

# Vögel als Beute der Waldohreule *Asio otus*

Simon Birrer

Die vorliegende Studie gibt einen Überblick über die Bedeutung der Vögel als Nahrung der Waldohreule und untersucht, von welchen Faktoren der Anteil an Vögeln beeinflusst wird. Als Datenbasis dienen 1520 Beutelisten aus der Literatur aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der Waldohreule. Vögel machen zwar nur 2,9 % aller Wirbeltier-Beutetiere aus, kommen aber in 88,5 % aller Beutelisten vor. Der Vogelanteil unterscheidet sich stark zwischen den Regionen. Die höchsten Vogelanteile sind in den Regionen Naher Osten und Nordafrika, Asien sowie Südeuropa anzutreffen, geringe Vogelanteile hingegen in Südosteuropa, Nordeuropa und Nordamerika. Ein wesentlicher Effekt auf den Vogelanteil in europäischen Listen hat der Anteil Wühlmäuse aus der Gattung *Microtus*. In Nordeuropa, Südosteuropa und Asien unterscheidet sich der Vogelanteil zwischen Sommer und Winter. In Mitteleuropa ist der Vogelanteil seit den 1940er-Jahren stetig abnehmend. Weltweit wurden mindestens 244 Vogelarten aus 13 Ordnungen als Beute der Waldohreule festgestellt. Der Haussperling ist die häufigste Vogel-Beutearart, gefolgt von Feldsperling und Grünfink.

Die Waldohreule besiedelt grosse Teile der Nordhemisphäre und ernährt sich hauptsächlich von Kleinsäugetieren. Von weltweit über 800 000 bestimmten Beutetieren gehören 93,5 % zu den Säugern (Birrer 2009). Der übrige Teil der Nahrung besteht zu einem grossen Teil aus Vögeln. Allerdings gibt es beachtliche Unterschiede zwischen verschiedenen Regionen, und selbst innerhalb einer Region können grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Beutelisten auftreten (Birrer 2009, 2021).

Die Vögel als Nahrung der Waldohreule wurden bisher erst in den Handbüchern oder im Rahmen von Literaturübersichten summarisch dargestellt. Abgesehen von anekdotischen Hinweisen, dass Vögel in speziellen Situationen eine besondere Stellung in der Nahrung der Waldohreule einnehmen, ist nicht klar, welche Situationen sich auf den Anteil der Vögel in der Nahrung der Waldohreulen auswirken. Unterschiede gibt es offenbar zwischen verschiedenen Regionen, Jahreszeiten und Wettersituationen. Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über die Bedeutung der Vögel als Nahrung der Waldohreule und untersucht, mit welchen Faktoren der Anteil der Vögel zusammenhängt.

## 1. Methoden

Publikationen zur Nahrung der Waldohreulen wurden systematisch gesammelt, sei es durch die Abfrage von Bibliographien (z.B. Clark et al. 1978, Muller 1996, 2000, Mammen et al. 1997) und Datenbanken oder durch die systematische Durchsicht der Eingänge in die

Bibliothek der Schweizerischen Vogelwarte Sempach seit den 1990er-Jahren. Zudem habe ich die Literaturverzeichnisse der bearbeiteten Publikationen nach mir bisher nicht bekannten Studien durchsucht. Die gefundenen Publikationen wurden, soweit zugänglich, praktisch vollständig bearbeitet. Die darin enthaltenen Angaben zur Nahrung der Waldohreule (Ort, Datum, Anzahl und Art der Beutetiere) wurden in eine Datenbank eingegeben (Birrer 2009). Falls nötig, wurde die absolute Beutezahl aus den publizierten Prozentwerten errechnet. Von jenen Listen, bei denen eine Umrechnung auf absolute Beutetierzahlen nicht möglich war, z.B. weil nur die Biomassenanteile angegeben waren, wurden nur die Arten, nicht aber deren Anzahl erfasst. Offensichtliche Fehler, zum Beispiel falsche Summen, wurden korrigiert. Umfasste eine Publikation mehrere Beutelisten, etwa zu verschiedenen Orten, Jahren oder Jahreszeiten, wurden diese einzeln erfasst und als solche gekennzeichnet. Wenn die Listen zusammen mehr als 70 % aller in einer Publikation aufgeführten Individuen ausmachten, wurden die Listen in die Auswertung einbezogen; andernfalls wurden nur die Listen einer Publikation zusammengelegt.

Jede Liste wurde einer der folgenden Regionen zugeordnet (Anhang 1). Unterschieden wurden Nordeuropa (Skandinavien inkl. Dänemark, Baltische Staaten und Nordrussland), Britische Inseln (inkl. Irland), Mitteleuropa (Deutschland, Polen, Tschechien, Slowakei, Österreich, Nordschweiz, Nordfrankreich, Benelux-Staaten), Südeuropa (Portugal, Spanien, mediterraner Teil Frankreichs, Italien, Südschweiz), Südosteuropa (Slowenien, Ungarn, Ukraine und die Staaten südlich

davon), Naher Osten und Nordafrika (inkl. Kanarische Inseln), Asien sowie Nordamerika. Da man bei Gewöllaufsammlungen oft nicht genau weiss, aus welcher Jahreszeit die Gewölle stammen, wurden die Listen grob in die beiden Kategorien «Winter» (Dezember bis März) und «Sommer» (übrige Monate) respektive «unbekannt» aufgeteilt. Wenn nicht anders vermerkt, beruhen die Berechnungen auf Beutelisten, die (a) mindestens 100 Wirbeltierindividuen umfassen, (b) bei denen alle Beuteindividuen angegeben werden, auch wenn einige nicht bis zur Art bestimmt wurden, und (c) bei denen die Gruppe «unbestimmte Wirbeltiere» höchstens 5 % ausmachen (im Folgenden als «vollständige Listen» bezeichnet). Systematik und Namen der Vogelarten stammen aus BirdLife International (2020).

Für jede Beuteliste wurde die minimale Zahl der Vogelarten bestimmt. Falls aus einer Gattung keine bis auf die Art bestimmten Individuen vorlagen, wurden die Fundstücke als eine einzelne Art behandelt. Gleiches gilt für Familien und Ordnungen. Zur Berechnung des Biomasseanteils wurden für die Vögel die Gewichte aus del Hoyo et al. (1992–2011) und für die Säugetiere aus Wilson und Mittermeier (2009–2019) verwendet. Dabei wurde das geometrische Mittel zwischen Maximal- und Minimalgewicht verwendet. Für Individuen, von denen nur eine Bestimmung bis auf die Gattungsebene vorlag, wurde das Durchschnittsgewicht der bis auf die Art bestimmten Beutetiere derselben Gattung und derselben Region verwendet. Dasselbe Vorgehen wurde für Individuen angewandt, die nur auf der Ebene der Familie, Ordnung oder Klasse bestimmt wurden (siehe Kapitel 3 für eine Diskussion der Methoden zur Gewichtsbestimmung).

Die Daten aus jeder Region wurden mit einem generalisierten Modell («generalized linear mixed model» GLMM) mit binomialer Datenverteilung analysiert. Als Zielvariable wurde der Anteil Vögel in der Nahrung verwendet, als erklärende Variablen der Anteil der Gattung *Microtus* in der Nahrung (arc-Sinus-Wurzel transformiert), die Saison (Faktor: Sommer, Winter oder unbekannt) und das Jahr der Aufsammlung. Von letzterem wurde der lineare und quadratische Term (orthogonale Polynome) eingefügt, um so auch potenzielle nicht-lineare zeitliche Abhängigkeiten modellieren zu können. Um der starken Streuung in den Daten gerecht zu werden, fügte ich einen zusätzlichen Varianzparameter ins Modell ein («observation-level random factor»). Zudem wurde berücksichtigt, dass Listen derselben Publikation nicht unabhängig sind (Publikation als Zufallsfaktor im Modell).

Alle Auswertungen wurden mit dem Statistikprogramm R (Version 4.0.3, R Development Core Team 2020) vorgenommen, wobei die Pakete «lme4» (Bates et al. 2015) und «arm» (Gelman und Su 2020) zum Einsatz kamen.

## 2. Resultate

### 2.1. Vogelanteil

Diese Arbeit basiert auf 448 Publikationen mit insgesamt 1520 vollständigen Beutelisten (Tab. 1). Mehr als die Hälfte aller Listen (54,1 %) stammt aus Mitteleuropa. Von den Britischen Inseln sind es hingegen nur 33 Listen, aus Asien 41 und aus der Region Naher Osten und Nordafrika 61 Listen (Tab. 1). Bei der Interpretation der Daten muss man sich daher immer bewusst sein, dass die mitteleuropäischen Listen die Resultate stark prägen.

In 1345 der 1520 Beutelisten (88,5 %) ist mindestens ein Vogel vorhanden. Im Mittel (Median) machen Vögel 2,9 % aller Wirbeltierindividuen aus (Tab. 1). Bei 348 Listen liegt der Vogelanteil über 10 %, bei 156 Listen über 25 %, bei 58 Listen über 50 % und bei 23 Listen über 75 %. Der höchste Vogelanteil ist in zwei jordanischen Listen mit 98,0 % zu finden (Obuch 2018); in der Rangliste folgt eine Beuteliste aus Dresden mit 96,9 % Vögeln (Uttendörfer 1939). Auch in Kempen (Nordrhein-Westfalen, Hegger 1979), Berlin (Gawlik und Banz 1982, Dathe 1988), Jerusalem (Kiat et al. 2008) und in drei weiteren jordanischen Beutelisten machen Vögel mehr als 90 % der Beuteindividuen aus.

Der Vogelanteil in den Regionen ist in Abb. 1 dargestellt. Dazu wurden zunächst die Listen nach aufsteigendem Vogelanteil sortiert. Danach wurde der Vogelanteil jeder Liste in der Grafik aufgetragen. Die Linie zeigt somit, wie viele Listen (ausgedrückt in Prozent auf der x-Achse) unterhalb eines bestimmten Vogelanteils liegen (ausgedrückt in Prozent auf der y-Achse). Die Punkte auf der x-Achse zeigen zudem den Anteil der Listen, die keine Vögel enthalten. So lässt sich aus dem grünen Punkt bei rund 10 % ablesen, dass 10 % der Beutelisten aus Mitteleuropa keine Vögel enthalten, dass aber umgekehrt 90 der Listen mindestens einen Vogel enthalten. Der maximale Vogelanteil wird durch den Punkt auf der rechten Y-Achse angezeigt. Für Mitteleuropa liegt der maximale Anteil also bei rund 95 %. Aus der Kurve selber können beliebige Anteile abgelesen werden. Ist man beispielsweise daran interessiert, wie viele Beutelisten aus Mitteleuropa einen Anteil von über 20 % an Vögeln aufweist, kann man auf der grünen Linie den Wert 85 % ablesen (grüner Punkt auf der Linie). Das heisst, in 85 % der Listen liegt der Vogelanteil unter 20 %, respektive bei 15 % der Listen liegt der Vogelanteil über 20 %.

Der Vogelanteil in der Nahrung der Waldohreulen unterscheidet sich stark zwischen den Regionen (Abb. 1). In der Region Naher Osten und Nordafrika sind sehr hohe Vogelanteile besonders häufig anzutreffen, auch aus Asien und Südeuropa werden immer wieder hohe Vogelanteile gemeldet. Südosteuropa, Nord-

Tab. 1. Vögel als Beute der Waldohreule pro Region. Listen total = Anzahl vollständige Beutelisten mit mindestens 100 Wirbeltieren; Beutetiere = Anzahl Beutetiere insgesamt (nur Wirbeltiere); Vogelindividuen = Anzahl Vögel als Beutetiere; Median Vögel = Median des Vogelanteils pro Liste; Median Biomasse = Median des Biomasseanteils der Vögel an der Gesamtbiomasse; Artenzahl total = minimale Anzahl nachgewiesener Vogelarten als Beutetiere der Waldohreule (für diese Spalte wurden auch unvollständige Beutelisten berücksichtigt).

*Birds as prey of Long-eared Owls per region. «Listen total» = number of complete prey lists with at least 100 vertebrates; «Beutetiere» = number of vertebrate prey items in total (vertebrates only); «Vogelindividuen» = number of birds as prey; «Median Vögel» = median proportion of birds per list; «Median Biomasse» = median proportion of birds in total biomass; «Artenzahl total» = minimum number of bird species recorded as prey of the Long-eared Owl (for this column, incomplete prey lists were also considered).*

Region	Listen total	Listen mit Vögeln	Beutetiere	Vogelindividuen	Median Vögel (%)	Median Biomasse (%)	Artenzahl total
Nordeuropa	113	96	91318	3195	1,9	1,6	58
Britische Inseln	33	32	15220	2018	9,3	9,1	63
Mitteleuropa	822	736	738165	44148	2,9	2,9	107
Südeuropa	121	117	59517	7659	11,1	10,0	95
Südosteuropa	248	207	288923	14063	1,8	1,8	79
Naher Osten/Nordafrika	61	57	19331	3823	11,6	9,5	76
Asien	41	39	39854	6842	9,6	10,9	68
Nordamerika	81	61	43838	665	0,8	0,8	46
Total	1520	1345	1296166	82413	2,9	2,9	245

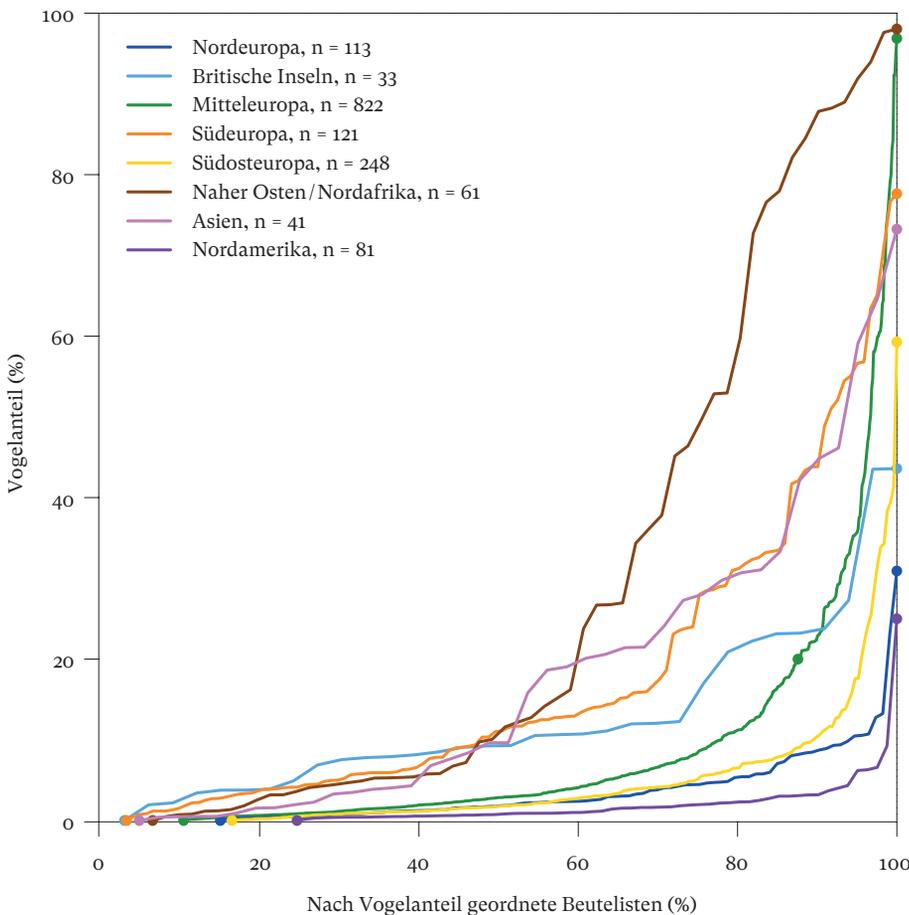


Abb. 1. Vogelanteil in Beutelisten der Waldohreule in den acht Regionen. Lesebeispiel für den grünen Punkt bei 85 % auf der x-Achse: 85 % aller Beutelisten aus Mitteleuropa enthalten weniger als 20 % Vögel. Umgekehrt machen bei 15 % aller Listen Vögel mehr als 20 % der Individuen aus.  
*Proportion of birds in prey lists of the Long-eared Owl in eight regions. Reading example for the green point at 85 % on x-axis: 85 % of all prey lists from Central Europe contain less than 20 % of birds. Conversely, in 15 % of all lists birds make up more than 20 % of individuals.*

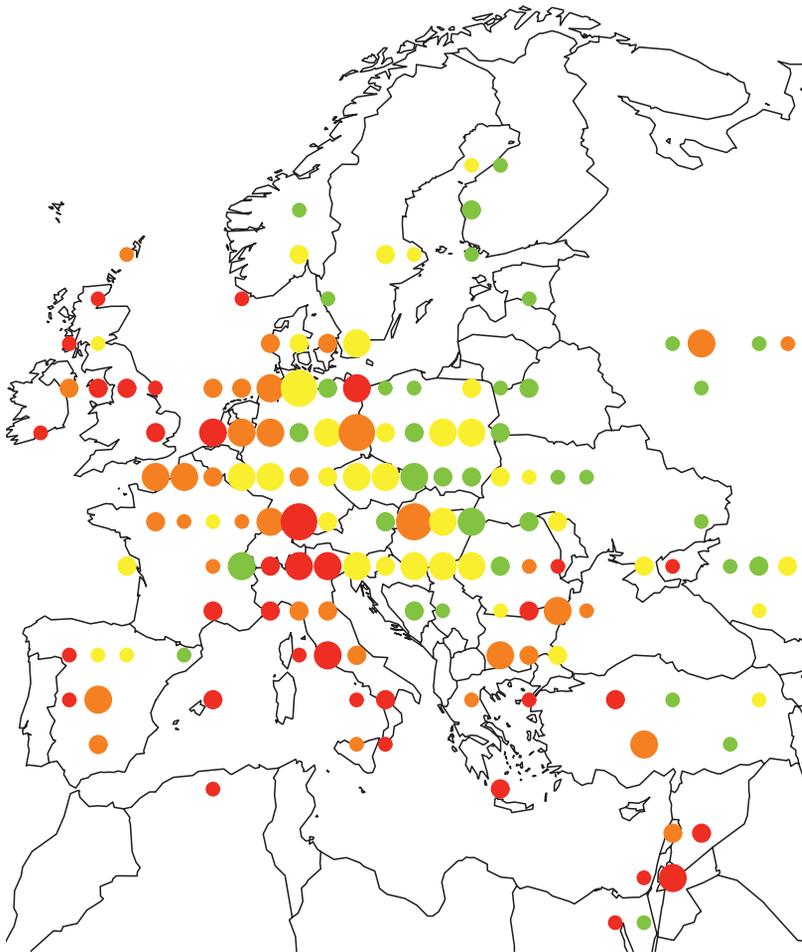


Abb. 2. Vogelanteil (Median) in Beutelisten der Waldohreule aus Europa. Die Listen wurden pro zwei Längen- und Breitengrade gruppiert. Die Farbe der Punkte zeigt den Vogelanteil von Grün (1. Quartil: < 1,3 %) über Gelb und Orange (2. Quartil: 1,3–3,4 %; 3. Quartil: 3,4–8,4 %) zu Rot (4. Quartil: > 8,4 %). Die Grösse der Punkte entspricht der Anzahl Listen aus einem Quadranten (kleine Punkte: 1–2 Listen, mittlere Punkte: 3–10 Listen, grosse Punkte: 11–50 Listen, sehr grosse Punkte: > 50 Listen).

*Proportion of birds (median) in prey lists of the Long-eared Owl in Europe. Lists were grouped per two longitudes and latitudes. The color of points indicates the proportion of birds from green (1<sup>st</sup> quartile: < 1.3 %) to yellow and orange (2<sup>nd</sup> quartile: 1.3–3.4 %; 3<sup>rd</sup> quartile: 3.4–8.4 %) to red (4<sup>th</sup> quartile: > 8.4 %). Size of points corresponds to the number of lists from a quadrant (small points: 1–2 lists, medium points: 3–10 lists, large points: 11–50 lists, very large points: > 50 lists).*

europa und vor allem Nordamerika fallen durch einen tiefen Vogelanteil auf. Listen, in denen Vögel mehr als die Hälfte der Beutetiere ausmachen, sind in allen Regionen selten und fehlen in den Regionen Britische Inseln, Nordeuropa und Nordamerika ganz. In der Region Naher Osten und Nordafrika ist dies hingegen in 24,6 % der Beutelisten der Fall.

Von 1329 Beutelisten aus Europa und Nordafrika sind die Koordinaten des Fundortes bekannt. Für Abb. 2 wurden die Listen aus je zwei Längen- und Breitengraden gruppiert und der Median des Vogelanteils berechnet. Ein hoher Vogelanteil ist vor allem im Mittelmeergebiet und auf den Britischen Inseln zu sehen. In Mitteleuropa liegen Gebiete mit hohen Vogelanteilen unmittelbar neben solchen mit geringen Anteilen. Geringere Vogelanteile sind hingegen in Nord- und Osteuropa zu finden.

Mit statistischen Modellen wurde untersucht, wie der Anteil der Gattung *Microtus*, die Jahreszeit und das Jahr der Aufsammlung mit dem Vogelanteil zusammenhängen. Dazu wurde für jede Region ein eigenes

Modell gebildet. Wie erwartet, war der Vogelanteil in den meisten Regionen stark negativ mit dem Anteil der Gattung *Microtus* in der Nahrung korreliert (Anhang 2). Ein Zusammenhang des Untersuchungsjahres mit dem Vogelanteil in der Eulennahrung ist in Mitteleuropa nachweisbar; ein Maximum ist in den 1940er-Jahren zu erkennen (Abb. 3). Bis in die 1970er-Jahre zeigt das Modell einen höheren Vogelanteil im Sommer als im Winter, ein Unterschied, der später nicht mehr erkennbar ist. In drei der sieben Modelle ergibt sich ein deutlicher Unterschied zwischen dem Anteil der Vögel im Sommer und im Winter: In Nordeuropa ist der Vogelanteil im Sommer höher, in Südosteuropa und Asien hingegen tiefer als im Winter.

Tab. 2. Vogelarten mit mindestens 50 Individuen in Beutelisten der Waldohreule. Arten geordnet nach absteigender Anzahl Individuen (= Ind.). Listen = Anzahl Beutelisten, in denen die Art nachgewiesen wurde.  
*Bird species showing at least 50 individuals in prey list of the Long-eared Owl. Species are ordered by descending number of individuals (= «Ind.»). «Listen» = number of prey lists, in which the species has been recorded.*

Art	Total		Nordeuropa		Brit. Inseln		Mitteleuropa		Südeuropa		Südosteuropa		Nahe Osten		Asien		Nordamerika	
	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.
Hausperling	469	22 438	14	175	11	507	293	14 007	34	681	84	3168	24	1289	2	2585	7	26
Feldsperling	335	5676	12	43	2	133	191	1647	33	573	75	1025	4	9	18	2246	0	0
Grünfink	271	2957	5	10	13	27	168	2448	28	160	39	177	16	131	2	4	0	0
Kohlmeise	263	1764	12	44	4	8	175	1228	21	84	45	375	4	20	2	5	0	0
Buchfink	262	1724	7	56	8	25	147	858	25	189	57	383	15	71	3	142	0	0
Amsel	203	1704	2	3	8	63	145	1378	15	87	20	137	10	23	3	13	0	0
Star	130	984	4	12	14	108	85	781	7	26	10	37	3	4	3	10	4	6
Stieglitz	162	981	0	0	3	3	63	212	34	183	50	483	8	21	4	79	0	0
Bluthänfling	129	735	6	65	9	33	47	238	12	38	33	241	21	113	1	7	0	0
Mönchsgrasmücke	34	652	1	2	0	0	6	7	19	604	4	9	4	30	0	0	0	0
Feldlerche	112	534	5	60	5	24	76	368	6	19	13	39	3	19	4	5	0	0
Blaumeise	142	470	7	24	3	3	94	243	9	25	28	174	1	1	0	0	0	0
Erlenzeisig	101	419	2	3	1	1	60	286	11	34	25	93	0	0	2	2	0	0
Rotkehlchen	140	339	2	5	5	9	84	192	17	47	26	69	3	13	3	4	0	0
Bergfink	32	316	0	0	0	0	22	58	0	0	6	105	1	3	3	150	0	0
Goldammer	108	290	5	40	3	4	75	148	0	0	22	88	1	5	2	5	0	0
Gimpel	94	232	11	46	5	6	61	119	2	2	15	59	0	0	0	0	0	0
Singdrossel	69	226	1	2	5	44	41	138	3	11	13	21	6	10	0	0	0	0
Weidensperling	18	216	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	13	165	3	49	0	0
Palmtaube	15	205	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	35	3	170	0
Girlitz	54	193	1	7	0	0	17	39	21	123	13	15	2	9	0	0	0	0
Wiesenspieper	7	187	2	9	2	175	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Haubenlerche	41	165	0	0	0	0	5	10	4	25	16	73	12	30	4	27	0	0
Rauchschwalbe	30	160	1	9	0	0	13	35	4	58	6	40	5	17	1	1	0	0
Turteltaube	4	153	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	1	150	0	0
Zilpzalp	21	148	0	0	0	0	2	2	6	118	1	3	11	20	1	5	0	0
Italiensperling	7	144	0	0	0	0	0	0	7	144	0	0	0	0	0	0	0	0
Mehlschwalbe	24	124	1	16	0	0	9	38	6	17	3	37	5	16	0	0	0	0

Art	Total		Nordeuropa		Brit. Inseln		Mitteleuropa		Südeuropa		Südosteuropa		Nahe Osten		Asien		Nordamerika	
	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.	Listen	Ind.
Tannenmeise	33	114	1	1	0	0	27	75	0	0	2	28	3	10	0	0	0	0
Birkenzeisig	24	106	1	2	2	3	19	60	0	0	2	41	0	0	0	0	0	0
Rohrhammer	32	97	2	2	2	3	10	15	5	21	10	40	0	0	3	16	0	0
Wacholderdrossel	38	87	4	14	2	4	25	41	2	16	5	12	0	0	0	0	0	0
Grauhammer	37	86	2	14	0	0	10	20	6	25	17	24	0	0	2	3	0	0
Uferschwalbe	9	79	1	38	0	0	0	0	2	28	2	2	4	11	0	0	0	0
Kernbeisser	50	76	0	1	1	1	27	42	0	0	20	31	0	0	2	2	0	0
Bachstelze	35	67	1	3	2	3	12	14	10	25	6	9	1	7	3	6	0	0
Zaunkönig	42	63	1	1	0	0	24	35	4	7	11	17	0	0	2	3	0	0
Beutelmeise	3	61	0	0	0	0	0	0	2	5	1	56	0	0	0	0	0	0
Berghänfling	9	54	0	0	1	36	5	12	0	0	0	0	0	0	3	6	0	0
Samtkopfgasm.	17	54	0	0	0	0	0	0	7	16	8	33	2	5	0	0	0	0
Heckenbraunelle	26	53	0	0	4	7	14	27	6	17	2	2	0	0	0	0	0	0
Wintergoldhähn.	13	51	1	2	2	2	4	9	2	6	1	2	0	0	3	30	0	0
Kleiber	32	51	0	0	0	0	28	47	1	1	3	3	0	0	0	0	0	0

## 2.2. Beutespektrum

Weltweit wurden mindestens 244 Vogelarten aus 13 Ordnungen als Beute der Waldohreule festgestellt. Bei diesen Zahlen sind sämtliche zur Verfügung stehenden Angaben berücksichtigt, also auch unvollständige Listen und Einzelmeldungen. In Mitteleuropa sind es 107 Arten. Es folgen Südeuropa (95 Arten), Südosteuropa (78 Arten) sowie die Region Nahe Osten und Nordafrika (76 Arten; Tab. 1).

Unter den 45235 bis auf Artniveau bestimmten Vögeln aus den vollständigen Listen ist der Haussperling die häufigste Art (49,6 % aller Individuen; Tab. 2). Feldsperling und Grünfink folgen mit 12,5 respektive 6,5 % auf den nächsten Plätzen. Insgesamt treten 43 Vogelarten mit 50 oder mehr Individuen auf. 41 dieser Arten gehören zu den Singvögeln, die übrigen zwei zu den Tauben (Palmtaube 205 und Turteltaube 153 Nachweise; Tab. 2).

31,0 % der 581 regelmässigen Brutvogelarten Europas (Keller et al. 2020) mit einem Gewicht von weniger als 10 g sind als Beute der Waldohreule nachgewiesen, ebenso 46,0 % der Gewichtsklasse 10–20 g; bei den folgenden Grössenklassen bis 150 g sind es jeweils 34–37 %. Grössere Arten sind dagegen nur zu einem kleinen Prozentsatz als Beute der Waldohreule dokumentiert (Abb. 4).

Die grösste Beute-Vogelart der Waldohreule im gesamten Datensatz ist der Jagdfasan *Phasianus colchicus* (mindestens 10 Vögel aus verschiedenen Quellen, wohl immer Jungtiere). Die nächstgrösseren Beutearten sind Kragenhuhn *Bonasa umbellus* (zwei Individuen aus Pennsylvania, USA; Sutton 1926), Rabenkrähe *Corvus corone* (von der zwei Individuen wohl als Aas aufgenommen wurden (Heitkamp 1967), Ringeltaube *Columba palumbus* (diverse Quellen), Rothuhn *Alectoris rufa* (Corral et al. 1979) und Saatkrähe *Corvus frugilegus* (Uttendörfer 1939, Demyanchik et al. 2009).

In 120 Beutelisten macht eine einzelne Vogelart mehr als 10 % aller Beutetiere aus. In 90 dieser Listen ist es der Haussperling, wobei sein Anteil bis auf 73,2 % aller Beuteindividuen steigen kann (Tinbergen 1933). Mehr als 10 % des Beuteanteils erreichen weitere 17 Arten in mindestens einer Liste (in einzelnen Listen können mehr als eine Art je mehr als 10 % ausmachen): Feldsperling (18 Listen, maximal 71,3 %), Grünfink (15 Listen, max. 31,8 %), Italiensperling (3 Listen, max. 23,6 %), Star (2 Listen, max. 58,0 %), Mönchsgrasmücke (2 Listen, max. 51,6 %), Zilpzalp (2 Listen, max. 26,5 %), Amsel (2 Listen, max. 19,3 %), Buch-

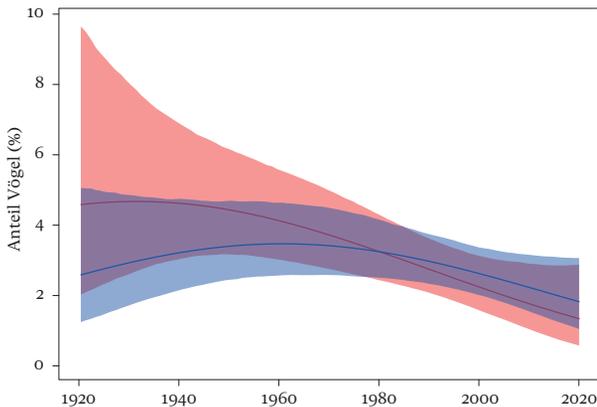


Abb. 3. Modellierter Vogelanteil in Beutelisten der Waldohreule aus Mitteleuropa im Sommer (rote Linie) und im Winter (blaue Linie) über 100 Jahre. Die farbigen Flächen entsprechen den 95%-Unsicherheitsintervallen.

*Proportion of birds in prey lists of the Long-eared Owl from Central Europe, modeled for summer (red line) and winter (blue line) for the 100 years. The colored areas correspond to the 95% uncertainty intervals.*

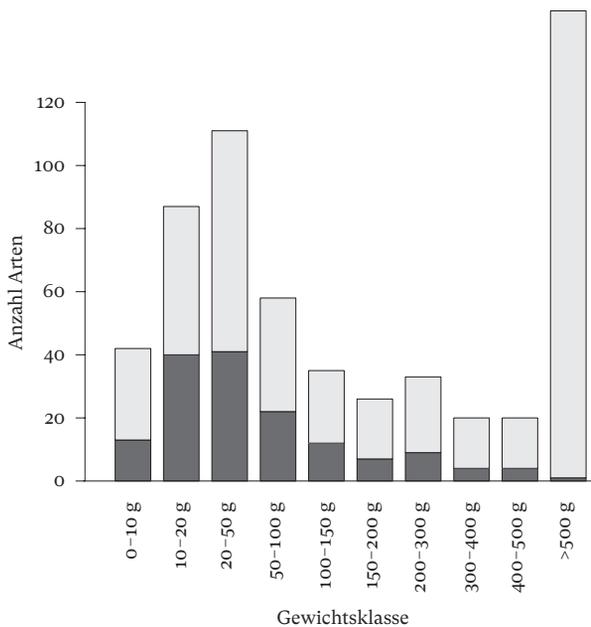


Abb. 4. Vogelarten Europas aufgeteilt in Gewichtsklassen und Anzahl der Arten, die als Beute der Waldohreule nachgewiesen wurden (schwarz). Berücksichtigt sind alle Arten, die im europäischen Brutvogelatlas (Keller et al. 2020) aufgeführt sind. *European bird species grouped by weight and by number of species that were recorded as prey of the Long-eared Owl (black). All species listed in the European Breeding Bird Atlas (Keller et al. 2020) are included.*

fink (2 Listen, max. 13,2 %). Mehr als 10 % aller Beutetiere nehmen ferner in je einer Liste folgende Arten ein: Flussschwabe *Sterna hirundo* (23,3 %), Bluthänfling (15,6 %), Weidensperling (16,0 %), Birkenzeisig (15,6 %), Wiesenpieper (13,9 %), Zwergschwabe *Sternula albifrons* (11,7 %), Halsbandsittich *Alexandrinus krameri* (11,4 %), Rauchschwalbe (11,1 %), Uferschwalbe (10,2 %) und Feldlerche (10,1 %).

### 3. Diskussion

#### 3.1. Methodische Einschränkungen

Um die Resultate richtig zu interpretieren, muss man sich über die Probleme der angewandten Methodik bewusst sein. Deshalb gehe ich hier zuerst auf die wichtigsten Einschränkungen ein. Trotz der grossen Anzahl zur Verfügung stehender Beutelisten sind die hier zusammengetragenen Daten nicht repräsentativ. Weder zeitlich noch örtlich sind die Daten zufällig verteilt. Wegen der grossen Zahl von Publikationen zum Thema dürften in den letzten Jahrzehnten hauptsächlich Beutelisten publiziert worden sein, die eine besondere Zusammensetzung aufweisen oder aussergewöhnliche Beutetiere enthalten. Weiter decken die Orte, von denen die publizierten Listen stammen, das Verbreitungsgebiet der Waldohreule sehr ungleichmässig ab. Während aus Mitteleuropa zahlreiche Daten vorhanden sind, stammen aus den Randgebieten Europas sowie aus Nordafrika, Asien und Nordamerika nur wenige Daten. Selbst in Mitteleuropa gibt es Regionen, die schlecht abgedeckt sind. Dazu gehören etwa die Alpen, von wo keine einzige Beutelliste mit mehr als 100 Beutetieren vorliegt. Auch in der gesamten Schweiz ist die Datenlage eher spärlich: Es liegen nur 45 vollständige Listen mit mehr als 100 Beutetieren vor. Mit Ausnahme einiger Daten aus der Wauwilener Ebene (Kanton Luzern) stammen alle aus der Westschweiz (Uttendörfer 1932, 1939, Aubry 1985, Roulin 1996a, 1996b, Henrioux-Nötzli 1999, Broch 2022). In 39 der 41 Listen aus der Schweiz fanden sich Vögel; im Mittel (Median) machen sie 1,4 % der Wirbeltiere aus. Bestimmt wurden bisher 16 Vogelarten. Obwohl keine wesentlichen Abweichungen gegenüber anderen mitteleuropäischen Beutelisten zu erwarten sind, würde sich der Aufwand lohnen, Waldohreulengewölle aus der Schweiz, insbesondere aus dem Alpenraum, zu analysieren.

Zwar enthalten die Gewölle der Eulen in der Regel alle grossen Knochen der Beutetiere (Mikkola 1983), doch sind auch Gewöllanalysen mit Fehlern behaftet. Im Magen der Eulen können selbst einzelne Mandibeln von Mäusen verdaut werden, was zu einer Unterschätzung der Beutezahl führt (Raczyński und Ruprecht 1974). Verschiedene Beutearten können unter Umständen

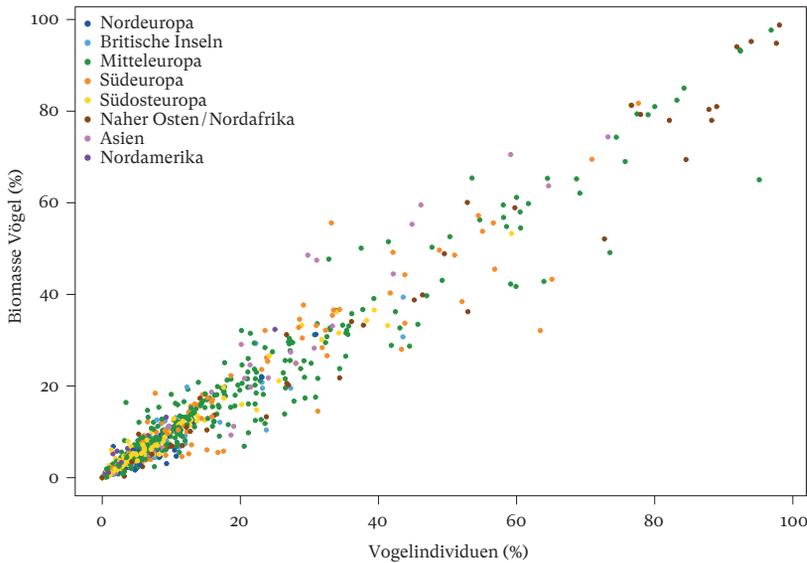


Abb. 5. Korrelation zwischen dem Biomassenanteil der Vögel zum Individuenanteil der Vögel in Beutelisten der Waldohreule.  
*Correlation between proportions of bird biomass and number of bird individuals in prey lists of Long-eared Owl.*

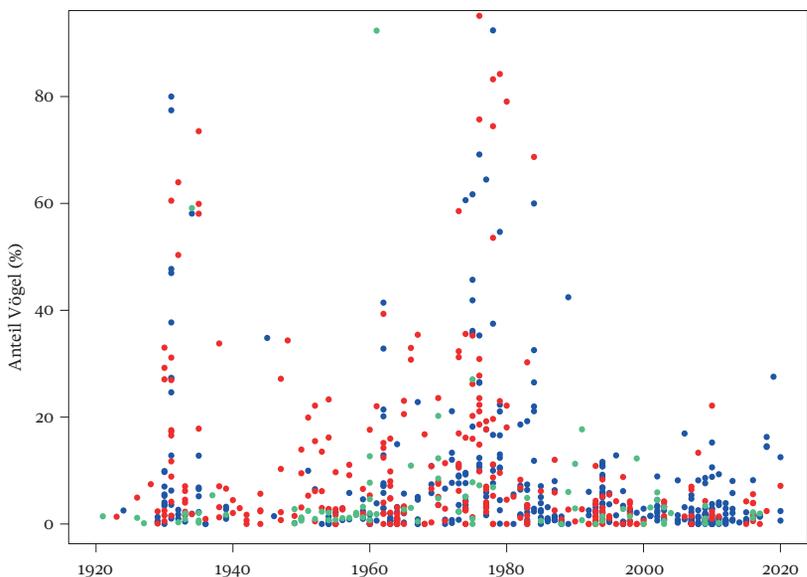


Abb. 6. Vogelanteil von Beutelisten der Waldohreule aus Mitteleuropa über die Jahre (Rohdaten zu Abb. 3). Die 19 Listen aus den Jahren zwischen 1870 und 1920 sind nicht dargestellt. Rote Punkte = Sommer (n = 281), blaue Punkte = Winter (n = 401), grüne Punkte = Listen ohne Angabe zur Jahreszeit oder über mehrere Jahreszeiten zusammengefasste Listen (n = 82).  
*Proportion of birds in prey lists of the Long-eared Owl from Central Europe since 1920 (raw data for Fig. 3). The 19 lists from the years between 1870 and 1920 are not shown. Red points = summer (n = 281), blue points = winter (n = 401), green points = lists with no indication of season or lists summarized over several seasons (n = 82).*

den unterschiedlich gut verdaut werden. Im Vergleich zu den Knochen der Mäusegattungen *Microtus* und *Peromyscus* werden die Knochen der Gattungen *Mus*, *Apodemus* und *Clethrionomys* häufiger verdaut (Graber 1962, Nilsson 1981b). Ebenso fehlen die Knochen von jungen Kleinsäugetern bis im Alter von zwei Monaten häufiger als jene älterer Individuen (Raczyński und Ruprecht 1974). Beobachtungen an gefangenen Eulen mit reichlichem Beuteangebot zeigten, dass der Kopf von grossen Vögeln oft nicht gefressen wird (Stadie 1936). Bochenski und Tomek (1994) fanden in Waldohreulengewöllern von den erbeuteten Vögeln nur 59 % der Schä-

del/Oberschnäbel und 74 % der Unterschnäbel. Flegg und Cox (1968) entdeckten mehrere Vogelringe in Waldohreulengewöllern, ohne die entsprechenden Knochen nachweisen zu können. Da die Analyse der Gewöllinhalte oft nur auf den Schädelknochen basiert, können vor allem grosse Arten unterrepräsentiert sein. Eigene Erfahrungen zeigen, dass die feinen und oft zerbrochenen Schnäbel der Insektenfresser manchmal übersehen werden, wo hingegen die starken Schnäbel der körnerfressenden Vogelarten (Sperlinge, Finken) auffallen. Da in der Regel die Vögel aufgrund der Schnäbel bestimmt werden, haben die Insektenfresser eine kleinere Wahr-

scheinlichkeit als Körnerfresser, bis auf Artniveau identifiziert zu werden. Trotz dieser Vorbehalte können die vorgelegten Daten einen Eindruck über die Nahrung der Waldohreule geben. Gegenüber den meisten bisher publizierten Arbeiten, die nur auf einer sehr beschränkten Datenbasis beruhen, hat die vorliegende Studie den Vorteil, dass sie einen grossen zeitlichen und örtlichen Bereich abdeckt.

Die Aussagen in dieser Arbeit beziehen sich jeweils auf die Anzahl bzw. den Anteil der Vogelindividuen. Ökologisch sinnvoller wäre wohl der Anteil an der Biomasse anzugeben, also dem Gewichtsanteil der Vögel an der Nahrung (Lebendgewicht). Das Bestimmen der Biomasse ist jedoch mit vielen Annahmen und Unsicherheiten verbunden. In der Regel wird das Durchschnittsgewicht einer Beuteart mit der Anzahl gefressener Individuen multipliziert. Das Durchschnittsgewicht kann aber jahreszeitlich und regional massiv schwanken. Das Maximalgewicht vieler Vogelarten liegt oft mehr als doppelt so hoch wie das Minimalgewicht. Bei den Beutetieren geht man in der Regel davon aus, dass die ganze Beute gefressen wird. Bei Eulen stimmt das für kleine Beutetiere sicher, da diese ganz verschlungen werden. Bei grossen Beutetieren, die zum Kröpfen zerteilt werden müssen, dürfte oft nur ein Teil der Beute gefressen werden. Vielfach werden auch Nestlinge oder leichtere Individuen bei Säugetieren erbeutet (Pirovano et al. 2000, Tome 2000, Kovinka und Sharikov 2020). Die Grösse der Beutetiere wären aus Gewölluntersuchungen abzuleiten (Mandibellängen; Canova et al. 1999). Veröffentlichte Daten dazu sind aber sehr selten. Weiter zeigt sich, dass der Anteil der Beuteindividuen und der Biomasse sehr stark korreliert sind (Korrelationskoeffizient = 0,98; Abb. 5). Die in Abb. 5 stark nach unten abweichenden Werte (Vögel machen einen relativ geringen Anteil der Biomasse aus) stammen von Listen mit hohem Anteil an Ratten *Rattus* sp. oder einzelnen besonders schweren Beutetieren wie Kaninchen *Oryctolagus cuniculus* und Hasen *Lepus* sp. Ein relativ hoher Biomasseanteil der Vögel ist selten und betrifft zum Beispiel eine Liste aus Italien mit vielen Halsbandsittichen (Mori et al. 2020). Andere Listen dieser Kategorie umfassen besonders viele sehr leichte Säugetiere wie Fledermäuse (Zhang et al. 2009) oder einzelne besonders schwere Vögel wie Jagdfasane. Aufgrund dieser hohen Korrelation und den notwendigen und oft unsicheren Annahmen zur Berechnung der Biomasse schien es für diese Auswertung dienlicher, sich auf die Abundanz (Anteil Beutetiere) zu konzentrieren und auf die Berechnung der Biomasse zu verzichten.

### 3.2. Einflussgrössen auf Vogelanteil

Bekanntermassen hängt die Nahrungszusammensetzung bei der Waldohreule vom Angebot der wichtigsten Beuteart ab, in Europa oft vom Anteil der Wühlmausgattung *Microtus* (Canova 1989, Korpimäki und Norrdahl 1991, Guidoni et al. 1999). In den Modellen zu den europäischen Regionen wird ein grosser Effekt der Variable «Anteil *Microtus*» auf den Vogelanteil sichtbar, nicht jedoch in den Modellen für Asien und Nordamerika. Dort ist die Gattung *Microtus* jedoch nicht, beziehungsweise kaum vertreten und wird durch andere Nagergattungen ersetzt. Ist das Angebot an *Microtus* zu klein, müssen die Waldohreulen auf alternative Beutegruppen ausweichen. Oft sind das andere Nager, zum Beispiel Langschwanzmäuse (Murinae) oder Rötelmäuse *Myodes glareolus*. Vögel sind ebenfalls eine alternative Beutegruppe, die einen grösseren Anteil einnehmen, wenn die Erreichbarkeit der Hauptbeuteart sinkt (Tome 2003). Auch der unterschiedliche Vogelanteil in den Regionen Europas erklärt sich mit dem Angebot an *Microtus*. In Nord- und vor allem in Mitteleuropa sind die Individuen dieser Gattung häufig, wohingegen sie in Südeuropa nur stellenweise auftreten und oft durch die mehr unterirdisch lebenden und damit für die Waldohreule kaum erreichbaren Arten der Untergattung *Pitymys* ersetzt werden.

Für Mitteleuropa lässt sich ein Rückgang des Vogelanteils über die Zeit nachweisen. Dabei zeigt sich ein Maximum (Abb. 3). Ein Blick in die Originaldaten (Abb. 6) zeigt, dass sehr hohe Vogelanteile sowohl in den 1920er-Jahren als auch in den 1980er-Jahren festzustellen sind, und zwar sowohl in Listen aus dem Sommer als auch in solchen aus dem Winter. Vermutlich war das Angebot an Wühlmäusen in diesen Zeiten stark eingeschränkt, was zu einem erzwungenermassen hohen Anteil an alternativen Beutetieren führte, zum Beispiel Vögel. Die im Vergleich zu früheren Jahren sehr tiefen Vogelanteile seit den 1990er-Jahren lassen sich aber kaum mit einem allgemein hohen Angebot an Wühlmäusen erklären. Allenfalls könnte dies ein Ausdruck dafür sein, dass die Vogelbestände im Hauptlebensraum der Waldohreule, dem Agrarland, stark zurückgegangen sind. Dieser Rückgang ist zwar in ganz Europa feststellbar, in Mitteleuropa aber besonders deutlich (Keller et al. 2020). Dies könnte erklären, weshalb ein Rückgang des Vogelanteils seit den 1990er-Jahren nur in Mitteleuropa feststellbar ist.

Über den Anteil der Vögel in der Nahrung der Waldohreule in verschiedenen Jahreszeiten gibt es in der Literatur sehr widersprüchliche Angaben. Mehrfach wurden saisonal unterschiedliche Zusammensetzungen der Hauptbeutetiere beschrieben (Armstrong 1958, Graber 1962, Marti 1974); andere Autoren fanden jedoch keinen solchen Unterschied (Degn 1976, Nilsson

1981a, Wijnandts 1984, San Segundo 1988, Bertolino et al. 2001, Rubolini et al. 2003). Der Beobachtung, dass im Sommer höhere Vogelanteile angetroffen werden, stehen Berichte entgegen, wonach Vögel bei Schneelagen stärker bejagt würden (Elders et al. 1979, Ancelet 1987, Canova 1989). Diese Widersprüche werden klarer, wenn man auch Vorhandensein und Erreichbarkeit der verschiedenen Beutegruppen einbezieht. So kann die Erreichbarkeit sowohl im Sommer (hohe Vegetation) als auch im Winter (geschlossene Schneedecke) eingeschränkt und der Vogelanteil in der Nahrung erhöht sein. Es ist in beiden Jahreszeiten aber auch möglich, dass viele Wühlmäuse gut erreichbar sind und der Vogelanteil in der Nahrung der Waldohreule gering bleibt. Schnurre (1937) illustriert dies schön, wenn er von Eulen in Berlin berichtet, die sich im Winter stark auf Vögel spezialisierten (58,2 %). Wahrscheinlich dieselben Individuen zeigten im selben Zeitraum in einem anderen Stadtquartier die normalen Fressgewohnheiten. Ein Unterschied zwischen den Jahreszeiten kann in der vorliegenden Untersuchung für die Regionen Nordeuropa, Südosteuropa und Asien gefunden werden (Tab. 2). In den letzten beiden Regionen ist der Vogelanteil im Winterhalbjahr tiefer. Eine Erklärung dazu scheint nicht auf der Hand zu liegen. In Nordeuropa ist der Vogelanteil im Winter jedoch höher. Dort liegt im Winter regelmässig eine Schneeschicht, so dass die Kleinsäuger schwer erreichbar sind und die Eulen auf alternative Beutetiere wie die Vögel ausweichen müssen. Für die übrigen Regionen inklusive Mitteleuropa sind keine Unterschiede festzustellen. Vermutlich sind dort die Verhältnisse von Jahr zu Jahr zu unterschiedlich oder die Unterschiede zwischen den beiden Jahreszeiten bezüglich Erreichbarkeit der Nahrung zu gering, um sich auf die Nahrungszusammensetzung auszuwirken.

### 3.3. Vögel bei hohem Wühlmausanteil

Beutelisten mit Wühlmausanteilen von über 90 % weisen auf sehr gute Nahrungsverfügbarkeit für die Waldohreule hin. Interessanterweise sind aber selbst in Beutelisten mit solch hohen *Microtus*-Anteilen noch regelmässig einzelne Vögel enthalten. In Mitteleuropa ist dies bei 67,1 % der Listen mit einem *Microtus*-Anteil von über 90 % der Fall. Umgekehrt sind Beutelisten ohne Vögel recht selten und machen in Mitteleuropa nur 10,5 % aller Listen aus (Tab. 1). Auch Scott (1997) erwähnt, dass er in 28 Jahren nur eine Brut fand, bei der keine Vögel verfüttert wurden. Es stellt sich die Frage, weshalb Vögel so regelmässig geschlagen werden, obwohl sie oft nur einen kleinen Prozentsatz der Nahrung ausmachen. Dies insbesondere, da Vögel sicherlich eine andere Jagdtechnik voraussetzen als Mäuse und andere Lebensräume beziehungsweise Strukturen bewohnen. Verschiedene Erklärungen sind denkbar: Die Waldohr-

eulen machen gezielt auf andere Beutetiere Jagd, um einen Spurenelement- oder Vitaminmangel zu vermeiden. Dies scheint unwahrscheinlich, zumindest finden sich in der Literatur keine Hinweise, dass Vögel andere Spurenelemente oder Vitamine enthalten würden als Kleinsäuger. Alternativ könnte ein Selektionsdruck gegen eine zu starke Spezialisierung auf Kleinsäuger bestehen, indem in Jahren mit geringem Mäusebestand zu stark spezialisierte Individuen verhungern könnten, während Individuen, die auch auf andere Beute, zum Beispiel Vögel, ausweichen können, zumindest überdauern könnten. Tatsächlich finden sich hohe Vogelanteile häufig in Situationen, in denen Wühlmäuse und andere Nager schlecht erreichbar sind. Beide Erklärungen scheinen mir aber nicht schlüssig genug, um den geringen, aber regelmässig auftretenden Vogelanteil in der Beute der Waldohreule zu erklären. Allenfalls sind Vögel für die Waldohreule während der Dämmerung relativ einfach zu erbeuten, wenn die Vögel noch und die Eulen schon aktiv sind. Die beiden Zeitfenster während der Dämmerung sind jedoch kurz, so dass Vögel nur einen kleinen Teil der Nahrung ausmachen.

### 3.4. Hoher Vogelanteil

Einfacher scheint die Erklärung der relativ seltenen Fälle, wo die Vögel einen hohen Anteil der Beute ausmachen. Es gibt dabei zwei Situationen zu unterscheiden: (a) Das Angebot oder die Erreichbarkeit der Hauptnahrung ist gering, die Waldohreulen müssen deshalb auf alternative Beute ausweichen, und (b) Vögel sind in einer speziellen Situation sehr häufig und gut erreichbar; die Eulen konzentrieren sich deshalb auf die leicht erreichbare Beute. Fall (a) tritt zum Beispiel im Sommer auf, wenn hohe und dichte Vegetation die Erreichbarkeit der Wühlmäuse stark einschränkt (Aschwanden et al. 2005) oder im Winter bei hoher und geschlossener Schneeschicht. Gleichzeitig ist die Erreichbarkeit der meisten anderen auf dem Boden lebenden, potenziellen Beutetiere eingeschränkt, so dass den Vögeln eine spezielle Bedeutung zukommt. Tatsächlich sind besonders hohe Anteile von Vögeln in der Beuteliste vornehmlich bei ausserordentlich hoher und andauernder Schneeschicht gemeldet worden (Elders et al. 1979, Adam 1981, Gawlik und Banz 1982, Canova 1989). In Moskau stieg der Anteil der Vögel in niederschlagsreichen, also schneereichen Wintern (Sharikov und Makarova 2014). Ebenfalls hohe Vogelanteile können auf Inseln erreicht werden, wenn dort nur ein geringes Kleinsäugerangebot vorhanden ist (Schnurre et al. 1975). Hohe Vogelanteile in der Waldohreulenbeute werden oft auch aus städtischen Bereichen gemeldet (Gawlik und Banz 1982, Flade und Schüler der Gesamtschule Jahnschule Hamburg 1985, Dathe 1988, Laiu und Murariu 1998). Zudem zeigen Vergleiche zwischen Beutelisten aus Städten und

deren ländlicher Umgebung oft einen höheren Vogelanteil in der Stadt (Stiefel und Stiefel 1970, Bruster 1973, Galeotti und Canova 1994). Auch in diesen Fällen dürfte der Grund bei einem geringeren Angebot an Wühlmäusen liegen. In Situation (b) sind Vögel sehr häufig und gut erreichbar. Dies trifft etwa zu, wenn ziehende Kleinvögel von Leuchttürmen oder beleuchteten Gebäuden angezogen werden und dort zur leichten Beute der Waldohreule werden (Stadie 1936, Moritz und Schonart 1976). Ein lokal sehr hohes Vogelangebot kann auch in Kolonien von Wasservögeln entstehen. In der Saline d'Aigues-Mortes (Gard) ernährten sich die Waldohreulen zum Beispiel im Juli 1994 zu 43,3 % von Vögeln, wobei allein 35,8 % Küken von Fluss- und Zwergseeschwalben ausmachten (Kaysers und Sandoul 1996).

### 3.5. Artenzusammensetzung und Jagdtechnik

Trotz einer Spezialisierung der Waldohreule auf wenige Beutearten ist ihr gesamtes Beutespektrum sehr breit. Mindestens 244 Vogelarten konnten als Beute nachgewiesen werden. Zumindest in Europa konnte bisher ein grosser Teil der potenziellen Beutearten auch tatsächlich als Nahrung nachgewiesen werden. Von den 333 Vogelarten, die unter 150 g wiegen und regelmässig in Europa brüten (Keller et al. 2020), wurden 128 Arten als Beute der Waldohreule nachgewiesen. Unter den fehlenden Arten sind etliche anhand der Schädelknochen sehr schwierig bis auf Artniveau zu bestimmen (z.B. Sumpfrohrsänger *Acrocephalus palustris*, Schilfrohrsänger *A. schoenobaenus*, Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli*, Klappergrasmücke *Sylvia curruca*) und können deshalb leicht übersehen werden. Andere der fehlenden Arten (z.B. Theklalerche *Galerida theklae*, Schneesperling *Montifringilla nivalis*, Spornammer *Calcarius lapponicus*, Kappenammer *Emberiza melanocephala*) sind nur lokal oder an den Rändern Europas häufig. Von dort stammen aber nur wenige Beutelisten. Einzig der Pirol *Oriolus oriolus* wurde bisher als Beutetier der Waldohreule noch nie nachgewiesen, obwohl er in Mitteleuropa recht häufig vorkommt.

Unter den Beutearten figurieren Haussperling, Grünfink, Feldsperling und Erlenzeisig im Vergleich zu ihrem Brutbestand in Europa überproportional häufig als Beute der Waldohreule. Es fällt auf, dass alle diese Arten Schlafgemeinschaften bilden. Gegen die einfache Annahme, dass die schlafplatzbildenden Arten stärker von der Waldohreule bejagt werden, spricht, dass andere Arten mit Gemeinschaftsschlafplätzen wie Star, Bachstelze oder Bergfink unterproportional als Beute gefunden werden. In den Beutelisten ebenfalls unterrepräsentiert sind Buchfink, Kohlmeise, Feldlerche, Rotkehlchen und Zaunkönig. Vergleiche zwischen Vogelangebot und -nutzung von Waldohreulen in Europa fehlen bisher. Einzig

von einem Beringungszentrum im Stadtpark von Jerusalem wurde eine solche Arbeit publiziert (Kiat et al. 2008). Dort wurden Grasmücken von den Eulen häufiger gefressen als gemäss Beringungsergebnissen erwartet, während Spötter und Rohrsänger in der Eulennahrung untervertreten waren und Laubsänger sogar ganz fehlten.

Die Waldohreule verwendet bei der Jagd verschiedene Techniken. Häufig ist ein weihenartiger Suchflug wenige Meter über Boden im offenen Gelände zu beobachten. Daneben wird die Ansitzjagd praktiziert (Mebs und Scherzinger 2008), selten erfolgt die Jagd auch zu Fuss (Gross 1943, Godin und Lison 1975). Beim Suchflug über offenem Gelände dürfte Vogelbeute nur sehr selten geschlagen werden. Geeigneter scheint die Ansitzjagd, vor allem am frühen Abend oder Morgen, wenn sich die Aktivitätszeiten der tag- und nachtaktiven Arten überschneiden. Gemäss Scott (1997) kann die Waldohreule alleine oder als Paar entlang von Hecken fliegen und die dort rastenden Vögel aufscheuchen. Dabei kann sie im Rüttelflug über möglichen Verstecken von Kleinvögeln verharren und dort plötzlich einfallen (Glue und Hammond 1974). Auch kann sie im Vorbeiflug Äste streifen (Scott 1997) oder mit den Flügeln klatschen, um Beutetiere gezielt aufzuschrecken (Ticehurst 1939, König 1963, Scott 1997). So werden Beutetiere aus der Deckung getrieben, vor allem Vögel, die in Gruppen nächtigen (Westin 1980). Die Alarmrufe, zum Beispiel von Amseln, machen die Eulen auf solche Schlafgemeinschaften aufmerksam (Ekins und Steward 1994). Die Jagd auf im freien Luftraum fliegende Vögel dürfte selten sein und wurde bisher nicht beschrieben. Dagegen wurde in einem Fall beobachtet, wie eine Waldohreule dreimal vergeblich eine im freien Luftraum fliegende Fledermaus angegriffen hat (Tombal und Tombal 1979). Scott (1997) geht davon aus, dass die meisten Vögel durch Aufscheuchen gefangen werden, doch erklärt dies nicht, wie die Waldohreule es fertig bringt, regelmässig Meisen zu schlagen, welche die Nacht in der Regel in Höhlen verbringen. Immerhin wurden bisher über 2772 Meisen als Waldohreulenbeute nachgewiesen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich die Waldohreule vorwiegend von Wühlmäusen ernährt. Zwar machen Vögel in den Beutelisten meist nur einen geringen Anteil aus, sie fehlen aber nur in wenigen Listen ganz. Es bleibt unklar, weshalb die Waldohreule selbst in Zeiten hoher Wühlmausangebote auch Vögel jagt. Ist das Angebot an Wühlmäusen eingeschränkt oder besteht lokal ein sehr hohes Vogelangebot, können Waldohreulen zu einem bedeutenden Anteil von Vögeln leben. Nach wie vor besteht aber Forschungsbedarf. So stellt sich etwa die Frage, mit welcher Technik die Waldohreule Vögel jagt und zu welcher Tageszeit. Wertvoll wären auch ergänzende Daten zur Nahrungszusammensetzung aus nicht-europäischen Regionen und aus den Randgebieten Europas (inkl. Gebirge).

## Dank

Zahlreiche Personen haben mir bei der Beschaffung der Literatur geholfen. Johan Lefebvre stellte mir rund 300 Beutelisten aus seiner Datenbank zur Verfügung. Pius Korner leitete mich bei der Statistik an. Er, Niklaus Zbinden, Alexandre Roulin, Catherine Zinkernagel und zwei Gutachter gaben mir Tipps zum Verbessern des Manuskripts. Kim Meichtry-Stier hat die englischen Texte übersetzt. All diesen Personen gilt mein grosser Dank.

## Anhang

Ein Anhang zu dieser Publikation mit den Karten der Herkunftsorte der vollständigen Beutelisten, den Schätzwerten der Modelle, einer vollständigen Liste der als Beute der Waldohreule nachgewiesenen Vogelarten, einer Liste der für die vorliegende Arbeit berücksichtigten Quellen sowie den Rohdaten ist verfügbar unter: <https://www.ala-schweiz.ch/index.php/ornithologischer-beobachter/artikel-suche?indexid=16599>.

## Abstract

Birrner S (2022) Birds as prey of the Northern Long-eared Owl *Asio otus*. Ornithologischer Beobachter 119: 158–171.

The present study gives an overview of the importance of birds as food resource of the Northern Long-eared Owl and analyses by which factors the proportion of birds as prey is affected. Data basis for this are 1520 lists of prey found in literature from all over the geographic range of the Long-eared Owl. Birds account for only 2,9 % of all vertebrate-prey, but occur in 88,5 % of all lists of prey. The percentages of birds in prey lists differ strongly between regions. The highest proportions of birds are found in the Middle East and North Africa, Asia, as well as Southern Europe, while low bird proportions are seen in Southeast Europe, Northern Europe, and North America. In prey lists from Europe, the share of voles of the genus *Microtus* has an essential effect on the proportion of birds as prey. In Northern Europe, Southeast Europe, and Asia, the proportion of birds as prey varies between summer and winter. In Central Europe, the percentage of birds as prey has been constantly decreasing since the 1940s. Worldwide, at least 244 bird species from 13 orders have been recorded as prey of the Long-eared Owl. The House Sparrow is the most common bird prey species, followed by Eurasian Tree Sparrow and European Greenfinch.

## Literatur

- Adam RG (1981) High incidence of ring recoveries from Long-eared Owl pellets. *Scottish Birds* 11: 166–167.
- Ancelet C (1987) Variation hivernale des proies chez le Hibou moyen-duc *Asio otus*. *Le Héron* 20: 81–88.
- Armstrong WH (1958) Nesting and food habits of the Long-eared Owl in Michigan. *Publications of the Museum Michigan State University* 1: 63–96.
- Aschwanden J, Birrner S, Jenni L (2005) Are ecological compensation areas attractive hunting places for Kestrels (*Falco tinnunculus*) and Long-eared Owls (*Asio otus*)? *Journal of Ornithology* 146: 279–286.
- Aubry S (1985) Les proies du Hibou moyen-duc, *Asio otus*, pendant l'hiver 1984/85. *Nos Oiseaux* 38: 150.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1): 1–48.
- Bertolino S, Ghiberti E, Perrone A (2001) Feeding ecology of the Long-eared Owl (*Asio otus*) in northern Italy: is it a dietary specialist? *Canadian Journal of Zoology* 79: 2192–2198.
- BirdLife International (2020) HBW and BirdLife Taxonomic Checklist v5. <http://datazone.birdlife.org/species/taxonomy>.
- Birrner S (2009) Synthesis of 312 studies on the diet of the Long-eared Owl *Asio otus*. *Ardea* 97: 615–624.
- Birrner S (2021) Birds as prey of owls: an intra- and interspecific comparison. *Airo* 29: 35–45.
- Bocheński ZM, Tomek T (1994) Pattern of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37: 177–190.
- Broch L (2022) Hibou moyen-duc. Suivi des couples en 2021. Fribourg.
- Bruster K-H (1973) Brut-, Wintervorkommen und Nahrung der Waldohreule (*Asio otus*) im Hamburger Raum. *Hamburger Avifaunistische Beiträge* 11: 59–84.
- Canova L (1989) Influence of snow cover on prey selection by Long-eared Owls *Asio otus*. *Ethology Ecology and Evolution* 1: 367–372.
- Canova L, Yingmei Z, Fasola M (1999) Estimating fresh mass of small mammals in owl diet from cranial measurements in pellets remains. *Avocetta* 23 (2): 37–41.
- Clark RJ, Smith DG, Kelso LH (1978) Working bibliography of owls of the world. National Wildlife Federation, Scientific and technical series 1. Raptor Information Center, National Wildlife Federation, Washington.
- Corral JF, Cortés JA, Gil JM (1979) Contribución al estudio de la alimentación de *Asio otus* en el Sur de España. *Doñana Acta Vertebrata* 6: 179–190.
- Dathe H (1988) Über die Ernährung einer Waldohreule, *Asio otus*, inmitten der Grossstadt Berlin. *Beiträge zur Vogelkunde* 34: 41–46.
- Degn HJ (1976) An analysis of pellets from the Long-eared Owl in Funen. *Flora og Fauna* 82: 59–64.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (1992–2011) Handbook of the birds of the world. Vol. 1–16. Lynx Edicions, Barcelona.
- Demyanchik VT, Demyanchik MG, Rabchuk VP (2009) Numbers dynamic and diet of Long-eared Owl in the Western Belarus. Seite 50–54 in: Sharikov AV, Morozov VV, Volkov SV (editors) *Owls of the northern Eurasia. Ecology, spatial and habitat distribution*. Moskovskij pedagogičeskij gosudarstvennyj universitet, Moscow.

- Ekins G, Steward L (1994) Analysis of the food of Long-eared Owls roosting at Langdon Nature Reserve (TQ662875), winter 1992/93. The Essex Bird Report 1993: 149–155.
- Elvers H, Miech P, Pohl C (1979) Vorkommen und Ernährung der Waldohreule (*Asio otus* L.) im Winter 1978/79 in Berlin (West). Ornithologischer Bericht für Berlin (West) 4: 219–234.
- Flade W, Schüler der Gesamtschule Jahnschule Hamburg (1985) Stark variierender Kleinvogelanteil in Gewöllen der Waldohreule (*Asio otus*) an einem Hamburger Schlafplatz. Hamburger Avifaunistische Beiträge 20: 89–96.
- Flegg JJM, Cox CJ (1968) Winter food of Long-eared Owls in Kent. Bird Study 15: 163–164.
- Galeotti P, Canova L (1994) Winter diet of Long-eared Owl (*Asio otus*) in the Po plain (northern Italy). The Journal of Raptor Research 28: 265–268.
- Gawlik HM, Banz K (1982) Zur Nahrungsökologie der Waldohreule (*Asio otus* L.) innerhalb des Berliner Stadtgebietes. Beiträge zur Vogelkunde 28: 275–288.
- Gelman A, Su Y-S (2020) arm: data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. R package version 1.11-2. <http://CRAN.R-project.org/package=arm>.
- Glue DE, Hammond GJ (1974) Feeding ecology of the Long-eared Owl in Britain and Ireland. British Birds 67: 361–369.
- Godin J, Lison M (1975) Observations et baguage de rapaces nocturnes à Saint-Aybert (Nordfrance) – Hainaut-Belgique) de 1967 à 1970. Aves 12: 57–71.
- Graber RR (1962) Food and oxygen consumption in three species of owls (Strigidae). The Condor 64: 473–487.
- Gross W (1943) Beitrag zur Kenntnis der Fangweise und Ernährung der Waldohreule (*Asio o. otus* L.). Ornithologischer Beobachter 40: 50–53.
- Guidoni R, Capizzi D, Caroli L, Luiselli L (1999) Feeding habits of sympatric owls in an agricultural and forested landscape of central Italy. Folia Zoologica 48: 199–202.
- Hegger HL (1979) Zur Ökologie, Brut- und Ernährungsbiologie der Waldohreule (*Asio otus*) am Niederrhein im Raume Kempen-Aldekerk. Charadrius 15: 2–16.
- Heitkamp U (1967) Zur Ernährungsökologie der Waldohreule. Ornithologische Mitteilungen 19: 139–143.
- Henrioux-Nötzli F (1999) Écologie d'une population de Hibou moyen-duc *Asio otus* en zone d'agriculture intensive. Thèse, Université de Neuchâtel.
- Kayser Y, Sandoul N (1996) Cas original de prédation exercée sur des colonies de Laridés par le Hibou moyen-duc (*Asio otus*) dans les salins d'Aigues-Mortes (Camargue, France). Nos Oiseaux 43: 485–496.
- Keller V, Herrando S, Voříšek P, Franch M, Kipson M, Milanesi P, Martí D, Anton M, Klvaňová A, Kalyakin MV, Bauer H-G, Foppen RPB (2020) European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelona.
- Kiat Y, Perlman G, Balaban A, Leshem Y, Izhaki I, Charter M (2008) Feeding specialisation of urban Long-eared Owls, *Asio otus* (Linnaeus, 1758), in Jerusalem, Israel. Zoology in the Middle East 43: 49–54.
- König C (1963) Zur Jagdweise der Waldohreule (*Asio otus*). Ornithologische Mitteilungen 15: 181.
- Korpimäki E, Norrdahl K (1991) Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities. Ecology 72: 814–826.
- Kovinka T, Sharikov AV (2020) Selection of prey by size and sex in the Long-eared Owl *Asio otus*. Bird Study 66: 543–549.
- Laiu L, Murariu D (1998) The food of the Long-eared Owl (*Asio otus otus* L.) (Aves: Strigiformes) in wintering conditions of the urban environment in Romania. Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa» 40: 413–430.
- Mammen U, Gedeon K, Lämmel D, Stubbe M (1997) Bibliographie deutschsprachiger Literatur über Greifvögel und Eulen von 1945 bis 1995. Jahresbericht Monitoring Greifvögel und Eulen Europas 2. Ergebnisband.
- Marti CD (1974) Feeding ecology of four sympatric owls. The Condor 76: 45–61.
- Mebs T, Scherzinger W (2008) Die Eulen Europas: Biologie, Kennzeichen, Bestände. 2. Auflage. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- Mikkola H (1983) Owls of Europe. Poyser, Calton.
- Mori E, Malfatti L, Le Louarn M, Hernández-Brito D, Cate B ten, Ricci M, Menchetti M (2020) «Some like it alien»: predation on invasive ring-necked parakeets by the long-eared owl in an urban area. Animal Biodiversity and Conservation 43.1: 151–158.
- Moritz D, Schonart E (1976) Bemerkenswertes über die Vogelwelt Helgolands im Jahre 1975. Vogelwelt 97: 107–118.
- Muller Y (1996) Bibliographie d'ornithologie française. Service du Patrimoine Naturel et Société d'Études Ornithologiques de France, Paris.
- Muller Y (2000) Bibliographie d'ornithologie alsacienne. Ciconia 24, Numéro special.
- Nilsson IN (1981a) Ecological aspects on birds of prey, especially Long-eared Owl and Tawny Owl. Dissertation, University of Lund.
- Nilsson IN (1981b) Seasonal changes in food of the Long-eared Owl in southern Sweden. Ornis Scandinavica 12: 216–223.
- Obuch J (2018) On the diet of owls (Strigiformes) in Jordan. Slovak Raptor Journal 12: 9–40.
- Pirovano A, Rubolini D, Brambilla S, Ferrari N (2000) Winter diet of urban roosting Long-eared Owls *Asio otus* in northern Italy: the importance of the Brown Rat *Rattus norvegicus*. Bird Study 47: 242–244.
- R Development Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Raczyński J, Ruprecht AL (1974) The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. Acta Ornithologica 14: 25–36.
- Roulin A (1996a) Alimentation hivernale de la Chouette effraie (*Tyto alba*), du Hibou moyen-duc (*Asio otus*), du Busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*) et du Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*). Bulletin de la Société Vaudois des Sciences Naturelles 84: 19–32.
- Roulin A (1996b) La forme fouisieuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*): une proie dominante chez le Hibou moyen-duc (*Asio otus*). Nos Oiseaux 43: 289–294.
- Rubolini D, Pirovano A, Borghi S (2003) Influence of seasonality, temperature and rainfall on the winter diet of the Long-eared Owl, *Asio otus*. Folia Zoologica 52: 67–76.
- San Segundo C (1988) Notas sobre la alimentacion del buho chico (*Asio otus*) en Avila. Ardeola 35: 150–155.
- Schnurre O (1937) Die Waldohreule (*Asio otus otus* L.) in der Berliner Kulturlandschaft. Märkische Tierwelt 2: 241–255.
- Schnurre O, März R, Creutzburg V (1975) Die Waldohreule (*Asio otus*) als Glied dreier Inselfaunen (Rügen, Amrum, Vlieland). Beiträge zur Vogelkunde 21: 216–227.

- Scott D (1997) The Long-eared Owl. Hawk and Owl Trust, London.
- Sharikov A, Makarova T (2014) Weather conditions explain variation in the diet of Long-eared Owl at winter roost in central part of Euroean Russia. *Ornis Fennica* 91: 100–107.
- Stadie R (1936) Beiträge zur Ernährungsweise von Eulen und Tagraubvögeln auf der Insel Hiddensee. *Berichte des Vereins Schlesischer Ornithologen* 21: 4–10.
- Stiefel A, Stiefel R (1970) Nahrungsökologische Untersuchungen an Waldohreulenschlafplätzen in städtischen und landwirtschaftlich genutzten Gebieten. *Apus* 2: 148–152.
- Ticehurst CB (1939) On the food and feeding-habits of the Long-eared Owl (*Asio otus otus*). *Ibis* 3: 512–520.
- Tombal C, Tombal JC (1979) Faucon hoberau (*Falco subbuteo*) et Hibou moyen-duc (*Asio otus*) attaquant des chauves-souris. *Le Héron* 1979: 70–72.
- Tome D (2000) Estimating individual weight of prey items for calculation of the biomass in the diet of Long-eared Owl (*Asio otus*): is it worth of extra effort. *Folia Zoologica* 49: 205–210.
- Tome D (2003) Functional response of the Long-eared Owl (*Asio otus*) to changing prey numbers: a 20-year study. *Ornis Fennica* 80: 63–70.
- Uttendörfer O (1932) Analyse de pelotes de hiboux provenant de Suisse. *Nos Oiseaux* 12: 189–192.
- Uttendörfer O (1939) Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. Neumann, Neudamm.
- Westin P (1980) Long-eared Owl, *Asio otus*, catching roosting Starling, *Sturnus vulgaris*. *Vår Fågelvärld* 39: 44.
- Wijnandts H (1984) Ecological energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). *Ardea* 72: 1–92.
- Wilson DE, Mittermeier RA (2009–2019) The mammals of the world. Vol. 1–9. Lynx Edicions, Barcelona.
- Zhang L, Wang A, Bao W, Li X-J (2009) Food composition of wintering Long-eared Owls (*Asio otus*) in different habitats in Beijing. *Chinese Journal of Ecology* 28: 1664–1667.

Manuskript eingegangen am 3. Februar 2021

## Autor

Simon Birrer leitet an der Schweizerischen Vogelwarte Sempach die Abteilung «Förderung der Vogelwelt». In seiner Freizeit beschäftigt er sich viel mit Eulen, sowohl im Feld als auch mit der Literatur zu dieser Vogelordnung.

Simon Birrer, Schweizerische Vogelwarte, Seerose 1, CH-6204 Sempach, E-Mail [simon.birrer@vogelwarte.ch](mailto:simon.birrer@vogelwarte.ch)