



Wir geben unseren  
Vögeln eine Stimme

BirdLife Österreich – Museumsplatz 1/10/8, A-1070 Wien

# Literaturstudie Prädation & Vogelschutz

von Remo Probst

unter Mitarbeit von Hans-Martin Berg, Rosemarie Parz-Gollner, Gerald  
Pffiffinger, Helmut Steiner, Hans Uhl und Gábor Wichmann

Wien, Dezember 2014



MINISTERIUM  
FÜR EIN  
LEBENSWERTES  
ÖSTERREICH

Gefördert aus Mitteln des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und  
Wasserwirtschaft



MINISTERIUM  
FÜR EIN  
LEBENSWERTES  
ÖSTERREICH

**PROBST R. (2014): Literaturstudie Prädation & Vogelschutz. – Bericht von BirdLife Österreich, gefördert aus Mitteln des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien, 112 S.**

# Inhaltsverzeichnis

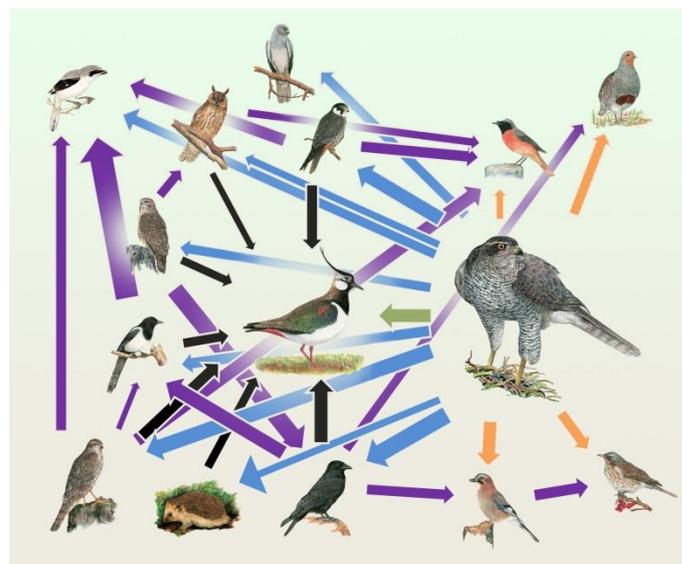
<b>1. Einleitung und Aufgabenstellung</b> .....	5
<b>2. Methodik</b> .....	6
<b>3. Wie werden Vogel-Populationen limitiert?</b> .....	8
<b>3.1 Verhalten und Dichteregulierung</b> .....	9
3.1.1 Sozialsysteme und individueller Status .....	9
3.1.2 Lebensraum und Dichteregulierung.....	10
3.1.3 Territorialität und Dichtelimitierung .....	11
3.1.4 Dichteabhängigkeit.....	12
3.1.5 Habitat-Fragmentierung und Meta-Populationen .....	13
<b>3.2 Natürliche limitierende Faktoren</b> .....	13
3.2.1 Nahrungsbasis .....	13
3.2.2 Brutplätze .....	14
3.2.3 Wetter und Klima .....	15
3.2.4 Interspezifische Konkurrenz .....	17
3.2.5 Parasiten und Pathogene .....	18
3.2.6 Vorschau Prädation .....	19
3.2.7 Interaktionen verschiedener limitierender Faktoren.....	19
<b>3.3 Der Mensch als Einflussfaktor</b> .....	20
<b>4. Prädation als natürlich limitierender Faktor</b> .....	21
<b>4.1 Was ist ein Prädator? – eine Definition</b> .....	21
<b>4.2 Wie wirkt Prädation?</b> .....	22
4.2.1 Additive und kompensatorische Sterblichkeit .....	22
4.2.2 Von Generalisten, Spezialisten und assortativer Beutewahl .....	23
4.2.3 Anti-Prädations-Verhalten.....	24
4.2.4 Generelle Konzepte .....	26
<b>5. Ergebnisse der Literaturstudie – Prädationsraten</b> .....	27
(a) Raufußhühner (Tetraonidae).....	28
(b) Glattfußhühner (Phasianidae) .....	36
(c) Limikolen (Charadriiformes).....	39
(d) Greifvögel (Accipitriformes), Falken (Falconiformes) & Eulen (Strigiformes) .....	44
(e) Singvögel (Passeriformes) .....	47
<b>5.1 Zitate Literaturstudie</b> .....	55
<b>6. Interpretation der Literaturstudie</b> .....	64

<b>6.1</b>	<b>Fall 1: Kompensatorische Sterblichkeit</b> .....	64
<b>6.2</b>	<b>Fall 2: Additive Sterblichkeit</b> .....	66
6.2.1	Rebhuhn .....	66
6.2.2	Raufußhühner.....	67
6.2.3	Limikolen .....	69
<b>6.3</b>	<b>Fall 3: Oszillationen von Beute-Beständen</b> .....	70
6.3.1	Spezialisten als Räuber .....	70
6.3.2	Generalisten als Räuber .....	71
<b>6.4</b>	<b>Fall 4: Eliminationen von Beute-Beständen</b> .....	73
<b>6.5</b>	<b>„Landschaften der Angst“, Mega-Prädatoren und trophische Kaskaden</b> .....	74
<b>6.6</b>	<b>Der Mensch als Räuber</b> .....	77
6.6.1	Klassische Bejagungsformen und Jagd-Management .....	78
6.6.2	Andere jagdliche Eingriffe und Trade-Offs .....	81
<b>6.7</b>	<b>Reduktion des Prädatoren-Einflusses</b> .....	85
<b>7.</b>	<b>SYNOPSIS</b> .....	88
7.1.1	Welche Regulierungsmechanismen und Mortalitätsursachen gibt es?.....	89
7.1.2	Was ist ein Prädatör? .....	89
7.1.3	Wie kann und soll Prädation untersucht werden?.....	89
7.1.4	Was ist additive bzw. kompensatorische Sterblichkeit? .....	90
7.1.5	Veränderte Beute-Bestände: wie können Räuber reagieren? .....	91
7.1.6	Der direkte Räuber-Einfluss: welche Szenarios gibt es?.....	91
7.1.7	Beispiele additiver bzw. kompensatorischer Sterblichkeit: gibt es generelle Regeln? .	93
7.1.8	Der indirekte Einfluss von Prädatoren: was sind „Landschaften-der-Angst“ und trophische Kaskaden? .....	94
7.1.9	Wie kann man den Einfluss von Prädatoren reduzieren? .....	95
<b>8.</b>	<b>Dank</b> .....	97
<b>9.</b>	<b>Literatur</b> .....	98
<b>10.</b>	<b>Webseiten</b> .....	112

## 1. Einleitung und Aufgabenstellung

Räuber-Beute-Beziehungen sind ein faszinierender, aber auch komplexer und viel diskutierter Aspekt der Biologie. Während für manche Betrachter die Anwesenheit von Prädatoren keinen Einfluss auf die Beute-Bestände zu haben scheint, sind andere vom massiven, additiven Eingriff von Beutegreifern überzeugt (vgl. auch VALCU et al. 2014). Dies führt nicht selten zu Auseinandersetzungen zwischen NGOs und der Jägerschaft, aber auch innerhalb von Ornithologen-Kreisen wird die Thematik, etwa beim Wiesenvogel-Schutz, kontrovers diskutiert.

In der Natur gibt es freilich alle möglichen Spielarten denkbarer Interaktionen zwischen Räuber und Beute. Erfreulicher Weise verfügen wir heute, trotz der nicht unbeträchtlichen methodischen Schwierigkeiten in der Untersuchung solcher Beziehungen, über eine große Anzahl an wissenschaftlichen Artikeln und hervorragender, zusammenschauender Arbeiten (z. B. Reviews von NEWTON 1998, 2013). Mittlerweile sind wir also über die Mechanismen der Prädation einigermaßen gut informiert (Abb. 1). Die vorhandenen Studien und Analysen lassen sich zwar nicht immer problemlos auf den konkreten Einzelfall übertragen, die generellen Konzepte sind aber theoretisch ausgereift und wurden vielfach auch im Freiland überprüft.



**Abb. 1:** Prädatoren haben vielfältige Einflüsse auf die Lebensgemeinschaft und führen zu komplexen Wechselwirkungen. Konzeption: H. Steiner, Zeichnung: R. Schauburger

Im nachfolgenden Text wird eine komprimierte Abhandlung der Prädatoren-Thematik versucht. Wenngleich diese Arbeit die Einsicht in Originalartikel nicht ersetzen kann, soll der Leser über wesentliche Zusammenhänge und wichtige Literaturzitate informiert werden. Dabei wurden vor allem Arten und Lebensräume aus Mitteleuropa behandelt, weil sie für die Naturschutzarbeit in Österreich unmittelbare Relevanz haben. In Summe wurden folgende Ziele verfolgt:

1. Die Erstellung eines soweit möglich leicht lesbaren, aber die komplexe Thematik nicht unzulässig vereinfachenden Manuskripts.
2. Die Versachlichung der zum Teil emotionsgeladenen Diskussionen zum Prädatoren-Einfluss auf Basis wissenschaftlich fundierter Untersuchungsergebnisse.
3. Die Erstellung einer Entscheidungshilfe zum weiteren Umgang mit dem Prädations-Thema, für im Naturschutz Tätige, NGOs und die Jägerschaft gleichermaßen.

## 2. Methodik

Das Thema Prädation ist, wie bereits in der Einleitung erwähnt, ausgesprochen umfangreich. Daher ist es von besonderer Wichtigkeit darauf hinzuweisen, welche genauen Gesichtspunkte diese Studie zum Inhalt hat und welcher Aufbau gewählt wurde. Es war dabei ein vorrangiges Ziel, Interpretationen von reinen Untersuchungsergebnissen sauber zu trennen. Dies kann prinzipiell schon aus dem Inhaltsverzeichnis entnommen werden, soll ob der großen Bedeutung hier aber noch weiter konkretisiert werden:

1. Nach den beiden einleitenden Abschnitten (Kapitel 1 & 2), beschäftigt sich Kapitel 3 **allgemein** mit der Frage, wie Vogel-Populationen überhaupt limitiert bzw. reguliert werden. Hier steht also **nicht die Prädation** – ein Faktor von vielen – im Zentrum des Interesses, **sondern alle für eine bestimmte Vogelspezies aus ihren typischen Verhaltensweisen resultierenden und natürlichen Einflüsse.**

2. In Kapitel 4 wird dieser breite Ansatz verlassen und nur **noch die Prädation** als Einflussfaktor **allgemein** besprochen. Als Voraussetzung dafür wird der **Räuber-Begriff** definiert, wobei nur so genannte **echte Prädatoren, inklusive dem Menschen**, in die weitere Analyse aufgenommen wurden. Darüber hinaus beschäftigt sich dieses Kapitel mit **theoretischen, generellen Konzepten der Prädation**, unter besonderer Berücksichtigung der wichtigen Unterscheidung von **additiver** bzw. **kompensatorischer Sterblichkeit**.
3. Kapitel 5 listet die **Ergebnisse der Literaturstudie** auf. Dabei wurde auf eine möglichst klare Trennung von erhobenen Daten und Interpretationen von Untersuchungsergebnissen geachtet. **Dieses Kapitel dient ausschließlich dazu Forschungsergebnisse unkommentiert, also ohne Interpretationen pro oder kontra des Prädatoren-Einflusses, darzustellen!** Da es eine unglaubliche, in ihrer Gesamtheit kaum erfassbare Menge an Literatur zum Thema gibt, musste notwendiger Weise eine Auswahl getroffen werden. Aspekte wie die naturschutzfachliche Priorität, Seltenheit / Verantwortlichkeit, aber auch die Qualität der verwendeten Methoden (hohe Stichprobengrößen, Verwendung von Radio-Telemetrie, exakte Identifikation von Räufern, komplexe Analyseverfahren etc.) wurden dabei besonders berücksichtigt. **Methodisch sollte also gewährleistet werden, dass die verwendeten Arbeiten *lege artis* durchgeführt wurden und daher die Realität so nahe wie möglich abbilden.** Die Auswahl der zu behandelnden Räuber-Beute-Systeme wurde im Rahmen eines Kick-Off-Meetings am 21. März 2014 (BirdLife Österreich Büro, Wien) umrissen (vgl. Tab. 1). Während der Erstellung des Textes erfolgte vor allem aus zeitlichen, aber auch vereinsinternen Gründen (z. B. ist für die „Fischfresser-Problematik“ eine separate Abhandlung und ein eigenes Positionspapier beschlossen) eine Konzentration auf Raufußhühner (Tetraonidae), Glattfußhühner (Phasianidae), Limikolen (Charadriiformes), Greifvögel (Accipitriformes), Falken (Falconiformes), Eulen (Strigiformes) und Singvögel (Passeriformes). In den Hintergrund der Betrachtung traten wie bereits erwähnt Arten wie der Kormoran (*Phalacrocorax carbo*; vgl. HONSIG-ERLENBURG & FRIEDL 1997, RATSCHAN & MÜHLBAUER 2009, ROBIN et al. 2012, GUILLAUMENT et al. 2014), aber auch die Großstrappe (*Otis tarda*; z. B. LITZBARSKI & LITZBARSKI 1999, RAAB et al. 2010), Möwen

(z. B. *Larus ridibundus*, SKORKA et al. 2012), Brieftauben (*Columba livia* f. domestica, PARROTT et al. 2008) etc.

4. In Kapitel 6 wird eine **Interpretation der Literaturstudie** vorgenommen. Auch hier werden die Aspekte **kompensatorische bzw. additive Sterblichkeit** sowie der **Faktor Mensch** besonders detailliert behandelt. **Im Gegensatz zu Kapitel 5 wird eine möglichst umfassende und tiefgreifende Analyse der Literaturergebnisse vorgenommen.** Offene Punkte, zum Beispiel Datenlücken und akuter Forschungsbedarf, die zu geringe Beachtung oder Missachtung von trophischer Kaskaden und anderer Abhängigkeiten (Trade-offs) etc. finden hier Raum.
5. Kapitel 7 stellt eine **SYNOPSIS** aller vorangegangenen Aussagen und Analysen dar. **Vorrangige Absicht ist es, dem Leser eine kurze, aber umfassende Zusammenfassung der komplexen Thematik zu bieten und so Entscheidungsprozesse in der Praxis zu erleichtern.**

Tab. 1: Auswahl von für diese Studie als relevant festgelegter Räuber-Beute-Interaktionen.

Taxa / Problembereich	Vögel als Beute	Vögel als Prädator	Mensch als Prädator
Großtrappe	x		(x)
Greifvögel/Falken/Eulen (Menschen)	x	x	x
Raufußhühner	x		x
Wachtelkönig	x		
Limikolen (Fuchs, Krähe, ...)	x		(x)
Wiesenvögel (Heidelerche, Braunkehlchen) durch Mäuse	x		
Rebhuhn	x		x
Fischfresser als Beute/Landscape of fear (Menschen, Seeadler)		x	x
Singvögel (Krähen, Sperber, Marder...)	x		
Möwen		x	x

### 3. Wie werden Vogel-Populationen limitiert?

Prädation ist nur einer von zahlreichen Faktoren, welche Vogel-Populationen regulieren. NEWTON (1998, 2013) hat sich ausführlich diesem Thema gewidmet und sieht drei übergeordnete Wirksysteme:

- (A) Verhalten und Dichteregulierung
- (B) Natürliche limitierende Faktoren
- (C) Der Mensch als Einflussfaktor

Diese großen Themenkomplexe können wie nachfolgt veranschaulicht werden. Sofern möglich, wurden schon hier Bezüge zur Prädations-Thematik bzw. zu Beutegreifer-Taxa hergestellt. Damit können mögliche Einflüsse von Prädatoren auch in einem breiteren, „übergeordneten“ Kontext illustriert werden.

### **3.1 Verhalten und Dichteregulierung**

#### **3.1.1 Sozialsysteme und individueller Status**

Vögel können alle nur erdenklichen Sozialsysteme ausbilden. Jegliche Übergänge vom Gruppenleben bis hin zur strengen Territorialität sind bekannt. Dies ist von vielen Faktoren abhängig, ultimativ von der Art selbst (Evolution), proximal aber auch von der Verfügbarkeit von Nahrung (Konkurrenz), der Jahreszeit (z. B. Zugaggregationen), dem Prädationsrisiko etc. Die Sozialsysteme sind von größter Bedeutung, bilden sie doch den Rahmen für die Dichteregulierung und die Verteilung der Vogelindividuen im Raum.

Grundsätzlich zeigten Studien, dass Einzelvögel auffällige Unterschiede in ihren kompetitiven Leistungen aufweisen. Das bedeutet eine ungleiche Verteilung von Ressourcen wie Nahrung, Territorien, Nistplätze oder Geschlechtspartner. Dominante Individuen haben eine höhere Chance zu überleben, sich zu verpaaren und ihre Gene in die nächste Generation weiter zu geben („Individual Fitness Status“). Die Dominanz einzelner Vögel bzw. von Populationsteilen wird etwa durch die Größe (genetisch bedingte morphologische Unterschiede, Geschlecht, Ernährung) oder die Erfahrung (v. a. Alter) generiert.

Das Prädationsrisiko kann zur Veränderung des Sozialsystems führen. SZÉKELY et al. (1989) konnten beispielsweise zeigen, dass bei experimenteller Bedrohung durch einen Habicht

(*Accipiter gentilis*) verschiedene Meisen-Arten begannen, größere, gemischte Trupps zu bilden. Zahlreiche Studien verfolgten die Idee eines höheren Prädations-Schutzes in Gruppen, wobei letztlich vier Faktoren dafür verantwortlich gemacht wurden: (a) Sind in einer Gruppe mehrere Individuen („Augen“) anwesend, ist die Wahrscheinlichkeit für einen überraschenden Angriff herabgesetzt (POWELL 1974; „Many-Eyes Effect“), (b) Schwärme können den Angreifer verwirren, sodass er nicht in der Lage ist, ein einzelnes Tier abzutrennen (NEILL & CULLEN 1974; „Predator Confusion“), (c) die statistische Wahrscheinlichkeit für ein Individuum getötet zu werden sinkt mit der Gruppengröße (FOSTER & TREHERNE 1981; „Dilution Effect“) und (d), dominante Gruppenmitglieder besitzen im Zentrum des Schwarms ein geringeres Tötungsrisiko (HAMILTON 1971; „Selfish Herd Theory“).

### 3.1.2 Lebensraum und Dichteregulierung

Das Habitat, und damit die Verfügbarkeit von Ressourcen wie der Nahrung, hat erwartungsgemäß einen sehr starken Einfluss auf die Häufigkeit und Dichte von Vögeln (z. B. FULLER 2012). Der Lebensraum kann nur eine bestimmte Anzahl an Individuen ernähren, daher kommt es bei zunehmenden Vogeldichten vermehrt zu aggressiven Auseinandersetzungen. In letzter Konsequenz der Habitat-Saturierung können sub-dominate Tiere nicht zur Brut schreiten, müssen andere Verpaarungs-Systeme wählen (Polygamie, kooperatives Brüten), sind gezwungen abzuwandern oder zu anderen Zeiten zu brüten bzw. verhungern überhaupt. In vielen Fällen bedeutet also ein Anwachsen der Population über einen gewissen Punkt den Rückgang der Überlebens- und Reproduktionsrate, also eine so genannte dichteabhängige Regulation. Verändert sich das Ressourcenangebot (und auch andere regulierende Faktoren) nicht, kommt es mit geringen Schwankungen zu einem Equilibrium an brütenden Vogelpaaren. Wird diese ökologische Tragfähigkeit des Habitats („Carrying Capacity“) überschritten, kommt es zu einem verminderten Bruterfolg und höheren Emigrationsraten, im gegenteiligen Fall zu einer Einbindung von Nicht-Brütern („Floaters“) in den Brutbestand und zu höheren Reproduktionsleistungen. Letztere werden in der Regel mit den Standardkennwerten Erfolgsanteil (Zahl der Paare mit flüggen Jungvögeln im Verhältnis aller untersuchten Paare), Brutgröße (Zahl aller flüggen Jungvögel dividiert durch die Zahl aller erfolgreichen Paare) bzw. der Nachwuchs- oder

Fortpflanzungsziffer (Zahl aller flüggen Jungvögel dividiert durch die Zahl aller untersuchten Paare) gemessen.

Studien, welche eine dichteabhängige Regulation von Prädatoren durch Unterschiede in der Qualität bzw. Quantität ihrer Lebensräume zeigen sind vielfältig. Einige Beispiele dazu sind Buntfalke (*Falco spaverius*; SMALLWOOD 1988), Wanderfalke (*Falco peregrinus*; MEARNES & NEWTON 1988) oder Raufußkauz (*Aegolius funereus*; KORPIMÄKI 1988). Letztlich bedeutet dies eine Regulierung der Prädatoren-Bestände durch die Verfügbarkeit von Ressourcen wie Nahrung und Brutplätze in einem gewissen Raum; ein, von manchen Interessensgruppen befürchtetes, „ungebremstes Wachstum“ ist daher schon aus theoretischen Gründen ökologisch unmöglich (und bleibt analogen Makro-Ökonomie-Phantasien vorbehalten; vgl. JACKSON 2013).

### 3.1.3 Territorialität und Dichtelimitierung

Zahlreiche Experimente („Removal Experiments“) konnten bei einer Vielzahl von Vogeltaxa die Limitierung der Dichte durch territoriales Verhalten belegen. Waren die Revierinhaber versuchsweise entfernt worden, wurde ihre Position durch andere, häufig jüngere und unerfahrenere Individuen eingenommen. Umgekehrt konnte, etwa bei der Ankunft am Heimzug, gezeigt werden, dass immer mehr ansiedlungswillige Ankömmlinge auch zu einem immer höheren Nicht-Brüter-Anteil führten.

Die Auswirkungen der Dichtelimitierung durch Territorialität sind auch bei Prädatoren wie dem Sperber (*Accipiter nisus*) gut experimentell belegt (Review in NEWTON 1992), mit der zusätzlichen Information, dass nur wirklich für die Brut geeignete Home Ranges bezogen wurden (NEWTON & MARQUISS 1991). Einschränkend muss man allerdings festhalten, dass solche Effekte nur bei entsprechend großen Greifvogel-Beständen entstehen. Viele Populationen waren (Beispiele für den Wanderfalken, *Falco peregrinus*, in RATCLIFFE 1993) oder sind (vgl. PROBST 2013 für den Baumfalken, *Falco subbuteo*, in Kärnten) aus verschiedenen Gründen (illegale Verfolgung, Fertilitätsdefizite durch Pestizideinsatz, technische Pollution der Landschaft, Prädation etc.) allerdings weit unter der potentiellen „Carrying Capacity“ und Territorialität spielt(e) daher eine eingeschränktere Rolle.

### 3.1.4 Dichteabhängigkeit

Populationsregulation wird durch eine oder mehrere der vier dichteabhängigen Prozesse, Immigration, Emigration, Natalität und Mortalität, generiert. Wirken diese Prozesse direkt und zeitnah, führt dies in der Regel zur Stabilisierung von Populationen, wirken sie zeitlich versetzt („delayed“), kommt es oft zu Oszillationen. Für letztere sind die zyklischen Populationsschwankungen von Raufußhühnern geradezu ein Paradebeispiel (z. B. LINDÉN & WIKLUND 1983 für das Haselhuhn, *Bonasia bonasia*). Darüber hinaus gibt es umgekehrt dichteabhängige Prozesse („Inverse Density-dependent Processes“) und schließlich solche, welche überhaupt unabhängig von Populationsdichten sind (vgl. dazu Kap. 4.2.4).

Es wurden zahlreiche Studien durchgeführt, welche diese Dichteabhängigkeit auch für Prädatoren zeigen. Beim Sperber (*Accipiter nisus*) ist sehr gut belegt (NEWTON & MARQUISS 1986), dass die Populationen insgesamt stabil sind, aber auf sehr produktive Jahre die größten Einbrüche bzw. nach schlechten Jahren die höchsten Zuwächse erfolgen. Beim Waldkauz (*Strix aluco*) folgt auf gute Bruterfolge eine hohe Winter-Mortalität und umgekehrt (vgl. SOUTHERN 1970). Diese Befunde sind ein deutlicher Hinweis auf eine dichteabhängige Regulierung, denn bei dichteunabhängigen Prozessen sollte die Produktivität der Vorsaison unerheblich sein. Die demographischen Reaktion der einzelnen Arten sind allerdings verschieden, bei anwachsenden Populationen reichen sie von gesteigerten Brutgrößen, stärkerer Immigration, über höhere Überlebensraten bei Jung- und / oder Altvögeln bis hin zu einer Reduktion des Alters beim Eintritt in das Brutgeschehen.

Zumindest im weiteren Sinne dichteunabhängige Prozesse sind etwa extreme Wetterereignisse, flächiges Ausbringen hochtoxischer Pestizide oder intensive anthropogene Verfolgung. Insgesamt muss man festhalten, dass gerade an Prädatoren solche Studien schwierig sind, weil sie oft in zu niedrigen Dichten für entsprechende Effekte vorkommen, Probeflächen zu klein gewählt bzw. Erhebungen zu kurz andauernd sind, Nicht-Brüter nicht adäquat erfasst werden können etc.

### 3.1.5 Habitat-Fragmentierung und Meta-Populationen

Viele Vogelarten leben in einem disjunkten Verbreitungsareal. Dass die Verbreitung nicht durchgängig ist kann natürliche Ursachen haben (z. B. getrennte Alpinstandorte), Habitat-Fragmentierungen sind häufig aber auch anthropogen bedingt (z. B. Zerschneidung von Waldgebieten). Jedenfalls hängt das Überleben der Art auf lange Sicht mehr oder weniger stark von der Dismigration zwischen diesen Sub-Populationen ab. Je kleiner die Einzelbestände, umso mehr sind sie von einem Austausch von Individuen anhängig. In Summe werden alle reproduktiv in Verbindung stehenden Sub-Populationen als eine Meta-Population bezeichnet (z. B. GRIMM & STORCH 2000).

Wichtig ist die Feststellung, dass die Gesamtheit der von Klein-Populationen besiedelten Flächen nicht mit dem gleich großen Areal eines zusammenhängenden Vorkommens identisch ist. Häufig sind in kleinen Sub-Populationen Zufalls- und Prädationseffekte stärker, dies kann zu „Sinks“ und im Extremfall zur Aufgabe von im Prinzip bruttauglichen Habitaten führen. Dies ist auch von hoher naturschutzfachlicher Bedeutung! Neben der Größe und Entfernung von bzw. zwischen Sub-Population spielt auch das artspezifische Dismigrations-Potential eine entscheidende Rolle. Während für manche Taxa schon wenige Kilometer zwischen geeigneten Habitaten (und möglichen Brutpartnern) eine unüberwindbare Barriere darstellen können (viele Raufußhühner, Tetraonidae; vgl. KLAUS et al. 2008), sind andere Spezies in ihrer Biologie auf das Auffinden fluktuierender Ressourcen geradezu spezialisiert (z. B. Fichtenkreuzschnabel, *Loxia curvirostra*; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1997).

## **3.2 Natürliche limitierende Faktoren**

### 3.2.1 Nahrungsbasis

Der Einfluss der Nahrung auf das Gedeihen von Vogel-Populationen ist überragend und vielfach (auch experimentell) nachgewiesen. Er reicht von Überlebensraten der Altvögel,

über die Reproduktionsleistung bis hin zum Dismigrations-Verhalten. Vögel verhungern also nicht notwendiger Weise bei geringem Nahrungsangebot, sondern reagieren etwa mit einer verringerten Populations-Dichte bzw. verstärkter Abwanderung. Nichtsdestotrotz sterben viele Individuen an Unterernährung. Selbst bei größeren Arten wie dem Habicht (*Accipiter gentilis*) konnten in Studien Verlusten bis 28 % beobachtet werden, wobei diese Mortalitätsursache mit nördlicheren Breitengraden, also mit härteren Klimabedingungen, an Bedeutung gewann (KENWARD 2006). Ganz grundsätzlich ist die Primärproduktion eines Lebensraumes, und damit die Basis der Nahrungskette, besonders von klimatischen und geologischen Faktoren abhängig (z. B. REICHHOLF 2011).

Schon NEWTON (1979) konnte in seiner ersten, für die gesamte Greifvogel-Forschung bahnbrechenden Meta-Analyse zeigen, dass die Jungvogelproduktion bei vielen Arten im Zusammenhang mit der Nahrungsbasis über die Jahre um bis zum Sechsfachen schwankt. Dabei wurden die Auswirkungen der drei- bis fünfjährigen Kleinsäuger-Zyklen, in Nordamerika auch des Zehn-Jahres-Zyklus des Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*), besonders intensiv untersucht. NEWTON (1979) nennt beispielsweise die Spezies Raufußbussard (*Buteo lagopus*), Mäusebussard (*Buteo buteo*), Habicht (*Accipiter gentilis*), Gerfalke (*Falco rusticolus*) und Turmfalke (*Falco tinnunculus*). Ähnlich intensiv reagieren auch viele Eulenarten, wie Schleiereule (*Tyto alba*), Sumpfohreule (*Asio flammeus*) oder der Raufußkauz (*Aegolius funereus*).

Neben den Effekten auf Populationsniveau (Dichte, Reproduktionsleistung, Dismigration etc.) kann die Nahrungsverknappung auch aut-ökologisch gezeigt werden. Reaktionen sind niedrige Massen („Gewicht“) bzw. ein schlechter körperlicher Allgemeinzustand, geringe Futteraufnahmeleistungen, ein hoher Anteil der Nahrungssuche am Zeit-Budget und der direkte Kampf ums Futter.

### 3.2.2 Brutplätze

Brutplätze sind vor allem dann limitierend, wenn ein spezieller Anspruch an sie gestellt wird. Dies ist namentlich bei Bruthöhlen der Fall, wo die Verfügbarkeit eingeschränkt ist und bestimmte Parameter (z. B. passende Größe des Innenraums bzw. des Einfluglochs) gegeben

sein müssen. Ähnlich verhält es sich bei Felsenbrutplätzen, welche in wenig strukturierten Landschaften Populationen beschränken können. Ersatzstandorte wie künstliche Nisthilfen bzw. Gebäude oder andere technische Strukturen (Brücken, Masten etc.) werden von Vögeln oft bereitwillig angenommen. Die Abwesenheit von Prädatoren (z. B. Ratten, *Rattus* spp., und Marder, *Martes* spp., auf Inseln) führt zur Nutzung von ansonsten als unsicher eingestuften (Boden-)Nistplätzen.

Geradezu ein Paradebeispiel für die genannten Zusammenhänge ist unter den Prädatoren der Turmfalke (nomen est omen). Die Bestände dieser Art konnten in vielen Gebieten durch Nistkasten-Aktionen massiv gesteigert werden (VILLAGE 1990), zudem ist der reproduktive Output an geschützten Brutplätzen höher (z. B. SIFEL 2008) und *Falco tinnunculus* nistet in der Abwesenheit von Bodenprädatoren sogar auf der Erde (schottischen Inseln; NEWTON 1979).

### 3.2.3 Wetter und Klima

Das Wetter ist ein so wichtiger Einflussfaktor, dass alle Parameter, welche sich letztlich in der Vitalität einer Vogelpopulation widerspiegeln, betroffen sein können. Es sind dies etwa der Zeitpunkt der Eiablage, die Gelegegröße, der Bruterfolg, die Dichte der Brutpaare, die Jagderfolgsrate etc. Beispielsweise führt NEWTON (1998) an, dass unter den europäischen Greifvögeln und Falken ein negativer Zusammenhang zwischen der Reproduktionsleistung und überdurchschnittlichen Regenfällen in vielen Fällen nachgewiesen werden konnte. Konkret nennt NEWTON (1998) die Arten Mäusebussard (*Buteo buteo*), Wespenbussard (*Pernis apivorus*), Rotmilan (*Milvus milvus*), Sperber (*Accipiter nisus*), Habicht (*Accipiter gentilis*), verschiedene Weihenarten (*Circus* spp.), den Turm- (*Falco tinnunculus*) sowie den Wanderfalken (*Falco peregrinus*).

Extreme Wetterereignisse können unmittelbar einen beachtlichen Einfluss auf Vogel- Populationen haben. Sehr starke Stürme, lange, schneereiche Winter, besonders ausgedehnte Trockenphasen etc. vermögen Vorkommen so ausdünnen, dass sie Jahre zur Erholung brauchen. Nass-kalte Wetterbedingungen können zum fast gänzlichen Ausfall von Nachwuchsgenerationen führen, z. B. bei Raufußhühnern (Tetraonidae) die so genannte

„Schafskälte“, eine meteorologische Singularität zwischen 4. und 20. Juni. Gut bekannt sind auch massive Winterverluste bei Prädatoren wie der Schleiereule (*Tyto alba*; TAYLOR 1994). In Extremfällen können nicht nur die Vogelindividuen, sondern das Habitat selbst beträchtlich in Mitleidenschaft gezogen werden (z. B. Entwaldung nach orkanartigen Winden).

Solche Phänomene betreffen nicht nur Brutvögel, sondern auch ziehende Populationen *en route*. Individuen oder Gruppen geraten beispielsweise immer wieder in heftige Stürme oder dichten Nebel, was ein Weiterziehen bzw. auch die Orientierung kaum mehr ermöglicht. Gerade über großen Wasserflächen, wo für Landvögel das Aufsuchen einer Deckung ausgeschlossen ist, kann es zu massiven Verlusten kommen.

Trotz der Heftigkeit solcher Eingriffe zeigten einige Studien die nicht-zufallsverteilte Entnahme von Vogelindividuen. Es können alters- oder geschlechtsspezifische, aber auch biometrische Unterschiede die Mortalitätsrate beeinflussen, Extremereignisse also als „Driving Force“ (Triebfeder) der natürlichen Selektion wirken. Ein interessantes Beispiel sind britische Uferschwalben (*Riparia riparia*), welche nach Trockenphasen im afrikanischen Winterquartier im Mittel kleiner sind und umgekehrt (nach Messungen der Sternum-Länge; BRYANT & JONES 1995). Offensichtlich sterben bei schlechten Ernährungsbedingungen im Winter größere Individuen vermehrt.

In den letzten Jahren ist die Frage nach den Auswirkungen der Klimaveränderung auf die Entwicklung von Vogelbeständen besonders in den Fokus der (nicht nur) wissenschaftlichen Aufmerksamkeit getreten. Dabei steht mittlerweile für die überwiegende Fachwelt zweifelsfrei fest, dass die jüngste Erderwärmung zum Großteil auf dem vom Menschen verursachten Treibhauseffekt beruht und auch gravierende Auswirkungen auf die Avifauna hat bzw. v. a. haben wird (vgl. Meta-Studie von PEARCE-HIGGINS & GREEN 2014). Wenngleich dieses Problem hier nicht erschöpfend behandelt werden kann, sei doch beispielhaft für Greifvögel und Falken auf die Prognosen von HUNTLEY et al. (2007) hingewiesen. Eine für diesen Bericht durchgeführte Analyse der Ergebnisse von HUNTLEY et al. (2007) zeigte bei 19 Arten (49 %) eine Verschiebung des Verbreitungsgebietes nach Norden und Osten (mit nicht vollständig abschätzbaren Folgen), bei 15 Spezies (38 %) ein markante Arealkontraktion (z. B. Raufußbussard, *Buteo lagopus*, und Gerfalke, *Falco rusticolus*) und nur bei fünf Taxa (13 %) eine modellierte Ausdehnung des Vorkommens (etwa Adlerbussard, *Buteo rufinus*, und Rötelfalke, *Falco naumanni*).

### 3.2.4 Interspezifische Konkurrenz

Neben der Konkurrenz innerhalb der Arten (in Folge oft Dispersion durch Territorialität) gibt es auch den Kampf um Ressourcen zwischen verschiedenen Taxa. Naheliegender Weise sind solche Konkurrenzverhältnisse zwischen solchen Spezies besonders ausgeprägt, je ähnlicher die besetzten ökologischen Nischen und je größer die Überlappung der Verkommen sind. Dies kann zu feinen Unterschieden in der raum-zeitlichen Habitatnutzung, der Morphologie etc., im Extremfall aber auch zum gänzlichen Ausschluss einer Art führen. Bekannt sind vor allem Fälle, wo auf Inseln nur ein Taxon vorkommt, während in den diverseren Lebensräumen des „Mainlands“ eine Ko-Existenz auf engem Raum möglich ist. Eliminiert man experimentell dieses vorkommende Taxon, wird das Gebiet häufig von der Geschwisterart übernommen.

Ebenfalls gut untersucht sind Nistkasten-Studien, wo durch Anzahl und Art (v. a. Größe des Einfluglochs) Vogel-Populationen beträchtlich beeinflusst werden können. Ab einem gewissen Maß an Höhlenangebot (geeigneter Größe) wirkt die innerartliche Territorialität derartig stark, das Nistmöglichkeiten auch für weniger konkurrenzstarke, andere Vogelarten zur Verfügung stehen. Nicht zuletzt haben sehr ähnliche Vogelarten auch gemeinsame Prädatoren und Parasiten. Entsprechend kann der Rückgang einer Art zu einer verstärkten Nutzung der anderen führen („Alternative Prey Hypothesis“).

Ein sehr interessantes Experiment zu diesem Thema führte bereits HÖGSTEDT (1980) durch: Der Autor wusste, dass in seinem Untersuchungsgebiet in Süd-Schweden Elstern (*Pica pica*) und Dohlen (*Corvus monedula*) eine ganz ähnliche Nahrungsbasis nutzten. Daraufhin wurden, um die interspezifische Konkurrenz zu verstärken, in der Hälfte der Elstern-Territorien jeweils drei Dohlen-Nistkästen angebracht, die zweite Hälfte aber unverändert belassen. Im darauf folgenden Jahr wurde dieser experimentelle Ansatz umgekehrt durchgeführt. In Summe hatten Elstern mit Dohlen in ihren Revieren einen signifikant niedrigeren Paarerfolg, weniger Jungvögel und ein vermindertes Jungvogel-Gewicht. Mehr Jungelstern verhungerten und wurden, wegen der vermehrten Bettelrufe und längerer Abwesenheitszeiten der Altvögel zur Futtersuche, von Aaskrähen (*Corvus corone*) getötet.

Zwischenartliche Konkurrenzphänomene sind nicht auf Brutgebiete beschränkt, sondern kommen auch in Durchzugs- und Überwinterungsarealen vor. NEWTON (1998) nimmt das als Grund für die außerbrutzeitliche Segregation (räumliche Trennung) von Östlichem Kaiser- (*Aquila heliaca*) und Steppenadler (*Aquila nipalensis*) bzw. von Schell- (*Aquila clanga*) und Schreiadler (*Aquila pomarina*) an. Gemäß der Bergmann'schen bzw. der Kleinschmidt'schen Regel überwintert dabei die größere Art weiter im Norden.

### 3.2.5 Parasiten und Pathogene

NEWTON (1998) unterscheidet zwischen Mikro- (Viren, Bakterien, Pilze und Protozoen) und Makro-Parasiten (Helminthen und Ekto-Parasiten). Generell kann ersterer Typ periodische Seuchenzüge mit hohen Sterblichkeitsraten verursachen, persistente Makro-Parasiten-Infektionen führen häufiger zu geringerer Produktivität, eingeschränkter Lebenserwartung etc. Parasiten können sich insbesondere bei kolonial brütenden Vogelarten ansammeln, bei Schwalben führt dies im Extremfall bis zur Aufgabe des Niststandorts.

Im Prinzip sind Parasiten wie Prädatoren einzustufen (vgl. Kap. 4.1) und entsprechend sind auch die Reaktionen der Beutetiere („Hosts“) analog. Sie reichen von keiner äußerlichen Veränderung (oft bei Blut-Parasiten), über die Reduktion der Fortpflanzungsleistung bis hin zum Massensterben. In Ausnahmefällen kann dies bis zum Verschwinden einer Art führen, NEWTON (1998) führt einige hawaiianische Arten und als Grund Vogel-Pocken bzw. Malaria an. Insgesamt sind die Zusammenhänge von Vögeln und ihren Parasiten ausgesprochen komplex und dabei stark von der Art des Schmarotzers, von den Dichte-Verhältnissen, von möglichen alternativen „Hosts“ sowie von der Verfügbarkeit an transmittierenden Vektor-Spezies abhängig.

Bei Greifvögeln wurde etwa beim Habicht (*Accipiter gentilis*) in Europa eine leicht herabgesetzte Jungvogel-Überlebensrate durch den Befall mit dem Protozoon *Trichomonas gallinae* festgestellt (COOPER & PETTY 1988) oder bei hohen Levels an *Leucocytozoon*-Blut-Parasiten beim Raufußkauz (*Aegolius funereus*) eine reduzierte Gelegegröße (KORPIMÄKI et al. 1993). Interessanter Weise konnte letzterer Effekt nur in Jahren mit parallel geringem Nahrungsangebot beobachtet werden. SMITH et al. (1998) belegten zudem beim

nordamerikanischen Rotschwanzbussard (*Buteo jamaicensis*) eine erhöhte Küken-Sterblichkeit durch massives Auftreten von Blut saugenden Insekten (Kriebelmücken, Simuliidae).

### 3.2.6 Vorschau Prädation

Selbstverständlich ist auch die Prädation ein zu diskutierender natürlich limitierender Faktor und wurde von NEWTON (1998, 2013) ebenso ausführlich behandelt. Da auf die Thematik in diesem Manuskript nachfolgend noch detailliert eingegangen wird, soll sie hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt werden.

### 3.2.7 Interaktionen verschiedener limitierender Faktoren

Es ist möglich, dass Vogel-Populationen zu einem bestimmten Zeitpunkt in einer gewissen Region praktisch ausschließlich von einem der oben genannten Faktoren limitiert werden, *in realita* gibt es aber häufig Interaktionen zwischen diesen. Dabei kann ein Einflussfaktor die Wirkungsweise anderer minimieren oder auch verstärken. Beispielsweise können bei Abwesenheit von geeigneten Brutplätzen trotz guter Nahrungsverhältnisse keine Brut- Populationen aufgebaut werden (etwa bei Wasseramsel, *Cinclus cinclus*, oder Wanderfalke, *Falco peregrinus*) oder wachsen Vorkommen durch eine Kombination von viel Futter aber geringen Prädationsraten besonders stark an. Bei in Kolonien brütenden Arten kann die Nahrungsbasis um den Standort wegen der vielen anwesenden Individuen stark reduziert sein, obwohl es außerhalb der Home-Ranges genügend Beute gäbe („Focal Point Regulation“). In vielen Fällen ist Prädation, Störung oder Verfolgung durch den Menschen einer der interagierenden Faktoren, was in den nachfolgenden Spezialkapiteln ausführlich behandelt wird.

### 3.3 Der Mensch als Einflussfaktor

Es steht außer Frage, dass der Mensch einen der wichtigsten Einflussfaktoren für Vogel- Populationen darstellt. In unzähligen Fällen wurden dabei Bestände reduziert, auf Dauer limitiert oder gar eliminiert (vgl. LUTHER 1995). Die legale wie auch illegale Bejagung (vgl. Kap. 6.6) ist nur ein Teil dieser Interaktionen, welche augenscheinlich wesentlich vielfältiger sind. Ohne Anspruch auf Vollständigkeit denke man nur an die Zerstörung ganzer Lebensraum- Typen, Habitat-Umwandlungen und –Fragmentierungen im Zusammenhang mit der Bevölkerungs-Explosion, die Intensivierung von Land- und Forstwirtschaft, das Ausbringen von Bioziden und die Verwendung von bleihaltiger Munition, Störungen durch zunehmende Freizeitaktivitäten, die „technische Pollution“ durch Windkraft-Anlagen und Stromleitungen, die Lichtverschmutzung durch große Städte, den millionenfachen Vogel-Beifang der „modernen“ Fischerei-Industrie etc. etc. (siehe etwa RICHARZ et al. 2001, NEWTON 2013). Oft gibt es auch multiple Auswirkungen, so können Windkraft-Anlagen Vögel direkt töten, haben für viele Arten aber auch einen massiven Störeffekt und damit Habitat-Verlust zur Folge (z. B. PEARCE-HIGGINS et al. 2009, ZEILER & GRÜNSCHACHNER-BERGER 2009). Rezent (wieder) heftig diskutiert wird auch der Einfluss von Hauskatzen (*Felis silvestris* f. *catus*) und mögliche Managementmaßnahmen (HACKLÄNDER et al. 2014).

Um die Tragweite einiger dieser Mortalitätsursachen zu veranschaulichen anbei ein paar Beispiele: In Norwegen verunglücken jährlich rund 20.000 Auerhühner (*Tetrao urogallus*), 26.000 Birkhühner (*Lyrurus tetrix*) und 50.000 Moorschneehühner (*Lagopus lagopus*) an Hochspannungs-Leitungen, was national etwa 90 %, 47 % bzw. 9 % der Abschusszahlen bei diesen Arten entspricht (BEVANGER 1995). In den U.S.A. geht eine rezente Schätzung davon aus, dass in diesem Land Kollisionen mit Gebäuden die zweitgrößte direkte anthropogene Todesursache (nach Hauskatzen) darstellen (Loss et al. 2014). Das Arzneimittel Diclofenac hat auf dem indischen Subkontinent in nur einem Jahrzehnt 97 % bis 99 % der endemischen Arten Bengelgeier (*Gyps bengalensis*), Langschnabelgeier (*Gyps indicus*) und Dünnschnabelgeier (*Gyps tenuirostris*) hinweggerafft und nun besteht sogar die Gefahr, dass es wider besseren Wissens auch in großen Teilen Europas zugelassen wird (TAVARES & DÄMMGEN 2014) etc.

Bei all den negativen Auswirkungen darf aber nicht darauf vergessen werden, dass sich die Siedlungstätigkeit des Menschen auf viele Spezies auch sehr positiv ausgewirkt hat. Arten wie der Mauersegler (*Apus apus*) wurden gefördert, der weltweite Siegeszug der Straßentaube (*Columba livia* f. *domestica*) wäre ohne *Homo sapiens* undenkbar. Die Öffnung der Landschaft ließ zum Beispiel auch die (vermehrte) Ansiedelung von schützenswerten „Wald-Steppen-Arten“ wie Saker (*Falco cherrug*), Kaiseradler (*Aquila heliaca*), Wiesenweihe (*Circus pygargus*) oder Rebhuhn (*Perdix perdix*) in Österreich zu. Für Greifvögel sind Ökotope oft besonders strukturell wie nahrungsökologisch attraktiv. So konnten RULLMAN & MARZLUFF (2014) an einem Stadt – Feld – Wald - Gradienten keine höhere Biodiversität in den ursprünglichen Waldhabitaten feststellen. Im Zuge der landschaftlichen Umwandlung und Produktionssteigerung profitierten natürlich auch „Problemvögel“ wie die Aaskrähne (*Corvus corone*), die sich als sehr anpassungsfähig erwies und die neu entstandenen Nahrungsquellen effizient nutzen konnte.

#### **4. Prädation als natürlich limitierender Faktor**

##### **4.1 Was ist ein Prädator? – eine Definition**

Die Wechselbeziehungen zwischen Organismen können alle nur vorstellbaren Formen annehmen. Klassifiziert man die möglichen Einflüsse mit „1“ (positiv für das betroffene Taxon), „-1“ (negativ) bzw. „0“ (keine Beeinflussung vorhanden oder zumindest nicht messbar), entsteht das in Tab. 2 dargestellte Schema (vgl. dazu auch BEGON et al. 1991).

Als Räuber oder Prädatoren werden also Organismen bezeichnet, die sich von einem anderen, bei der Erbeutung noch lebenden Organismus ernähren. In einem weiten Ansatz zählen dazu echte (I) Beutegreifer, (II) Parasitoide (Tötung des Wirts), (III) Parasiten (keine Tötung des Wirts) sowie (IV) Weidegänger (Herbivore – Pflanze). Damit unterscheiden sich Prädatoren grundsätzlich von Konsumenten wie nekrophagen Aasfressern und Saprobionten (in toter organischer Substanz lebende Folgeersetzer).

Tab. 2: Schema möglicher Wechselbeziehungen zwischen Organismen.

Organismus 1	Organismus 2	Wechselbeziehung
0	0	Neutralismus
1	0	Kommensialismus
1	1	Mutualismus
-1	0	Konkurrenz I / Amensialismus
1	-1	<b>Räuber-Beute</b>
1	-1	<b>Parasitismus</b>
-1	-1	Konkurrenz II

In einem engeren, auch international gängigeren Gebrauch werden unter dem Begriff „Räuber“ nur „echte“ Prädatoren verstanden, welche meist verschiedene Organismen bejagen, diese gleich nach dem Angriff töten und ganz oder zumindest teilweise fressen. Entsprechend der Definition gehören dazu genau genommen auch karnivore Pflanzen und letztlich auch der Mensch, welcher oft seine Beute verspeist oder dies zumindest potentiell könnte.

Im Sinne dieser engeren Definition und der Aufgabenstellung, werden nachfolgend nur **(a) echte Räuber und (b) der Mensch** als Prädatoren behandelt. Synonyme Begriffe sind etwa Beutegreifer, Fressfeinde etc.

## 4.2 Wie wirkt Prädation?

### 4.2.1 Additive und kompensatorische Sterblichkeit

Viele der in Kapitel 3 genannten Faktoren limitieren das Populationswachstum und geben quasi ein Niveau der möglichen Bestandsdichte vor. Allerdings gibt es auch Populationen, welche durch Prädation unter der Tragfähigkeit des Lebensraums, wie sie von der Nahrungsbasis her möglich wäre, gehalten werden (Grundidee bereits bei LACK 1954). Dies wissenschaftlich nachzuweisen ist methodisch schwierig und in der Regel sehr arbeitsintensiv. Besonders problematisch ist die Festlegung von Schwellenwerten, ab wann

Prädatoren Beutepopulationen substantiell und dauerhaft minimieren. Selbst hohe Prädationsraten sind dafür nicht notwendiger Weise ein Nachweis, denn viele Arten können dies durch enorme Reproduktionsleistungen ausgleichen und zusätzlich stellt sich immer die Frage, wie viele Individuen durch andere Mortalitätsursachen, wenn nicht durch die Prädation, umgekommen wären (z. B. VALKAMA et al. 2005). In der Fachliteratur spricht man in diesem Kontext üblicher Weise von additiver bzw. kompensatorischer Sterblichkeit durch den Faktor Prädation (NEWTON 2013).

Ganz prinzipiell kann ein kompensatorischer Effekt nur bei ausgeprägter intraspezifischer Konkurrenz des Beutetiers um Ressourcen wie Nahrung, Territorien oder Brutplätze entstehen. In solchen Situationen wirken dichteabhängige Einflüsse besonders stark, durch die Prädation werden also lediglich andere Todesursachen vorweggenommen, Nicht-Brüter können nach Freiwerden eines Reviers zur Brut schreiten etc. Völlig anders ist das bei Populationen weit unterhalb der „Carrying Capacity“, wo die innerartliche Konkurrenz gering ist und durch Prädation Individuen additiv entnommen werden. Mit anderen Worten haben Prädatoren einen höheren Einfluss auf Populationen welche *per se* schon unterhalb der Ressource-Limits nivelliert sind (additive Sterblichkeit, Zufallseffekte).

#### 4.2.2 Von Generalisten, Spezialisten und assortativer Beutewahl

In Mitteleuropa gibt es viele Räuber mit einer breiten Basis an Beutetieren („Generalisten“), man denke etwa an den Rotfuchs (*Vulpes vulpes*). Solche Prädatoren können von seltener werdenden Beutetieren weg wechseln („switchen“), ohne dabei selbst maßgebliche Bestandseinbrüche zu erleben. Sie sind auch sofort in der Lage rück-umzustellen, wenn eine bestimmte Beute wieder häufiger wird. Ganz anders verhält es sich bei „Spezialisten“ wie etwa dem Gerfalken (*Falco rusticolus*), der den Populationszyklen der Schneehühner (*Lagopus mutus* und *L. lagopus*) folgen muss bzw. diese überhaupt erst auslöst. *De facto* haben viele Arten bevorzugte Beutegruppen und stellen aber, zum Teil nur regional bzw. zeitlich begrenzt oder als bestimmtes Individuum, Mischformen zwischen Generalisten und Spezialisten dar (NEWTON 2013). Sie können zwar alternative Beute bejagen, häufig leidet darunter aber ihre Produktivität. Zum Beispiel erbeuten Turmfalken (*Falco tinnunculus*) auch

Kleinvögel, bei der Brut besonders erfolgreich sind sie aber nur bei Kleinsäuger-Gradationen (*Microtus* spp.).

Welche Beute gejagt wird, hängt von verschiedenen Faktoren ab, hauptsächlich ob sie mit einem vernünftigen Energieaufwand überwältigt, transportiert und konsumiert werden kann und ob eine entsprechende Verfügbarkeit gegeben ist. Es soll hier ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht werden, dass Verfügbarkeit und Häufigkeit oft nicht identisch sind. Im Revier des Baumfalken (*Falco subbuteo*) sind Meisen (*Parus* spp.), Laubsänger (*Phylloscopus* spp.) und Grasmücken (*Sylvia* spp.) wesentlich zahlreicher als die Hauptbeute Schwalben (Hirundinidae). Sie können aber wegen ihrer versteckten Lebensweise von dem Freiluftjäger nur eingeschränkt erbeutet werden (z. B. PROBST 2013).

Auch innerhalb einer gewissen Gruppe sind häufig nicht alle Individuen als Beutetiere gleich gefährdet (assortative Beutewahl *sensu* KRAUSE & RUXTON 2002). Naheliegend ist die Erbeutung kranker, geschwächter oder alter Tiere, besonders ausgeprägt ist aber auch der Fang junger, unerfahrener Beute. Dies konnte etwa für den Habicht (TORNBORG 1997) oder den bei Vertretern der Wanderfalken-Superspezies (*Falco [peregrinus]*) festgestellt werden (BIJLSMA 1990). Von Enten (v. a. Anatini) ist gut bekannt, dass bei den Altvögeln Männchen überwiegen, obwohl sie in einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis geboren werden. Man führt dies hauptsächlich auf eine erhöhte Sterblichkeit der Weibchen durch die gefährliche Bodenbrut zurück. Besonders komplex erweisen sich die Verhältnisse bei vielen Raufußhühnern, wo Männchen zwar auf dem Balzplatz einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt werden, Weibchen aber durch ihre geringere Körpergröße, wegen der Eiablage in einem Bodennest und der Notwendigkeit während der Bebrütung rasch viel Nahrung aufzunehmen (eingeschränkte Aufmerksamkeit gegenüber Räubern) insgesamt dennoch stärker gefährdet sind (Details in NEWTON 2013).

#### 4.2.3 Anti-Prädations-Verhalten

In Kapitel 3.1.1 wurden bereits auf die möglichen Vorteile des Gruppenlebens diskutiert. Es sollte aber auch nicht unerwähnt bleiben, dass die Bildung von Schwärmen zumindest potentiell auch Nachteile haben kann. Kaum untersucht ist nämlich noch, wie die Räuber-

Beute-Antreffwahrscheinlichkeit, aber auch die Wachsamkeit mit der Schwarmgröße korreliert ist. Manche Autoren gehen davon aus, dass größere Gruppen von Räubern leichter gefunden werden können und manche Individuen darin weniger aufmerksam sind und so leichter erbeutet werden. Nur unter Einbeziehung dieser Aspekte kann das wirkliche Risiko eines Gruppenmitglieds festgestellt werden („Encounter-Dilution Effect“ *sensu* WRONA & DIXON 1991).

Neben dem Schwarmleben gibt es aber eine Fülle weiterer Verhaltensweisen, welche das Prädationsrisiko für ein Vogelindividuum, teilweise aber auch seine Brut minimieren können. Diese sind etwa die Meidung von Räuber-Dichtezentren oder unübersichtlicher Habitat-Teile, große Aufmerksamkeit („Vigilance“) und heimliche Lebensweise, rasche Flucht, bewegungsloses Ausharren („Freezing“), Alarmrufe, Mobbing, „Verleiten“ etc. Besondere Aufmerksamkeit erfuhre das Singen von Feldlerchen (*Alauda arvensis*) während der Attacke eines Merlins (*Falco columbarius*). Ist die Lerche dazu in der Lage, kann der Merlin (vgl. analog PROBST 2006 für den Baumfalken, *Falco subbuteo*) dies als so genanntes „ehrliches Signal“ ihrer Flugstärke werten. Die allermeisten Falken unterlassen dann eine weitere Verfolgung (CRESSWELL 1994).

Viele dieser Verhaltensweisen sind potentiellen Beutetieren angeboren, sie können aber auch im Laufe ihres Lebens durch Erfahrungen dazu lernen. Gut bekannt ist beispielsweise bei Vögeln, dass sie Brutplätze aus den Vorjahren bei vorangegangenem Bruterfolg vermehrt wieder aufsuchen (NEWTON 2008).

Letztlich muss noch auf das „Life-Dinner-Principle“, manchmal auch „Überleben-Abendessen-Prinzip“ genannt, aufmerksam gemacht werden (PYKE et al. 1977). Potentielle Beutetiere sollten im Falle einer Attacke keinerlei Rücksicht auf energetische Belange nehmen, während sich Räuber nicht allzu sehr verausgaben dürfen. Die Beute flüchtet um ihr Leben zu retten, der Prädator versucht „nur“ seine nächste Mahlzeit zu ergattern.

#### 4.2.4 Generelle Konzepte

Bereits in den Kapiteln 3.1.2 bis 3.1.4 wurde auf die Bedeutung von Dichteregulationen eingegangen. Auf Grund der großen Wichtigkeit für das Verständnis von Populationsentwicklungen, wird die Thematik hier speziell am Beispiel des Faktors Prädation weiter vertieft (für weitere Details vgl. NEWTON 1998, 2013). Man muss dabei allerdings immer bedenken, dass in den meisten Fällen in der Natur nicht nur der Faktor Prädation alleine wirkt!

- (I) Bei der dichteabhängigen Prädation steigt die proportionale Entnahmerate mit höheren Beute-Beständen, sinkt häufig aber auch wenn die Beute selten und damit schwer zu finden wird. Dieser Prädations-Typ wirkt also regulierend. Ist die Prädationsrate zumindest teilweise additiv erhält man eine Beutepopulation welche nahe an einem Equilibrium („Beharrungszustand“), aber unter den Ressource-Möglichkeiten des Lebensraumes, eingependelt ist. Dabei haben die Räuber zwei Möglichkeiten auf ein höheres Nahrungsangebot zu reagieren, (a) es werden proportional mehr Individuen einer Beuteart entnommen („Functional Response“) oder / und (b), die Beutegreifer werden selbst häufiger („Numerical Response“).
- (II) Bei umgekehrt dichteabhängigen Prozessen („Inverse Density-dependent Process“) sinkt die Entnahmerate proportional mit dem Beuteangebot, die Reaktion ist also genau entgegengesetzt zu Fall (I). Dies geschieht beispielsweise wenn Prädatoren wie Mäusejäger in Gradationsjahren weder funktionell noch numerisch entsprechend auf die Mäuse-Peaks entsprechend stark reagieren können. Häufig kommt es bei solchen Zusammenhängen langfristig zu fluktuierenden Bestandsschwankungen der Beutepopulationen.
- (III) In manchen Fällen bleibt die absolute Entnahme unabhängig von der Populationsgröße der Beutetiere in etwa gleich hoch, man spricht also von einer dichteunabhängigen Prädation. Da hier bei niedrigerem Angebot verhältnismäßig mehr Beutetiere entnommen werden, erhält man einen nicht-regulatorischen Prädations-Typ. Dies passiert dann, wenn durch fehlende Alternativbeute die

„Functional Response“ eingeschränkt ist und sich, etwa durch fehlende Brutplätze, auch die Räuberichte kaum verändert, d. h. auch das Ausbleiben einer „Numerical Response“.

- (IV) Die „Predation Trap“: Eine dichteunabhängige Prädation kann zu sehr kleinen Beute-Beständen oder überhaupt zum Aussterben zumindest regionaler Populationen führen. Ist ein Beutetier einmal auf diesem niedrigen Populations-Niveau „gefangen“, spricht man von der „Predation Trap“. Allerdings können sich Beute-Populationen unter Umständen auch aus dieser Falle befreien, zum Beispiel durch wegen Krankheiten bedingter erhöhter Sterblichkeit der Räuber, bei einem, eventuell durch entsprechende Wettersituationen begünstigten, sehr guten eigenen Bruterfolg, bei massiver Immigration von Artgenossen etc. Beute-Populationen könnten also in der Theorie zwei Levels annehmen, ein von dichteunabhängiger Prädation geprägtes niedriges und ein von diversen dichteabhängigen Faktoren reguliertes höheres Bestandsniveau. Im letzteren Fall ist die Prädation also nur einer von vielen (potentiell) limitierenden Einflüssen (vgl. mit Kapitel 3).

## **5. Ergebnisse der Literaturstudie – Prädationsraten**

Im Rahmen dieser Untersuchung wurden an die 1.000 Literaturzitate durchgesehen. Hier werden nur jene dargestellt (Tab. 3), welche den methodischen Vorgaben genügen (vgl. Kap. 2) und (zumeist) heimische Vogelarten betreffen. Der Anspruch auf Vollständigkeit ist wegen der enormen Fülle an Studien nicht gegeben (vgl. auch die Auflistung von zum Teil noch weitreichenderen Wechselbeziehungen in Tab. 1), hier soll nur ein Überblick vermittelt werden, welcher in Kap. 6 vertieft wird.

**Tab. 3: Kommentierte Literaturzitate zum Thema Prädation. Die vorgestellten Arbeiten zeichnen sich durch eine ausgefeilte Methodik und daher durch eine entsprechende Aussagekraft aus.**

(a) Raufußhühner (Tetraonidae)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Auerhuhn</b>	234 Bruten	Nach Prädation: 9-87 (Mittel: 36) % zeitigen Nachgelege	varia	Bereitschaft zu Nachgelegen hängt von Hennengewicht und Wühlmauszyklus ab	Storaas et al. 2000
<b>Auerhuhn</b>	149 telemetrierte Altvögel	Hähne Jährlinge: 38 %; Hähne >2 Jahre: 12-47 (30) %; Hennen: 23- 55 (37) %	für Hennen v.a. Habicht, für Hähne v.a. Fuchs & Marder	Hauptsterblich-keit Dez.-März	Wegge et al. 1987
<b>Auerhuhn</b>	77 telemetrierte Hennen, 178 weitere Nestfunde	Nestverluste 54,5 - 85,5 % Auerhuhn (32,5 - 51 % Birkhuhn)	varia	alternative Beute- Hypothese (Kleinsäugerdichte steuert Nestverluste)	Wegge & Storaas 1990
<b>Auerhuhn</b>	Spurensuche, Bestand von 15 Hennen 1971- 73	33 % der Hennen	Habicht	Hessen	Müller in Lindner 1977

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Auerhuhn</b>	Halsbandsender, in Summe 9 Hennen, 23 Hähne, Alpen	2 %	Habicht (1 Henne erbeutet)	Wintersterblichkeit	Storch 1993
<b>Auerhuhn</b>	14 telemetrierte Hennen, Alpen	Gelege: 38 %; bis Ende Aug. 80 % der Jungen (Gesamtsterblichkeit: Witterung + Präd.)	varia	Wildschwein und Krähen fehlen	Storch 1994
<b>Auerhuhn</b>	1991-99, Transekte, Kunstnester, Familien-Beobachtungen, Krähen-Reviere, Fuchsbau-Zählungen, Mardersichtungen, Prädatorenkontrolle	tägliche Prädationsraten: 0,01 - 0,19	Fuchs, Krähen, Marder	Regen im Juni schlecht für Bruterfolg	Summers et al. 2004
<b>Auerhuhn</b>	Küken-Zählungen, Transekte Raubsäuger-Lösungen	Stark unterschiedliche 0,2-1,7 Küken / Henne gezählt	Krähen, Füchse, Greife	höherer Bruterfolg bei mehr Heidelbeer-Deckung	Baines et al. 2004

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Birkhuhn</b>	Gelege von $n = 48$ telemetrierten Hennen	verschieden in einzelnen Jahren: 63 %, 20 %, > 60 %	varia (v.a. Raubsäuger-Fuchs)	Abhängigkeit vom Kleinsäuger-Zyklus (alternative Beute-Hypothese)	Angelstam et al. 1984
<b>Birkhuhn</b>	10 telemetrierte Habichte, 904 Rupfungen 1977-81	25 % der Weibchen, 14 % der Männchen im Frühling und Frühsommer	Habicht	Mittelschweden	Widen 1987
<b>Birkhuhn</b>	Halsbandsender, Alpen	55-77 %	varia	Montage der Halsbandsender vor Brutzeit erhöht Brutverluste signifikant	Caizergues & Ellison 1998
<b>Birkhuhn</b>	Zählungen und Rupfungs-Analysen; nur Brutzeit	9 bis 14 %	Habicht	Weibchen mit 14 % Prädationsrate deutlich mehr gefährdet	Tornberg 2001
<b>Birkhuhn</b>	21 Ex. telemetriert	72 % innerhalb 1 Jahr	v.a. Habicht	Schneemangel verhinderte Schneehöhlen-Rasten und erhöhte Winter-Mortalität	Spidso et al. 1997

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Birkhuhn</b>	93 Ex. telemetriert	51 % durch Greife, 27 % durch Raubsäuger, 11 % Bejagung	Steinadler, Habicht, Fuchs, Marder	Jagd verursacht Verschiebung des Geschlechter-Verhältnisses	Caizergues & Ellison 1997
<b>Birkhuhn</b>	varia (sehr umfangreich)	Stark unterschiedliche Küken / Henne gezählt	varia	leichte Begrasung / höhere Vegetation erhöht Bruterfolg (Insekten, Deckung) - Problem "Überweidung"	Baines 1996
<b>Birkhuhn</b>	Telemetrie	48 bis 72 %	varia	Die Prädationsrate schwankte von Jahr zu Jahr und war bei Männchen höher; Prädation klar als Haupt-Todesursache	Willebrand 1988
<b>Birkhuhn</b>	2.831 Beutereste (darunter 373 Birkhühner), vgl. mit 1.280 geschossenen Ex.	13,2 % der Beutetiere	Habicht	wenig Schnee im Frühling und Qualität der Heidelbeer-Nahrung verringern Prädationsrisiko für Weibchen	Selas 2003

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
Haselhuhn	Zählungen und Rupfungs-Analysen; nur Brutzeit	12 %	Habicht		Lindén & Wikman 1983
Haselhuhn	Zählungen und Rupfungs-Analysen; Ganzjahr	36 %	Habicht		Lindén & Wikman 1984
Haselhuhn	Zählungen und Rupfungs-Analysen; nur Brutzeit	16 %	Habicht		Tornberg 2001
Moorschneehuhn	Zählungen mit Hunden, Telemetrie, Kadaversuche	Bestandsreduktion um 50 % im Winter und weitere 30 % im Frühjahr, bis 25 % Kükenverluste im Sommer	Kornweihe, Wanderfalke	Verluste wohl nicht kompensatorisch	Thirgood & Redpath 1997
Moorschneehuhn	Bruterfolgsermittlung Moorhuhn, Beutereste Kornweihe	91 % der Kükenverluste	Kornweihe	niedrige Moorhuhndichten haben höchste Kükenverluste	Redpath 1991
Moorschneehuhn	varia (sehr umfangreich)	Kornweihe u. Moorhuhn-Küken: sigmoidaler (Typ III)-response; Wanderfalke u. adulte Hühner: Typ II-response.	Kornweihe, Wanderfalke	Umgekehrte Dichteabhängigkeit bei Wanderfalken- Prädation	Redpath & Thirgood 1999

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Moorschneehuhn</b>	varia (sehr umfangreich)	Prädatoren verhindern Beutezyklen	Kornweihe, Wanderfalke	langfristiger Moorhuhn-Rückgang durch Habitatverlust	Thirgood et al. 2000 [II]
<b>Moorschneehuhn</b>	u.a. Winterprädation; Transektzählungen, 130 Ex. telemetriert, Rupfungssuche	82 getötet, 80 überlebt	Kornweihe	Heidelbeer-Deckung verbesserte winterliche Überlebenschancen; Weihen fanden Brut leichter in Heidekraut-Grasland-Mischung	Thirgood et al. 2002
<b>Moorschneehuhn</b>	Zählungen und Rupfungs-Analysen; nur Brutzeit	22 %	Habicht		Tornberg 2001
<b>Moorschneehuhn</b>	Versteckbeobachtungen an Weihen-Nestern ( $n = 32$ ), Grouse-Zählungen mit Vorstehhund	0,01-0,13 Küken verfüttert/h/Weihenbrut	Kornweihe	Verfütterungsrate hängt von % Moorland (Heidekraut) in 2 km-Radius um Nest ab	Amar et al. 2004

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Moorschneehuhn</b>	Halsbandsender mit Mortalitätssensor, 3 Jahre, gezielte Jagdquoten	jährl. Überlebensrate von 0,54 bei 0 % Abschuss, 0,47 bei 15 % Abschuss, 0,30 bei 30 % Abschuss	Mensch, Gerfalke, Steinadler u.a.	Jagdmortalität war additiv zu natürlicher; natürliche gipfelte im Frühjahr und Herbst	Sandercock et al. 2011
<b>Birk- und Auerhuhn</b>	Bruterfolg von $n = 2.267$ lokalisierten Birkhennen und 1.060 Auerhennen in der Nachbrutzeit		varia	höhere Nestprädation durch Nahrungs-Generalisten in fragmentiertem Wald als wahrscheinlichste Ursache	Kurki et al. 1997 & 2000
<b>Birk- und Auerhuhn</b>	Thermosensoren in $n = 29$ Auerhuhn-Nestern und $n = 10$ Birkhuhn-Nestern	58,6 % Auerhuhn, 30 % Birkhuhn	varia, 2 Auerhennen durch Habicht in Brutpausen	kein Hinweis auf Prädationsrisiko für die Muster der Brutpausen	Storaas & Wegge 1997
<b>Birk- und Auerhuhn</b>	Nestkarten, Transekte, Flügelmaterial 1952-77	Nestverluste Auerhuhn 34 %, Birkhuhn 29 % ; Erstwintermortalität Auerhuhn 76 %, Birkhuhn 64 %; in stabilen Populationen jährl. Mortalität 29 % Auerhuhn, 47 % Birkhuhn	varia		Linden 1981

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Auerhuhn, Birkhuhn, Haselhuhn</b>	Umfragen (Hahnenzählungen, Losungen) je Art ca. 100-300/Jahr 1973- 1992	durchwegs Bestandsanstiege während Fuchsrückgang	Fuchs	Sarkoptesräude führte zu Rückgang des Fuchses in Schweden	Lindström et al. 1994
<b>Raufußhühner</b>	Kunst-Gelege $n = 300$ in 2 Jahren/3 Gebieten	nach 8 Tagen ca. 6 % (Norden /nicht fragmentiert) bis ca. 56 % (Süden / fragmentiert); nach 20 Tagen 2 % (Norden) bis 24 % (Süden)	v.a. Corviden	große Unterschiede zwischen Jahren	Andren & Angelstam 1985
<b>Raufußhühner</b>	Kunst-Gelege $n = 150$ + 150	59-70 % Mitte Mai - Mitte Juni	1. Eichelhäher (35 %), 2. Kolkrabe (21 %), 3. Dachs (10 %), 4. Nebelkrähe (8 %); selten Fuchs, Baummarder (1 %)	im Wald vorwiegend Vögel als Nesträuber, in der offen Landschaft eher Säuger	Angelstam 1986
<b>Raufußhühner</b>	Gelege sowie Brutgröße $n = 314$	ca. 58-90 % Bruterfolg, 5,52 Brutgröße mit und 3,29 ohne Tötung der Prädatoren	varia (v.a. Raubsäuger - Fuchs, Marder)	Abhängigkeit vom Kleinsäuger-Zyklus (alternative Beute- Hypothese)	Marcström et al. 1988
<b>Raufußhühner (v.a. Haselhuhn, Auerhuhn)</b>	Transekte - Totfunde $n$ = 82	72 % von Greifen, 28 % von Raubsägern	v.a. Habicht, Bussarde <i>sp.</i>	Kahlschläge erhöhten z. T. die Bruterfolge	Borchtschewski et al. 2003

(b) Glattfußhühner (Phasianidae)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
Fasan	Kunst-Gelege ( $n = 94$ )	86 % der Eier	varia (Raubsäuger, Igel, Corviden)	Gelege gegen Sicht von oben geschützt; Waldviertel	Rosenstingl 2006
Fasan	450 telemetrierte Hennen	37-58 % Nestprädation (gesamt 90 % Nestverluste zusammen mit anderen Ursachen)	Fuchs und Krähen: 50 % der Nestverluste	Daten aus England und Österreich	Draycott et al. 2008
Fasan	Telemetrie, Segersjö, Schweden, Winterverluste	von 64 % Wintermortalität der Hennen 88 % durch Habichte	Habicht	Fasane in guter Kondition	Kenward 2006
Fasan	Telemetrie, Frötuna; $n = 4.300$ handaufgezogene Ind., im Herbst und Winter	19 %	Habicht		Kenward 2006
Fasan	Telemetrie; $n = 257$ handaufgezogene Ind.	70 %	Fuchs (70 %), teilweise der Habicht vermutet	An allen Mortalitätsursachen machte die Prädation 89 % aus	Mayot et al. 1993

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Fasan</b>	Telemetrie; <i>n</i> = 72 Wildvögel	36 %	Fuchs (70 %), teilweise der Habicht vermutet	An allen Mortalitätursachen machte die Prädation 87 % aus	Mayot et al. 1993
<b>Fasan</b>	Telemetrie (5 + 1 2+ 23 Habichte gefangen), Schleswig- Holstein	Grönwohld: 34 % Börm: 15 % der Fasane geschlagen	Habicht	höhere Verluste bei ausgesetzten Fasanen	Zieseimer 1983
<b>Rebhuhn</b>	Telemetrie, Rupfungen (5 geschlagene Vögel)	10 %	Habicht		Zieseimer 1983
<b>Rebhuhn</b>	Telemetrie	48 %	Fuchs	Etwa 50 % abseits des Nests getötet	Panek 2002
<b>Rebhuhn</b>	Über 1.000 (!) telemetrierte Hennen zur Brutzeit	25 bis 65 % (in versch. Gebieten)	v. a. Boden-Prädatoren, bei Greifvögeln oft Weihen	Prädation als fast vollständig additiv angesehen	Bro et al. 2001
<b>Rebhuhn</b>	122 telemetriert; Vegetation, Sichern, Pickraten, Gruppengröße; 347 Greifvogel-Rupfungen	von 120 telemetrierten Ex.: 18 % durch Greifvögel, 13 % durch Füchse getötet; für 20 Gebiete (sowohl telemetrierte als auch nicht telemetrierte): Kettenphase: im Mittel 0,3 getötet gefunden; Paarphase: im Mittel 1,0 getötet gefunden ( <i>n</i> = 8 bzw. 21 Opfer)	Sperber	nötiges Sichern wirkt sich langfristig ungünstig auf Ernährung aus	Watson et al. 2007 [I]

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Rebhuhn</b>	Rebhuhnzählungen, Rupfungssuche, Einsendung von Beuteresten durch Wildhüter	zwischen Herbst und Frühjahr: Mortalität durch Greife = 9,5 % der Herbstdichte bzw. 15 % der Dichte nach der Jagdsaison (falls alle Greifvogel-Verluste nach den herbstlichen Jagden auftraten)	Greifvögel (Sperber, Mäusebussard)	doppelt so hohe Verluste durch Jagd, Verwechslungen mit Rothuhn; deterministisches Modell: Paardichte im Frühjahr wäre durch Greifvogel- Prädation 11-26 % geringer im Vergleich zur Situation ohne Greifvögel	Watson et al. 2007 [11]

(c) Limikolen (Charadriiformes)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Brachvogel</b>	Gelege ( $n = 160$ ) und Kunstnester ( $n = 70$ ), Finnland	9 % (natürl. Gelege)	Corviden	höherer Bruterfolg nahe Turmfalken- Nestern	Norrdahl et al. 1995
<b>Brachvogel</b>	Meta-Daten aus Nordirland	(rund) 74 bis 77 %	Fuchs, Aaskrähe & Heringsmöwe	Die Nachwuchsrate war bei 0,19 Jungvögel / Jahr; dies reichte aus, um den Langzeit- Rückgang von 58 % in Irland zu erklären	Grant et al. 1999
<b>Rotschenkel</b>	Rupfungssuche, Winter, Küste	30,6 % für Junge, 5,6 % für Adulte	Sperber	Mortalität ist dichteabhängig	Whitfield 2003

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Rotschenkel</b>	<i>n</i> = 60 Nester mit Thermologger	10-90 % je nach Gebiet	Festland: Krähen, Nagetiere, Marderartige, Fuchs; Inseln: keine Raubsäuger, aber zusätzl. Möwen (Igel, Katzen)	Festland: nächtliches Verlassen der Nester häufig (Altvögel bringen sich in Sicherheit)	Cervenkl et al. 2011
<b>Rotschenkel</b>	641 Überraschungsangriffe, Winter, Küste	15,7 % der Attacken führten zum Erfolg	Sperber	Rotschenkel vermeiden Schwärme unter 30 Ex., Sperber greifen hauptsächlich Schwärme aus im Schnitt 55 Ex. an, Erfolg sinkt mit Schwarmgröße	Cresswell & Quinn 2011
<b>Kiebitz</b>	Thermologger, 3.139 Nester, Telemetrie von 459 Küken, Prädatorenreduktion	in 6 Gebieten doppelt so hohe Rate führender Eltern bei Prädatorenkontrolle, sonst keine klaren Effekte	Fuchs, Krähen (40 % und 56 % reduziert)	88 % der Prädation nachts	Bolton et al. 2007

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Kiebitz</b>	1997-2006, Nestersuche (485), Thermologger (84 Nester), Baukartierung Fuchs	Schlupfraten 0,04 -0,63 (< 1/3), > 91 % der Verluste durch Prädation	Fuchs, Marderartige (Hermelin, Iltis, Mink) v.a. im wasserreichen Gebiet; weniger Corviden, Rohrweihe	hohe Wasserstände bieten Schutz; Nachtprädation wird automatisch auf Säuger zurückgeführt, aber was ist mit Uhu?	Bellebaum & Bock 2009
<b>Kiebitz</b>	1.390 Nester, Modellierung tägl. Nestprädationsraten, England	32,4 % Nestprädation; viel höhere Verluste bei Einzelbrütern	Füchse u.a. Raubsäuger; auch Krähen (wenig Information)	höhere Prädation nahe Feldgrenzen	MacDonald & Bolton 2008
<b>Kiebitz</b>	5-42 Nester 1988-1998	30 % Nestprädation	varia	geringere Prädation bei größerer Dichte	Salek & Smilauer 2002
<b>Uferschnepfe, Kiebitz</b>	Temperatur-Logger, Video-Monitoring 792 Gelege; Telemetrie 662 Küken	56 % der Gelege erbeutet (davon 93 % Säuger); Kiebitz (Uferschnepfe): 75 (60) % aller Verluste durch Prädation, in Eiphase ca. 50 (35) %, in Jungenphase ca. 50 (65) %.	1. Fuchs, 2. Bussard, 3. Graureiher, 4. Hermelin. Weiters u.a. Krähe. Gelege: v.a. Säuger; Küken: v.a. Vögel		Teunissen et al. 2008

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Uferschnepfe, Kiebitz</b>	Telemetrie 662 Küken	Ausfliegerate 0-24 %, 70-85 % der Verluste durch Prädation	Mäusebussard, Graureiher, Hermelin u.a.	Sender beeinträchtigten Kiebitzküken; Uferschnepfen: mehr Prädation beim Mähen	Schekkerman et al. 2009
<b>Austernfischer, Kiebitz, Uferschnepfe, Großer Brachvogel, Rotschenkel</b>	Meta-Analyse, Europa, ab ca. 1950	Zunahme der Prädation in den letzten 4 Jahrzehnten um ca. 40 % (Schlupferfolg)	varia	Altvogelmortalität nahm nicht zu; in Osteuropa erst ab 1995 sinkender Bruterfolg	Roodbergen et al. 2012
<b>Kiebitz, Alpenstrandläufer, Brachvogel, Goldregenpfeifer, Bekassine</b>	Korrelationsanalyse in grobem räumlichen Maßstab (Häufigkeit/Änderung)	keine Korrelationen, aber neg. Trends bei Brachvogel und Kiebitz	Analyse der Prädatoren Kolkrabe in der Zunahmephase	U.K.	Amar et al. 2010
<b>Kiebitz, Brachvogel, Goldregenpfeifer, Moorschneehuhn, Wiesenpieper</b>	8 Jahre Experiment: Reduktion Fuchs -43 %, Krähen -78 %	3-fache Erhöhung des Bruterfolges der 5 Arten; pro Jahr 14 % Zunahme von Kiebitz, Brachvogel, Goldregenpfeifer, Moorschneehuhn	Fuchs, Krähen; beide Wieselarten selten	Prädatoren-bekämpfung wird als effektiv empfohlen (Game Conservation Trust)	Fletcher et al. 2010

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Diverse Limikolen</b>	Direkt-Beobachtungen im Herbst	0 bis 57 %	Sperber, Merlin & Wanderfalke	Große Limikolen wurden kaum erbeutet, besonders gefährdet waren nahe an der Deckung nahrungssuchende Arten; Jungvögel wurden häufiger gefangen	Cresswell & Whitfield 1994

(d) Greifvögel (Accipitriformes), Falken (Falconiformes) & Eulen (Strigiformes)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Schwarzmilan</b>	n = 149 Bruten, u.a. Distanzanalyse	< 0,1 Junge/Brut bis 1 km Abstand, 0,9 Junge/Brut bei > 3 km Abstand	Uhu	„Intraguild Prädation“	Sergio et al. 2003
<b>Zwergadler</b>	7 Jahre 21-29 Paare, Spanien	17 % Verluste der Jungen, meist Prädation	Uhu		Martinez et al. 2006
<b>Wespenbussard</b>	n = 41 + 26 Nistplätze (2 Gebiete)	prädatierte Nester ca. 1 km von Habicht entfernt, erfolgreiche 1,75-2 km	Habicht		Gamauf et al. 2013
<b>Wespenbussard</b>	n = 25 Brutplätze	1,43 km Entfernung zu ehemaöigen und 3,09 km Entfernung zu aktiven Habicht- Horsten	Habicht		Steiner 2014
<b>Sperber</b>	n = 421 Bruten, Effekt der Habichtnähe	< 0,5 km Nähe: 55 % Erfolg, > 5 km Nähe: 86 % Erfolg, Rest intermediär	Habicht	auch starker Effekt auf Revierbesetzung	Steiner 2014
<b>Mäusebussard</b>	1983-96, Finnland, Effekt des Habichts	20 % geringerer Bruterfolg in 1 km-Radius zu Habicht-Nest, geringere Revierbesetzung	Habicht		Hakkarainen et al. 2004
<b>Mäusebussard</b>	Populationsstudie	geringerer Bruterfolg nahe Habicht	Habicht		Krüger 2002
<b>Habicht</b>	synchrone Bestandskontrollen	negative Korrelation der Bestandsentwicklung	Uhu	menschliche Verfolgung zu wenig diskutiert	Busche et al. 2004

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Habicht, Mäusebussard</b>	Populationsmonitoring Habicht + Mäusebussard, 9 Uhu- Paare neu etabliert	geringerer Bruterfolg in Uhu- Nähe, Habichte weichen aus, Bussarde nicht, da sie vom Habicht eingeschränkt werden	Uhu		Krüger 2009
<b>Turmfalke</b>	1975-1997: Populationsstudien beider Arten (> 500 km <sup>2</sup> ), 5.445 Beutereste des Habichts	negative. Korrelationen der Bestandsentwicklungen, andere Faktoren ausgeschlossen, zuletzt 115 Turmfalken/Jahr getötet	Habicht	starke vorbrutzeitliche Adulten-Prädation	Petty et al. 2003
<b>Baumfalke</b>	<i>n</i> = 50 Brutplätze	Meidung aktiver Habicht-Horste	Habicht	auch Neuansiedlungen nach Habicht- Removal und Verschwinden bei Habicht-Etablierung	Steiner 2014
<b>Wanderfalke</b>	<i>n</i> = 55 Brutversuche	1,16 Junge ohne Uhu; 0,77 Junge mit Uhu im Felsen	Uhu	auch Kombination Kletterer und Kolkrabe als Verlustursache	Brambilla et al. 2006
<b>Wanderfalke</b>	1.800 km <sup>2</sup> Probefläche, davon 5 Talfelsen 15 Jahre kontrolliert (0-3 Uhu-Reviere, 1-4 Wanderfalken-Reviere)	Revierbesetzung hängt von Uhu- Anwesenheit ab	Uhu	Falke weicht auch Steinadler-Reviere aus	Steiner et al. 2006

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Waldkauz</b>	72 Revierbesetzungen in 4 Jahren, Uhu-Beute ( $n = 978$ )	Dichte sinkt bei Uhu-Nähe, höhere Prädation bei größerer Uhu-Nähe	Uhu	Eulen-Diversität steigt nahe Uhus	Sergio et al. 2007
<b>Waldkauz</b>	131 Junge telemetriert, Immunkompetenz, Fütterungsexperimente, Dänemark	14 % im April bis >58 % im Juni	Fuchs, Marder; auch Mäusebussard, Habicht	später im Jahr Greifvogelprädation höher	Sunde 2005
<b>Steinkauz</b>	Beringung (1990-2002), Brutkontrollen, Telemetrie von 29 Adulten und 18 Jungen	Überlebensrate von Ei bis Dismigration: 8 %	Unfälle 2/3 der Todesfälle; 10 % starben durch Greife	rezent Sterblichkeit zur Brutzeit höher (früher im Winter)	Thorup et al. 2013
<b>Steinkauz</b>	420 Ringfunde, 156 Totfunde bei Telemetrie	Prädation mit 74 % häufigste Todesursache (Telemetrie)	Tag- und Nachtgreife bzw. Säuger je ca. 50 %	Ringfunde unterschätzen Prädation krass	Naef-Daenzer et al. 2012
<b>Raufußkauz</b>	Experiment: 18 Nistkästen nahe Habichtskauz (< 2 km), 20 Nistkästen nahe Uhu; 20 Kontrollkästen	weniger Bruten und mehr Brutabbrüche nahe Habichtskauz	Habichtskauz; Uhu	subdominante Weibchen mit geringerer Flügellänge und jüngere Männchen nahe Habichtskauz	Hakkarainen & Korpimäki 1996
<b>Habichtskauz</b>	66 Individuen besendert und ausgewildert	11 % der natürlichen Ausfälle waren Prädation: Steinadler (2x); 2x Marder, je 1x Uhu, Habicht	Steinadler, Marder, Uhu, Habicht	Andere Ursachen waren Verhungern, Kollisionen etc.	Kohl & Leditznig 2014

(e) Singvögel (Passeriformes)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Feldlerche</b>	Revierkartierung 1987-2001	Schwankung der Reviere von 24-168	Raubsäuger, Corviden	Fuchs- und Corvidenreduktion; starke jährliche Bestands-Schwankungen der Lerche; kein deutlicher Effekt der Prädation nachweisbar	Müller 2002
<b>Feldlerche</b>	offene ( $n = 300$ ) und teilbedeckte Nester ( $n = 300$ ) + Experiment mit künstlichen Lerchen-Nestern ( $n = 60$ ), 2x Replikation	offene Nester: 64 %; teilbedeckte: 36,3 %	Elster, Nebelkrähe, Eichelhäher	differentielle Nestprädation je nach Nesttyp sowie Randeffekt	Møller 1989
<b>Feldlerche, Schafstelze</b>	Revierkartierung, Nestersuche, Videomonitoring: 183 Nester Feldlerche, 111 Nester Schafstelze, v.a. Winterweizen (Schafstelze auch Kartoffel), Habitatexperimente	33 % bei Feldlerche, 28 % bei Schafstelze	Lerche: 5x Dachs, je 1x Mauswiesel, Hermelin; 2x Wanderratte	höhere Prädation nahe an Felldrändern; Daten bei Schafstelze wenig aussagekräftig	Morris & Gilroy 2008

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Heidelerche</b>	35 Jahre Populationsstudie, Nestersuche, Farbberingung und Wiederbeobachtung	Reduktion der Produktivität um 49,8 % bis 2004 im Vergleich zu 1971, Rückgang der Flügglinge von 5,7 auf 2,9 / erfolgreicher Brut, > 95 % durch Prädation	Varia	Witterung / Klimawandel weniger wichtig als Prädation	Wright et al. 2009
<b>Kohlmeise</b>	Körpermasse, geographischer Vergleich mit Aussterben des Sperbers in England	höhere Körpermasse während Zeit der Abwesenheit von Sperbern (Pestizid-"Crash")	Sperber		Gosler et al. 1995
<b>Kohlmeise</b>	Nistkästen (bis zu 50) in 25 Sperberrevieren, Beringung der Nestlinge ( $n = 5.908$ ), 6.269 Rupfungen, 433 erbeutete Wiederfunde	3,8 - 9,4 % wieder gefunden in Beute (Minima)	Sperber	große und späte Bruten stärker bejagt	Götmark 2002
<b>Weidenmeise</b>	429 Nester, in räumlicher Relation zu 33 Prädatoren- Nestern, Morphometrie Nestlinge	Junge nahe Prädatoren-Nestern u .a. kleiner und leichter	diverse Greifvögel		Thomson et al. 2006 (I)

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Blaumeise</b>	Erfassung der Überlebensraten mit und ohne Anwesenheit eines Sperber-Paars	Sinken der Überlebensrate von 0,485 auf 0,376 nach Ansiedlung des Sperber-Paares (in zwei anderen Gebieten ohne Sperber keine Änderung)	Sperber	auch Abnahme der Nicht-Brüter	Dhondt et al. 2008
<b>Blaumeise, Kohlmeise</b>	Beringungen und Wiederfänge, 1976-84, jährlich ca. 700 - 1.200 (Kohlmeise), 2.000 - 2.500 (Blaumeise)	1,5. bis 1,9. Jungvögel, entspricht: 18 - 34 % (Kohlmeise), 18 - 27 % (Blaumeise)	Sperber (Mauswiesel)	Nistkästen wurden später auf frei an Seil hängend umgestellt, dann kaum mehr Wieselprädation	McCleery & Perrins 1991
<b>Goldammer, Mönchsgrasmücke, Singdrossel, Amsel</b>	Nestsuche (146 + 654 + 225 + 78 Nester) + Kunstnester (in Summe $n = 1.457$ )	„Nest-Überlebensraten“/15 d (Kunstnester in Klammer): Drosseln: ca. 0,41 (ca. 0,35); Mönchsgrasmücke: ca. 0,48 (ca. 0,58); Goldammer: ca. 0,57 (ca. 0,43); Kleinsäuger: ca. 20-100 % der Gesamtprädation (je nach Art)	v.a. Eichelhäher, Nager, Marder; weiters Eichhörnchen, Wiesel, Buntspecht	bei Goldammer (bodennahe!) mehr Nagerprädation, sonst mehr Corviden	Weidinger 2002
<b>Mönchsgrasmücke</b>	187,5 ha Revierkartierung 1975-2007	38 % Bruterfolg, wobei 70 % der Verluste durch Prädation ( $n = 73$ )	Varia	Durch Immigration dennoch Bestandszunahme, "aus nach Südwesten wandernden Populationen in Wald eingedrungen"	Weselowski 2011

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Neuntöter</b>	Revierkartierung 150 km <sup>2</sup> , Nestersuche, Analyse Nahrungsangebot (Insekten)	27 % Grünland ( <i>n</i> = 103), 13 % Kahlschläge ( <i>n</i> = 52)	Elster, Aaskrähe, Eichelhäher	weniger Prädatoren auf Kahlschlägen, großräumige Populations-Verlagerungen hierhin	Söderström & Karlsson 2011
<b>Neuntöter</b>	1.446 untersuchte Nester 1983-1999	52,4 % Nester erfolglos, davon 52 % Nesträuber, 9 % Witterung, Rest unklar	Raubsäuger, Corviden, Greifvögel	versteckte Nester haben besseren Bruterfolg	Jakober & Stauber 2002
<b>Rauchschalbe</b>	Feldstudie Dänemark	mehr Männchen und mehr mit kürzeren Schwanzspießen gefangen	Sperber	Männchen mit längeren Schwanzspießen gelten als besonders fit	Møller & Nielsen 1997
<b>Haussperling</b>	Morphometrie etc.	Prädationsrisiko beeinflusst Körpermasse stärker als Risiko zu verhungern	Sperber	Sperlings-Rückgänge auch in Städten ohne landwirtschaftliche Probleme	MacLeod et al. 2006
<b>Buchfink</b>	Rupfungsanalyse (146 Finken), Protokolle Verhaltensweisen Finken, Experimente mit Präparaten	kryptische Weibchen stärker gefangen	Sperber	Weibchen bewegen sich mehr und bodennahe	Götmark et al. 1997

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Trauerschnäpper</b>	Experiment: in 62 Wäldern Nistkästen für Schnäpper montiert, mit Raufußkauz- und Sperlingskauz-Vorkommen	bei Nähe von Sperlingskauz: geringere Kastenbesetzung (42 gegen 92 % allg.), 4 Tage späterer Brutbeginn, 8,2 % kleinere Gelege	Sperlingskauz, Raufußkauz	keine Effekte bei Raufußkauz, Trauerschnäpper kann also Feindarten unterscheiden	Morosinotto et al. 2010
<b>Braunkehlchen</b>	74 Junge besendert, Slowenien	Überlebenswahrscheinlichkeit für 1. Monat nach Flüggewerden: 0,52; 18 von 24 gestorbenen Vögeln erbeutet	zunächst primär Säugetiere (bei sich drückenden Junge); später 2 Fälle Greifvögel	Kaplan-Meier-Schätzmethode	Tome & Denac 2012
<b>Brachpieper</b>	235 Nester	47 % Eiverluste, davon 85 % Prädation als Ursache (ansonsten Weibchen verschwunden); 40 % der Nestlinge starben (davon 89 % durch Prädation; sonst Verhungern)	Eidechsen, Schlangen, Nagetiere	hohe Verluste am Beginn der Brutzeit; Prädation ist Hauptfaktor für Verluste und Fortpflanzungszeit	Calero-Riestra et al. 2013
<b>Amsel</b>	331 Amsel-Nester, 272 Elster-Nester, u. a. Häherkuckuck-Nestlinge zugesetzt (32 Brutten)	tägliche Prädations-Raten ca. 0,09 (Kuckuck zugesetzt), 0,02 (Amsel zugesetzt), 0,01 (Amsel entfernt)	Steinmarder, Ginsterkatze, Mauswiesel, Hauskatzen	mehr Bettelrufe erhöhen Nestprädation	Ibanez-Alamo et al. 2012

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Rohrsänger varia</b>	360 Kunstnester 2 - 4 Tage exponiert, im Schilf	42 % der Nester prädatiert	Rohrweihe, Möwen	höhere Prädation an Rändern und im Frühjahr (nur Altschilfbestände)	Batary et al. 2004
<b>Hausrotschwanz</b>	97 Nester, Beringung und Kontrolle der Altvögel	jährl. Mortalität der Adulten 0,62; 2,3 Juv./Paar; bis Selbständigwerden Überlebensrate 0,62	v.a. Katzen; auch Mäuse, Gartenschläfer, Corviden	Ist eine Source-Population trotz vieler Hauskatzen	Weggler & Leu 2001
<b>Rotkehlchen</b>	Hecken-Habitat	80 % der Nestlinge geraubt	Hauskatze, Füchse	Sink-Population in Hecken	Grajetzky 1993
<b>Steinschmätzer</b>	Fang-Wiederfang-Modelle, 1.263 Brutversuche, 1993-2007, experimentelle Änderung Vegetation (hoch - niedrig)	jährl. Überlebensrate Weibchen 0,42, Männchen 0,50	Mauswiesel, Hermelin, Kreuzotter	> 20 % der Weibchen auf dem Nest getötet, v.a. in hohem Gras; außerdem deswegen auch Nahrungssuche weiter vom Nest entfernt erhöht "Daily Workload" um 20 %	Low et al. 2010
<b>Kohlmeise, Amsel, Goldammer, Buchfink, Elster</b>	Nestersuche, Fänge; 169 + 38 + 56 + 1 04 Nester (Offenbrüter)	höhere Brutgrößen, geringere Nestprädation und weniger Jährlinge in größeren Waldstücken (bei Offenbrütern, nicht aber bei Höhlenbrütern)	Varia	In kleineren Waldstücken mehr Prädation bei Offenbrütern	Møller 1991

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Singvögel varia</b>	Dichtekartierung Transekte	Dichte-Änderung von < 5 Ind. / 10 ha bei < 200 m Abstand bis > 20 Ind. / 10 ha bei > 900 m Abstand zu Falkennest	Turmfalke	Effekt v. a. bei Kleinvögeln < 140 g	Suhonen et al. 1994
<b>Singvögel varia; Haselhuhn</b>	Kunstnester (Singvögel, $n = 1.362$ ), Linientransekte, Punkt-Stopp- Zählungen in Relation zu Habichtnest-Nähe	23,6 - 52 % Prädationsraten bei Kunstnestern je nach Habicht- Nähe	Habicht bzw. Luftfeinde, Eichhörnchen	Generell weniger Prädation sowie höhere Singvogelabundanz nahe Habicht; für das Haselhuhn aber mittlere Entfernung optimal	Mönkkönen et al. 2007
<b>Singvögel varia; Tauben, Spechte</b>	Brutvogel- und Nesterhebungen; Untersuchung großräumiger geographischer Effekte	Türkentaube: 120 Verluste ( $n =$ 673), Amsel: 291 Verluste ( $n =$ 1.127)	Grauhörnchen ( <i>Sciurus carolinsensis</i> )	Effekt bei Türkentaube und Amsel wahrscheinlich, bei anderen Arten eher nicht	Newson et al. 2010 (I & II)
<b>Singvögel varia (13 Arten)</b>	Vergleich der Revierzahlen bei Sperber-Vorkommen (1946-59, 1973-79) und Sperber-Fehlen (1960-72)	keine klaren Effekte; nur ev. bei Singdrossel, Star	Sperber	Sperber limitiert Singvögel nicht!	Newton et al. 1997

Art	Methodik	Prädation	Räuber	Kommentar	Quelle
<b>Singvögel (13 Arten; Mönchsgrasmücke, Singdrossel, Amsel, Goldammer, Buchfink etc.)</b>	Video: 171 geplünderte Nester (Napfnester von Waldvögeln)	32 % der Prädation nachts; Säuger: 95 % der nächtlichen und 22 % der Prädation unter Tags	Marder, Eichelhäher u. a. (22 Arten, Mäusebussard, Buntspecht, Eichhörnchen, Neuntöter, Waldohreule etc.)	Erinnerung der Räuber beeinflusst das Verhalten (wiederholte Nestbesuche nach Tagen, Teilprädationen)	Weidinger 2010

## 5.1 Zitate Literaturstudie

- AMAR, A., B. ARROYO, S. REDPATH & S. THIRGOOD (2004): Habitat predicts losses of red grouse to individual hen harriers. *J. Applied Ecology* **41**: 305 – 314.
- AMAR, A., S. REDPATH, I. SIM & G. BUCHANAN (2010): Spatial and temporal associations between recovering populations of common raven *Corvus corax* and British upland wader populations. *J. Applied Ecology* **47**: 253-262.
- ANDRÉN, H. & P. ANGELSTAM (1985): Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: an experiment. *Oikos* **45**: 273 – 277.
- ANGELSTAM, P., E. LINDSTRÖM & P. WIDÉN (1984): Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* **62**: 199 - 208.
- ANGELSTAM, P. (1986): Predation on ground-nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* **47**: 365 – 373.
- BAINES, D. (1996): The implications of grazing and predator management on the habitats and breeding success of black grouse *Tetrao tetrix*. *J. Applied Ecology* **33**: 54 – 62.
- BAINES, D., R. MOSS & D. DUGAN (2004): Capercaillie breeding success in relation to forest habitat and predator abundance. *J. Appl. Ecol.* **41**: 59 – 71.
- BAINES, D., S. REDPATH, M. RICHARDSON & S. THIRGOOD (2008): The direct and indirect effects of predation by Hen Harriers *Circus cyaneus* on trends in breeding birds on a Scottish grouse moor. *Ibis* **150**: 27-36.
- BATARY, P., H. WINKLER & A. BALDI (2004): Experiments with artificial nests on predation in reed habitats. *J. Ornithol.* **145**: 59-63.
- BELLEBAUM, J. & C. BOCK (2009): Influence of ground predators and water levels on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding success in two continental wetlands. *J. Ornithol.* **150**: 221-230.
- BOLTON, M., G. TYLER, K. SMITH & R. BAMFORD (2007): The impact of predator control on lapwing *Vanellus vanellus* breeding success on wet grassland nature reserves. *J. Applied Ecology* **44/3**: 534 – 544.
- BORCHTCHEVSKI, V. G., O. HJELJORD, P. WEGGE & A. V. SIVKOV (2003): Does forest fragmentation by logging reduce grouse reproductive success in boreal forests? *Wildl. Biol.* **9**: 275 – 282.

- BRAMBILLA, M., D. RUBBOLINI & F. GUIDALI (2006): Eagle Owl *Bubo bubo* proximity can lower productivity of cliff-nesting Peregrines *Falco peregrinus*. *Ornis Fennica* **83**: 20 – 26.
- BRO E., REITZ F., CLOBERT J., P. MIGOT & MASSOT M. (2001): Diagnosing the environmental causes of the decline in Grey Partridge *Perdix perdix* in France. – *Ibis* **143**: 120–132.
- BUSCHE, G., H.-J. RADDATZ & A. KOSTRZEWA (2004): Nistplatz-Konkurrenz und Prädation zwischen Uhu (*Bubo bubo*) und Habicht (*Accipiter gentilis*): erste Ergebnisse aus Norddeutschland. *Vogelwarte* **42**: 169 – 177.
- CAIZERGUES, A. & L. N. ELLISON (1997): Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French Alps. *Wildl. Biol.* **3**: 177 - 186.
- CAIZERGUES, A. & L. N. ELLISON (1998): Impact of radio-tracking on black grouse *Tetrao tetrix* reproductive success in the French Alps. *Wildl. Biol.* **4**: 205 - 212.
- CALERO-RIESTRA, M., J. T. GARCIA, J. HERRANZ & F. SUAREZ (2013): Breeding output und nest predation patterns in steppe-associated Mediterranean birds: the case of the Tawny Pipit *Anthus campestris*. *J. Ornithol.* **154**: 289-298.
- CERVENCL, A., W. ESSER, M. MAIER, N. OBERDIEK, S. THYEN, A. WELLBROCK & K. M. EXO (2011): Can differences in incubation patterns of Common Redshanks *Tringa totanus* be explained by variations in predation risk? *J. Ornithol.* **152**: 1.033 – 1.044.
- CHARTER, M., I. IZHAKI & Y. LESHEM (2010): Effects of risk of competition and predation on large secondary cavity breeders. *J. Ornithol.* **151**: 791 - 796.
- CRESSWELL, W. & D. P. WHITFIELD (1994): The effects of raptor predation on wintering wader populations at the Tynninghame Estuary, southeast Scotland. *Ibis* **136**: 223 – 232.
- CRESSWELL, W. & J. L. QUINN (2011): Predicting the optimal prey group size from predator hunting behaviour. *J. Anim. Ecol.* **80**: 310-319.
- DHONDT, A. A., KEMPENAERS, B. & J. CLOBERT (1998): Sparrowhawk *Accipiter nisus* predation and Blue Tit *Parus caeruleus* adult annual survival rate. *Ibis* **140**: 580-584.
- DRAYCOTT, R. A. H., A. N. HOODLESS, M. I. A. WOODBURN & R. B. SAGE (2008): Nest predation of Common Pheasants *Phasianus colchicus*. *Ibis* **150**: 37-44.
- DUNN, J. C., K. C. HAMER & T. G. BENTON (2010): Fear for the family has negative consequences: indirect effects of nest predators on chick growth in a farmland bird. *J. Applied Ecol.* **47**: 994-1.002.

- ELLENBERG, H. (1986): Räuber und Beute. Ein Beziehungsgefüge aus Territorialität, Konkurrenz und Prädation. *Unterricht Biologie* **112**: 4 - 12.
- FLETCHER, K., N. J. AEBISCHER D. BAINES, R. FOSTER & A. N. HOODLESS (2010): Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. *J. Applied Ecology* **47**: 263-272.
- GAMAUF, A., G. TEBB & E. NEMETH (2013): Honey Buzzard *Pernis apivorus* nest-site selection in relation to habitat and the distribution of Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* **155**: 258 - 270.
- GOSLER, A. G., GREENWOOD, J. J. D. & C. PERRINS (1995): Predation risk and the cost of being fat. *Nature* **377**: 621-623.
- GÖTMARK, F., P. POST, J. OLSSON & D. HIMMELMANN (1997): Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased sparrowhawk predation favours crypsis in female chaffinches. *Oikos* **80**: 540 - 548.
- GÖTMARK, F. (2002): Predation by sparrowhawks favours early breeding and small broods in great tits. *Oecologia* **130**: 25 – 32.
- GRAJETZKY, B. (1993): Bruterfolg des Rotkehlchens in Hecken. *Vogelwelt* **114**: 232-240.
- GRANT, M. C., C. ORSMAN & J. EASTON (1999): Breeding success and causes of breeding failure of Curlew *Numenius arquata* in Northern Ireland. *J. Appl. Ecol.* **36**: 59 – 74.
- HAKKARAINEN, H. & E. KORPIMÄKI (1996): Competitive and predatory interactions among raptors: an observational and experimental study. *Ecology* **77**: 1.134 – 1.142.
- HAKKARAINEN, H., MYKRÄ, S., KURKI, S., TORNBERG, R. & JUNGELL, S. (2004): Competitive interactions among raptors in boreal forests. *Oecologia* **141**: 420 - 424.
- JAKOBER, H. & W. STAUBER (2002): Warum verstecken Neuntöter (*Lanius collurio*) ihre Nester nicht besser? *J. Ornithol.* **143**: 397 - 404.
- IBANEZ-ALAMO, J. D., L. ARCO & M. SOLER (2012): Experimental evidence for a predation cost of begging using active nests and real chicks. *J. Ornithol.* **153**: 801 - 808.
- KENWARD, R. (2006): *The Goshawk*. Poyser, London, 360 pp.
- KOHL, I. & C. LEDITZNIG (2014): Die Wiederansiedlung des Habichtskauz *Strix uralensis* in Österreich – Überblick über fünf Jahre Forschung im Wildnisgebiet Dürrenstein. *Eulen-Rundblick* **64**: 28 - 42.
- KURKI, S., A. NIKULA, P. HELLE & H. LINDEN (1997): Landscape-dependent breeding success of forest grouse in Fennoscandia. *Wildl. Biol.* **3**: 295.

- KURKI, S., A. NIKULA, P. HELLE & H. LINDEN (2000): Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology* **81** (7): 1985 – 1997.
- KRAMS, I. (2001): Communication in crested tits and the risk of predation. *Anim. Behav.* **61**: 1.065 – 1.068.
- KRÜGER, O. (2002): Interactions between common buzzard *Buteo buteo* and goshawk *Accipiter gentilis*: trade-offs revealed by a field experiment. *Oikos* **96**: 441 – 452.
- KRÜGER, O. (2009): Common Buzzard, Goshawk, Eagle Owl: a natural experiment in Eastern Westphalia. *Populationsökologie Greifvogel- und Eulenarten* **6**: 303 - 312.
- LINDÉN, H. (1981): Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. *Finnish Game Res.* **39**: 35 – 51.
- LINDÉN, H. & M. WIKMAN (1983): Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in the breeding season. *J. Anim. Ecol.* **52**: 953 – 968.
- LINDNER, A. (ed.) (1977): Die Waldhühner. Naturgeschichte, Ökologie, Verhalten, Hege und Jagd. P. Parey, Hamburg u. Berlin, 148 pp.
- LINDSTRÖM, E. R., H. ANDRÉN, P. ANGELSTAM, G. CEDERLUND, B. HÖRNFELDT, L. JÄDERBERG, P. A. LEMNELL, B. MARTINSSON, K. SKÖLD & J. E. SWENSON (1994): Disease reveals the predator: Sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* **75** (4): 213 – 224.
- LOW, M., D. ARLT, S. EGGERS & T. PÄRT (2010): Habitat-specific differences in adult survival rates and its links to parental workload and on-nest predation. *J. Anim. Ecol.* **79**: 214-224.
- MARCSTRÖM, V., R. E. KENWARD & E. ENGREN (1988): The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* **57**: 859 – 872.
- MARTINEZ, J. E., I. PAGAN & J. F. CALVO (2006): Interannual variations of reproductive parameters in a booted eagle (*Hieraetus pennatus*) population: the influence of density and laying date. *J. Ornithol.* **147**: 612 - 617.
- MAYOT, P., J.-O. PATILLAUD & P. STAHL (1993): Influence de la predation sur la survie des Faisans (*Phasianus colchicus*) de repeuplement. In : Actes du Colloque Predation et Gestion des Predateurs (ed. P. Migot & P. Stahl), ONC – UNFDC, Paris : 51 – 57.
- MACDONALD, M. A. & M. BOLTON (2008): Predation of Lapwing *Vanellus vanellus* nests on lowland wet grassland in England and Wales: effects of nest density, habitat and predator abundance. *J. Ornithol.* **149**: 555-563.

- MCCLEERY, R. H. & C. M. PERRINS (1991): Effects of predation on the numbers of Great Tits *Parus major*. In: PERRINS, C. M., J.-D. LEBRETON & G. J. M. HIRONS (eds): Bird Population Studies. Relevance to conservation and management. Pp. 129 - 147.
- MACLEOD, R., P. BARNETT, J. CLARK & W. CRESSWELL (2006): Mass-dependent predation risk as a mechanism for house sparrow declines? *Biology Letters* **2**: 43-46.
- MILLON, A., J. T. NIELSEN, V. BRETAGNOLLE & A. P. MØLLER (2009): Predator-prey relationships in a changing environment: the case of the sparrowhawk and its avian prey community in a rural area. *J. Anim. Ecol.* **78**: 1.086-1.095.
- MØLLER, A. P. (1989): Nest site selection along field-woodland ecotones: the effect of nest predation. *Oikos* **56** (2): 240 – 246.
- MØLLER, A. P. (1991): Clutch size, nest predation, and distribution of avian unequal competitors in a patchy environment. *Ecology* **72**: 1.336 – 1.349.
- MØLLER, A. P. & J. T. NIELSEN (1997): Differential predation cost of a secondary sexual character: sparrowhawk predation on barn swallows. *Anim. Behav.* **54**: 1.545 – 1.551.
- MÖNKKÖNEN, M., M. HUSBY, R. TORNBORG, P. HELLE & R. L. THOMSON (2007): Predation as a landscape effect: the trading off by prey species between predation risks and protection benefits. *J. Anim. Ecol.* **76**: 619-629.
- MOROSINOTTO, C., R. L. THOMSON & E. KORPIMÄKI (2010): Habitat selection as an antipredator behaviour in a multi-predator landscape: all enemies are not equal. *J. Anim. Ecol.* **79**: 327-333.
- MORRIS, A. J. & J. J. GILROY (2008): Close to the edge: predation risks for two declining farmland passerines. *Ibis* **150**: 168-177.
- MÜLLER, P. (2002): Ökosystemgerechte Jagd. Pp. 95 – 132 in: Rundgespräche der Kommission für Ökologie „Über die Jagd – Kulturelle Aspekte und aktuelle Funktionen“, Pfeil Verlag, München, Bd. **25**.
- NAEF-DAENZER, B., FIEDLER, W. & H. KEIL (2012): Todesursachen von Steinkäuzen *Athene noctua*: Ringfund- und Telemetrie-Daten im Vergleich. *Vogelwarte* **50**: 245 - 246.
- NEWSON, S. E., D. I. LEECH, C. M. HEWSON, H. P. Q. CRICK & P. V. GRICE (2010): Potential impact of grey squirrels *Sciurus carolinensis* on woodland bird populations in England. *J. Ornithol.* **151**: 211-218.
- NEWSON, S. E., E. A. REXSTAD, S. R. BAILLIE, S. T. BUCKLAND & N. J. AEBISCHER (2010): Population change of avian predators and grey squirrels in England: is there evidence of an impact on avian prey populations? *J. Applied Ecology* **47**: 244-252.

- NEWTON, I., L. DALE & P. ROTHERY (1997): Apparent lack of impact of Sparrowhawks on the breeding densities of some woodland songbirds. *Bird Study* **44**: 129-135.
- NORRDAHL, K., J. SUHONEN, O. HEMMINKI & E. KORPIMÄKI (1995): Predator presence may benefit: kestrels protect curlew nests against nest predators. *Oecologia* **101**: 105 - 109.
- PANEK, M. (2002): Space use, nesting sites and breeding success of Grey Partridge (*Perdix perdix*) in two agricultural management systems in western Poland. *Game Wildl. Sci.* **19**: 313 – 326.
- PETTY, S. J., D.I. K. ANDERSON, M. DAVISON, B. LITTLE, T. N. SHERRAT, C. J. THOMAS & X. LAMBIN (2003): The decline of common kestrels *Falco tinnunculus* in a forested area of northern England: the role of predation by northern goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* **145**: 472 – 483.
- REDPATH, S. M. (1991): The impact of hen harriers on red grouse breeding success. *J. Appl. Ecol.* **28**: 659 – 671.
- REDPATH, S. M. & S. J. THIRGOOD (1999): Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *J. Anim. Ecol.* **68**: 879 – 892.
- ROODBERGEN, M., B. VAN DER WERF & H. HÖTKER (2012): Revealing the contributions of reproduction and survival to the European-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *J. Ornithol.* **153**: 53-74.
- ROOS, S. & T. PÄRT (2004): Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.* **73**: 117 - 127.
- ROSENSTINGL, H. (2006): Feldstudie zum Einfluss von Prädatoren auf Fasanenscheingelege und Scheinnachgelege im Bezirk Waidhofen an der Thaya im Norden Österreichs. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **31**: 275-276.
- SALEK, M. & P. SMILAUER (2002): Predation on northern lapwing *Vanellus vanellus* nests; the effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea* **90**: 51 - 60.
- SANDERCOCK, B. K., E. B. NILSEN, H. BROSETH & H. C. PEDERSEN (2011): Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. *J. Anim. Ecol.* **80**: 244-258.
- SHECKERMAN, H., TEUNISSEN, W. & E. OSSTERVELD (2009): Mortality of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chicks in wet grasslands: influence of predation and agriculture. *J. Ornithol.* **150**: 133 - 146.
- SELAS, V. (2003): Vulnerability of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) hens to Goshawk (*Accipiter gentilis*) predation in relation to vole cycles. *J. Ornithol.* **144**: 186 - 196.

- SERGIO, F., L. MARCHESI & P. PEDRINI (2003): Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *J. Anim. Ecol.* **72** (5): 232 – 245.
- SERGIO, F., MARCHESI, L., PEDRINI, P. & PENTERIANI V. (2007): Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Anim. Behav.* **74**: 1.607 – 1.616.
- SÖDERSTRÖM, B. & H. KARLSSON (2011): Increased reproductive performance of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in forest clear-cuts. *J. Ornithol.* **152**: 313-318.
- SPIDSO, T. K., O. HJELJORD & J. G. DOKK (1997): Seasonal mortality of black grouse *Tetrao tetrix* during a year with little snow. *Wildl. Biol.* **3**: 205 - 209.
- STEINER, H., G. HASLINGER, W. JIRESCH, N. PÜHRINGER & S. STADLER (2006): Ökologische Nische und Naturschutz: Das Beispiel Greifvögel und Eulen in Wald und Gebirge. *Vogelkdl. Nachr. OÖ. Naturschutz aktuell* **14/1**: 1 – 30.
- STEINER, H. (2014): Wie funktioniert die Kulturlandschaft? – Öko-Ornithologie der Traun-Enns-Platte und die Vögel Oberösterreichs (Teil I von IV): *Öko.L* **36/2**: 27 - 35.
- STORCH, I. (1993): Patterns and strategies of winter habitat selection in alpine capercaillie. *Ecography* **16**: 351 - 359.
- STORCH, I. (1994): Habitat and survival of Capercaillie *Tetrao urogallus* nests and broods in the Bavarian Alps. *Biol. Conservation* **70**: 237 – 243.
- STORAAS, T. & P. WEGGE (1997): Relationship between patterns of incubation and predation in sympatric capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix*. *Wildl. Biol.* **3**: 163 - 167.
- SUHONEN, J., K. NORRDAHL & E. KORPIMÄKI (1994): Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology* **75**: 1.626 – 1.634.
- SUMMERS, R. W., R. E. GREEN, R. PROCTOR, D. DUGAN, D. LAMBIE, R. MONCRIEFF, R. MOSS & D. BAINES (2004): An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of capercaillie and black grouse. *J. Applied Ecology* **41**: 513 – 525.
- SUNDE, P. (2005): Predators control post-fledgling mortality in tawny owls, *Strix aluco*. *Oikos* **110**: 461 - 472.
- TEUNISSEN, W., H. SCHEKKERMAN, F. WILLEMS & F. MAJOR (2008): Identifying predators of eggs and chicks of Lapwing *Vanellus vanellus* and Black-tailed Godwit *Limosa limosa* in the Netherlands and the importance of predation on wader reproductive output. *Ibis* **150** (Suppl. 1): 74 – 85.
- THIRGOOD, S. J. & S. M. REDPATH (1997): Red grouse and their predators. *Nature* **390**: 547.

- THIRGOOD, S. J., S. M. REDPATH, P. ROTHERY & N. J. AEBISCHER (2000; [I]): Raptor predation and population limitation in red grouse. *J. Anim. Ecol.* **69**: 504 – 516.
- THIRGOOD, S. J., S. M. REDPATH, D. T. HAYDON, P. ROTHERY, I. NEWTON & P. J. HUDSON (2000; [II]): Habitat loss and raptor predation: disentangling long- and short-term causes of red grouse declines. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**: 651-656.
- THIRGOOD, S. J., S. M. REDPATH, S. CAMPBELL & A. SMITH (2002): Do habitat characteristics influence predation on red grouse? *J. Appl. Ecol.* **39**: 217 – 225.
- THOMSON, R. L., FORSMAN, J. T., MÖNKKÖNEN, M., HUKKANEN, M., KOIVULA, K., RYTKÖNEN, S. & M. ORELL (2006; I): Predation risk effects on fitness related measures in a resident bird. *Oikos* **113**: 325-333.
- THOMSON, R. L., FORSMAN, J., SARDA-PALOMERA, F. & M. MÖNKKÖNEN (2006; II): Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography* **29**: 507-514.
- THORUP, K. D. PERDERSEN, P. SUNDE, L. B. JACOBSEN & C. RAHBEK (2013): Seasonal survival rates and causes of mortality of Little Owls in Denmark. *J. Ornithol.* **154**: 183-190.
- TOME, D. & D. DENAC (2012): Survival and development of predation avoidance in the post-fledging period of the Whinchat (*Saxicola rubetra*): consequences for conservation measures. *J. Ornithol.* **153**: 131-138.
- TORNBERG, R. (2001): Pattern of goshawk *Accipiter gentilis* predation on four forest grouse species in northern Finland. *Wildl. Biol.* **7**: 245 - 256.
- TORNBERG, R. & A. COLPAERT (2001): Survival, ranging, habitat choice and diet of the northern Goshawk *Accipiter gentilis* during winter in Northern Finland. *Ibis* **143**: 41 – 50.
- VALKEAJÄRVI, P. & L. IJÄS (1994): Comparison of breeding success between fed and unfed black grouse in Central Finland. *Suomen Riista* **40**: 98 – 109.
- WATSON, M., N. J. AEBISCHER & W. CRESSWELL (2007; [I]): Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: the effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *J. Anim. Ecol.* **76**: 211-221.
- WATSON, M., N. J. AEBISCHER, G. R. POTTS & J. A. EWALD (2007; [II]): The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. *J. Appl. Ecol.* **44**: 972-982.

- WEGGE, P., B. B. LARSEN, I. GJERDE, L. KASTDALEN, J. ROLSTAD & T. STORAAS (1987): Natural mortality and predation of adult capercaillie in southeast Norway. 4<sup>th</sup> Int. Grouse Symp., Lam, West Germany, World Pheasant Association, 8-14.
- WEGGE, P. & T. STORAAS (1990): Nest loss in capercaillie and black grouse in relation to the small rodent cycle in southeast Norway. *Oecologia* **82**: 527 – 530.
- WEGGLER, M. & B. LEU (2001): Eine Überschuss produzierende Population des Hausrotschwanzes (*Phoenicurus ochruros*) in Ortschaften mit hoher Hauskatzendichte. *J. Ornithol.* **142**: 273-283.
- WEIDINGER, K. (2002): Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* **71**: 424-437.
- WEIDINGER, K. (2010): Foraging behaviour of nest predators at open-cup nests of woodland passerines. *J. Ornithol.* **151**: 729-736.
- WESELOWSKI, T. (2011): Blackcap *Sylvia atricapilla* numbers, phenology and reproduction in a primeval forest – a 33-year study. *J. Ornithol.* **152**: 319-329.
- WHITFIELD, D. P. (2003): Predation by Eurasian sparrowhawks produces density-dependent mortality of wintering redshanks. *J. Anim. Ecol.* **72** : 27 – 35.
- WIDÉN, P. (1987): Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden. *Holarctic Ecology* **10**: 104 - 109.
- WILLEBRAND, T. (1988): Demography and ecology of a Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) population. PhD thesis, Uppsala University.
- WRIGHT, L. J., R. A. HOBLYN, R. E. GREEN, C. G. R. BOWDEN, J. W. MALLORD, W. J. SUTHERLAND & P. M. DOLMAN (2009): Importance of climatic and environmental change in the demography of a multi-brooded passerine, the woodlark *Lullula arborea*. *J. Anim. Ecol.* **78**: 1191–1202.
- ZIESEMER, F. (1983): Untersuchungen zum Einfluß des Habichts (*Accipiter gentilis*) auf Populationen seiner Beutetiere. *Beiträge zur Wildbiologie* **2**: 1 - 127.

## 6. Interpretation der Literaturstudie

Es steht außer Frage, dass praktisch alle Organismen in irgendeiner Lebensphase Opfer von Prädatoren werden. Viel schwieriger zu beantworten ist, ob diese Entnahme die Bestände der Beutetiere substantiell und langfristig minimieren (vgl. PARK et al. 2008).

NEWTON (2013) sieht vier direkte Interaktions-Zustände:

1. Räuber haben keinen augenfälligen bzw. messbaren Einfluss auf potentielle Beutetier-Bestände.
2. Räuber limitieren die Beute, halten die Bestände also unter dem Tragfähigkeits-Niveau der Lebensräume.
3. Räuber-Entnahmen führen zu oszillierenden Beute-Beständen und,
4. Räuber eliminieren Beute-Populationen.

### 6.1 Fall 1: Kompensatorische Sterblichkeit

Bei vielen Beutetier-Arten ist die Anzahl der Paare durch die Anzahl der (Brut-)Territorien limitiert. Selbst hohe Prädationsraten haben darauf keinen Einfluss, denn es stehen immer noch genügend Brutvögel zur Verfügung bzw. es wären ob der eingeschränkten Lebensräume viele Individuen ohnehin verhungert, abgewandert etc. Räuber töten also nur das „Doomed Surplus“, also den schon *sensu* ERRINGTON (1946) „todgeweihten“ Populationsanteil, der sonst ohnehin gestorben wäre. Vor allem in Tab. 3/e (Singvögel) wird eine Fülle weiterer Effekte (stärkere Bejagung später und großer Bruten, räumliche Aspekte, Einflüsse auf die körperliche Konstitution etc.) dargestellt, letztlich bleibt es aber in vielen Fällen bei einem nicht auf Populationsniveau wirksamen Eingriff.

KENWARD (1978) konnte zum Beispiel zeigen, dass Habichte (*Accipiter gentilis*) oft so geschwächte Ringeltauben (*Columba palumbus*) fingen, welche mit Sicherheit ansonsten verhungert wären. Denkt man solche Ergebnisse weiter, könnten Räuber gegebenenfalls

nicht nur kompensatorisch, sondern durch das Wegfangen von kranken Individuen sogar stärkend auf Beute-Populationen einwirken. Differenzierte Erhebungen dazu fehlen aber.

Eines der klassischen Beispiele für einen Fall kompensatorischer Sterblichkeit ist die Kleinvogeljagd des Sperbers (*Accipiter nisus*). Dazu gibt es an die zehn detaillierte Studien (Review in NEWTON 2013), welche nicht zuletzt auf einen nur für die Wissenschaft „glücklichen“ Umstand zurückzuführen sind: Speziell in den 1960er Jahren waren durch den Einsatz von Bioziden wie DDT/DDE die Sperber-Bestände in weiten Teilen Europas stark reduziert. Im Top-Prädator Sperber akkumulierten sich, im Gegensatz zu den Kleinvögeln mit ihrer kurzen Nahrungskette, die Pestizid-Rückstände und führten zu Unfruchtbarkeit, zu dünnchaligen Eiern, absterbenden Embryonen etc. (sog. „Raptor-Pesticide-Syndrom“). Man konnte also die Zeiten hoher Sperber-Bestände vor und nach der Pestizid-Ära mit der Extremphase des Tiefs von 1960 bis 1972 vergleichen. Es zeigte sich, dass die Kleinvogelbestände unverändert blieben und das Verschwinden bzw. Wiedererscheinen des Sperbers auf die Bestände keinen maßgeblichen Einfluss hatte. Dabei wurden auch Veränderungen der Waldstruktur mitkartiert und das Ergebnis von der abhängigen Variable Lebensraum-Einfluss bereinigt. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass in der Abwesenheit des Sperbers kein anderer Räuber dessen Rolle als Kleinvogel-Jäger ausfüllte. Wenn überhaupt Einflüsse bestanden, dann in einer räumlichen Hinsicht. Kohl- (*Parus major*) und Blaumeisen (*Cyanistes caeruleus*), welche näher am Nest des Sperbers brüteten, wurden eher Opfer der Prädation als in größerer Entfernung lebende. Insgesamt ähnliche Befunde liegen auch zum weitgehend fehlenden Einfluss der Elster (*Pica pica*) auf Kleinvogel-Bestände in Städten vor (GIBBONS et al. 2007).

In einer der Studien nahe Oxford töteten die Sperber 18 bis 34 % der juvenilen Kohl- und 18 bis 27 % der jungen Blaumeisen, ohne den Bestand zu beeinflussen (PERRINS & GEER 1980). Da trotzdem pro Meisen-Paar rund sechs Jungvögel nicht von *Accipiter nisus* gefangen wurden, aber nur ein Jungvogel pro Jahr überleben musste um in diesem Studiengebiet das Populations-Niveau aufrecht zu erhalten, starben viele Meisen trotz heftiger Prädation an anderen Mortalitätsursachen. Auch in einer niederländischen Untersuchung konnte experimentell der Bruterfolg von Kohlmeisen auf 40 % der normalen Reproduktionsleistung reduziert werden, ohne dass die Population schrumpfte. In Abwesenheit des Sperbers und mit minimaler Immigration wurde der substantiell verringerte reproduktive Output durch

eine stark eingeschränkte intraspezifische Konkurrenz und damit einhergehende hohe Überlebenswahrscheinlichkeiten kompensiert (KLUIJVER 1966).

Auch unter Einbeziehung mehrerer Räuber zeigten Meta-Studien keine, geringe oder nur lokal beschränkte Reduktionen von Kleinvogel-Beständen bzw. stellten lediglich den Rückgang von Einzelarten in einem nicht gefährdeten Ausmaß fest (z. B. THOMSON et al. 1998, MÄCK & JÜRGENS 1999, NEWSON et al. 2010).

## 6.2 Fall 2: Additive Sterblichkeit

Additive Sterblichkeit kann am besten anhand der nachfolgenden Fallbeispiele illustriert werden. Zusammenfassend kann man sagen, dass in Mitteleuropa oft Bodenbrüter betroffen sind, eine singuläre Betrachtung des Faktors Prädation aber zu kurz greift – der Einfluss der Räuber kann durch andere Parameter, namentlich die Habitat-Qualität, nicht selten gemildert werden (vgl. auch Kap. 7.1.9). Es sei aber auch klar festgehalten, dass in einigen Fällen die Entnahme durch die Prädatoren massiv und durch Lebensraum-Maßnahmen nicht vollständig zu kompensieren ist, ein additiver Einfluss also immer bestehen bleibt.

### 6.2.1 Rebhuhn

Bei am Boden brütenden Vogeltaxa sind sowohl Eier als auch die nestflüchtenden Jungvögel, nicht zuletzt aber auch der brütende Altvogel Prädatoren ausgesetzt. Gut geprüft sind reduzierte Brutpaardichten beim Rebhuhn (*Perdix perdix*) in England (POTTS 1980 und andere Arbeiten des Autors), wobei vor allem Rabenvögel (*Corvidae*) als Eiräuber auftraten und Füchse (*Vulpes vulpes*), Hermeline (*Mustela eremina*) sowie Hauskatzen (*Felis silvestris* f. catus) die brütenden Hennen töteten. Die Prädationsraten waren in diesen Untersuchungen stark (direkt) dichteabhängig und wurden zudem von Habitat-Charakteristika modifiziert. Waren viele Heckenreihen, das heißt Deckung, vorhanden, so war der Prädationseingriff geringer. Immer aber war das Equilibrium-Niveau der Population niedriger als wenn keine Räuber anwesend gewesen wären, dies konnte auch nicht durch starke Erhöhung der Heckenzeilenlängen erreicht werden. Diese Erkenntnisse beruhen auf sehr umfangreichen Freilanddaten und mathematischen Modellierungen, später auch auf Predator-Removal-

Experimenten (TAPPER et al. 1996). Zusammenfassend konnte man sagen, dass ohne Prädatoren mehr Rebhühner anwesend und die genaue Anzahl wiederum von der Habitat-Ausstattung sowie gegebenenfalls der jagdlichen Entnahme abhängig waren. Nach drei Jahren der Prädatoren-Bekämpfung kam es im Herbst zu einer 3–5-fachen, am Beginn der Brutzeit zu einer 2,6-fachen Erhöhung der Rebhuhn-Bestände. War die Dichte für die Habitat-Tragfähigkeit zu hoch, konnte auch Abwanderung in andere Gebiete festgestellt werden. Anzumerken ist noch, dass in dem genannten Experiment „nur“ Krähenvögel (Corvidae) und Bodenräuber, nicht aber Greifvögel (Accipitridae), eliminiert wurden. WATSON et al. (2007a & b) kalkulierten, dass in England, wo andere Greifvögel allerdings selten sind, (weibliche) Sperber ab einer Rebhuhn-Dichte von rund fünf Paaren pro Quadratkilometer die Bestände kaum beeinflussen können.

In einer ähnlichen Untersuchung in Frankreich, wo in drei Jahren über 1.000 (!) Rebhuhn-Hennen zur Brutzeit radio-telemetriert wurden, lag die Sterblichkeit bei 25–65 % in verschiedenen Gebieten (BRO et al. 2001). Diese wurde als fast vollständig additiv angesehen, weil Verhungern oder hoher Parasitenbefall gar nicht vorkamen. 64 % der Verluste konnten sicher Boden-Prädatoren, 29 % Greifvögeln zugeschrieben werden. Insgesamt stieg der Einfluss der Greifvogel-Prädation wenn mehr Korn- (*Circus cyaneus*) und Rohrweihen (*Circus aeruginosus*) im Gebiet anwesend waren.

### 6.2.2 Raufußhühner

In der gesamten Prädations-Forschung hat die so genannte „Langholm Studie“ (benannt nach einem Moor in Schottland) zum Schottischen Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus scotica*), wegen ihrer Brisanz und ihrer umfangreichen Datenlage (schon in den 1990er Jahren), eine besondere Bedeutung (REDPATH & THIRGOOD 1997, REDPATH & THIRGOOD 1999). In diesem Moor gab es von 1913 bis 1990, bei quasi Elimination von Greifvögeln, einen starken Rückgang des Moorschneehuhns bei einem gleichzeitigen 6-Jahres-Zyklus der Häufigkeit. Letzterer wurde einem je nach Dichte mehr oder weniger starken Befall mit Parasiten (Fadenwürmer, Nematoda) zugeschrieben, was zu den Populations-Oszillationen führte. Der generelle Rückgang konnte mit Habitat-Veränderungen durch Überweidung, namentlich einer verstärkten Vergrasung anstelle von Heidekraut-Gewächsen, korreliert werden. Ab den 1990er Jahren wurden Greifvögel und Falken streng geschützt und es kam zu einer

Verzehnfachung der Kornweihen- (*Circus cyaneus*) und einer Verdoppelung der Wanderfalken-Bestände (*Falco peregrinus*). Die Prädatoren töteten 30 % des Brutbestands und 37 % der Jungvögel sowie rund 30 % der Herbst- und Winter-Population der Schneehühner. Erstere beiden Werte waren sicher additiv, außerbrutzeitlich konnte der additive Anteil der Prädation nicht sicher festgemacht werden. Eine Modellierung zeigte schließlich, dass ohne Greifvögel die Anzahl der brütenden Moorschneehühner um das 1,9-fache, die Herbst-Population um das 3,9-fache steigen würde (REDPATH et al. 2000). Die Conclusio der Autoren war, dass unter den genannten Bedingungen Greifvögel wie vor allem die Kornweihe (*Circus cyaneus*) die Beute-Bestände substantiell minimieren können. In dem genannten Gebiet verschwanden zudem die Schneehuhn-Zyklen, eine Bejagung durch den Menschen war auf Grund der geringen Dichten nicht mehr möglich. Die Autoren verwiesen allerdings auch ausdrücklich darauf hin, dass die Kornweihe (*Circus cyaneus*) in „Langholm“ nur wegen hoher Dichten an alternativer Beute wie Wühlmäusen (Microtinae) und Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) so – extrem – häufig war. Mäuse wie Pieper bevorzugten vergraste Areale, letztlich hat also die durch den Menschen verursachte Überweidung (Habitat-Veränderung) des Moores mit Schafen substantiell den Populations-Anstieg der Kornweihe bzw. den Niedergang des Moorschneehuhns bewirkt.

Eine ähnlich detaillierte Untersuchung ist die „Northumbrian Studie“ (FLETCHER et al. 2010), wo von 2000 bis 2008 auf knapp 50 Quadratkilometer in vier Mooren folgender experimenteller Ansatz gewählt wurde: Auf einer Fläche wurde im Durchschnitt 43 % der Frühjahrsbestände des Fuchses (*Vulpes vulpes*) und 78 % der Aaskrähe (*Corvus corone*) durch Bejagung eliminiert (andere Räuber wie Greifvögel oder Musteliden waren selten im Gebiet), auf einer zweiten gab es keinerlei jagdliche Eingriffe. Bei den beiden verbleibenden Moorflächen wurden Prädatoren entweder nur die ersten vier Jahre oder die zweiten vier Jahre der Untersuchungszeit bejagt. Es zeigte sich, dass Moorschneehühner (*Lagopus lagopus scotica*), aber auch Brachvögel (*Numenius arquata*) und Kiebitze (*Vanellus vanellus*) in den Mooren bzw. Jahren, wo Prädatoren durch den Menschen reguliert wurden, in ihren Dichten wie auch im Bruterfolg signifikant besser abschnitten. Die genannten Arten nahmen im Schnitt bei Prädatoren-Bekämpfung 37 % pro Jahr zu bzw. im umgekehrten Fall 28 % pro Jahr ab.

Ähnliche, wenn auch nicht derartig genau experimentell belegte Befunde für den Einfluss von Prädatoren gibt es auch für andere Raufußhuhn-Arten. Im „Abernethy Forest“ in

Schottland wurden in Jahren in denen Aaskrähen (*Corvus corone*) bejagt wurden mehr junge Auer- (*Tetrao urogallus*) bzw. Birkhühner (*Lyrurus tetrrix*) gezählt bzw. wurden weniger der in einem Versuch ausgelegten Hühnereier entnommen / zerstört. Wenngleich es andere wichtige Co-Variablen, namentlich die Wettersituation zur Zeit der kleinen Jungvögel in Juni gab, kam man in der Studie insgesamt dennoch zum Schluss, dass Krähen den Bruterfolg und auch die Dichte beider Arten additiv negativ beeinflussen können (SUMMERS et al. 2004, 2010). Interessant ist in dieser Untersuchung noch die Kalkulation, dass zum Erhalt der Population pro Auerhuhn-Henne 0,9 bzw. pro Birkhuhn-Henne 1,3 Jungvögel überleben müssten.

### 6.2.3 Limikolen

Es gibt zahlreiche Studien, welche den Rückgang von Kiebitzen (*Vanellus vanellus*), Rotschenkel (*Tringa totanus*), Brachvögeln (*Numenius arquata*) oder Bekassinen (*Gallinago gallinago*) belegen. Hauptverantwortlich dafür wird unter den Prädatoren der Fuchs (*Vulpes vulpes*) gemacht, ganz zentral verantwortlich sind aber Habitat-Veränderungen (Entwässerung, großflächige Monokulturen etc.) und die Intensivierung der Landwirtschaft (vgl. BirdLife Analyse im Rahmen des Projekts „VielfaltLeben II“, UHL 2014).

Beim Kiebitz zeigten detaillierte Untersuchungen und Experimente in Großbritannien, besonders in Arealen mit hohen Prädatoren-Dichten, den negativen Einfluss von Fuchs und Krähen (*Corvus corone*; z. B. BAINES 1990, PARR 1993, PEACH et al. 1994, MACDONALD & BOLTON 2008). Wurden die Räuber kurz gehalten stieg der Bruterfolg und die Brutpaar-Dichten signifikant an. Größere Kiebitz-Populationen konnten sich zudem besser gegen Luftfeinde wehren. Insgesamt mussten pro Kiebitz-Paar 0,83 bis 0,97 Jungvögel flügge werden, um den Bestand langfristig zu erhalten.

Allerdings gibt es auch einige Fälle, wo das flächige Töten von Füchsen (*Vulpes vulpes*) und Aaskrähen (*Corvus corone*) zu einem niedrigeren Bruterfolg bei den Kiebitzen führte (AUSDEN et al. 2009). Die Autoren gingen davon aus, dass dann andere, kleinere Räuber besser überleben konnten. Das ist ein weiteres Beispiel dafür, wie vorsichtig man mit Generalisierungen sein muss und wie wichtig das Verständnis von trophischen Prädatoren-Kaskaden ist (vgl. für Detail Kap. 6.5).



Abb. 2: Limikolen wie der Kiebitz werden von Habitat-Zerstörung, Intensivierung der Landwirtschaft, in vielen Gebieten aber auch von hohen Prädationsraten reguliert. Foto: P. Buchner / BirdLife Österreich

### 6.3 Fall 3: Oszillationen von Beute-Beständen

#### 6.3.1 Spezialisten als Räuber

Als Spezialisten bezeichnet man Prädatoren, welche ganz oder zumindest Großteils von einer Beute anhängig sind. Klassische Beispiele kommen aus dem Norden, etwa der Zusammenhang zwischen Gerfalken- (*Falco rusticolus*) und Schneehuhn-Beständen (*Lagopus lagopus* und *L. muta*). Wenn die Anzahl der Schneehühner anwächst, zeigen die Falken sowohl eine positive numerische als auch eine funktionelle Reaktion (mit einer Drei-Jahres-Verzögerung), nehmen die beiden Raufußhuhn-Arten (nach starken Entnahmen durch *F. rusticolus*) wieder ab, gibt es auch weniger Gerfalken bzw. einen geringeren Bruterfolg bei ihnen. Danach beginnt dieser Zyklus, welcher bei den Schneehühnern am Populations-Peak

eine 4,3-fache Bestands-Dichte zur Folge hat, wieder von vorne. Dieser Konnex ist in den Arbeiten von NIELSEN (z. B. 1999), auf hervorragenden Daten basierend, detailliert dargelegt.

Ähnlich funktionierende, wenngleich auch nicht so enge Räuber-Beute-Beziehungen werden für den Habicht (*Accipiter gentilis*) und Raufußhühner (Tetraonidae) aus Nord-Finnland postuliert (z. B. TORNBERG et al. 2005; vgl. aber auch SELÅS & KÅLÅS 2007 zur Diskussion über nicht-brütende Prädatoren), also wiederum aus einem Gebiet, wo Alternativnahrung selten ist.

### 6.3.2 Generalisten als Räuber

Wesentlich komplexer erweisen sich die Verhältnisse, wenn Räuber auf alternative Beute ausweichen können, also nicht in einem solchen Maß wie unter 6.3.1 beschrieben von einem gewissen Nahrungstyp abhängig sind. In der Regel gibt es dabei einen primären und einen sekundären Beute-Zyklus, welche wie folgt zusammenhängen: Der Räuber ernährt sich zunächst von der häufigeren Beute wie Mäuse (Microtinae) oder Hasen (Leporidae). In den Jahren der Zunahme der Mäuse- oder Hasen-Bestände werden auch die Prädatoren immer zahlreicher. Nachdem es zu einem Zusammenbruch der Primär-Nahrung kommt, „switchen“ die Räuber auf seltenere Beutetiere wie Raufußhühner (Tetraonidae). Nachdem auch die Bestände der Raufußhühner zusammenbrechen, folgen nunmehr auch die Prädatoren, welche keine ausreichende Beute mehr finden können. Am Tiefpunkt der Räuber-Populationen können sich, wegen der viel höheren Reproduktions-Raten, sowohl Mäuse bzw. Hasen als auch Raufußhühner erholen und der Zyklus beginnt erneut. Wichtig dabei ist, dass alle Beutetiere dieselben Räuber, wie vor allem den Generalisten Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), aber nicht notwendiger Weise dieselbe Nahrungsbasis teilen. Des Weiteren bedeutend ist die Feststellung, dass der Einfluss der Prädatoren auf die sekundäre, seltenere Beute wesentlich gravierender, im engeren Sinne limitierender ist. Ob bzw. inwieweit der primäre Beute-Zyklus überhaupt auf den Räuber-Eingriff zurückzuführen ist, wird stark diskutiert und muss in vielen Studien letztlich offen gelassen werden. Zum Beispiel können Mäuse-artige bei sehr hohen Dichten auch durch Stress, Krankheiten etc. massenhaft

sterben. Beim sekundären Beute-Zyklus gibt es unterschiedliche Befunde zu den Räubern als „Driving Force“ der Amplitude (z. B. HUDSON 1986).

Es gibt zahlreiche Untersuchungen, namentlich aus dem fenno-skandinavischen Raum, welche den Zusammenhang von Mäuse- und Raufußhuhn-Zyklen bzw. der Beutewahl von Generalisten wie dem Fuchs (*Vulpes vulpes*) sehr genau belegen können (z. B. ANGELSTAM et al. 1984, LINDSTRÖM et al. 1987). Eine besondere Bedeutung hat in dieser Thematik die bekannte Untersuchung von MARCSTRÖM und Kollegen (1988), wo auf zwei schwedischen Inseln experimentell Füchse (*Vulpes vulpes*) und Baummarder (*Martes martes*) wechselweise eliminiert bzw. geschont wurden. Sowohl beim Auer- (*Tetrao urogallus*) als auch beim Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) konnten in der Abwesenheit der Prädatoren höhere Brut-Erfolge wie auch Bestands-Dichten festgestellt werden. In diesem Experiment war die Häufigkeit der Raufußhühner direkt mit der Häufigkeit der Mäuse bzw. umgekehrt zur Anzahl der Prädatoren korreliert, während die Mäuse-artigen einen 4-Jahres-Zyklus, unabhängig von der Räuber-Dichte, verfolgten.

Die Abhängigkeit der Häufigkeit einer Beute von Kleinsäuger-Zyklen ist nicht auf Raufußhuhn-artige beschränkt, sondern reicht von Singvögeln im Wald (z. B. NEWTON 2013) bis hin zum gut studierten Zusammenhang der Bruterfolge von Limikolen (Charadrii), Gänsen und Enten (Anseriformes) mit der Frequenz von Lemmingen und Wühlmäusen in hoch nordischen Arealen (Microtinae; vgl. dazu SUMMERS & UNDERHILL 1987 bzw. für das Auftreten arktischer Watvögel im Seewinkel, Burgenland, LABER 2003). Für die komplexen Zusammenhänge mit Lemmingen (Lemmini) im primären bzw. Limikolen sowie Wasservögeln im sekundären Beute-Zyklus und Eisfuchs (*Alopex lagopus*), Raubmöwen (Stercorariidae), Schneeeule (*Bubo scandiacus*) und Hermelin (*Mustela eremina*) als Räuber vgl. PIERCE-HIGGINS & GREEN (2014; Box 4.7).

Insgesamt sind solche Befunde stark „Nord-lastig“ und viele Befunde deuten darauf hin, dass ausgeprägte Zyklen weiter im Süden, also auch in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft durch eine große Anzahl verschiedener Prädatoren mit breitem Beute-Spektrum verhindert werden. Weiterer Forschungsbedarf ist besonders auch für (unsere) nemorale Klimazone evident (z. B. VALKAMA et al. 2005).

#### 6.4 Fall 4: Eliminationen von Beute-Beständen

Eine wirklich vollkommene Auslöschung von Beutetieren kommt am mitteleuropäischen Festland und unter (einigermaßen) natürlichen Umständen zumindest auf größerer Fläche so gut wie nie vor. Bekannt sind aber gravierende Probleme mit von Menschen auf Inseln eingeführten Prädatoren, wo die dortige Fauna nicht auf diesen Räuber-Druck eingestellt ist (z. B. fehlendes oder ungenügendes Fluchtverhalten, leicht zugängliche Brutstätten, flugunfähige Vogelarten etc.). NEWTON (2013) listet folgende Problemfelder auf: Besonders negative Erfahrungen gab es mit Ratten (*Rattus* spp.), welche zahlreiche Seevogel-Kolonien weltweit plünderten. Wellenläufer (*Oceanodroma leucorhoa*) können beispielsweise nur auf gänzlich von Säugetier-Räuber-freien Inseln überleben, bei vielen anderen Arten ist es annähernd vergleichbar drastisch. Nicht weniger verheerende Auswirkungen hatten das Einführen von Hauskatzen (*Felis silvestris* f. *catus*) auf Inseln oder die Etablierung von entkommenen Minken (*Neovision vision*) aus Pelztierfarmen. Für letzteren Räuber konnte im Übrigen auch gezeigt werden, dass Home-Ranges (genauer frei über das Meer geschwommene Strecken) negativ mit der Anwesenheit brütender Seeadler (*Haliaeetus albicilla*) korreliert waren (SALO et al. 2008). Der Schutz des einheimischen Top-Prädators Seeadler bedeutete also eine Reduktion des Eingriffs des Minks bei zahlreichen (gefährdeten) Kleinsäugetern, Amphibien und Vogelarten (auch E. Korpimäki im Rahmen seines Vortrags bei der BirdLife Österreich Tagung zum Thema „Prädation“, Linz, 11. Okt. 2013).

Weitere potentielle Prädatoren sind Füchse (*Vulpes vulpes*), Waschbären (*Procyon lotor*) etc. und, vielleicht weniger bekannt, auch der Igel (*Erinaceus europaeus*). Nur die Elimination des von Menschen angesiedelten Igels (und nicht von fliegenden Prädatoren) hat den Bruterfolg von Kiebitzen (*Vanellus vanellus*) und Alpenstandläufern (*Calidris alpina*) auf Inseln der Äußeren Hebriden um das 2,4-fache erhöht (JACKSON 2001).

## 6.5 „Landschaften der Angst“, Mega-Prädatoren und trophische Kaskaden

Ein relativ junger Zweig der Prädations-Forschung beschäftigt sich mit zusätzlichen, indirekten Effekten der Anwesenheit von Räubern. Dabei geht nicht um die tatsächliche Tötung einer Beute oder eines kleineren Konkurrenten („direkte Effekte“), sondern um den Ausschluss aus bestimmten Arealen, die Abnahme von Futter-Aufnahmeraten wegen vermehrten Sicherns oder die Reduktion von Fettreserven um besser flüchten zu können etc. etc. Diese Forschung ist eng mit den Begrifflichkeiten „Landscape-of-Fear“ und „Predation-Risk-Landscape“ verbunden. Im Prinzip steckt die Idee dahinter, dass Prädatoren andere Taxa durch ihre bloße Anwesenheit beeinflussen bzw. limitieren, weil die Nähe zu dem gefährlichen Nachbarn gemieden wird (LIMA & STEURY 2005). Jüngste Forschungen belegen dabei, dass auch der Mensch wie ein Räuber wahrgenommen werden kann und etwa Erholungssuchende für das Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) eine „Landschaft-der-Angst“ generieren können (RÖSNER et al. 2013).

Zudem verändern größere Räuber die trophischen Kaskaden (TERBORGH & ESTES 2010), weil Meso-Prädatoren sowohl durch Ausschluss als auch durch Tötung reduziert werden und so wiederum selbst einen geringeren Einfluss auf ihre Beutetiere ausüben können (z. B. POLIS et al. 1989, LIMA & DILL 1990, POLIS & HOLT 1992, HOLT & POLIS 1997, PAKKALA et al. 2006, SERGIO & HIRALDO 2008). Es wird in der modernen Forschung dabei angenommen, dass bei Anwesenheit von Top-Prädatoren die Biodiversität eines Lebensraumes ansteigt (SERGIO et al. 2005, 2008; vgl. auch CABEZA et al. 2008).

Beispielsweise ist heimischen Ornithologen gut bekannt, dass in Gebieten mit Waldkauz-Vorkommen (*Strix aluco*) Kleineulen wie Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*), Raufußkauz (*Aegolius funereus*) oder Zwergohreule (*Otus scops*) fehlen oder zumindest limitiert werden können. Der Waldkauz kann direkt als Prädatör auftreten, aber auch die Ansiedelung durch seine Anwesenheit verhindern („Fear“) oder schon bestehende Vorkommen in ihrem Fortkommen beschneiden. Beispielsweise fanden SERGIO et al. (2009) in den italienischen Alpen bei der Zwergohreule die Distanz zur nächsten Waldkauz-Brut als maßgeblichen Prädiktor (Vorhersagevariable) für die Verteilung. Die Autoren hielten fest, dass neben der Habitat-Verfügbarkeit das Prädationsrisiko („Predation-Risk“) durch den Waldkauz die entscheidende Gefährdungsursache darstellte.

Ein weiteres Beispiel ist der massive Eingriff von Aaskrähen (*Corvus corone*) auf Gelege der Elster (*Pica pica*) wie auch die zu Nahrungsengpässen führende Konkurrenz in der freien Landschaft, wodurch echte „Feldelstern“ in vielen Gebieten fehlen oder sehr selten sind (BAUER et al. 2005). In Oberösterreich wurden eine Fülle analoger Untersuchungen durchgeführt und folgende Belege gefunden: (1) Die Limitierung einer Wanderfalken-Population (*Falco peregrinus*) durch Uhus (*Bubo bubo*; STEINER et al. 2006): Die Zahl besetzter Wanderfalken-Reviere hing von der Höhe des Uhu-Bestandes ab. Dies galt sowohl für die Kalkalpen als auch für die Mittelgebirge (H. Steiner, unpubl. Daten). (2) Die Limitierung einer Baumfalken-Population (*Falco subbuteo*) durch Habichte (*Accipiter gentilis*; STEINER 2009, 2014): Nähe sowie Besetzungsstatus der Habicht-Reviere beeinflussten die Besetzung der Baumfalken-Reviere. (3) Die Limitierung einer Sperber-Population (*Accipiter nisus*) durch Habichte (STEINER 2009, 2014): Nähe sowie Besetzungsstatus der Habicht-Reviere beeinflussten die Revierbesetzung, den Bruterfolg sowie die Altersstruktur beim Sperber. (4) Die Limitierung einer Wespenbussard-Population (*Pernis apivorus*) durch Habichte (STEINER 2014): Nähe sowie Besetzungsstatus der Habicht-Reviere beeinflussten die Lage der Wespenbussard-Reviere. Außerdem wurde der Befund erbracht, dass das Vorkommen von Bodenbrütern im Wald, namentlich von Raufußhühnern (Tetraonidae), nicht an den Orten der höchsten Nahrungsverfügbarkeit lag (STEINER et al. 2007); ähnliches galt für Bodenbrüter der Feldflur am Beispiel des Kiebitz (*Vanellus vanellus*; STEINER 2007, 2009, WÖHRER 2014). Beides kann wahrscheinlich plausibel mit Feinddruck erklärt werden, wofür aber weitere Untersuchungen nötig sind (H. Steiner, *in litt.*).

Noch komplexere Kaskaden sind von Mega-Prädatoren bekannt, wobei vor allem der Wolf (*Canis lupus*) besonders interessante Einblicke bietet. Einige (aber nicht alle) Studien legen für Nord-Amerika (v. a. Yellowstone National Park) nahe, dass Wölfe Wapitis (*Cervus canadensis*) nicht nur limitieren, sondern in offene, für die Hirsche leichter zu überwachende Areale abdrängen („Landscape-of-Fear“). Dadurch konnte sich an den Gewässern die Vegetation (*Salix* spp., *Populus* spp.) vom Verbiss erholen, was zu einer Zunahme von Singvögeln, Kanadischen Bibern (*Castor canadensis*) und folglich auch zu einem veränderten Wasser-Regime führte (MECH 2012). RIPPLE & BESCHTA (2006) zeigten zudem für einen weiteren Nationalpark (Zion), dass mit verstärktem Besucherdruck und damit einhergehenden Störungen die Dichte des Pumas (*Puma concolor*) ab-, und daraufhin die Abundanz des Maultierhirsches (*Odocoileus hemionus*) zunahm. Die Folge waren ein starkes

Abäsen einer dort beheimateten, flussbegleitenden Baumart (*Populus fremontii*, Frémont-Pappel) und einhergehend eine verstärkte Erosion der Uferbereiche, was sowohl die aquatische als auch terrestrische Biodiversität vor Ort negativ beeinflusste (vgl. auch SERGIO et al. 2006).

Auch hierzulande wären eine Fülle weitere Hypothesen zu prüfen, etwa der Einfluss von Füchsen (*Vulpes vulpes*) auf die auch arborealen, und damit auch für Gelege auf Bäumen gefährlichen Marder (*Martes* spp.) oder den möglichen Schutz von Kleineulen und Haselhühnern (*Bonasa bonasia*) und anderen Spezies durch den Habichtskauz (*Strix uralensis*) gegenüber Waldkauz (*Strix aluco*) bzw. Habicht (*Accipiter gentilis*) (vgl. z. B. LINDSTRÖM et al. 1995, HALME et al. 2004), dann wiederum das Verhältnis des Habichtskauzes zum noch größeren Uhu (*Bubo bubo*) etc.

In Summe zeigen sich äußerst komplizierte ökologische Zusammenhänge, wobei viele noch einer eingehenden Untersuchung harren. Man muss davon ausgehen, dass die (wesentlich leichter zu studierenden) letalen Eingriffe von Räubern sich häufig weniger gravierend auf die Lebensgemeinschaft auswirken wie Konkurrenz, Ausschluss und indirekte Effekte. Beispielsweise ist die Tötungsrate („Kill rate“) oft direkt mit der Anzahl der Räuber korreliert, während schon Einzelbegegnungen mit einem Prädator das Verhalten vieler potentieller Beutetiere verändern können (z. B. „Predator Pass-Along Effect“ oder der „Trafalgar Effect“, benannt nach einer Kriegstaktik von Vizeadmiral Horatio Nelson). NEWTON (2013) fand in einer Zusammenschau eine einprägsame Analogie: Nur die wenigsten Menschen werden im Straßenverkehr verletzt oder gar getötet, aber wir sind dennoch fast alle davon täglich betroffen. Verkehrsadern verändern unsere räumlichen Bewegungsmuster, wir halten uns an Ampeln, benutzen Schutzwege etc.

Trophische Netze haben ohne die Elimination von Top-Prädatoren durch den Menschen einen anderen Aufbau. Die Entfernung von Spitzen-Räubern kann gravierende indirekte Folgen haben, weil, infolge der Förderung von Meso-Prädatoren, nicht selten auch andere Taxa reduziert werden.

## 6.6 Der Mensch als Räuber

In der Definition des Räuberbegriffes (vgl. Kap. 4.1) wurden für diese Abhandlung (a) echte Räuber und (b) der Mensch unterschieden. Diese Unterscheidung ist zwar nicht durchgängig möglich, aber zumeist sinnvoll (*sensu* NEWTON 2013). Menschen könn(t)en Tier-Populationen zwar wie wildlebende Prädatoren beeinflussen, präzise, weit reichende Jagdwaffen und andere Hilfsmittel wie Nachtsichtgeräte, Fallen oder Gifte haben aber die Eingriffsmöglichkeiten stark erweitert. Da zumindest in der „Westlichen Welt“ derzeit keine Abhängigkeit der Ernährung des Menschen vom Jagderfolg bzw. den Beute-Beständen gegeben ist, war *Homo sapiens* in der Lage, Tierarten mehr oder weniger ohne negative Auswirkungen auf das eigene Fortkommen zu limitieren und auch auszurotten. Menschen sind also die einzigen Prädatoren, welche langfristig additive Sterblichkeits-Raten bei Beutetieren verursachen können, ohne dass die eigene Population von diesem „Over-Kill“ direkt negativ beeinflusst wäre.

Auch Prädatoren werden von Prädation durch den Menschen stark beeinflusst. In der Öffentlichkeit gut bekannt sind die, einer übolten Einstufung der Tiere in Schädlinge und Nützlige geschuldeten Schicksale von Bär (*Ursus arctos*), Wolf (*Canis lupus*) und Luchs (*Lynx lynx*) in Mitteleuropa, weniger die Vernichtungswelle gegenüber zahlreichen Greifvogel-Arten ab der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. GAMAUF (1991) berichtet für (das heutige) Österreich von rund 50.000 getöteten Greifvögeln pro Jahr ab etwa 1870 bis über die Jahrhundert-Wende hinaus.

Heute stehen in vielen Gebieten weltweit Bestrebungen im Vordergrund, sowohl dem Schutz von vor allem seltenen Prädatoren, als auch dem Wunsch nach Ausübung einer nachhaltigen Jagd von Beute-Beständen gerecht zu werden, also den Weg „From Conflict to Coexistence“ zu beschreiten (vgl. z. B. FASCIONE et al. 2004 oder eine entsprechende, rezent entstandene Plattform der Europäischen Union auf WEBSEITE 1). Auch im Österreichischen Jagdprüfungsbehelf (s. S. 134 in STERNATH 2014) findet sich folgender Satz: „Früher wurden Beutegreifer als Konkurrenten des Menschen oft rücksichtslos verfolgt; heute weiß man, dass jede Art ihren Platz und ihre Bedeutung innerhalb einer Lebensgemeinschaft hat.“

Nachfolgend sollen Jagdformen des Menschen beschrieben und ihr Einfluss auf Räuber- wie Beute-Populationen gleichermaßen skizziert werden.

#### 6.6.1 Klassische Bejagungsformen und Jagd-Management

Unter klassischer Bejagung wird hier die Verfolgung von Wildtieren mit Schusswaffen („Büchsen“ bzw. „Flinten“) nach mitteleuropäischen Gepflogenheiten und gesetzlichen Grundlagen verstanden. In Österreich werden Jagden häufig von Jagdgesellschaften gepachtet, ab zumeist 115 ha kann eine Eigenjagd angemeldet werden. Letztere Fläche muss zusammenhängend und jagdlich nutzbar sein und mindestens einer „Schalenwildart Estand und Äsung bieten“ (vgl. STERNATH 2014; R. K. Buschenreiter, schriftl. Mitt.). Jagdgesetzliche Bestimmungen werden auf Ebene der Bundesländer geregelt und differieren daher zum Teil in verschiedenen Gebieten Österreichs.

Auf Vögel wird hierzulande die Treib-, Streif-, Stöber- und Lockjagd (z. B. beim Haselhuhn, *Bonasa bonasia*) und das „Buschieren“ durchgeführt. Daneben gibt es auch spezielle Formen, z. B. das „Anspringen“ des Auerhahns (*Tetrao urogallus*). Andere bejagte Wildvogelarten sind Birkhühner (*Lyrurus tetrix*), Waldschnepfen (*Scolopax rusticola*), Ringeltauben (*Columba palumbus*), sowie diverse Enten, Gänse- und Rabenvögel. Es wird dabei praktisch ausschließlich erwachsenen Vögeln nachgestellt, rezent hat das Sammeln von Eiern (z. B. vom Kiebitz, *Vanellus vanellus*) oder das Ausnehmen von jungen Krähenvögeln für den Verzehr keinerlei Bedeutung mehr und ist auch verboten. In Österreich ist im Bundesland Niederösterreich (NÖ) ab 2008 die Sondersituation der legalen Bejagung eines Kontingents an Mäusebussarden (*Buteo buteo*) und Habichten (*Accipiter gentilis*) gegeben gewesen, eine Vorgangsweise welche in der Europäischen Union einzigartig dasteht und national wie international zumindest in ornithologischen Fachkreisen als besonders schwerer Rückschlag im Greifvogel-Schutz gesehen wurde. A. Gansterer (NÖ Landesjagdverband; schriftl. Mitt.) gibt für den Zeitraum insgesamt 1.132 Bussard- und 49 Habicht-Abschüsse an. Diese „NÖ Beutegreiferverordnung“ (6500/14-0) ist mit 15. Mai 2014 außer Kraft getreten, eine Neuverordnung liegt derzeit (Winter 2014) nicht vor. Unter verschiedenen jagdrechtlichen und naturschutzrechtlichen Voraussetzungen werden in den

einzelnen Bundesländern vor allem Rabenvögel (Corviden) und so genannte „Fischfresser“ (v. a. Graureiher, *Ardea cinerea*, und Kormoran, *Phalacrocorax carbo*) als Prädatoren unter den Vögeln bejagt. Dies führt in regelmäßigen Abständen zu Auseinandersetzungen zwischen Naturschützern und Jägern, die nicht selten medial ausgetragen werden. Von Seiten der Jägerschaft, der Grundeigentümer und verschiedener Nutzungsberechtigter wird die Bejagung von Rabenvögeln und diversen „Fischfressern“ als wichtiges Regulativ für „unnatürlich hohe Räuber-Populationen“ und als Schutz des persönlichen Eigentums (z. B. in Fischzuchtanlagen, bei Siloballen etc.) dargestellt. Viele Vertreter des Naturschutzes sehen darin eine sinnlose Massenverfolgung, wobei die eigentliche Problematik einer stark veränderten, intensiv genutzten Landschaft ignoriert wird. Eine sachliche Herangehensweise an das Thema scheitert dadurch oft an emotionalen Widerständen.

Durch ein Fütterungen, Abschusspläne, habitatverbesserende Maßnahmen und auch Prädatorenregulation umfassendes Management sollen aus jagdlicher Sicht selbst reproduzierende, frei lebende und nachhaltig bejagbare Bestände an Wildtieren gesichert, die Biodiversität erhöht und wertvolle Nahrungsmittel bzw. Wildnebenprodukte erzielt werden. Inzwischen dürfte in der Führung der Jägerschaft weitgehende Übereinstimmung dahingehend bestehen, dass Populationen weder von Beutetieren noch von Prädatoren nachhaltig geschädigt werden dürfen. Dies wird vor allem durch eine frühzeitige Herbst-Bejagung, wenn andere Mortalitäts-Ursachen noch nicht voll gegriffen haben und die Bestände auf einem Höhepunkt sind, und einen nicht additiven Eingriff erreicht. Eine solche Vorgehensweise ersetzt möglichst gut alle anderen Verlustursachen, ohne selbst eine additive Sterblichkeit zu verursachen. Dies wirft auch die Frage nach dem gerade noch verträglichen Eingriffsausmaß („Maximum Sustainable Yield“) auf, welches von den Jagdübungsberechtigten abgeschätzt oder berechnet werden muss. Unter der Voraussetzung großer, intakter Bestände und bei Herbstbejagung (siehe unten) kann die jagdliche Abschöpfung nach NEWTON (2013) bis maximal 25 bis 45 % bei Moorschneehühnern (*Lagopus lagopus*), Rebhühnern (*Perdix perdix*) und Stockenten (*Anas platyrhynchos*) betragen, bei weiblichen Fasanen (*Phasianus colchicus*) nur bis etwa 20 %.

Dabei ist zu bedenken, dass in der Praxis hier (a) nur tatsächlich erlegte und vom Jäger aufgenommene Individuen gezählt werden, genau genommen aber auch noch die Anzahl der (b) angeschossenen und (c) chronisch Blei-vergifteten (vgl. unten), erst später

verendenden Vögel mit kalkuliert werden müsste. Für den Fall (b) gibt es dabei nur wenige und vor allem auch sehr unterschiedliche Werte in der Literatur; NIEMAN et al. (1987) führen für diverse Wasservogel-Jagden in Kanada eine Spanne von 1/10 bis 2/5 an „angebleiten“ Vogelindividuen an.

Bei der Frage nach einem additiven jagdlichen Eingriff sind also im Wesentlichen Abschusszahlen im Bezug zum Beute-Bestand, aber auch phänologische Aspekte zu berücksichtigen. In einem experimentellen Ansatz konnte z. B. MCGOWAN (1975) zeigen, dass eine Entnahme von 40 % von Moorschneehühnern (*Lagopus lagopus*) im Herbst sich nicht, aber eine Entnahme von 40 % knapp vor der Brutzeit sehr stark negativ auf die Anzahl der Brutpaare auswirkten (vgl. detaillierte Ausführungen in Kap. 4.2).

Weitere Möglichkeiten den jagdlichen Eingriff zu minimieren sind etwa die Aussparung von „Rückzugsräumen“ (Schongebiete, welche auch als „Populations-Sources“ dienen) oder, bei polygamen Arten, die Konzentration auf die Männchen-Bejagung. Sind einige männliche Individuen vorhanden, können die Weibchen immer noch begattet werden. In diversen Studien (vgl. NEWTON 2013) konnte etwa bei einem Hennen-Überschuss von bis zu 2:1 bei Birkhühnern (*Lyrurus tetrix*) oder gar 10:1 bei Fasanen (*Phasianus colchicus*) kein Einfluss auf die Reproduktions-Leistung gefunden werden. Wie schon oben erwähnt, ist es allerdings bei manchen Arten wie dem Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) so, dass die (im Feld nicht einfach bestimmbaren) „Alpha-Hahnen“ für die Reproduktion besonders wichtig sind (z. B. HUBER 2014; H. Zeiler, pers. Mitt.).

Letztlich kommt man nicht umhin festzustellen, dass auf Grund der heute überholten Einteilung der Tierwelt in Schädlinge und Nützlinge auch durch legale Bejagung manche Arten von der heutigen Bundesfläche eliminiert wurden. Besonders hervorzuheben ist dabei der Bartgeier (*Gypaetus barbatus*), wo es bei dieser Art zu einer völligen Ausrottung kam. Ähnliche Schicksale erlitten Kaiser- (*Aquila heliaca*) und Seeadler (*Haliaeetus albicilla*), aber auch die Großräuber unter den Säugetieren. Weitere Arten wie der Steinadler (*Aquila chrysaetos*) wurden trotz besonders abgelegener Brutplätze in den Alpen an den Rand des Aussterbens gebracht. Die Rückkehr der genannten Spezies in den letzten Jahrzehnten zeigt, dass bei den meisten Arten eine entsprechende Habitat-Verfügbarkeit noch immer gegeben ist. Abgesehen von naturschutzfachlichen Aspekten und der ethischen Bedenklichkeit, verursachten diese Eingriffe massive Folgekosten, welche heute vor allem die öffentliche

Hand in Form von Schutzprojekten zu tragen hat. FREY (1998) bezifferte den Wert eines Bartgeiers zum Zeitpunkt der Freilassung auf rund 45.000 Euro, ein nach fünf Jahren erlegtes Individuum, unter Einbeziehung der Monitoring-Kosten, mit 72.625 Euro. Diese Angaben wurden für eine Gerichtsverhandlung in der Schweiz erhoben und von Experten der Schweizer Vogelwarte überprüft und anerkannt. In diese Kalkulation nicht einberechnet waren anteilige Gehaltskosten zweier Mitarbeiter der Veterinärmedizinischen Universität Wien bzw. der Eulen- und Greifvogelstation Haringsee, welche sich beide sehr intensiv mit diesem Projekt befassten (H. Frey, schriftl. Mitt.). Die Behandlung solcher Fälle und die Bekämpfung illegaler Eingriffe (Wilderei) bindet also darüber hinaus auch wertvolle Arbeitskraft im Naturschutz und in der Jagd.

Ökologisch betrachtet fällt auf, dass vor allem die Vorkommen großer, langsam reproduzierende Arten in wenigen Jahrzehnten gänzlich ausgelöscht werden konnten. Kleine bis mittelgroße Spezies haben höhere Nachwuchsraten, wobei etwa beim Habicht (*Accipiter gentilis*) die Summe aller Mortalitätsursachen bis maximal 35 % der Jungvögel im Herbst und Winter erreichen kann (d. h. ohne additiven jagdlichen Eingriff auf die Brut-Population), ohne dass es zu einem Populations-Rückgang kommt (KENWARD et al. 1991).

#### 6.6.2 Andere jagdliche Eingriffe und Trade-Offs

Eine weitere, durch die Jagd verursachte Problematik ist das sog. „Multi-Spezies Problem“. Dabei werden, bei legal durchgeführter Bejagung, seltene, geschützte Arten mit erlegt. Dies passiert vor allem dann, wenn die Jagd nicht selektiv und auf im Aussehen ähnliche Arten durchgeführt wird. Ein internationales Paradebeispiel ist der Abschuss von Zwerggänsen (*Anser erythropus*) in Blässgans-Trupps (*Anser albifrons*), kann aber auch zahlreiche Enten-Arten (z. B. die Moorente, *Anas nyroca*) oder andere Taxa wie die Doppelschnepfe (*Gallinago media*) bei der Waldschnepfen- (*Scolopax rusticola*) bzw. (im Ausland) Bekassinen-Jagden (*Gallinago gallinago*) betreffen. Ein analoges Problem ist bei der Fallenjagd gegeben, wo zum Beispiel EPPLE und Kollegen (2005) darauf hinwiesen, dass die „Nordische“ oder „Norwegische Krähenfalle“ keineswegs selektiv (und damit auch nicht EU-rechtskonform) ist und es „Beifänge“ von Greifvögeln und Eulen gibt. Zudem kann es dabei

zu extremen Stresssituationen bis hin zur Tötung kommen, weil Räuber- und Beutetiere gemeinsam in der Falle eingesperrt sind. Die Fallen werden bestenfalls zwei Mal täglich kontrolliert, oft aber seltener. Die Notwendigkeit der Fallenjagd auf Krähenvögel wird von Seiten der Jagd damit begründet, dass bei hohen Dichten von Krähenvögeln diese nicht effizient genug mit anderen Waffen limitiert werden können und eine Regulation zum Schutze des Eigentums, des Niederwildes und auch seltener Brutvögel notwendig sei.

Ein schon seit Jahren bekanntes Problem liegt in der Verwendung von Bleimunition. Bleischrote können als „Magensteinchen idealer Größe“ von Wasservögeln aufgenommen werden bzw. stecken in angeschossenem „Federwild“. Dazu finden sich Bleikugelfragmente in Aufbrüchen, „verludertem“, d. h. angeschossenen aber nicht gefundenen anderen Wildtieren. Top-Prädatoren wie der Seeadler (*Haliaeetus albicilla*) können durch Geschosse verwundete oder durch eine Blei-Intoxikation geschwächte Tiere wesentlich leichter fangen und fressen ohnehin regelmäßig und gerne Aas (vgl. MADSEN & NOER 1996 für verminderte Überlebensraten angeschossener Kurzschnabelgänse, *Anser brachyrynchus*). Das damit aufgenommene hochgiftige Schwermetall schädigt das Nervensystem, beeinträchtigt die Blutbildung, blockiert Enzyme und verursacht Magen-Darm-Beschwerden sowie Nierenschäden (O. Krone in PROBST et al. 2009). Bei akutem Verlauf kommt es zu einem Kreislaufkollaps, bei einer chronischen Erkrankung zu Problemen mit der Körper-Koordination und letztlich oft zur Erblindung. Rezent gibt es vermehrte Signale aus Jagdkreisen, diese Problematik, welche nicht zuletzt Großprojekte wie die Wiederansiedelung des Bartgeiers (*Gypaetus barbatus*) massiv gefährden könnte, zu beheben. Seit 1. Jänner 2012 gilt in Österreich eine Verordnung auf Basis des Bundeschemikaliengesetzes von 1996, welche die Verwendung von Bleimunition bei der Wasservogeljagd verbietet. Erfreulicher Weise gibt es viele Jäger, die einem Bleiverbot aus Naturschutzgründen sehr positiv gegenüber stehen und privat oder in Regionen (z. B. im Nationalpark Hohe Tauern) die Eigeninitiative ergreifen und nicht eine gesetzliche Regelung abwarten. Erwähnenswert dabei ist auch, dass der „teuerste Vogel“ der Welt gerade wegen der Blei-Intoxikation am Rande des Aussterbens steht: Das Schutzprogramm für den Kalifornischen Kondor (*Gymnogyps californianus*) kostet in jedem Jahr fünf Millionen Dollar, seit Beginn des Projekts in den 1980er Jahren wurden bereits mehr als 50 Millionen Dollar an Geldmitteln ausgegeben. Bei dieser Vogelart zeigen Modelle, dass ohne Lösung der Blei-Problematik eine sich selbst erhaltende Population unmöglich zu erreichen ist. Die letzten

Bestände können nur durch Auswilderungen, Zusatz-Fütterungen mit bleifreiem Aas und Einfangen und Entgiften der „Wildvögel“ aufrechterhalten werden (KRUMENACKER 2014).

Eine weitere Problematik kann die Nutzung der Landschaft durch einen Teil der Jäger dann darstellen, wenn lange Ansitze in eigentlich wenig begangenen bzw. erschlossenen Bereichen, also in die Rückzugsräume von störungssensiblen Tierraten, stattfinden. Dies gilt selbstverständlich auch für einen Teil anderer Nutzergruppen wie Fischer, Fotografen, Sportler, im Naturschutz Tätiger, Erholung Suchender etc. Vogelarten wie etwa Kaiser- (*Aquila heliaca*) oder Seeadler (*Haliaeetus albicilla*), Milane (*Milvus milvus* und *M. migrans*) etc. werden durch das Aufsuchen dieser Areale aktiv gestört und zum Abfliegen gezwungen, aber vor allem auch davon abgehalten bestimmte Gebiete, im schlechtesten Fall den Horst selbst, überhaupt aufzusuchen (passive Störung *sensu* MCGARIGAL et al. 1991). Insgesamt muss man festhalten, dass Studien zur Störungsbiologie besonders schwierig und zum Teil methodisch umstritten sind sowie häufig auch die Auswirkungen auf Populationsniveau in Frage gestellt werden. In der Fachwelt herrscht zwischenzeitlich aber weitestgehend Konsens darüber, dass oft nicht die Anzahl von oder eine gewisse Distanz zu dauerhaften Störungen, sondern „unvorhersehbare“ menschliche Aktivitäten besonders gravierende Auswirkungen haben.

Durch das Aussetzen von jagdbaren Vogelindividuen kann nicht nur das Räuber-Beute-Gefüge massiv verändert und alternative Beute verfügbar gemacht, sondern auch Krankheiten aus Zuchtanlagen in die Natur verschleppt werden. Dies betrifft etwa die in Großbritannien nachgewiesene Übertragung des Luftröhrenwurms *Syngamus trachea* von ausgesetzten Zuchtfasanen auf wilde Rebhühner (*Perdix perdix*; NEWTON 2013).

Eine weitere Form der Nachstellung ist der Einsatz von Giften in der Natur. Wenngleich dies heute verboten ist, stellen auch rezent noch illegal ausgelegte und in der Regel mit Carbamaten präparierte Köder ein massives Problem, vor allem für große Adler (z. B. PROBST et al. 2009), dar. Diese Todesart wurde in dieses Unterkapitel gestellt, weil keine Hinweise auf ein substantielles „Fremdverschulden“ gefunden werden konnten. Laut einer WWF Österreich internen Datenbank (C. Pichler, schriftl. Mitt.) waren alle bisher von der Exekutive ausgeforschten Täter Jäger bzw. Jagdkartenbesitzer. Analoges gilt auch für illegale Abschüsse (z. B. ein durch die Medien weithin bekannt gewordener Fall von 24 getöteten Greifvögeln im Burgenland im Sommer 2014; z. B. WEBSEITEN 3 & 4). Keineswegs soll aber der Jagd

kollektiv illegales Handeln unterstellt werden. Es wird lediglich festgehalten, dass nach heutigem Wissenstand bei diesen Delikten die „Schwarze Schafe“ überwiegend in Kreisen der Jägerschaft zu finden sind und ein entschiedenes Vorgehen der Behörden und der Jagd-Führung gegen die Verantwortlichen eingefordert wird. Insgesamt muss davon ausgegangen werden, dass die Kenntnisse über illegale Eingriffe nur die „Spitze des Eisbergs“ betreffen und langsam reproduzierende *k*-Strategen wie große Adler durch diesen Mortalitätsfaktor auch heute noch substantiell in ihrer Ausbreitung gehindert werden. Beispielsweise hat man in Österreich durch die Telemetrie von jungen Kaiseradlern (*Aquila heliaca*) erste, erschreckende Eindrücke gewonnen. Von sieben besenderten Adlern wurden sechs illegal getötet, keiner der Vögel wurde älter als zwei Jahre. Der siebente Vogel ist mit Stand Dezember 2014 auch erst im 2. Kalenderjahr. In Bulgarien besenderte Kaiseradler ( $n = 20$ ) hatten vom 1. bis zum 3. Kalenderjahr Überlebensraten von 59,1 %, 83,3 % bzw. 80,0 % (STOYCHEV et al. 2014), Hauptverlustursache war auch nicht illegale Verfolgung sondern der Stromtod an ungesicherten Mittelspannungsmasten.



**Abb. 3: Der Östliche Kaiseradler, einer der seltensten Brutvögel Österreichs, ist noch immer von illegaler Verfolgung betroffen. Foto M. Dvorak / BirdLife Österreich**

Rezente wurde von SELVA et al. (2014) ein bisher wenig beachtetes Problem, die Anlockung von Prädatoren durch Wildfütterungen beleuchtet. Die Autoren konnten mit Kunstnestern und Wildkameras zeigen, dass die Prädationsrate für Bodennester bis etwa einen Kilometer von den Wildfütterungen signifikant erhöht war, weil diverse Räuber (Vögel und Säuger) durch das hohe Nahrungsangebot zunächst angelockt wurden, dann aber auch die leicht verfügbaren Bodeneier als alternative Beute nutzten. In den Alpen etwa drängt sich geradezu die Frage nach einem möglichen Einfluss von Rotwild-Fütterungen (*Cervus elavus*) auf den Auerhuhn-Bestand (*Tetrao urogallus*) auf.

Auf die veränderten trophischen Netze durch Bejagung von (Top-)Prädatoren wurde schon ausführlich in Kap. 5.5 eingegangen. Hier kann nur nochmals auf den massiven Forschungsbedarf zu dieser komplexen Thematik hingewiesen werden. Die verschiedenen Auswirkungen der Jagd werden in einem Positionspapier von BirdLife Österreich behandelt werden, hier sollte gemäß der Fragestellung nur der Mensch als Prädatore beleuchtet werden.

### **6.7 Reduktion des Prädatoren-Einflusses**

Aus theoretischen Überlegungen und praktischen Erfahrungen können eine Fülle von Möglichkeiten zur Minimierung des Einflusses von Beutegreifern abgeleitet werden. Grob sind diese hier auch nach ihrer Priorität für den Naturschutz gereiht.

1. Zweifellos zentral ist das Ansinnen eines großflächigen Lebensraum-Schutzes. Wenn ausreichend intakte Lebensräume vorhanden sind, ist der Einfluss der Prädatoren auf diese Quell-Populationen („Sources“) oft gering(er) (GIBBONS et al. 2007, PARK et al. 2008). Die Gefahr von Zufallseffekten und des Geratens in die „Predation Trap“ (vgl. Kap. 4.2.4) sind deutlich minimiert, größere Beute-Gruppen können sich oft effizienter gegen Räuber wehren. Auf Grund der genauen Kenntnisse über die Biologie vieler Vogelarten können dabei aut-ökologische Maßnahmen ergriffen werden, häufig ist es aber auch die Ausweisung von Schutzgebieten wie NATURA

2000 bzw. die Aufwertung der freien Landschaft. Im letzteren Fall geht es nicht nur um Habitat-verbessernde Maßnahmen im engeren Sinne, sondern um die Reduktion der technischen Pollution (hohe, in den Luftraum ragende Strukturen, Verdrahtung etc.) und umsichtige infrastrukturelle Planungen, eine Raumordnung nach dem Vorsorgeprinzip, die rechtzeitige Anlage von Ausgleichs- bzw. Ersatzlebensräumen in Verfahren, die Reduktion von Bioziden etc. etc. Oberstes Ziel muss es immer sein, Populationen gar nicht erst in eine prekäre Schutzproblematik zu bringen!

2. Die Entnahmerate von Prädatoren kann zuweilen auch durch gezielte, punktuelle Lebensraum-Veränderungen überraschend stark beeinflusst werden. KENWARD et al. (2001) stellten fest, dass Mäusebussarde (*Buteo buteo*) in Süd-England 4,3 % der Jungfasanen (*Phasianus colchicus*) im unmittelbaren Bereich von Auswilderungsvoliereen entnahmen. Legte man letztere aber so an, dass in der Nähe besonders viel Unterholz, aber keine hohen, durch ihre geschlossenen Kronen den Bussarden Deckung bietende Laubbäume vorhanden waren, dann sank dieser Wert gegen 0 %.
3. Menschen können durch ihre bloße Anwesenheit „Landschaften-der-Angst“ (siehe Kap. 6.5) generieren, wie etwa RÖSNER und Kollegen (2013) am Beispiel des in Mitteleuropa seltenen und in Abnahme begriffenen Auerhuhns (*Tetrao urogallus*) darstellen konnten. Dabei werden die Vögel häufig zur Flucht gezwungen, haben eine niedrigere Futteraufnahme-Rate, können eigentlich besonders geeignete Habitat-Teile nicht aufsuchen, zeigen aber auch eine geringere Aufmerksamkeit gegenüber Prädatoren. Durch geeignete Maßnahmen der Entstörung, durch Besucherlenkung, die Ausweisung von Wildschutz- und Prozessschutz-Zonen etc., kann also letztlich auch das Prädationsrisiko herabgesetzt werden.
4. Wie in Kap. 6.5 zumindest ansatzweise gezeigt werden konnte, sind viele Top-Prädatoren für die Reduktion von Meso-Prädatoren verantwortlich, wodurch der Prädationsdruck auf verschiedene Beutetiere reduziert werden kann. Abgesehen davon, dass Großräuber in den Augen vieler Menschen *per se* ihr Recht auf ein Dasein in den ihnen angestammten Lebensgemeinschaften haben (vgl. auch HABENICHT 2005), ist dies ein weiterer zu beachtender Aspekt.
5. Neben den in Punkt vier beschriebenen zwischenartlichen Mechanismen, erlaubt eine ungestörte Populationsdynamik auch intraspezifische Regulationen.

Beispielsweise reduziert die Etablierung eines stabilen Aaskrähen-Reviersystems (*Corvus corone*) die Möglichkeit der Einwanderung von Nicht-Brüter-Schwärmen und damit die Krähen-Dichte überhaupt (REICHHOLF 2009).

6. Eine jagdliche Reduktion von Prädatoren wird in NGO-Kreisen häufig als letztes Mittel zum Schutz von Beute-Tieren oder auch menschlichen Gütern angesehen. Entsprechend sind aus Sicht vieler NGOs alternative Lösungsvorschläge zu erarbeiten, zu erproben und einzusetzen. Von den bereits erwähnten, besonders wichtigen Habitat-verbessernden Maßnahmen reicht das von staatlich finanzierter Überspannung von Teichwirtschaften gegen Fischjäger wie Graureiher (*Ardea cinerea*), Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) oder Fischotter (*Lutra lutra*; vgl. AMT DER NÖ LANDESREGIERUNG 2012) und Elektrozäunen beim Kiebitz-Schutz (*Vanellus vanellus*; z. B. RICKENBACH et al. 2011), über Ablenkfütterung für Aaskrähen (*Corvus corone*) in der sensiblen ersten Wuchsphase von Biomais, Langgras-Programmen auf Flughäfen zur Abwehr von Vogelschwärmen bis hin zum Beschuss von Bären (*Ursus arctos*) mit Gummigeschossen nahe bei Bienenhütten und Wildfütterungen. Die Konditionierung einer Geschmacksaversion bei Räubern gegenüber Beutevogel-Eiern ist noch im Versuchsstadium (GIBBONS et al. 2007). Hauskatzen (*Felis silvestris* f. *catus*) die Glöckchen, „elektronische Audio-Halsbänder“ oder „CatBib Pounce Protectors“ tragen können relativ effektiv vom Kleinvogel-Fang abgehalten werden (NELSON et al. 2005, CALVER et al. 2007; vgl. aber auch BONNINGTON et al. 2013 für nicht-letale bzw. indirekte Effekte). Aus Sicht der Jagd ist Prädatorenregulation ein Teil des jagdlichen Managements mit dem Ziel nachhaltig bejagbare Bestände an Wildtieren zu sichern und gleichzeitig die Biodiversität und damit den Bestand an seltenen Brutvögeln zu fördern. BirdLife Österreich plant zur Thematik der Prädatorenregulation ein eigenes Positionspapier.
7. Letztlich muss auf den enormen Bedarf an weiterführenden Untersuchungen hingewiesen werden (z. B. MÄCK & JÜRGENS 1999, VALKAMA et al. 2005, QUINN et al. 2008). Es gibt noch immer zu wenige, experimentelle oder vergleichende Studien und technische Forschung welche sich mit nicht-letalen Abwehrmethoden gegenüber Räubern und dem sehr bedeutenden Zusammenhang von Habitat-Variablen mit dem Prädatoren-Einfluss beschäftigen!



**Abb. 4 & 5:** Räuber-Beute-Interaktionen sind aufwendig zu studieren und Einzelbeobachtungen oft schwer zu interpretieren. Das Bild links suggeriert den Angriff eines Mäusebussards (*Buteo buteo*) auf einen ausgewachsenen Feldhasen (*Lepus europaeus*), in Wirklichkeit vertreibt aber der Hase den Greifvogel (rechts). Vermutlich sind zu schützende Jungtiere in unmittelbarer Nähe. Fotos: F. Kovacs / Nationalpark Donau-Auen

## 7. SYNOPSIS

Nachfolgend wird versucht, die komplexe Thematik der Prädation, im für diese Studie gewählten Rahmen, zusammenfassend darzustellen. Dies geschieht in Form häufig gestellter Fragen, wodurch die Verständlichkeit verbessert werden soll. Auf ein umfangreiches Anführen von Literaturzitate wird hier verzichtet, der Lesefluss steht im Vordergrund. Alle Ausführungen sind im Prinzip den vorangegangenen Kapiteln entnommen und können dort vertiefend nachgelesen werden.

### 7.1.1 Welche Regulierungsmechanismen und Mortalitätsursachen gibt es?

**Prädation ist nur eine von vielen Verlustursachen bei Vögeln und anderen Taxa.** Ohne Anspruch auf Vollständigkeit werden Vogel-Populationen etwa auch durch Habitatverlust, Nahrungsmangel, fehlende Brutplätze, extreme Wetterereignisse, den Befall mit Parasiten, die Konkurrenz mit anderen Arten etc. limitiert.

Häufig beschränkt sich die Spezies durch **innerartliche Dichte-abhängige Mechanismen** selbst, wobei beim Anstieg von Individuen in einer Population der Kampf um Ressourcen wie Beute, Nistmöglichkeiten, Brutpartner etc. verstärkt wird. Dadurch kommt es zu einem Rückgang der Lebenserwartung, der Produktivität u. s. w.

In Summe ergibt sich ein ausgesprochen komplexes Bild, Interkorrelationen zwischen den einzelnen Faktoren sind häufig.

### 7.1.2 Was ist ein Prädator?

Es gibt zahlreiche Räuber-Definitionen. Im Sinne der Aufgabenstellung wurde hier der Begriff eher eng gewählt. **Als Prädatoren werden echte Räuber und der Mensch angesehen.** Echte Räuber zeichnen sich in der Regel dadurch aus, dass sie verschiedene Organismen bejagen, diese gleich nach dem Angriff töten und ganz oder zumindest teilweise fressen.

### 7.1.3 Wie kann und soll Prädation untersucht werden?

Vermutlich wegen spektakulärer Einzelbeobachtungen ist gerade die Prädations-Thematik mit vielen anekdotenhaften Sichtungen und (darauf folgenden) unzulässigen Verallgemeinerungen konfrontiert. Es fehlen also nicht selten ein entsprechendes Untersuchungs-Design, ausreichende Stichprobengrößen, statistische Absicherungen, die saubere Trennung von Ursache und Wirkung etc. Für weitere Details siehe NEWTON (2013).

Umso wichtiger war und ist es, diesen Tendenzen mit modernen Forschungsmethoden entgegen zu wirken und diese wissenschaftlichen Ergebnisse auch entsprechend aufzubereiten und zu publizieren. Man kann durchaus behaupten, dass dies in vielen Bereichen gelungen ist. Wir verfügen heute über **Rupfungs-Analysen von Beutetieren im zum Teil gigantischen Ausmaße** (z. B. 68.070 Beute-Tiere des Waldkauzes, *Strix aluco*, in OBUCH 2011), über **Telemetrie-Studien mit enormen Stichproben** (z. B. > 1.000 besendete Rebhühner, *Perdix perdix*, bei BRO et al. 2001) und über **Untersuchungen mit einem sehr aufwändigen, ausgeklügelten experimentellen Ansatz oder zwischen Probeflächen vergleichendem Charakter** (z. B. MARCSTRÖM et al. 1988). Darüber hinaus werden ontogenetische (Ei, Küken oder adultes Beute-Tier) und phänologische (Entnahmeraten zur oder nach der Brutzeit) Aspekte, eine möglichst exakte Bestimmung der Räuber-Taxa und viele andere potentielle abhängige Variablen beachtet.

Wissenschaftstheoretisch betrachtet befindet man sich also in einem Wechselspiel zwischen dem „Einbau“ von detaillierten Einzelfallstudien in das Gesamtkonzept der Prädations-Forschung (Induktion) und der Ableitung von Fragestellungen und Interpretationen aus letzterem (Deduktion).

#### 7.1.4 Was ist additive bzw. kompensatorische Sterblichkeit?

Für die tiefgreifende Beschäftigung mit der Prädatoren-Thematik ist ein Verständnis der Begrifflichkeiten **additive** bzw. **kompensatorische Sterblichkeit** unumgänglich. Es ist nicht nur nötig um populationsbiologische Abläufe zu verstehen, sondern ausgesprochen hilfreich zur Versachlichung von oft emotionsgeladenen Diskussionen zum Einfluss von Räubern.

**Unter additiver Sterblichkeit versteht man, dass Vogel-Populationen durch Prädation unter die eigentliche Tragfähigkeit des Lebensraums reduziert werden.** Freie Territorien in geeigneten Habitaten können nicht besetzt werden, weil zu viele Individuen von Räubern getötet wurden.

**Unter kompensatorischer Sterblichkeit versteht man, dass durch Prädation lediglich andere Mortalitätsursachen (vgl. 7.1.1) vorweggenommen werden.** In unseren

Breitengraden werden oft Individuen erbeutet, welche ansonsten durch Nahrungsmangel im Winter ohnehin gestorben wären.

#### 7.1.5 Veränderte Beute-Bestände: wie können Räuber reagieren?

Ganz allgemein können Prädatoren eine **numerische** und / oder eine **funktionelle Reaktion** zeigen. Räuber verändern als entweder ihre eigene **Zahl** (durch Veränderung der Immigrations-, Emigrations-, Natalitäts- und Mortalitäts-Raten) und / oder die Wahl ihrer Nahrung (**Konzept der alternativen Beute**).

#### 7.1.6 Der direkte Räuber-Einfluss: welche Szenarios gibt es?

- (A) **Keine Entnahme:** Prädatoren können **keinen Einfluss** auf andere Taxa haben. Abgesehen von den (vielen) Fällen, wo sympatrische Begleitarten als Beute ungeeignet sind (z. B. weil während der gesamten Ontogenese zu groß), kann die Entnahmerate bei geringer Raum-Zeitlicher-Überschneidung, bei besonderer Seltenheit von Räuber und Beute etc. zumindest **temporär** gegen Null gehen.
- (B) **Kompensatorische Sterblichkeit I:** Wenn Prädation nachbrutzeitlich die Beute-Bestände unter die Habitat-Tragfähigkeit verkleinert, aber die Brut-Bestände gleich hoch bleiben, haben Räuber den Brutbestand im ökologischen Sinne nicht limitiert (= die Population wird auf Dauer nicht reduziert). Konzeptuell ist dieses Szenario nur dann möglich, wenn die herbstliche Prädation nicht zur dichteabhängigen Wintersterblichkeit additiv ist.
- (C) **Kompensatorische Sterblichkeit II:** Prädation minimiert Brut-Bestände unter die Habitat-Tragfähigkeit, ohne aber die nachbrutzeitlichen Beute-Bestände zu beeinflussen. Dieser (seltener) Fall tritt ein, wenn die Prädation durch dichteabhängige Prozesse (z. B. ein höherer Bruterfolg der reduzierten Brutpaare) in der Brutzeit kompensiert wird.

- (D) **Oszillation:** Besonders ausgeprägte Schwankungen bei Beutetieren und Räubern wurden in nördlichen, boreal-arktischen Lebensräumen festgestellt und viele Befunde deuten darauf hin, dass ausgeprägte Zyklen weiter im Süden durch eine große Anzahl verschiedener Prädatoren mit breitem Beute-Spektrum verhindert werden. Man unterscheidet generell zwischen einem nur **primären** und einem zusätzlichen, **sekundärem Beute-Zyklus**. Erster Fall betrifft vor allem **spezialisierte** Räuber mit einer sehr eingeschränkten Nahrungsbasis (z. B. Gerfalke, *Falco rusticolus* und Schneehühner, *Lagopus* spp.), zweiter Fall opportunistisch jagende Prädatoren (**Generalisten**) mit Beute-Tieren auf verschiedenen trophischen Stufen. Als Beispiel sei der Zusammenhang Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Mäuseartige (Microtinae) und Raufußhühner (Tetraonidae) genannt, wo der Fuchs nach dem Zusammenbruch von Wühlmaus-Peaks (auch) zu den Hühnervögeln wechselt. Werden die Mäuse wieder häufiger, „swicht“ der Fuchs erneut und die Raufußhuhn-Bestände können sich erholen u. s. w.
- (E) **Additive Sterblichkeit:** In diesem Fall reduziert Prädation sowohl in der Brutzeit als auch im restlichen Jahr die Beutetier-Bestände unter die Tragfähigkeit des Lebensraumes („Carrying Capacity“). Hier können kompensatorische Effekte nicht mehr voll ausgleichend wirken, es ist das ganze Jahr über substantiell weniger Beute vorhanden als wie es ohne Einfluss der Räuber gegeben wäre. Oft kommt es dabei zu einem **Equilibrium-Level** der Beute-Tiere unter der Habitat-Tragfähigkeit. Nach heutigem Forschungsstand kann dieser verschiedene Zustände annehmen, so knapp unter der „Carrying Capacity“ (häufig bei guter Habitat-Ausstattung), aber auch auf einem sehr niedrigen Niveau (sog. **Räuber-Falle** oder **Predation Trap**).
- (F) **Elimination:** Unter bestimmten Umständen können Räuber ihre Beute in gewissen Arealen oder überhaupt gänzlich ausrotten. Solche Fälle kommen in Mitteleuropa auf größerer Fläche praktisch nicht vor (z. B. MÄCK & JÜRGENS 1999), sondern betreffen bei Populationen oft kleine Restvorkommen (z. B. einer Limikolen-Spezies, Charadrii) bzw. bei Arten in ihrem Gesamtbestand in der Regel Inselfituationen (v. a. durch Einführung von Hauskatzen, *Felis silvestris* f. catus; vgl. auch KEGEL 2013).

7.1.7 Beispiele additiver bzw. kompensatorischer Sterblichkeit: gibt es generelle Regeln?

Auf Grund der enormen Bedeutung für das Verständnis des Einflusses von Prädatoren, sollen hier einige wenige Studien zur additiven bzw. kompensatorischen Sterblichkeit angeführt werden (Tab. 4). **Wichtig ist dabei festzustellen, dass Prädationsraten (in Prozent) per se noch keine Auskunft über den Einfluss von Räubern geben.** In vitalen Populationen von Arten mit hoher Produktivität können oft erstaunlich hohe Entnahmeraten toleriert werden. Ob es zu einer additiven Entnahme kommt, ist von vielen Faktoren abhängig, man kann dennoch generell festhalten, dass **Bodenbrüter wie Hühnervögel, Watvögel und auch die Großtrappe (*Otis tarda*) gefährdeter** sind (z. B. LANGGEMACH & BELLEBAUM 2005, VALKAMA et al. 2005, GIBBONS 2007; vgl. PARK et al. 2008).

Tab. 4: Auflistung von Studien, welche besonders geeignet sind, den Unterschied von kompensatorischer und additiver Sterblichkeit zu veranschaulichen.

Interaktions-Typ	Räuber	Beute	Entnahmerate(n)	Kommentar	Quelle
Kompensatorisch	Sperber	Kohl- & Blaumeise	18-34 % bzw. 18-27 %	Entnahme v. a. von flüggen Jungvögeln	PERRINS & GEER 1980
Kompensatorisch	Mensch	Kohlmeise	60 %	Experimentelle Reduktion des Bruterfolgs	KLUIJVER 1966
Additiv	Boden-Prädatoren & Greifvögel, v. a. Weihen	Rebhuhn	25 % bis 65 %	Telemetrie zur Brutzeit (über 1.000 Hennen); keine anderen Todesursachen festgestellt	BRO ET AL. 2001
Additiv	Kornweihe & Wanderfalke	Moorschneehuhn	30 % der Brutvögel + 37 % der Jungvögel	Insgesamt wurde die Dichte im Herbst um rund 50 % reduziert	REDPATH & THIRGOOD 1997

### 7.1.8 Der indirekte Einfluss von Prädatoren: was sind „Landschaften-der-Angst“ und trophische Kaskaden?

Bisher wurde nur der direkte Effekt, also die Tötung des Beutetieres besprochen. In vielen, vermutlich in den bei Weitem überwiegenden Fällen, sind aber **indirekte Einflüsse** von wesentlich größerer Bedeutung. Durch die Anwesenheit des Räubers werden andere Spezies aus gewissen Habitatteilen ausgeschlossen, zu Verhaltensänderungen gezwungen (z. B. häufigeres Sichern) etc., was man heute fachlich unter Begriffen wie „**Landscape-of-Fear**“ oder „**Predation-Risk-Landscape**“ subsummiert. In Summe führt dies zu einer veränderten Artenzusammensetzung bzw. anderen raum-zeitlicher Nutzung der Landschaft, letztlich können Beute-Populationen in ihrer Verbreitung oder Reproduktionsleistung (positiv oder negativ) beeinflusst werden.

Ähnlich verhält es sich bei **trophischen Kaskaden**, wenn **Top-Prädatoren** kleinere **Meso-Prädatoren** nicht nur durch Tötung reduzieren, sondern sie aus gewissen Arealen ausschließen. Dies wirkt zurück auf die Zusammensetzung der Beutetiere und damit der Artengarnitur in einem Gebiet überhaupt. Erste Forschungsergebnisse legen dabei nahe, dass in Gegenwart von Spitzen-Prädatoren die **Biodiversität** steigt (SERGIO et al. 2005, 2006).

Zudem konnten OCKENDON et al. (2014) in einer rezenten Meta-Analyse zeigen, dass sich, insbesondere für Taxa höherer trophischer Niveaus, im Zuge der sich verändernden Klimabedingungen nicht nur die Nahrungsverhältnisse, sondern auch Einfluss und Mechanismen der Prädation verstärken bzw. verändern (werden).



**Abb. 6: Völlig ausgeräumte, intensiv bewirtschaftete Landschaften bieten zu wenig Nahrung und Brutmöglichkeiten. Rebhühner können hier, auch in der Abwesenheit von Räubern, keine vitalen Populationen aufbauen. Foto: D. Tipling / RSPB**

#### 7.1.9 Wie kann man den Einfluss von Prädatoren reduzieren?

**(A) Schaffung und Erhaltung intakter Lebensräume:** In den überwiegenden Fällen ist und bleibt die wichtigste Maßnahme zur Reduktion des Einflusses von Prädatoren die Schaffung bzw. Erhaltung großer, intakter Lebensräume. Dort können Beutetiere

„Sources“ mit großer Reproduktionsleistung aufbauen, die Verteidigungsleistung ist erhöht, Zufallseffekte sind minimiert und selbst bei einem additiven Eingriff der Räuber ist die Wahrscheinlichkeit eines Equilibrium Levels der Beute-Population nahe der Habitat-Tragfähigkeit (und nicht in einer Predation Trap mit nur wenigen Individuen) wesentlich größer.

**(B) Entstörung:** Menschen können in der Landschaft wie Top-Prädatoren wirken und zum Ausschluss von Beutetieren aus eigentlich gut geeigneten Habitat-Teilen führen. Dies ist etwa für Auerhühner (*Tetrao urogallus*) belegt und zeigt wie wichtig Maßnahmen wie Besucherlenkung oder Prozessschutzzonen sind. Interessensgruppen wie Jägern, Fischern, Naturliebhabern, Sportlern etc. sollte klar sein, dass sie durch ihre teilweise besondere Raumnutzung abseits viel begangener bzw. befahrener Wege auch selbst nicht unwesentlich zu einer „Landscape-of-Fear“ beitragen können.

**(C) Rückkehr der Top-Prädatoren:** Durch Top-Down-Effekte können Spitzen-Prädatoren Meso-Prädatoren minimieren, aber auch aus Landschaftsteilen ausschließen. Dies führt zu einem veränderten Gefüge der Artengemeinschaft und es gibt heute gute Hinweise dafür, dass Mega-Prädatoren die Biodiversität in ihren Verbreitungsgebieten insgesamt steigern. Abgesehen von dem von vielen NGOs grundsätzlich eingeforderten Recht der Großräuber auf eine Rückkehr nach Österreich, sind in einer Phase der Abnahme vieler Arten auch solche Überlegungen angebracht.

**(D) Technische Maßnahmen und jagdliche Reduktion:** Häufig wird aus Sicht der Naturschutzorganisationen die Tötung von Räubern als letztes Mittel zum Schutz von Beute-Tieren oder menschlichen Gütern angesehen. Demnach sollen vor einer Tötung andere mögliche Mittel eingesetzt werden. Diese reichen von Habitat-Veränderungen (Langgras-Programme auf Flughäfen, Entfernung von Warten bei Limikolen-Brutplätzen etc.), Ausschluss (Anti-Fischfresser-Überspannungen an Fischteichen etc.), Steuerung durch Ablenkfütterungen (z. B. bei Aaskrähen, *Corvus corone*, Gänsen, *Anser spp.*, Kranichen, *Grus grus*, etc.), über Vergällung (Konditionierung einer Geschmacksaversion gegenüber von Beutetier-Eiern) bis hin zu Vergrämung (etwa Glöckchen oder elektronische Halsbänder bei Hauskatzen, *Felis silvestris f. catus*). Aus Sicht der Jagd ist Prädatorenregulation ein Teil des jagdlichen

Managements mit dem Ziel nachhaltig bejagbare Bestände an Wildtieren zu sichern und gleichzeitig die Biodiversität und damit den Bestand an seltenen Brutvögeln zu fördern. BirdLife Österreich hat dafür ein eigenes Positionspapier in Vorbereitung.

**(E) Forschung:** Last but not least muss auf den immer noch dringenden Forschungsbedarf aufmerksam gemacht werden (vgl. PARK et al. 2008). Weitere Studien sind besonders im Hinblick auf das Zusammenwirken von Habitat-Merkmalen (und deren Veränderung) und dem Prädations-Risiko nötig. Dies würde nicht nur das Portfolio an möglichen Management-Maßnahmen beträchtlich erweitern, sondern auch substantiell zur Deeskalation der oft emotionsgeladenen Räuber-Beute-Diskussion führen!

## **8. Dank**

Wir danken ganz besonders Fr. DI Dr. Enrica Seltenhammer, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, welche dieses Projekt mitinitiiert und maßgeblich unterstützt hat.

## 9. Literatur

- AMT DER NÖ LANDESREGIERUNG – ABTEILUNG NATURSCHUTZ (2012): Fischotter in Niederösterreich. Informationsbroschüre 2012. 2. Auflage. – St. Pölten, 31 S.
- ANGELSTAM P., LINDSTRÖM E. C. & WIDÉN P. (1984): Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. – *Oecologia* 62: 199–208.
- AUSDEN M., BOLTON M., BUTCHER N., HOCCOM D. G., SMART J. & WILLIAMS G. (2009): Predation of breeding waders on lowland wet grassland – is it a problem? – *British Wildlife*: 29–38.
- BAINES D. (1990): The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing *Vanellus vanellus* on upland grasslands. – *J. Anim. Ecol.* 59: 915–929.
- BAINES D. (1996): The implications of grazing and predator management on the habitats and breeding success of Black Grouse *Tetrao tetrix*. – *J. Appl. Ecol.* 33: 54–62.
- BAUER H.-G., BEZZEL E. & FIEDLER W. (2005): Das Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Alles über Biologie, Gefährdung und Schutz. Band 2: Passeriformes – Sperlingsvögel. – AULA-Verlag, Wiebelsheim, 622 S.
- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R. (1991): Ökologie. Individuen – Populationen – Lebensgemeinschaften. – Birkhäuser Verlag, Berlin, 1.024 S.
- BEVANGER K. (1995): Estimates and population consequences of tetraonid mortality caused by collisions with high tension power lines in Norway. – *J. Appl. Ecol.* 32: 745–753.
- BIJLSMA R. G. (1980): Predation by large falcons on wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania. – *Ardea* 78: 75–82.
- BOLTON M., TYLER G., SMITH K. & BAMFORD R. (2007): The impact of predator control on Lapwing *Vanellus vanellus* breeding success on wet grassland nature reserves. – *J. Appl. Ecol.* 44: 534–544.

- BONNINGTON C., GASTON K. J. & EVANS K. L. (2013): Fearing the feline: domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species. – J. Appl. Ecol. 50: 15–24.
- BRO E., REITZ F., CLOBERT J., MIGOT P. & MASSOT M. (2001): Diagnosing the environmental causes of the decline in Grey Partridge *Perdix perdix* in France. – Ibis 143: 120–132.
- BRYANT D. M. & JONES G. (1995): Morphological changes in a population of Sand Martins *Riparia riparia* associated with fluctuations in population size. – Bird Study 42: 57–65.
- CABEZA M., ARPONEN A. & VAN TEEFFELEN A. (2008): Top predators: hot or not? A call for systematic assessment of biodiversity surrogates. – J. Appl. Ecol. 45, DOI.: 10.1111/j.1365-2664.2007.01364.x
- CALVER M., THOMAS S., BRADLEY S. & McCUTCHEON H. (2007): Reducing the rate of predation on wildlife by pet cats: The efficacy and practicability of collar-mounted pounce protectors. – Biol. Conserv. 137: 341–348.
- COOPER J. E. & PETTY S. J. (1988): Trichomoniasis in free-living Goshawks (*Accipiter gentilis gentilis*). – J. Wildl. Dis. 24: 80–87.
- CRESSWELL W. (1994): Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of Skylark (*Alauda arvensis*) on attack by Merlins (*Falco columbarius*). – Behav. Ecol. & Sociobiol. 34: 217–223.
- ELLENBERG H., GAST F. & DIETRICH J. (1984): Elster, Krähe und Habicht: ein Beziehungsgefüge aus Territorialität, Konkurrenz und Prädation. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 12: 319–330.
- EPPEL W., HELB H.-W. & MÄCK U. (2005): Zur Selektivität und Eignung der Norwegischen Krähenmassenfalle unter Berücksichtigung von Aspekten des Tierschutzes und Artenschutzes – dargestellt am Beispiel eines Projekts zum Rabenkrähen- und Elstern-Massenfang der Jägerschaft im Landkreis Leer/Ostfriesland/Niedersachsen. – Ber. Vogelschutz 41: 45–63.
- ERRINGTON P. L. (1946): Predation and vertebrate populations. – Quart. Rev. Biol. 21: 147–177 & 221–245.

- FASCIONE N., DELACH A. & SMITH M. E. (2004): People and Predators. From Conflict to Coexistence. – Island Press, London, 285 pp.
- FLADENHOFER H. (2013): Waldbau im Auerwildlebensraum. – Kärntner Jäger 212: 7–8.
- FLETCHER K., AEBISCHER N. J., BAINES D., FOSTER R. & HOODLESS A. N. (2010): Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. – J. Appl. Ecol. 47: 263–273.
- FOSTER W. A. & TREHERNE J. E. (1981): Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. – Nature 293: 466–467.
- FREY H. (1998): Estimation of the costs for captive bred Bearded Vultures within the framework of the European Bearded Vulture project. – Foundation for the Conservation of the Bearded Vulture. Annual Report 1998: 75–77.
- FULLER R. J. (2012; ed.): Birds and habitat: relationships in changing landscapes. – Cambridge University Press, Cambridge, 542 pp.
- GAMAUF A. (1991): Greifvögel in Österreich. Bestand – Bedrohung – Gesetz. – Umweltbundesamt, Monographien Bd. 29, Wien, 136 S.
- GIBBONS D. W., AMAR A., ANDERSON G. Q. A., BOLTON M., BRADBURY R. B., EATON M. A., EVANS A. D., GRANT M. C. GREGORY R. D., HILTON G. M., HIRONS G. J. M., HUGHES J., JOHNSTONE I., NEWBERY P., PEACH W. J., RATCLIFFE N., SMITH K. W., SUMMERS R. W., WALTON P. & WILSON J. D. (2007): The predation of wild birds in the UK: a review of its conservation impact and management. – RSPB Research Report no. 23, RSPB, Sandy, 54 S.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. v. & BAUER K. M. (1997): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 14/II. AULA-Verlag, Wiesbaden, 1.242 S.
- GRIMM V. & STORCH I. (2000): Minimum viable population size of capercallie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. – Wildl. Biol. 6: 219–225.
- GUILLAUMENT A., DORR B. S., WANG G. & DOYLE T. J. (2014): The cumulative effects of management on the population dynamics of the Doube-crested Cormorant *Phalacrocorax auritus* in the Great Lakes. – Ibis 156: 141–152.

- HABENICHT G. (2005): Die Rückkehr des Wolfs (*Canis lupus*) nach Österreich. Eine Einschätzung der Auswirkungen auf Mensch und Jagd sowie Möglichkeiten zur Konfliktminimierung. – Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur Wien, Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft, Wien, 139 S.
- HACKLÄNDER K, SCHNEIDER S. & LANZ J. D. (2014): Einfluss von Hauskatzen auf die heimische Fauna und mögliche Managementmaßnahmen. – Universität für Bodenkultur Wien, Institut für Wildbiologie und Jagdwirtschaft, Wien, 47 S.
- HALME P., HÄKKILÄ M. & KOSKELA E. (2004): Do breeding Ural owls *Strix uralensis* protect ground nests of birds?: an experiment using dummy nests. – *Wildlife Biol.* 10: 145–148.
- HAMILTON W. D. (1971): Geometry of the Selfish Herd. – *J. Theor. Biol.* 31: 295–311.
- HÖGSTEDT G. (1980): Prediction and test of the effects of interspecific competition. – *Nature* 283: 64–66.
- HONSIG-ERLENBURG W. & FRIEDL T. (1997): Einfluß des Kormorans auf die Fischbestände in der mittleren Gail. – *Österreichs Fischerei* 50: 113–117.
- HOLT R. D. & POLIS G. A. (1997): A theoretical framework for intraguild predation. – *American Naturalist* 149: 745–764.
- HUBER T. (2014): Jahr des Auerwilds: Auerwild im Frühjahr – Balzzeit. – *Kärntner Jäger* 214: 29–30.
- HUDSON J. P. (1986): The effect of a parasitic nematode on the breeding population of Red Grouse. – *J. Anim. Ecol.* 55: 85–92.
- HUNTLEY B., GREEN R. E., COLLINGHAM Y. C. & WILLS S. G. (2007): A Climatic Atlas of European Breeding Birds. – Durham University, The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona, 521 pp.
- IUCN & SSC (2012): IUCN Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. – 16 S. (<http://www.issg.org/pdf/publications/translocation-Guidelines-2012.pdf>)
- JACKSON D. B. (2001): Experimental removal of introduced Hedgehogs improves wader nest success in Western Isles, Scotland. – *J. Appl. Ecol.* 38: 802–812.

- JACKSON T. (2013): Wohlstand ohne Wachstum. Leben und Wirtschaften in einer endlichen Welt. 2. Auflage. – Oekom Verlag, München, 221 S.
- KEGEL B. (2013): Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen. – DuMont Buchverlag, Köln.
- KENWARD R. E., MARCSTRÖM V. & KARLBOM M. (1991): The Goshawk (*Accipiter gentilis*) as predator and renewable resource. – *Gibier Faune Sauvage* 8: 367–378.
- KENWARD R. E., HALL D. G., WALLS S. S. & HODDER K. H. (2001): Factors affecting predation by buzzards *Buteo buteo* on released pheasants *Phasianus colchicus*. – *J. Appl. Ecol.* 38: 813–822.
- KENWARD R. E. (2006): The Goshawk. – T. & A. D. Poyser, London, 360 pp.
- KLAUS S., ANDREEV A. V., BERGMANN H. H., MÜLLER F., PORCKERT J. & WIESNER J. (2008): Die Auerhühner. 3., unveränd. Auflage. – Neue Brehm Bücherei, 280 S.
- KLUIJVER H. N. (1966): Regulation of a bird population. – *Ostrich (Suppl.)* 6: 389.
- KORPIMÄKI E. (1988): Effects of territory quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's Owl. – *J. Anim. Ecol.* 57: 97–108.
- KORPIMÄKI E., HAKKARAINEN H. & BENNETT G. F. (1993): Blood parasites and reproductive success of Tengmalm's Owls: detrimental effects on females but not on males. – *Funct. Ecol.* 7: 420–426.
- KRAUSE J. & RUXTON G. D. (2002): Living in groups. – Oxford University Press, Oxford, 193 pp.
- KRUMENACKER T. (2014): „Teuerster Vogel der Welt“: Der Kalifornische Kondor. – *Falke* 61: 14–18.
- LABER J. (2003): Die Limikolen des österreichisch/ungarischen Seewinkels. – *Egretta* 46: 1–91.
- LACK D. (1954): The Natural Regulation of Animal Numbers. – Oxford University Press, Oxford, GB.
- LANGGEMACH & BELLEBAUM (2005): Prädation und der Schutz bodenbrütender Vogelarten in Deutschland. – *Vogelwelt* 126: 259–298.

- LIMA S. L. & DILL L. M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. – *Canadian J. Zool.* 68: 619–640.
- LIMA S. L. & STEURY T. D. (2005): Perception of predation risk: the foundation of nonlethal predator-prey interactions: 166–188. In: BARBOSA P. & CASTELLANOS I. (2005; eds.): *Ecology of predator-prey interactions.* – Oxford University Press, Oxford, 394 pp.
- LINDÉN H. & WIKMAN M. (1983): Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in the breeding season. – *J. Anim. Ecol.* 52: 953–968.
- LINDSTRÖM E., ANGELSTAM P., WIDÉN P. & ANDRÉN H. (1987): Do predators synchronize vole and grouse fluctuations? An experiment. – *Oikos* 48: 121–124.
- LINDSTRÖM E. R., BRAINERD S. M., HELLDIN J. O. & OVERSKAUG K. (1995): Pine marten – red fox interaction: a case of intraguild predation? – *Ann. Zool. Fennici* 32: 123–130.
- LITZBARSKI B. & LITZBARSKI H. (1999): Entgegnung zu “20 Jahre Artenschutz für die Großtrappe *Otis tarda* in Brandenburg – eine kritische Bilanz”. – *Vogelwelt* 120: 173–183.
- LOSS S. R., WILL T., LOSS S. S. & MARRA P. P. (2014): Bird-building collisions in the United States: Estimates of annual mortality and species vulnerability. – *Condor* 116: 8–23.
- LUTHER D. (1995): *Die ausgestorbenen Vögel der Welt.* – Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 424, 4. Aufl., Magdeburg, 203 S.
- MACDONALD M. A. & BOLTON M. (2008): Predation on wader nests in Europe. – *Ibis* 150: 54–73.
- MÄCK U. & JÜRGENS M.-E. (1999): Aaskrähe, Elster und Eichelhäher in Deutschland. Bericht über den Kenntnisstand und die Diskussionen zur Rolle von Aaskrähe (*Corvus corone*), Elster (*Pica pica*) und Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) im Naturhaushalt sowie die Notwendigkeit eines Bestandsmanagements. – Bundesamt für Naturschutz, Bonn, 252 S.
- MADSEN J. & NOER H. (1996): Decreased survival in Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus* carrying shotgun pellets. – *Wild. Biol.* 2: 75–82.
- MARCSTRÖM V., KENWARD R. & ENGREN E. (1988): The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. – *J. Anim. Ecol.* 57: 859–872.

- MCGARIGAL K., ANTHONY R. G. & ISAACS F. B. (1991): Interactions of humans and Bald Eagles on the Columbia River estuary. – Wildlife Monographs No. 115, 47 pp.
- MCGOWAN J. D. (1975): Effects of autumn and spring hunting on Ptarmigan population trends. – J. Wildl. Manage. 39: 491–495.
- MEARNS R. & NEWTON I. (1988): Factors affecting breeding success of Peregrines in south Scotland. – J. Anim. Ecol. 57: 903–916.
- MECH L. D. (2012): Is science in danger of sanctifying the wolf? – Biol. Conserv. 150: 143–149.
- NEIL S. R. ST. J. & CULLEN J. M. (1974): Experiments on whether schooling of prey affects hunting behaviour of cephalopods and fish predators. – J. Zool. 172: 549–569.
- NELSON S. H., EVANS A. D. & BRADBURY R. B. (2005): The efficacy of collar-mounted devices in reducing the rate of predation of wildlife by domestic cats. – Applied Animal Behavioral Science 94: 273–285.
- NEWSON S. E., REXSTAD E. A., BAILLIE S. R., BUCKLAND S. T. & AEBISCHER N. J. (2010): Population change of avian predators and Grey Squirrels in England: is there evidence for an impact on avian prey populations? – J. Appl. Ecol. 47: 244–252.
- NEWTON I. (1979): Population Ecology of Raptors. – T. & A. D. Poyser, London, 399 pp.
- NEWTON I. & MARQUISS M. (1986): Population regulation in the Sparrowhawk. – J. Anim. Ecol. 55: 463–480.
- NEWTON I. & MARQUISS M. (1991): Removal experiments and the limitation of breeding density in Sparrowhawk. – J. Anim. Ecol. 60: 535–544.
- NEWTON I. (1992): Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behavior. – Biol. Rev. 67: 129–173.
- NEWTON I. (1998): Population Limitation in Birds. – Academic Press, London, 597 pp.
- NEWTON I. (2008): The Migration Ecology of Birds. – Academic Press, London.
- NEWTON I. (2013): Bird Populations. – HarperCollins Publishers, London, 596 pp.

- NIELSEN O. K. (1999): Gyrfalcon predation on Ptarmigan: numerical and functional response. – J. Anim. Ecol. 68: 1.034–1.050.
- NIEMAN D. J., HOCHBAUM G. S., CASWELL F. D. & TURNER B. C. (1987): Monitoring hunter performance in prairie Canada. – Trans. N. A. Wildl. Nat. Res. Conf. 52: 233–245.
- OBUCH J. (2011): Spatial and temporal diversity of the diet of the tawny owl (*Strix aluco*). – Slovak Raptor Journal 5: 1–120.
- OCKENDON N., BAKER D. J., CARR J. A., WHITE E. C., ALMOND R. E. A., AMANO T., BERTRAM E., BRADBURY R. B., BRADLEY C., BUTCHART S. H. M., DOSWALD N., FODEN W., GREEN R. E., SUTHERLAND W. J., TANNER E. V. J. & PEARCE-HIGGINS J. W. (2014): Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: altered species interactions are more important than direct effects. – Global Change Biol. 20: 2.221–2.229.
- PAKKALA T., KOUKI J. & TIAINEN J. (2006): Top predator and interference competition modify the occurrence and breeding success of a specialist species in a structurally complex forest environment. – Ann. Zool. Fennici 43: 137–164.
- PARR R. (1993): Nest predation and numbers of Golden Plovers *Pluvialis apricaria* and other moorland waders. – Bird Study 40: 223–231.
- PARK K. J., GRAHAM K. E., CALLADINE J. & C. W. WERNHAM (2008): Impacts of birds of prey on gamebirds in the UK: a review. – Ibis 150: 9–26.
- PARROTT D., HENDERSON I., DEPPE C. & WHITFIELD P. (2008): Scottish racing pigeons killed by Peregrine Falcons *Falco peregrinus*: estimation of numbers from ring recoveries and Peregrine daily food intake. – Bird Study 55: 32–42.
- PEACH W. J., THOMPSON P. S. & COULSON J. C. (1994): Annual and long-term variation in the survival rates of British Lapwings *Vanellus vanellus*. – J. Anim. Ecol. 63: 60–70.
- PEARCE-HIGGINS J. W., STEPHEN L., LANGSTON R. H. W., BAINBRIDGE I. P. & BULLMAN R. (2009): The distribution of breeding birds around upland wind farms. – J. Appl. Ecol. 46: 1.323–1.331.
- PEARCE-HIGGINS J. W. & GREEN R. E. (2014): Birds and Climate Change. Impacts and Conservation Responses. – Cambridge University Press, Cambridge, 467 pp.

- PERRINS C. M. & GEER T. A. (1980): The effect of Sparrowhawks on tit populations. – *Ardea* 68: 133–142.
- POLIS G. A. & HOLT R. D. (1992): Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. – *TREE* 7: 151–154.
- POLIS G. A., MYERS C. A. & HOLT R. D. (1989): The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297–330.
- POTTS G. R. (1980): The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of Partridges *Perdix perdix* and *Alectoris rufa*. – *Adv. Ecol. Res.* 11: 2–79.
- POWELL G. V. N. (1974): Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. – *Animal Behaviour* 22: 501–505.
- PROBST R., KOHLER B., KRONE O., RANNER A. & RÖSSLER M. (2009): Schutzanforderungen für den Seeadler im Herzen Europas – Ergebnisse des Workshops der WWF-Österreich Tagung in Illmitz, 18. November 2007. – *Denisia* 27: 147–157.
- PROBST R. (2006): Is singing by escaping Sky Larks a Merlin-specific signal? – *British Birds* 99: 267–268.
- PROBST R. (2013): Der Baumfalke (*Falco subbuteo*) in Kärnten. Eine inneralpine Studie zur Ökologie des Kleinfalken. – Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, 64. Sonderheft, Klagenfurt, 256 S.
- PYKE H. G., PULLIAM H. R. & CHARNOV E. L. (1977): Optimal foraging theory: selective review of theory and tests. – *Quarterly Review of Biology* 52: 137–154.
- RAAB R., KOLLAR H. P., WINKLER H., FARAGÓ S., SPAKOVŠZKY P., CHAVKO J., MADERIČ B., ŠKORPIKOVÁ V., PATAK E., WURM H., JULIUS E., RAAB S. & SCHÜTZ C. (2010): Die Bestandsentwicklung der westpannonischen Population der Großtrappe, *Otis tarda* Linnaeus 1758, von 1900 bis zum Winter 2008/2009. – *Egretta* 51: 74–99.
- RATCLIFFE D. (1993): *The Peregrine Falcon*. Second Edition. – T. & A. D. Poyser, London, 454 pp.

- RATSCHAN C. & ZAUNER G. (2009): Schutzgütererhebung Fische in den NATURA 2000 Gebieten Salzachauen und Ettenau. Fischökologischer Zustand der Oberösterreichischen Salzach. – ezB – TB Zauner, Bericht im Auftrag des Amt der OÖ Landesregierung, 188 S.
- REDPATH S. M. & THIRGOOD S. J. (1997): Birds of Prey and Red Grouse. – Stationery Office, London.
- REDPATH S. M. & THIRGOOD S. J. (1999): Numerical and functional responses in generalist predators: Hen Harriers and Peregrines on Scottish grouse moors. – J. Anim. Ecol. 68: 879–892.
- REDPATH S. M., THIRGOOD S. J., ROTHERY P. & AEBISCHER N. J. (2000): Raptor predation and population limitation in Red Grouse. – J. Anim. Ecol. 69: 504–516.
- REICHHOLF J. H. (2009): Rabenschwarze Intelligenz. Was wir von Krähen lernen können. – Herbig Verlag, München, 254 S.
- REICHHOLF J. H. (2011): Der Tropische Regenwald. Die Ökobiologie des artenreichsten Naturraums der Erde. 2. Auflage. – Fischer Taschenbuch Verlag, Frankfurt am Main, 237 S.
- RICHARZ K., BEZZEL E. & HORMANN M. (2001): Taschenbuch für Vogelschutz. – AULA-Verlag, Wiebelsheim, 630 S.
- RICKENBACH O., GRÜEBLER M. U., SCHAUB M., KOLLER A., NAEF-DAENZER B. & SCHIFFERLI L. (2011): Exclusion of ground predators improves Northern Lapwing *Vanellus vanellus* chick survival. – Ibis 153: 531–542.
- RIPPLE W. J. & BESCHTA R. L. (2006): Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. – Biol. Conserv. 133: 397–408.
- ROBIN K., VOGEL M., GRAF R. F. & PERRON M. (2012): Kormoranschäden an Netzen und Reusen. Ausmass und Prävention am Neuenburgersee. – Bericht im Auftrag des Bundesamts für Umwelt, Bern, 42 S. & Anhang.
- RÖSNER S., MUSSARD-FORSTER E., LORENC T. & MÜLLER J. (2013): Recreation shapes a „landscape of fear“ for a threatened forest bird species in Central Europe. – Landscape Ecol., DOI: 10.1007/s10980-013-9964-z

- RULLMAN S. & MARZLUFF J. M. (2014): Raptor presence along an urban–wildland gradient: influences of prey abundance and land cover. – *J. Raptor Res.* 48: 257–272.
- QUINN J. L., REYNOLDS J. & BRADBURY R. B. (2008): Birds as predators and prey. – *Ibis* 150 (Suppl. 1): 1–8.
- SALO P., NORDSTRÖM M., THOMSON R. L. & KORPIMÄKI E. (2008): Risk induced by a native top predator reduces alien mink movements. – *J. Anim. Ecol.* 77: 1.092–1.098.
- SCHÄFFER N. & FLADE M. (2013): Elektrozaun, Prädatorenbekämpfung, Ablenkfütterung – Welchen Vogelschutz wollen wir? – *Falke* 60: 396–403.
- SELÅS V. & KÅLÅS J. A. (2007): Territory occupancy rate of Goshawk and Gyrfalcon: no evidence of delayed numerical response to grouse numbers. – *Oecologia* 153: 555–561.
- SELVA N., BEREZOWSKA-CNOTA T. & ELGUERO-CLARAMUNT I. (2014): Unforeseen effects of supplementary feeding : ungulate baiting sites as hotspots for ground-nest predation. – *Plos One*, DOI: 10.1371/journal.pone.0090740
- SERGIO F., NEWTON I. & MARCHESI L. (2005): Top predators and biodiversity. – *Nature* 436: 192.
- SERGIO F., NEWTON I., MARCHESI L. & PEDRINI P. (2006): Ecologically justified charisma : preservation of top predators delivers biodiversity conservation. – *J. Appl. Ecol.*, DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01218.x
- SERGIO F. & HIRALDO F. (2008): Intraguild predation in raptor assemblages: a review. – *Ibis* 150 (Suppl. 1): 132–145.
- SERGIO F., NEWTON I. & MARCHESI L. (2008): Top predators and biodiversity: much debate, few data. – *J. Appl. Ecol.*, DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01484.x
- SERGIO F., MARCHESI L. & PEDRINI P. (2009): Conservation of Scops Owl *Otus scops* in the Alps : relationships with grassland management, predation risk and wider biodiversity. – *Ibis* 151: 40–50.
- SIFEL A. (2008): Timing und andere Einflussfaktoren auf den Bruterfolg des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) in den Niederungen Kärntens. – Magisterarbeit, Karl Franzens Universität, Institut für Zoologie, Graz, 76 S.

- SKORKA P., J. D. WOJCIK J. D., MARTYKA R. & LENDA M. (2012): Numerical and behavioural response of Black-headed Gull *Chroicocephalus ridibundus* on population growth of the expansive Caspian Gull *Larus chachinnans*. – J. Ornithol. 153: 947–961.
- SMALLWOOD J. A. (1988): A mechanism of sexual segregation by habitat in American Kestrels (*Falco spaverius*). – Auk 105: 36–46.
- SMITH R. N., CAIN S. L., ANDERSON S. H., DUNK J. R. & WILLIAMS W. S. (1998): Blackfly-induced mortality of nestling Red-tailed Hawks. – Auk 115: 368–375.
- SOUTHERN H. N. (1970): The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). – J. Zool. Lond. 162: 197–285.
- STEINER H., HASLINGER G., JIRESCH W., PÜHRINGER N. & STADLER S. (2006): Ökologische Nische und Naturschutz: Das Beispiel Greifvögel und Eulen in Wald und Gebirge. – Vogelkdl. Nachr. OÖ. Naturschutz aktuell 14/1: 1–30.
- STEINER H. (2007): Absolute Entnahmen in einer Kiebitz-Brutpopulation (*Vanellus vanellus*) durch Greifvögel (*Accipiter gentilis*, *A. nisus*, *Falco peregrinus*). – Vogelkdl. Nachr. OÖ. Naturschutz aktuell 15/2: 171–191.
- STEINER H., SCHMALZER A. & PÜHRINGER N. (2007): Limitierende Faktoren für alpine Raufußhuhn-Populationen. – Management-Grundlagen nach Untersuchungen im Nationalpark Kalkalpen. – Denisia 21, Biologiezentrum/Oberösterreichische Landesmuseen, Linz, 148 S.
- STEINER H. (2009): Bestandseinbruch des Kiebitz (*Vanellus vanellus*) im Alpenvorland, großräumige Dichte und vorläufige Faktoren für Habicht- und Wanderfalken-Prädation. – Vogelkdl. Nachr. OÖ. Naturschutz aktuell 17/1-2: 45–71.
- STEINER H. (2009): Experimentelle Hinweise auf die allgemeingültige Relevanz der “predation risk landscape” bei der Habitatwahl von Vögeln am Beispiel des Systems Habicht-Sperber-Baumfalke-Kiebitz. – Vogelwarte 47: 311.
- STEINER H. (2014): Wie funktioniert die Kulturlandschaft? – Öko-Ornithologie der Traun-Enns-Platte und die Vögel Oberösterreichs. – Öko-L. 36/2: 27–35.

- STERNATH M. (2014; Hrsg.): Der Jagdprüfungsbehelf für Jungjäger und Jagdaufseher. 18., neubearbeitete Auflage. – Österreichischer Jagd- und Fischerei-Verlag, Wien, 626 S.
- STOYCHEV S., DEMERDZHIEV D., SPASOV S., DOBREV D. & MEYBURG B.-U. (2014): Survival rate and mortality of juvenile and immature eastern imperial eagles (*Aquila heliaca*) from Bulgaria studied by satellite telemetry. *Slovak Raptor J.* 8: 53–60.
- SUMMERS R. W. & UNDERHILL L. G. (1987): Factors related to breeding production of Brent Geese *Branta b. bernicla* and waders (Charadrii) on Taimyr Peninsula. – *Bird Study* 34: 161–171.
- SUMMERS R. W., GREEN R. E. & PROCTOR R. (2004): An experimental study of effects of predation on the breeding productivity of Capercaillie and Black Grouse. – *J. Appl. Ecol.* 41: 513–525.
- SUMMERS R. W., DUGAN D. & PROCTOR R. (2010): Numbers and breeding success of Capercaillies *Tetrao urogallus* and Black Grouse *T. tetrix* at Abernethy Forest. – *Bird Study* 57: 437–446.
- SZÉKELY T., SZÉP T. & JUHÁSZ T. (1989): Mixed species flocking of tits (*Parus* spp.): a field experiment. – *Oecologia* 78: 490–495.
- TAPPER S., POTTS G. R. & BROCKLESS M. H. (1996): The effect of an experimental reduction in predation pressure on the breeding success and population density of Grey Partridges *Perdix perdix*. – *J. Appl. Ecol.* 33: 965–978.
- TAVARES J. & DÄMMGEN J. (2014): Auch Europas Geier durch Diclofenac bedroht! – *Falke* 61: 4–6.
- TAYLOR I. (1994): *Barn Owls. Predator-prey relationships and conservation.* – University Press, Cambridge, GB.
- TERBORGH J. & ESTES J. A. (2010; eds.): *Trophic cascades. Predators, prey, and the changing dynamics of nature.* – Island Press, Washington, 488 pp.
- THOMSON D. L., GREEN R. E., GREGORY R. D. & BAILLIE S. R. (1998): The widespread declines in songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2.057–2.062.

- TORNBERG R. (1997): Prey selection of the Goshawk *Accipiter gentilis* during the breeding season: The role of prey profitability and vulnerability. – *Ornis Fenn.* 74: 15–28.
- TORNBERG R., KORPIMÄKI E., REIF V., JUNGELL S. & MYRKA S. (2005): Delayed numerical response of Goshawks to population fluctuations of forest grouse. – *Oikos* 111: 408–415.
- UHL H. (2014): Schutzkonzepte für Kiebitz-Bruten in Ackergebieten. – Bericht von BirdLife Österreich, in Kooperation mit dem Naturhistorischen Museum Wien, im Rahmen des Projekts „Vielfalt Leben II“, Linz, 31 S.
- VALKAMA J., KORPIMÄKI E., ARROYO B., BEJA P., BRETAGNOLLE V., BRO E., KENWARD R., MAÑOSA S., REDPATH S. M., THIRGOOD S. & VIÑUELA J. (2005): Birds of prey as limiting factors of gamebird populations in Europe: a review. – *Biological Review* 80: 171–203.
- VALCU M., DALE E., GRIESSER M., NAKAGAWA S. & KEMPENAERS B. (2014): Global gradients of avian longevity support the classic evolutionary theory of aging. – *Ecography* 37: 930–938.
- VILLAGE A. (1990): *The Kestrel*. – T. & A. D. Poyser, London, 352 S.
- WATSON M., AEBISCHER N. J. & CRESSWELL W. (2007a): Vigilance and fitness in Grey Partridges *Perdix perdix*: the effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. – *J. Anim. Ecol.* 76: 211–221.
- WATSON M., AEBISHER N. J., POTTS G. R. & EWALD J. A. (2007b): The relative effects of raptor predation and shooting mortality of Grey Partridge in the UK. – *J. Appl. Ecol.* 44: 972–982.
- WÖHRER T. (2014): Zum Einfluss des Habichts *Accipiter gentilis* auf den Kiebitz *Vanellus vanellus*. – Bachelorarbeit, Univ. Salzburg, 59 S.
- WRONA F. & DIXON R. W. (1991): Group size and predation risk: a field analysis of encounter and dilution effects. – *Am. Nat.* 137: 186–201.
- ZEILER H. P. & GRÜNSCHACHNER-BERGER V. (2009): Impact of power plants on black grouse, *Lyrurus tetrix* in Alpine regions. – *Folia Zool.* 58: 173–182.

## 10. Webseiten

WEBSEITE 1: [http://www.iucn.org/about/union/secretariat/offices/europe/?14947%2FEU-initiative-seeks-to-address-conflicts-arising-from-coexistence-of-people-and-large-carnivores#.U5a\\_eNPfF1s.twitter](http://www.iucn.org/about/union/secretariat/offices/europe/?14947%2FEU-initiative-seeks-to-address-conflicts-arising-from-coexistence-of-people-and-large-carnivores#.U5a_eNPfF1s.twitter)

WEBSEITE 2: <http://www.birdlife-afk.at/>

WEBSEITE 3: <http://kurier.at/chronik/burgenland/wieder-greifvogel-abgeschossen/73.918.228>

WEBSEITE 4: <http://burgenland.orf.at/news/stories/2654257/>