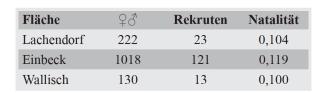


Tabelle 2: Die Natalität in drei untersuchten Populationen in Südniedersachsen

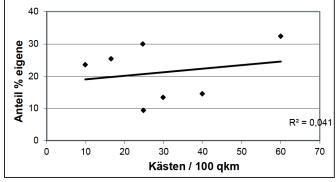


Abbildung 5: Zusammenhang zwischen der relativen Zahl der Nistkästen in der Untersuchungsfläche und dem Anteil der eigenen Brüter (Werte aus Tab. 3)

Die Abbildungen 1 & 2 zeigen die Entwicklung der Fertilität der Paare in den beiden Untersuchungsgebieten Lachendorf und Einbeck in Südniedersachsen.

#### Natalität

In beiden Stadien der Geburt treten Verluste auf (dazu s. Kniprath 2007, Kniprath & Stier-Kniprath 2014). Diese werden hier jedoch übergangen. Zur Berechnung der Natalität einer Teilpopulation wird einmal die Anzahl der Nachkommen benötigt, die in die Population als Brüter integriert worden sind. Diese Zahl wird dann auf die Zahl der Eltern bezogen. Es werden hier nur bekannte Eltern und deren integrierte Nachkommen verwendet. Ob diese Nachkommen aus Erst- oder Zeitbruten stammen, spielt keine Rolle.

Wie Tabelle 2 zeigt, sind die Werte der Natalität bei drei verglichenen Untersuchungsflächen übereinstimmend sehr niedrig.

Es erhebt sich die Frage, ob Faktoren ermittelbar sind, die die Natalitätswerte beeinflussen. Dazu wurden norddeutsche Schleiereulenberinger gefragt, welchen Anteil in ihrer Population die dort geborenen Brüter hatten (Tab. 3).

Zusätzlich zu den Angaben in Tabelle 3 wurde noch ermittelt, wie hoch in den jeweils besten Jahren der Besetzungsgrad der vorhandenen Kästen

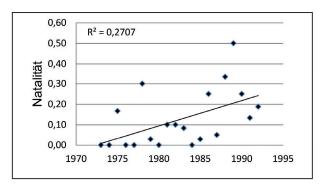


Abbildung 6: Natalität im Untersuchungsgebiet Lachendorf nach Jahren (n=33)

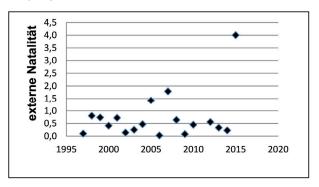


Abbildung 8: Immigration (externe Natalität) im Untersuchungsgebiet Einbeck nach Jahren (n=369)

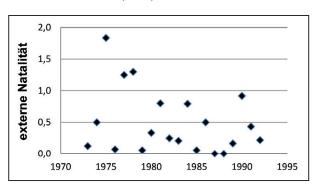
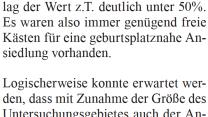


Abbildung 10: Immigration (externe Natalität) im Untersuchungsgebiet Lachendorf nach Jahren (n=119)



war. Für alle Untersuchungsgebiete

Logischerweise konnte erwartet werden, dass mit Zunahme der Größe des Untersuchungsgebietes auch der Anteil der dort geborenen Brüter zunimmt (mit dem Grenzwert 100% (oder 1,0 als Wahrscheinlichkeit) für das gesamte Verbreitungsgebiet der Art). Die Abbildung 3 zeigt, dass diese Annahme richtig ist. Der Zusammenhang ist bei den 3 enger (30,4). Doch auch die tatsächliche (30,4) und die relative Anzahl (30,4) der aufgehängten Brutkästen spielen eine Rolle. Je mehr Brutkästen im Unter-

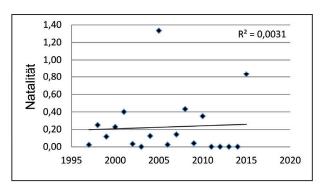


Abbildung 7: Natalität im Untersuchungsgebiet Einbeck nach Jahren (n-137)

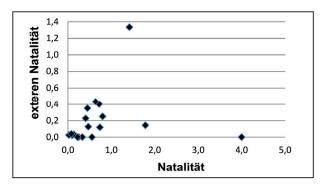


Abbildung 9: Relation von Natalität zu externer Natalität im Untersuchungsgebiet Einbeck

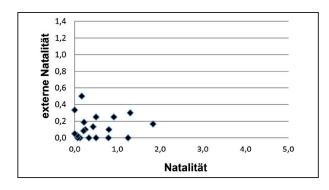


Abbildung 11: Relation von Natalität zu externer Natalität im Untersuchungsgebiet Lachendorf

suchungsgebiet installiert sind, desto höher der Anteil der im Gebiet geborenen Brüter.

Zu erwarten war auch, dass die Natalität nach Jahren schwankt (Abb. 6 & 7). Sie reicht von null in nicht wenigen Jahren bis 0,5 in 1989 in Lachendorf und bis deutlich über 1,0 in Einbeck im Jahr 2005. Die hohen Zahlen werden allenfalls dann erreicht, wenn es vom Basisjahr her einen äußerst starken Anstieg der Brutpaarzahlen gibt.

Die Kurven für die beiden Untersuchungsgebiete unterscheiden sich deutlich: Für Lachendorf ergibt sich eine Steigerung über die Zeit der Untersuchung, für Einbeck kann sie vernachlässigt werden. Die nur geringe Steigerung im Gebiet Einbeck hängt offensichtlich nur von den Extremwerten in den beiden Jahren 2005 und 2015 ab. Im ersten Gebiet wurden noch bis 1979 Brutkästen installiert, im zweiten war deren Zahl konstant. Zu beachten ist, dass sich die Untersuchungsperioden nicht überschneiden.

## *Immigration*

Bei einem Anteil von nur wenig mehr als 10% an eigener Nachzucht (Natalität) bei den drei untersuchten Populationen (Tab. 2) und einem Gesamtanteil von bis ca. 30% an den Brütern bei manchen Populationen (Tab. 3) scheint es doch angebracht, den anderen Teil des "Nachschubs" an Brütern, die Im-

migration, genauer anzusehen. Definitorisch ist sie im Gegensatz zur bisher behandelten "internen" Natalität als "externe" Natalität anzusehen, handelt es sich doch um Individuen, die außerhalb des jeweiligen Untersuchungsgebietes geboren wurden. Allerdings ist der Bezug zu deren Elterngeneration hier nicht möglich, da deren Größe unbekannt ist. Die Zahl der Immigranten wird daher auf dieselbe Elterngeneration bezogen wie die der eigenen Rekruten. Es geht ja um die Rolle für die jeweilige Teilpopulation.

Erwartungsgemäß schwankte das Ausmaß der externen Natalität im Gebiet Einbeck von Jahr zu Jahr (Abb. 8), jedoch auf einem erheblich höheren Niveau (MW 0,73) als die interne (MW 0,19; Abb. 7). Eine Tendenz ist nicht erkennbar. Die höheren Werte erschienen 2005, 2007 und 2015, jeweils Jahre mit einem starken Anstieg der Bruten von einem niedrigen Niveau aus. Für Lachendorf (Abb. 10) gilt: Schwankungen auf einem ähnlichen Niveau wie im Bereich Einbeck, jedoch ohne einen besonderen Spitzenwert. Die höchsten Werte sind hier in den Anfangsjahren der Untersuchung zu finden, in denen die Zahl der Nistkästen deutlich vergrößert wurde.

Trägt man interne und externe Natalität gegeneinander auf (Abb. 9 & 11), so ergibt sich für die beiden Untersuchungsgebiete ein unterschiedliches Bild. (Die Skalierung dieser beiden Abbildungen wurde zur besseren Vergleichbarkeit angeglichen.) Zwar liegen die Werte bei beiden Lokalitäten meist recht dicht beieinander, jedoch gibt es nur um Einbeck sehr stark abweichende Werte. Diese fallen aber für Natalität und externe Natalität nicht zusammen. Die Entwicklung scheint im Untersuchungsgebiet Einbeck anders zu verlaufen als im weiteren Umland.

#### **Diskussion**

Die doch sehr deutlichen Unterschiede zwischen den verglichenen Populationen bei der Fertilität (Tab. 1) sind sicherlich auf eine unterschiedliche Beutetierdichte zurückzuführen. Jedoch muss auch mit einem Einfluss des Kontrolltermins gerechnet

werden. Für Lachendorf (KNIPRATH 2007) und Salzgitter (Wallisch mdl.) ist bekannt, dass die Kontrollen recht spät vorgenommen wurden. Ein Teil der ursprünglich vorhandenen Eier oder der bereits geschlüpften Pulli konnte also schon "verschwunden" sein. In Einbeck waren die Kontrollen früher (KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014). Es wurde demnach ein höherer Anteil der ursprünglichen Eier erfasst. Das führt zu einem höheren Wert für die Fertilität.

Die frühere Feststellung (Taylor 1994, Kniprath 2012, Kniprath & STIER-KNIPRATH 2014), dass die Ansiedlungsentfernung bei den dispergierenden Jungeulen mit der Zahl der installierten Nistkästen korreliert ist, hilft auch bei der Deutung des Einflusses von Nistkästen auf die interne Natalität: Je größer die Dichte der Kästen, umso nähere Ansiedlung ist möglich und umso mehr Jungeulen siedeln sich noch im Untersuchungsgebiet an. Zusätzlich sind die Gebiete mit hoher Nistkastenzahl auch oft die, in denen intensiv Altvögel kontrolliert werden. Die Natalität wird daher besser erfasst. Dass Gebiete mit hoher Nistkastendichte eine Sogwirkung auf dispergierende Jungeulen ausüben, kann erwartet werden. Das jedoch beträfe nicht die Natalität, sondern die Immigration, also die externe Natalität. Eine Immigration älterer Eulen aus der eigenen Nachkommenschaft, die eine höhere Natalität vortäuschen könnte, wurde nicht gefunden (KNIPRATH & STIER-KNIP-RATH 2014). Zudem ist nachgewiesen, dass adulte Schleiereulen Umsiedlungen meist über nur minimale Entfernungen durchführen (KNIPRATH 2009, Kniprath & Stier-Kniprath 2014).

Wie ist eine mittlere interne Natalität von wenig mehr als 0,1 in Bezug auf die Entwicklung der jeweiligen Teilpopulation zu beurteilen? Um eine dieser Populationen allein durch ihre interne Natalität auf ihrer ursprünglichen Größe zu halten, hätte sie statt der tatsächlichen Rekruten ein Mehrfaches davon produzieren müssen. Rückgerechnet von den 23 integrierten Jungvögeln (von 469 Flüglingen) der Population Lachendorf (KNIPRATH 2007) entspräche das 2.951 Flüglingen oder 3.662 Eiern. Daraus errechnen sich bei den 222 tatsäch-

lichen Brütern, die wir hier mit 111 Bruten gleichsetzen, 33 Eier je Brut.

Für das Untersuchungsgebiet Einbeck ergibt sich auf dem gleichen Rechenweg eine notwendige Eizahl von 30 Eiern je Brut, um das dortige Defizit von 667 Individuen auszugleichen. Diese Zahl ist erstaunlich nahe an der für die Population Lachendorf.

Diese aberwitzigen Zahlen fiktiver Gelegegrößen belegen eigentlich nur, dass die Berechnung einer zum Erhalt einer lokalen Population notwendigen internen Natalität für eine Art mit einem regelmäßig sehr hohen Dispersal und einer dementsprechend hohen Zahl von Immigranten nicht weiterführt. Es ist auf diese Art nicht festzustellen, ob eine untersuchte Population eher als Quell-(source-) oder als Schwinden-(sink-) Population zu bewerten ist. Auch die weitere Annahme, eine irgendwie geartete Relation zwischen Natalität und Immigration könnte für diese Unterscheidung hilfreich sein, muss abgelehnt werden: Die Natalität ist in ihrem Wert nicht nur von der Größe des Untersuchungsgebietes, sondern auch von der Anzahl der dort installierten Nistkästen abhängig. Es wird hier nicht bezweifelt, dass es Regionen mit einer höheren und solche mit einer niedrigeren Brutpaardichte und auch Natalität gibt. Derartige Unterschiede existieren jedoch schon auf sehr kurze Distanz innerhalb von Untersuchungsflächen, wie in Abbildung 5 bei KNIPRATH & STIER-KNIPRATH (2014) erkennbar ist.

Vielleicht führt ja der hier gemachte Versuch weiter, die Immigration als "externe" Natalität in die Betrachtung mit einzubeziehen. Die immigrierten Brüter sind in einer gut kontrollierten Population als solche leicht erkennbar: Sie sind, abgesehen von den nur selten auftretenden fremdberingten Eulen, unberingt. Und diese Immigranten sind Jährlinge (KNIPRATH & STIER-KNIPRATH 2014).

## Dank

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. KLAUS-MICHAEL Exo für seine sehr hilfreichen Kommentare zu verschiedenen Fassungen dieser Arbeit. Den in Tabelle 3 genannten Beringern danke ich für die Überlassung ihrer Daten,

Christopher Husband für seine Hilfe bei der Abfassung der Summary.

#### Zusammenfassung

Die Zahlen zur Fertilität der Schleiereulen in den untersuchten Gebieten im nördlichen Deutschland waren deutlich verschieden. Diese Unterschiede werden teils durch das Angebot an Beutetieren, teils aber auch durch den Zeitpunkt der Brutkontrollen erklärt. Die Natalität ist einerseits von der Größe des Untersuchungsgebietes, andererseits von der Zahl der installierten Nistkästen abhängig. Sie "liefert" nur einen sehr geringen Teil der zum Erhalt der Populationsgröße notwendigen Rekruten. Das Defizit wird durch den bei dieser Art regelmäßig sehr hohen Anteil an Immigranten ausgeglichen. Daher scheint es nicht möglich, einer bestimmten Teilpopulation auf der Basis dieser Daten die Eigenschaft einer "Quell-(source-) oder Schwinden-(sink-) Population zuzuerkennen. Die Immigranten bedeuten für die jeweilige Population eine externe Natalität.

#### **Summary**

KNIPRATH E 2017: Fertility, natality, immigration, and the source-sink-problem in populations of the Barn Owl *Tyto alba*. Eulen-Rundblick 67: 52–56 The figures concerning fertility of Barn Owls in the areas studied in

northern Germany differed greatly. These differences are partly explained by the amount of available prey, but also partly by the timing of the breeding checks.

The natality is dependent on the one hand on the size of the study area. and on the other hand depends on the number of installed nest boxes. Natality only "produces" a very small part of the recruits necessary for maintenance of the population size. The deficit is made up by the very high portion of immigrants that occur regularly in this species. It therefore does not appear possible on the basis of these data to attribute to a particular subpopulation the property of a "source" or "sink" population. For the respective population, the immigrants represent an external natality.

#### Literatur

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 Achtenhoek (The Netherlands). Ardea 82: 1-109

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

(Die Arbeiten von Kniprath sind als pdf in Deutsch und Englisch herunterladbar: www.Kniprath-schleiereule. de.)

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 2016a: Das Konvenial als umgekehrte Betrachtung des Dispersals. Oder: Woher kommen die Schleiereulen *Tyto alba*, die im norddeutschen Tiefland leben? Vogelwarte 54: 15-26

KNIPRATH E 2016b: Zur Mortalität norddeutscher Schleiereulen *Tyto alba*. Eulen-Rundblick 66: 73-85 KNIPRATH E & STIER S 2009: Schleiereulen *Tyto alba*: Wo sind sie über Winter? Eulen-Rundblick 59: 44-45 KNIPRATH E & STIER-KNIPRATH S 2014: Schleiereule *Tyto alba*: Eigen-

schaften und Bruterfolg einer zweiten niedersächsischen Population. Eulen-Rundblick 64: 43-65

Taylor IR 1994: Barn Owls. Predatorprey relationships and conservation. Cambridge Univ. Press

Dr. Ernst Kniprath ernst.Kniprath@ageulen.de