

Gebruik van winterslaapplaatsen, aantallen, en reproductie van Ransuilen in relatie tot hun dieet

Willem van Manen

Ransuilen staan bekend als woelmuizeneters. Het aanbod van woelmuizen (voornamelijk Veldmuizen) kan echter sterk variëren in tijd en ruimte. Om maximaal van zo'n moeilijk voorspelbare voedselbron te profiteren wordt van de Ransuil de nodige flexibiliteit vereist. In dit artikel wordt beschreven hoe Ransuilen reageerden op een wisselend voedselaanbod wat betreft hun gedrag op de gezamenlijke winterslaapplaatsen, hun broedsucces en hun aantalsverloop.

Het gebied tussen de plaatsen Assen en Rolde in Drenthe (atlasblok 12-44, 2500 ha) bestaat uit een rijk gestructureerd landschap waarin agrarisch cultuurland (afwisselend grasland en akkers) het grootste oppervlak beslaat, gevolgd door halfnatuurlijke graslanden in het beekdal van de Drentse Aa. Dit soort landschappen herbergt waarschijnlijk veel Veldmuizen *Microtus arvalis*, de belangrijkste prooi-soort van de Ransuil *Asio otus*. Heidevelden met dennenbosjes zijn goed voor Aardmuizen *Microtus agrestis* en Dwergmuizen *Micromys minutus*. Vele kilometers houtwal, kleinere en grotere bosjes van eiken, berken, dennen en sparren worden bewoond door Rosse Woelmuizen *Clethrionomys glareolus* en Bosmuizen *Apodemus sylvaticus*. Daarnaast bevinden zich in het gebied hier en daar een dorpje en een (uitdijende) stadsrand waar 's winters op vogels gejaagd kan worden. Dit gebied leek dus, ten minste in de onderzoeksperiode (1986-2001), een uitermate geschikt gebied voor Ransuilen. Anno 2006 komen er echter nauwelijks nog Ransuilen voor, wat mo-

gelijk veroorzaakt wordt door toegenomen predatie door Havik *Accipiter gentilis*.

De belangrijkste verandering in het gebied gedurende de onderzoeksperiode betrof de oppervlakte aan bebouwing, die tussen 1987 en 2000 toenam van 175 naar 400 ha. Deze nieuwe bebouwing bestaat uit nieuwbouwwijken en ging ten koste van open agrarisch gebied. In de nieuwbouwwijken is voor Ransuilen niets te halen en deze verandering kan dus worden gezien als een verlies aan foerageerhabitat.

De gezamenlijke winterslaapplaatsen van de Ransuilen waren in de regel gesitueerd in of dicht tegen de bebouwing van Assen en Rolde (2x in een tuin, 2x in parkachtig bos, 1x op begraafplaats). In enkele gevallen werd aanvankelijk (tot november) in loofbomen geslapen, maar tegen de winter verhuisden alle uilen naar naaldbomen of Hulst *Ilex aquifolium*. Twee slaapplaatsen lagen ver weg van bebouwing (1x in jeneverbesstruweel *Juniperus communis* en 1x in dennenbosje op heideveld). Het is uit te sluiten dat de beschikbaarheid van winterroestplaatsen beperkend is geweest voor het aantal Ransuilen.

Tabel 1. Nest (vogelsoort die het gebouwd heeft) en nestboomkeuze van Ransuilen in het onderzoeksgebied in 1987-2001. *Choice of nest sites (tree species and builder of the nest) by Long-eared Owls in the study area in 1987-2001.*

Nestboom <i>Nesting tree</i>	Kraai <i>Corvus corone</i>	Ekster <i>Pica pica</i>	Sperwer <i>Accipiter nisus</i>	Houtduif <i>Columba palumbus</i>	Onbekend <i>Unknown</i>	Totaal <i>Total</i>
Grove den <i>Pinus sylvestris</i>	61	4				65
Fijnspar <i>Picea abies</i>	10	2		1	3	16
Douglas <i>Pseudotsuga mensisii</i>	2	3			2	7
Sitkaspar <i>Picea sitchensis</i>	2	1	1		1	5
Berk <i>Betula spp.</i>	4					4
Zomereik <i>Quercus robur</i>	1	1		1		3
Thuja <i>Thuja sp.</i>					1	1
Lariks <i>Larix leptolepus</i>	1					1
Totaal <i>Total</i>	81	11	1	2	7	102

In het gebied broedden Ransuilen meestal in gemengde bossen en in naaldbossen, zelden in een houtwal of tuin. Ze doen zelf niet aan nestbouw maar gebruiken oude nesten van Zwarte Kraaien *Corvus corone* en Eksters *Pica pica* in naaldbomen (tabel 1). Oude nesten van Blauwe Reiger *Ardea cinerea*, Havik en Buizerd *Buteo buteo* waren weliswaar aanwezig, maar werden niet benut. Ransuilen broedden soms dicht bij elkaar (tot 80 m), waarbij ze nauwelijks territoriaal zijn (van Manen 1992, 2000, Marks 1999). Het aanbod van geschikt broedhabitat zal dus evenmin een beperkende factor voor het aantal Ransuilen zijn geweest. Mogelijk is het aantal nesten dit wel. In de winter van 1989 werden bij een systematische kartering in het hele onderzoeksgebied 22 eksternesten en 96 zwarte kraaiennesten in naaldbomen aangetroffen, maar in 2000 was dat, door een afname van deze kraaiachtigen in bosgebieden, gedaald tot respectievelijk 0 en 47. Omdat het aantal paren aan het eind van de onderzoeksperiode de 20 niet oversteeg, is het desondanks niet aannemelijk dat er werkelijk nestgebrek is opgetreden.

Mogelijk dus dat de Ransuilen in de loop van de onderzoeksperiode te maken hadden met een geleidelijke afname van foerageergebied door stadsuitbreiding en met een afname van nestgelegenheid door het schaarser worden van kraaien- en eksternesten in naaldbomen. Dit zijn echter geleidelijke processen die niet de oorzaak kunnen zijn geweest van de sterke jaarlijkse aantalveranderingen die ik in het onderzoeksgebied waarnam (zie resultaten). De vraag rijst dan wat de aantallen Ransuilen in dit gebied wél reguleerde. Gezien het eenzijdige menu van de Ransuil en de bekende fluctuaties in de aantallen Veldmuizen, zou het voedselaanbod hier een belangrijke rol in kunnen spelen. In deze studie geef ik een overzicht van het gebruik van slaappleaatsen, de aantallen broedparen, en het aantal grootgebrachte jongen in relatie tot het dieet van de Ransuilen.

Werkwijze

Dieet Om inzicht te krijgen in het dieet van de Ransuilen werden van 1986 tot en met 1996 iedere tien dagen braakballen verzameld op winterslaappleaatsen, vanaf augustus totdat deze waren verlaten. Later gebeurde dit minder frequent, maar altijd zodanig dat partijen braakballen waren te herleiden tot een kwartaal. Tot en met 1999 werden ook braakballen verzameld in

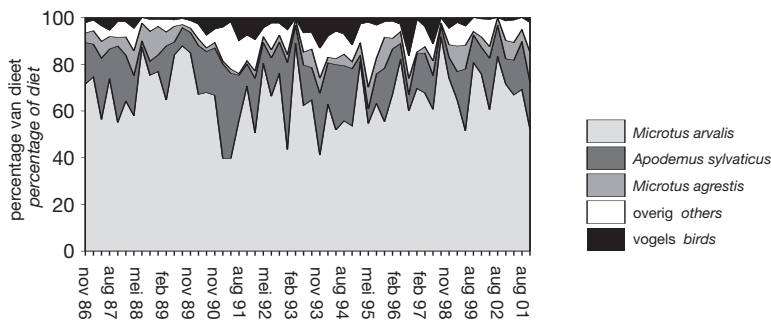
de broedperiode (maart-juli) door aan het eind van iedere maand de territoria af te zoeken. Vooral in de zomer (juli-september) waren verse braakballen moeilijk te vinden en het materiaal uit deze tijd van het jaar bleek onvoldoende om analyses mee uit te voeren. Schedels van zoogdieren werden gedetermineerd met de sleutel in Lange *et al.* (1986).

Aantallen In de winter telde ik de Ransuilen meestal iedere tien dagen simultaan op de verschillende winterslaappleaatsen. Deze tellingen werden overdag uitgevoerd, waardoor zo nu en dan zeer verscholen zittende uilen zullen zijn gemist. Waarschijnlijk waren tussen najaar 1986 en voorjaar 1996 alle slaappleaatsen bekend, maar in de drie opeenvolgende winters 1996/97 t/m 1998/99 miste ik telkens een grote slaappleaats, zodat voor deze periode de winteraantallen ontbreken.

Territoria van Ransuilen werden geïnventariseerd door vanaf begin januari op droge avonden met weinig wind de beboste delen van het gebied langzaam fietsend af te luisteren. Type roep en – indien mogelijk – de sekse van roepende uilen werden genoteerd. In de periode waarin de ouders het meest vocaal actief zijn (januari-april) werden overal zo'n zes bezoeken gebracht en in de periode mei-juli minimaal drie voor de bedelende jongen. In geval van bedelende jongen werd per locatie enkele minuten gewacht om het aantal te bepalen. Van eind maart tot in juni werd overdag naar nesten gezocht op geschikte locaties en op plekken waar roepende vogels waren gehoord. Met de gevolgde werkwijze zullen jaarlijks hooguit enkele paren over het hoofd zijn gezien (van Manen 2000).

Indien geen nest werd gevonden werden de waarnemingen vertaald naar territoria. Daarbij werden eenmalige waarnemingen van roepende en vleugelklappende mannetjes en vrouwtjes gehonoreerd als territorium. Niet-uitsluitende waarnemingen werden tot hetzelfde territorium gerekend binnen een straal van 250 m. Ook vondsten van verse braakballen of roestende uilen in april-juni zijn geïnterpreteerd als territorium. Waarnemingen van kekkerende vogels (overvliegend) zijn bij de interpretatie genegeerd omdat ze niets zeggen over de broedplaats. Een uitgebreide beschrijving van de interpretatie van ransuilwaarnemingen in de broedtijd geeft Van Manen (1990).

Met de gevolgde werkwijze was het aantal ui-



Figuur 1. Dieet van Ransuilen in het onderzoeksgebied per kwartaal (N=63 711 prooien). *Diet of Long-eared Owls in the study area per three-month period (N=63,711 prey items).*

len op drie momenten in het jaar vrij nauwkeurig vast te stellen:

Winteraantal: Maximum dat op één dag werd geteld op de slaappleatsen in het hele onderzoeksgebied (meestal rond eind januari). Vermoedelijk is dit aantal een onderschatting, omdat niet zeker is of op enig moment alle uilen de dag doorbrachten op een gezamenlijke slaappleats en er ook op de slaappleats zo nu en dan een vogel over het hoofd zal zijn gezien.

Voorjaarsaantal: Dit is het aantal waargenomen territoria maal twee (er is uitgegaan van twee uilen per broedplaats). De meeste uilen bezetten waarschijnlijk een broedplaats. Vermoedelijk levert dit een consequente onderschatting van het aantal op, omdat mogelijk aanwezige niet-broeders niet werden geregistreerd en er altijd enkele territoria kunnen zijn gemist.

Zomeraantal: Dit is het voorjaarsaantal vermeerderd met het aantal uitgevlogen jonge uilen. Dit kan aan de ene kant een onderschatting opleveren (zie voorjaarsaantal), maar aan de andere kant een overschatting vanwege het negeren van eventuele tussentijdse sterfte.

Resultaten

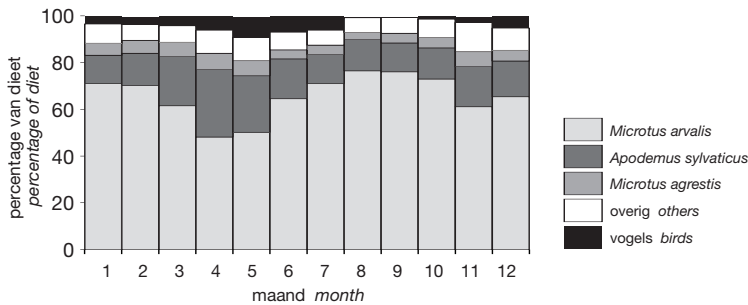
Dieet Van 63 711 prooien uit braakballen betrof 69% Veldmuizen, 14.9% Bosmuizen, 5.5% Aardmuizen, 3.5% Rosse Woelmuizen, 3.0% vogels en 2.8% Dwergmuizen. Andere prooisorten waren met minder dan 1% in het dieet vertegenwoordigd. Veldmuizen waren in alle jaren en in alle tijden van het jaar de belangrijkste prooisort (figuren 1 en 2) en dit bevestigt het belang van deze soort voor de Ransuil.

Door de nogal grote variatie binnen jaren lijkt op het eerste gezicht het dieet tussen jaren niet zo sterk te verschillen (figuur 1). Het is echter van belang om op de breedte van de piek of het dal te letten; dat geeft namelijk aan of er in een

jaar veel of weinig Veldmuizen waren. Ook moet niet vergeten worden dat de percentages in de figuren relatieve maten zijn. Een hoog aandeel Veldmuizen kan betekenen dat er veel Veldmuizen beschikbaar zijn, maar ook dat er weinig alternatieve prooi beschikbaar is. Omgekeerd kan een laag percentage Veldmuizen ook worden veroorzaakt door bijvoorbeeld een buitengewoon hoge bosmuizenstand (zoals in 1996).

Het dieet volgde in de loop van het jaar als het ware de beschikbaarheid van Veldmuizen (figuur 2). Veldmuizen beginnen in de loop van het voorjaar jongen te krijgen, waardoor hun aantal in de nazomer een piek bereikt. In de loop van de winter worden ze weer minder talrijk (Masman 1984, Wijnandts 1986). Vogels staan vooral in het voorjaar op het menu van de Ransuilen, wellicht omdat er dan veel pas uitgevlogen jonge vogels zijn, die minder handig zijn in het ontwijken van een predator. Verder is dan de voedselbehoefte het grootst omdat de uilen grote jongen hebben. Vogels moeten echter worden gezien als noodoplossing, wanneer muizen nauwelijks beschikbaar of vangbaar zijn, zoals bij harde wind (van Manen 2001).

Uilen op de slaappleats Per winter waren er twee tot vijf slaappleatsen bezet, in de meeste gevallen simultaan, maar soms waren slaappleatsen slechts een deel van de winter in gebruik. Gezien de vrij constante aantallen per slaappleats was uitwisseling van individuen tussen slaappleatsen vermoedelijk geen regel, maar het kwam naar alle waarschijnlijkheid wel voor. Toen bijvoorbeeld de Grove Dennen *Pinus sylvestris* op twee slaappleatsen tussen 27 februari en 9 maart 1987 (teldata) door ijzel waren vernield, nam het aantal uilen op de ene slaappleats af van 22 naar 18 (waarbij een deel van de vogels bovendien was verhuisd naar nabij staande Fijnsparren), en op de andere slaap-



Figuur 2. Maandelijks dieet van Ransuilen in het onderzoeksgebied in 1986-2001. Het aantal gedetermineerde prooien was in januari-december respectievelijk 16 253, 11 716, 5161, 3023, 2279, 1461, 419, 529, 806, 2929, 6269, 14 658. Monthly diet of Long-eared Owls in the study area in 1986-2001. Number of prey items from Jan-Dec respectively: 16,253, 11,716, 5,161, 3,023, 2,279, 1,461, 419, 529, 806, 2,929, 6,269, 14,658.

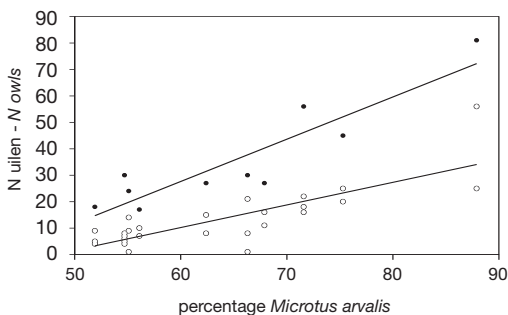
plaats van 12 naar zes. Op de derde bezette slaapplek, in een veel minder aangetaste Levensboom *Thuja sp.*, nam het aantal toe van 13 naar 23. Per saldo bleef het aantal dus gelijk (van Manen 1989).

Het maximum aantal uilen per slaapplek bedroeg 56, 35, 25, 18, 15, 9, 6, 4 en 3. Voor het hele gebied varieerde het wintermaximum van 17 (1992) tot 81 vogels (1990). De hoogte van het wintermaximum hing sterk samen met het aantal Veldmuizen in het dieet in de voorafgaande periode oktober-december (figuur 3). Dit geldt ook voor het maximum aantal uilen op de afzonderlijke slaapplekken. Voor het verklaren van het maximum aantal uilen op een slaapplek zijn verschillen in het aandeel woelmuizen in het menu tussen jaren ($t_{30}=2.9$, $P=0.007$) veel belangrijker dan lokale verschillen ($t_{30}=0.75$, $P=0.46$; multi-pele regressieanalyse). Wanneer er minder Veldmuizen waren nam het aantal slaapplekken dus niet af, maar werden ze kleiner.

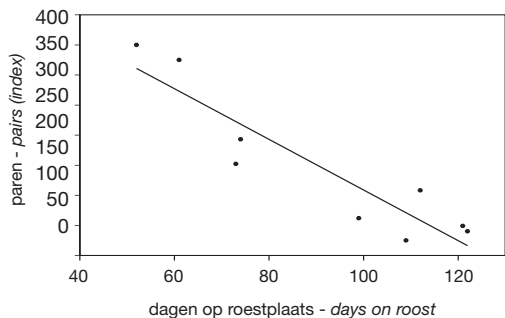
Soms vestigden de uilen zich al vroeg (in september) op de slaapplekken (figuur 7). Het ging dan vaak om enkele dieren, vermoedelijk lokale broedvogels. In het voorjaar verbleven enkele vogels tot diep in april op de slaapplek. Ook dit betrof waarschijnlijk lokale broedvogels. Het is hierdoor lastig om het moment van ontstaan en oplossen van de slaapplek te definiëren.

Om effecten van vroeg arriverende en laat vertrekkende broedvogels te omzeilen is gerekend met het moment waarop de helft van het wintermaximum op de slaapplekken was gearriveerd en het moment waarop de helft weer was vertrokken. Het moment waarop 50% van de uilen de slaapplekken had betrokken varieerde over de jaren van 30 oktober tot 11 december. Wintermaxima werden bereikt tussen 20 december en 30 januari. Het moment waarop 50% van de uilen de slaapplekken weer had verlaten varieerde van 20 januari tot 9 maart. De duur van de periode waarin meer dan 50% van het wintermaximum op de slaapplek verbleef varieerde per winter tussen 61 en 122 dagen. Deze variabelen vertoonden geen verband met de strengheid van de winter (Ijnsen-getallen) of met het aantal uilen dat in het onderzoeksgebied verbleef (zie bijlage 1). Het leek er enigszins op dat de uilen zich later verzamelden, eerder een maximum bereikten en eerder vertrokken van de slaapplekken naarmate het aandeel Veldmuizen in het dieet hoger was, maar deze verbanden waren niet significant.

Wel bestonden er duidelijke verbanden tussen het aantalsverloop op de winterslaapplekken en verschillende variabelen in het daaropvolgende broedseizoen. Wanneer de uilen later op de slaapplekken arriveerden nam het aantal



Figuur 3. Relatie tussen het aandeel Veldmuizen in het dieet in oktober-december en het maximumaantal Ransuilen op de roestplaatsen per winter in 1987-96 (zwarte stippen; $R^2=0.81$, $P<0.001$) en het aantal Ransuilen per slaapplek op de dag van het wintermaximum (open stippen; $R^2=0.65$, $P<0.001$). Relationship between the percentage Short-tailed Voles in the October-December diet and the maximum total number of Long-eared Owls on winter roosts in 1987-96 (black dots; $R^2=0.81$, $P<0.001$) and the number of Long-eared Owls per roost at the day of the winter maximum (open dots; $R^2=0.65$, $P<0.001$).

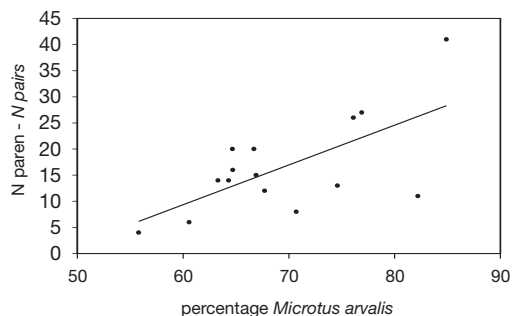


Figuur 4. Relatie tussen het aantal dagen gedurende welke meer dan 50% van het wintermaximum van de Ransuilen op de slaappleatsen aanwezig was en de verandering van het aantal broedparen in het onderzoeksgebied ten opzichte van het voorgaande jaar in 1988-96 (index, voorgaande jaar =100; $R^2=0.85$, $P<0.001$). *Relation between the number of days on which more than 50% of the winter maximum of Long-eared Owls was present on the communal roosts and the change in breeding numbers as compared to the number in the previous year (index, preceding year = 100; $R^2=0.85$, $P<0.001$).*

broedparen in het onderzoeksgebied ten opzichte van het voorgaande jaar toe ($R^2=0.64$, $P=0.01$). Dit effect was nog sterker voor het moment waarop de uilen de slaappleatsen verlieten: in jaren dat de uilen de slaappleatsen eerder verlieten groeide de populatie sterker ($R^2=0.76$, $P=0.002$). Bovendien werden er wanneer de slaappleatsen vroeg werden verlaten in het volgende broedseizoen meer jongen grootgebracht, zowel per succesvol broedgeval ($R^2=0.57$, $P=0.012$) als per aanwezig paar ($R^2=0.45$, $P=0.035$). Ten slotte correleerde de lengte van de periode waarin meer dan 50% van de uilen op de slaappleats verbleef sterk negatief met het aantal broedparen ten opzichte van het jaar ervoor (figuur 4), en in mindere mate met het aantal jongen per succesvol broedgeval ($R^2=0.44$, $P=0.036$).

Broedperiode Het aantal broedparen in het onderzoeksgebied varieerde van vier tot 41. Ook het aandeel van de paren dat jongen produceerde varieerde met een factor tien, van 9% tot 89%. Het aantal grootgebrachte jongen liep tussen jaren uiteen van één tot 80. Het aantal jongen per succesvol broedgeval varieerde van 1.0 tot 3.4 en per aanwezig paar van 0.25 tot 2.96 (Bijlage 1).

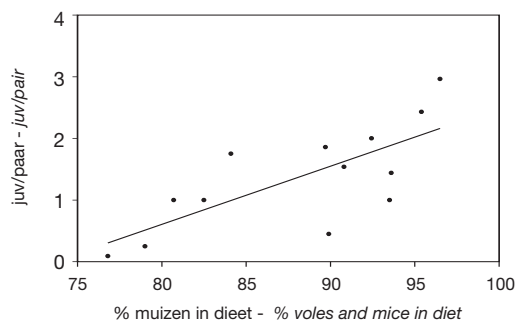
Het aantal broedparen in het onderzoeksgebied hing in sterke mate samen met het aandeel Veldmuizen in het dieet in de voorafgaande winter (figuur 5). Jaren met veel Bosmuizen (1993, 1996 en 1999; Bijlsma 2005) leverden geen ho-



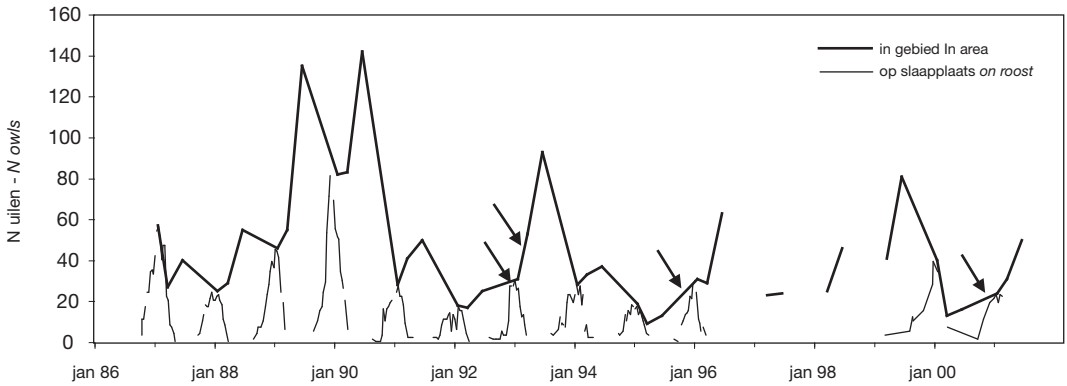
Figuur 5. Relatie tussen het percentage Veldmuizen in het dieet in januari-maart en het aantal Ransuilparen in het onderzoeksgebied in 1987-2001 ($R^2=0.43$, $P=0.007$). *Percentage Short-tailed Voles in the diet in January-March and the number of breeding pairs of Long-eared Owl in the study area in 1987-2001 ($R^2=0.43$, $P=0.007$).*

gere aantallen uilen op dan verwacht op basis van het percentage Veldmuizen in het dieet. Dit benadrukt het primaire belang van Veldmuizen voor de Ransuilen in deze tijd van het jaar. Het aantal broedparen correleerde met het reproductiesucces (aantal jongen per paar) in het voorafgaande broedseizoen ($R^2=0.32$, $P=0.035$). Dit suggereert dat de jongen zich vaak in de buurt van de geboorteplaats vestigen.

Zodra de broedparen gevestigd zijn lijken verbanden tussen de prestaties van de uilen en het aandeel Veldmuizen in hun dieet te vervagen. Het broedsucces bleek vooral samen te



Figuur 6. Verband tussen het percentage muizen (Rosse Woelmuis, Veldmuis, Aardmuis en Bosmuis) in het dieet in april-juni en het aantal jongen per aanwezig paar in 1987-99 ($R^2=0.54$, $P=0.004$). *Relation between the percentage of voles and mice (Bank Vole, Short-tailed Vole, Common Vole and Wood Mouse) in the diet in April-June and the number of fledglings per pair area in 1987-99 ($R^2=0.54$, $P=0.004$).*



Figuur 7. Aantallen Ransuilen in het onderzoeksgebied in voorjaar, zomer en winter (tellingen op slaappleats), 1986-2001. Pijlen geven perioden aan waarin vermoedelijk immigratie optrad. *Numbers of Long-eared Owls in the study area in spring (territorial pairs x2), summer (pairs plus juveniles) and winter (roost counts), 1986-2001. Arrows indicate probable immigration.*

hangen met de som van het aandeel woel- en ware muizen in het dieet, en niet met alleen het aandeel Veldmuizen. Zowel het aandeel succesvolle broedgevallen ($R^2=0.40$, $P=0.020$) als het aantal uitgevlogen jongen per succesvol broedgeval ($R^2=0.63$, $P=0.001$), en het aantal jongen per aanwezig paar (figuur 6) namen toe met het aandeel muizen in het dieet.

Aantallen uilen in 1986-2000 In figuur 7 zijn voor het hele onderzoeksgebied de aantallen Ransuilen op de drie jaarlijkse telmomenten weergegeven (winter, voorjaar en zomer). In de meeste jaren verdween tussen de zomer en het volgende voorjaar, de periode waarin geen reproductie plaatsvond, een deel van de uilen. Dit aandeel varieerde van 0 tot 85% en bedroeg gemiddeld 46%. In drie jaren nam het aantal uilen in deze periode substantieel toe (pijlen in figuur 7). Zo steeg het bijvoorbeeld van 24 in de zomer van 1992 tot 30 in de winter van 1992/93. In het daaropvolgende voorjaar was het aantal verder gestegen tot 52 vogels. Na een mager broedseizoen in 1995 nam het aantal toe van 12 in de zomer tot 30 in de winter van 1995/96. Ten slotte nam het aantal uilen toe van 15 in de zomer van 2000 naar 23 in de winter van 2000-2001.

Discussie

Winterslaappleatsen De manier waarop Ransuilen gebruik maken van hun winterslaappleatsen lijkt samen te hangen met het voedselaanbod. In winters voorafgaande aan gunstige broedseizoenen liepen de slaappleatsen pas

laat in de herfst vol en werden ze al vroeg, in de loop van de winter, verlaten. Dit aantalsverloop op de winterslaappleatsen binnen een seizoen heeft niets te maken met het aantal uilen in het gebied, maar reflecteert de keuze van individuen om de dag alleen (in het broedterritorium?) of op een gezamenlijke slaappleats door te brengen.

Het verschijnsel van gezamenlijke winterslaappleatsen lijkt gerelateerd te zijn aan de mate waarin uilen migreren. In Engeland, waar Ransuilen nagenoeg jaarrond een territorium bezetten, komt het gezamenlijk roesten nauwelijks voor, en als het gebeurt lijkt het geassocieerd te zijn met influxen van vogels van het Europese continent (Scott 1997, Williams 2002). Het slapen op een gemeenschappelijke roestplaats zou voor Ransuilen de volgende voordelen kunnen hebben: (1) door in een groep te slapen kan het individuele risico op predatie worden gereduceerd, (2) door goed te letten op soortgenoten en door volgevreten individuen te volgen, zouden goede voedselgebieden kunnen worden ontdekt, en (3) op een gemeenschappelijke slaappleats kunnen vogels elkaar observeren en kunnen potentiële partners elkaars kwaliteit aflezen en elkaar volgen naar een broedterritorium.

Dat het gebruik van gezamenlijke slaappleatsen in de winter predatie zou verminderen lijkt me niet aannemelijk. De groepen zijn doorgaans niet zo groot dat ze een verwarrende uitwerking zouden hebben op predators en bovendien opereren de uilen juist op het meest kwetsbare moment (bij het afvliegen en het arriveren in de schemer) het minst als groep (van

Manen 2001). Het groepsgewijs slapen zou de predatiekans zelfs kunnen vergroten, doordat een groep uilen die langdurig op dezelfde plek verblijft voor een predator gemakkelijker te vinden zou kunnen zijn.

Het vinden van goede voedselgebieden door soortgenoten te volgen zou voor minder ervaren individuen en recentelijk gearriveerde vogels voordelig kunnen zijn. Maar wat zijn dan de voordelen voor de ervaren vogels in zo'n groep? Voor een ervaren uil is waarschijnlijk alleen maar nadelig zich te vestigen bij een groep onervaren individuen, omdat de concurrentie om voedsel daar groter is. Ook dit tweede argument lijkt dus geen goede verklaring te zijn voor het gebruik van gezamenlijke roestplaatsen. Wijnandts (1984) vond bovendien dat twee gezenderde uilen die op dezelfde slaapplek overnachtten nagenoeg uitsluitende jachtgebieden hadden, hoewel deze waarneming natuurlijk niet hoeft te betekenen dat er geen overlap in voedselgebied bestond met andere, niet gezenderde individuen. Daarnaast gebruiken uilen ook in winters met zeer veel Veldmuizen gemeenschappelijke slaapplekken, zij het voor een kortere periode. Dat zou je niet verwachten als de belangrijkste functie van de associatie het elkaar aanwijzen van geschikte jachtgronden is. Wat wel pleit voor de 'voedseltheorie' is dat gedurende perioden met veel sneeuw het aantal uilen op slaapplekken in of bij steden groeit, vermoedelijk om vogels te kunnen vangen (Wijnandts 1984).

Het vinden van een partner op de slaapplek blijft dan over als de meest waarschijnlijke verklaring voor het in de winter samen voorkomen van Ransuilen. Omdat de kwaliteit van een leefgebied van jaar tot jaar sterk varieert vanwege de fluctuaties in het aantal Veldmuizen, heeft het voor een Ransuil weinig zin om een permanent territorium te bezetten. Een Ransuil kan zich dus niet manifesteren door de kwaliteit van zijn territorium. Bovendien hebben Ransuilen geen hard stemgeluid om zich te etaleren. De neiging van de soort om te zwerven maakt dat er soms wellicht weinig tijd is voor partners om elkaars kwaliteiten in te schatten. In dit verband is een gemeenschappelijke winterslaapplek een uitkomst om in korte tijd een grote groep soortgenoten te kunnen 'monteren', zodat voor het broedseizoen de beste partner gekozen kan worden. Als de voornaamste functie van een gezamenlijke slaapplek inderdaad het vinden van een broedpartner is, zou je kunnen ver-

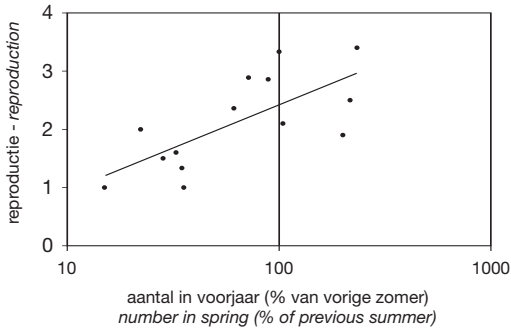
wachten dat zodra een paar eenmaal is gevormd de slaapplek in principe kan worden verlaten. Dit zou dan in muizenrijke jaren eerder gebeuren dan in muizenarme jaren.

Aantallen De aantallen Ransuilen in het onderzoeksgebied hingen sterk samen met het percentage muizen, in het bijzonder Veldmuizen, in het dieet. Winteraantallen correleerden met het aandeel Veldmuizen in het dieet in oktober-december, broedvogelaantallen met het percentage Veldmuizen in januari-maart en de jongenproductie met het aandeel woelmuizen en ware muizen in maart-juni. Koning & Baeyens (1990) stelden vast dat Ransuilen bij een hoger percentage woel- en ware muizen in het dieet eerder startten met eileg en grotere legsels produceerden. Overigens bestond er ook een sterke correlatie tussen de Veldmuizenstand, bemonsterd in augustus in een gebied 30 km verderop in 1990-2001 (tellingen van heropende holletjes, Bijlsma 2005) en de jongenproductie in mijn onderzoeksgebied ($R^2=0.58$, $P=0.004$).

Duidelijk is dat de aantallen uilen in winter en voorjaar sterk worden gestuurd door Veldmuizen. Het is vooralsnog onduidelijk in hoeverre andere muizen dan Veldmuizen echt van belang zijn voor de Ransuilen gedurende het broedseizoen. Wel is het zo dat in deze periode de veldmuizenstand een jaarlijks dieptepunt bereikt, terwijl de jagende mannetjesuilen dan juist het meeste voedsel moeten vangen.

Gesloten populatie of migratie? In Scandinavië is migratie van Ransuilen normaal en volgen de uilen de *Microtus*-concentraties (Mikkola 1983). Immigratie ten tijde van gunstige voedselomstandigheden werd vastgesteld door Wendland (1957) bij een Ransuilpopulatie in de bossen nabij Berlijn. De in Engeland broedende Ransuilen zijn normaal gesproken standvogels, die het hele jaar in of dicht bij hun territorium blijven (Scott 1997). Het overwinteren van continentale vogels is in Engeland echter geen uitzondering. Het gaat daarbij vooral om vrouwtjes, waarschijnlijk vooral van Scandinavische oorsprong (Wyllie *et al.* 1996, Williams 2002). Uit genoemde bronnen kan zijdelings worden afgeleid dat het niet normaal is dat de overwinterende migranten ook blijven broeden.

Hoe zit dat in Nederland? Hebben we hier te maken met standvogels of bestaat de broedpopulatie ook uit migrerende uilen? Het is aannemelijk dat in minstens drie van de 14 on-



Figuur 8. Reproductie (jongen per succesvol broedgeval) bij Ransuilen in relatie tot aantalverandering van de zomer naar het volgende voorjaar ($R^2=0.50$, $P=0.005$). De verticale lijn geeft de grens tussen toe- en afname aan. *Reproduction (young per successful breeding attempt) in Long-eared Owls related to the change in number from the summer to the next spring ($R^2=0.50$, $P=0.005$). The vertical line represents the border between increase and decrease.*

derzoeksjaren immigratie optrad in het onderzoeksgebied. De aantallen waren immers meer dan verdubbeld in een tijd dat er geen reproductie had plaatsgevonden. Deze vogels lijken in het gebied gebleven te zijn om te broeden. De broedseizoenen volgend op een influx waren zonder uitzondering gunstig (figuur 8). Het legde de binnengekomen uilen dus geen wind-eieren om te blijven hangen. Ook de jaren waarin de aantallen uilen tussen de zomer en het erop volgende voorjaar maar weinig afnamen, kenmerkten zich door goede broedresultaten. Vermoedelijk is er in deze jaren ook immigratie opgetreden, want natuurlijke sterfte heb ik niet verdisconteerd (figuur 8) omdat aannemelijk is dat deze jaarlijks sterk fluctueerde onder invloed van het voedselaanbod. De gemiddelde jaarlijkse sterfte bedraagt bij volwassen uilen 31% en bij jongen 50-52% per jaar (Koning & Baeyens 1990, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980).

Immigratie lijkt dus vooral op te treden wanneer de plaatselijke omstandigheden gunstig zijn voor de uilen. In een aantal jaren trad een sterke aantalsdaling op in de herfst en de winter. Het aantal uilen dat verdween uit de populatie bedroeg maximaal 85%, terwijl in meer dan zes jaren het aantal uilen met meer dan 60% afnam. Uitgaande van de bovengenoemde sterfecijfers is een afname van ongeveer 40% van de populatie normaal. In jaren met een duidelijk grotere afname is emigratie van uilen naar andere gebieden aannemelijk. Nederland ligt daarmee vermoedelijk aan de westrand van het

gebied waar Ransuilen op nomadische wijze fluctuaties in *Microtus*-populaties volgen. Of dit verder naar het zuiden ook het geval is, is niet bekend.

Migratie op Europese schaal heeft alleen zin voor Ransuilen wanneer de fluctuaties in de (woel)muizenstand niet synchroon lopen in Europa, zodat elders (woel)muisrijke gebieden kunnen worden gevonden als het voedselaanbod lokaal schaars is. Inderdaad lopen cycli in Europa niet synchroon. Piekjaren in bijvoorbeeld oostelijk Duitsland vielen in de periode 1988-97 in 1989, 1994 en 1997 (Mammen & Stube 1998). In mijn onderzoeksgebied vielen ze in 1989, 1993 en 1996. Ook in Scandinavië lopen de *Microtus*-cycli niet synchroon, waarbij ze naar het noorden toe langer duren (Newton 1998). Het is niet bekend hoe groot het gebied is waarin populatieschommelingen synchroon lopen. Het lijkt er echter op dat de afstanden tussen gebieden die 'uit fase zijn' goed te overbruggen zijn voor een Ransuil. Middeneuropese Ransuilen blijven meestal binnen 50-100 km van hun geboorteplaats, maar afstanden tot meer dan 1000 km zijn niet ongewoon (Glutz & Bauer 1980, Ulbricht 1984). Een Ransuil kan dus in theorie bijna altijd wel ergens in Europa een gebied vinden waar hij succesvol kan broeden. Dat betekent ook dat de door voedsel gedreven populatieschommelingen alleen over een lange tijd of over een groot gebied kunnen worden geëvalueerd.

Literatuur

- Bijsma R.G. 2005. Trends en broedsucces van roofvogels in Nederland in 2004. De Takkeling 13: 9-56.
- Glutz von Blotzheim U.N. & K. Bauer 1980. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Koning F.J. & G. Baeyens 1990. Uilen in de duinen. Stichting uitgeverij KNNV, Utrecht, en Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Lange R., A. van Winden, P. Twisk, J. de Laender & C. Speer 1986. Zoogdieren van de Benelux. Herkenning en onderzoek. Jeugdbondsuitgeverij, 's Graveland.
- Mammen U. & M. Stube 1998. Jahresbericht 1997 zum Monitoring von Greifvögel und Eulen Europas. Jahresbericht Monitoring Greifvögel und Eulen 10:1-94.
- van Manen W. 1989. Ransuilen en ijzel. Drentse Vogels 2/3: 133-139.
- van Manen W. 1990. Censusing Long-eared Owls *Asio otus* in the breeding season. Bird Census News 3:16-23.
- van Manen W. 1992. Territorium- en nestkeuze bij de Ransuil *Asio otus*. Limosa 65: 1-6.

- van Manen W. 2000. Trefkans bij het inventariseren van Ransuilen in het broedseizoen. Drentse Vogels 13: 27-29.
- van Manen W. 2001. Invloed van weersomstandigheden op gedrag en jaagsucces van overwinterende Ransuilen *Asio otus*. Limosa 74: 81-86.
- Marks J.S. 1999. Genetic monogamy in Long-eared Owls. The Condor 101: 854-859.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
- Masman D. 1986. The annual cycle of the Kestrel Falco Tinnunculus. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Mikkola H. 1983. Owls of Europe. T & A D Poyser, Calton.
- Scott D. 1997. The Long-eared Owl. The Hawk and Owl Trust, London.
- Ulbricht J. 1984. Zur Dismigration Mitteleuropäischer Waldohreulen (*Asio otus*) nach Ringfunden. Bericht Vogelwarte Hiddensee 5: 67-75.
- Wendland V. 1957. Aufzeichnungen über Brutbiologie und Verhalten der Waldohreule *Asio otus*. Journal für Ornithologie 98: 241:261.
- Wijnandts H. 1984. Ecological energetics of the Long-eared Owl *Asio otus*. Ardea 72: 1-92.
- Williams R. 2002. Long-eared Owls *Asio otus*. In: Wernham C.V., M.P. Toms, J.H. Marchant, J.A. Clark, G.M. Siriwardena & S.R. Baillie (eds). The Migration Atlas: Movements of the birds of Britain and Ireland. T. & A.D. Poyser, London.
- Wyllie I., L. Dale & I. Newton 1996. Unequal sex ratio, mortality causes and pollutant residues in Long-eared Owls in Britain. British Birds 89: 429-436.
- Willem van Manen,
Oosterbroekstraat 45
9402 RB Assen
Willem.vanManen@sovon.nl

Bijlage 1.

Basisgegevens van Ransuilen in het onderzoeksgebied. *Basic data of Long-eared Owls in the study area.*

Jaar Year	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Wintergetal (Jnsen) <i>Winter index (Jnsen)</i>	33.6	4.7	2.0	3.0	21.6	9.6	8.0	13.9	7.5	47.7	31.2	4.6	12.7	3.6	8.6
% M. arv in oct-dec dieet ¹ <i>% M. arv in Oct-Dec diet¹</i>	71.6	55.1	75.3	87.9	67.9	56.1	66.3	62.4	51.9	54.7	67.2	69.6	74.1	75.8	71.5
% M. arv in jan-mar dieet <i>% M. arv in Jan-Mar diet</i>	74.6	64.3	76.9	84.9	66.7	70.7	76.1	64.7	55.8	63.3	82.2	67.7	64.7	60.6	66.9
% M. arv in apr-jun dieet <i>% M. arv in Apr-Jun diet</i>	56.4	58.0	64.7	67.1	39.8	50.6	43.6	41.1	53.6	55.5	60.0	60.7	51.6	?	?
% Muizen in apr-jun <i>% Mice in Apr-June</i>	93.5	89.7	96.5	93.6	89.9	80.7	90.8	79.0	82.5	95.4	76.8	84.1	92.4	?	?
Max. N uilen op roest <i>Max. N owls on roost</i>	56	24	45	81	27	17	30	27	18	30	?	?	?	39	23
Datum van maximum <i>Date of maximum</i>	30/1	20/12	11/1	10/12	30/1	30/1	10/1	30/1	21/12	10/1	?	?	?	1/1	?
Eerste dag >50% op roest <i>First date >50% at roost</i>	11/12	31/10	1/12	20/11	31/10	30/10	10/12	21/11	11/11	29/11	?	?	?	?	?
Laatste dag >50% op roest <i>Last date >50% at roost</i>	9/3	20/2	13/2	1/2	1/3	1/3	9/2	28/2	28/2	20/1	?	?	?	?	?
N dagen >50% op roest <i>N days >50% at roost</i>	88	112	74	73	121	122	61	99	109	52	?	?	?	?	?
Aantal roestplaatsen <i>Number of roosts</i>	4	3	2	2	2	2	3	3	3	5	3	2	2	2	2
N Territoria <i>N Territories</i>	13	14	27	41	20	8	26	16	4	14	11	12	20	6	15
N Succesvolle paren <i>N Pairs successful</i>	7	9	24	25	6	5	16	3	2	10	1	10	14	3	10
N Uitgevlogen jongen <i>N Fledglings</i>	13	26	80	59	9	8	40	4	4	34	1	21	40	3	19

¹ In het voorafgaande jaar *In previous year*

Use of winter-roosts, breeding numbers and reproduction of Long-eared Owls *Asio otus* in relation to their diet

Long-eared Owls *Asio otus* were studied in the northern Netherlands in 1986-2001, to evaluate how diet composition affects the use of winter roosts, numbers of breeding pairs, and reproduction. The study area (2500 ha) is dominated by farmland (both arable and grassland), complemented with dry heathland, mixed woodlots, some small villages and the edge of a town. The area offers almost unlimited roosting and nesting possibilities and foraging habitat is diverse.

Diet composition was studied by collecting pellets at winter roosts or in breeding territories. Owls were counted on winter-roosts every ten days. From 1986-1996 presumably all roosts were known. Territories were mapped by visiting potential breeding sites in the early evening, six times in January-April to detect displaying birds, and three times in May-July for begging young. Nests were searched for in suitable breeding habitat.

Throughout the study period Short-tailed Voles *Microtus arvalis* were the most important prey species (69%; Fig. 1). Other prey included Wood Mouse *Apodemus sylvaticus* (14%), Common Vole *Microtus agrestis* (5.5%), Bank Vole *Clethrionomys glareolus* (3.5%), birds (3.0%) and Harvest Mouse *Micromys minutus* (2.8%). Other species were represented in the diet by less than 1%. The proportion of voles in the diet was highest in late summer, declined in autumn and winter, and was lowest in spring (Fig. 2).

The number of winter roosts was nearly constant, but the number of owls per roost varied between years. The number of wintering owls depended on the proportion of Short-tailed Voles in their winter diet (October-December;

Fig. 3). The use of winter-roosts was described by the period during which more than 50% of the maximum number of owls was present at the roost. There was a tendency that roosts were established later and deserted earlier in years with higher proportions of Short-tailed Voles in their winter diet. When the owls spent fewer days at the communal roosts, and left roosts earlier, more breeding territories were occupied (Fig. 4) and more young produced in the following breeding season.

The number of breeding territories was related to the percentage of Short-tailed Voles in the diet in January-March (Fig. 5). There was also a correlation between the average number of young fledged per pair in the preceding breeding season and the number of breeding pairs in the subsequent spring, indicating that local offspring tend to remain in the study area. No correlations were found between breeding parameters and the proportion of voles in the summer diet. Percentage of successful pairs and number of fledglings per brood were positively correlated with the sum of the proportion of voles and Wood Mice in the summer diet (Fig. 6). Nevertheless, the exact role of prey species other than Short-tailed Vole during the breeding season remains unclear.

In three years the numbers of owls increased considerably outside the breeding season, indicating immigration (Fig. 7). This only occurred in autumns and winters preceding highly productive breeding seasons (Fig. 8). In most years, numbers decreased during autumn and winter (by up to 85%), due to mortality but possibly also due to emigration. The Netherlands are situated near the western edge of the area in which individual Long-eared Owls track fluctuations in *Microtus* abundance. I argue that communal roosting of owls is linked to migratory populations, and that the ultimate function is related to the possibility to find a breeding partner.