

Unmittelbare Einblicke in das ungestörte Verhalten von Uhus (*Bubo bubo*) am Brutplatz – Auswertung von Infrarot-Videoaufnahmen während Balz, Brut und Jungenaufzucht

Teil I: Vorbalz und Balz bis zur Eiablage

Christian Harms

Summary:

HARMS, Ch. (2017): Direct insights into the undisturbed behaviour of Eagle Owls (*Bubo bubo*) at their nesting site – Evaluation of extended infrared video recordings during courting, nesting and chick rearing. Part I: Pre-courting and courting periods. – Naturschutz südl. Oberrhein 9: 71-91.

An IR video camera was installed at a nesting site of Eagle Owls in the vicinity of Freiburg (Baden-Württemberg). Recordings were implemented during courting, mating, nesting and chick rearing over a period of 177 days covering 2637 hours of undisturbed behaviour of the birds. The behaviour of both the male and the female were analyzed in a qualitative and quantitative manner using MS Excel on the basis of a precise protocol of extracted activities. This first part of the evaluation deals with the behaviour during the courting period. Male and female differed distinctly in their behaviours during courting in both qualitative and quantitative terms. During 139 visits in 34 nights the male Eagle Owl was present at the nest site for a total of 47:44 h, five times longer and 4.8 times more frequently than the female. More than two thirds of the male's visits lasted for less than 5 minutes with up to nine visits per night (avg. $4,1 \pm 2,2$). Contrasting with the many short visits were 14 stays of extended duration (>1 h), which occurred primarily in the late phase of the courting period. Visits of the female were also more frequent towards the end of the period but were much less differentiated with regard to their duration than those of the male. Typical courting behaviours (calls, dancing, ritualized turns, pawing and cleaning of the nest hollow, simulated egg incubation, food transfer and others) were documented and assessed in detail. All typical courting behaviours expected were actually displayed by this established mating pair which for several years has regularly produced offspring at this site. Some of the recorded findings were quite surprising. The male was found lying in the nest hollow for extended periods as if to demonstrate the female the brooding position. Particularly during the week preceding the laying of the eggs, the female likewise spent several hours in the hollow in a position of simulated egg incubation on five occasions, always during night hours. Transfer of prey to the female was practiced much less, and much less regularly, than had been expected. This may indicate that food signals may play a lesser role in advertising the nest site as compared to visual and acoustic signals displayed by the male during courting. Laying of the first egg on February 22 formally concluded the courting period. Some typical video scenes illustrating the courtship behaviour of our Eagle Owls can be viewed on www.youtube.com.

Keywords: *Bubo bubo*, Eagle Owl, behaviour, nesting site, infrared, camera, video recording, surveillance, IR illumination, courting, courting rituals, attraction, feeding, mating, simulated egg incubation, monitoring, Upper Rhine valley, Baden-Württemberg.

1. Einleitung

Zahlreiche über das Internet anwählbare Webcams bieten heutzutage einem breiten interessierten Publikum die Möglichkeit, das Geschehen an Vogelbrutplätzen „live“ mitzuverfolgen. Neben den schon notorisch videoüberwachten Storchennestern gehören u.a. Wanderfalken, Turmfalken und Schleiereulen zu den häufigen Vogeldarstellern im Internet (vgl. Links auf www.eulenwelt.de; www.storchanelke.de/eulen_webcams.htm; www.tierwebcams.de; www.vivara.de/webcams). Gerne werden Nistkästen mit Kameras

ausgestattet, zumeist aus triftigen technischen Gründen wie Zugänglichkeit, Stromversorgung und Schutz vor Witterungseinflüssen (BOSCH et al. 2016). Genau diese Gründe stehen einem Einsatz von Videokameras im Gelände oftmals entgegen (HARMS 2015). Die Realisierung von Überwachungsprojekten im Freiland ist daher technisch erheblich aufwändiger. Ein solches Projekt wird beispielsweise von der Gesellschaft zum Schutz der Eulen (EGE) in Zusammenarbeit mit dem SWR und einem Sponsor seit 2009 in Form einer Webcam betrieben, mit der Uhus 'live' am Brutplatz in der Eifel beobachtet werden können ([Naturschutz südl. Oberrhein 9 \(2017\): 71-91](http://www.egeu-</p></div><div data-bbox=)

len.de/; webcam.pixtura.de/SWR_UHU; <http://uhu.webcam.pixtura.de/tagebuch>).

Im Grundsatz sind solche Webcam-Aktionen durchaus zu begrüßen und die Popularität scheint deren Erfolg zu belegen. Vogelliebhaber erhalten auf diese Weise unmittelbaren Zugriff auf Bildinformationen über das Verhalten von Vögeln, die sie anderweitig nur schwer bzw. gar nicht erreichen könnten. Die hohen Besucherzahlen („clicks“, „likes“) dieser Web-Seiten sprechen für ein breites Publikumsinteresse. Inzwischen bieten etliche der Webseiten eine anekdotische Kommentierung einzelner Geschehnisse oder Tagebücher, was zweifellos zum besseren Verständnis der Bildinhalte beiträgt. Eine übergreifende Auswertung der aufgelaufenen Daten aus der Videoüberwachung sucht man jedoch vergebens, dies in erster Linie aus Gründen des damit verbundenen beträchtlichen Arbeitsaufwands. Eine mögliche Alternative, nämlich Aufzeichnungen von Überwachungskameras z.B. an

Schleiereulenbrutplätzen in einem kollektiven Ansatz durch freiwillige Helfer aus dem Publikum auswerten zu lassen („citizen science“), ist angedacht, aber bislang unrealisiert (KNIPRATH 2016).

Mithilfe moderner elektronischer Überwachungstechnik lassen sich eine Reihe höchst interessanter Fragen nicht nur im Bereich des Vogelschutzes bearbeiten (vgl. BOSCH et al. 2016). Gestützt auf Videoaufzeichnung lässt sich beispielsweise eine lückenlose, sekundengenaue Chronik des Verhaltens von Vögeln am Brutplatz erstellen, die sich für eine quantitative wie qualitative Analyse geradezu anbietet. Besonders attraktiv ist dies bei nachtaktiven Vögeln wie dem Uhu, die sich der Beobachtung aufgrund ihrer nächtlichen Lebensweise bislang weitgehend entzogen. Moderne Infrarotkameras eröffnen hier einen neuartigen experimentellen Zugang. Auch zur Aufklärung bislang unerklärter Vorkommnisse, wie beispielsweise Störungen und Prädation an Wanderfalkenbrutplätzen oder



Abb. 1: Der Hauptakteur des beschriebenen Balzgeschehens, das Uhumännchen an seinem Tageseinstand nahe dem videoüberwachten Brutplatz in selten offener Sitzposition (Mai 2015). Foto: Christian HARMS.

innerartliches Konkurrenzverhalten, können Videokameras als neuartiges Hilfsmittel vorteilhaft eingesetzt werden. NIELSEN et al. (2015) berichten über eine videokamera-gestützte Untersuchung zum Beutespektrum und Fütterungsverhalten an einem Uhubrutplatz in Dänemark.

In den letzten Jahren haben wir sowohl Video-Überwachungskameras (kontinuierliche Aufzeichnung) als auch sog. Wildkameras (durch Bewegung ausgelöste Standbilder oder kurze Videos) unter Freilandbedingungen für verschiedene Fragestellungen im Bereich des Vogelschutzes eingesetzt. Auf damit verbundene technische Fragen, Probleme und Lösungen wurde bereits früher eingegangen (HARMS 2015; vgl. auch BOSCH et al. 2016). Hier soll nun erstmals detailliert über die Befunde aus der kontinuierlichen Videoüberwachung eines Uhubrutplatzes über den gesamten Zeitraum vom Beginn der Balz bis zur Abwanderung der Jungen berichtet werden. Die Intention dabei ist einerseits eine wissenschaftliche und andererseits eine journalistische. Journalistisch ist hier in einem doppelten Wortsinn gemeint: Zum einen geht es um die Auswertung einer chronologischen Abfolge von Geschehnissen, Tag für Tag, Nacht für Nacht, die durch die Videokamera vor Ort aufgezeichnet wurden. Zum anderen geht es um die journalistische Tätigkeit des Aufbereitens, des Kondensierens und Komprimierens, der Destillation des Wesentlichen aus dem Fluss von scheinbar belanglosen oder wiederholten Ereignissen. Also darum, in einem traditionell journalistischen Ansatz 'den Wald vor all den Bäumen' sichtbar zu machen, und so – im günstigen Fall – aus der Komprimierung tieferes Verständnis zu ermöglichen. Dabei werden zahlreiche, möglicherweise zunächst als bezugslos wahrgenommene Einzelereignisse im Gesamtzusammenhang erfasst und interpretiert. Die bei einer Webcam wahrnehmbaren Einzelepisoden werden so zu einem Gesamtbild zusammengefügt.

In vielem ist dies eine Fleiß- und Kärnerarbeit. So sie gelingt, kann ein Erkenntnisgewinn herauskommen – aus dem Nebel des Beliebigen, des Zufälligen, des Ungeordneten formieren sich vorher nicht sichtbare Konturen, kann möglicherweise neue Einsicht entstehen, zumal wenn zur Analyse eine einordnende fachliche Kommentierung hinzutritt. Aus über 10500 Videodateien ein Protokoll und eine Aufarbeitung in schriftlicher Form zu versuchen, ist keine triviale Aufgabe. Dem vielfältigen Angebot anwählbarer Webcams (überwiegend an künstlichen Brutplätzen, d.h. Nistkästen) wird hier erstmals in Schriftform eine umfassende Auswertung und Kommentierung des ungestörten Geschehens an einem Uhubrutplatz unter Freilandbedingungen gegenüber gestellt.

2. Methodik

An einem langjährig genutzten Uhubrutplatz in der Oberrheinebene westlich von Freiburg (Baden-Württemberg) wurde im Herbst 2014 eine Infrarot-Videokamera (Visortech) mit einer Bildauflösung von 640x480 Pixeln und Funkübertragung des Videosignals (2,4 GHz) installiert. Bei ausreichender Beleuchtung liefert der 1/4" CMOS-Farbsensor ein normales Videobild, bei Dunkelheit wird auf IR-Modus umgeschaltet, wobei 24 IR-Leuchtdioden (LEDs) für die Ausleuchtung des Blickfeldes sorgen. Die Stromversorgung erfolgte über ein ca. 15 m langes Kabel aus einem externen Notebook-Akku (Powerbank, ReVolt) mit einer Kapazität von 24'000 mAh (vgl. HARMS 2015). Das Videosignal wurde am Ort der Stromspeisung von einem gleichfalls akkubetriebenen Funkempfänger mit Monitorfunktion (Visortech) empfangen und in Form von 15-minütigen Videoclips komprimiert im H264-Format auf SD-Speicherkarte (8-32 GB) kontinuierlich aufgezeichnet. Das Geschehen am Brutplatz wurde ab Anfang Dezember 2014 (Herbstbalz bzw. Vorbalzphase) bis Anfang Juni 2015, d.h. bis zur endgültigen Abwanderung des verbliebenen Junguhus vom Brutplatz, erfasst. Akkus und Speicherkarte wurden während dieser Zeit einmal pro Aufnahmetag ausgetauscht, ohne die Uhus zu stören (vgl. Erläuterungen unten). Die Videodateien wurden im PC zur Auswertung abgespeichert. Über die Videoabspieelfunktion wurden die Aktivitäten der Uhus durch Betrachtung visuell identifiziert, das Geschehen sekundengenau protokolliert und über Microsoft Excel ausgewertet.

Für die Wahl dieses Brutplatzes waren die mäßige Entfernung vom Wohnort und die geschützte Lage bei trotzdem guter und vor allem störungsfreier Zugänglichkeit entscheidend. Die Stromspeisung für die Kamera und die Aufzeichnung des Videosignals erfolgten in sicherem Abstand vom Brutplatz diesseits der Hangkante ohne direkte Sicht- und Hörverbindung zum Brutplatz. Auch zum üblichen Tageseinstand bzw. der Wachposition des Uhumännchens bestand keine Sichtverbindung. Dadurch war es möglich, täglich in unmittelbarer Nähe zum Brutplatz ohne Störung die Akkus und Speicherkarten auszutauschen, und somit die kontinuierliche Aufzeichnung des Geschehens am Brutplatz über längere Zeit zu gewährleisten.

Verwendete Abkürzungen:

BP - Brutplatz; fps - frames per second (Bildwiederholrate); h - Stunden; IR - Infrarot; min - Minuten; min. - minimal; max. - maximal; MW - Mittelwert; sek - Sekunden; SU - Sonnenuntergang

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Brutplatz und Kamerainstallation

Der für die Videoaufzeichnung ausgewählte Uhubrutplatz liegt westlich von Freiburg in der Oberrheinebene in einem ehemaligen Steinbruch auf etwa 230 m über Meereshöhe. Das ansässige Brutpaar hat im Schnitt der letzten 5 Jahre mit 2,1 Jungen pro Brut einen für unsere Region durchschnittlichen Bruterfolg erzielt (HARMS et al. 2015). Der Brutplatz liegt wettergeschützt unter einem leichten Überhang im oberen Drittel einer Felswand, ca. 25 m über Grund, an die sich ein steiler, teils krautig bewachsener felsiger Abhang anschließt. Weder von oben noch seitlich ist der Platz einsehbar. Um den Brutplatz im Bild erfassen zu können, musste die Kamera auf einen ca. 4 m langen Ausleger montiert werden, der über die Hangkante hinausreicht. Der Abstand der Kamera zum Brutplatz betrug ca. 7 m, was einerseits einen guten Überblick und andererseits eine ausreichende Infrarotausleuchtung bei Nacht sicherstellte. Das Kamerablickfeld umfasste den Brutplatz und dessen unmittelbare Umgebung, einen Bereich von ca. 3 x 5 m. Um Störungen zu vermeiden, erfolgte die Installation bereits im November 2014, also lange vor der Hauptbalz und vor Brutbeginn. Besonders wichtig war mir, dass die Uhus durch den laufenden Betrieb, der täglichen Zugang erforderte, in keiner Weise gestört werden sollten. Die Störungsfreiheit wurde gewährleistet durch die beson-

ders günstigen lokalen Gegebenheiten an diesem Brutplatz (z.B. Hangkante, Felsüberhang, Sichtschutz durch Bewuchs).

3.2 Die Aufnahmen im Überblick

Mit den Aufnahmen wurde bereits im Dezember 2014 begonnen, um mögliche Balzaktivitäten am Brutplatz im Frühstadium zu erfassen. Dies erfolgte in Abstimmung mit einem gleichzeitig durchgeführten Verhörprojekt zur Ermittlung der Rufaktivität von Uhus während der Herbstbalz (HARMS & LÜHL 2015, HARMS 2016 a, b). Die kontinuierlichen Videoaufnahmen wurden mit der endgültigen Abwanderung des verbliebenen Junguhus vom Brutplatz am 4. Juni 2015 nach 177 Kalendertagen beendet. Die Aufzeichnungen erfolgten über die gesamte Nachtzeit, d.h. in der Regel von ca. 1-3 Stunden vor Sonnenuntergang bis 2-7 Stunden nach Tagesanbruch. An 149 Beobachtungstagen zwischen Dezember 2014 und Juni 2015 wurden im Durchschnitt 17:41 Stunden pro 24-Stundenintervall aufgezeichnet; die kürzeste Aufzeichnung belief sich auf 12:35 Stunden, die längste zusammenhängende Aufzeichnung ging über 28:45 Stunden. In geringerem Umfang wurden Aufzeichnungen auch während der Tagesstunden gemacht, um die Geschehnisse am Tag zu dokumentieren; dies verstärkt während der Jungenentwicklung. Einen Überblick über die Aufzeichnungen gibt Tab. 1.

Tab. 1: Einige Kennzahlen der Videoaufzeichnungen am Uhubrutplatz 2014/15.

	Vorbalz	Hauptbalz	Brut	Jungenaufzucht	gesamt
	8.12. - 31.12.2014	1.1. - 21.2.2015	22.2. - 26.3.2015	27.3. - 3.6.2015	8.12.2014 - 3.6.2015
Kalendertage	24	52	35	66	177
Aufnahmetage	11	37	35	66	149
Aufnahmedauer [h:min] im Zeitabschnitt	189:40	641:20	611:55	1192:50	2636:50
davon Nachtstunden*	170:47	536:40	429:30	626:59	1763:56
Tagesstunden (vor SU + nach SA)	18:53	104:40	182:25	565:56	871:54
Mittlere Aufnahmedauer [h:min] pro Aufnahmetag	17:15	17:20	17:29	18:04	17:41
Min. Aufnahmedauer [h:min] pro Aufnahmetag	16:05	14:55	14:35	12:35	12:35
Max. Aufnahmedauer [h:min] pro Aufnahmetag	18:30	23:55	28:45	27:05	28:45
* gerechnet als Zeit zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang					

3.3 Bildqualität und Auflösung

Die nächtlichen Infrarot-Aufnahmen der Überwachungskamera unterscheiden sich in mancher Hinsicht deutlich von den Bildern, die man gemeinhin vom Fernsehen oder von Fotos gewöhnt ist. Die Auflösung der Bilder erreicht bei Tagesbeleuchtung mit 640x480 Pixeln (= 480 Zeilen) nicht den (inzwischen überholten) analogen PAL-TV-Standard (625 Zeilen, 25-100 Hz) und liegt weit unter dem heute üblichen Full-HD-Format mit 1920x1080 Pixeln und einer Bildwiederholrate von 25 bis 30 fps ('frames per second'). Die Detailwiedergabe der Bilder aus der Überwachungskamera ist daher gering, die Darstellung bei Nacht monochrom (Grauabstufungen) und bei Tag nicht farbtreu. Die unter IR-Beleuchtung bei Nachtaufnahmen zur Verfügung stehende geringe Lichtmenge wird kameraseitig durch lange Belichtungszeit, offene Blendeneinstellung, Reduzierung auf 480x360 Pixel und stark verminderte Bildwiederholrate (fps) kompensiert. Das Ergebnis dieser Anpassung sind Bilder niedriger Auflösung und geringer Detailgenauigkeit; rasche Bewegungen können bis zur Unkenntlichkeit verwischt werden (HARMS 2015). Diese Einschränkungen erfordern hohe Aufmerksamkeit bei der Bildauswertung und manche Details sind schlicht aufgrund der technischen Limitierungen nicht erkennbar. Mit entsprechendem finanziellem Einsatz sind erheblich bessere Ergebnisse realisierbar. So liefert die mit Unterstützung eines Sponsors installierte SWR-Webcam (www.egeeuken.de/; <http://uhu.webcam.pixtura.de/tagebuch>) dank des ungleich höheren technischen Aufwands deutlich bessere Bilder als meine aus Eigenmitteln realisierte Installation.

3.4 Zur Unterscheidung von Männchen und Weibchen

Zu den vorstehend beschriebenen technischen Begrenzungen kommen weitere Schwierigkeiten bei der Auswertung der Videodateien hinzu, z.B. die Identifizierung der beiden Uhus betreffend.

Bei gleichzeitiger Anwesenheit, im direkten Vergleich, kann die unterschiedliche Körpergröße zur Unterscheidung von Männchen und Weibchen herangezogen werden, mit Einschränkungen allerdings, denn je nach Gefiederplusterung ändert sich die Größe. Je nach der Sitzposition (d.h. Abstand zur Kamera) ergibt sich eine perspektivische Verzerrung, welche die Abschätzung der wahren Größenverhältnisse erschwert. Ein näher zur Kamera sitzendes Männchen kann dann größer erscheinen als das weiter hinten sitzende, in Wahrheit aber größere Weibchen. Meistens kann man

allerdings aus dem Verhalten auf das Geschlecht schließen. Schwieriger wird es, wenn nur ein Uhu anwesend ist und zur Beurteilung der Größe eine Referenz fehlt und auch das Verhalten keine eindeutige Zuordnung erlaubt. Bei dem observierten Uhu paar erleichterten mir zwei auffällige Unterscheidungsmerkmale die Identifizierung: das Männchen besaß eine kontrastreiche typische Gefiederzeichnung auf dem Flügel, die (meistens) eine sichere Identifizierung erlaubte. Das Männchen hatte ferner die Angewohnheit, über längere Zeit das linke Auge geschlossen zu halten.

Beide Uhus waren unberingt, es handelt sich daher mit hoher Wahrscheinlichkeit um zugewanderte aus natürlichem Aufwuchs.

3.5 Chronologie der Balz- und Brutperiode 2015

Die kontinuierliche Videoaufzeichnung im Erfassungsbereich der Kamera ergibt eine detailreiche, sekundengenaue Chronologie der Geschehnisse und des Verhaltens der Uhus über Teile der Vorbalz sowie die gesamte Balz-, Brut- und Jungenaufzuchtperiode an diesem Brutplatz. Die Verwendung einer Infrarotkamera im Gelände erhellt dabei auch all die Vorgänge bei Nacht während der Hauptaktivitätszeit der Uhus, die sich gemeinhin der Beobachtung entziehen. Auf diese Weise entsteht ein Protokoll des Verhaltens von Uhus unter ungestörten Freilandbedingungen. Details ihres Verhaltens im Verlauf von Balz, Brut und Jungenaufzucht werden damit zugänglich für eine analytische, auch quantitative, Betrachtung und Bewertung. Eine grobe Übersicht über die Chronologie der Balz-, Brut und Aufzuchtperiode am überwachten Uhubrutplatz gibt Tab. 2.

3.5.1 Die Vorbalzperiode

Im Rahmen eines ausgedehnten Programms von Verhörungen in der Abenddämmerung haben wir versucht, das Rufverhalten der Uhus während der Herbst- und Hauptbalzperiode in verschiedenen Uhurevieren der Region zu erfassen (HARMS & LÜHL 2015, HARMS 2016 a, b), so auch für dieses Revier. Diese Untersuchungen wurden unterstützt bzw. ergänzt durch nächtliche Videoaufzeichnungen an einigen ausgewählten Brutplätzen, wie auch an dem hier beschriebenen. Damit sollte abgeklärt werden, ob außerhalb der Verhörzeiten sich die Uhus bereits während der Herbstbalz und Vorbalzperiode am Brutplatz (BP) aufhalten, ob z.B. Brutplatzzeigungen bereits im Herbst stattfin-

Tab. 2: Chronologie der Videoaufzeichnungen und Geschehnisse am Uhubrutplatz 2014/15.

Zeitabschnitt	Datum	Bemerkungen
Vorbalz	08.12.2014	Beginn der Videoaufzeichnungen am Brutplatz
Hauptbalz	01.01.2015	Beginn der Hauptbalz
Brut	21.02.2015	Brutbeginn: Weibchen liegt tagsüber fest in der Nestmulde
	22.02.2015	Ablage 1. Ei
Jungenaufzucht	27.03.2015	Junguhu #1 geschlüpft
	26.04.2015	Beringung
	04.06.2015	Verbliebener Junguhu verlässt den Brutplatz dauerhaft; Ende der Aufzeichnungen

den (vgl. KNIPRATH et al. 2013) oder inwieweit der Platz als Futterdepot genutzt wurde.

Während der Vorbalzperiode fanden die Videoaufzeichnungen noch nicht täglich statt. Elf Nächte zwischen dem 8. und 31.12.2014 wurden aufgezeichnet, während 6 Nächten zeigte sich das Uhumännchen am BP. Das Verhalten des Männchens in dieser Phase kann noch nicht eindeutig als „balzend“ im Sinne von „erkennbar auf das Weibchen orientiert“ beschrieben werden: am 12.12. hielt sich das Uhumännchen am frühen Abend über 27 Minuten am BP auf, ohne Anzeichen von balz-typischem Verhalten; am 14.12. war das Männchen deutlich vor Sonnenaufgang (4:57 bis 5:04 Uhr) am BP anzutreffen, mit ausgeprägtem „Schwanzstellen“ (ähnlich einem Zaunkönig; einem unschwer als sexuell konnotierten Verhalten, das auf die Anwesenheit des Weibchens in der unmittelbaren Umgebung schließen lässt). Am 16.12. sehen wir das Uhumännchen während eines kurzen Besuchs am BP in der Morgendämmerung (7:36 - 7:45 Uhr), es ordnet das Gefieder, knickt, frisst – insgesamt sexuell neutrale Verhaltensweisen. Zehn Tage später hält sich das Uhumännchen von 17:44 bis 17:48 (Sonnenuntergang: 16:42 Uhr) am BP auf und verlässt ihn mit Beute aus dem Depot. Von 19:57 bis 21:00 Uhr (63 min) sehen wir das Männchen erneut am BP, ruhig sitzend, ohne zu rufen. Am folgenden Tag (27.12.) hält sich das Uhumännchen in der Morgendämmerung über längere Zeit am BP auf (5:36 - 7:21 Uhr, 1:45 h), ruhig sitzend, mit gelegentlicher Gefiederpflege beschäftigt. Auch am 31.12. verbringt das Uhumännchen – bei leichtem Schneefall – ruhig sitzend und gelegentlich von einem Beuterest fressend zwischen 4:50 und 7:29 Uhr am BP (d.h. über 2:39 h). Danach zeigte sich das Männchen zwischen 7:35 und 7:44 Uhr erneut am BP, wieder ohne Anzeichen von partnerorientiertem Verhalten.

In 4 Nächten hielt sich das Männchen je einmal am BP auf, in 2 Nächten je zweimal. Auffallend ist der Wechsel zwischen kurzen Besuchen von 4-9 Minuten Dauer und etlichen längeren Besuchen (MW: 1:49 h; min. 0:27, max. 2:39 h). Gerufen hat das Männchen am BP bei 3 der 6 Besuche im Dezember.

Zusammenfassend lässt sich feststellen: Die Videoaufzeichnungen im Dezember 2014 zeigen überwiegend noch kein ausgeprägtes Balzverhalten des Uhumännchens. Die Besuche am BP sind sporadisch, unregelmäßig und folgen keinem klaren Zeitmuster. Auf Nächte mit Präsenz am BP folgen Nächte ohne Präsenz. Kurze Visiten von 4-9 Minuten Dauer wechseln ab mit ausgedehnten Aufenthalten am BP von weit über einer Stunde Dauer. Eine gewisse Häufung der Besuche am frühen Abend und gegen Morgen ist erkennbar. Der BP wird gelegentlich als Futterdepot genutzt.

Während der Vorbalzperiode im Dezember fanden in diesem Revier auch vier Verhörungen in der Abenddämmerung statt (vgl. HARMS 2016 a), drei davon, ohne dass ein Uhu in der Umgebung des BP gehört oder gesehen wurde. Am 15.12. wurde ein Uhu (vermutlich das Männchen) wenige Meter neben dem BP sitzend gesichtet, jedoch nicht von der Kamera erfasst.

Interessanterweise war das Uhuweibchen während der gesamten Vorbalzperiode nicht ein einziges Mal am BP präsent.

3.5.2 Die Hauptbalzperiode – Quantitative Aspekte

Für die Hauptbalz der Uhus sind drei Prozesse kennzeichnend: Annäherung, Fokussierung und Intensivierung – **Annäherung** der Uhus an den Brutplatz, dazu

die physische und Verhaltensannäherung der beiden Partner bis hin zur Kopulation; **Fokussierung** auf Verhaltensweisen, welche die Partnerbindung befördern; sowie zunehmende **Intensivierung** von partnerbezogenen Verhaltensweisen, die letztendlich zur Eiablage führen.

Auch das Rufverhalten (HARMS 2016 a, b) folgt diesen Prinzipien: Kennzeichnend für die Herbstbalz sind längere Rufserien des Männchens, zumeist lautstark vorgetragen von exponierten Sitzwarten oftmals bis mehrere Hundert Meter vom BP entfernt, die in erster Linie der Markierung des Territorialanspruchs dienen und vornehmlich an mögliche Konkurrenten und umherstreifende immature Vögel beiderlei Geschlechts (sog. „floaters“) adressiert sind (vgl. PENTERIANI 2002; PENTERIANI et al. 2002). Rufaktivität, die sich primär an ein Weibchen richtet, kann während der Herbstbalz ebenfalls beobachtet werden, tritt allerdings hinter die Territorialfunktion zurück (HARMS 2016 a).

Während der Hauptbalz wird die Rufaktivität stark auf das Weibchen ausgerichtet, die Territorialfunktion tritt in den Hintergrund. Die Rufaktivität verlagert sich in die unmittelbare Umgebung des Brutplatzes und gewinnt zunehmend einen dialogischen Charakter bis hin zum Duettgesang. Die Lautstärke der Rufe ist merklich reduziert. Hinzu kommen besondere Lautäußerungen, die als eine Art 'intimer Unterhaltung' bei der Interaktion der beiden Partner auf kurze Distanz, z.B. am Brutplatz, zum Einsatz kommen und erst während der Hauptbalz in Erscheinung treten.

Während der eigentlichen Balzperiode („Hauptbalz“) geht es für das Uhumännchen darum, das Weibchen an sich zu binden, es für den intendierten Brutplatz zu interessieren und zur Familiengründung zu bewegen. Eine zentrale Rolle spielt dabei das sog. Brutplatzzei-

gen. Dabei kommen optische, akustische und Futter-Signale zum Einsatz.

In der Brutsaison 2015 erstreckte sich die Hauptbalz an diesem Brutplatz präzise vom 1. Januar bis zum 21. Februar (Festsitzen des Weibchens am BP, Eiablage) über insgesamt 52 Kalendertage. Davon wurden 37 Nächte (72%) für das hier beschriebene Projekt komplett aufgezeichnet, intensiver in der zweiten Hälfte der Periode. Während 34 Nächten wurde die Anwesenheit des Männchens am BP von der Kamera registriert; nur in der ersten Januarwoche war das Männchen während drei Nächten nicht am BP präsent. Somit war das Männchen an 92% der Aufnahmetage nächstens am BP zugegen.

Während der Hauptbalz bis zum Brutbeginn hielt sich das Männchen in 34 Nächten über eine Gesamtdauer von 47 Stunden und 44 Minuten am Brutplatz auf, also im Durchschnitt 1:24 h pro Nacht. Ähnlich wie während der Vorbalz verteilen sich die insgesamt 139 Besuche am BP in markanter Weise zum einen auf Kurzbesuche von wenigen Sekunden bis einigen Minuten Dauer und zum anderen auf ausgedehnte Aufenthalte von über 60 Minuten bis maximal über 5 Stunden Dauer (Abb. 2; Tab. 3). Bis zu 9 mal pro Nacht suchte in der Hauptbalz das Uhumännchen den BP auf (Abb. 5, Abb. 7). Der Mittelwert von $4,1 \pm 2,2$ Besuchen pro Nacht deutet bereits auf eine verstärkte Hinwendung zum BP während dieser Phase hin. Ein Maximum wurde am 20. Januar mit 9 Besuchen von 1 bis 12 Minuten Dauer erreicht. Über die gesamte Hauptbalzperiode entfiel jeweils die Hälfte der BP-Besuche auf die Zeit vor (N=67) bzw. nach (N=72) Mitternacht. Diese Verteilung bleibt vergleichsweise konstant über die Balzperiode, die Anzahl der Besuche stieg zum Ende hin deutlich an (Abb. 3).

Tab. 3: Zeitliche Verteilung der Besuche des Uhumännchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015. Zeiten in [h:min:sek].

Männchen	1.-9.1.	10.-19.1.	20.-29.1.	30.1.-9.2.	10.-21.2.	Summe
Anzahl Kalendertage	10	10	10	10	12	52
Anzahl Aufnahmetage	9	5	5	8	10	37
Anzahl Tage mit Präsenz	6	5	5	8	10	34
Anzahl Besuche am BP	15	23	24	26	51	139
mittl. Anzahl Besuche pro Präsenz-Tag	2,5	4,6	4,8	3,3	5,1	
Gesamtdauer aller Besuche pro Zeitintervall	2:53:58	3:28:47	4:21:58	8:26:50	28:32:49	47:44:22
Dauer der Besuche, kumuliert	2:53:58	6:22:45	10:44:43	19:11:33	47:44:22	
Anteil an der Gesamtdauer aller Besuche [%]	6,1	7,3	9,1	17,7	59,8	100
Anteil, kumuliert [%]	6,1	13,4	22,5	40,2	100,0	
mittl. Besuchsdauer pro Präsenz-Tag	0:29:00	0:41:45	0:52:24	1:03:21	2:51:17	
Anzahl Kurzbesuche (< 5 Min Dauer)	8	18	15	11	29	81
Anzahl ausgedehnte Besuche (> 60 Min Dauer)	1	1	2	4	6	14

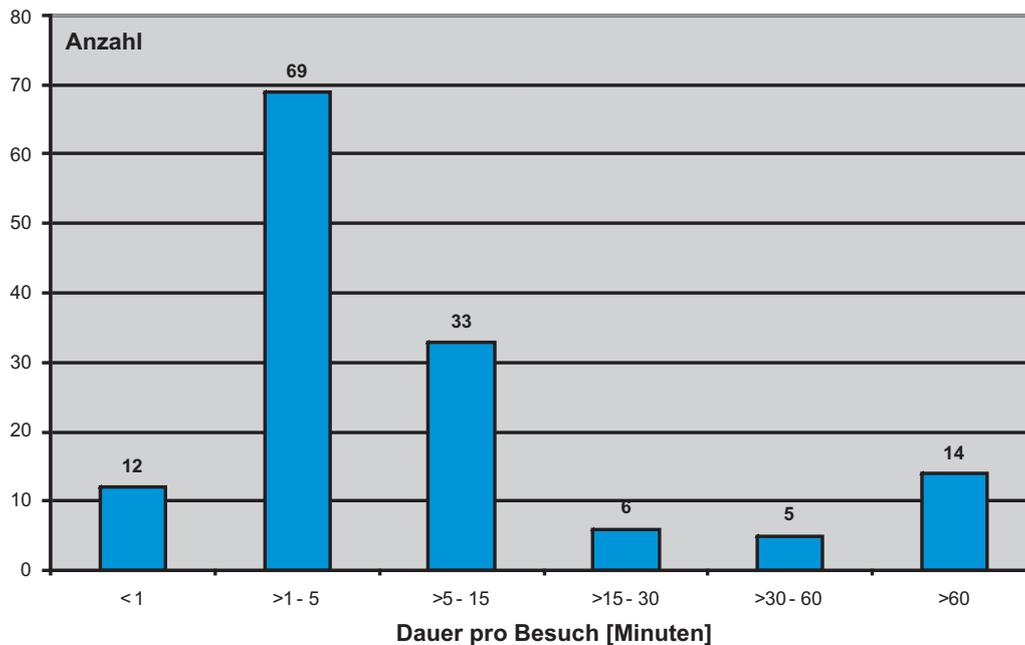


Abb. 2: Anzahl und Dauer der Besuche des Uhumännchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015 (N = 139).

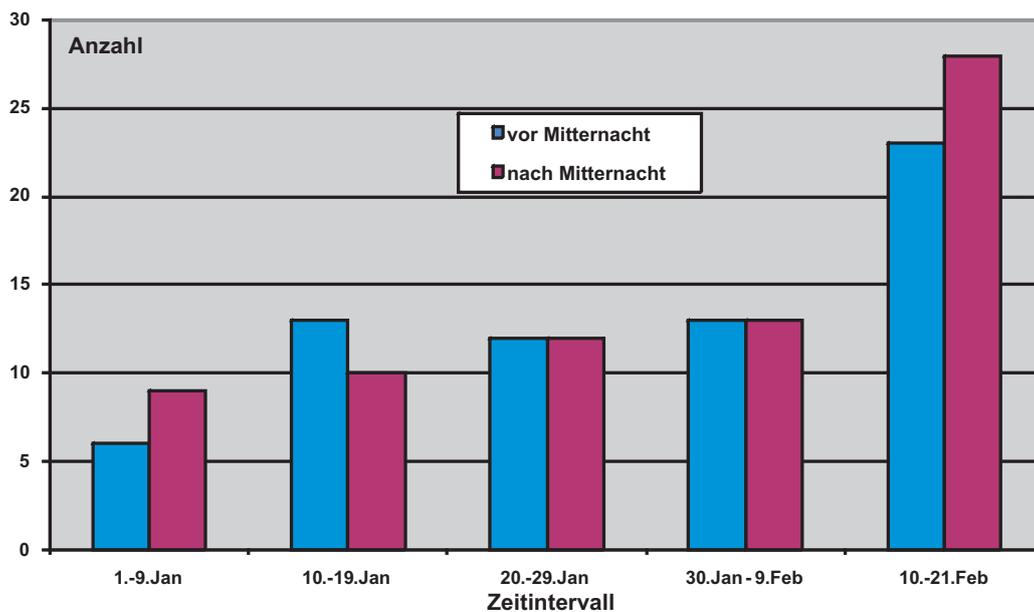


Abb. 3: Anzahl der Brutplatzbesuche des Uhumännchens während der Hauptbalz 2015 (N = 139).

Betrachtet man die Anzahl der Besuche pro Nacht für einzelne Teilintervalle der Hauptbalz, beispielsweise für 5 Abschnitte von je 10 Tagen Länge (Tab. 3), so zeigt sich eine deutliche Intensivierung sowohl der Anzahl der Besuche pro Nacht (von 2,5 auf 5,1 Besuche pro Nacht) als auch, was die Dauer der Besuche pro Nacht angeht. Sie steigt kontinuierlich von knapp unter 3 h pro 10-Tageintervall Anfang Januar auf 28:32 h im letzten Zeitintervall vor der Eiablage. Da-

mit entfällt mehr als die Hälfte der gesamten Präsenzzeit des Uhumännchens am BP auf das letzte Teilintervall vor Brutbeginn (Tab. 3). Übersetzt in durchschnittliche Aufenthaltsdauer pro Nacht sehen wir ebenfalls einen kontinuierlichen Anstieg von 29 Minuten pro Nacht zu Beginn der Balzperiode auf 2:51 h pro Nacht zum Ende der Hauptbalz (Tab. 3) – deutliche Belege für die Intensivierung des Verhaltens (um den Faktor 5,9) während der Balzperiode.

Deutlicher noch als bei Betrachtung der Teilintervalle sind in der kontinuierlichen Darstellung (Abb. 7) zwei zeitlich getrennte Aktivitätsschwerpunkte des Uhumännchens zu erkennen: einer zwischen dem 14. und 25. Januar, der zweite ab dem 6. Februar bis zur Ablage des ersten Eis am 22.2., während derer sich das Männchen besonders häufig am BP aufhielt. Dazwischen eine Phase, in der das Männchen es deutlich ruhiger angehen lässt.

Wie zuvor bei der Vorbalz (vgl. Abschnitt 3.5.1) ist die klare Zweiteilung in zahlreiche Kurzbesuche einerseits und wenige ausgedehnte Besuche am BP auffällig (Abb. 2, Tab. 4). Über die Hälfte aller Besuche fällt in die Kategorie Kurzbesuche unter 5 Minuten Dauer. Der Schwerpunkt (49,6 %) liegt bei Besuchen von 1-5 min Dauer. Kontrastierend hierzu hielt sich das Uhumännchen in 13 Nächten bei 14 Besuchen jeweils für mehr als 1 Stunde am BP auf, mit deutlichem Schwerpunkt gegen Ende der Hauptbalz (Tab. 3). An der Gesamtpräsenz hatten die häufigen Kurzbesuche unter 5 Minuten Dauer (N= 81) mit insgesamt 3:06 h nur einen geringen Anteil von 6,5%. Umgekehrt entfielen auf die mit 10% Anteil (N=14) vertretenen Besuche von >1 h Dauer mehr als 70% der Gesamtpräsenz (Tab. 4). Ein Maximum wurde am 15. Februar erreicht, als sich das Männchen bei einem seiner insgesamt 7 Besuche über 5:11 h sitzend und liegend in der Nestmulde aufhielt. Die Gesamtpräsenzzeit in dieser Nacht belief sich auf 5:42 h; das bedeutet: ein sehr langer Aufenthalt wurde ergänzt durch 6 weitere Besuche von 50 sek bis 12:40 min Dauer.

Was die zeitliche Verteilung der Kurz- und Langbesuche über die verschiedenen Zeitintervalle der Hauptbalz angeht, so sehen wir eine gewisse Häufung der Kurzbesuche in den frühen Abschnitten der Balz verbunden mit einem starken Anstieg zum Ende der Balzperiode. Die Besuche über 1 h Dauer nehmen in der späten Phase der Hauptbalz deutlich zu (Tab. 3, Tab. 4).

Angesichts all dieser Befunde stellt sich die Frage nach der biologischen Bedeutung und Signifikanz dieses doch recht außergewöhnlichen Aktivitätsmusters des Uhumännchens im Bereich des Brutplatzes. Beide Verhaltensweisen, Kurzbesuche wie lang anhaltende Anwesenheit, besitzen eine hohe inhärente Signalwirkung: Die Kurzbesuche in erster Linie durch ihre hohe Dynamik und den Wiederholeffekt, die auf ein beobachtendes Weibchen möglicherweise einen starken Reiz und eine hohe „Zeigewirkung“ gerichtet auf den vom Männchen intendierten Brutplatz ausüben. Umgekehrt signalisiert der ausgedehnt lange Aufenthalt des Männchens am BP dessen Bedeutung und unterstreicht in eindrücklicher Form die Brutplatzwahl als Einladung zur Brut an diesem Ort, zumal wenn neben der optischen Präsenz des Männchens auch dessen akustische Signale für den Brutplatz werben (vgl. unten).

3.5.3 Verhaltensweisen des Uhumännchens am Brutplatz während der Hauptbalz

In der bisherigen Betrachtung ging es in erster Linie um eine quantitative Analyse der Präsenz des Uhumännchens am Brutplatz, um mögliche Aktivitätsmuster erkennbar zu machen, dies jedoch ungeachtet der im Verlauf der Besuche praktizierten Verhaltensinhalte. Im folgenden rücken die Verhaltensinhalte in den Vordergrund der Betrachtung: Was genau macht das Uhumännchen, wenn es am Brutplatz präsent ist?

Auch im Hinblick auf die hiermit verbundenen zentralen Fragestellungen zum Ablauf der Balz liefert die kontinuierliche Aufzeichnung im Film unter ungestörten Freilandbedingungen ein umfängliches, dichtes und vielseitiges Substrat für eine detaillierte Auswertung nach qualitativen wie quantitativen Kriterien. Keineswegs alle Verhaltensweisen am Brutplatz zeigen balz-typische Merkmale oder lassen eine klare Ausrichtung auf den Partner erkennen, doch letztere

Tab. 4: Dauer der Besuche des Uhumännchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015 – Verteilung nach Größenklassen.

Dauer des Besuchs [Minuten]	<1	>1-5	>5-15	>15-30	>30-60	>60	Summe
Anzahl Besuche	12	69	33	6	5	14	139
Anteil je Größenklasse [%]	8,6	49,6	23,7	4,3	3,6	10,1	100
Anteil je Größenklasse, kumuliert [%]	8,6	58,3	82,0	86,3	89,9	100,0	
Gesamtdauer je Größenklasse [h:min:sek]	0:06:06	2:59:48	4:37:35	2:12:01	3:38:20	34:10:32	47:44:22
Anteil an der Gesamtdauer aller Besuche [%]	0,2	6,3	9,7	4,6	7,6	71,6	100
Anzahl an der Gesamtdauer aller Besuche, kumul. [%]	0,2	6,5	16,2	20,8	28,4	100,0	

gewinnen im Verlauf der Hauptbalz an Bedeutung und nehmen einen immer größeren Raum ein (Fokussierung, Intensivierung). Zu diesen Verhaltensweisen gehören: Rufe, tanzartige Darbietungen, Drehungen, Scharren mit den Füßen und Sich-Hinlegen.

Da sich über weite Abschnitte der Hauptbalz das Uhumännchen allein am BP aufhält, spielen akustische und optische Signale im Verhalten des Männchens eine große Rolle, mit denen das Weibchen, das sich im näheren oder weiteren Umfeld aufhält, an den Brutplatz gelockt werden soll. Auf das Locken mit Beute (Futterreize) wird im Abschnitt 3.9 noch gesondert eingegangen.

Einige der klar erkennbaren und wiederholt praktizierten Verhaltensweisen sind in ihrer zeitlichen Ausprägung (Häufigkeit) im Verlauf der Hauptbalz in Abb. 4 dargestellt. Dabei werden alle im Verlauf eines BP-Besuches zum Ausdruck kommenden und erkennbaren Verhaltensweisen erfasst.

Rufe stellen über den gesamten Zeitraum eine prominente Verhaltensweise dar, verlieren jedoch zum Ende hin an Bedeutung. Zu Beginn der Balz nimmt das Männchen über Rufe mit dem noch distanzierten Weibchen Kontakt auf – Rufe sind ja in erster Linie ein Kommunikationsmittel mit Fernwirkung. Später, bei Anwesenheit des Weibchens am BP (oder in seiner unmittelbaren Nähe) treten intime Lautäußerungen

(„Unterhaltungen“, vgl. Abschnitt 3.8) und optische Signale an die Stelle der anfänglich bedeutsamen Lockrufe.

Tänzerische Darbietungen werden ebenfalls vor allem in den ersten Wochen der Hauptbalz häufig praktiziert. Dabei dreht sich das Männchen mit gesenktem Kopf, hoch gestelztem und gelegentlich zuckendem Schwanz und leicht abgespreizten Flügeln auf dem BP, durchaus ähnlich wie man es beispielsweise von balzenden Birkhähnen kennt.

Drehbewegungen mit gesenktem Kopf, gelegentlich unterstützt durch Scharren mit den Füßen, nehmen zum Ende der Hauptbalz hin stark zu. Im Zuge dieser auch als „Muldendrehen“ bekannten Aktivität wird nach und nach eine vertiefte Nestmulde geformt, in die später die Eier abgelegt werden. Erstmals am 18. Januar war das Männchen beim Scharren einer Mulde zu beobachten.

Zum Muldendrehen tritt in der zweiten Hälfte der Hauptbalz ein immer häufigeres **Sich-Hinlegen** hinzu, mit dem das Männchen dem Weibchen die Bruthaltung praktisch und augenfällig vorexerziert – ein Verhalten, das man vielleicht am besten als „Brutzeigen“ bezeichnen könnte. Einige dieser Episoden waren von beträchtlicher Dauer (> 1 h), im Extrem über 5 h, und wurden gehäuft gegen Ende der Hauptbalzperiode beobachtet (Tab. 3, Tab. 4).

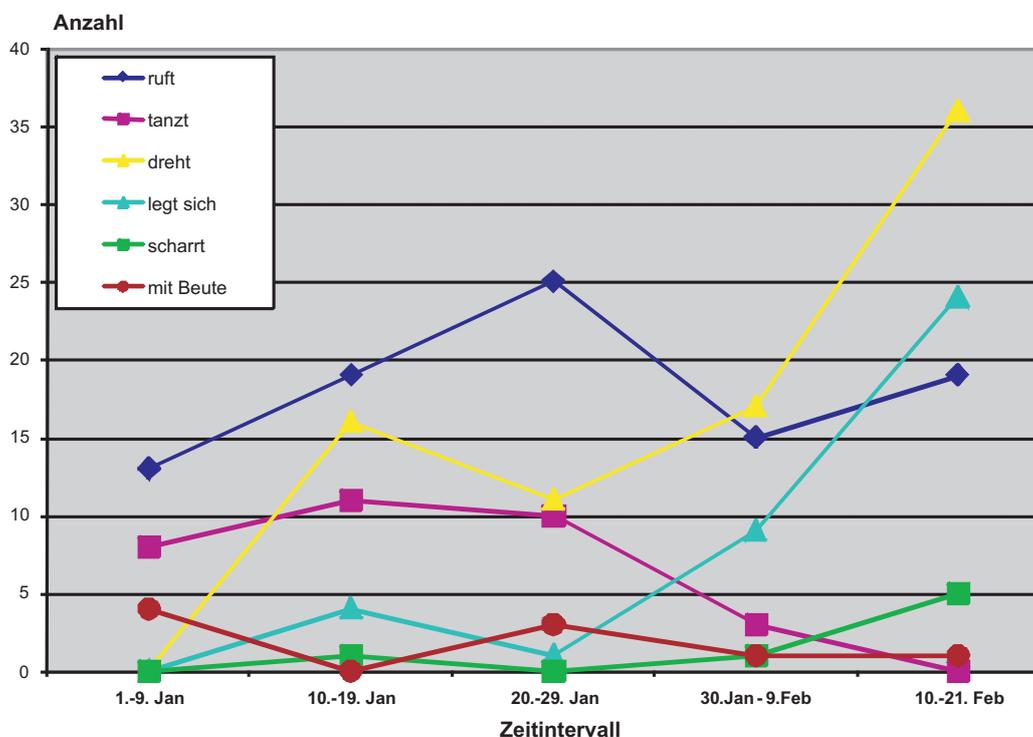


Abb. 4: Zeitliche Verteilung von Verhaltensweisen des Uhumännchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015.

In Abb. 4 sind zudem einige Fälle registriert, wo das Männchen mit Beute am BP zu sehen war, ohne Anwesenheit des Weibchens. Das Beuteübergabeverhalten wird im Abschnitt 3.9 noch gesondert diskutiert. Bei den in Abb. 4 berücksichtigten Situationen ‘Männchen mit Beute’ wurde Beute am BP ins Depot gelegt, daraus wieder entnommen oder aber das Männchen landete mit Beute am BP, um ihn kurz darauf mit der Beute wieder zu verlassen. Diese Verhaltensweisen, die man zusammenfassend als „Futterzeigen“ bezeichnen könnte, dürften auf das Weibchen ebenfalls einen Lockreiz ausüben (vgl. Abschnitt 3.9).

3.6 Verhörungen während der Balzperiode

Während der Hauptbalz bis zum Brutbeginn wurden im Bereich dieses Uhubrutplatzes 10 Verhörungen zur Hauptrufzeit des Männchens in der Abenddämmerung durchgeführt im Rahmen eines größeren Monitoringprojekts (HARMS & LÜHL 2015, HARMS 2016 a, b). Vier Verhörungen zwischen dem 3. und 13. Januar verliefen ohne feststellbare Uhupräsenz in der Umgebung des Brutplatzes (ca. 500 m Radius). Bei sechs Verhörungen zwischen dem 20. Januar und dem 21. Februar waren Rufe des Männchens zu vernehmen, dreimal wurde das Männchen dabei auch gesichtet. In drei Fällen rief das Männchen zunächst von seinem Tageseinstand in ca. 600 m Entfernung vom BP und später erneut von Positionen in der näheren Umgebung des BP (Abstand 0 - 100 m). Anfang Februar verlegte das Männchen seinen Tageseinstand in die unmittelbare Nähe des BP (ca. 50 m entfernt). Sowohl unter dem Gesichtspunkt der Balz (auf das Weibchen ausgerich-

tete Bewerbung des Brutplatzes) als auch im Hinblick auf die Verteidigung des prospektiven Brutplatzes gegenüber Konkurrenten erscheint dies ebenso zwingend wie sinnvoll.

Dreimal bei den Verhörungen begann die Rufaktivität des Männchens nach Sonnenuntergang (SU; 2 - 22 min; MW 9 min), dreimal bereits vor SU (6 - 51 min; MW 33 min). Dreimal kam es zu Duetten zwischen dem Männchen und dem Weibchen, einmal direkt am BP, zweimal in größerer Entfernung (100 bzw. 600 m). Während der Verhörungen wurde das Weibchen in vier Fällen rufend wahrgenommen, zweimal auch gesichtet.

Die Verhörungen liefern demnach durch ihre andere räumliche und zeitliche Fokussierung zusätzliche Informationen zum Balzgeschehen, welche die Videoaufnahmen vorteilhaft ergänzen.

3.7 Aktivitätsprofil des Uhuweibchens am Brutplatz während der Hauptbalz

Die Auswertung der Videodaten zeigt für das Uhuweibchen ein Aktivitätsprofil während der Hauptbalz, das sehr stark von dem des Männchens abweicht (Tab. 5). Von den 37 Aufnahmenächten in diesem Zeitraum war das Weibchen nur an knapp der Hälfte (N=18) am Brutplatz präsent bei insgesamt 29 Besuchen; das entspricht im Mittel 1,6 Besuchen pro Präsenztag. Dabei entfielen allerdings zwei Drittel der Besuche (N=19) auf die letzten drei Wochen vor Brutbeginn. Über die gesamte Hauptbalz gerechnet belief sich die Aufenthaltsdauer des Weibchens am BP auf knapp 9:35 h, was einer mittleren Dauer von etwa 32 min pro Prä-

Tab. 5: Zeitliche Verteilung der Besuche des Uhuweibchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015. Zeiten in [h:min:sek].

Weibchen	1.-9.1.	10.-19.1.	20.-29.1.	30.1.-9.2.	10.-21.2.	Summe
Anzahl Kalendertage	10	10	10	10	12	52
Anzahl Aufnahmetage	9	5	5	8	10	37
Anzahl Tage mit Präsenz	1	4	1	5	7	18
Anzahl Besuche am BP	1	6	3	9	10	29
mittl. Anzahl Besuche pro Präsenz-Tag	1	1,5	3	1,8	1,4	
Gesamtdauer aller Besuche pro Zeitintervall	1:20:10	0:43:57	0:13:11	2:34:09	4:43:17	9:34:44
Dauer der Besuche, kumuliert	1:20:10	2:04:07	2:17:18	4:51:27	9:34:44	
Anteil an der Gesamtdauer aller Besuche [%]	13,9	7,6	2,3	26,8	49,3	100
Anteil, kumuliert [%]	13,9	21,6	23,9	50,7	100,0	
mittl. Besuchsdauer pro Präsenz-Tag	1:20:10	0:10:59	0:13:11	0:30:50	0:40:28	
Anzahl Kurzbesuche (< 5 Min Dauer)	0	3	2	3	3	11
Anzahl ausgedehnte Besuche (> 60 Min Dauer)	1	0	0	1	3	5

Tab. 6: Dauer der Besuche des Uhuweibchens am Brutplatz während der Hauptbalz 2015 – Verteilung nach Größenklassen.

Dauer des Besuchs [Minuten]	<1	>1-5	>5-15	>15-60	>60	Summe
Anzahl Besuche	4	7	7	6	5	29
Anteil je Größenklasse [%]	13,8	24,1	24,1	20,7	17,2	100
Anteil je Größenklasse, kumuliert [%]	13,8	37,9	62,1	82,8	100,0	
Gesamtdauer je Größenklasse [h:min:sek]	0:01:35	0:22:13	1:07:22	1:48:09	6:15:25	9:34:44
Anteil an der Gesamtdauer aller Besuche [%]	0,3	3,9	11,7	18,8	65,3	100
Anzahl an der Gesamtdauer aller Besuche, kumul. [%]	0,3	4,1	15,9	34,7	100,0	

senztag entspricht. Dabei entfiel gut die Hälfte der Gesamtbesuchszeit am BP auf das letzte Zeitintervall vor der Eiablage. Die mittlere Besuchsdauer pro Nacht steigt dabei kontinuierlich von ca. 11 min zu Beginn der Hauptbalz auf etwa 40 min während des letzten Zeitabschnitts vor der Eiablage (Stichwort Intensivierung). Auf die Situation in der ersten Januarwoche wird im Abschnitt 5 noch gesondert eingegangen. Anders als beim Männchen verteilen sich Besuche kurzer (<5 min), mittlerer (5-60 min) und längerer Dauer (>60 min) fast gleichmäßig über die Zeitintervalle der Hauptbalz (Tab. 5, Tab. 6). Auch beim Uhuweibchen machen einige wenige längere Besuche (>1 h) gegen Ende der Balzperiode den überwiegenden Teil (65,3%) der Gesamtaufenthaltsdauer am BP aus.

Auch im Hinblick auf die Anzahl der Brutplatzbesuche pro Präsenztage unterscheiden sich Männchen und Weibchen in auffälliger Weise (Abb. 5). In mehr als der Hälfte der Aufnahmetage mit registrierter Präsenz war das Weibchen nur einmal am Brutplatz. In 6 Fällen kam es zu zwei Besuchen in einer Nacht. Drei bzw. 4 Besuche gab es jeweils nur an einem einzigen Aufnahmetage. Demgegenüber war das Männchen in fast 90% der Nächte mehrfach am Brutplatz präsent (median: 4 Besuche pro Präsenztage), im Maximum sogar neunmal in einer Nacht (Abb. 5; Abb. 7).

Die Videoaufzeichnungen geben auch Aufschluss über die Verteilung der Präsenzzeiten während der Nachtstunden. Wie sich zeigte, sind die Aktivitäten durchaus

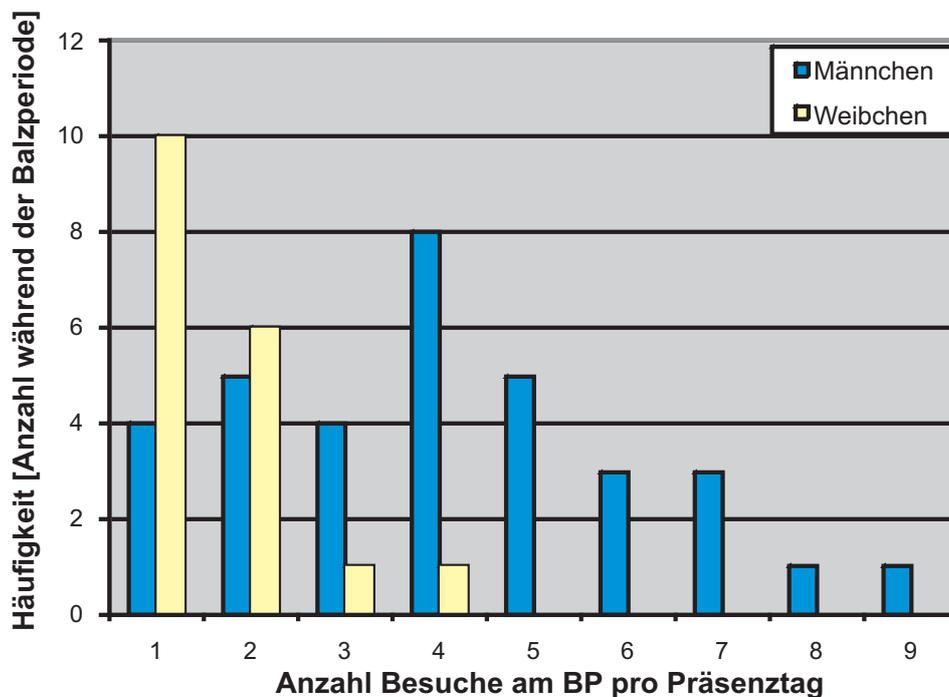


Abb. 5: Anzahl der nächtlichen Brutplatzbesuche pro Präsenztage während der Hauptbalz 2015.

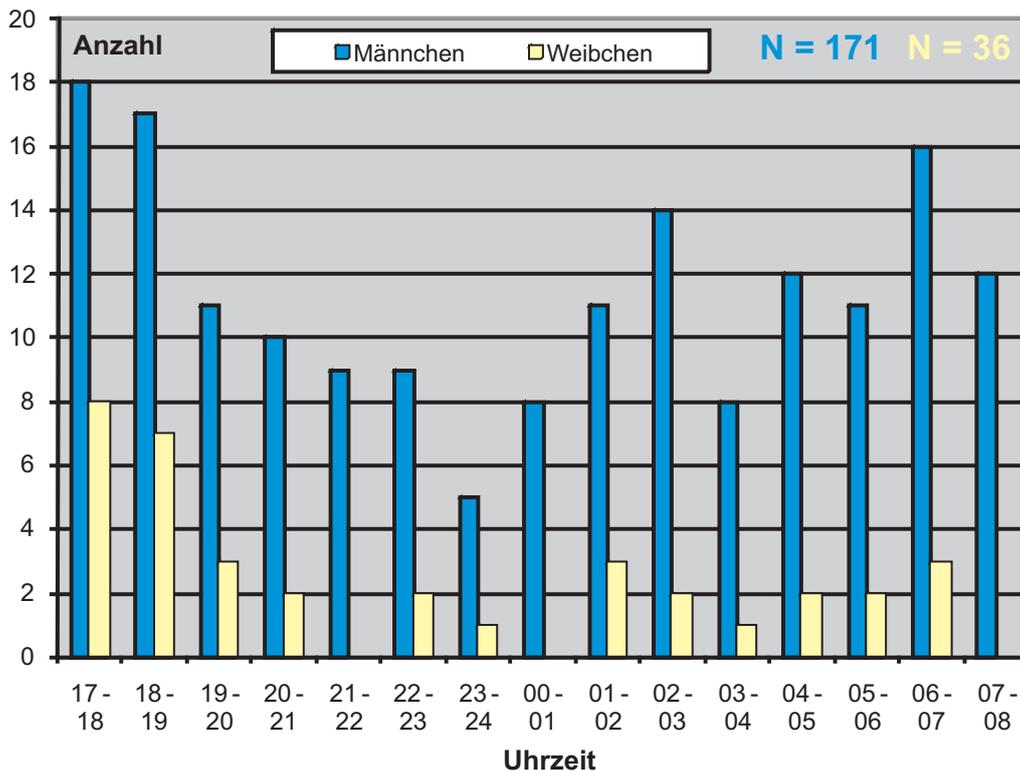


Abb. 6: Verteilung der Präsenz am Brutplatz über die Nachtstunden.

nicht gleichmäßig über die Nachtstunden verteilt. Das Männchen zeigt tendenziell eine erhöhte Präsenz in den frühen Abend- und Morgenstunden bei geringerer Aktivität während der Stunden um Mitternacht (Abb. 6). Das Aktivitätsprofil des Weibchens (bei allerdings weit geringerer Anzahl an BP-Besuchen) zeigt eine höhere Variabilität, verläuft insgesamt aber ähnlich dem des Männchens. Dies ist nicht verwunderlich, da Männchen und Weibchen sich ja wiederholt gemeinsam am BP aufgehalten haben, z.B. bei den Futterübergaben (vgl. Abschnitt 3.9), bei Kopulationen u.a. Deutlicher noch als beim Männchen liegt beim Weibchen der Hauptschwerpunkt (50%) der Aktivität in den frühen Abendstunden, im Zeitraum zwischen 17 und 20 Uhr. Dabei ist zu bedenken, dass in der Darstellung (Abb. 6) die zeitliche Verschiebung von Sonnenauf- und -untergang nicht berücksichtigt ist, die im Verlauf der Hauptbalzperiode eine Verkürzung der Nachtlänge sowohl abends wie morgens um jeweils 1 Stunde bewirkte (Tab. 7). Entsprechend der verkürzten Nachtlänge rücken in der Folge die Aktivitätsschwerpunkte der Uhus näher zusammen.

Jedem Besuch des Weibchens am BP während der Hauptbalz stehen rechnerisch 4,8 Besuche des Männchens gegenüber. Dabei verbrachte das Uhumännchen 5-mal mehr Zeit am BP als das Weibchen. Während der gesamten Balzperiode verbrachten Männchen und

Weibchen lediglich 31:10 Minuten gemeinsam am BP. Bezogen auf die Gesamtpräsenzzeit des Männchens am BP sind dies wenig mehr als 1%, bezogen auf die Gesamtpräsenzzeit des Weibchens weniger als 6%.

In Abb. 7 ist die Anzahl der Brutplatzbesuche pro Aufnahmetag/-nacht über den Zeitraum der Hauptbalz für Männchen und Weibchen dargestellt, dazu einige der herausragenden Verhaltensereignisse wie Futterübergaben, „Unterhaltungen“, Probeliegen und Kopulationen, auf die nachfolgend noch genauer eingegangen wird.

Die für das Männchen erkennbaren Aktivitätsschwerpunkte (14. - 25.1. und 6. - 21.2.) sind beim Weibchen weniger deutlich ausgeprägt, fallen aber *grosso modo* mit denen des Männchens zeitlich zusammen (Abb. 7). Auffallend ist, dass auf eine Phase mit 9 Besuchen in

Tab. 7: Sonnenaufgang (SA), Sonnenuntergang (SU) und Nachtlänge (NL)/ gerechnet als Zeit zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang; Werte beziehen sich auf Freiburg.

Datum/ Uhrzeit	SU	SA	NL
1.1.-2.1.2015	16:47	8:16	15:29
21.2.-22.2.2015	18:01	7:20	13:23

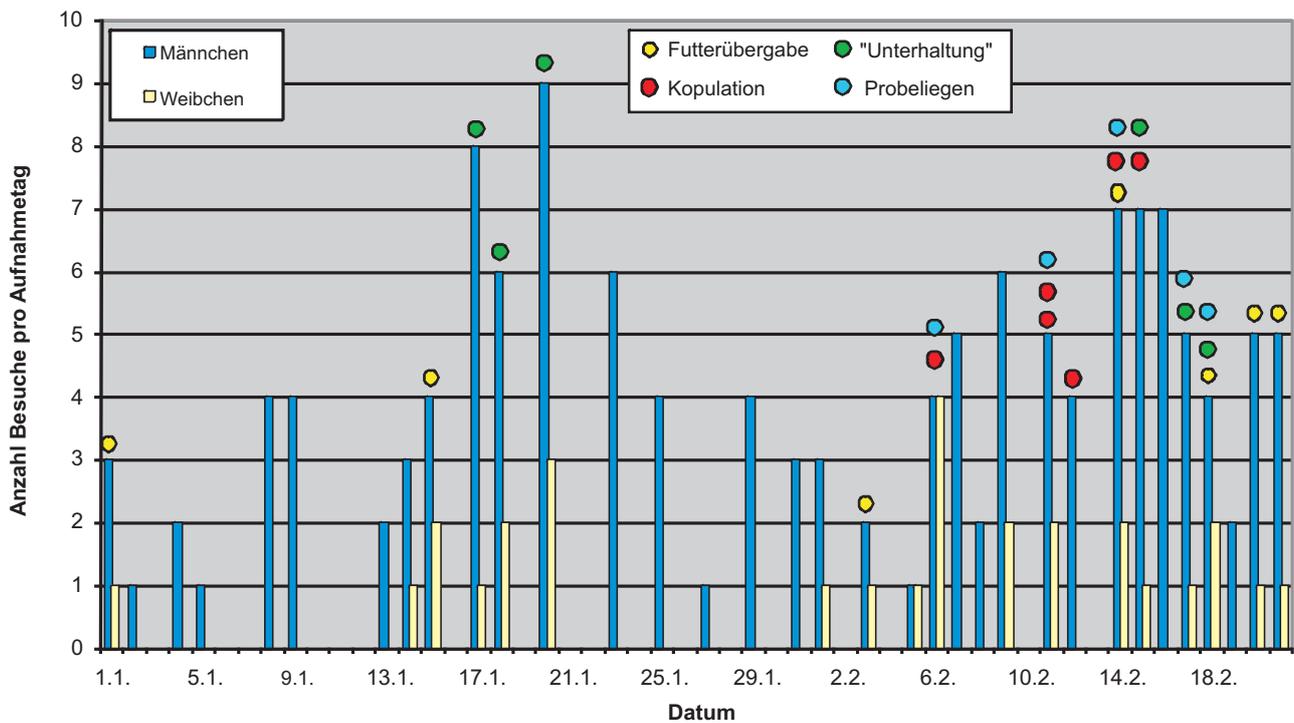


Abb. 7: Präsenz und Aktivitätsprofil von Uhumännchen und -weibchen am Brutplatz während der Hauptbalz 2015.

der Zeit zwischen 14. und 20. Januar eine Spanne von 11 Tagen folgt, an denen das Weibchen dem BP fernblieb, obwohl es an Präsenz und Aktivität des Männchens in dieser Zeit nicht mangelte (18 Besuche am BP). Über die Ursachen für den in Abb. 7 erkennbaren scheinbar zweiphasigen Verlauf der Balz kann zum jetzigen Zeitpunkt nur spekuliert werden. Die Videoaufzeichnungen ergeben dafür keine Anhaltspunkte.

3.8 Verhaltensweisen des Uhuweibchens am Brutplatz während der Balzperiode

Zu den spannendsten Fragen im Zusammenhang mit dem Verhalten des Uhuweibchens am Brutplatz gehört sicherlich, wann und in welcher Weise das Weibchen auf das Werben des Männchens reagiert. Auch hierauf gibt die Videoüberwachung des Brutplatzes eine Antwort – mit der einschränkenden Anmerkung allerdings, dass die Kamera naturgemäß blind ist für Vorgänge, die sich außerhalb ihres Erfassungsbereichs abspielen. Insofern ist die Geschichte, die uns die Kamera erzählt, nur eine von mehreren Wahrheiten, da sich ein nicht unerheblicher Teil der Geschehnisse auch im näheren Umfeld des BP abspielen dürfte. So darf beispielsweise davon ausgegangen werden, dass das Weibchen das Werben des Männchens am BP von einer Sitzwarte in der Nähe für einige Zeit mitverfolgte, bevor sie dem Männchen zum BP folgte. Etliche Verhaltensweisen des

werbenden Männchens am BP lassen sich nur verstehen, wenn man annimmt, dass sich das Weibchen dabei in unmittelbarer Nähe (aber außerhalb des Kamerablickfeldes) aufgehalten hat.

Im Verlauf der Hauptbalz hielt sich das Weibchen am 14. Januar erstmalig am BP auf und verblieb dort über 10 Minuten. Das Männchen befand sich zum Zeitpunkt der Landung des Weibchens bereits 2 min ruhend, drehend, tanzend am BP und verblieb dort noch weitere 3 min, bevor es abflog und das Weibchen allein am BP zurückließ. Das Weibchen inspizierte und reinigte den BP und rief mehrfach. Nur 1:31 min nach ihrem Abflug landete das Männchen erneut am BP zu einem weiteren Kurzbesuch von 2:48 min Dauer, während dessen es heftig tanzte, sich drehte, den BP reinigte und sich in die Nestmulde legte. Dieses Verhalten lässt vermuten, dass sich das Weibchen als Beobachter in unmittelbarer Nähe aufhielt und das Geschehen aufmerksam verfolgte.

Am folgenden Tag kam es zu zwei Besuchen des Weibchens am BP, davon einer zur Beuteübernahme (Präsenz: 33 sek). Der zweite, überraschend lange, Besuch über 18:29 min diente erneut der Inspektion und Reinigung des BP sowie einigen Drehbewegungen.

Für die meisten (d.h. 18 von 29; 62%) der Besuche des Weibchens am BP gilt, dass es dem Männchen zum BP folgte, das Männchen also bereits eine gewisse Zeitspanne vor dem Weibchen am BP landete. Bei sechs der sieben registrierten Beuteübergaben am BP

während der Balzperiode fiel diese Zeitspanne besonders kurz aus, im Mittel 4 Sekunden. Im siebten Fall (am Morgen des 7. Februar) erwartete das Weibchen bettelnd auf dem BP das mit Beute nur 2 Sekunden später anfliegende Männchen. Bei den anderen Besuchen des Weibchens hielt sich das Männchen zwischen 1:16 und 7:16 min (MW: 3:11 min) zumeist werbend (rufend, drehend oder tanzend) am BP auf, bevor das Weibchen landete.

Bei 21 der 29 Besuche des Weibchens am BP (d.h. >72%) flog das Männchen kurze Zeit später ab, im Mittel 1:31 min nach der Landung des Weibchens (min. 0:03, max. 4:23 min), besonders rasch nach erfolgter Beuteübergabe – dies möglicherweise ein Beschwichtigungsverhalten, um dem Weibchen zu signalisieren, dass er ihr die Beute nicht streitig machen würde.

Am 18. und 20. Januar sowie am 7. Februar landete in vier Fällen das Weibchen als Erster am BP, unmittelbar (d.h. im Rahmen von wenigen Sekunden) gefolgt vom Männchen. Erstmals am 6. Februar landete das Weibchen zweimal am BP, ohne dass sich zeitnah das Männchen dort aufhielt, und verblieb dort anschließend für 7:50 bzw. 6:55 min. Dies darf als ein starkes Indiz gewertet werden, dass das Weibchen den Brutplatz akzeptiert hat. Unmittelbar (15 sek) nach ihrem Abflug landete das Männchen, es musste sich demnach bereits zuvor sehr nah am BP aufgehalten haben und hat vermutlich das Verhalten des Weibchens beobachtet und möglicherweise akustisch unterstützt.

An der Vorbereitung und Pflege des Brutplatzes war das Weibchen ebenso wie das Männchen beteiligt. Die Videoaufzeichnungen zeigen sie beim Muldendrehen und beim Ausscharren der Nestmulde, so beispielsweise am 15. Februar. Abweichend vom Männchen verwendet das Weibchen viel Zeit darauf, die Mulde von kantigen Steinchen zu reinigen, welche die Brut behindern oder die Eier beschädigen könnten. Mit dem Schnabel werden sie aufgenommen und am Rand der Mulde abgelegt. Da die Steinchen bei Bewegungen und den nächsten Besuchen immer wieder zurück in die Mulde rutschen und immer wieder entfernt werden müssen, gemahnt dieses wiederkehrende Schaffen an die Mühen des Sisyphos, unterstreicht dabei aber auch die Ernsthaftigkeit und Zielstrebigkeit ihres Tuns.

Die in Abb. 7 durch Farbpunkte hervorgehobenen Verhaltensereignisse bedürfen der Erläuterung und Kommentierung. Es sind dies: dialogische Unterhaltungen der beiden Partner am BP, Futterübergaben, Probeliegen des Weibchens in der Nestmulde sowie Kopulationen.

Mit „**Unterhaltung**“ sind dialogische intime Lautäußerungen im Duett gemeint, wobei sich beide Partner mit gesenktem Kopf auf dem BP gegenüber stehen, dabei oftmals auch Nickbewegungen (‘Verbeugungen’) zeigen. Die Dauer der Konversation beträgt in der Regel eine bis mehrere Minuten. Insgesamt wurden acht dieser Interaktionen von der Kamera festgehalten, die sich deutlich auf zwei Aktivitätsschwerpunkte verteilten (vgl. Abb. 7). In der Nacht vom 17. und 18. Januar wurden jeweils zwei solcher Unterhaltungen registriert. Ein zweiter Schwerpunkt dieses Verhaltens wurde am 15., 17. und 18. Februar beobachtet. Ob sich diese Unterhaltungen qualitativ und ‘inhaltlich’ von den früheren unterscheiden, kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, da keine vergleichenden Tonaufnahmen vorliegen. Es ist davon auszugehen, dass diese Konversationen eine wichtige Rolle in der Vertiefung der Partnerbindung spielen. Es sei bereits hier darauf hingewiesen, dass es auch während der Brutphase wiederholt zu solchen Unterhaltungen gekommen ist. Darauf wird im zweiten Teil der Auswertung der Videoaufzeichnungen am Uhubrutplatz näher eingegangen (HARMS 2017).

Insgesamt neunmal während der Hauptbalz wurde von der Kamera registriert, dass sich das Weibchen am BP in die Nestmulde legte. Oftmals, und besonders in den frühen Abschnitten der Balz (so etwa am 18.1., sowie am 1., 5. und 9.2.), geschah dies in Kombination mit anderen Verhaltensweisen wie Drehbewegungen (Muldendrehen) oder der Reinigung des BP und war von kurzer Dauer. Die mittlere Verweildauer am BP bei diesen Gelegenheiten war mit 10:56 min (min. 3:27, max. 26:35 min) eher kurz. Das Sich-Hinlegen in die Nestmulde stellte nur einen Teil des Gesamtverhaltens bei diesen Besuchen dar, und in keinem Fall den dominierenden Teil. In drei Fällen zeigte sich dieses Verhalten am frühen Abend, einmal am frühen Morgen kurz vor Sonnenaufgang.

Darüber hinaus wurden zwischen dem 6. und 18. Februar bei fünf Besuchen längere Aufenthalte des Weibchens in Bruthaltung in der Nestmulde registriert, die in Abb. 7 als „**Probeliegen**“ markiert sind. Dabei verweilte das Weibchen im Durchschnitt über eine Stunde ruhig liegend in der Mulde (Präsenzdauer min. 27:40 min, max. 1:25:35 h), wobei dieses simulierte oder „Scheinbrüten“ die Hauptkomponente des Gesamtverhaltens während dieser Brutplatzbesuche ausmachte. Alle Fälle ausgedehnten „Probeliegens“ fanden in den frühen Abendstunden statt, also während der Hauptaktivitätszeit der Uhus während der Balz (vgl. Abb. 6).

Das Verhalten am 18. Februar ist insofern bedeutsam, als das Weibchen zum Zeitpunkt des Akkuwechsels (vgl. Abschnitt 3.1) um 17:19 Uhr bereits in der Nestmulde liegend angetroffen wurde (also erstmals bei Tageslicht, Sonnenuntergang war an diesem Tag um 17:57 Uhr). Es ist nicht bekannt, wie lange vor meinem Eintreffen das Weibchen bereits dort liegend verbracht hat. Um 18:20:40 Uhr flog das Weibchen ab und kehrte erst in der Morgendämmerung um 5:08:20 Uhr für 2:15 min zu einer Beuteübernahme an den BP zurück. Insgesamt muss das Weibchen bei diesem letzten „Probeliegen“ vor der Ablage des ersten Eis am 22. Februar also im Minimum 1:10 h (und möglicherweise deutlich länger) in der Nestmulde liegend verbracht haben.

Unter der Annahme, dass sich das Männchen – außerhalb der Jagdzeiten – stets in unmittelbarer Nähe (Sichtweite) des BP aufhält, muss das „Probeliegen“ des Weibchens in der Nestmulde als starkes rückwirkendes Signal gewertet werden, mit dem das Weibchen seine Akzeptanz des BP zu erkennen gibt.

In der Hochphase der Balz wurden zwischen dem 6. und 15. Februar an fünf Tagen sechs **Kopulationen** am Brutplatz beobachtet. Dabei handelte es sich ausschließlich um ‘rituelle Kopulationen’, also Scheinkopulationen ohne reproduktionswirksame Folgerungen, oder um mehr oder weniger erfolgreiche Kopulationsversuche. Solche Kopulationen dienen in erster Linie der Vertiefung der Partnerbindung und können als wichtige Übungen (und Eingewöhnung) angesehen werden, um den Erfolg der Verpaarung zu gewährleisten, wenn es, reproduktionstechnisch gesehen, ‘darauf ankommt’. Während das Männchen sofort abflog, verweilte das Weibchen im Anschluss an die Kopulationen noch geraume Zeit am BP (Tab. 8).

Auch an anderen Brutstandorten haben wir solche rituellen Kopulationen weit im Vorfeld der Brut bereits

mehrere Wochen vor der Eiablage häufiger beobachten können (HARMS 2016 a). Da die von der Kamera am BP registrierten Kopulationen (vgl. Abb. 7) – zuletzt eine Woche vor Brutbeginn – augenfällig nichts mit der Ablage des ersten Eis am 22. Februar zu tun haben, ist davon auszugehen, dass in diesem kritischen Zeitraum weitere Kopulationen an anderen Orten stattgefunden haben. Nach meinen Erfahrungen von anderen Brutstandorten kopulieren die Uhus gerne in der Abenddämmerung auf exponierten Sitzwarten und Felsvorsprüngen in der Nähe des Brutplatzes, die leicht angefliegen werden können (vgl. Abb. 4 in HARMS 2016 a).

Mit der Ablage des ersten Eis endet formal die Hauptbalz; in unserem Fall erfolgte die Eiablage im Laufe des 22. Februar, die erste visuelle Bestätigung der erfolgten Eiablage ergab sich, als das Weibchen am 22.2. um 18:20:25 Uhr den Brutplatz für die Dauer von 20:15 min verließ. Für Beobachter ohne Videoüberwachung ist der Brutbeginn leicht daran erkennbar, dass das Weibchen untertags fest auf dem Brutplatz liegend angetroffen wird. Über das Verhalten der Uhus an diesem Brutplatz während der Brut und der Jungenaufzucht wird in einer weiteren Auswertung der Videoaufnahmen separat berichtet (HARMS 2017).

3.9 Beute und Beuteübergabe

Die Videoaufzeichnung am BP gibt auch Aufschluss über die Art der Beutetiere und ermöglicht eine Analyse des Verhaltens bei der Beuteübergabe (vgl. NIELSEN et al. 2015). Insgesamt sieben Beuteübernahmen des Weibchens wurden während der Hauptbalz von der Kamera registriert, vier davon in der letzten Woche vor der Eiablage. In sechs Fällen wurde die Beute

Tab. 8: Verweildauer und Aktivität des Weibchens am BP nach Kopulationsversuchen (KV) des Männchens.

Datum	Verweildauer [min]	Aktivität / Bemerkungen
6.2.	03:15	KV nach Futterzeigen; W danach ruhig stehend bis Abflug
11.2.	60:06	KV direkt aus Anflug; W kuschelt sich in die Nestmulde; steht hernach >50 min ruhig am BP-Rand; Gefiederpflege
12.2.	12:48	KV direkt aus Anflug; W sitzt hernach ruhig am BP-Rand; Gefiederpflege
14.2.	27:32	KV direkt aus Anflug; W dreht, legt sich flach in die Nestmulde; reinigt Mulde; 'Probeliegen'; sitzt in Mulde; Gefiederpflege
15.2.	19:55	W landet nach M am BP; KV; W dreht, legt sich flach in die Nestmulde; 'Probeliegen'; sitzt in Mulde; erneuter Anflug M; M stelzt, ruft; 'intime Unterhaltung'; nach Abflug M sitzt W ruhig in der Nestmulde

direkt vom Männchen übernommen, einmal versorgte sich das Weibchen selbst aus dem Futterdepot. Ein weiteres Mal kam das Männchen mit Beute zum BP und flog nach einer Verweildauer von 11:35 min mit der Beute (einem Maulwurf) wieder ab, ohne dass es im Kamerablickfeld zu einer Übergabe gekommen wäre.

In der Regel folgte das Weibchen dem mit Beute anfliegenden Männchen unmittelbar (mit einer Verzögerung von 1-7 sek) zum BP und nahm dem Männchen die Beute direkt aus dem Schnabel. Das Männchen flog nach erfolgter Übergabe sofort ab (vgl. Anmerkung im Abschnitt 3.8). Zumeist verblieb auch das Weibchen nur kurz (15 - 33 sek) am BP und flog mit der Beute ab. In zwei Fällen, unmittelbar vor der Eiablage, verblieb das Weibchen noch mehrere Minuten (2:15 bzw. 9:58 min) am BP, bevor es mit der Beute abflog. Ein Kröpfen der übergebenen Beute am BP wurde während der Balzperiode in keinem einzigen Fall beobachtet.

Dass das Weibchen dem Beute tragenden Männchen im Anflug auf den BP unmittelbar nachfolgte, verweist auf die hohe Zeige- und Lockwirkung dieser Aktion. Die Aussicht auf eine Mahlzeit übt zweifelsohne einen starken Reiz auf das Uhuweibchen aus und unterstreicht gleichzeitig die Fitness des Männchens als fähiger Jäger und künftiger Ernährer einer gemeinsamen Nachkommenschaft.

Die während der Hauptbalz an das Weibchen am BP übergebenen Beutetiere waren überwiegend gut identifizierbar (Tab. 9).

Kleinere Beute (Maus, Wühlmaus, Maulwurf) wurde in der Regel am Stück direkt am BP verschluckt (auch während der Brutphase, HARMS 2017). Größere Beutetiere wurden offenkundig an einem Platz

außerhalb des BP gekröpft, eine Zerteilung von Beutetieren unmittelbar am BP wurde während der Balzperiode nicht beobachtet. Auf das Beutespektrum, das Verhalten bei der Beuteübergabe sowie zeitliche Aspekte bei der Beuteübergabe wird im zweiten Teil der Videoauswertung näher eingegangen (HARMS 2017).

Sieben dokumentierte Futterübernahmen am BP zwischen 1. Januar und 22. Februar, dabei 18 Tage hintereinander (16.1. - 2.2.) ohne Futterübernahme – dass auf diese Weise keine ausreichende Futterversorgung des Weibchens während der Balzperiode erreicht wurde, ist unmittelbar einleuchtend. Die Vermutung ist naheliegend, dass es darüber hinaus weitere Futterübergaben gegeben haben muss, außerhalb des BP und außerhalb des Erfassungsbereichs der Kamera. In der Konsequenz heißt das aber auch, dass der Futterübergabe als Lockmittel zur Bewerbung des Brutplatzes in der Praxis der Uhubalz nicht die hohe Bedeutung zukommt, die man ihr intuitiv zugemessen hätte. Entgegen der Erwartung spielen bei der Brutplatzwahl optische und akustische Signale offenbar eine größere Rolle als die Futterübergabe unmittelbar am BP und sind möglicherweise für den Balzerfolg hinreichend. Neben den Futterübergaben am BP wurden darüber hinaus etliche Fälle von „Futterzeigen“ dokumentiert (vgl. auch Abschnitt 5), wobei das Männchen mit Beute auf dem BP landete, um ihn kurz darauf mit der Beute wieder zu verlassen (vgl. Abschnitt 3.5.3 und Abb. 4). Vermutlich erfolgte kurz danach eine Futterübergabe an das Weibchen außerhalb des Erfassungsbereichs der Kamera.

4. Besucher am Brutplatz

Durch die Videoaufzeichnung der näheren Brutplatzumgebung wurden naturgemäß auch andere tierische Besucher erfasst, sowohl bei Anwesenheit der Uhus als auch während ihrer Abwesenheit. So wurde beispielsweise in Abwesenheit der Uhus am 2. Januar einmalig der Besuch eines Steinmarders (*Martes foina*) am BP dokumentiert, der sich, vermutlich ange lockt durch den Geruch von Beuteresten, für ca. 1 Minute dort aufhielt und Reste beschnupperte. Der Brutplatz wurde zu dieser Zeit bereits als Futterdepot vom Uhumännchen genutzt, war aber gerade leer, so dass der Marder ohne Erfolg weiter zog. Vielleicht erklärt dies, warum er im gesamten weiteren Verlauf der Aufzeichnungen nicht wieder ins Bild kam.

Häufig wurden Mäuse (vermutlich *Microtus* sp.) umherhuschend auf Futtersuche von der Kamera erfasst,

Tab. 9: An das Uhuweibchen am Brutplatz übergebene Beutetiere während der Hauptbalz 2015.

Datum	Beutetier
15. Januar	Häher-großer Vogel (ohne Kopf, teilweise gerupft)
04. Februar	Maus
15. Februar	Wühlmaus
19. Februar	Wühlmaus
21. Februar	Wühlmaus
22. Februar	Blässhuhn (ohne Kopf, teilweise gerupft; erkennbar an den typischen Füßen)

zumeist in Abwesenheit der Uhus. Während der Brut lief einmal eine Maus nur ca. 50 cm am brütenden Weibchen vorbei, ohne es zu bemerken. Das Weibchen seinerseits hat die Maus wahrgenommen, reagierte aber nicht. Einmal, während der Balzzeit, erbeutete das Uhumännchen, das am BP ruhend saß, im Sprung eine Maus, die sich auf etwa 1 m Distanz genähert hatte, und verschluckte sie umgehend.

Ebenfalls häufig hielten sich Kohlmeisen (*Parus major*) und Amseln (*Turdus merula*) zur Futtersuche in Brutplatznähe auf, zumeist in den frühen Morgenstunden, auch bei Anwesenheit des brütenden Weibchens, manchmal auf sehr kurze Distanz, ohne es jedoch zu bemerken. Die Kohlmeisen wurden mehrfach dabei beobachtet, wie sie gemauserte Flaumfedern oder Haare von Beutetieren bzw. Gewöllereste im Nahbereich des BP einsammelten, offensichtlich zur Polsterung ihres Nests. Ab April waren in der Nähe brütende Hausrotschwänze (*Phoenicurus ochruros*) mehrfach zu Besuch, zudem wurden mehrmals Zaunkönige (*Troglodytes troglodytes*) sowie je zweimal Grünspecht (*Picus viridis*) und Großer Buntspecht (*Picoides major*) als Besucher registriert. Nach Regenfällen waren auch Rote Wegschnecken (*Arion rufus*) und Weinbergschnecken (*Helix pomatia*) zahlreich im Nahbereich des BP unterwegs.

Angriffe von Prädatoren (Rabenkrähen, Greifvögeln, Marder, Fuchs, Dachs, Wildkatze, Waschbär u.a.) auf das brütende Weibchen oder die Junguhus wurden an diesem BP während der gesamten Aufzeichnungen nicht festgestellt. An einem anderen kameraüberwachten BP wurde beispielsweise ein Kolkrabenpaar zweimal bei einer gemeinsamen Attacke auf ein brütendes Uhuweibchen im Bild dokumentiert (HARMS 2015). An zwei weiteren (leichter zugänglichen) BP wurden mehrfach Besuche von Fuchs, Steinmarder und Hauskatze (F. RAU, pers. Mitteilung) sowie nebst Fuchs und Steinmarder auch Eichhörnchen und Wildkatze (HARMS, unveröffentl.) von der Kamera registriert. Auch einige unwillkommene Besucher der Gattung *Homo* wurden an einem der kamerabestückten Uhubrutplätze unserer Region während der Brut und Jungenaufzucht wiederholt im Bild festgehalten (vgl. Abb. 3 in HARMS 2015). Auf die Gefährdungen von Uhus an den Brutplätzen der Region, u.a. durch Kletterer und Geocacher, wurde in HARMS et al. (2015) ausführlich eingegangen.

5. Weitere Anmerkungen zum Uhuverhalten während der Balz

Seit mindestens 2009 ist in diesem observierten Revier ein Uhupaar ansässig und hat dort regelmäßig und erfolgreich gebrütet, meistens an dem für diese Untersuchung kamerabestückten Brutplatz.

Man darf davon ausgehen, dass beide Uhus eine präzise Kenntnis haben über alle strukturellen und qualitativen Eigenschaften ihres Reviers und insbesondere die in der unmittelbaren Umgebung des Brutplatzes, der zuvor bereits wiederholt zur Jungenaufzucht genutzt wurde. Unter diesen Umständen erscheint ein ausgiebiges Brutplatzzeigen während der Balz 'eigentlich' unnötig und überflüssig, da beiden Partnern der Brutplatz ja bestens bekannt ist. Das Weibchen braucht sicherlich keinerlei Nachhilfe seitens des Männchens zur Orientierung. Der Sinn und die Funktion der Balz, zu der als essentielle und bedeutende Komponente auch das intensive Brutplatzzeigen gehört, muss daher in erster Linie in ihrer stimulierenden und synchronisierenden Wirkung gesehen werden, wodurch die Partner sich auf diesen Platz einigen und auf die gemeinsame anstehende Aufgabe der Brutpflege eingestimmt werden. Auch bei einem langjährig ansässigen Brutpaar scheint ein routinierter und 'kompletter' Ablauf des Balzgeschehens erforderlich, um die Partner auf die Aufgabe der Brut und Jungenaufzucht zu verpflichten. Um eine erfolgreiche Reproduktion zu gewährleisten, reicht vermutlich (dies eine zu verifizierende Arbeitshypothese) auch bei erfahrenen, langjährig verpaarten Uhus eine (unter Effizienzgesichtspunkten durchaus vorstellbare) Kurzfassung der Balz nicht aus. Aber wieviel Balz braucht es, um eine stabile funktionsfähige Brutpflegeverbindung zwischen den Partnern herzustellen? Müssen dabei alle Rituale abgearbeitet werden und in welcher Intensität?

Manche Details des Balzverlaufs, wie er in den Videoaufnahmen an diesem Brutplatz zum Ausdruck kommt, erscheinen prima facie unerwartet und überraschend. Hierzu gehören nach meinem Dafürhalten u.a. die Häufigkeit und Verteilung von Kurz- und Langbesuchen, das Pausieren in der Mitte der Balzperiode, das „Brutzeigen“ des Männchens, das ausgiebige Probeliegen (Scheinbrüten) des Weibchens sowie die geringe Zahl und die Unregelmäßigkeit der Futterübergaben am BP. Zu diesen Fragen besteht noch erheblicher Forschungsbedarf. Der hier im Bild festgehaltene Ablauf der Balz in seiner Gesamtheit erscheint dennoch konsequent, plausibel und in sich stimmig. Keines der essentiellen balz-typischen Elemente scheint zu fehlen.

Vom scheinbar idealtypischen Verlauf der Balz gab es allerdings eine markante Abweichung, die erwähnt werden muss. Inkonsistent mit dem hier dokumentierten Balzablauf hielt sich das Weibchen bereits am 1. Januar überraschend am BP auf, zu einem Zeitpunkt also, zu dem die Balz noch gar nicht richtig begonnen hatte (vgl. Abschnitt 3.5.1). Überraschend insofern, als das Weibchen davor (während der Vorbalzphase) überhaupt nicht am BP erschienen war und danach erst wieder am 14. Januar dort auftauchte in Reaktion auf das werbende Männchen. Es handelt sich also um ein singuläres, aus dem übrigen Verhalten hervorstechendes Ereignis. Überraschend zudem auch im Hinblick auf die Dauer des Besuchs.

Hier der detaillierte Ablauf des Geschehens am 1. Januar: Um 22:02:06 Uhr landet das Uhumännchen am BP, läuft in die hintere Ecke, wo sich das Futterdepot befindet, zupft an einem Beutestück, hebt es wiederholt im Schnabel hoch und legt es wieder ab – ein Verhalten, das am besten als „Futterzeigen“ zu interpretieren ist. Hernach stelzt das Männchen in typischer Balzmanier über den BP und ruft mehrfach unter erregtem Schwanzzucken. Um 22:09:22 Uhr (also 7:16 min nach dem Männchen) landet das Weibchen am Rand des BP, 11 sek später fliegt das Männchen ab. Das Weibchen läuft zum Futterdepot, nimmt ein knapp faustgroßes Beutestück auf und verschluckt es. Hernach nimmt sie mit einem Hopser einen Platz am Rand des BP ein und verweilt dort ruhend, unterbrochen von gelegentlicher Gefiederpflege, bis zum Abflug um 23:39:32 Uhr. Der Aufenthalt des Weibchens beläuft sich damit auf insgesamt 1:20:10 h. Der nächste dokumentierte Besuch des Weibchens am BP fand am 14. Januar statt, die nächste von der Kamera erfasste Beuteübergabe war in den Abendstunden des 15. Januar.

Die Videoaufzeichnungen an diesem Uhubrutplatz geben zunächst einmal und in erster Linie Aufschluss über die Aktivitäten und das Verhalten dieses einen observierten Brutpaares. Der Ablauf im Detail repräsentiert dabei die Vorgänge im Beobachtungsjahr an diesem speziellen Ort. Nach strengen Gesichtspunkten handelt es sich um ein anekdotisches Geschehen. Und doch erkennen wir in diesem sicher stark individuell gefärbten Fallbeispiel unschwer alle idealtypischen Kernelemente des Balzverhaltens, die man hiervon erwarten darf. Insofern kann das Verhalten unseres Uhupaares ungeachtet der individuellen Elemente als durchaus repräsentativ für den Balzverlauf der Uhus angesehen werden.

Schon bei unseren Verhörungen zur Herbst- und Hauptbalz war aufgefallen, wie stark sich Uhupaare in unserer Region in ihrem Rufverhalten unterscheiden (HARMS & LÜHL 2015, HARMS 2016 a). Für das Balzverhalten mag dies ebenfalls zutreffen. Die Bandbreite der individuellen Ausprägung des Verhaltens über das Archetypische hinaus wird analysier- und abschätzbar, sobald weitere videobasierte Auswertungen vom Verhalten anderer Brutpaare an anderen Plätzen bereitstehen. Die vorliegende Auswertung liefert hier einen ersten wichtigen Einstieg und legt eine Basis für den Vergleich. Es wäre wünschenswert, wenn die hier vorgelegte Auswertung zu ähnlichen Analysen vorhandener oder künftiger Videoaufzeichnungen an Uhubrutplätzen anregen würde, um unser Verständnis vom Verhalten von Uhus im natürlichen Umfeld zu erweitern. Interessant wäre auch, inwieweit das Verhalten unseres Paares in einem anderen Jahr vom beschriebenen Verlauf abweicht.

Nur durch ergänzende Betrachtung mehrerer (möglichst zahlreicher) Individualfälle lässt sich entscheiden, was genau zum Kanon des Verhaltens gezählt werden muss, welches die kritischen und unverzichtbaren Elemente sind, und wie groß die Bandbreite der individuellen Ausprägung ist, innerhalb derer ein funktionsgerechtes (sprich: reproduktionswirksames) Verhalten noch gewährleistet ist. In diesem Zusammenhang wäre es spannend herauszufinden, ob sich jung verpaarte Uhus in ihrem Balzverhalten signifikant von älteren, etablierten, eingespielten Paaren unterscheiden.

Über die Auswertung der Videoaufzeichnungen während der Brut und der Jungenaufzucht wird in Teil II und III dieser Arbeit berichtet (HARMS 2017).

Einige typische Szenen aus dem Balzverhalten unserer Uhus sind über YouTube abrufbar. Die Szenenbeschreibungen mit den zugehörigen Links sind aus der nachfolgenden Tabelle ersichtlich. Alternativ zu den direkten Links kann der Kanal "cth-ornitho" gewählt werden.

Danksagung

Herrn Dr. R. Lühl danke ich für seinen unermüdlichen Einsatz und seine Unterstützung bei den Uhuverhörungen. Ferner gebührt ihm mein Dank für die kritische Durchsicht und Kommentierung des Manuskripts.

Tab. 10: Typische Szenen aus dem Balzverhalten der Uhus, abrufbar über You Tube.

Video Nr.	Beschreibung	YouTube Link
1*	Brutplatzzeigen: M lockt W durch Tanzdarbietung und Rufe zum Brutplatz, M vertieft Nestmulde durch Scharren, entfernt Stein	https://youtu.be/LsH0XLfbCiA
2*	Brutplatzzeigen: M lockt W durch Drehen, Tanzdarbietung und Rufe zum Brutplatz, W folgt, M fliegt ab, W kuschelt sich in die Nestmulde	https://youtu.be/B8EeOMw2EuA
3**	Balzverhalten am Brutplatz: rituelle Kopulation	https://youtu.be/XtrJSqQMMmc
4*	Balzverhalten am Brutplatz: M übergibt Beute (Wühlmaus) an W	https://youtu.be/5sZP1Szz5dg
5*	W in Bruthaltung in der Nestmulde, steht auf, fliegt ab, 1. Ei sichtbar in der Mulde	https://youtu.be/IXBrxlpds6U
	* Videos werden im Zeitraffer (4x) dargestellt; ** Video in Echtzeit	

Zusammenfassung:

An einem Uhubrutplatz nahe Freiburg (Baden-Württemberg) wurde eine Infrarot-Videokamera installiert und das Geschehen am Brutplatz während der Balz, Brut und Jungenaufzucht kontinuierlich über 177 Kalendertage nahezu 2637 Stunden aufgezeichnet. Aus den Aufnahmen wurde ein sekundengenaueres Protokoll des ungestörten Verhaltens des beobachteten Uhu-Paares erstellt und mit MS Excel ausgewertet. Dieser erste Teil der Auswertung umfasst die Vorbalz- und Hauptbalzperiode bis zur Eiablage. Das Verhalten von Männchen und Weibchen während der Balz unterschied sich markant sowohl in qualitativer wie quantitativer Hinsicht. Mit 47:44 h hielt sich das Männchen bei insgesamt 139 Besuchen in 34 Nächten fünfmal länger und 4,8-mal häufiger am Brutplatz auf als das Weibchen. Kennzeichnend für das Männchen waren zahlreiche Kurzbesuche unter 5 Minuten Dauer, die gut zwei Drittel aller Besuche ausmachten. Bis zu neun Besuche pro Nacht wurden verzeichnet (Mittelwert: $4,1 \pm 2,2$). Daneben gab es 14 Besuche von über 1 h Länge, gehäuft in der Spätphase der Balz. Besuche des Weibchens wurden ebenfalls zahlreicher gegen Ende der Balz, waren aber in ihrer Länge deutlich weniger differenziert als die des Männchens. Typische Verhaltensweisen und Signale der Balz (Rufe, Tanz, Muldendrehen, Scheinbrüten, Futterübergaben u. a.) wurden detailliert erfasst, protokolliert und ausgewertet. Alle idealtypischen Verhaltensweisen, die man von der Balz erwartet, wurden von dem langjährig in diesem Revier etablierten und erfolgreich reproduzierenden Uhu-Paar praktiziert. Daneben gab es eine Reihe überraschender Befunde. Das Männchen wurde mehrfach über Stunden in der Nestmulde liegend angetroffen ('Brutzeigen'). Insbesondere in der letzten Woche vor der Eiablage verbrachte das Weibchen ebenfalls mehrere Stunden liegend am Brutplatz bei wiederholtem 'Probeliegen' (Scheinbrüten) während der Nachtstunden. Futterübergaben an das Weibchen fanden nicht in der erwarteten Häufigkeit und Regelmäßigkeit statt. Das deutet darauf hin, dass Futterreize bei der Bewerbung des Brutplatzes durch das Männchen während der Balz eine geringere Rolle spielen als akustische und optische Signale. Die Balzperiode endete am 22. Februar mit der Ablage des ersten Eis. Einige für das Balzverhalten typische Szenen sind über www.youtube.com abrufbar.

6. Literatur

- BOSCH, S., T. HAALBOOM & P. LURZ (2016): Den Nistkastengeheimnissen auf der Spur: Möglichkeiten und Grenzen der Videoüberwachung von Bruthöhlen. – *Vogelwarte* 54: 125-136.
- HARMS, C. (2015): Lust und Frust beim Arbeiten mit Überwachungskameras an Uhubrutplätzen – ein Erfahrungsbericht. In: F. RAU, R. LÜHL & J. BECHT (Hrsg.): 50 Jahre Schutz von Fels und Falken. – Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg 31 (Sonderband): 227-238.
- HARMS, C. (2016 a): Das Rufverhalten des Uhus (*Bubo bubo*) – I. Haupt- und Herbstbalz im Vergleich. – *Eulen-Rundblick* 66: 54-67.
- HARMS, C. (2016 b): Das Rufverhalten des Uhus (*Bubo bubo*) – II. Über den Einfluss von Witterung und Mondphase. – *Eulen-Rundblick* 66: 67-72.
- HARMS, C. (2017): Unmittelbare Einblicke in das ungestörte Verhalten von Uhus (*Bubo bubo*) am Brutplatz – Auswertung von Infrarot-Videoaufnahmen während Balz, Brut und Jungenaufzucht. Teil II: Das Geschehen am Brutplatz während der Brut. – *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 9: 92-122.
- HARMS, C., & R. LÜHL (2015): Anmerkungen zur Herbstbalz des Uhus im Raum Freiburg. In: F. RAU, R. LÜHL & J. BECHT (Hrsg.): 50 Jahre Schutz von Fels und Falken. – Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg 31 (Sonderband): 215-225.
- HARMS, C., F. RAU & R. LÜHL (2015): Der Uhu (*Bubo bubo* L.) am Südlichen Oberrhein – Bestand und Gefährdung. – *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 8: 25-40.
- KNIPRATH, E. (2016): Wie können wir das Publikum an unserer Arbeit beteiligen? Oder: Eulenwissen schaffen, statt Eulenwissenschaft zu konsumieren. – *Eulen-Rundblick* 66: 34-35.
- KNIPRATH, E., S. STIER-KNIPRATH, C. GEIDEL & A. SCHNEIDER (2013): Zu Nestzeigeaktivitäten des Uhus *Bubo bubo* im Herbst. – *Eulen-Rundblick* 63: 88.
- NIELSEN, J. S., J. W. LASSEN, T. B. LARSEN, H. OVERGÅRD, I. H. SØRENSEN, K. DICHMANN & P. SUNDE (2015): Video analysis as a method for examining feeding biology of the Eurasian Eagle Owl *Bubo bubo*. – *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 109: 161-166. [Dänisch mit englischer Zusammenfassung]
- PENTERIANI, V. (2002): Variation in the function of eagle owl vocal behavior: territorial defence and intra-pair communication? – *Ethology Ecology & Evolution* 14: 275-281.
- PENTERIANI, V., M. GALLARDO & H. CAZASSUS (2002): Conspecific density biases passive auditory surveys. – *Journal of Field Ornithology* 73: 387-391.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Christian Harms
Brandensteinstr. 6
D-79110 Freiburg / Br
cth-frbg@go4more.de

Zusätzliche Informationen und Download publizierter Untersuchungsergebnisse unter
www.researchgate.net/profile/Christian_Harms2/contributions

Unmittelbare Einblicke in das ungestörte Verhalten von Uhus (*Bubo bubo*) am Brutplatz – Auswertung von Infrarot-Videoaufnahmen während Balz, Brut und Jungenaufzucht

Teil II: Das Geschehen am Brutplatz während der Brut

Christian Harms

Summary:

HARMS, Ch. (2017): Direct insights into the undisturbed behaviour of Eagle Owls (*Bubo bubo*) at their nesting site – Evaluation of extensive infrared video recordings during courting, brooding and chick rearing. Part II: Activities and behaviours at the nest site during the egg laying and incubation period. – Naturschutz südl. Oberrhein 9: 92-122.

The undisturbed behaviour of Eagle Owls at a nesting site near Freiburg (Baden-Württemberg) has been recorded continuously for 177 days by means of an IR-video camera, covering all phases of courting/mating, egg incubation and rearing of the chicks. Two thirds of the recordings covered 100% of the night hours thus disclosing the nest-site activities of this nocturnal species during the reproductive phase. From 2637 hours of recorded material a detailed record of activities has been extracted and subjected to evaluation using MS Excel. This report describes the activities and behaviours of the owls during the egg incubation period up to the hatching of the chicks. During this period the male brought 111 prey items to the nest site, more than 85% of which were mice (*Microtus*) and vole (*Arvicolinae*) species. Birds accounted for 10% of the diet. Smaller prey were immediately swallowed by the female, while larger prey items were always consumed outside the nest. Temporarily, prey import during the egg incubation period fell short of the female's feeding requirements, and no prey was delivered in 4 nights of the period. Defecation never occurred at the nest site, and pellets were also disposed of primarily off-site. The female was recorded leaving the nest 169 times in total, on average 4 times per night, for reasons of self maintenance (idiomotion, defecation), or consumption of larger prey items. Eggs were turned on average every 57 minutes during night hours, and less during daytime. Unexpectedly, in the midst of the incubation period during 17 nights, the male tried to copulate but was always rejected forcefully by the brooding female. During this phase less prey was delivered by the male and generally later in the night. Prey delivery increased significantly during the hatching phase.

Keywords: *Bubo bubo*, Eagle Owl, behaviour, nesting site, infrared (IR), camera, video recording, surveillance, IR illumination, egg incubation, hatching, feeding, prey delivery, copulation, monitoring, reproduction, Upper Rhine valley, Baden-Württemberg.

1. Einleitung

Der Zugang zu erschwinglichen Überwachungskameras hat in den letzten Jahren einen erstaunlichen Aufschwung in zahlreichen Bereichen der beobachtenden Biologie bewirkt. Davon profitiert haben sowohl unzählige Projekte mit Zielsetzung Monitoring (Bestandserfassung) als auch solche mit Fokus auf dem Verhalten von Tieren. Infrarot-Kameras haben zudem erstmals ungeahnte Einblicke in das Verhalten nachtaktiver Tiere ermöglicht, so auch Uhus (HARMS 2017; www.uhu.webcam.pixtura.de/tagebuch). Parallel hierzu haben sich die technischen Möglichkeiten der Kommunikation von Bild- und Toninformationen rasant entwickelt, so dass heute Videoaufnahmen jeglicher Art über diverse Internetkanäle weltweit zugänglich gemacht und verbreitet werden können. Das Angebot jederzeit abrufbarer Webcams, die einem in-

teressierten Publikum „live“ Einblick in das Geschehen an Vogelbrutplätzen gewähren, hat in den letzten Jahren sprunghaft zugenommen. Eine kleine Auswahl (mit Schwerpunkt auf Eulen) findet sich auf den folgenden Seiten: www.eulenwelt.de; www.storchenecke.de/eulen_webcams.htm; www.tierwebcams.de; www.vivara.de/webcams; www.memmingen-unterallgaeu.lbv.de/webcams/schleiereulen-webcam.html; <http://www.lbv-kempton-oberallgaeu.de/waldkauzcam.html>.

Einige dieser Webseiten verfügen mittlerweile über eine fachkundige Kommentierung, die gerade Laien das Verständnis der präsentierten Vorgänge und episodischen Szenen erleichtert. Ein gelungenes Beispiel ist die von der EGE (Europäische Gesellschaft zum Schutz der Eulen) betriebene Uhu-Webcam (www.uhu.webcam.pixtura.de/tagebuch) an einem Brutplatz in der Eifel.

Dennoch bleibt die Fülle an solcherart zugänglichen Informationen und Eindrücken (bei aller guten Absicht des freien Zugangs) in der Regel im Episodischen stecken: der Gesamtzusammenhang fehlt ebenso wie eine ordnende Extraktion – vor lauter Bäumen fällt es schwer, den Wald zu erkennen. Der Nutzer bleibt weitgehend allein gelassen, in der Rolle des Konsumenten verhaftet, der edukatorische Mehrwert der Webcams bleibt somit überschaubar. Was fehlt, sind Auswertungen, die in gedrängter Form die Datenfülle aufarbeiten, komprimieren, zusammenfassen, einen Kontext herstellen, eine fachkundige und planvolle Einordnung vornehmen, um letztendlich eine erinnerbare und verwertbare Erkenntnis und ein echtes Verständnis der visuellen Erfahrung im Gesamtzusammenhang zu ermöglichen. Das fundamentale Problem jeder Videoaufnahme, dass nämlich die Wiedergabe (oder Betrachtung) in der Regel die gleiche Zeit beansprucht wie die Aufnahme, verlangt nach einer Lösung. Zumeist ist es die immense Datenfülle, und damit der resultierende Bearbeitungsaufwand, die einer übergreifenden wissenschaftlichen Analyse und Aufbereitung von Videoaufzeichnungen im Rahmen einer Gesamtbetrachtung entgegen stehen. Hieraus erklärt sich der notorisch episodische Charakter aller Webcams und der Mangel an nützlichen, komprimierenden Aufarbeitungen. Vermutlich ist dies nur eine vorübergehende Diagnose, denn an Lösungen wird bereits gearbeitet. So liefert z.B. BOSCH (2012) eine komprimierte, auf Videoaufzeichnungen basierende Auswertung des Brutverhaltens von Gartenrotschwänzen (*Phoenicurus phoenicurus*), mit interessanten neuen Details zur Brutbiologie. Auch gemeinschaftliche Auswertungen durch Beteiligung interessierter Laien im Sinn von „Citizen Science“ sind als Lösungsweg vorgeschlagen worden (KNIPRATH 2016) und harren der Realisierung. Hier wird nun der Versuch unternommen, die immense Fülle an aufgezeichneten Videoinformationen über das ungestörte Verhalten von Uhus an einem Freilandbrutplatz auszuwerten und inhaltlich komprimiert in schriftlicher Form darzustellen.

Dazu wurde an einem Uhubrutplatz in der Nähe von Freiburg eine IR-Videokamera installiert und das Verhalten eines Uhupaars während Balz, Brut und Jungenaufzucht Nacht für Nacht aufgezeichnet, protokolliert und detailliert aufgearbeitet. Im ersten Teilbericht wurde das Verhalten der Uhus während der Balz im Gesamtzusammenhang dargestellt (HARMS 2017). Auf technische Details, Probleme der Realisierung und praktische Schwierigkeiten im laufenden Betrieb bin ich früher bereits eingegangen (HARMS 2015). Der hier vorgelegte zweite Teilbericht befasst sich mit dem Verhalten der Uhus während der Brutzeit bis zum Schlupf der Küken.

2. Methodik

Über den Brutplatz, die Einrichtung der IR-Kamera sowie die Spezifikationen der Installation und des Betriebs gibt der erste Teil des Auswertungsberichts Auskunft (HARMS 2017). Die Auswertung erfolgte mittels MS Excel anhand eines detaillierten Protokolls aller Geschehnisse, die aus den Videoaufzeichnungen extrahiert wurden. Verwendete statistische Methoden basieren auf dem Handbook of Biological Statistics (MCDONALD 2014).

Vereinfachend wird als „Nacht“ der Zeitraum zwischen Sonnenuntergang (SU) und Sonnenaufgang (SA) definiert, als „Tag“ gilt der Zeitraum zwischen SA und SU, sofern nicht anders beschrieben. Die Auf- und Untergangszeiten beziehen sich auf Freiburg/Br. (www.sonnenaufgang-sonnenuntergang.de). Wenn nicht anders vermerkt, bezeichnen Datumsangaben den Kalendertag, an dem die jeweilige Aufzeichnung (nach Akkuwechsel) begonnen wurde, inklusive der nachfolgenden Nachtstunden über den SA des nächsten Tages hinaus bis zum Ende der Aufnahme. Aktivitäten nach Mitternacht werden demnach unter dem kalendarischen Datum des Vortages geführt. Abweichungen hiervon sind entsprechend formuliert.

Verwendete Abkürzungen:

BP - Brutplatz; h - Stunden; IR - Infrarot; MEZ - Mitteleuropäische Zeit (Winter), MESZ - Mitteleuropäische Sommerzeit; min - Minuten; min. - minimal; max. - maximal; MW - Mittelwert; SA - Sonnenaufgang; sek - Sekunden; StAbw - Standardabweichung; SU - Sonnenuntergang

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Die Videoaufnahmen im Überblick

Die Videoaufzeichnungen, welche die Grundlage dieser Auswertung bilden, umfassen die Geschehnisse am observierten BP während der Brutperiode 2015, beginnend mit der Ablage des ersten Eis am 22. Februar bis zum Schlüpfen des 3. und letzten Kükens in den Morgenstunden des 4. April. Einige Eckdaten sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Die Aufzeichnungen erfassen die Nachtstunden des Brutzeitraums zu 100% an allen Kalendertagen der Brutperiode und zusätzlich knapp 42% der Tagesstunden.

Bei einer durchschnittlichen Aufzeichnungsdauer von 17:03 h pro Aufnahmetag entfielen auf das Geschehen während der Nachtstunden 71%, auf die Tagesstunden knapp ein Drittel (29%) der Gesamtdauer der Aufzeichnungen.

Tab. 1: Eckdaten der Videoaufzeichnungen am Uhu-brutplatz während der Brutperiode 2015.

Aufzeichnungstage	Brutphase
	22.2. - 3.4.
Kalendertage	41
Aufzeichnungstage	41
Aufnahmedauer gesamt [h:min]	699:10
davon - Nachtstunden (= Zeit von SU bis SA)	495:57
- Tagesstunden (= Zeit von SA bis SU)	203:13
mittlere Aufnahmedauer [h:min] / Aufnahmetag	17:03
min. Aufnahmedauer [h:min] / Aufnahmetag	14:05
max. Aufnahmedauer [h:min] / Aufnahmetag	28:45

3.2 Das Verhalten des Uhuweibchens während der Brutperiode

Während der 52-tägigen Balzperiode machten die Aktivitäten des Uhumännchens den größeren Teil des Gesamtgeschehens am Uhubrutplatz aus (HARMS 2017). Auf die Präsenzzeit der Uhus am BP entfiel dabei nur ein kleiner Bruchteil der Aufnahmezeit. Fast spiegelbildlich hierzu die Situation während der Brutzeit: sie ist gekennzeichnet durch eine nahezu ständige Präsenz des Weibchens, unterbrochen von gelegentlichen kurzen Absenzen, und mehr oder minder regelmäßigen Besuchen des Uhumännchens vor allem zum Zweck des Futtereintrags. Das Geschehen am BP während der Brutphase wird damit weitgehend von den Aktivitäten des Uhuweibchens dominiert.

Abb. 1 zeigt das Uhuweibchen in Bruthaltung am beobachteten BP.

Die Hauptaufgabe des Uhuweibchens während der Brutperiode besteht zweifellos in der Ablage, dem Schutz und der Bebrütung der Eier. Dazu zählt das regelmäßige Wenden und Belüften der Eier, um eine gleichmäßige, allseitige Bebrütung zu gewährleisten. Darüber hinaus muss das Weibchen seinen eigenen physischen und physiologischen Bedürfnissen in ausreichendem Maß Rechnung tragen: Ernährung, Ausscheidungen (Gewölle, Koten), sowie Gefiederpflege, einem Minimum an körperlicher Betätigung ('Gymnastik', Muskellockerung, Idiomotion) sowie Ruhe (Schlaf). In der englischsprachigen Fachliteratur wird hierfür der Begriff „self maintenance“ verwendet. Die Aufzeichnungen der IR-Videokamera liefern die dokumentarische Basis, aus der heraus all diese Verhaltenselemente protokollierbar, auswertbar und interpretierbar werden. Die nachfolgenden Abschnitte befassen sich mit allen Teilbereichen der Aktivitäten am BP während der Brutperiode.

3.2.1 Eiablage und Schlupf der Küken

Da Uhuweibchen bereits mit der Ablage des ersten Eis am BP liegend verbleiben und ihn in der Folge nur noch kurzzeitig verlassen (vgl. Abschnitt 3.2.2), kann der Beginn der Brut recht genau eingegrenzt werden. Ob und wann ein Ei gelegt wurde, ist sofort ersichtlich, wenn das Weibchen den BP bei ihrer nächsten Absenz verlässt. Schwieriger



Abb. 1: Das Uhuweibchen in Bruthaltung am beobachteten Brutplatz. Foto: Ch. HARMS.

ist die Bestimmung des Endes der Brutphase, da die Jungen zu unterschiedlichen Zeiten schlüpfen nach einer Inkubation von 32 - 35 Tagen; als Orientierung kann der Legeabstand gelten. Die zuerst geschlüpften Jungen werden bereits gehudert und gefüttert, während die zuletzt gelegten Eier noch bebrütet werden. Ein noch vorhandenes Ei kann dabei von den geschlüpften flaumigen Jungen verdeckt werden, so dass es nicht immer leicht erkennbar ist, selbst wenn das Weibchen den BP verlassen hat. In unserem Fall kam erschwerend hinzu, dass vor dem hellen Hintergrund des Kalkgesteins sich die Eier nur wenig abhoben.

Der Schlupf des Kükens aus dem letzten Ei gilt im Rahmen dieser Arbeit als das faktische Ende der Brutzeit. Die aus den Videoaufnahmen erkennbaren Rahmendaten der Eiablage und des Schlüpfens der Jungen sind in Tab. 2 zusammengefasst.

Die Angaben zur Eiablage bzw. zum Schlupfzeitpunkt basieren auf der jeweils ersten bzw. letzten Sichtung des betreffenden Eis während einer Absenz des Uhuweibchens. Unter Berücksichtigung der Häufigkeit der Absenzen (vgl. Abschnitt 3.2.2) ist davon auszugehen, dass die angegebenen Werte (Tab. 2) von den tatsächlichen Lege- bzw. Schlupfzeiten nicht mehr als 4-6 h abweichen. Beispielsweise lässt sich der Schlupf des ersten Kükens am 27.3. auf die Zeit zwischen 19:30 und 22 Uhr eingrenzen.

Der Legeabstand und die Brutdauer bewegten sich bei dem hier dokumentierten Uhu paar im Rahmen der erwarteten Werte (AEBISCHER 2008). Beim 3. Ei war allerdings bereits der Legeabstand gegenüber dem 2. Ei deutlich verlängert (Tab. 2). Der Schlupf des 3. Kükens erfolgte – unerwartet – mit auffälliger Verspätung, so dass sich eine Brutdauer von 35 Tagen ergab.

3.2.2 Absenzen vom Brutplatz

Nach gängiger Vorstellung besteht die Brutzeit in der Hauptsache aus dem ständigen Bebrüten der Eier von deren Ablage bis zum Schlupf der Küken. Bei dieser Betrachtungsweise gerät leicht aus dem Blickfeld, dass ein mengenmäßig geringfügiger aber funktional bedeutsamer Anteil der Brutzeit auf Absenzzzeiten des

Weibchens entfällt. Die Aufteilung in Präsenz- und Absenzzzeiten ist das Resultat einer ständigen Optimierung zwischen widerstrebenden Interessen. Diese Aufteilung ist keineswegs statisch, sondern ist auf die Erfordernisse der jeweiligen Entwicklungsphase abgestimmt und damit erstaunlich variabel und dynamisch. In unserem Fall akkumulierten sich die Zeiten, an denen das Uhuweibchen nicht am BP präsent war, auf 2,1 % der gesamten Brutzeit und 2,9 % bezogen auf die Nachtstunden während der Brutzeit. Die Videoaufzeichnung erlaubt eine präzise Analyse des Absenzverhaltens sowohl in quantitativer Hinsicht als auch in seinem zeitlichen Verlauf und in Relation zur jeweiligen Entwicklungsphase. Deshalb interessiert nicht nur, wann und wie lange das Weibchen sich vom BP entfernt, sondern auch, ob die Absenzzzeiten gewissen Regeln oder Mustern folgen, welchem Zweck sie dienen, und wie sie im Gesamtzusammenhang der voranschreitenden Entwicklung von Gelege und Jungen zu bewerten sind.

Jede Absenz birgt grundsätzlich eine Gefahr für das Gelege, da der unmittelbare Schutz durch das Weibchen zeitweise aufgegeben wird. Eine Gefährdung ergibt sich durch die gute Sichtbarkeit der Eier für Prädatoren sowie im Hinblick auf eine mögliche Schädigung der Embryonen bzw. Föten durch Auskühlung oder Durchnässung der Eischale, was den Sauerstofftransfer durch die Schale blockiert. Das Weibchen wird demnach bestrebt sein, die Absenzzzeiten so kurz wie möglich zu halten. Ermöglicht wird diese Maximierung der Präsenzzeit und damit eine weitgehend konstante Bebrütung der Eier nur durch die intensive Kooperation mit dem Uhumännchen, das die Nahrungsversorgung des Weibchens während der Brutzeit übernimmt. Zum besseren Schutz vor tagaktiven Nesträubern entfernt sich das Uhuweibchen ausschließlich während der Nachtstunden vom BP, wenn die hohe Sichtbarkeit der leuchtend weißen Eier eine geringere Gefährdung darstellt als am Tag. Am Tag wird der BP nur in einer akuten Bedrohungssituation (z.B. bei massiver Störung) verlassen.

Tab. 2: Rahmendaten zur Eiablage und zum Schlupf der Jungen. Umstellung von MEZ auf MESZ erfolgte am 29.3.2015, 2.00 Uhr; * basierend auf dem Zeitpunkt der ersten bzw. letzten Sichtung.

	1. Ei	2. Ei	3. Ei
Erste Sichtung [Datum / Uhrzeit]	22.2.2015 / 18:20	25.2.2015 / 2:05	28.2.2015 / 18:18
Letzte Sichtung [Datum/ Uhrzeit]	27.3.2015 / 22:06	29.3.2015 / 20:02	4.4.2015 / 8:34
Legeabstand* [h]	--	55:45	88:13
Schlupfabstand* [h]	--	44:56	132:32
Brutdauer [Tage]	33	32	35

Unter funktionalen Gesichtspunkten lassen sich vier Absenztypen unterscheiden (Tab. 3). Insgesamt 169-mal verließ das Weibchen den BP an den 41 Tagen der Brutperiode, d.h. ein- bis 7-mal pro Nacht (MW 3,95; Median 4). Wie sich die 169 Absenzen auf die Brutzeit verteilen, ist aus Abb. 2 ersichtlich. In der Summierung ergibt sich eine Gesamtdauer aller Absenzen von 14:27:40 h. Auf jede Nacht entfallen damit rechnerisch im Mittel 21:10 min, an denen das Weibchen

nicht am BP präsent war. Über alle Absenzen gerechnet ergibt sich eine mittlere Absenzdauer von 5:08 min pro Absenz. Für die verschiedenen Absenztypen gelten jedoch recht unterschiedliche Mittelwerte: die Absenztypen A, C und D waren tendenziell von kürzerer Dauer, die Beuteabsenzen Typ B nahmen hingegen mit durchschnittlich 10 min deutlich mehr Zeit in Anspruch und waren offensichtlich mit der Art der Beute korreliert (vgl. Abschnitt 3.4).

Tab. 3: Eigenschaften der verschiedenen Absenztypen während der Brutzeit.

Kategorie	Typ A	Typ B	Typ C	Typ D
Bezeichnung	Abendabsenz	Beuteabsenz	Zwischenabsenz	Morgenabsenz
Definition	erste Absenz nach SU	Abflug mit Beute nach deren Übernahme am BP	alle weiteren Absenzen ohne erkennbaren Anlass	letzte Absenz vor SA
Zweck	Kot absetzen, Gewölle auswürgen, Idiomotion	Kröpfen größerer Beutetiere	Idiomotion, u.a.	Kot absetzen, Gewölle auswürgen, Idiomotion
Anzahl während der Brutperiode (41 Tage)	39	20	74	36
Tage mit entsprechender Aktivität während der Brutzeit	39 von 41	16 von 41	38 von 41	36 von 41
Gesamtdauer während der Brutperiode [h:min:sek]	3:17:06	3:21:28	5:45:14	2:03:52
Mittlere Dauer [min:sek] pro Absenz	5:03	10:04	4:37	3:29
min. / max. Dauer [min:sek]	1:59 / 20:15	3:00 / 35:00	0:13 / 16:10	1:04 / 10:04
Median [min:sek]	3:29	6:33	3:26	3:01
Anteil an der Brutzeit [%]	0,47	0,48	0,82	0,30

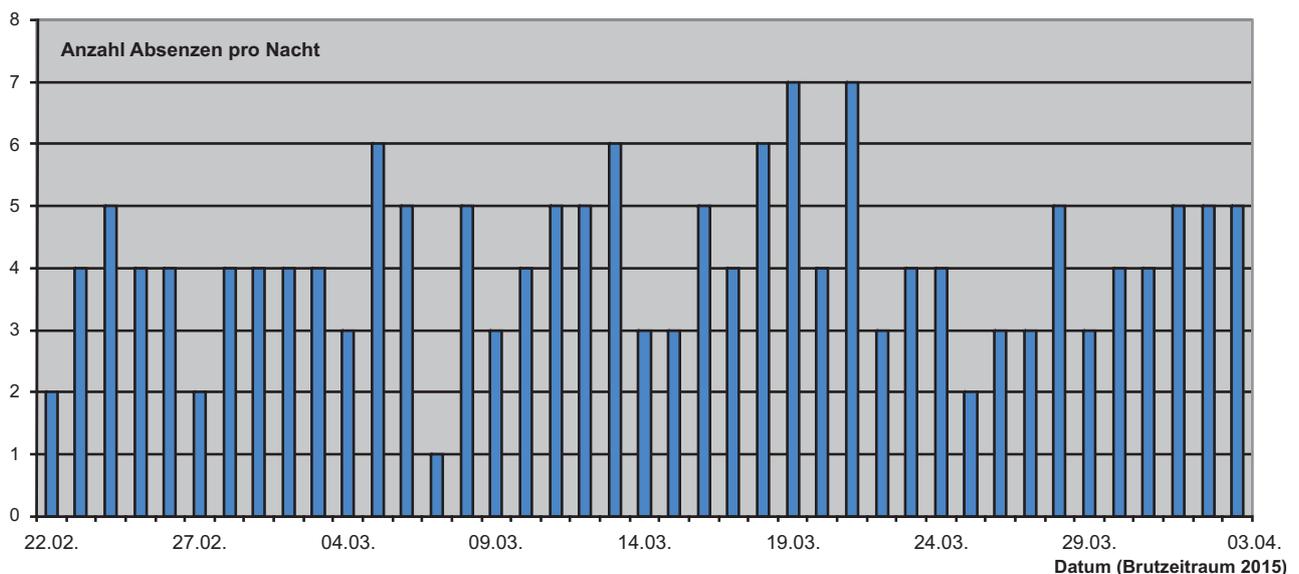


Abb. 2: Anzahl und zeitliche Verteilung der Absenzen des Uhuweibchens vom Brutplatz während der Brutzeit (N = 169).

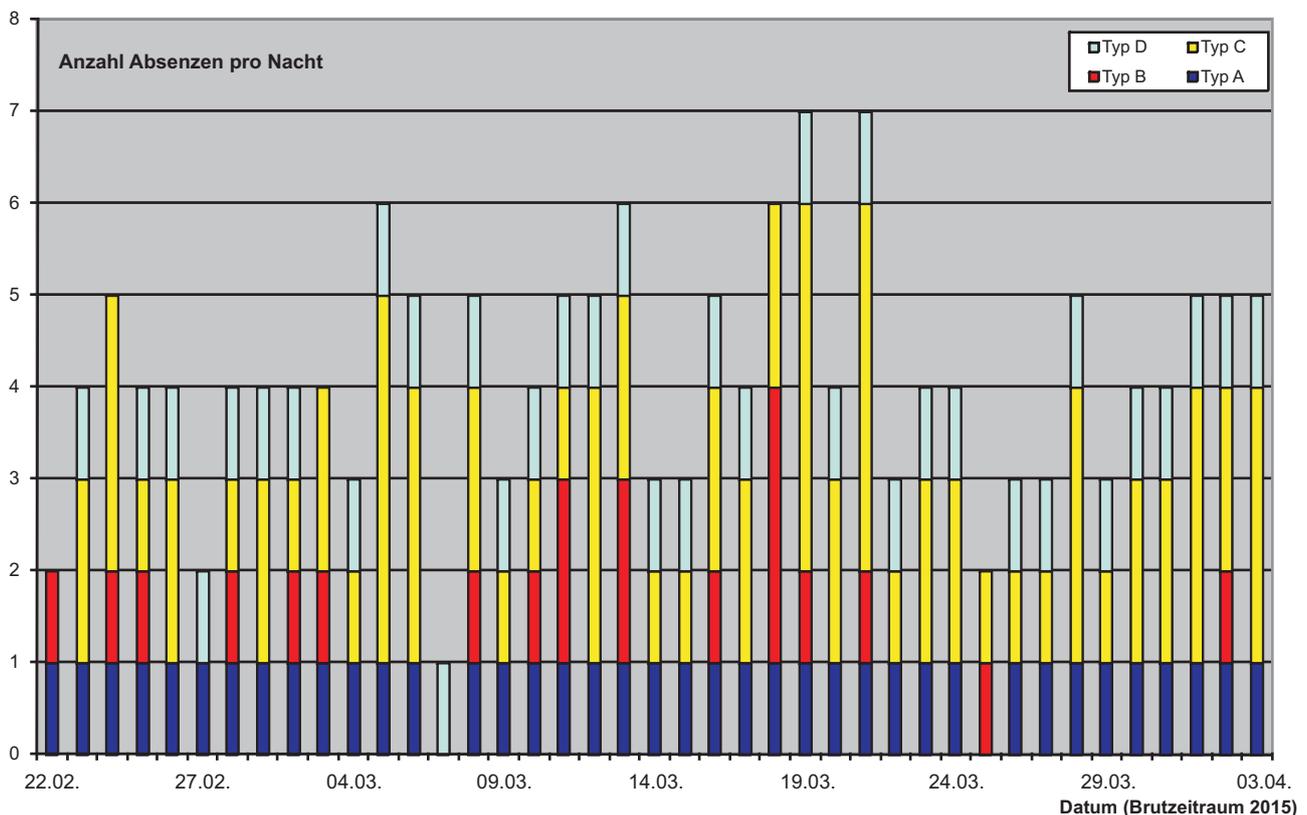


Abb. 3: Anzahl und zeitliche Verteilung der verschiedenen Absenztypen während der Brutzeit (N = 169).

In Abb. 3 ist dargestellt, wie sich die verschiedenen Absenztypen auf die Nächte der Brutperiode verteilen. Auf die Häufigkeit, die Dauer sowie die zeitliche Verteilung wird in der Besprechung der einzelnen Absenztypen näher eingegangen. In der Darstellung der Abb. 3 sind sowohl die unterschiedliche Anzahl der verschiedenen Absenztypen als auch die Lücken, d.h. das Ausbleiben eines bestimmten Absenztyps in einer bestimmten Nacht, besonders leicht erkennbar.

Für die meisten Nächte ist eine Kombination der verschiedenen Absenztypen typisch, wobei die hohe Variabilität besonders beim Typ C auffällt, ebenso wie die unregelmäßige Verteilung des Typs B. Auf die Dauer der Absenzen, gesamthaft pro Nacht und für jeden Absenztyp separat, wird weiter unten noch genauer eingegangen. Nachfolgend werden einige Besonderheiten der verschiedenen Absenztypen erläutert, die sich aus der Auswertung der Videoaufnahmen ergeben.

Abendabsenzen (Typ A)

Mit erstaunlicher Konstanz und beinahe täglich, nämlich an 39 von 41 Tagen (95%) während der Brutzeit, verließ das Weibchen bereits kurz nach SU den BP zu einer ersten Absenz. Für 22 (d.h. knapp 60%) der Bruttage gilt, dass der Abflug vom BP im Mittel weniger als 30 min nach SU erfolgte, der früheste Abflug

war bereits 4½ min nach SU. 90% der ersten Abendabsenzen erfolgten in der ersten Stunde nach SU. An 4 Tagen während der Brutzeit fand die erste abendliche Absenz des Uhuweibchens aus verschiedenen Gründen erst mit einer Verzögerung von 1 bis 2:41 h statt (vgl. Tab. 4). In zwei Fällen war es ein frühabendlicher Beuteeintrag des Männchens, der den ersten Abflug des Weibchens vom BP hinauszögerte.

An zwei weiteren Abenden war kein äußerer Anlass feststellbar. An zwei Tagen (7.3. und 25.3.) kam es überhaupt nicht zu einem Abflug des Weibchens in den frühen Abendstunden (Abb. 3). Eine unmittelbare, einleuchtende Erklärung hierfür war aus den Videoaufnahmen nicht ersichtlich.

Funktional ist diese hohe Verhaltenskonstanz leicht erklärbar: In keinem einzigen Fall wurde in unseren Videoaufzeichnungen registriert, dass das Uhuweibchen seinen Kot am BP absetzt. Kot wird ausschließlich **außerhalb** des BP abgesetzt, wobei die Platzierung häufig an herausgehobenen Stellen erfolgt, und dient der visuellen Markierung des Brutreviers (PENTERIANI & DELGADO 2008). Der konsequente Verzicht aufs Koten am BP hält diesen sauber und unauffällig und dient somit der Tarnung und dem Schutz vor unerwünschter Aufmerksamkeit seitens Konkurrenten und Prädatoren. Lange Tagesstunden ohne Kotabgabe – der BP wird untertags außer bei unmittelbarer Gefahr vom

Tab. 4: Zeitliche Verteilung des Beginns der ersten Abendabsenzen (Typ A) während der Brutzeit.

Abendabsenzen Typ A	Zeit nach SU [min:sek]	
Datenumfang	ohne 4 Absenzen beginnend > 1 h nach SU	alle Absenzen Typ A
Anzahl	35	39
Mittelwert ± StAbw	26:59 ± 12:57	34:49 ± 28:53
Median	24:51	25:43
min / max	4:31 / 55:44	4:31 / 2:40:52

Weibchen nicht verlassen – dürften dazu führen, dass das Weibchen am Abend einen starken Drang verspürt, den Darm zu entleeren, und daher die früheste Gelegenheit nutzt, sobald die fortschreitende Dämmerung einen gewissen Schutz bietet. In gleicher Weise gelten diese Überlegungen auch für das Auswürgen von Gewölle, das nur in ganz wenigen Fällen am BP beobachtet wurde und demnach überwiegend außerhalb stattfand.

Für Beobachter des Brutgeschehens, etwa zum Zweck des BP-Monitorings, eröffnet der recht zuverlässige frühabendliche Abflug des Uhuweibchens vom BP eine willkommene Möglichkeit, Brutbeginn und Brut visuell zu bestätigen, insbesondere dann, wenn der BP selbst nicht direkt einsehbar und das brütende Weibchen dort nicht sichtbar ist. Für die Beobachtung von besonderem Vorteil und Belang ist der Umstand, dass diese erste Abendabsenz in der Regel noch bei ausreichender Beleuchtung erfolgt und folglich gut zu beobachten ist. Aufschlussreich ist auch ein Blick auf die Dauer dieser Absenzen und ihre Verteilung während des Brutgeschehens. Einige Kenndaten hierzu sind in Tab. 5 zusammengestellt.

Die Darstellung der zeitlichen Verteilung während der Brutzeit eröffnet weitere Einsichten. Abb. 4 zeigt deutlich, dass die mittlere Absenzdauer durch einige längere Absenzen verzerrt wird. Für 80% der Absenzen in der Abenddämmerung gilt eine Abwesenheitsdauer von 2

Tab. 5: Dauer der ersten Absenzen in der Abenddämmerung (Abendabsenzen Typ A).

Absenzen Typ A (22.2.-3.4.2015)	
Anzahl	39
Nächte mit Absenz Typ A	39 von 41
Gesamtdauer in der Brutzeit [h:min:sek]	3:07:26
Dauer/Absenz, Mittelwert ± StAbw [min:sek]	5:03 ± 3:37
Median [min:sek]	3:29
min / max [min:sek]	1:59 / 20:15

bis 7 Minuten (MW 3:53 min; Median 3:22 min). Offensichtlich häuften sich die längsten Absenzen in den frühen Abschnitten der Brutperiode, die Abwesenheitsdauer wurde zum Ende der Brutzeit hin tendenziell geringer (vgl. Trendlinie in Abb. 4).

Beuteabsenzen (Typ B)

Auch der zweite auffällige Absenztyp (Typ B) steht im Zusammenhang mit grundlegenden physiologischen Bedürfnissen des Weibchens, hier der Nahrungsaufnahme. Beide Absenztypen (Typ A, Typ B) sind damit dem Bereich „self maintenance“ zuzuordnen.

In keinem einzigen Fall zeigte sich in unseren Videoaufnahmen vom observierten Uhubrutplatz, dass größere Beute direkt am BP gekröpft (zerteilt und gefressen) wurde, weder vom Weibchen (nach Beuteübernahme), noch vom Männchen. Das gilt uneingeschränkt für die Balzperiode (HARMS 2017) ebenso wie für die Brutphase und ändert sich grundlegend erst mit der Fütterung der Jungen. Während der Brutperiode wurden kleinformige Beutetiere (Maus, Wühlmaus) vom Weibchen unmittelbar am BP verschluckt (vgl. Abschnitt 3.4). Beutestücke, die zum Schlucken ‘am Stück’ zu groß waren, wurden hingegen – ausnahmslos – außerhalb des BP gekröpft. Aus diesem Umstand definiert sich der Absenztyp B, der all jene Fälle umfasst, wo das Weibchen nicht direkt schluckfähige Beute am BP entgegennahm und sie hernach außerhalb des BP ‘verarbeitet’ hat.

Die für diesen Absenztyp (Typ B) ermittelten Kennzahlen aus den Videoaufzeichnungen sind in Tab. 6 zusammengefasst. Mit einer Gesamtdauer von 3:21:28 h bewegt sich dieser Absenztyp in der gleichen Größenordnung wie die Absenzen des Typs A, dabei entfielen jedoch insgesamt 20 derartige Absenzen auf nur 16 der 41 Bruttage. Das bedeutet zum einen, dass die mittlere Dauer der einzelnen Absenzen erheblich länger ausfällt als bei den Abendabsenzen des Typs A (Tab. 6). In manchen Nächten kam es zudem zu mehrfacher Beuteübergabe und jeweils direkt nachfolgend zur Absenz des Weibchens vom BP zum Zweck der Kröpfung (Abb. 5).

Die Häufigkeit und zeitliche Verteilung von Absenzen, die mit der Verarbeitung größerer Beutestücke in Zusammenhang stehen, ist naturgemäß eng korreliert mit der Jagdaktivität des Uhumännchens. Sofern das Männchen bei seiner Jagd nicht streng systematisch und nach erkennbarem Muster (‘Zeitplan’) vorgeht (dies eine eher unwahrscheinliche Annahme), muss man davon ausgehen, dass der Beuteeintrag am BP – analog zum opportunisti-

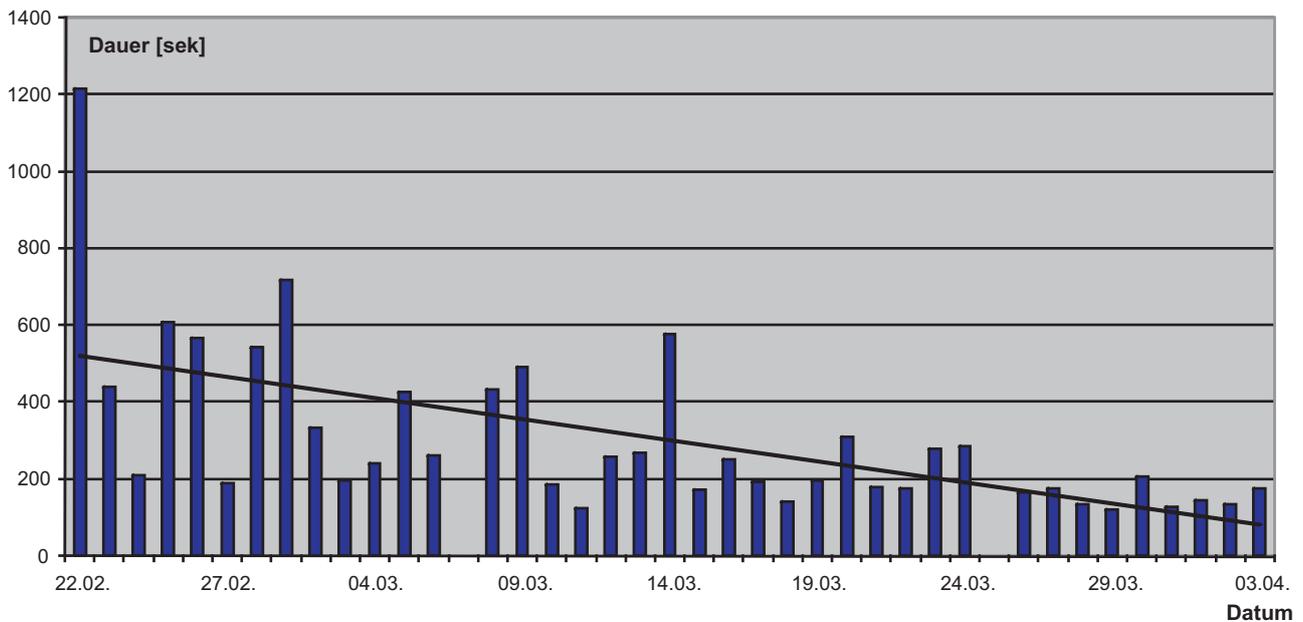


Abb. 4: Dauer und zeitliche Verteilung der ersten Abendabsenzen (Typ A) während der Brutzeit (N = 39).

sehen Jagdverhalten – vergleichsweise erratisch und zufällig erfolgt, irregulär zu unterschiedlichen Zeiten während der Nacht und nicht vorhersehbar. Entsprechend steht zu erwarten, dass Absenzen des Uhuweibchens, die auf Beuteeintrag und nachfolgende Verspeisung außerhalb des BP zurückgehen, keinem naheliegenden Muster folgen werden. Im Gegenteil, auf Beuteeintrag folgende Absenzen des Weibchens sollten sporadisch und irregulär auftreten. Die Dauer der durch Beuteeintrag und Beuteübernahme verursachten Absenzen des Weibchens sollten zudem variieren je nach Art und Größe der Beute (vgl. dazu Abschnitt 3.4). Wie sich all dies in der Verteilung der von der Kamera erfassten Beuteabsenzen Typ B niederschlägt, ist in Abb. 5 dargestellt (vgl. dazu auch Abb. 8). In 3 Nächten verließ das Weibchen den BP nicht nur einmal, sondern 2- bzw. 3-mal, um gerade vom Männchen übernommene Beutetiere zu kröpfen (Abb. 5).

Zur Darstellung und Beurteilung der Beuteversorgung während der Brutperiode wird auf Abschnitt 3.3.2 ver-

wiesen. In Abb. 5 sind allerdings nur jene Beuteinträge dargestellt, die aufgrund der Größe der Beute den Abflug des Weibchens vom BP erforderlich machten. Darüber hinaus gab es in der Brutphase eine Vielzahl von Beuteinträgen kleinerer Beutetiere, die vom Weibchen sofort am Stück verschluckt wurden und somit keine Beuteabsenz Typ B auslösten. Die Trendlinie in Abb. 5 lässt erkennen, dass längere Beuteabsenzen gehäuft in der Anfangsphase der Brut auftraten und zum Ende der Brutzeit deutlich zurückgingen. Größere Beute, die der Kröpfung bedurfte, wurde häufiger in den frühen Abschnitten der Brut eingetragen.

Auffällig und bemerkenswert im Hinblick auf die Verteilung der Beuteabsenzen Typ B erscheint der Umstand, dass im zeitlichen Zusammenhang mit dem Schlupf der Jungen ausnahmslos kleinformatige Beutetiere (Mäuse, Wühlmäuse) eingetragen wurden (vgl. Abschnitt 3.4). Diese wurden zur Fütterung der Jungen und zur Eigenversorgung des Weibchens direkt am BP verarbeitet. Hier liegt also eine markante Umstellung des Verhaltens vor: Während es im Verlauf der Brut (zur Eigenversorgung des Weibchens) niemals zu einer Beutekröpfung am BP kam, wurde nach dem Schlupf der Jungen jede Beute konsequenterweise am BP gekröpft, um die Jungen mit Beutestückchen angemessener Größe zu versorgen. Im Zusammenhang mit der Fütterung der Jungen deckte das Weibchen jeweils auch seinen eigenen Nahrungsbedarf, indem es nach Fütterung der Jungen verbliebene, überschüssige Beutereste selbst verschluckte.

Tab. 6: Dauer der Beuteabsenzen (Typ B) während der Brutzeit.

Absenzen Typ B (22.2.-3.4.2015)	
Anzahl	20
Nächte mit Absenz Typ B	16 von 41
Gesamtdauer [h:min:sek]	3:21:28
Dauer/Absenz, Mittelw. ± StAbw [min:sek]	10:04 ± 8:17
Median [min:sek]	6:33
min / max [min:sek]	3:00 / 35:00

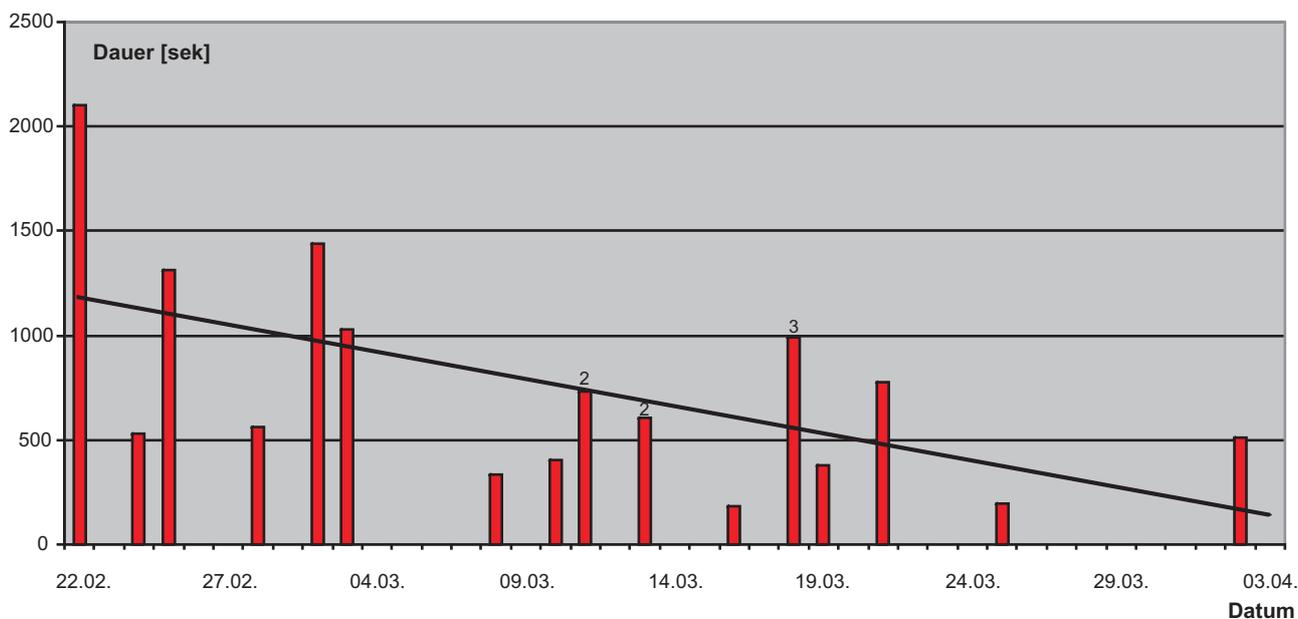


Abb. 5: Dauer und zeitliche Verteilung der Beuteabsenzen (Typ B, N = 20) während der Brutzeit (im Normalfall 1 pro Nacht, die Zahlen verweisen auf die abweichende Anzahl von Beuteabsenzen an 3 Tagen, die Säulenhöhe zeigt die kumulierte Dauer pro Nacht).

Die erste Beuteabsenz Typ B des Weibchens *nach* dem Schlupf der Küken (also das Verlassen des BP nach Übernahme eines größeren Beutestücks vom Männchen, welches die Kröpfung außerhalb des BP erforderlich machte) fand am Abend des 2. April statt und somit nach einer Spanne von 7 Tagen ohne jegliche Beuteabsenz, während derer nur kleinformati- ge Beutetiere am BP ‘verarbeitet’ wurden (vgl. Abb. 5). Allein schon aus statistischen Überlegungen muss in diesem Sachverhalt eher ein biologisch sinnvolles Vorgehen als purer Zufall vermutet werden (vgl. Abschnitt 3.3.2).

Zwischenabsenzen (Typ C)

Bei den als Zwischenabsenzen Typ C bezeichneten Absenzen handelt es sich um alle weiteren erfassten Fälle von Abwesenheit des Uhuweibchens vom BP, welche nicht den Typen A, B oder D zugeordnet werden können. Der unmittelbare oder funktionale Anlass für Absenzen

Tab. 7: Dauer der Zwischenabsenzen (Typ C) während der Brutzeit.

Absenzen Typ B (22.2.-3.4.2015)	
Anzahl	74
Nächte mit Absenz Typ C	38 von 41
Gesamtdauer [h:min:sek]	5:45:14
Dauer/Absenz, Mittelw. ± StAbw [min:sek]	4:37 ± 3:29
Median [min:sek]	3:26
min / max [min:sek]	0:13 / 16:10

des Typs C ist aus den Videoaufzeichnungen nicht erkennbar. Es handelt sich um die im Hinblick auf Häufigkeit (N=74), Dauer (5:45 h) und zeitliche Verteilung der Absenzen bedeutsamste und zugleich heterogenste Gruppierung (Tab. 7, Abb. 6, Abb. 8).

In 3 der 41 Brutnächte wurde keine Absenz Typ C registriert (Abb. 3, Abb. 6), in den anderen Nächten kam es zu 1 bis 4 Abflügen des Weibchens vom BP, wobei die Dauer der Abwesenheit von wenigen Sekunden bis über 16 Minuten pro Absenz reichte. Über den Zweck der Absenzen geben die Videoaufnahmen keine Auskunft. Es könnte sich um zusätzliche Kotabsetzungen handeln, um Gewöllausscheidung, um gymnastische Aktionen zum Zweck der Muskellockerung (Idiomotion) oder auch Gelegenheiten zur erweiterten Gefiederpflege.

Möglicherweise wurden manche dieser Absenzen auch zu Kopulationen genutzt. An der Trendlinie in Abb. 6 ist erkennbar, dass auch die Zwischenabsenzen Typ C im Verlauf der Brutzeit tendenziell abnehmen.

Morgenabsenzen (Typ D)

Typ D Absenzen sind die frühmorgendliche Entsprechung zu den Abendabsenzen Typ A. Die langen Tagesstunden bei der Bebrütung des Geleges lassen sich mit entleertem Darm leichter überstehen. Das Uhuweibchen verlässt daher regelmäßig den BP in den frühen Morgenstunden, um vorsorglich Kot abzusetzen. Bei den Morgenabsenzen Typ D zeigt sich

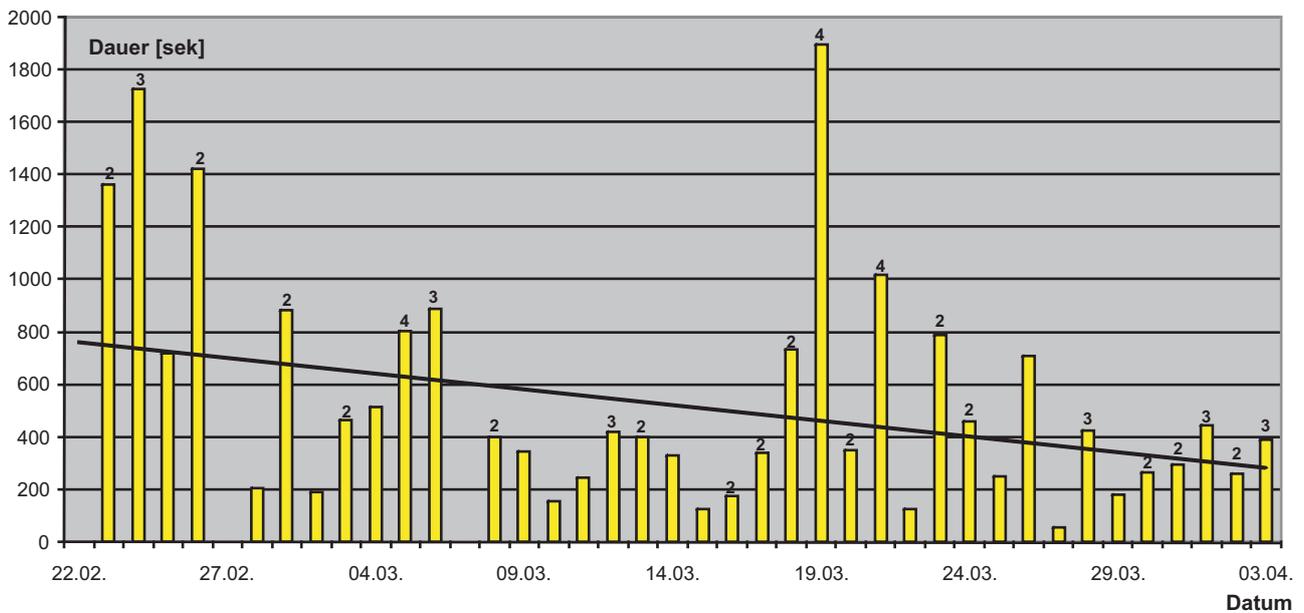


Abb. 6: Dauer und zeitliche Verteilung der Zwischenabsenzen (Typ C, N = 74) während der Brutzeit (die Zahlen verweisen auf die Anzahl der Absenzen pro Nacht, sofern >1, die Säulenhöhe zeigt die kumulierte Dauer pro Nacht).

eine vergleichbare Verhaltenskonstanz wie bei den abendlichen Absenzen Typ A. Kennzahlen zur Dauer der Morgenabsenzen Typ D sind in Tab. 8 zusammengestellt.

Es wurden 36 diskrete Morgenabsenzen Typ D festgestellt, bei denen das Uhuweibchen geraume Zeit vor SA den BP verließ, vermutlich um ein letztes Mal vor Tagesanbruch Kot und/oder Gewölle abzusetzen. Die Dauer dieser Absenzen war in der Regel mit 1 bis 10 min (MW 3:29 min) vergleichsweise kurz (Tab. 8, Abb. 7), so dass in der Summierung über die Gesamtdauer der Brutperiode nur etwa 2 h auf Absenzen dieses Typs entfielen.

Im Rahmen der registrierten Morgenabsenzen Typ D verließ das Weibchen den BP etwa eine Stunde vor SA

(Tab. 8). Wenn die morgendliche Absenz in Kombination mit einer Beuteabsenz Typ B erfolgte, fand der Abflug oft auch deutlich früher statt, im Extrem bis nahezu 3 h vor SA. Was die Abflugzeit in Relation zum SA angeht, zeigen die Morgenabsenzen Typ D eine größere Streubreite als die Abendabsenzen Typ A (Tab. 8, Tab. 4). Aus funktionaler Sicht kann dies nicht verwundern, da es sich am Morgen um eine vorsorgliche Kotabsetzung handelt, am Abend hingegen um eine Dringlichkeitsmaßnahme.

An 5 Tagen während der Brutzeit wurde keine eigentliche Morgenabsenz registriert (Abb. 3, Abb. 7). An diesen Tagen hatte das Weibchen nach einer erfolgten Beuteübernahme den BP in den frühen Morgenstunden verlassen. Es steht zu vermuten, dass es bei dieser Ge-

Tab. 8: Dauer der Morgenabsenzen (Typ D) während der Brutzeit.

Absenzen Typ D (22.2.-3.4.2015)		
Datenumfang	Nur diskrete Absenzen Typ D	Inkl. 5 Beuteabsenzen Typ B
Anzahl	36	41
Nächte mit Absenz Typ D	36 von 41	41 von 41
Gesamtdauer [h:min:sek]	2:05:28	3:13:44
Dauer/Absenz, Mittelwert ± StAbw [min:sek]	3:29 ± 2:03	4:44 ± 5:42
Median [min:sek]	3:01	3:05
min / max [min:sek]	1:04 / 10:04	1:04 / 35:00

Tab. 9: Zeiten des morgentlichen Abflugs vom BP (Typ D) während der Brutzeit.

Absenzen Typ D	Abflugzeit vor Sonnenaufgang	
	Nur diskrete Absenzen Typ D	Inkl. 5 Beuteabsenzen Typ B
Datenumfang		
Mittelwert ± StAbw [min:sek]	54:16 ± 31:05	57:46 ± 36:37
Median [min:sek]	50:07	50:56
min / max [min:sek]	9:39 / 2:46:09	9:39 / 2:57:35

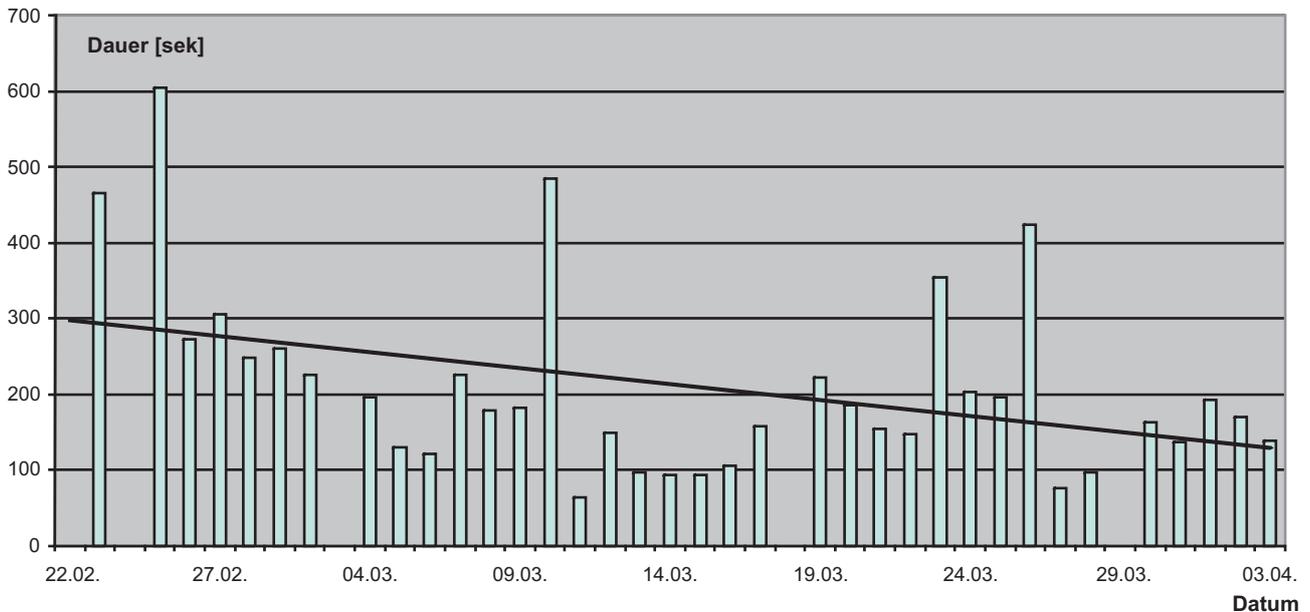


Abb. 7: Dauer und zeitliche Verteilung der Morgenabsenzen (Typ D, N = 36) während der Brutzeit.

legenheit auch zu einer Kotabsetzung kam, so dass sich eine separate (zusätzliche) Absenz vor SA zum Zweck der Darmentleerung erübrigte. Da die Beuteabsenzen teilweise von größerer Dauer waren und in der Regel früher stattfanden, ergibt sich eine merkliche Verschiebung der Kennzahlen, wenn man diese 5 Beuteabsenzen zu den diskreten Morgenabsenzen Typ D hinzu-rechnet (vgl. Tab. 8, Tab. 9, jeweils rechte Spalte). Mit durchschnittlich 3-3½ min gehörten die Morgenabsenzen Typ D zu den kürzeren Absenzen während der Brutzeit. Darüber hinaus sind in der Darstellung der Abb. 7 einige wenige länger dauernde Absenzen auffällig. Auch für Absenzen des Typs D zeigt die zeitliche Verteilung (Abb. 7) einen Trend zu kürzeren Absenzen gegen Ende der Brutzeit.

Übersicht über die Dauer aller Absenzen während der Brutperiode

In Abb. 8 ist die Dauer aller Absenzen des Uhuweibchens während der Brutperiode zusammengefasst. Jeder Absenztyp wird in seiner Dauer und Verteilung an jedem Tag der Brutzeit abgebildet. Die Darstellungs-

form der gestapelten Säulen lässt sowohl die Einzelwerte sowie deren Gewichtung im Gesamtkontext als auch die Gesamtdauer pro Tag gut erkennen und vergleichen. Auch allfällige Lücken bei einzelnen Absenztypen sind leicht erkennbar.

Verteilung der Absenzen über die Nachtstunden

Für die Abendabsenzen Typ A sowie die Morgenabsenzen Typ D ergibt sich definitionsgemäß zwangsläufig eine Häufung der Verteilung in den frühen Abend- bzw. Morgenstunden (Abb. 9). Der Zeitpunkt, zu dem das Weibchen den BP zur Kröpfung einer übernommenen Beute verlässt, wird hingegen vom Zeitpunkt des Beuteeintrags durch das Uhumännchen bestimmt. Falls es hierbei zu Häufungen oder zeitlichen Mustern kommt, sind sie bei der geringen Anzahl (N=20) der registrierten Beuteabsenzen (noch) nicht erkennbar. In gleicher Weise gilt das für die vom Weibchen initiierten Zwischenabsenzen (N=74), für die kein auslösender Anlass zu erkennen war. Bei diesen Absenzen scheint sich eine gewisse Häufung in der zweiten Nachthälfte anzudeuten.

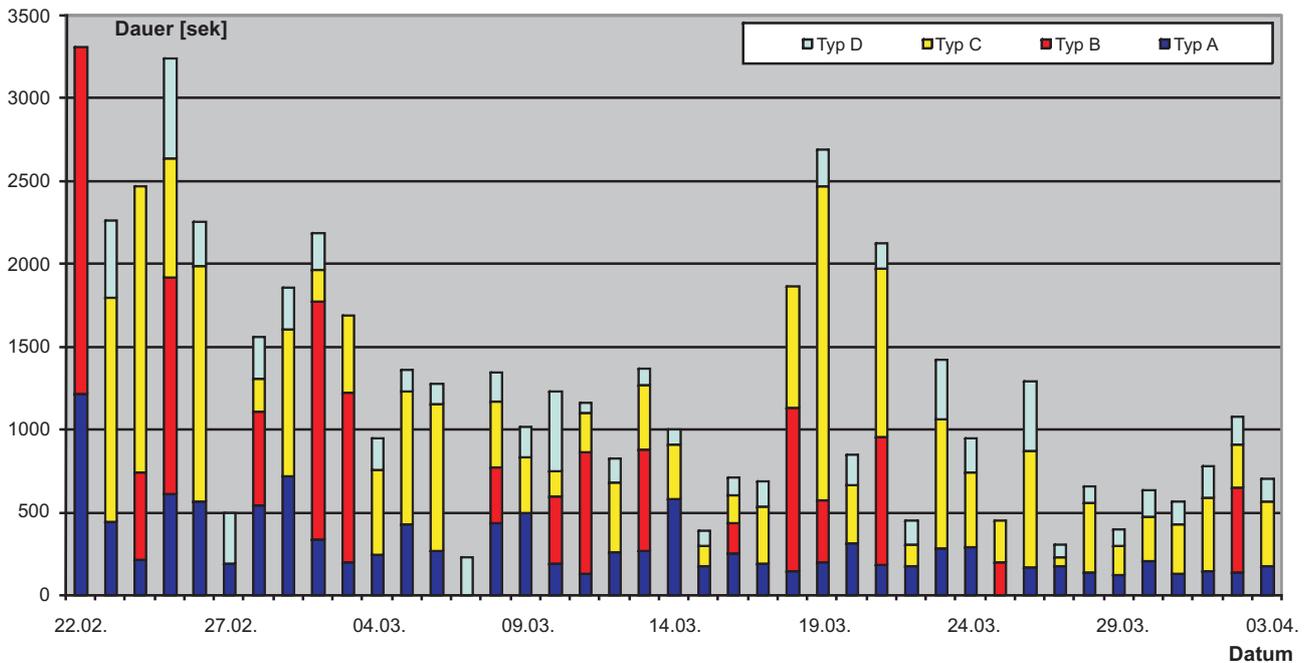


Abb. 8: Kumulierte Abwesenheitsdauer für alle Absenzen des Uhuweibchens vom Brutplatz während der Brutperiode (alle Absenztypen, N=169).

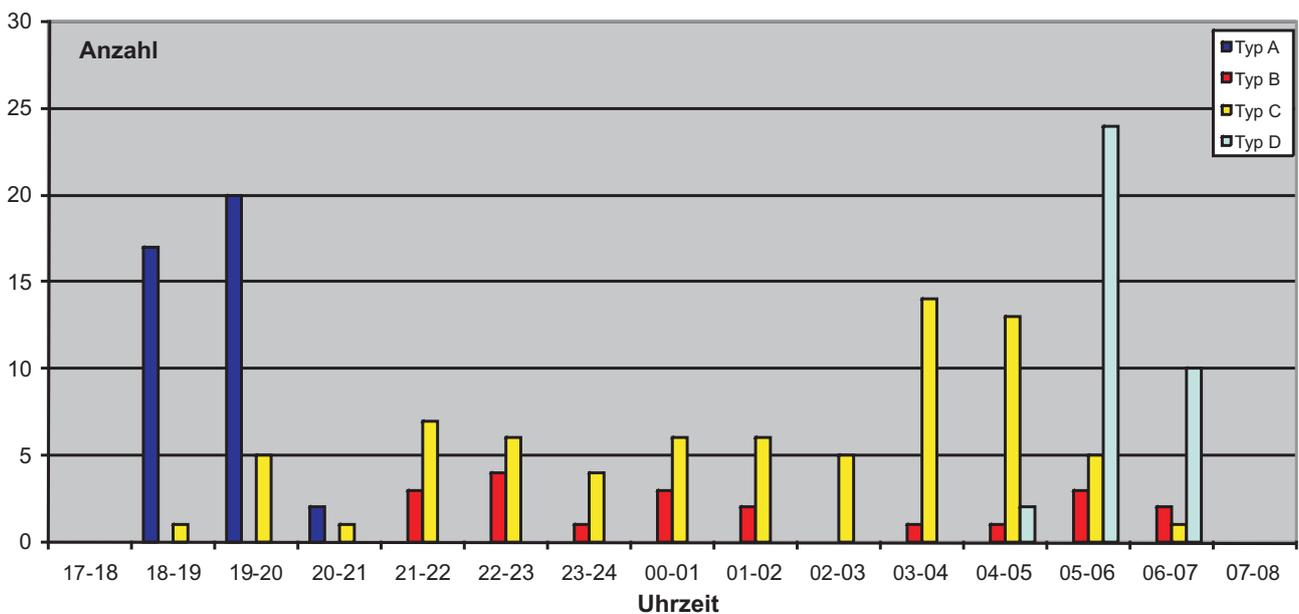


Abb. 9: Verteilung der Absenzen des Uhuweibchens über die Nachtstunden während der Brutzeit (alle Zeiten nach Umstellung auf MESZ am 29.3.2015 wurden in MEZ umgerechnet, N = 169).

In der Darstellung der Abb. 9 ist die fortschreitende Zunahme der Tageslänge während der Brutzeit nicht berücksichtigt. Die Sonnenuntergangs- bzw. Sonnenaufgangszeiten verschoben sich zwischen 22. Februar und 4. April wie in Tab. 10 angegeben. In Abb. 9 wurden alle Aktivitäten, die auf die Zeit nach der Umstellung auf Sommerzeit (MESZ) am 29.3. 2:00 Uhr entfallen, auf MEZ (Winterzeit) zurückgerechnet, um eine konsistente Darstellung zu ermöglichen.

Tab. 10: Zeitverschiebung während der Brutperiode.

	22.-23.02.	3.-4.04.
Sonnenuntergang	18:03	20:02
Sonnenaufgang	7:18	6:56
Nachtlänge [SU bis SA; h:min]	13:15	10:56
Zeitzone	MEZ	MESZ

3.2.3 Gelegepflege

Unter Gelegepflege wird hier in erster Linie das wiederholte Wenden der Eier verstanden. Es dient einerseits der Belüftung der Eier und stellt andererseits eine allseitige Bebrütung sicher. Zudem verhindert das Wenden der Eier, dass der an den Hagelschnüren aufgehängte Dotter mit dem sich entwickelnden Embryo sich im Eiklar einseitig verschiebt. Insgesamt wurden an unserem Uhubrutplatz während der Brutzeit 677 Eiwendeaktionen von der Videokamera erfasst. Davon entfielen 532 (79%) auf die Nachtstunden und 145 (21%) auf die Tagesstunden. Da nur 41,7% der tatsächlichen Tagesstunden aufgezeichnet wurden, lässt sich die Zahl der Eiwendeaktionen, die auf die Gesamtheit der Tagesstunden entfallen würden, auf 348 hochrechnen. Für die Brutzeit müsste man somit (bei durchgängiger Videoaufzeichnung von 100% der Nacht- und 100% der Tagesstunden) gesamthaft von 880 Eiwendeaktionen ausgehen. Damit würden die Eier pro Kalendertag im Mittel 21,5-mal gewendet, also knapp einmal pro Stunde. Auf die Tagesstunden würden 348 (=40%) der Eiwendeaktionen entfallen und 532 (=60%) auf die Nachtstunden.

Die Videoaufzeichnungen zeigen: Bis zu 26-mal während eines Aufnahmetages wurden die Eier gewendet. Die nächtlichen Eiwendeaktionen wurden dabei zur Gänze erfasst, die am Tage nur im Rahmen der auf die Tagesstunden entfallenden Aufnahmezeit. Während der Nachtstunden wendete das Uhuweibchen die Eier im Mittel alle 57 min, während der aufgezeichneten Tagesstunden hingegen nur alle 1:24 h (Tab. 11).

Die Häufigkeitsverteilung der Eiwendeaktionen pro Aufnahmetag ist aus Abb. 10 ersichtlich. Die Eier werden während der Nachtstunden deutlich häufiger gewendet als am Tag, was sich – entsprechend – in dem sehr unterschiedlichen Abstand zwischen 2 Eiwendeaktionen ausdrückt (Tab. 11). Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, dass nur ca. 42% der Tagesstunden per Video aufgezeichnet wurden und

damit weniger Eiumlagerungen am Tag erfasst wurden.

Die Anzahl der Eiwendeaktionen für jeden einzelnen Tag der Brutperiode ist in Abb. 11 dargestellt. Dabei fällt auf, dass mit dem Schlupf des ersten Kükens die Eiwendeaktivität stark reduziert wird, vermutlich um die Küken im Zuge der Umlagerung nicht einzuklemmen oder zu verletzen. Möglicherweise zeigt sich hierin auch eine gezielte Umsteuerung des Verhaltens des Uhuweibchens weg von der Gelegepflege und hin zur Kükenpflege, d.h. eine markante Verschiebung der Schwerpunkte des Verhaltens. Für diese Annahme sprechen noch weitere Indizien:

Für 636 registrierte zeitlich benachbarte Eiwendeaktionen wurde der Abstand zur vorangegangenen Eiwende aus den Videoaufnahmen ermittelt, um einen Eindruck über die Verteilung zu gewinnen (Abb. 12). Drei Viertel der Eiwendungen erfolgten innerhalb von 75 min nach der vorangegangenen Umlagerung und über 90% aller Eiwenden fanden im zeitlichen Abstand von 2 Stunden zur benachbarten Eiwendeaktion statt. Weitere Kennzahlen finden sich in Tab. 11.

In 9 Fällen allerdings betrug der Abstand zur vorangegangenen Eiwende über 3 h, für 5 Fälle wurde ein Abstand von über 4 h (im max. sogar 7:49 h) registriert. Bemerkenswert daran ist, dass diese stark reduzierte Eiwendeaktivität genau in den Schlupfzeitraum (27.3. - 3.4.) fällt (vgl. auch Abb. 11). Während der Schlupfperiode wird die Anzahl der Eiumlagerungen stark eingeschränkt, somit verlängern sich entsprechend die Pausen zwischen den Aktionen. Zudem entfällt mit dem Schlupf der Jungen nach und nach der objektive Anlass für die Eiwende.

Dass die Eiwendeaktivität während der Schlupfphase sich signifikant vom Verhalten während der Bebrütungsphase unterscheidet, wird auch von der Varianzanalyse (1-Weg-ANOVA mit Tukey-Kramer Test bestätigt: $F_{1,39} = 22,0, P = 0,000033$).

Tab. 11: Kennzahlen zu den Eiwendeaktionen während der Brutzeit.

Aufgezeichnete Eiwendeaktionen (22.2.-3.4.2015)	Nacht	Tag	kumuliert
Anzahl während der Brutzeit	532	145	677
% Anteil	79	21	100
Mittlere Anzahl pro Bruttag \pm StAbw	13 \pm 4,4	3,5 \pm 2,9	15,5 \pm 5,6
min. / max.	3 / 22	0 / 13	3 / 26
Median	14	3	16
Mittl. Abstand zwischen 2 Eiwendeaktionen [h:min:sek]	0:56:56	1:24:00	1:01:58

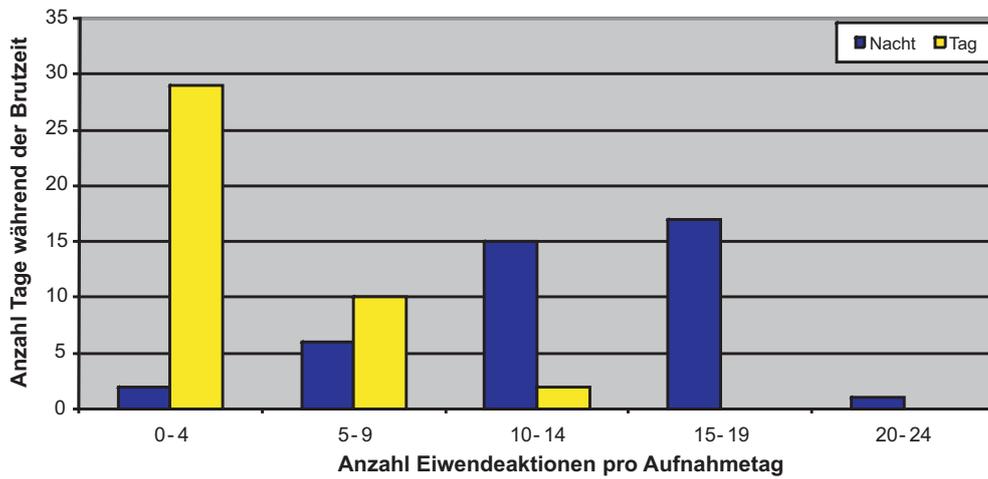


Abb. 10: Häufigkeitsverteilung der Eiwendeaktionen während der Brutzeit.

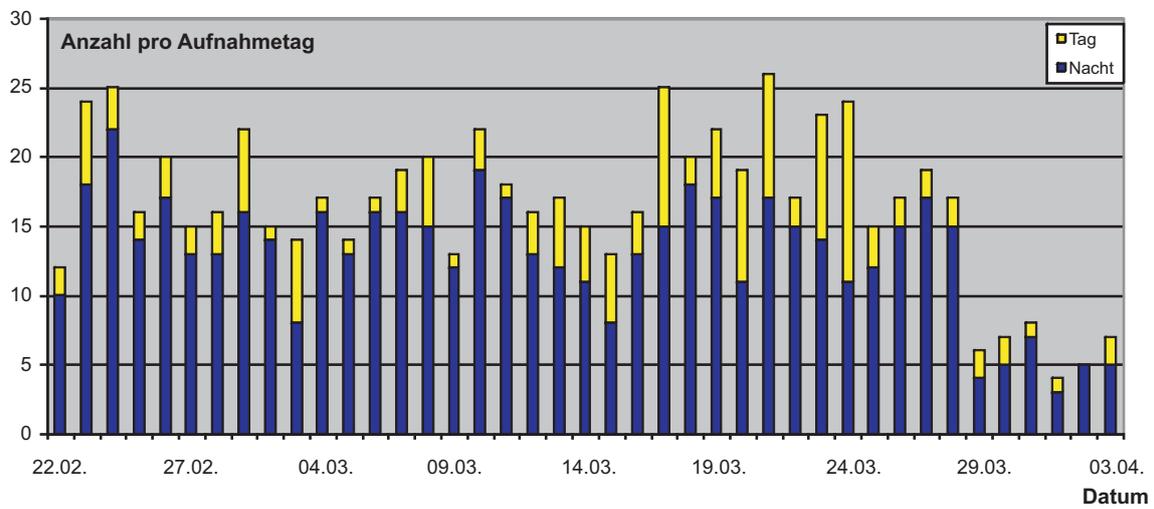


Abb. 11: Zeitliche Verteilung der Eiwendeaktionen während der Brutzeit (N = 677).

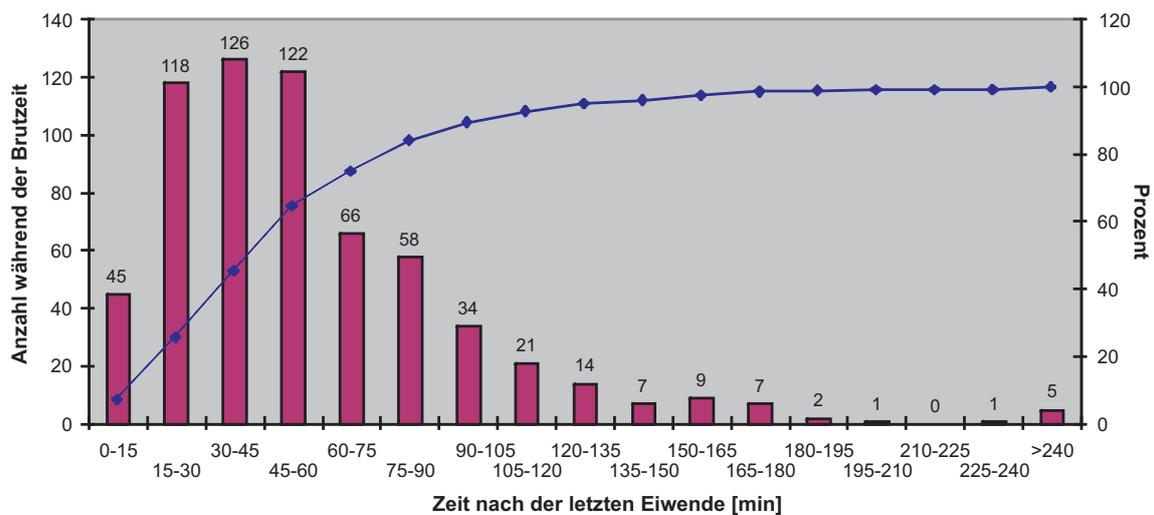


Abb. 12: Häufigkeitsverteilung für den zeitlichen Abstand zwischen 2 Eiwendeaktionen (N = 636).

Verhaltensmuster im Zusammenhang mit der Ei-umlagerung

Die Eiwendeaktionen laufen als Folge einzelner abgestimmter Bewegungsabläufe nach einem erkennbaren Muster ab, das weitgehend konstant über die Brutperiode beibehalten wird. Bei einem Verhalten, das in kurzer Zeit in großer Zahl wiederholt wird, kann es nicht verwundern, dass der Ablauf schematisiert und dabei zielgerichtet erscheint, da er wenig variiert und scheinbar immer gleichförmig absolviert wird. Die Gleichförmigkeit des Ablaufs verleitet dazu, von einem Automatismus auszugehen, der praktisch keine Spielräume zulässt. Ich würde vielmehr von einer „Verhaltensroutine“ sprechen, d.h. einem Verhalten, das hochgradig zweckmäßig und optimiert auf sein Ziel fokussiert funktional ausgerichtet abläuft, ohne aber individuelle Freiräume für Abweichungen auszuschießen. Die freie Gestaltung des Ablaufs wird lediglich zugunsten der Funktionalität eingeschränkt bzw. ihr untergeordnet. „Verhaltensroutinen“ sind demnach Verhaltensabläufe, die sich im praktischen Gebrauch bewährt haben; das macht sie attraktiv für wiederholte Anwendung, da damit ein optimales Ergebnis erzielt wird. In dieser Charakterisierung unterscheidet sich das Eiwenden der Uhus wenig von menschlichen Verhaltensroutinen wie Zähneputzen, Frühstück machen, Hausarbeit, dem täglichen Weg zur Arbeit, und dergleichen, bei denen ebenfalls die immer gleichen Handlungsabläufe praktiziert werden, wohl aus naheliegenden Zweckmäßigkeitsgründen. Der Handlungsablauf wird zur Gewohnheit. Wer hier partout einen prinzipiellen oder gar fundamentalen Unterschied zum Uhu erkennen möchte, der stelle sich vor, was ein externer Beobachter zu sehen bekäme, wenn er „normales“ tägliches Verhalten von Menschen über einen längeren Zeitraum anhand von Videoaufzeichnung beschreiben müsste. Der gleichförmige Ablauf berechtigt nicht *per se* zur Annahme, es handle sich um roboterhaftes, zwanghaftes oder willenloses Verhalten.

Die Eiwendeaktionen stellen kein isoliertes Verhalten dar, sie sind vielmehr eingebettet in ein Verhaltenskontinuum. Es verwundert daher nicht, dass die Umlagerungen zumeist in engem zeitlichen Zusammenhang mit klar definierten anderen Verhaltens-elementen praktiziert wurden. Als enger zeitlicher Zusammenhang wurde gewertet, wenn zwischen dem vorangegangenen Verhaltens-element und der Eiwende nicht mehr als 2 min verstrichen. Alle per Video registrierten Umlagerungen wurden abgeschlossen, indem das Weibchen sich hernach wieder auf dem Gelege zur Fortsetzung des Brutvorgangs niederließ. Für das Verhalten unmittelbar vor der Eiwende wurden aus den

Videoaufzeichnungen 4 funktionale Verhaltenskopplungen identifiziert: Die Eiwendeaktionen fanden demnach regelmäßig statt unmittelbar im Anschluss an

1. die Rückkehr des Weibchens an den BP nach einer Absenz (vgl. Abschnitt 3.2.2)
2. Kopulationen (vgl. Abschnitt 3.7.1)
3. Futterübernahmen vom Uhumännchen (vgl. Abschnitt 3.3.2)
4. Gefiederpflegeaktivität.

Solche gekoppelt praktizierten Verhaltens-elemente werden hier als „Verhaltensensembles“ definiert, die entsprechenden Szenarien werden in den folgenden Abschnitten weiter ausgeführt.

1. Eiwendeaktionen im zeitlichen Zusammenhang mit der Rückkehr des Uhuweibchens an den BP nach einer Absenz

Wie in Abschnitt 3.2.2 dargestellt, verließ das Uhuweibchen den BP während der Brutzeit insgesamt 169-mal. In engem zeitlichem Zusammenhang (Definition s.o.) mit der Rückkehr an den BP hat das Uhuweibchen das Gelege gewendet, bevor es sich zur Fortsetzung der Brut auf den Eiern niederlegte. Bei 160 der 169 Absenzen (=94,7%) erfolgte auf die Landung unmittelbar eine Eiwende. Lediglich in 9 Fällen (entsprechend 5,3%) verzichtete das Uhuweibchen auf die Eiwende nach ihrer Rückkehr an den BP. Auffällig dabei, dass letzteres besonders häufig im zeitlichen Kontext mit dem Schlupf der Küken geschah, nämlich fünfmal während der Schlupfperiode, und nur viermal in den Wochen davor. Funktional ist hierbei anzumerken, dass die Föten nach über 4 Wochen der Bebrütung praktisch voll entwickelt und nahezu schlupffrei sind, so dass eine allseits gleichmäßige Bebrütung aus den eingangs benannten Gründen zu diesem Zeitpunkt der Entwicklung kaum mehr als absolut erforderlich gelten muss. Mit einer Schädigung der Föten wegen verzögerter oder ausbleibender Eiwende ist demnach zu diesem späten Zeitpunkt des Brutgeschehens nicht zu rechnen.

2. Eiwendeaktionen im zeitlichen Zusammenhang mit den Kopulationen während der Brutzeit

Auch in Verbindung mit den Kopulationen während der Eiablage und den reproduktions-unabhängigen Kopulationen im Laufe der Brutzeit (vgl. Abschnitt 3.7.1) kam es zu zeitlich gekoppelt ablaufenden Eiwendeaktionen. In engem zeitlichem Zusammenhang (Definition s.o.) hat das Uhuweibchen nach 30 von 37

(81%) der dokumentierten Kopulationen am BP das Gelege umgeordnet. In 7 Fällen kam es nach Kopulation oder Kopulationsversuch nicht zu einer Eiumlagerung, da das Weibchen unmittelbar im Anschluss den BP verließ. Die Eiwende erfolgte in diesen Fällen zeitlich verzögert in Verbindung mit der Rückkehr des Weibchens an den BP (entsprechend Szenario 1).

3. Eiwendeaktionen im zeitlichen Zusammenhang mit der Futterübernahme vom Uhumännchen

Diese Koppelung zweier Verhaltenselemente unterscheidet sich deutlich von den 3 anderen beschriebenen Szenarien im Hinblick sowohl auf die Stringenz der Koppelung als auch auf ihren zeitlichen Verlauf. Im Gefolge einer Beuteübernahme am BP (vgl. Abschnitt 3.4) kommt es entweder zum Abflug des Weibchens mit der Beute oder das Weibchen verbleibt am BP. Beuteabsenzen wie unter Abschnitt 3.2.2 beschrieben sind im Hinblick auf ihre Koppelung mit Eiwendeaktionen unter Szenario 1 erfasst. Beim Szenario 3 geht es um jene Fälle, bei denen das Weibchen nach der Futterübernahme am BP verblieb, ohne abzufliegen. In Verbindung mit Eiumlagerungen sind 80 solcher Situationen von der Kamera registriert worden. Für 37 dieser Fälle gilt, dass in engem zeitlichem Zusammenhang nach der Futterübernahme auch eine Eiwendung stattfand. Dabei ist auffällig, dass dies in erster Linie für den frühen und mittleren Abschnitt der Brutperiode zutrifft, nicht hingegen für die Schlupfperiode (vgl. Abb. 13). Die zeitliche Koppelung ist auch in doppelter Hinsicht weniger eng als bei den 3 anderen beschriebenen Szenarien: (1) Futterübernahme und Eiwende lagen oftmals bis zu 5 min auseinander, (2) schon während der ersten Wochen der Brut ka-

men gekoppelte und nicht gekoppelte Verhaltenssituationen nebeneinander vor, manchmal sogar am gleichen Tag (vgl. Abb. 13: 23.2., 1.3., 5.3., 14.3., 26.3), und zwar in unterschiedlicher Ausprägung, d.h. mal gekoppelt, mal nicht gekoppelt.

Die blauen Säulen der Abb. 13 bezeichnen alle Futterübernahmen durch das Uhuweibchen, auf die zeitlich eng verbunden eine Eiwendeaktion erfolgte (N=37). Die roten Säulen markieren Futterübernahmen ohne nachfolgende Eiumlagerung (N=43). Obwohl numerisch fast identisch, handelt es sich hier nicht um eine Zufallsverteilung; die zeitlich differenzierende Darstellung (Abb. 13) verweist vielmehr auf eine entwicklungsbedingte Ursache der Ungleichverteilung.

Offensichtlich wurde die anfänglich bestehende (zugegebenermaßen nicht sehr enge) Koppelung von Futterübernahme und Eiwende überwiegend in den ersten Wochen der Brut praktiziert, zum Ende der Brutzeit während der Schlupfperiode aufgegeben. Augenfällig haben wir es hier mit einer beabsichtigten, entwicklungsabhängigen Verhaltensumsteuerung zu tun.

4. Eiwendeaktionen im zeitlichen Zusammenhang mit der Gefiederpflege

Für die große Mehrheit (ca. 450 von 677) Eiwendeaktionen zeigte sich in den Videoaufnahmen eine enge zeitliche Koppelung mit der Gefiederpflege. Dies war der vorherrschende Typ eines Verhaltensensembles in Verbindung mit der Eiumlagerung. Im Anschluss an die Pflege eines Teils des Gefieders, insbesondere des Hals- und Brustbereichs, wurde das Gelege umgeordnet, bevor sich das Weibchen im Zuge einer weiteren Verhaltensroutine wieder auf den Eiern niederließ. Interessanterweise verwendete das Weibchen pro Nacht sehr

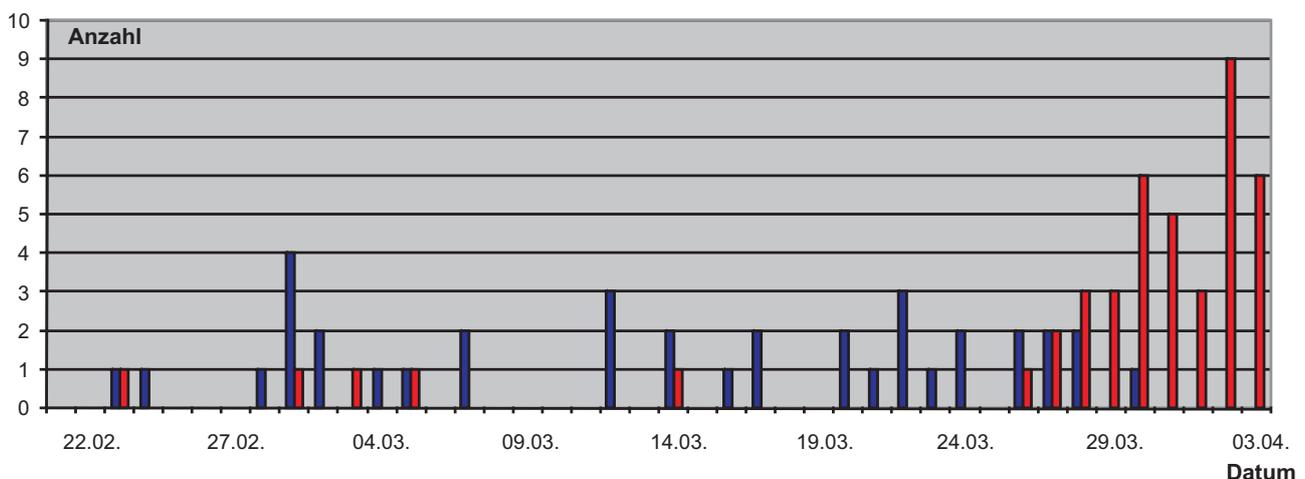


Abb. 13: Zum zeitlichen Zusammenhang von Futterübernahme und Eiumlagerung: Verteilung gekoppelter (blau) und nicht gekoppelter Verhaltenselemente (rot) während der Brutzeit (N = 80).

unterschiedliche Zeitanteile auf die Gefiederpflege. Neben Nächten mit geringer Aktivität und entsprechend langen Pausen zwischen zwei Gefiederpflegeaktionen gab es Nächte mit hoher Betriebsamkeit, die gekennzeichnet schienen von nervöser Unruhe und auffallend häufiger Gefiederpflege, ohne dass dafür eine unmittelbare Ursache erkennbar gewesen wäre. Denkbar wäre beispielsweise ein Zusammenhang mit der Beuteversorgung bzw. deren Ausbleiben (vgl. Abschnitt 3.3.2).

3.3 Das Verhalten des Uhumännchens während der Brutperiode

3.3.1 Präsenz am Brutplatz

Während der Brutperiode haben wir es mit einer fast permanenten Präsenz des Uhuweibchens am BP zu tun (Abschnitt 3.2). Demgegenüber nehmen Besuche des Uhumännchens am BP nur einen sehr geringen Raum ein. Einige Kennzahlen zur Präsenz des Männchens am BP sind in Tab. 12 zusammengestellt. Kumuliert über alle aufgezeichneten 159 Besuche des Männchens am BP ergibt sich eine Gesamtpräsenzzeit während der Brutperiode von knapp 1:12 h, was lediglich 0,22% der Nachtstunden in dieser Zeit entspricht. Was die Dauer betrifft und auch zahlenmäßig machen Beuteeinträge des Männchens das Schwergewicht bei den Besuchen aus. Dabei entfallen allerdings auf jede einzelne Beuteübergabe meist nur wenige Sekunden (MW: 31 sek). Die 37 aufgezeichneten Kopulationen und Kopulationsversuche (vgl. Abschnitt 3.7.1) fallen mit durchschnittlich 3 sek pro Aktion kaum ins Gewicht. Elf weitere Besuche schlagen mit knapp 13 min Gesamtdauer zu Buche (Tab. 12).

Tab. 12: Präsenz des Uhumännchens am Brutplatz während der Brutperiode.

	Anzahl	Dauer (kumuliert; h:min:sek)
Besuche am BP	159	1:11:30
- mit Beute	111	0:57:15
- Kopulation (inkl. Versuche)	37	0:01:40
- andere	11	0:12:35

3.3.2 Beuteeinträge des Uhumännchens

Anzahl und zeitliche Verteilung. Während der 41 Tage dauernden Brutperiode hat das Uhumännchen 111-mal Beute an den BP gebracht, im Mittel also 2,7-mal pro Nacht. Aufschlussreicher als dieser rechnerische Wert ist allerdings der Blick auf die tatsächliche zeitliche Verteilung der Beuteeinträge (Abb. 14). Dabei fallen zwei Dinge als erklärungsbedürftig ins Auge: Die Verteilung weist vier Lücken auf; es gab also Nächte, in denen keine Beute eingetragen wurde. Zum anderen kam es zum Ende der Brutperiode zu einem deutlichen Anstieg der Beuteeinträge pro Nacht. Während der Schlupfphase wurde Beute erkennbar häufiger eingetragen als zuvor. Bei der Analyse dieses Anstiegs ist zu berücksichtigen, ob er ggf. mit einer Veränderung von Art und Größe der eingetragenen Beute einhergeht (vgl. Abschnitt 3.6). Häufigerer Beuteeintrag bedeutet nicht notwendigerweise eine gesamthaft größere Beutemasse.

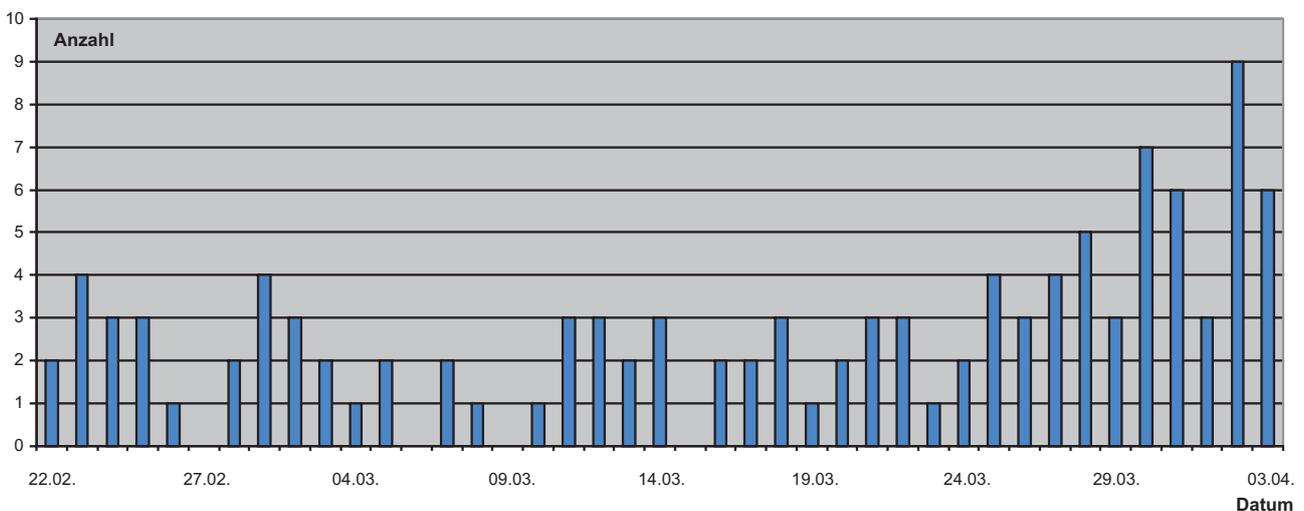


Abb. 14: Zeitliche Verteilung der Beuteeinträge während der Brutzeit (N = 111).

Drei der vier Nächte, in denen keine Beute eingetragen wurde (vgl. Abb. 14), lagen in der ersten Hälfte der Brutperiode und zwei fielen in die Zeit der gehäuften unzeitigen (reproduktionsunabhängigen) Kopulationsversuche des Uhumännchens (vgl. dazu Abschnitt 3.7.1). Es entsteht der Eindruck, dass das Uhumännchen nur nach und nach in seine Rolle als regelmäßiger und verlässlicher Beutebeschaffer hinein gefunden hat (vgl. Diskussion zum 1. Beuteeintrag weiter unten). Ob dies einhergeht mit zunehmendem und (möglicherweise) effektiverem Betteln seitens des Weibchens, darüber geben die Videoaufzeichnungen keine Auskunft. Verwundern muss das inkongruente Verhalten des Uhumännchens dennoch, da dieses Paar bereits mehrfach Brut an diesem Platz erfolgreich abgeschlossen hat, also über ausreichende Erfahrung und Übung im Brutgeschäft verfügen sollte. Die Aufzeichnungen zeigen aber auch, dass der Beuteeintrag mit zunehmender Brutdauer und insbesondere während der Schlupfphase konsistenter erfolgte und den Erfordernissen besser gerecht wurde.

Die aus Abb. 14 erkennbare ungleiche Verteilung der Beuteinträge während der Bebrütungsphase und der Schlupfphase kann anhand der statistischen Kennzahlen genauer analysiert werden (Tab. 13). Auf die 33 Tage der Bebrütungsphase entfielen 68 (=61%) aller Beuteinträge, für die 8 Tage der Schlupfphase waren es 43 (=39%) der Beuteinträge, also fast 3-mal mehr pro Nacht als in der Bebrütungsphase.

Die Mittelwerte der Beuteinträge für die beiden Zeitabschnitte der Brutperiode sind statistisch hoch signifikant verschieden (1-Weg-ANOVA mit Tukey-Kramer Test: $F_{1, 39} = 37,4$, $P = 3,58 \times 10^{-7}$). Somit bestätigt sich die Annahme, dass der Beuteeintrag während der Bebrütungsphase sich markant von dem der Schlupfphase unterscheidet. Es ist demnach in hohem Maße unwahrscheinlich, dass es sich beim vermehrten Beuteeintrag während der Schlupfphase um eine zufällige Häufung handelt. Vielmehr kann man davon ausgehen, dass hier eine entwicklungsbedingte Verhaltensumstellung seitens des Uhumännchens zum Ausdruck kommt. Ob dies in Zusammenhang steht

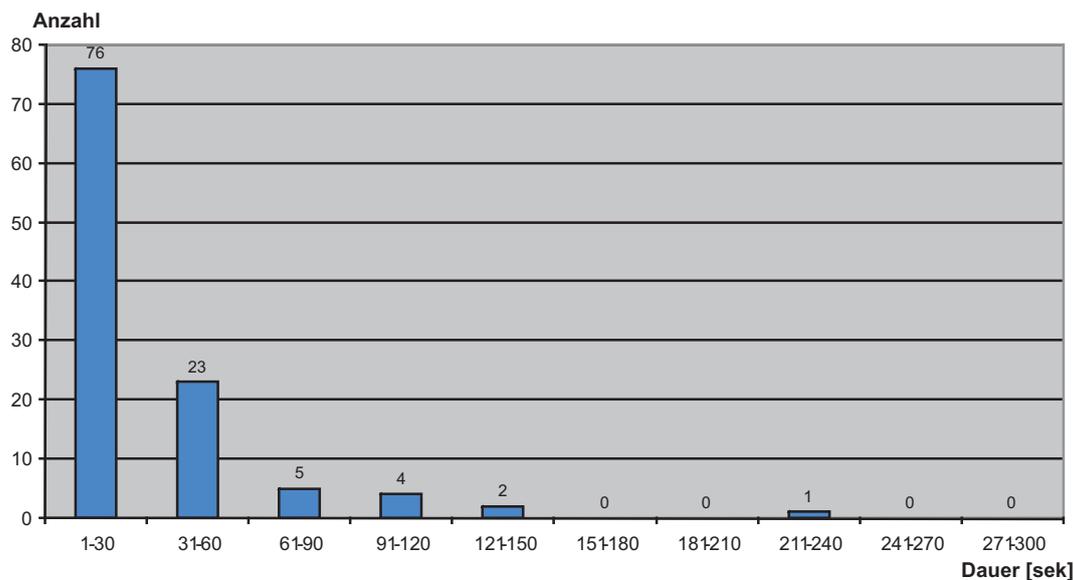


Abb. 15: Dauer der Präsenz des Uhumännchens am BP während der Beuteinträge (N = 111).

Tab. 13: Beuteinträge während der Brutperiode.

	Bebrütungsphase	Schlupfphase	Brutzeit insgesamt
Zeitraum	22.2.-26.3.	27.3.-3.4.	22.2.-3.4.
Dauer [Tage]	33	8	41
Anzahl (% Anteil) Beuteinträge	68 (61 %)	43 (39 %)	111
Durchschnitt pro Nacht ± StAbw	2,06 ± 1,17	5,38 ± 2,07	2,63 ± 1,89
min / max	0 / 4	3 / 9	0 / 9
Median	2	5,5	2

mit einer veränderten (akustischen?) Kommunikation seitens des Uhuweibchens bedarf weiterer Nachforschungen, da die Videoaufnahmen ohne auswertbare Tonaufzeichnung erfolgten.

Dauer. Etwa 70% der Beuteeinträge dauerten weniger als 30 sek (Zeit zwischen Landung und Abflug des Männchens), 90% weniger als 1 min. Nur bei 12 der 111 Beuteeinträge (11%) hielt sich das Männchen länger als 1 min am BP auf (Abb. 15). Auf das Verhalten der beiden Uhus bei der Beuteübergabe wird im Abschnitt 3.4 näher eingegangen.

Zeitpunkt. Der Zeitpunkt der Beuteeinträge während der Nacht kann zur Klärung der Frage beitragen, ob die Jagdaktivität des Uhumännchens präferenziell zu bestimmten Zeiten erfolgt oder gewissen zeitlichen Mustern folgt. Abb. 16 zeigt, wie sich die Beuteeinträge während der Brutperiode auf die einzelnen Nachtstunden verteilen. Tendenziell lässt sich möglicherweise eine geringere Ak-

tivität in den frühen Stunden nach Mitternacht erkennen sowie eine leicht erhöhte Jagdaktivität kurz nach SU sowie kurz vor SA, also bei Dämmerlicht.

Für die Versorgung des Weibchens von besonderem Interesse ist der Zeitpunkt des ersten Beuteeintrags am Abend, da er eine namhafte Zeitspanne ohne Nahrungszufuhr beendet. Die zeitliche Verteilung des 1. Beuteeintrags für alle Nächte der Brutperiode ist in Abb. 17 dargestellt. Demnach fand in 19 der 37 Nächte mit Beuteeintrag der erste Beuteeintrag – erwartungsgemäß – bereits während der ersten Stunde nach Sonnenuntergang statt, in einem Fall (am 21.3.) sogar 6 min vor SU. In den anderen 18 Nächten allerdings wurde (entgegen der Erwartung) die erste Beute mit einer Verzögerung von 2 bis zu 11 Stunden angeliefert (Abb. 17). Umgangssprachlich könnte man dieses Aktivitätsmuster so beschreiben: „das Verhalten nährt den Verdacht, dass dem Uhumännchen die prompte Versorgung des Weibchens mit Beute kein besonders dringliches Anliegen war.“

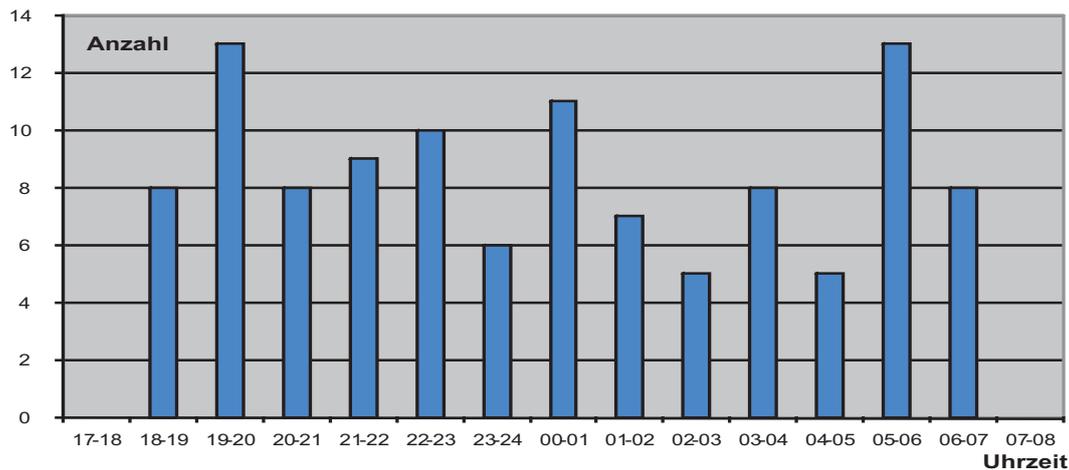


Abb. 16: Verteilung der Beuteeinträge auf die Nachtstunden (N = 111).

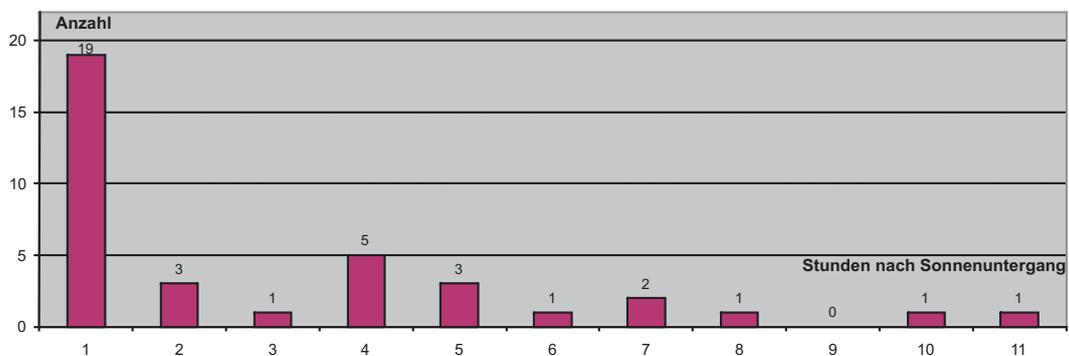


Abb. 17: Zeitpunkt des 1. Beuteeintrags innerhalb der Nachtstunden während der Brutperiode (N = 37).

Weiteres Gewicht erhält diese Interpretation, wenn man sich die zeitliche Verteilung der Zeitpunkte im Verlauf der Brutperiode anschaut, zu dem erstmals in der Nacht Beute am BP angeliefert wurde. Für jeden Aufnahmetag während der Brutperiode ist in Abb. 18 dargestellt, wie viel Zeit seit SU bis zum ersten Beuteeintrag verstrich. Besonders augenfällig ist der Umstand, dass es in der Zeit zwischen dem 6. und 26. März zu markanten Verzögerungen bei der Anlieferung der ersten Beute kam. Dieser Zeitraum fällt (weitestgehend) mit jener Phase zusammen, in der es zu vielfachen außerplanmäßigen Kopulationsversuchen des Uhumännchens kam (vgl. dazu Abschnitt 3.7.1). Hierdurch verdichtet sich der Eindruck, dass das Uhumännchen seine Versorgerrolle im Gefolge der unzeitigen sexuellen Druckphase allem Anschein nach vernachlässigt hat.

Abstände, Pausen. Die von THIEDE (2003, Seite 74; vgl. auch SCHWEIGER & LIPP 2011) beschriebene geringe Kapazität des Uhumagens macht eine regelmäßige Anlieferung von Beute durch das Uhumännchen erforderlich. Dies vor allem dann, wenn am BP kein ausreichendes Depot überschüssiger Beute aufgebaut wurde, aus dem sich das Weibchen bei Bedarf selbst versorgen kann. Aus den Videoaufnahmen ist ersichtlich, dass in der Tat während der Brutzeit 2015 am BP kein Depot an Beutetieren vorhanden war. Die Regel-

mäßigkeit der Beuteanlieferung und der zeitliche Abstand zwischen den Beuteeinträgen gewinnen hierdurch eine besondere Bedeutung. Die Existenz eines Beutedepots außerhalb des BP kann nicht ausgeschlossen werden, es gab dafür allerdings keine Anhaltspunkte.

Aus den Videoaufzeichnungen lassen sich die Abstände zwischen zwei Beuteeinträgen genau bestimmen. Dabei sind zwei Aspekte von Interesse: zum einen der zeitliche Abstand zwischen zwei Beuteeinträgen innerhalb der gleichen Nacht, zum anderen der Abstand von einer Nacht zur nächsten, also tagübergreifend. Im ersten Fall geht es u.a. um die Frage, wie dicht aufeinanderfolgend Beute angeliefert wird. Dies ermöglicht Rückschlüsse auf das Jagdverhalten und den Jagderfolg des Uhumännchens. Zudem verweist eine zeitlich enge Folge von Beuteeinträgen auf kurze Flugzeit und geringe Transportdistanz, was bedeuten würde, dass auch im Nahbereich des BP gejagt wird. Im zweiten Fall geht es um die Frage, wie viel Zeit am oberen Ende zwischen zwei Beuteeinträgen liegt. Die Dauer der Fütterungspausen ist wichtig im Zusammenhang mit der Bilanzierung der Futtermittellieferung und der Beurteilung des Ernährungszustands des Uhuweibchens während der Brutperiode, in der 'sie' vollständig vom Beuteeintrag des Männchens abhängig ist.

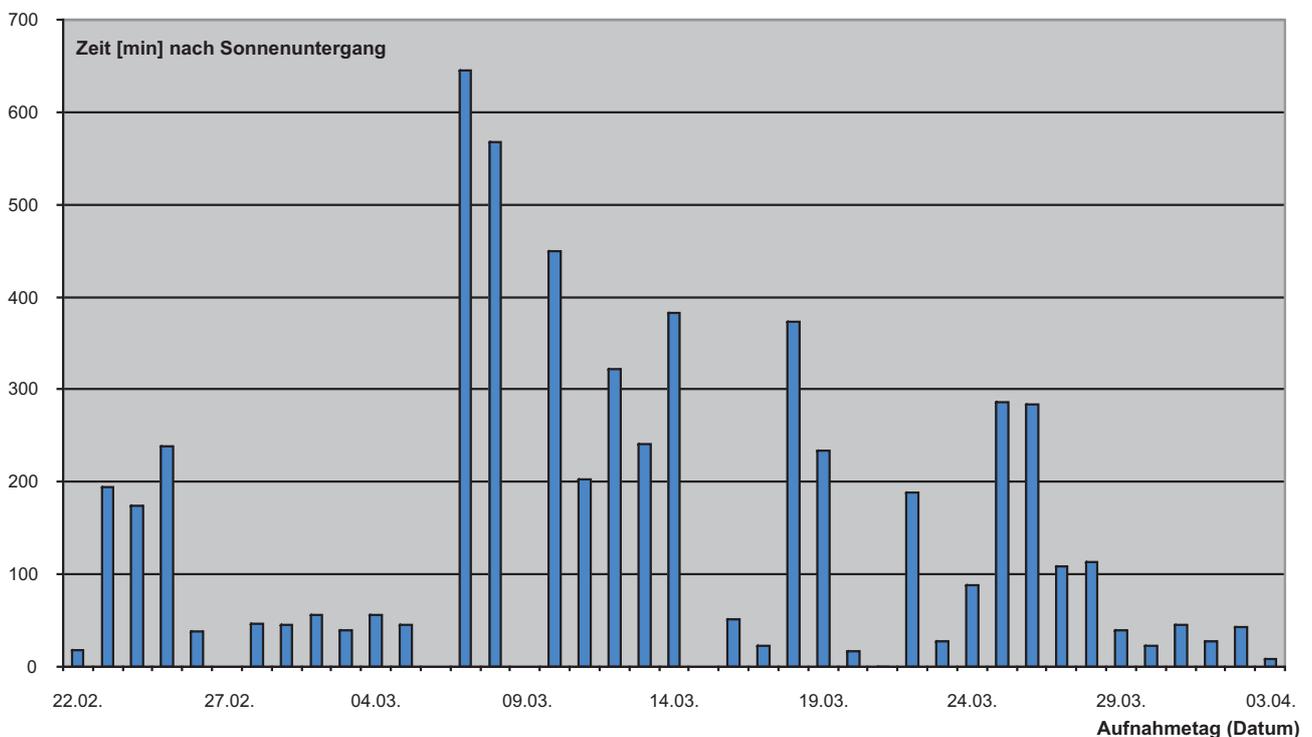


Abb. 18: Zeitliche Verteilung des 1. Beuteeintrags pro Nacht während der Brutperiode (N = 37).

Tab. 14: Abstände zwischen aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen innerhalb der gleichen Nacht.

Beuteeinträge innerhalb der gleichen Nacht	Abstand zum vorangegangenen Beuteeintrag [h:min:sek]		
	Bebrütungsphase	Schlupfphase	Brutzeit insgesamt
Anzahl	40	35	75
Durchschnitt ± StAbw	03:31:56 ± 03:00:45	02:01:36 ± 01:38:16	02:51:54 ± 02:35:48
Min	00:11:33	00:04:43	00:04:43
Max	11:04:04	06:21:27	11:04:04
Median	02:31:31	01:46:07	01:58:55

Für 75 Beuteeinträge in 31 Nächten mit 2 oder mehr Einträgen konnte der zeitliche Abstand zum vorangegangenen Beuteeintrag aus den Videoaufzeichnungen ermittelt werden (Tab. 13, Abb. 19). Für die Hälfte der Fälle gilt, dass im Zeitraum von 2 h erneut Beute angeliefert wurde. Für ein gutes weiteres Drittel der Einträge betrug der Abstand 2-6 h, für die restlichen 15% kam es immerhin noch zu einer weiteren Beuteübergabe während der gleichen Nacht (Abb. 19). Der kürzeste Abstand zwischen 2 Beuteeinträgen während der Brutperiode betrug 4:43 min, der längste innerhalb einer Nacht 11:04 h. Im Mittel kam es zu Beuteeinträgen im Abstand von 2:52 h bei allerdings erheblicher Schwankungsbreite (Tab. 14).

Korrespondierend zu der erhöhten Anzahl von Beuteeinträgen während der Schlupfphase waren die Zeitabstände zwischen zwei aufeinander folgenden Beuteeinträgen in der Schlupfphase gegenüber der Bebrütungsphase deutlich verringert (Tab. 13). Es verwundert daher nicht, dass der kürzeste Abstand aller Beuteeinträge in die Schlupfphase fiel. Auch der Zeit-

punkt des ersten Eintrags am Abend verschob sich während der Schlupfphase deutlich in Richtung früherer Einlieferung (vgl. Abb. 18).

Um eine hinreichende Futterversorgung des Uhuweibchens sicherzustellen (vgl. THIEDE 2003, Seite 74) war erwartet worden, dass mehr oder weniger regelmäßig, aber auf jeden Fall **mindestens einmal pro Nacht** vom Männchen Beute am BP eingetragen würde. Das würde im schlimmsten Fall einen Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen von etwa 36 h bedeuten – dann nämlich, wenn der letzte Beuteeintrag in der Bezugsnacht am frühen Abend erfolgte, der darauf folgende jedoch erst in den Morgenstunden der nächsten. Selbst in diesem Extrembeispiel wäre jedoch eine Futterversorgung nach der Vorgabe „mindestens einmal pro Nacht“ noch gewährleistet. Von einer bedarfsgerechten Futterversorgung des Weibchens gemäß den Angaben von THIEDE (2003, Seite 74) könnte in diesem Fall allerdings kaum gesprochen werden (vgl. Diskussion weiter unten).

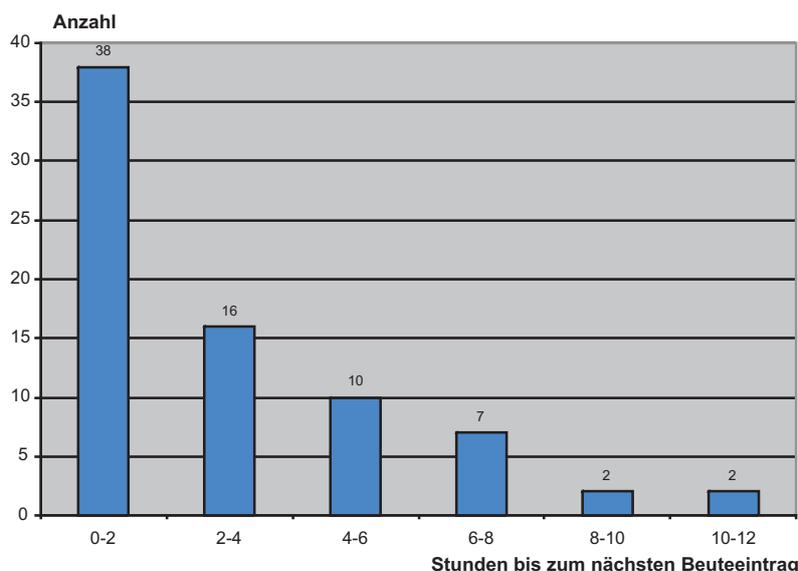


Abb. 19: Zeitlicher Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen innerhalb der gleichen Nacht (N = 75).

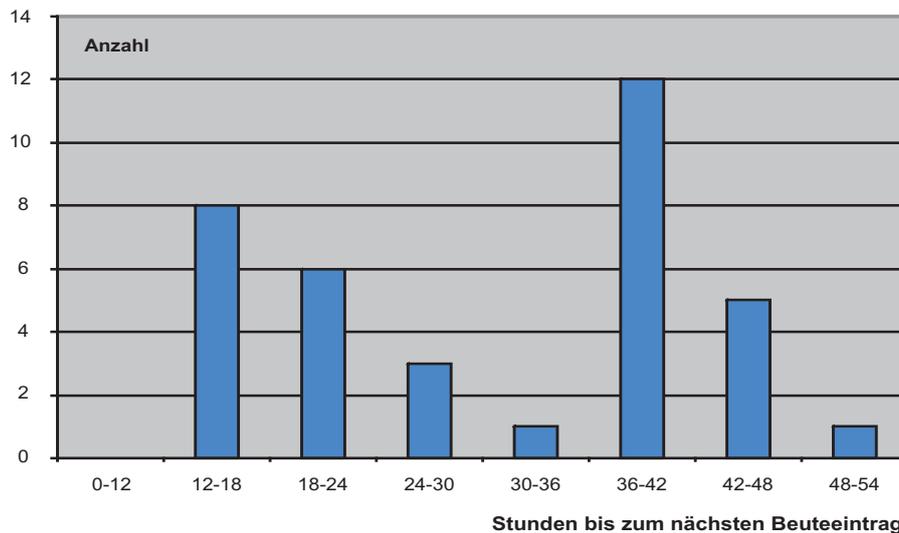


Abb. 20: Zeitlicher Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen, tagübergreifend in den Folgenächten (N = 36).

Die Videoaufzeichnungen der Vorgänge am Uhubrutplatz 2015 zeigen überraschend ein Bild, das zumindest zeitweise noch erheblich ungünstiger ausfällt als die Erwartung „mindestens einmal pro Nacht“. Wie bereits erwähnt, gab es während der Brutperiode vier Tage ohne jeglichen Beuteeintrag (vgl. Abb. 14, Abb. 18). Entsprechend groß musste der Abstand zwischen dem letzten und dem darauf nachfolgenden Beuteeintrag ausfallen. Die aus den Videoaufzeichnungen ermittelten Abstände zwischen aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen über Tagesgrenzen hinweg sind in Abb. 20 dargestellt. Die hierin verzeichneten 18 Fälle von Beuteeinträgen im Abstand 12-36 h decken das bereits beschriebene Szenario „Futtermittelsversorgung mindestens einmal pro Nacht“ ab.

Als wirklich bemerkenswert fallen allerdings jene Fälle ins Gewicht, bei denen 36 bis 48 h zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen vergingen (Abb. 20). Denn das bedeutet, dass mindestens ein kompletter Kalendertag (24 h) verstrich, ohne dass Beute am BP angeliefert wurde. Für 18 der 111 (d.h. immerhin 16% aller) Beuteeinträge gilt, dass das Weibchen zwi-

schen 36 und 48 h auf die nächste Futteranlieferung warten musste. Gemessen an den Vorgaben von THIEDE (2003, Seite 74) bedeutet dies eine eindeutige und während dieser Brut wiederholt beobachtete Unterversorgung. Ein kritischer oder gar lebensbedrohlicher Hungerzustand des Uhuweibchens wird damit noch nicht begründet, allerdings blieb in der Praxis dieser Uhubrut die Futtermittelsversorgung klar hinter den erwarteten Bedarfswerten zurück.

Abb. 21 veranschaulicht in schematisierter Form die Situation beim längsten registrierten Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen des Uhumännchens.

THIEDE (2003; vgl. auch SCHWEIGER & LIPP 2011) beziffert den täglichen Nahrungsbedarf eines Uhus mit 230 g, dem ein Fassungsvermögen des Uhumagens von „maximal 130 g“ gegenübersteht, was eine wiederholte Nahrungsaufnahme pro Tag erforderlich macht. Zwei Wühlmäuse (je 130 g) oder 7 Feldmäuse (je 33 g) würden demnach dem regulären Tagesbedarf eines adulten Uhus entsprechen. Für eine Beurteilung wäre wichtig zu wissen, wie häufig ein Uhu Nahrung

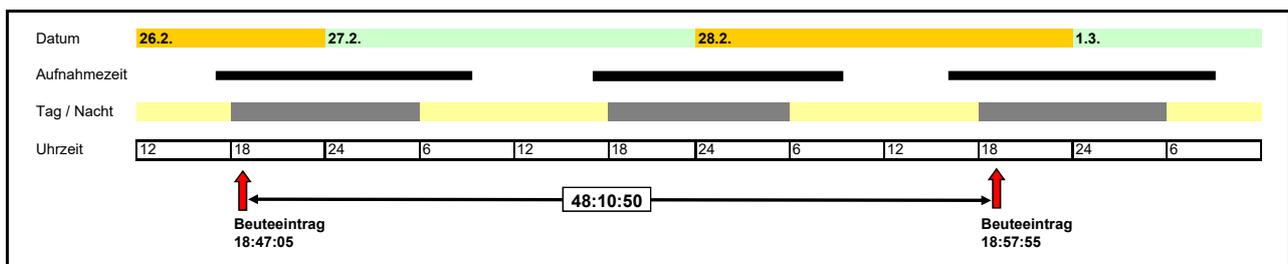


Abb. 21: Schematisierte Darstellung des längsten registrierten Abstands zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beuteeinträgen während der Brutperiode.

zu sich nehmen *kann* (d.h. wie schnell die Verdauung arbeitet), um eine Wiederbefüllung des Magens zu erlauben. Dabei spielt auch das Fassungsvermögen des Kropfes eine Rolle, der als Pufferspeicher für Nahrung dienen kann, die über die Kapazität des Magens hinaus aufgenommen wurde. Videoaufzeichnungen wie die der vorliegenden Untersuchung ermöglichen erstmals eine realitätsnahe Bilanzierung des Ernährungszustands eines Uhuweibchens während der Brutzeit unter den natürlichen Bedingungen eines Freilandbrutplatzes, da neben Informationen zur Art, Anzahl und Masse der Beute (letzteres abgeleitet) auch der Zeitpunkt ihrer Anlieferung genau bekannt ist, woraus sich die letztlich relevante Größe „Beute pro Zeiteinheit“ errechnen lässt (HARMS, in Vorbereitung).

Kontrastierend zu den gar nicht so seltenen Fällen von Unterversorgung an diesem BP kam es allerdings auch zu mehreren Situationen zeitweiliger Überversorgung, bei denen es nicht zur Beuteübergabe kam, das Weibchen sogar die Übernahme der angelieferten Beute verweigerte. Diese Abweisung ist nicht nur, für sich genommen, als recht eigentümliche Verhaltensweise von Interesse sondern auch unter dem Gesichtspunkt der Gesamternährungsbilanz, denn die angelieferte Beute hätte ja genauso gut am BP gelagert werden können und hätte damit als Nahrungsreserve bei schlechter Versorgungslage zur Verfügung gestanden. Üblicherweise werden – bei guter Versorgungslage – bei der Beringung von Junguhus Beutedepots am BP vorgefunden, aber möglicherweise gilt dies nicht in gleicher Weise für Zeiten außerhalb der Jungenaufzucht. Mit einem Vorrat an überschüssiger Beute hätten sich die vier Tage ohne Beuteanlieferung (vgl. Abb. 14, Abb. 18) bestens abmildern lassen. Warum dies nicht geschah, geht aus den Videoaufnahmen nicht hervor. Über die Beispiele von erfolglosen und verweigten Beuteübernahmen wird im Abschnitt 3.4 berichtet.

3.4 Das Verhalten bei der Beuteübergabe

Eine Beuteübergabe kündigte sich in den Videoaufnahmen dadurch an, dass das Uhuweibchen unvermittelt ihr Augenmerk auf den anfliegenden Partner richtete, dabei ggf. den Kopf drehte, sich dann aus der Bruthaltung hochreckte und das am BP-Rand direkt vor dem Weibchen landende Männchen in der Mulde über den Eiern stehend empfing. Die Beuteübergabe erfolgte sofort und ausschließlich von Schnabel zu Schnabel, gelegentlich erst nach einigem Gezerre. Danach nahm das Weibchen sofort eine geduckte Haltung ein und verharrte so reglos für 5-20 sek in der

Regel mit angelegten Federohren, während das Männchen mit stets aufgerichteten Federohren über ihr stand, auf sie herabschaute, dann oftmals den Kopf nach außen wendete und schließlich vom BP abflog. Dabei kam es häufig zu sichtbaren (!) Lautäußerungen insbesondere des Männchens. Erst nach geraumer Zeit in reglos geduckter Haltung drehte das Weibchen den Kopf und schaute zum Männchen hoch. In zahlreichen Fällen verharrte das Weibchen in der reglosen Haltung bis zum Abflug des Männchens.

Über Lautäußerungen bei der Beuteübergabe geben die Videoaufzeichnungen keinen Aufschluss, da sie technikbedingt ohne Ton erfolgten. Es hatte aber durchaus den Anschein, dass es regelmäßig zu mehr oder weniger ausgeprägter stimmlicher Kommunikation zwischen den Partnern bei der Beuteübergabe kam, ähnlich den ‘Unterhaltungen’, die während der Balzzeit am BP beobachtet wurden (HARMS 2017). Über Art, Differenzierung und funktionale Aspekte dieser Kommunikation können erst weiterführende Untersuchungen genauere Auskunft geben.

Nach der Übernahme wurde der weitere Umgang mit der Beute von deren Größe bestimmt. Kleinere Beutestücke von Maus- bis Wühlmausgröße wurden vom Weibchen ‘am Stück’ direkt am BP verschluckt, entweder noch im Beisein des Männchens oder kurz nach dessen Abflug. Während der Brutzeit war dies 40-mal zu beobachten. In zahlreichen weiteren Fällen war nicht eindeutig erkennbar, ob die Beute zeitnah nach ihrer Übernahme verschluckt wurde; dies insbesondere, wenn das Weibchen eine kamera-abgewandte Position einnahm oder wenn – bei kleiner Beute – keine ausgeprägten Schluckbewegungen des Kopfes zu sehen waren. In der überwiegenden Mehrzahl der Beuteinträge (>80%) verblieb das Weibchen nach der Beuteübernahme am BP, was anzeigt, dass die Beute von schluckfähiger Größe war und keiner Kröpfung bedurfte.

Beute, die zum Schlucken ohne vorherige Zerlegung zu groß war, wurde vom Weibchen ohne Ausnahme außerhalb des BP gekröpft. Dazu richtete sich das Weibchen auf, die Beute im Schnabel haltend (bei sehr großer Beute auch in den Krallen), machte ein, zwei Schritte aus der Mulde und flog mit der Beute ab. Die der Kröpfung der Beute dienenden Absenzen des Weibchens vom BP (Beuteabsenzen, Typ B) wurden bereits im Abschnitt 3.2.2 analysiert und kommentiert. Zwanzig solcher Absenzen wurden während der Brutperiode registriert. Nicht überraschend war die Dauer der Absenz mit der Größe der Beute und somit dem erforderlichen Verarbeitungsaufwand korreliert.

Nach dem Schlupf der Jungen änderte sich das Übergabeverhalten dahingehend, dass sich das Weibchen

zum Empfang nicht mehr ganz bis in stehende Position hochrechte, sondern halbhoch geduckt, mit ihrem waagrecht gehaltenen Körper und leicht gemantelter Flügelstellung die Jungen abschirmend, die Beute vom Männchen übernahm und sie mittels einer Kopfdrehung außer Reichweite des Männchens verbrachte. Zumeist ließ das Weibchen die Beute dann vor sich in die Mulde fallen und verharrte in geduckter regloser Haltung, das Männchen von unten her anschauend. In mehreren Fällen, wenn das Männchen nach der Übergabe länger am BP verweilte, wurde es vom Weibchen bedrängt und durch augenscheinlich ruppiges frontales Anrempeln zum Abflug genötigt.

Noch eine weitere markante Verhaltensänderung war auffällig. Bis zum Beginn der Schlupfphase, und auch nach dem Schlüpfen des ersten Kükens, war zu beobachten, dass eingetragene Beute sofort darauf vom Weibchen verschluckt wurde. Ab dem zweiten Tag der Schlupfphase jedoch legte das Weibchen jede angelieferte Beute vor sich ab, ohne selbst zu fressen. Erst im Anschluss an die Fütterung ihrer Küken versorgte sich das Weibchen in der Folgezeit aus den Überresten der Beute.

Wie bereits im Abschnitt 3.3.2 erwähnt, wurden in den Videoaufnahmen auch mehrere Episoden erfolgloser Beuteanlieferung (ohne Übernahme durch das Weibchen) dokumentiert. Hier die Beschreibung in Kurzform:

- In der Abenddämmerung des 22.2. landete das Männchen in Abwesenheit des Weibchens, legte die Beute (gerupfter Vogel von etwa Hahergröße) kurz am BP ab und flog nach 55 sek mit der Beute wieder ab.
- Am 26.2. kurz nach Mitternacht, erneut bei Abwesenheit des Weibchens, brachte das Männchen eine Ratte zum BP und flog 32 sek später mit der Beute wieder ab.
- Eine Variante war in den frühen Abendstunden des 26.2. zu beobachten, ebenfalls während einer Abwesenheit des Weibchens. Das Männchen verblieb mit der Beute (Maus) für über 2 min allein am BP und verschluckte sie dann selbst, bevor es wieder abflog.
- Am 25.2. kurz nach 3 Uhr morgens brachte das Männchen eine Wühlmaus an den BP, bot sie dem Weibchen an, das sie aber nicht übernahm. Hernach wurde die Beute abgelegt, beide Uhus standen sich Kopf an Kopf gegenüber, dabei vermutlich auch stimmlich kommunizierend. Nach einer Verweildauer von 58 sek flog das Männchen mit der Beute im Schnabel ab. Etwa 6 h zuvor hatte das Weibchen eine Wühlmaus entgegen genommen und verschluckt.
- Gegen 3 Uhr in der Nacht des 12.3. verweigerte das Weibchen die Übernahme einer Beute (Vogel,

teilweise gerupft, Drosselgröße), obwohl das Männchen sie ausgiebig anbot. Nach 2:11 min flog das Männchen mit der Beute wieder ab. Vorgegangen waren in dieser Nacht die Übernahme (und der Verzehr) von zwei Wühlmäusen.

- Zu einer weiteren Verweigerung der Beuteübernahme kam es am 22.3. kurz nach Mitternacht. Das Männchen brachte eine relativ große Beute (nicht klar bestimmbar) und bot sie dem Weibchen wiederholt an, legte sie ab, „redete eifrig auf die Partnerin ein“, bot sie erneut an und verließ den BP schließlich, nach fast 2 min Verweildauer, mit der Beute im Schnabel. Auch in dieser Nacht hatte es zuvor bereits zwei Beuteinträge gegeben, das Weibchen war offenkundig gesättigt.

Unter dem Gesichtspunkt einer effektiven Futtermittelsversorgung und Beuteverwertung erscheint es nicht recht plausibel, warum die Uhus eingetragene Beute nicht konsequent als Reserve am BP abgelegt haben, zumal zu anderen Zeiten (Balz und Jungenaufzucht) Depotbeute – zumindest zeitweise – am BP abgelagert war.

3.5 Kükenpflege

Angaben zum zeitlichen Verlauf der Schlupfphase sind in Tab. 2 (Abschnitt 3.2.1) zusammengefasst. Der Schlupf selbst vollzog sich ohne konkrete Beobachtungsmöglichkeit, da Eier und Junge während des Schlüpfens vom Weibchen sehr erfolgreich und konsequent abgeschirmt wurden. Die Küken wurden nicht nur vor der Kamera verborgen, das Weibchen schirmte sie auch gegenüber dem Männchen bei seinen Besuchen am BP sehr effektiv ab.

Zwar war erkennbar, dass das Weibchen in der Schlupfphase viel Zeit mit tief vor ihrer Brust gesenktem Kopf verbrachte, die dabei praktizierten Handlungen waren indes nicht präzise einzuordnen. Daher ist nicht bekannt, ob beispielsweise das Weibchen aktiv in den Schlupfvorgang eingegriffen hat; wann und wie oft in den ersten Tagen gefüttert wurde; wann und wie oft die Jungen mit dem Schnabel gekraut, geputzt und massiert wurden; wann, wie oft und wie viel das Weibchen in dieser Zeit selbst gefressen hat. Gerade in dieser hoch interessanten Phase des Geschehens am BP stieß die Technik der Videoaufzeichnung mit nur einer Kamera aus einem einzigen Blickwinkel und ohne Tondokumentation an ihre Grenzen.

Erkennbar war hingegen, dass das Weibchen bereits ab etwa 2 Tage vor dem Schlüpfen mit den Jungen stimmlich kommunizierte, auch wenn hierzu aus technischen Gründen keine Tonaufnahmen vorliegen. Künftige Untersuchungen des Brutverlaufs sollten den

Aspekt der stimmlichen Kommunikation am BP sowohl zwischen Männchen und Weibchen als auch zwischen Weibchen und Küken vorrangig berücksichtigen. Es steht zu erwarten, dass die stimmliche Kommunikation wesentlich zum besseren Verständnis des visuell erfassbaren Verhaltens beitragen kann, das sich aus der bildlichen Information allein nicht völlig erschließt.

Ein gewisses Rätsel gibt der Verbleib der Eischalen auf. Weder wurden später (bei der Beringung) Reste von Eischalen am BP gefunden, noch wurde das Weibchen bei einem seiner Abflüge vom BP nach dem Schlüpfen der Küken dabei beobachtet, dass es Eischalen abtransportierte, wie das von vielen anderen Vögeln praktiziert wird. Auch zeigen die Videoaufnahmen keine Eischalenreste, nachdem das Weibchen zeitnah nach dem Schlüpfen die Nestmulde verlassen hat. Zusammengenommen führen diese Hinweise zu der Schlussfolgerung, dass das Weibchen die Eischalen vermutlich mit dem Schnabel zerbröselt und/oder gefressen hat. Letzteres könnte zur besseren Kalziumversorgung sinnvoll sein. Denkbar erscheint aber auch, dass mit den leuchtend weißen Eischalen ein potentiell gefährlicher visueller Hinweis auf den BP und die schutzlosen Küken beseitigt werden soll, um Prädatoren keinen unnötigen Anlass für einen Besuch am BP zu geben.

3.6 Art und Umfang der Beute

Zahlreiche Untersuchungen befassen sich mit dem Beutespektrum des Uhus, von denen nur eine Auswahl hier zitiert werden kann (ANDREYCHEV et al. 2016, BEZZEL et al. 1976, DALBECK 2005, GEIDEL 2014, LANGE 2014, LEDITZNIG 2005, MARCHESI et al. 2002a, MARTINEZ & ZUBEROGOITIA 2001, PENTERIANI et al. 2005, PLASS 2010, ROCKENBAUCH 2005, SCHWEIGER & LIPP 2011). Hierzu werden Beutereste und Gewölle an Brutplätzen, unter Schlafbäumen und Sitzwarten oder an Rupfplätzen eingesammelt, deren Bestandteile bestimmt und quantifiziert. Dieses Vorgehen ist stets

mit dem Vorbehalt behaftet, die Gesamtheit der verzehrten Uhubeste kaum komplett oder repräsentativ erfassen zu können (MARCHESI et al. 2002b). Dennoch gewinnt man so zumindest eine vorläufige Grundlage für eine grob summarische Bilanzierung des Beutespektrums und der relativen Anteile bestimmter Beutetiere. Bei Anwendung von verfeinerten Sammelstrategien sind differenziertere Aussagen zu einzelnen Brutpaaren und über zeitliche und räumliche Unterschiede im Beutespektrum möglich. PENTERIANI et al. (2005) konnten zeigen, dass das genutzte Beutespektrum und die Abundanz von Beutetieren einer kleinräumigen Differenzierung unterliegen können und daher in der Beurteilung der Ernährungssituation berücksichtigt werden müssen.

Mit den Videoaufnahmen am Brutplatz ergibt sich nun ein alternativer experimenteller Ansatz zur Untersuchung des Beutespektrums von Uhus, da Beuteanlieferung und Verarbeitung zu verschiedenen Zeiten der Reproduktionsperiode direkt im Bild verfolgt werden können (vgl. NIELSEN et al. 2015) und in ihrem genauen zeitlichen Verlauf dokumentierbar sind. Dies gilt zumindest für das Uhuweibchen und für Beuteeinträge während der Brutzeit und der Zeit der Jungenaufzucht, die sich im Erfassungsbereich der Kamera abspielen. Die Aufnahmen liefern erstmals Informationen darüber, inwieweit die Uhus zu verschiedenen Zeiten (Entwicklungsphasen) Beute in unterschiedlicher Weise nutzen; dies im Hinblick auf die Art der Beute wie auch unter quantitativen und dynamischen Gesichtspunkten. Diesen Ansatz haben auch NIELSEN et al. (2015) verfolgt, die mittels Videoaufzeichnung die Beuteversorgung an einem Uhubrutplatz in Dänemark während der Jungenaufzucht untersucht haben. Anhand der in den Videodateien automatisch gespeicherten Zeitinformationen können nunmehr Ernährungsbilanzen erstellt werden, die den Beuteeintrag nach Art, Stückzahl oder Masse pro Zeiteinheit wiedergeben.

Wie im Abschnitt 3.3.2 ausgeführt, hat das Uhumännchen während der Brutzeit 111-mal Beute an den BP gebracht. Nach vorläufiger Bestimmung gliedert sich die eingetragene Beute wie folgt (Tab. 15):

Tab. 15: Anteilige Zusammensetzung der eingetragenen Beute während der Brutzeit.

Beuteeintrag	Zuordnung	N = 111	Anteil [%]
Säugetiere	Mäuse	55	49,5
	Wühlmäuse	18	16,2
	Ratten	3	2,7
	Hermelin	1	0,9
Vögel	Amsel- bis Hähergröße	11	9,9
verdeckt / nicht erkennbar		23	20,7

Obwohl immer die gesamte Szene (von Anflug bis Abflug, und ggf. bis zum Verzehr) zur Beurteilung herangezogen wurde, gestaltete sich die Identifizierung der eingetragenen Beutetiere oftmals schwieriger als erwartet. Dafür waren zum einen technische Gründe verantwortlich, z.B. wenn die Beute vom Körper des einen oder anderen Uhus verdeckt war oder der Vorgang so schnell ablief, dass die Aufzeichnung verwischt und unscharf war; dann führte auch eine Einzelbildanalyse nicht weiter. Zum anderen wurden Vögel in der Regel mehr oder weniger stark gerupft eingetragen und zumeist ohne Kopf, so dass eine eindeutige Identifizierung auf der Ebene von Art oder Gattung in den meisten Fällen unmöglich war. Gelegentlich gelang die Identifizierung anhand charakteristischer Merkmale [z.B. Bläßhuhn (*Fulica atra*), anhand der Füße]. Häufig war bereits die Zuordnung als Vogel und die ungefähre Größe als erfolgreiche Einordnung zu werten. 23 von 111 eingetragenen Beutetieren mussten als „nicht erkennbar“ eingestuft werden. Hier zeigen sich technische Limitierungen der verwendeten Technik und gleichzeitig Möglichkeiten der Verbesserung bei zukünftigen Projekten. Dass es sich nicht um ein spezifisches Problem der von mir eingesetzten Technik handelt, zeigt der Blick auf eine Untersuchung, in der es um die Beuteversorgung an einem Uhubrutplatz in Dänemark während der Jungenaufzucht ging. Auch NIELSEN et al. (2015) konnten aus Videoaufnahmen von 72 eingetragenen Beutetieren 59 (82%) lediglich auf einer hohen taxonomischen Ebene (Vogel oder Säugetier) klassifizieren.

Für die als „nicht erkennbar“ eingestufte Beute kann nach den Erfahrungen, die aus den filmischen Aufzeichnungen gewonnen wurden, jedoch eine indirekte Zuordnung vorgenommen werden. Es zeigte sich nämlich, dass das Weibchen bei keinem dieser 23 nicht identifizierten Beuteinträge den BP verlassen hat. Mit hoher Wahrscheinlichkeit muss es sich demnach um eine kleinformatige Beute gehandelt haben, die am BP selbst „verarbeitet“ (geschluckt) werden konnte und keinen Abflug vom BP (zwecks Kröpfung) erforderlich machte. Nach den bisherigen Erfahrungen wurden Mäuse oder Wühlmäuse direkt am BP verschluckt. Wenn man dieser Argumentation folgt, dürfte es sich demnach bei der Mehrzahl der als „nicht erkennbar“ oder „verdeckt“ eingestuften Beute um Mäuse oder Wühlmäuse gehandelt haben.

Bei dem in Tab. 15 dargestellten Beutespektrum ist der hohe Anteil an Feldmäusen auffällig. Rechnet man die beschriebene indirekte Zuordnung hinzu, erhöht sich der Feldmausanteil an der eingetragenen Beute auf 71%. Wühlmäuse leisteten ebenfalls einen namhaften Beitrag, auf Vögel entfielen etwa 10% (immer

bezogen auf die Stückzahl). Als ungewöhnlich muss hingegen der Eintrag eines erbeuteten Hermelins gewertet werden.

Ob es sich bei dem eingetragenen Beutespektrum mit sehr hohem Feldmausanteil um eine generell von Uhus praktizierte Strategie handelt (etwa mit dem Ziel, die zur Kröpfung großformatiger Beute erforderlichen Absenzen des Weibchens zu limitieren) oder um eine Beutepräferenz unseres Uhupaars aufgrund eines hohen lokalen Angebots, kann anhand der Videoaufzeichnungen allein nicht beurteilt werden. Bislang gibt es keine weiteren videobasierten Untersuchungen mit einem alternativen Beutespektrum, die man zum Vergleich heranziehen könnte. Die einzige mir bekannte Arbeit mit ähnlichem experimentellem Ansatz konzentrierte sich auf den Beuteeintrag an einem dänischen Uhubrutplatz während der Jungenaufzucht (NIELSEN et al. 2015), wobei unter den eingetragenen Säugetieren Wanderratte (*Rattus norvegicus*) und Igel (*Erinaceus europaeus*) dominierten und Feldmäuse (*Microtus* sp.) eine sehr geringe Rolle spielten. Mit den Aufzeichnungen etlicher Uhu-Webcams steht allerdings ein umfangreicher, bislang ungenutzter Datenpool zur Verfügung, der nur entsprechend ausgewertet werden müsste. Frühere Untersuchungen in Bayern anhand eingesammelter Beutereste haben einen hohen Wühlmausanteil im Winter vor der Eiablage mit dem anschließenden Reproduktionserfolg der Uhupaare in Verbindung gebracht (GEIDEL 2014). Zu ganz ähnlichen Schlussfolgerungen kamen ANDREYCHEV et al. (2016) für eine Uhupopulation in Mordavia, einer russischen Provinz an der Wolga südlich von Moskau, die einen engen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Kleinnagerarten und dem Bruterfolg der Uhus aufzeigen. Anhand umfangreicher Auswertungen von Beuteresten, die in unmittelbarer Nähe von Uhubrutplätzen aufgesammelt wurden, zeigen Schweiger & Lipp (2011) für drei Uhupopulationen in Bayern während der Jungenaufzucht ebenfalls einen hohen Beutetieranteil von Feld- und Wühlmäusen. Da die Biomassedichte dieser Kleinsäuger in vielen Jagdhabitaten des Uhus mit bis zu 90 kg/ha die aller anderen Beutetiere weit übersteigt, kann es aufgrund der vorliegenden Befunde als gesichert gelten, dass Uhus dieses vorteilhafte, weit verbreitete, überaus ergiebige sowie ganzjährig verfügbare und zudem rasch nachwachsende Nahrungsreservoir bevorzugt nutzen. Umgekehrt sorgt der zeitweilige Rückgang oder Ausfall der päferierten Beutetiere (Gradation) für regelmäßige Einbußen beim Bruterfolg des Uhus (ANDREYCHEV et al. 2016, GEIDEL 2014, LEDITZNIG 2005, MARTINEZ & ZUBEROGOITIA 2001).

3.7 Besondere Vorkommnisse während der Brutperiode

Die im Abschnitt 3.4 geschilderten Fälle von erfolgreicher und sogar verweigerter Beuteübernahme gehören zu den auffälligen und ungewöhnlichen Verhaltens-episoden der Uhus während der Brutzeit. Auch das in diesem Zusammenhang erwähnte aggressive Verdrängen des Männchens vom BP zählt zu den unerwarteten und überraschenden Verhaltensweisen. Darüber hinaus kam es zu weiteren unerwarteten und zum Teil kuriosen Vorkommnissen, die nachfolgend beschrieben werden.

3.7.1. Kopulationen

Auf Kopulationen und im besonderen die sog. „rituellen“ Kopulationen wurde bereits im Bericht über die Balzaktivitäten am video-überwachten Uhubrutplatz eingegangen (HARMS 2017). Rituelle (d. h. nicht der Reproduktion dienende) Kopulationen finden regelmäßig bereits etliche Wochen vor Brutbeginn am BP und an exponierten Stellen in der näheren Umgebung des BP statt (HARMS 2016a). Kennzeichnend ist der fehlende zeitliche und funktionale Bezug zur Eiablage. Es handelt sich dabei um Aktionen, die der Festigung der Partnerbindung, der Eingewöhnung und der Synchronisierung des reproduktionsrelevanten Verhaltens dienen, damit dessen Funktionieren gewährleistet ist, wenn es dann – reproduktionsbiologisch gesehen – ‘darauf ankommt’. Mehrere rituelle Kopulationen am BP wurden im Vorfeld der Eiablage während der Balzphase von der Videokamera registriert (HARMS 2017). Darüber hinaus finden üblicherweise – zumeist in den frühen Abendstunden – weitere Kopulationen auf exponierten Sitzwarten im Nahbereich des BP statt, so unsere Beobachtungen im Rahmen eines umfangreichen Verhörprojekts (HARMS 2016a, 2017).

Die Videoaufzeichnungen zeigen im zeitlichen Zusammenhang mit der Eiablage sechs ‘echte’ Kopulationen am BP zwischen dem 22. und 28. Februar (Abb. 22). Ob es sich dabei um die letztendlich reproduktionswirksamen Kopulationen gehandelt hat, ist anhand der Aufnahmen nicht zu entscheiden (vgl. Abschnitt 3.2.1 und Abb. 22 zum zeitlichen Verlauf der Eiablage). Zumindest zwei der dokumentierten Kopulationen am BP fanden nach der Ablage des 3. (und letzten) Eis statt. Unsere Erfahrungen aus mehrjährigen Beobachtungen lassen vermuten, dass es neben den Kopulationen am BP zu zahlreichen weiteren Kopulationen im Umfeld des BP während der reproduktionsrelevanten Tage gekommen ist (HARMS 2016a). Die Entwicklung des Eis von der Befruchtung bis zur

Ablage dauert ca. 30 h. Mehrfache Kopulationen im relevanten Zeitraum stellen die Befruchtung sicher. Erfahrungsgemäß erfolgt die Eiablage bei Uhus im Abstand von etwa 2-3 Tagen (AEBISCHER 2008; vgl. Abschnitt 3.2.1, Tab. 2).

Dass Kopulationen zum Zweck der Einstimmung und Synchronisierung der Partner bereits vor der Eiablage häufig praktiziert werden, und zwar auch ohne jeglichen Bezug zur (biologisch vorgesehenen) Reproduktion, erscheint dem Beobachter durchaus stimmig, zweckmäßig und verhaltensbiologisch gut begründet. Überraschend und geradezu verblüffend müssen hingegen Kopulationsversuche des Uhumännchens erscheinen, die erst geraume Zeit **nach** Eiablage und Brutbeginn von der Videokamera erfasst wurden. Erstmals 8 Tage nach Ablage des letzten Eis und daran anschließend über eine Spanne von 17 weiteren Tagen (d.h. zwischen dem 6. und 22. März 2015) kam es wiederholt und hartnäckig zu Kopulationsversuchen des Uhumännchens. Bis zu 8 Kopulationsversuche pro Nacht wurden besonders zu Beginn dieser unerwarteten sexuellen Druckphase von der Kamera registriert. Insgesamt summierten sich diese Aktionen auf 31 Kopulationsversuche. Alle wurden jedoch vom brütenden Weibchen vehement zurückgewiesen (abgewehrt) und endeten nach 1-2 sek mit dem vorzeitigen Abflug des Männchens (Abb. 22).

Der zeitliche Verlauf der Kopulationsattacken (Abb. 22) erinnert an Effektkurven basierend auf der raschen Produktion und Einwirkung eines Effektors (Testosteron?) und dessen nachfolgenden graduellen Abbaus (Zerfallskurve).

Offensichtlich befand sich das Uhumännchen über einen bemerkenswert langen Zeitraum in einem Zustand anhaltender hoher sexueller Erregung – und das, nachdem die eigentliche Legephase abgeschlossen und die Brutperiode in vollem Gang war. Genauso offenkundig war das Weibchen „überhaupt nicht in Stimmung“ für derartige Aktivitäten. Während ‘sie’ in ihrem Verhalten voll und ganz auf das Brutgeschäft fokussiert erscheint (sich also konsistent zur realen Situation verhält), fiel das Verhalten des Männchens quasi „aus der Rolle“, d.h. es widerspricht der real existierenden Brutsituation (an die das Uhumännchen bis zum Zeitpunkt der überraschenden Kopulationsattacken durchaus angepasst schien). Zu diesem offensichtlich asynchronen Verhalten passt auch, dass in Nächten mit praktiziertem Kopulationsdruck das Männchen seine Funktion als Beutebeschaffer für das Weibchen allem Anschein nach vernachlässigte, in diesem Zeitraum also weniger, und deutlich später, Beute eingetragen wurde (vgl. dazu Abschnitt 3.3.2, Abb. 14, Abb. 18).

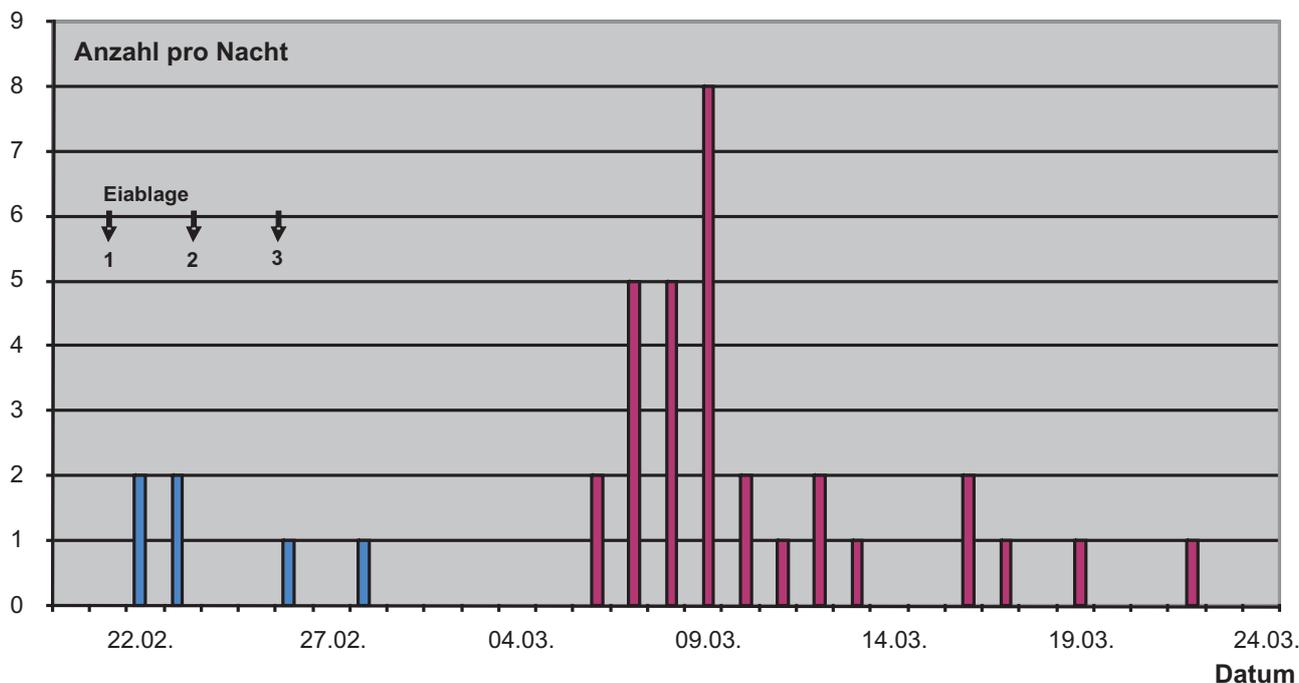


Abb. 22: Kopulationen und Kopulationsversuche am Brutplatz während der Brutzeit (N = 37).

Über Sinn und Zweck und den möglichen Auslöser des augenscheinlich inkongruenten Verhaltens des Uhumännchens lässt sich zunächst nur spekulieren. Denkbar wäre, dass mit einem zweiten (d.h. verzögert auf die Eiablage erfolgenden) Hormonschub beim Männchen dessen Paarungsbereitschaft ausgelöst werden soll, die beispielsweise im Fall eines nicht erfolgreichen Brutbeginns (oder eines vorzeitigen, störungsbedingten Brutabbruchs) eine weitere Brut „im zweiten Anlauf“ (Nachbrut) ermöglichen soll. Die Videoaufzeichnungen liefern uns erstmalig den Beleg für ein zunächst unerwartetes und rätselhaftes Verhalten, ohne jedoch viel zu dessen Erklärung beitragen zu können. Offensichtlich besteht zu diesem eigentümlichen Verhalten noch erheblicher Forschungsbedarf. Klar erkennbar hat das Weibchen selbst nicht stimulierend auf das Verhalten des Männchens eingewirkt, sondern im Gegenteil schroff abweisend reagiert. Die Ursachen für die Aktionen des Männchens dürften daher auf unbekannte externe Einflüsse zurückgehen oder aber endogener Natur sein.

3.7.2 Besucher am BP

Wiederholt hielten sich Kohlmeisen (*Parus major*), Amseln (*Turdus merula*) und Hausrotschwänze (*Phoenicurus ochruros*) in der unmittelbaren Nähe des BP auf, oft nur 1 bis 3 m vom brütenden Weibchen entfernt, zumeist in den frühen Morgenstunden bei der Futtersuche. Kohlmeisen wurden außerdem dabei be-

obachtet, wie sie gemauserte Flaumfedern und auch faserige Reste von Gewöllen neben dem BP einsammelten, offensichtlich zur Auspolsterung ihres Nests. In der Nacht huschten gelegentlich Mäuse (vermutlich *Microtus* sp.) in der Nähe des BP umher. In zwei Fällen, am 17.3. kurz nach 2 Uhr morgens sowie am 21.3. gegen 0:50 Uhr, näherte sich eine Maus dem brütenden Weibchen bis auf 20 cm, ohne es zu bemerken, wurde jedoch umgekehrt vom Weibchen reglos, aber aufmerksam beobachtet. Damit reagierte das Weibchen anders als das Männchen, das während der Balzzeit eine unvorsichtige Maus direkt am BP im Sprung erbeutete und verzehrte (HARMS 2017).

4. Diskussion

Ausgerechnet die rapiden Fortschritte im Bereich der Mikroelektronik haben maßgeblich dazu beigetragen, dass Uhus heute zu den am besten untersuchten Vogelarten zählen. Wegen ihrer nächtlichen Lebensweise gehörten Eulen lange Zeit zu den besonders schwierigen Studienobjekten der ornithologischen Feldforschung. Moderne telemetrische Verfahren unter Verwendung immer kleinerer und leistungsfähigerer Sender einerseits und elektronische Kameras mit IR-Beleuchtung andererseits erschlossen in den letzten Jahren völlig neuartige experimentelle Ansätze. Beide Techniken durchdringen den Schutzschirm der Nacht,

öffnen ein Fenster für gezielte Beobachtungen des Verhaltens, ohne die Vögel zu beeinträchtigen. Vormals undenkbar Einblicke in das verborgene Leben der nächtlichen Jäger wurden auf diese Weise möglich. Von den neuen technischen Möglichkeiten profitierte nicht nur die Wissenschaft. Über immer zahlreicher angebotene Webcams ist es auch interessierten Laien möglich, Uhus und anderen Eulen bei ihrem nächtlichen Tun zuzuschauen. Dass es dabei zumeist bei episodischen Eindrücken bleibt, empfinden die wenigsten Besucher der Webcams als Einschränkung. Unter wissenschaftlichen Gesichtspunkten kann allerdings der episodische Schnappschuss nicht zufrieden stellen; der Anspruch der Forschung zielt auf umfassende Einsicht(en) und weiter reichende Durchdringung der Sachverhalte auf der Basis detaillierter Datenerfassung und Auswertung.

Fotofallen und Videokameras sind bereits früher für Überwachungszwecke bei verschiedenen Tieren verwendet worden (TROLLIET et al. 2014; WRATTEN 1994), aber erst digitale Geräte haben in den letzten zwei Jahrzehnten zahlreiche neue Einsatzmöglichkeiten erschlossen. Maßgeblich befördert wurde diese Entwicklung durch die rasch voranschreitende Miniaturisierung, den immer geringeren Stromverbrauch, leistungsfähigere Akkus und die sinkenden Preise der verwendeten Gerätschaften. Zum Erfolg moderner Überwachungstechnologie haben auch voll-elektronische, mechanikfreie Speichermedien hoher Kapazität und Schreibgeschwindigkeit sowie effiziente Komprimierungsverfahren zur Abspeicherung von Videodateien in hohem Maße beigetragen.

Für den Bereich ornithologischer Forschung sind zwei Schwerpunkte des Einsatzes von Foto- und Videoüberwachung festzustellen: Untersuchungen zum Verhalten (z.B. BOSCH 2012, 2013, 2014) und solche zur Brutbiologie (z.B. BOSCH 2012), wobei die Erfassung von Prädationsereignissen an Nestern und Brutplätzen einen besonders breiten Raum einnimmt (BOLTON et al. 2007; RIBIC et al. 2012; SCHAEFER 2004). Offen brütende Arten wurden dabei ebenso zum Ziel der Überwachung (BOLTON et al. 2007; BOSCH 2014; RIBIC et al. 2012; SCHAEFER 2004) wie Vögel, die in Nistkästen brüten (BOSCH 2012; BOSCH et al. 2016). Über methodische und technische Fragen informierten BOSCH et al. (2016) und HARMS (2015) anhand praktischer Erfahrungen im Freiland Einsatz von Videokameras.

Auf der Basis der kontinuierlichen Videoaufzeichnungen wird hier erstmals eine detaillierte Analyse und Auswertung des nächtlichen Geschehens an einem Uhubrutplatz unter Freilandbedingungen vorgelegt (vgl. HARMS 2017). Gegenüber früheren Beobachtun-

gen bietet der hier verfolgte methodische Ansatz eine Reihe von Vorteilen:

- (1) erfasst wird das ungestörte Verhalten in der natürlichen Umgebung freilebender Vögel;
- (2) das Geschehen wird präzise, komplett und chronologisch in seiner Gesamtheit dokumentiert, dabei sind alle Vorgänge zeitlich präzise adressierbar;
- (3) die Aufzeichnungen erfassen alle Aspekte des Verhaltens (eigenes, gegenüber dem Partner, gegenüber den Küken);
- (4) die Aufzeichnungen geben Einblick in Verhaltensweisen in Verbindung mit Reproduktion, Nahrung, Körperpflege (self maintenance), Gelegepflege und Kommunikation sowie potentiell über innerartliche wie interspezifische Auseinandersetzungen am Brutplatz (z.B. Prädation);
- (5) die Aufzeichnungen konservieren das Geschehen, das damit jederzeit reproduzierbar (abrufbar) und kommunizierbar wird (elektronische Medien);
- (6) die Auswertung kann nach qualitativen, quantitativen (statistischen) sowie chronologischen und anderen zeitbezogenen Gesichtspunkten erfolgen;
- (7) der Detaillierungsgrad der Auswertung ist in einem weiten Bereich wählbar. In einem ersten Teilbericht wurde das Verhalten von Uhus am video-überwachten Brutplatz während der Balzperiode ausgewertet (HARMS 2017).

Gemessen an landläufigen Vorstellungen vom Brutverlauf bei Vögeln allgemein und Uhus im besonderen, wurden in den hier ausgewerteten Videoaufzeichnungen unseres Uhubrutplatzes eine Vielzahl ungewöhnlicher und unerwarteter Befunde sichtbar. Das betrifft beispielsweise die Absenzen des Weibchens vom BP (Abschnitt 3.2.2) oder Aspekte der Gelegepflege (Abschnitt 3.2.3), die hier erstmals quantifiziert und in ihrem zeitlichen Verlauf analysiert werden. In hohem Maß erstaunlich und überraschend waren die Befunde zur Nahrungsversorgung des Weibchens (Abschnitte 3.3.2, 3.4 und 3.6) sowie die zahlreichen unzeitigen Kopulationsversuche des Uhumännchens während der Brutzeit (Abschnitt 3.7.1). Da es z. Zt. noch an vergleichbaren Untersuchungen mangelt (Auswertungen der Aufzeichnungen verschiedener Webcams liegen meines Wissens nicht vor), müssen die aus unserem Überwachungsprojekt resultierenden Befunde zunächst aus sich heraus beurteilt und interpretiert werden. Es bleibt zu hoffen, dass bald weitere video-basierte Auswertungen eine breitere Einordnung und Deutung der in dieser Untersuchung beobachteten Sachverhalte befördern werden. In einem weiteren Teilbericht (in Vorbereitung) wird es um die Auswertung der Videoaufzeichnungen während der Jungenaufzucht gehen.

Zusammenfassung:

An einem wiederholt genutzten Brutplatz des Uhus (*Bubo bubo*) nahe Freiburg (Baden-Württemberg) wurde eine Infrarot-Videokamera installiert und das Geschehen während der Balz, Brut und Jungenaufzucht kontinuierlich über 177 Kalendertage nahezu 2637 Stunden lang aufgezeichnet. Die Aufzeichnungen ermöglichen einen detaillierten Einblick in das Verhalten der nachtaktiven Großeule im gesamten Verlauf der Reproduktionsphase. Aus den Aufnahmen wurde ein sekundengenaues Protokoll vom ungestörten Verhalten des beobachteten Uhupaars erstellt und mit MS Excel unter qualitativen, quantitativen und zeitbezogenen Gesichtspunkten ausgewertet. Dieser zweite Teil der Auswertung beschreibt das Verhalten der Uhus während der Brutzeit von der Ablage des ersten Eis bis zum Schlüpfen der Jungen. Während der Brutzeit kam es zu 111 Beuteeinträgen durch das Männchen, wobei der hohe Feld- und Wühlmausanteil (zusammen über 85%) auffällig war. Auf Vögel entfielen 10%. Kleinformatige Beute wurde vom Weibchen direkt verschluckt, größere Beute wurde stets außerhalb des Brutplatzes gekröpft. Die Beuteversorgung des Weibchens blieb zeitweise hinter den Bedarfswerten zurück, während 4 Nächten gab es überhaupt keinen Beuteeintrag. Zum Kotabsetzen verließ das Weibchen den Brutplatz, meist auch zum Auswürgen der Gewölle. Insgesamt wurden 169 Absenzen registriert und im Detail nach Art, Häufigkeit und zeitlicher Verteilung analysiert. Die Eier wurden während der Nachtstunden durchschnittlich alle 57 Minuten gewendet, insgesamt 677-mal, am Tag weniger häufig als in der Nacht. Unerwartet kam es mitten in der Brutzeit über 17 Tage hinweg zu 31 Kopulationsversuchen des Uhumännchens, die vom Weibchen vehement abgewiesen wurden. Während dieser Phase wurde weniger Beute eingetragen, der Eintrag erfolgte zudem mit deutlicher Verzögerung. Während der Schlupfphase war ein merklicher Anstieg der Beuteeinträge zu beobachten.

5. Literatur

- AEBISCHER, A. (2008): Eulen und Käuze. Auf den Spuren der nächtlichen Jäger. – Bern (Haupt).
- ANDREYCHEV, A.V., A.S. LAPSHIN & V.A. KUZNETSOV (2016): Breeding success of the Eurasian Eagle Owl (*Bubo bubo*) and rodent population dynamics. – Biology Bulletin 43: 851-861.
- BEZZEL, E., J. OBST & K.-H. WICKL (1976): Zur Ernährung und Nahrungswahl des Uhus (*Bubo bubo*). – Journal of Ornithology 117: 210-238.
- BOLTON, M., N. BUTCHER, F. SHARPE, D. STEVENS & G. FISHER (2007): Remote monitoring of nests using digital camera technology. – Journal of Field Ornithology 78: 213-220.
- BOSCH, S. (2012): Nistkasten-Geheimnisse: Mit der Nistkastenkamera ermittelte brutbiologische Details an einem Brutplatz des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus phoenicurus*. – Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg 28: 92-105.
- BOSCH, S. (2013): Wenn die Zaunkönige schlafen gehen: Verhalten eines Zaunkönigs *Troglodytes troglodytes* am Schlafplatz im Winter. – Vogelwarte 51: 31-38.
- BOSCH, S. (2014): Angepickte Eier und andere Überraschungen am Nest der Amsel *Turdus merula*. – Ornithologische Mitteilungen 66: 314-324.
- BOSCH, S., T. HAALBOOM & P. LURZ (2016): Den Nistkastengeheimnissen auf der Spur: Möglichkeiten und Grenzen der Videoüberwachung von Bruthöhlen. – Vogelwarte 54: 125-136.
- DALBECK, L. (2005): Nahrung als limitierender Faktor für den Uhu *Bubo bubo* (L.) in der Eifel? – Ornithologischer Anzeiger 44: 99-112.
- GEIDEL, C. (2014): Wühlmäuse als ausschlaggebende Größe für den Bruterfolg des Uhus (*Bubo bubo*) im Südlichen Frankenjura in Bayern. – Berichte zum Vogelschutz 51: 83-94.
- HARMS, C. (2015): Lust und Frust beim Arbeiten mit Überwachungskameras an Uhubrutplätzen – ein Erfahrungsbericht. In: F. RAU, R. LÜHL & J. BECHT (Hrsg.): 50 Jahre Schutz von Fels und Falken. – Ornithologische Jahreshefte für Baden-Württemberg 31 (Sonderband): 227-238.
- HARMS, C., F. RAU & R. LÜHL (2015): Der Uhu (*Bubo bubo* L.) am Südlichen Oberrhein – Bestand und Gefährdung. – Naturschutz am südlichen Oberrhein 8: 25-40.
- HARMS, C. (2016a): Das Rufverhalten des Uhus (*Bubo bubo*) – I. Haupt- und Herbstbalz im Vergleich. – Eulen-Rundblick 66: 54-67.

- HARMS, C. (2016b): Das Rufverhalten des Uhus (*Bubo bubo*) – II. Über den Einfluss von Witterung und Mondphase. – Eulen-Rundblick 66: 67-72.
- HARMS, C. (2016c): Bauerwerkbruten des Uhus (*Bubo bubo*) – Fallbeispiele zu Konflikten und Problemlösungen. – Naturschutz am südlichen Oberrhein 8: 231-246.
- HARMS, C. (2017): Unmittelbare Einblicke in das ungestörte Verhalten von Uhus (*Bubo bubo*) am Brutplatz - Auswertung von Infrarot-Videoaufnahmen während Balz, Brut und Jungenaufzucht. Teil I: Vorbalz und Balz bis zur Eiablage. – Naturschutz am südlichen Oberrhein 9: 71-91.
- KNIPRATH, E. (2016): Wie können wir das Publikum an unserer Arbeit beteiligen? Oder: Eulenwissen schaffen, statt Eulenwissenschaft zu konsumieren. – Eulen-Rundblick 66: 34-35.
- LANGE, L. (2014): Zur Ernährung der Uhus *Bubo bubo* im Kreis Steinburg (Schleswig-Holstein) – 2011 und 2012. – Corax 22: 479-492.
- LEDITZNIG, C. (2005): Der Einfluss der Nahrungsverfügbarkeit und der Nahrungsqualität auf die Reproduktion des Uhus *Bubo bubo* im Südwesten Niederösterreichs. – Ornithologischer Anzeiger 44: 123-136.
- MARCHESI, L., F. SERGIO & P. PEDRINI (2002a): Costs and benefits of breeding in human-altered landscapes for the Eagle Owl *Bubo bubo*. – Ibis 144 (online), E164-E177.
- MARCHESI, L., P. PEDRINI & F. SERGIO (2002b): Biases associated with diet study methods in the Eurasian Eagle Owl. – Journal of Raptor Research 36: 11-16.
- MARTINEZ, J.A., & I. ZUBEROGOITIA (2001): The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. – Journal of Ornithology 142: 204-211.
- MCDONALD, J.H. (2014): Handbook of Biological Statistics, 3. Aufl. – Baltimore, Maryland, USA (Sparky House Publishing).
- NIELSEN, J. S., J. W. LASSEN, T. B. LARSEN, H. OVERGÅRD, I. H. SØRENSEN, K. DICHMANN, P. SUNDE (2015): Video analysis as a method for examining feeding biology of the Eurasian Eagle Owl *Bubo bubo*. – Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 109: 161-166 [Dänisch mit englischer Zusammenfassung].
- PENTERIANI, V., & M.M. DELGADO (2008): Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. – PLoS ONE 3(8): e3014.
- PENTERIANI, V., F. SERGIO, M.M. DELGADO, M. GALLARDO & M. FERRER (2005): Biases in population diet studies due to sampling in heterogeneous environments: a case study with the Eagle Owl. – Journal of Field Ornithology 76: 237-244.
- PLASS, J. (2010): Zur Nahrung des Uhus (*Bubo bubo*) in Oberösterreich. – Öko-L 32: 28-35.
- RIBIC, C.A., F.R. THOMPSON III & P.J. PIETZ (2012): Video-surveillance of nesting birds. Studies in Avian Biology 43. – Berkeley, USA (University of California Press).
- ROCKENBAUCH, D. (2005): Der Uhu *Bubo bubo* in Baden-Württemberg – Wie Phönix aus der Asche? – Ornithologischer Anzeiger 44: 117-122.
- SCHAEFER, T. (2004): Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators. – Bird Study 51: 170-177.
- SCHWEIGER, A., & L. LIPP (2011): Wühlmäuse (*Arvicolinae*) als bevorzugte Beute des Uhus *Bubo bubo* während der Jungenaufzucht in Bayern. – Ornithologischer Anzeiger 50: 1-25.
- THIEDE, W. (2003): Greifvögel und Eulen. Alle Arten Mitteleuropas erkennen und bestimmen. – München (BLV Verlagsgesellschaft).
- TROLLET, F., M.-C. HUYNEN, C. VERMEULEN & A. HAMBUECKERS (2014): Use of camera traps for wildlife studies: A review. – Biotechnology, Agronomy, Society and Environment 18: 446-454.
- WRATTEN, S.D. (1994): Video Techniques in Animal Ecology and Behaviour. – London (Chapman & Hall).

Anschrift des Verfassers:

Dr. Christian Harms, Brandensteinstr. 6, D-79110 Freiburg / Br; cth-frbg@go4more.de

Hinweis:

- Ergänzende Informationen zu laufenden Projekten und publizierte Arbeiten finden Sie unter www.researchgate.net/profile/Christian_Harms2/publications
- Exemplarische Szenen aus den Videoaufzeichnungen am Uhubrutplatz sind abrufbar auf YouTube unter Kanal „cth-ornitho“