

VOEDSELOECOLOGIE VAN DE KERKUIL *TYTO ALBA* IN NEDERLAND

Feeding ecology of the Barn Owl *Tyto alba* in The Netherlands

O. DE BRUIJN

Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen ¹⁾

INHOUD

1. Inleiding	91
2. Dankbetuigingen	92
3. De Kerkuil op jacht	93
3.1. Jachtwijze	93
3.2. Grootte van het jachtgebied	93
4. Voedselonderzoek	94
4.1. Methoden	94
4.2. Overzicht van het braakballenonderzoek in Nederland	95
4.3. Welke soorten vormen het stapelvoedsel?	99
4.4. Gewichtsfactoren („voedingswaarde-eenheden”)	101
5. De prooikeuze in de diverse landschappen van Nederland	102
5.1. Streekgebonden variatie in de prooifauna	103
5.1.1. Verspreiding van de prooi-soorten	103
5.1.2. Regionale dichtheden van de prooi-soorten	106
5.2. Streekgebonden variatie in het kerkuilmenu	107
5.2.1. De prooi-soorten, die het stapelvoedsel vormen	110
5.2.2. De overige prooi-soorten	113
6. De prooikeuze in de loop der seizoenen	117
6.1. Seizoens-schommelingen in prooiaanbod en prooikeuze	117
6.2. Seizoensvariatie in „veldmuis-plaaggebieden”	118
6.3. Seizoensvariatie buiten de „plaaggebieden”	121
6.4. Generalisatie	124
7. „Topjaren” en „Daljaren”	128
7.1. Jaarlijkse aantalsschommelingen bij prooidieren en hun predatoren	128
7.2. Topjaren en daljaren in „veldmuis-plaaggebieden”	131
7.3. Topjaren en daljaren buiten de „plaaggebieden”	134
7.4. Generalisatie	138
8. Samenvattend schema van de prooikeuze van de Kerkuil in Nederland	144
9. Samenvatting en slotconclusies	146
10. Summary	151
11. Literatuuroverzicht	153

1. INLEIDING

In de eerste helft van deze eeuw was de Kerkuil een algemeen voorkomen-de broedvogel op het platteland en in onze dorpen en steden. Het was meer regel dan uitzondering, dat een gemeente binnen zijn grenzen meerdere kerken en boerderijen rijk was, waar stevast een paartje van deze prachtige uilen op de zolders huisde.

Geleidelijk is er in de loop van de laatste tientallen jaren in dit beeld veran-

¹⁾ Huidige adres van de schrijver: Morshoekweg 39, Hengelo (Ov.)

dering gekomen: steeds meer van oudsher door Kerkuilen bewoonde plaatsen werden niet meer bevolgen. Verontrust door deze ontwikkeling zette S. Braaksma in samenwerking met de schrijver van dit artikel een onderzoek op naar het voorkomen en de populatiedynamiek van de Kerkuil in Nederland. Als resultaat hiervan is een uitgebreid rapport opgesteld met gedetailleerde verspreidingsgegevens, waarin o.m. is ingegaan op de oorzaken van de catastrofale achteruitgang en de mogelijkheden tot behoud van deze uilesoort. De voornaamste resultaten zijn inmiddels gepubliceerd in Limosa 49, afl. 3, p. 135-187 (S. Braaksma en O. de Bruijn 1976, hier verder afgekort met Br + dB 1976).

Bij voornoemd onderzoek ontstond de behoefte om de vele verspreide gegevens over het kerkuilvoedsel in Nederland te bewerken. Bij de uitvoering hiervan is, mede door eigen onderzoek, veel aandacht besteed aan een tweetal aspecten die in veel voedselstudies onvoldoende belicht worden: streekbepaalde en seizoensgebonden invloeden op de voedselsamenstelling. Hierdoor is het mogelijk gebleken om aan het eind van deze studie een (globaal) samenvattend schema op te stellen van de prooikeuze van de Kerkuil in Nederland in relatie met plaats en tijd.

In dit artikel worden tevens de resultaten gepubliceerd van een ruim tienjarig onderzoek in Oost-Gelderland naar de uitwerking van schommelingen in de (veld-)muizenstand op de sterkte van de kerkuilpopulatie. Het is de bedoeling om in de toekomst nader in te gaan op het verband tussen voedselvoorkeur, terreinkeuze en achteruitgang van de Kerkuil in de diverse landschappen van Nederland. Hopelijk zal dit kunnen bijdragen tot een effectief beschermingsbeleid.

2. DANKBETUIGINGEN

Velen hebben bijgedragen aan het tot stand komen van dit verhaal. Allereerst betreft dit de talloze boeren, kosteren en andere hier niet bij naam genoemde personen, die toestemming gegeven hebben om de door hen beheerde gebouwen te betreden om nestkasten te plaatsen, broedresultaten te controleren, jonge uilen te ringen, braakballen te verzamelen en andere „vreemde dingen uit te spoken”.

Op velerlei wijzen ben ik bij dit werk geholpen door Ton Veenendaal, mevrouw Nijenhuis-Beskers, Maaïke Feldbrugge, Riemer van Althuis, Jan te Kloeze, Dick Gussinklo, Jan-Maarten de Ruiter, Johan Arentsen en Jan Keultjes: tezamen beleefden we bij dit onderzoek heel wat avonturen!

Hiernaast staat de jarenlange samenwerking met Sjoerd Braaksma (Stafafdeling Natuurbehoud van Staatsbosbeheer), die me steeds opnieuw attendeerde op belangrijke literatuurgegevens en ongepubliceerde prooijijsten. Door onze samenwerking kon ik ook steeds beschikken over het grote „kerkuilarchief” van Nederland en regelmatig ervaringen en gedachten uitwisselen; tenslotte heeft Sjoerd Braaksma de opeenvolgende versies van dit „voedselverhaal” kritisch doorgelezen en van verbeteringen voorzien.

Voor de afronding van dit onderzoek ben ik veel dank verschuldigd aan prof. dr. G. P. Baerends en dr. R. H. Drent: zij stelden mij in de gelegenheid om dit verhaal te voltooien als onderdeel van mijn biologiëstudie (doktoraalonderwerp Dieroecologie) aan de Rijksuniversiteit van Groningen.

Tenslotte wil ik nog met dank vermelden, dat de figuren bij dit artikel zijn vervaardigd door de heer D. Visser. De Engelse teksten zijn verzorgd door de heer Drent, die mij bovendien door zijn voortdurende belangstelling wezenlijk gestimuleerd heeft.

3. DE KERKUIL OP JACHT

3.1. Jachtwijze

Door de nachtelijke leefwijze van de Kerkuil is men maar zelden in de gelegenheid om wat meer dan een glimp van de jachtmethoden te zien. Toch kan de volhardende waarnemer af en toe het geluk hebben om een Kerkuil overdag te zien jagen (vgl. Bunn 1972). Dit is relatief vaak het geval in de broedtijd: vermoedelijk als gevolg van de meervoudige vraag naar prooien door de aanwezigheid van jongen. Buiten de broedtijd heeft men de beste kansen in tijden, waarin er langdurig sneeuw ligt: kennelijk dwingt dan voedselgebrek sommige uilen om ook overdag te jagen.

Zo kon ik tijdens de sneeuwperiode in februari 1969 nabij Pieterburen (Gr.) rond het middaguur bij iets mistig weer bijna een uur lang een Kerkuil-op-jacht gadeslaan. Ongeveer 400 meter verwijderd van de dichtstbijzijnde boerderij ondernam de uil telkens 5-10 minuten durende jachtvluchten boven de besneeuwde velden, afgewisseld met zitpauzes van enkele minuten op afrasteringspaaltjes. Tijdens de jacht vloog de Kerkuil met regelmatige, vrij snelle vleugelslag op ongeveer 2-3 meter hoogte boven de grond. Gewoonlijk zocht de vogel hierbij grote bouwlandpercelen (besneeuwde stoppelvelden) in lange rechte stroken af. De kop was hierbij naar de grond gericht en soms — kennelijk bij het bespeuren van een prooidier — keerde de uil zich bliksemsnel in de lucht om, gevolgd door enkele seconden bidden en/of een snelle stootduik naar de grond. Gedurende de waarnemingsperiode van bijna een uur, waarin de vogel ongeveer 35 minuten besteedde aan actieve jachtvluchten, bemachtigde deze uil geen enkele prooi . . . ¹⁾

Naast dergelijke gestadige jachtvluchten jagen Kerkuilen bovendien vanaf vaste uitkijkposten; deze jachtmethode gebruiken ze ook in schuren e.d., waar zij vanaf een zitplaats neerstrijken op een prooidier.

In de literatuur kan men goede beschrijvingen van de jachtwijze o.m. vinden bij Hosking en Newberry (1945) en bij G  roudet (1965). Voorts zij men verwezen naar fraaie tekenseries van de jachtmethode van de Kerkuil (op gezicht en gehoor) bij Sparks en Soper (1972), waar men ook details over het gehoor- en gezichtsvermogen (naar Payne 1962) kan nalezen.

3.2. Grootte van het jachtgebied

Kerkuilen verdedigen in de regel een eigen broedterritorium, zoals Bunn (1977) dit van een Engelse kerkuil-populatie beschrijft: „In March and April they (would) utter repeated screeches as they flew to and fro in their territories in a kind of songflight. Ocassionally, trespassing males were driven off with furious harsh screeches”.

Interessante waarnemingen betreffende de grootte van het jachtterritori-

¹⁾ De betreffende sneeuwrijke vorstperiode (januari-februari 1969) is voor veel Kerkuilen in Nederland fataal geweest (vgl. figuur 3 bij Br + dB 1976).

um van Kerkuilen zijn gedaan door Hosking en Newberry (1945). Zij zagen een individueel herkenbaar ♂ meermalen (overdag!) jagen tot op een maximum afstand van 1500-2000 meter van zijn nest. Hun bevindingen vatten zij als volgt samen: „His hunting ground must have quite covered three or four square miles (= 8-11 km²). He did not however utilize the whole area and did a considerable part of his foraging within a short distance of the nest”. Volgens een (oude) opgave van Blaker (bij Schönfeld 1974) bedraagt de grootte van het jachtgebied in Engeland 10-15 km², onder zeer gunstige omstandigheden echter slechts 5-6 km² per broedpaar.

De grootte van het jachtgebied wordt in hoofdzaak bepaald door terreingesteldheid annex voedselaanbod. Een duidelijke aanwijzing hiervoor vormen lokale verschillen in populatiedichtheden. Op grond van recent onderzoek in de DDR becijferde Schönfeld (1974) de gemiddelde grootte van het jachtgebied op 15 km² per kerkuilpaar; doorgaans vond hij waarden tussen 10 en 20 km², maar onder optimale omstandigheden (zeer rijk voedselaanbod, volop nest- en roestgelegenheid) beperkte de oppervlakte zich tot 3-8 km² per broedpaar.

Uit het verleden zijn er (spaarzame) gegevens bekend over de populatiedichtheid van de Kerkuil in diverse Nederlandse landschappen (zie Br + dB 1976). Generaliserend kan men stellen, dat in de eerste helft van deze eeuw een dichtheid van ongeveer 10 broedpaar per 100 km² de normale situatie moet zijn geweest. Er kwamen echter op het Holoceen (= Alluvium) in streken met veldmuis-plagen lokaal wel dichtheden voor van 20-25 paar/100 km²!

Thans is in ons genivelleerde cultuurland een dichtheid van meer dan 5 broedpaar/100 km² (grote) uitzondering in plaats van regel. In de toekomst zullen vermoedelijk alleen de als landschapsreservaat beheerde delen van Nederland nog een voldoende rijke prooidierstand herbergen om een dergelijke kerkuil-dichtheid te kunnen handhaven.

4. VOEDSELONDERZOEK

4.1. Methoden

Er zijn theoretisch verschillende methoden denkbaar om de samenstelling van het voedsel van Kerkuilen te onderzoeken. In de praktijk stuit men bij de meeste manieren echter op moeilijk te overwinnen bezwaren. Zo is de directe methode van het waarnemen van jagende Kerkuilen om na te gaan welke prooidieren zij vangen voorlopig vrijwel onuitvoerbaar door hun nachtelijke leefwijze én vanwege de vaak nogal uitgestrekte jachtvluchten (zie hoofdstuk 3). Wat meer perspectief biedt wellicht het verrichten van waarnemingen bij het nest, maar hier dienen op zijn minst uitgebreide voorzieningen getroffen worden en zeer veel tijd uitgetrokken worden om voldoende gegevens te

kunnen verzamelen zonder de uilen in hun familielevens te storen¹⁾.

Een indirecte onderzoekmethode is het braakbalonderzoek, d.w.z. het analyseren van prooiresen in kerkuil-braakballen. Vele onderzoekers hebben gebruik gemaakt van deze methode, zo ook de schrijver. Allereerst is er de gunstige faktor, dat Kerkuilen jaar en dag op geschikte roestplaatsen plegen terug te keren, waar men hun braakballen regelmatig in grote aantallen kan verzamelen (zij het soms na niet ongevaarlijke klauterpartijen). Een gunstige bijkomstigheid is, dat de meeste van deze dagroestplaatsen gesitueerd zijn in droge, donkere ruimten van gebouwen (vgl. Br + dB 1976), waardoor de braakballen gewoonlijk goed tegen afbrekende weersinvloeden beschut zijn. Met behulp van goede determineertabellen (Husson 1962, März 1969) levert het op naam brengen van de prooi-soorten meestal weinig problemen op (zie hierna).

Kerkuil-braakballen zijn gemakkelijk te onderscheiden van de braakballen van andere inheemse uilensoorten (vgl. Husson 1962): door hun grootte (lengte gem. 4-7 cm, breedte gem. 2-3 cm), door hun vorm (aan beide uiteinden breed afgerond) en door hun kleur (zwart tot donkergrijs); zeer karakteristiek hierbij is, dat kerkuil-braakballen met een dunne (aan de lucht geharde) slijm laag omgeven zijn, hetgeen ze een onmiskenbaar zwartglanzend uiterlijk geeft.

Het aantal uitgestote braakballen bedraagt één of twee per etmaal, al naar gelang het gewicht van de bemachtigde prooien (vgl. Guérin 1928, Uttendörfer 1952, Von Knorre 1973). De gemiddelde voedselbehoefte van een volwassen Kerkuil ligt in de orde van grootte van 75-100 gram per etmaal (zie opgaven bij Schneider 1977). Bij het Nederlandse prooiscaal (vnl. woelmuizen en spitsmuizen) komt dit gemiddeld neer op 3-6 prooien per nacht.

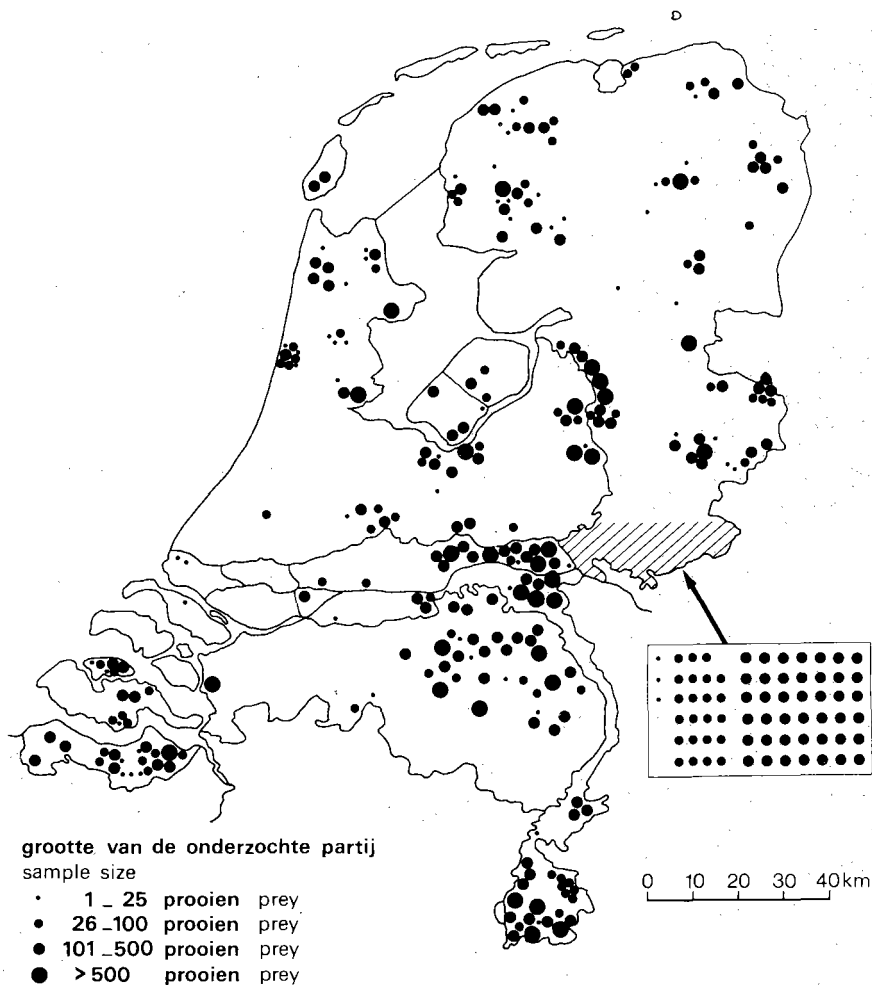
De maagsappen van de Kerkuil tasten de skeletresten van prooidieren veel minder aan dan b.v. bij Bosuil en Ransuil het geval is (Husson 1962, Krommenhoek 1965). Hierdoor kunnen meestal ook broze, voor determinatie onmisbare skeletdelen (b.v. van Dwergmuis en Dwergspitsmuis) in de braakballen teruggevonden worden, al kan een zeker verlies niet geheel uitgesloten worden (Raczynski 1973). Anderzijds bevatten de braakballen ook de meeste resten van relatief grote prooidieren (b.v. vogels, ratten, mollen). Dit laatste is te danken aan het feit, dat Kerkuilen hun prooien in hun geheel plegen te verslinden; in tegenstelling tot voedselonderzoek bij roofvogels (zie Tinbergen 1946) is men hierdoor niet genoodzaakt om veerkransen, haar- en/of skeletresten op te sporen.

Op grond van de bovenstaande overwegingen deelt de schrijver de mening van de meeste onderzoekers, dat men door gewetensvol braakbalonderzoek een goed beeld kan krijgen van de samenstelling van het kerkuilvoedsel.

4.2. Overzicht van het braakballenonderzoek in Nederland

De eerste, die zich in ons land op grote schaal heeft beziggehouden met het onderzoeken van kerkuilbraakballen was Wolda (in de twintiger jaren) in het kader van een onderzoek van de Plantenziektkundige Dienst naar de verspreiding van schadelijke knaagdieren. Hij onderscheidde echter slechts enkele grove categorieën van prooidieren (b.v. „wittandige- en roodtandige spitsmuizen”). In 1929 wist Van den Brink als eerste in ons land alle prooi-

¹⁾ Recent verricht J. de Jong op deze wijze systematisch onderzoek bij een kerkuilnest in ZO-Friesland.



Figuur 1. Plaatsen in Nederland, waar kerkuil-braakballen verzameld zijn in de periode 1929-1977. Het studiegebied van de schrijver is gearceerd (Oost-Gelderland); de partijen braakballen, die hier verzameld zijn in de periode 1967-1977, zijn schematisch aangegeven (inzet rechtsonder).

Localities in the Netherlands where Barn Owl pellets were collected in the period 1929-1977. The author's intensive study area (Oost-Gelderland) is hatched; the collections made in this area (1967-1977) are shown in the inset.

soorten afzonderlijk te onderscheiden aan de hand van de resten in (Kerkuil-) braakballen. Nadat Schreuder en Van Bemmelen in het begin van de dertiger jaren determinatietabellen ter onderscheiding van muisachtigen en insecteneters gepubliceerd hebben (in „De Levende Natuur”) is een groot aantal onderzoeken op dit terrein verricht.

Tabel 1. Prooien van de Kerkuil in Nederland: resultaat braakballen-onderzoek in de periode 1929-1977.

Table 1. Prey of Barn Owls in the Netherlands: result of pellet analyses in the period 1929-1977.

Klasse Zoogdieren <i>Mammalia</i>	
Orde insectenetters <i>Insectivora</i>	
Familie Molle n <i>Talpidae</i>	
Mol <i>Talpa europaea</i>	88
Familie Spitsmuizen <i>Soricidae</i>	
Bosspitsmuis <i>Sorex araneus</i>	36.364
Dwergspitsmuis <i>Sorex minutus</i>	1.375
Waterspitsmuis <i>Neomys fodiens</i>	701
Veldspitsmuis <i>Crocidura leucodon</i>	75
Huisspitsmuis <i>Crocidura russula</i>	9.926
wittandige spitsmuizen <i>Crocidura sp.</i>	127
Orde vleermuizen <i>Chiroptera</i>	
Familie Gladneusvleren <i>Vespertilionidae</i>	
Meervleermuis <i>Myotis dasycneme</i>	5
Vale Vleermuis <i>Myotis myotis</i>	1
Dwergvleermuis sp. <i>Pipistrellus sp.</i>	7
Laatvlieger <i>Eptesicus serotinus</i>	4
Grootoorvleermuis sp. <i>Plecotus sp.</i>	4
Vleermuizen <i>Chiroptera sp.</i>	6
Orde knaagdieren <i>Rodentia</i>	
Familie Slaapmuizen <i>Gliridae</i>	
Eikelmuis <i>Eliomys quercinus</i>	3
Familie Woelmuizen <i>Microtidae</i>	
Rosse Woelmuis <i>Clethrionomys glareolus</i>	733
Noordse Woelmuis <i>Microtus oeconomus</i>	479
Aardmuis <i>Microtus agrestis</i>	2.870
Veldmuis <i>Microtus arvalis</i>	26.626
Woelrat/Molmuis <i>Arvicola terrestris</i>	368
Ondergrondse Woelmuis <i>Pitymys subterraneus</i>	641
Woelmuizen sp. <i>Microtus/Clethrionomys/Pitymys</i>	530
Familie Ware Muizen <i>Muridae</i>	
Bosmuis <i>Apodemus sylvaticus</i>	4.943
Grote Bosmuis <i>Apodemus flavicollis</i>	1
Dwergmuis <i>Micromys minutus</i>	1.573
Zwarte Rat <i>Rattus rattus</i>	30
Bruine Rat <i>Rattus norvegicus</i>	177
Huisdier <i>Mus musculus</i>	2.269
Bosmuizen <i>Apodemus sp.</i>	31
Ratten <i>Rattus sp.</i>	73
Orde haasachtigen <i>Lagomorpha</i>	
Familie Hazen <i>Leporidae</i>	
Konijn <i>Oryctolagus cuniculus</i>	2
Haas of Konijn <i>Lepus/Oryctolagus</i>	1
Orde roofdieren <i>Carnivora</i>	
Familie Marterachtigen <i>Mustelidae</i>	
Wezel <i>Mustela nivalis</i>	5
Totaal - Total	90.056
Klasse Vogels <i>Aves</i> ¹⁾	
Turkse Tortel <i>Streptopelia decaocto</i>	1
Gierzwaluw <i>Apus apus</i>	23

Boerenzwaluw <i>Hirundo rustica</i>	31
Huiszwaluw <i>Delichon urbica</i>	12
Veldleeuwerik <i>Alauda arvensis</i>	2
Koolmees <i>Parus major</i>	2
Pimpelmees <i>Parus caeruleus</i>	1
Boomklever <i>Sitta europaea</i>	1
Merel <i>Turdus merula</i>	2
Nachtegaal <i>Luscinia megarhynchos</i>	1
Roodborst <i>Erithacus rubecula</i>	1
Tijftjaf <i>Phylloscopus collybita</i>	1
Heggenus <i>Prunella modularis</i>	2
Graspieper <i>Anthus pratensis</i>	2
Witte Kwikstaart <i>Motacilla alba</i>	2
Vink <i>Fringilla coelebs</i>	3
Huisemus <i>Passer domesticus</i>	581
Ringmus <i>Passer montanus</i>	6
Spreeuw <i>Sturnus vulgaris</i>	9
Overige vogels <i>Aves sp.</i>	
„zaadeters”	265
„insekteneters”	44
ongedetermineerd	840
Totaal - Total	1832
Klasse Amfibieën <i>Amphibia</i> ¹⁾	
Kikkers <i>Rana sp.</i>	144
onbekend <i>Amphibia sp.</i>	280
Totaal	424
Klasse Reptielen <i>Reptilia</i> ¹⁾	
onbekend <i>Reptilia sp.</i>	1
Totaal 92 313 gewervelde dieren ²⁾	
Grand total 92 313 vertebrates ²⁾	

¹⁾ Vogels, Amfibieën en Reptielen zijn niet in alle afzonderlijke prooijlijsten vermeld, zodat zij in deze tabel ondervetegenwoordigd zijn (vgl. tabel 2). *These non-mammalian categories have not always been included in the individual analyses, and for this reason are underrepresented here (cf. table 2).*

²⁾ Ongewervelde proooidieren: ca. 50 Insekten en ca. 20 Mollusken (zie paragraaf 5.2.2). *Invertebrates reported concern about 50 Insects and about 20 Molluscs (see section 5.2.2).*

Een overzicht van de resultaten van het pionierswerk (1930-1945) van het braakbalonderzoek in Nederland is in tabelvorm gepubliceerd bij IJsseling en Scheygrond (1943) en Schreuder (1945).

In de periode na 1945 kunnen met name de volgende onderzoekers genoemd worden, die ieder ettelijke duizenden prooieresten van Kerkuilen gedetermineerd hebben; hieronder is per onderzoek vermeld, over welke periode het zich uitstrekt, in welke streek het voornamelijk plaatsvond en op welke plaats de gegevens gepubliceerd zijn:

— A. van Wijngaarden: geheel Nederland (1948-1965), opgenomen in het RIN-archief te Leersum;

— L. van Leeuwen en H. de Vries: geheel Nederland (1950-1960), gegevens Plantenziektenkundige Dienst (in RIN-archief);

— W. Knippenberg: Noord-Brabant (1948-1958), deels gepubliceerd in *Barbastella* 1 (1957), verder beschikbaar gesteld door de onderzoeker;

— H. van de Borg: Veluwe en Twente (1941-1945), beschikbaar gesteld door de onderzoeker;

— B. Hoekstra: Gelderse IJsselstreek (1951-1960), gepubliceerd in *De Levende Natuur* 63

(1960); van dezelfde onderzoeker: Twente (1961-1965), gepubliceerd in Wet. Med. 68 (1967) van de KNNV;

— B. Hoekstra en V. van Laar: Friesland (1961-1965), gepubliceerd in Lutra 7 (1965);

— G. van Minnen: Friesland (1965-1976), gepubliceerd in Veld en Vitrine 27-54 (1965-1976);

— Zoogdierwerkgroep van de CJN: o.m. Drente, Zeeuws-Vlaanderen en Zuid-Limburg (1964-1974), gepubliceerd in Bosmuis 7-14 (1969-1976).

Gegevens van bovenstaande onderzoeken — die als betrouwbaar aangemerkt kunnen worden — zijn in dit artikel opgenomen. Voorts zijn hier de gegevens van de schrijver verwerkt: analyses van ca. 70 partijen kerkuilbraakballen, te zamen meer dan 10.000 prooidieren bevattend, in de periode 1967-1977 verzameld in een 700 km² groot onderzoekgebied in Oost-Gelderland (= Liemers + zuidelijke Achterhoek)¹⁾

Dit alles, te zamen met een aantal „losse partijen” van diverse herkomst, leverde uiteindelijk bijna 350 partijen kerkuilbraakballen op uit vrijwel alle streken van ons land: zie figuur 1.

Hierin werden in totaal de resten van ver over de 90.000 prooien van de Kerkuil in Nederland aangetroffen: zie tabel 1.

Hoewel deze tabel op zich een redelijke indruk geeft van de kwalitatieve en kwantitatieve samenstelling van het kerkuilvoedsel, is zij voor een verdere analyse te ongenueanceerd. In werkelijkheid varieert namelijk het „muizen”-aanbod (en daarmee het kerkuilmenu!) van streek tot streek en van seizoen op seizoen. Daarom zullen we ons in de volgende hoofdstukken telkens verdiepen in de opbouw van de prooifauna.

Eerst is het zinvol om na te gaan, wat nu eigenlijk de belangrijkste prooi-soorten van de Kerkuil in Nederland zijn. Op deze soorten kunnen we ons dan bij de verdere analyse concentreren.

4.3. Welke soorten vormen het stapelvoedsel?

Tabel 1 is tot stand gekomen door de resultaten van al het betrouwbare braakbalonderzoek in Nederland bij elkaar op te tellen. Aan deze werkwijze is o.m. het volgende bezwaar verbonden: door een aantal van de genoemde onderzoekers (4.2) zijn de in braakballen aangetroffen resten van niet-zoogdieren (o.m. vogels, amfibieën, insecten) buiten beschouwing gelaten, b.v. omdat de onderzoeker uitsluitend geïnteresseerd was in de verspreiding van kleine zoogdiersoorten. Daarom is tabel 2 opgesteld, die d.m.v. enkele grote, zorgvuldig uitgevoerde braakbal-onderzoeken een goede indruk geeft van het aandeel van diverse categorieën prooidieren.

Uit dit rijke materiaal komt naar voren, dat de groep van niet-zoogdieren in Nederland slechts ca. 4% van alle kerkuilprooien pleegt uit te maken: naast gemiddeld 96% zoogdieren vindt men doorgaans ongeveer 3% vogels (vnl. Huismussen) en ruim 1% amfibieën (vnl. kikkers). In grote lijnen komen

¹⁾ De volledige gegevens van de schrijver liggen ter inzage bij het Zoölogisch Laboratorium in Haren en bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer in Leersum.

Tabel 2. Het kerkuilmenu, opgesplitst in systematische categorieën.
 Table 2. Food of the Barn Owl, according to systematic category.

	I	II	III	IV	Totaal Total
Zoogdieren <i>Mammalia</i>	95,4%	95,3%	97,2%	96,6%	96,3%
Vogels <i>Aves</i>	2,8%	3,4%	1,4%	2,9%	2,5%
Reptielen <i>Reptilia</i>	(—)	—	—	—	(—)
Amfibieën <i>Amphibia</i>	1,4%	1,2%	1,3%	0,5%	1,1%
Insekten <i>Insecta</i>	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%	0,1%
Mollusken <i>Mollusca</i>	0,4%	—	—	—	(—)
Aantal prooidieren (= 100%) Number of prey (= 100%)	5266	13608	14853	10160	43887

I — Nederland 1945-1960 (Van Wijngaarden, Van Leeuwen e.a.: RIN-archief)

II — Nederland 1964-1974 (CJN 1969-1976: Bosmuis 7-14)

III — Deventer e.o. 1951-1960 (Hoekstra 1960: De levende Natuur 63)

IV — Oost-Gelderland 1967-1977 (De Bruijn — data from author's study area)

de Nederlandse gegevens hiermee goed overeen met de gegevens van Utten-dörfer (1952) over het voedsel van Middeneuropese Kerkuilen: van de bijna 80.000 prooidieren waren ca. 95% zoogdieren, aangevuld met vogels (gem. 3,1%), amfibieën (gem. 1,2%) en geleedpotigen (gem. 0,8%).

Bij onze verdere analyse zullen we ons in hoofdzaak richten op de ca. 20 kleine zoogdiersoorten, die gemiddeld meer dan 95% van het aantal kerkuilprooien in ons land uitmaken. Tot deze systematisch zeer heterogene groep behoren als voornaamste vertegenwoordigers (vgl. tabel 1): spitsmuizen van de geslachten *Sorex*, *Neomys* en *Crocidura*; mol *Talpa*; woelmuizen (en woelratten) van de geslachten *Microtus*, *Clethrionomys*, *Pitymys* en *Arvicola*; ware muizen (en ratten) van de geslachten *Apodemus*, *Mus*, *Micromys* en *Rattus*. In het vervolg wordt deze groep van prooidieren samengevat met de term „kleine zoogdier-prooisoorten”. Wanneer informatie over de „restgroep” (vnl. vogels en amfibieën) ontbreekt, is het totaal-aandeel van de kleine zoogdierprooisoorten per definitie gesteld op 96% (op basis van de gegevens in tabel 2).

Voor de Kerkuilen in Nederland komen uit tabel 1 ruwweg de volgende soorten naar voren als voornaamste prooidieren (gerangschikt naar het totaal-aantal geregistreeerde prooien, in procenten):

> 25%: Bosspitsmuis *Sorex araneus*, Veldmuis *Microtus arvalis*.

5-25%: Huisspitsmuis *Crocidura russula*.

2- 5%: Bosmuis *Apodemus sylvaticus*, Aardmuis *Microtus agrestis*, Huismuis *Mus musculus*.

Generaliserend kan men stellen, dat dit zestal kleine zoogdieren (2 soorten spitsmuizen, 2 soorten woelmuizen en 2 soorten ware muizen) het stapelvoedsel vormen voor het overgrote merendeel van de Nederlandse Kerkuilen.

Het voorgaande geldt vermoedelijk in grote lijnen voor de gehele periode van het braakbalonderzoek in Nederland, want bij een drietal grote onderzoeken in de loop van de afgelopen halve eeuw blijkt het aandeel van genoemd zesttal prooi-soorten tezamen steeds 80-90% te bedragen:

- Nederland 1930-1945 (bij IJsseling en Scheygrond 1950); op 15.401 zoogdierprooien (= 96%) te zamen 14.057 exemplaren, d.w.z. 88%;
- Nederland 1945-1960 (RIN-archief): op 5.266 prooien te zamen 4.409 exemplaren, d.w.z. 84%;
- Nederland 1964-1974 (CJN, in „De Bosmuis”): op 13.608 prooien te zamen 11.508 exemplaren, d.w.z. 85%.

Behalve dit zesttal „muizen” vormen vogels een niet te verwaarlozen voedselbron (gewoonlijk 1-5% van het totaal-aantal prooien). Aparte vermelding verdient nog de geheimzinnige Ondergrondse Woelmuis *Pitymys subterraneus*, die in Zuid-Nederland een vaste plaats in het stapelvoedsel pleegt in te nemen (geregeld 2-7%). Alle overige prooi-soorten spelen hooguit lokaal en/of tijdelijk een rol van enige betekenis als kerkuilprooi.

4.4. Gewichtsfactoren („voedingswaarde-eenheden”)

Om het relatieve belang van iedere prooi-soort te bepalen is het dienstig om na te gaan hoe groot het gewichts-aandeel van elke soort is in het totale voedselverbruik van de uilen. Bij een dergelijke analyse gaat men in de praktijk gewoonlijk uit van een aantal hypothesen. De eerste is, dat de totale voedselbehoefte van een uil constant blijft, of hij zich nu voedt met grote of kleine prooidieren; daarbij neemt men dan aan, dat de voedingswaarde van iedere prooi-soort gelijk is.¹⁾ Dit zou dan hierop neerkomen, dat de voedingswaarde van iedere prooi-soort evenredig is met het gewicht. Eenvoudigheids-halve gaan wij ook van deze veronderstelling uit.

Voor de berekening van het gewichtsaandeel van iedere prooi-soort maakt men gebruik van omrekeningsfactoren; gewoonlijk wordt hierbij uitgegaan van door Southern (1954) opgestelde gewichtsfactoren (o.m. Sparks en Soper 1972; Smeenk 1972). Terecht heeft Versluijs (1975) er echter onlangs op gewezen, dat op grond van gegevens in de Nederlandse literatuur er ernstig getwijfeld moet worden aan de juistheid van verscheidene door Southern opgestelde relatieve gewichtseenheden.

In dezen delen wij de opvattingen van Versluijs en hebben wij nieuwe omrekeningsfactoren opgesteld voor de Nederlandse situatie. Deze zijn in hoofdzaak gebaseerd op de door Van den Brink (1972) opgegeven gewichten voor diverse kleine zoogdiersoorten: zie tabel 3. Eén prooi-eenheid (= gewichtsfactor 1,0) is gesteld op ca. 30 gram, het gewicht van een „gemiddelde woelmuis”. Aan het lijstje in de tabel kan nog toegevoegd worden, dat wij

¹⁾ Hiernaar heeft drs. H. Wijnandts (Zoöl. Lab. te Haren) onderzoek gedaan bij Ransuilen. Uit verteringsproeven is door hem vastgesteld (pers. med.), dat de „verteringsefficiëntie” — en diensgevolge ook wel de voedingswaarde — het grootst is bij de consumptie van Ware Muizen *Muridae*, de voedingswaarde van Woelmuizen *Microtidae* en Spitsmuizen *Soricidae* bleek iets minder groot.

voor alle vogelprooien een gewichtsfactor 1,4 gebruikt hebben (in hoofdzaak gebaseerd op de Huismus, die het merendeel van de vogels uitmaakt) en voor Amfibieën (kikkers) een faktor 0,8.

Tabel 3. Omrekeningsfactoren ter bepaling van het gewichtsaandeel van zoogdier-prooi-soorten (1 faktor-eenheid = ca. 30 g)

Table 3. Conversion factors for body weight of mammal prey species (1 factor unit = about 30 g)

	Gewicht (g) ¹⁾ Weight (g)	Faktor Factor		Gewicht (g) ¹⁾ Weight (g)	Faktor Factor
Knaagdieren Rodentia			Insekteneters Insectivora		
<i>Microtus oeconomus</i>	24- 72	1,6	<i>Neomys fodiens</i>	9- 23	0,6
<i>Microtus agrestis</i>	16- 62	1,2	<i>Sorex araneus</i>	6- 16	0,4
<i>Microtus arvalis</i>	14- 51	1,0	<i>Crocidura leucodon</i>	6- 15	0,4
<i>Clethrionomys glareolus</i>	14- 36	0,8	<i>Crocidura russula</i>	6- 14	0,4
<i>Pitymys subterraneus</i>	13- 23	0,7	<i>Sorex minutus</i>	3- 7	0,2
<i>Apodemus flavicollis</i>	22- 48	1,0	<i>Talpa europaea</i>	65- 130	3,0 ²⁾
<i>Apodemus sylvaticus</i>	14- 35	0,8			
<i>Mus musculus</i>	10- 24	0,6	Haasachtigen Lagomorpha		
<i>Micromys minutus</i>	5- 11	0,3	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1300-2200	10,0 ²⁾
<i>Rattus norvegicus</i>	275-580	5,0 ²⁾			
<i>Rattus rattus</i>	145-230	4,0 ²⁾	Roofdieren Carnivora		
<i>Arvicola terrestris</i>	80-180	3,5 ²⁾			
<i>Eliomys quercinus</i>	45-140	3,0 ²⁾	<i>Mustela nivalis</i>	50- 130	3,0 ²⁾

¹⁾ Opgaven bij Van den Brink 1972 — after Van den Brink 1972

²⁾ Gebaseerd op jonge exemplaren — based on juveniles

De in tabel 3 opgesomde gewichtsfactoren („voedingswaarde-eenheden”) zullen we hierna gebruiken bij de analyse van de samenstelling van het kerkuilmenu.

5. DE PROOIKEUZE IN DE DIVERSE LANDSCHAPPEN VAN NEDERLAND

De Kerkuil voedt zich vrijwel alleen met zoogdieren (tabel 2): in hoofdzaak kleine knaagdieren (woelmuizen en ware muizen) en insecteneters (spitsmuizen). Zelfs binnen een klein land als Nederland verschilt de prooifauna sterk van plaats tot plaats. Dit berust op het feit, dat een aantal kleine zoogdiersoorten binnen ons land verschillende verspreidingsgebieden bezitten en per landschapstype uiteenlopende dichtheden hebben. Het zal dan ook duidelijk zijn, dat een simpele optelling van alle beschikbare braakbalgegevens (als tabel 1) haast onvermijdelijk een vertekend beeld zal opleveren: prooi-soorten, die hun „bolwerk” hebben in streken, waar het meeste braakbalonderzoek verricht is, zullen overtegenwoordigd zijn ten koste van soorten, die relatief meer voorkomen in gebieden waar weinig gegevens verzameld zijn. Bovendien vormt een dergelijk „totaal-overzicht” van geen enkel bestaand Nederlands kerkuilpaar een reële afspiegeling van het menu: het is een gemiddelde, dat in werkelijkheid nooit aangetroffen wordt.

5.1. Streekgebonden variatie in de prooifauna

5.1.1. Verspreiding van de prooisoorten

Om de geografische variatie in het kerkuilvoedsel te analyseren is het noodzakelijk om te zoeken naar (grote) gebiedseenheden, waarbinnen de prooifauna voldoende homogeen is om de voedselgegevens van Kerkuilen uit het betreffende gebied te kunnen summeren.

Uiteraard zal de begrenzing van dergelijke gebieden veeleer samenhangen met de grenzen van landschapstypen dan met de Nederlandse provinciegrenzen. Daarom heb ik als uitgangsbasis gekozen: de indeling van ons land in plantengeografische distrikten. ¹⁾ Gebaseerd op criteria als klimaat, bodemgesteldheid en vegetatie vormen de plantendistrikten (figuur 2) onze grootste landschappelijke eenheden (zie Van Soest 1929 en Westhoff e.a. 1970: *Wilde Planten*, deel 1, p. 48-59). Een belangrijk gegeven sterkt de vermoedelijke juistheid van deze keuze: bij nader onderzoek blijken de areaalgrenzen van „muizen“-soorten veelal nauw samen te vallen met de grenzen van plantendistrikten (vgl. diverse verspreidingskaartjes bij Van Wijngaarden, Van Laar en Trommel 1971)!

Aldus kan men het areaal van de verschillende (zoogdier-) prooisoorten van de Kerkuil geografisch karakteriseren op basis van hun voorkomen in de diverse plantendistrikten: het resultaat ziet men in tabel 4. Bij de samenstelling van deze tabel is er naar gestreefd om de plantendistrikten (op de horizontale as) te rangschikken naar toenemend aantal inheemse kleine zoogdiersoorten. Aan het begin van de rij komt dan het soortenarme Hafdistrikt te staan (= polderlandschap), aan het eind prijkt het zo soortenrijke Krijtdistrikt (= Zuid-Limburg). In principe komt deze rangschikking neer op een toenemende landschappelijke variatie: immers hierdoor kan aan meer soorten levensmogelijkheid (in de vorm van een hen passend milieu) geboden worden!

Het is nodig een aantal kanttekeningen bij tabel 4 te plaatsen:

- Op de horizontale as van de tabel ontbreken het Waddendistrikt en het Duindistrikt: er broeden hier (zeker thans) maar weinig Kerkuilen, die bovendien vrijwel uitsluitend jagen in het aangrenzende cultuurland (van Haf- of Fluviatiele distrikt).
- Op de verticale as van de tabel komt de soortenlijst niet volledig overeen met de groep van „kleine zoogdierprooisoorten“ (vgl. 4.3): Hamster en Hazelmuis zijn voor de volledigheid in deze tabel opgenomen, ook al zijn ze (nog) niet als kerkuilprooi bij het braakbalonderzoek in Nederland vastgesteld (vgl. tabel 1).
- De rangschikking van de plantendistrikten naar toenemend aantal inheemse kleine zoogdier(prooi)soorten vertoont een onregelmatigheid in de plaatsing van het Fluviatiele distrikt, zo direkt achter het Haf-distrikt. Het leek namelijk onjuist om de grote scheidslijn Holoceen-Pleistoceen te doorbreken (merk het bestaan op van een „kensoort“ voor de beide ho-

¹⁾ Er bestaat ook een indeling van Nederland in (20) zoögeografische distrikten (volgens Blöte 1927). In de praktijk is deze echter niet zo bruikbaar gebleken en heeft deze daarom nooit veel ingang gevonden, i.t.t. de hier gevolgde indeling in plantengeografische distrikten (naar Van Soest 1929).

Tabel 4. Het voorkomen van kleine zoogdiersoorten in de plantengeografische distrikten van Nederland (vgl. figuur 2).
 Table 4. Distribution of small mammals in the Netherlands, according to districts recognized in plant geography (cf. figure 2).

Plantendistrikt — <i>Phyto-geographical district</i> ¹⁾	Holoceen		Pleistoceen						
	HAF	FLU	DRE	GEL	SUB	VLA	KEM	LOS	KRIJ
1 — Noordse Woelmuis <i>Microtus oeconomus</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—
2 — Waterspitsmuis <i>Neomys fodiens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3 — Huismuis <i>Mus musculus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4 — Bosmuis <i>Apodemus sylvaticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5 — Veldmuis <i>Microtus arvalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6 — Bosspitsmuis <i>Sorex araneus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7 — Dwergspitsmuis <i>Sorex minutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8 — Dwergmuis <i>Micromys minutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9 — Mol <i>Talpa europaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10 — Woelrat <i>Arvicola terrestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11 — Bruine Rat <i>Rattus norvegicus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12 — Zwarte Rat <i>Rattus rattus</i>	(+)	(+)	—	—	(+)	+	+	+	+
13 — Huisspitsmuis <i>Crocidura russula</i>	(—)	+	+	+	+	+	+	+	+
14 — Aardmuis <i>Microtus agrestis</i>	(—)	+	+	+	+	+	+	+	+
15 — Rosse Woelmuis <i>Clethrionomys glareolus</i>	(—)	+	+	+	+	+	+	+	+
16 — Veldspitsmuis <i>Crocidura leucodon</i>	—	(—)	—	—	(—)	+	+	+	+
17 — Ondergrondse Woelmuis <i>Pitymys subterraneus</i>	—	(—)	—	—	—	+	+	+	+
18 — Hamster <i>Cricetus cricetus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+
19 — Eikelmuis <i>Eliomys quercinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
20 — Hazelmuis <i>Glis glis</i>	—	—	—	—	(—)	—	—	—	+
21 — Grote Bosmuis <i>Apodemus flavicollis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Aantal (oorspronkelijk) voorkomende soorten <i>Number of species occurring</i>	12	15	13	13	14	16	16	17	20

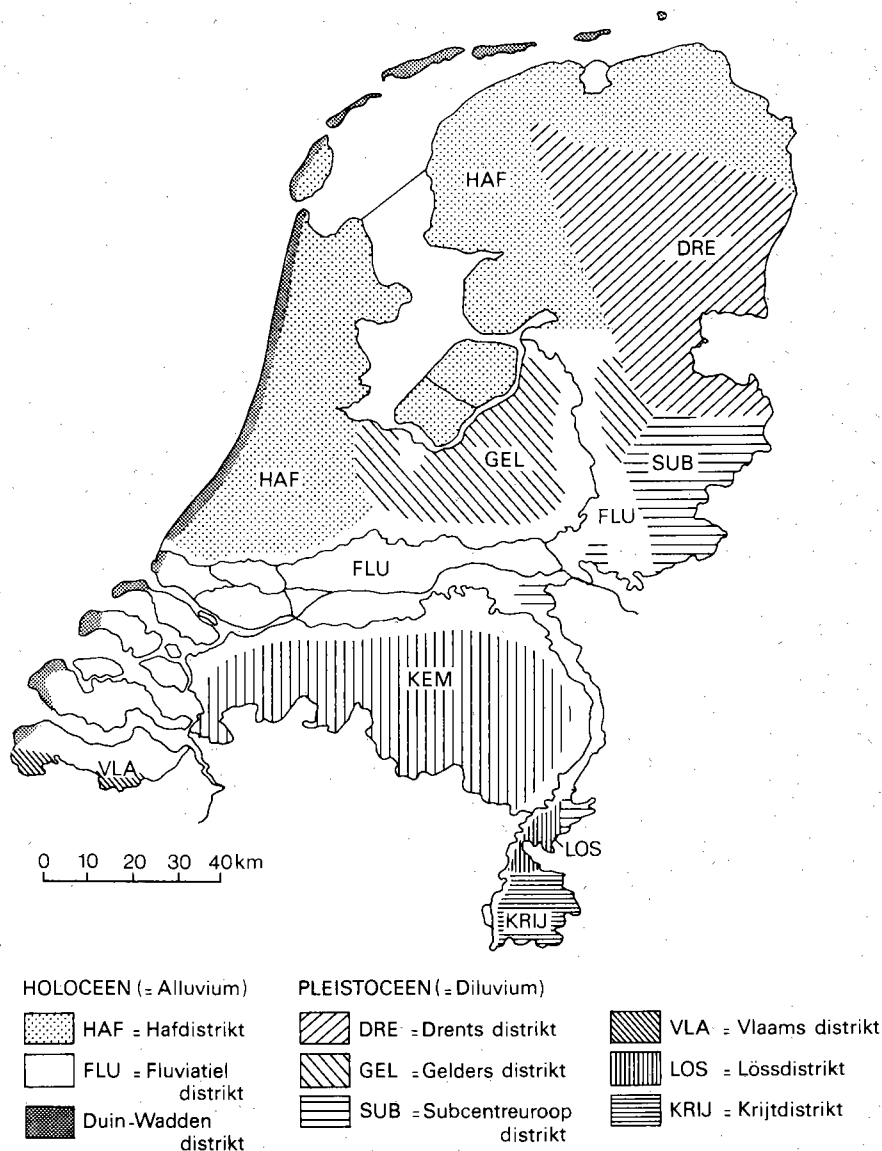
Verklaring: + voorkomend in het betreffende distrikt
 Explanation: present in district concerned

(+) vroeger voorkomend, thans uitgestorven
 present in historic times, now extinct

— niet voorkomend
 absent

(—) incidentele vondsten
 of incidental occurrence

¹⁾ Verklaring van de afkortingen van de plantendistrikten in fig. 2 — For explanation of the abbreviations see fig. 2.



Figuur 2. Plantengeografische distrikten in Nederland (naar Van Soest 1929).

Districts in the Netherlands recognized in plant geography ("phytogeographical districts" after Van Soest 1929).

locene distrikten: de Noordse Woelmuis, die lokaal in het Haf- en Fluviatiele distrikt voorkomt, maar in alle pleistocene distrikten ontbreekt!). Een tweede argument voor de aangehouden plaatsing van het Fluviatiele distrikt is de uitgesproken intermediaire ligging tussen het grote Haf-distrikt enerzijds en een aantal pleistocene distrikten anderzijds (zie fig. 2). Het er bij deze indeling uitspringende hoge soortental van het Fluviatiele distrikt (zie tabel 4) lijkt

- dan op zijn plaats, omdat „overgangszônes” in de natuur altijd gekenmerkt zijn door een grotere soortenrijkdom dan de omringende gebieden (Van Leeuwen 1965).
- Voor het opstellen van de prooifauna van het Vlaams distrikt is gebruik gemaakt van gegevens uit geheel Zeeuws-Vlaanderen (= plantengeografisch deels Vlaams-, deels Fluviatiel distrikt).

5.1.2. Regionale dichtheden van de prooi-soorten

Al met al zijn we thans goed geïnformeerd over de geografische spreiding (arealen) van de kleine zoogdiersoorten in ons land. Helaas kan niet hetzelfde gezegd van een aantal belangrijke kwantitatieve aspecten. Zo is over de mate van voorkomen gewoonlijk weinig meer bekend dan vage aanduidingen als „vrij algemeen”, „niet schaars” e.d. Over de dichtheden van de diverse soorten in verschillende landschapstypen — voor ons onderzoeksdoel juist zo interessant! — is vrijwel niets exakt bekend.¹⁾

De zoogdierkundige literatuur is ons op dit punt nog het meest behulpzaam met informatie over verschillen in talrijkheid van de Veldmuis *Microtus arvalis* in de diverse streken van ons land. Een gelukkige omstandigheid hierbij is, dat de Veldmuis als hoofdprooi-soort voor de Kerkuil beschouwd kan worden. In Nederland is ook de Bosspitsmuis een zeer belangrijk prooidier; deze weegt echter gemiddeld nog niet half zo zwaar (tabel 3), hetgeen het belang van de Veldmuis als kerkuilprooi extra benadrukt.

IJsseling (1943) en Van Wijngaarden (1957b) verschaffen kaartjes, waarop de gebieden staan aangegeven die vroeger periodiek door enorme aantallen Veldmuizen geteisterd werden. In vrijwel alle gevallen betreft dit klei- en veengebieden in het Haf- en Fluviatiele distrikt, (eertijds) gekenmerkt door het voorkomen van uitgestrekte, extensief beheerde graslandcomplexen.

Volgens Van Wijngaarden kwamen er omstreeks 1950 o.m. nog in de volgende gebieden regelmatig veldmuizenplagen voor: het zgn. Lage Midden van Friesland; de Kop van Overijssel; de Eempolders e.o.; de komkeigebieden langs en tussen de grote rivieren (lokaal in Noord-Brabant, Gelderland, Utrecht en Zuid-Holland).

Volgens Ritzema Bos (1876) waren er omstreeks 1850 nog veel meer veldmuis-plaaggebieden: Noord- en Oost-Groningen, geheel Friesland en enorme oppervlakten in het Hollands-Utrechtse veengebied.

Thans behoren veldmuisplagen in het polderland van West-, Noord- en Midden-Nederland zo goed als geheel tot het verleden. Oorzaak is de moderne, intensieve graslandcultuur (voorbereid door ruilverkavelingen), die het de Veldmuizen volslagen onmogelijk maakt om zich in noemenswaardige aantallen in het cultuurland te handhaven (Van Wijngaarden 1957b). Nog wel treden er periodiek veldmuisplagen op tijdens het ontginningsstadium in de nieuwe polders van IJsselmeer en Lauwersmeer, maar de ervaring heeft wel geleerd dat ook hier dit fenomeen bij toenemende cultivering spoedig tot het verleden zal gaan behoren. Geleidelijk aan wordt duidelijk, wat voor rampzalig effect deze ontwikkeling heeft op de kerkuilstand in ons polder- en rivierenland (vgl. figuur 1 en 2 bij Braaksmas en De Bruijn 1976).

¹⁾ De door Van Wijngaarden e.a. (1971) samengevatte gegevens kunnen ons nauwelijks verder helpen om het prooibestand kwantitatief in te schalen vanwege het feit, dat zij voornamelijk berusten op braakbalvondsten. Onze opzet is immers te ontdekken, hoe groot de prooibestanden zijn waaruit de Kerkuilen hun menu „samenstellen”; zou men deze achtergrondinformatie ontleenen aan prooivangsten van de uilen, dan bezondigt men zich aan een cirkelredenering.

Het waren de hiervoor aangeduide gebieden, waar het fenomeen van periodieke aantalsfluctuaties van de Veldmuis zich in volle hevigheid manifesteerde: cyclische aantalsschommelingen, waarbij de veldmuizenstand om de 3(-4) jaar een maximum bereikt (Van Wijngaarden 1957a). Hierdoor herbergden deze „plaaggebieden” in sommige jaren („daljaren”) vrijwel geen Veldmuizen, in andere jaren („topjaren”) echter enorme aantallen! Buiten deze streken bevolkt de Veldmuis onze cultuurgronden in veel gematigder bestanden; ook buiten de „plaaggebieden” is de oorspronkelijke veldmuizenstand zeker teruggelopen, eveneens tengevolge van de steeds intensiever wordende landbouwtechnieken.

Na de Veldmuis is de Bosspitsmuis *Sorex areneus* wel het talrijkste en meest verspreid voorkomende kleine zoogdier in ons land. De Huisspitsmuis *Crocidura russula* bezit een beperkter verspreiding, maar is lokaal toch van groot belang als kerkuilprooi (vgl. paragraaf 4.3). Er is nog onthutsend weinig bekend over de biotoopkeuze van de verschillende spitsmuissoorten en over de sterkte van spitsmuispopulaties in verschillende landschappen (zie Croin Michielsens 1966). Ook over de abundantie van de andere zoogdier-soorten is nog zeer weinig bekend (afgezien van enkele kleine, zeer lokaal getinte studies). Voorlopig moeten we dan ook ermee volstaan om hun voorkomen in de verschillende Nederlandse plantendistrikten (tabel 4) simpel te noteren als „absent” (-) danwel „present” (+); nader onderzoek naar de talrijkheid van kleine zoogdiersoorten in de verschillende landschappen van Nederland is dringend gewenst!

5.2. Streekgebonden variatie in het kerkuilmenu

Thans zullen we streekgebonden verschillen in het kerkuilmenu beschouwen. Uitgangspunt hierbij is de opbouw van tabel 4, waarin de Nederlandse „muizenfauna” is opgedeeld in een negental distrikten. Dit is de basis voor de tabellen 5 en 6, waarin de voedselgegevens van Kerkuilen uit de diverse streken van Nederland verwerkt zijn. In tabel 5 is het streekaandeel van de afzonderlijke prooi-soorten gegeven op basis van het aantal gevangen exemplaren (in procenten), in tabel 6 op basis van het gewichtsaandeel van de prooi-soorten (eveneens in procenten).

De volgende kanttekeningen zijn hier nog op hun plaats.

- Het is onvermijdelijk, dat door de omzetting in streektotaal op basis van plantendistrikten niet alle prooijlijsten verwerkt konden worden. Met name kunnen gegevens afkomstig van plaatsen op de grens van twee (of meer) plantendistrikten niet gebruikt worden, indien aanvullende informatie ontbreekt. Uit geheel Nederland stonden er 338 prooijlijsten (figuur 1) met een totaal van 90.056 zoogdierprooien (tabel 1) ter beschikking; hiervan zijn 311 partijen (= 92%) met een totaal van 73.506 zoogdierprooien (= 82%) verwerkt in de tabellen in dit hoofdstuk. Hierbij konden streektotaal samengesteld worden voor alle Nederlandse plantendistrikten met uitzondering van het Wadden- en Duindistrikt, waar nagenoeg geen Kerkuilen voorkomen. De omvang én de representativiteit van deze steekproef zijn zeker voldoende om de geografische variatie in het kerkuilvoedsel in Nederland te kunnen illustreren.
- Alle voedselgegevens zijn samengevat zonder onderscheiding naar jaargetijde. In de literatuur ontbreekt namelijk dikwijls informatie over de precieze periode van herkomst van de

Tabel 5. Streekgebonden variatie in het kerkuilmenu: procentuele aandeel van de zoogdiersoorten, gebaseerd op het aantal gevangen exemplaren.
 Table 5. Regional variation in the food of the Barn Owl: percentage representation of mammals based on number of individuals found.

PLANTENGEOGRAFISCH DISTRIKT:	Oost- en Zuid- Flevoland	Friesland	Groningen	Hollands Noorderkwartier	Hollands-Zeeuwse eilanden	Gelderse IJsselstreek	Betuwe	Liemers	Drents Plateau	Veluwe en Utr. Heuvels	Twente	Achterhoek	Zeeuws- Vlaanderen	Brabantse Kempen	Midden- en Zuid-Limburg
	HAF	HAF	HAF	HAF	FLU	FLU	FLU	FLU	DRE	GEL	SUB	SUB	VLA	KEM	LOS/KRIJ
1 — <i>Microtus oeconomus</i>	—	2,1	—	2,8	6,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 — <i>Neomys fodiens</i>	—	0,8	2,1	1,9	1,9	0,6	1,0	(—)	0,1	1,1	0,5	0,2	0,8	0,8	0,7
3 — <i>Mus musculus</i>	—	0,9	3,8	1,9	15,8	1,8	1,8	1,6	0,9	3,7	1,8	3,8	2,9	4,1	5,3
4 — <i>Apodemus sylvaticus</i>	0,5	0,3	4,9	2,8	16,8	3,7	3,0	4,6	6,2	5,8	7,5	6,7	5,8	5,3	7,4
5 — <i>Microtus arvalis</i>	42,0	46,6	21,7	29,1	16,3	24,7	41,0	44,5	22,1	26,9	22,2	31,0	27,3	13,6	22,1
6 — <i>Sorex araneus</i>	10,7	43,8	59,8	55,1	21,0	51,4	31,4	27,2	39,0	41,6	42,3	27,4	30,0	42,0	18,6
7 — <i>Sorex minutus</i>	0,9	0,1	0,6	0,1	4,4	1,2	1,0	0,8	1,6	1,0	2,7	0,6	2,4	1,5	1,6
8 — <i>Micromys minutus</i>	41,5	0,9	2,8	1,3	4,8	0,9	1,1	0,4	0,9	1,2	0,4	0,5	1,7	1,8	1,4
9 — <i>Talpa europaea</i>	—	—	—	—	—	0,1	0,1	0,1	0,1	(—)	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2
10 — <i>Arvicola terrestris</i>	0,2	0,1	0,2	0,3	—	0,2	0,4	0,2	0,3	0,1	0,4	1,1	0,4	0,2	1,1
11 — <i>Rattus norvegicus</i>	—	0,3	0,1	0,3	0,5	0,1	0,2	0,5	—	0,2	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3
12 — <i>Rattus rattus</i>	—	—	—	0,1	—	—	(—)	—	—	—	—	—	0,1	0,1	0,1
13 — <i>Crocidura russula</i>	0,2	—	—	0,1	7,7	7,8	10,4	15,1	20,0	10,1	11,8	21,8	11,8	18,7	14,5
14 — <i>Microtus agrestis</i>	—	0,1	—	—	0,1	2,4	4,1	0,3	3,2	3,9	2,6	1,4	6,1	5,0	9,1
15 — <i>Clethrionomys glareolus</i>	—	—	—	—	—	0,9	0,3	0,2	0,9	0,4	2,0	1,0	0,4	1,2	1,2
16 — <i>Crocidura leucodon</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	(—)	0,7
17 — <i>Pitymys subterraneus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,8	1,2	6,6
19 — <i>Eliomys quercinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1
21 — <i>Apodemus flavicollis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(—)
<i>Microtidae sp.</i>	—	—	—	—	—	0,2	0,1	—	0,3	—	0,6	—	2,4	0,1	3,7
<i>Crocidura sp.</i>	—	—	—	—	—	(—)	—	(—)	(—)	—	0,8	0,1	1,1	—	1,1
<i>Apodemus sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(—)
<i>Rattus sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2
<i>Chiroptera</i>	—	—	(—)	0,2	—	(—)	(—)	—	—	—	0,1	—	0,1	0,1	(—)
Aantal zoogdier-prooien (= 96%)	891	3645	2016	2256	1861	15202	10075	5546	3171	3201	3455	4271	4051	9590	4269
Total number of mammal prey (= 96%)															

Table 6. Regional variation in the food of the Barn Owl: percentage representation of mammals based on weight of mammals found (for conversion factors see table 3).

PLANTENGEOGRAFISCH DISTRIKT:	Oost- en Zuid- Flevoland	Friesland	Groningen	Hollands Noorderkwartier	Hollands-Zeeuwse eilanden	Gelderse IJsselstreek	Betuwe	Liemers	Drents Plateau	Veluwe en Utr. Heuvels	Twente	Achterhoek	Zeeuws- Vlaanderen	Brabantse Kempen	Midden- en Zuid-Limburg
	HAF	HAF	HAF	HAF	FLU	FLU	FLU	FLU	DRE	GEL	SUB	SUB	VLA	KEM	LOS/KRIJ
1 — <i>Microtus oeconomus</i>	—	4,4	—	6,5	14,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 — <i>Neomys fodiens</i>	—	0,6	2,1	1,7	1,5	0,6	0,8	(—)	0,3	1,0	0,5	0,2	0,7	0,8	0,5
3 — <i>Mus musculus</i>	—	0,8	4,5	1,9	15,2	2,0	1,6	1,5	0,9	3,8	1,9	3,7	2,8	4,7	4,3
4 — <i>Apodemus sylvaticus</i>	0,6	0,3	5,8	2,8	16,2	4,1	2,7	4,2	6,7	6,0	8,1	6,5	5,5	6,0	6,0
5 — <i>Microtus arvalis</i>	69,1	60,4	36,4	42,2	22,4	39,0	53,3	57,8	34,8	40,0	34,1	42,0	37,1	22,1	25,5
6 — <i>Sorex araneus</i>	7,0	22,7	40,1	32,0	11,5	32,4	16,3	14,1	24,5	24,8	26,0	15,2	16,3	27,3	15,0
7 — <i>Sorex minutus</i>	0,3	(—)	0,2	(—)	1,3	0,4	0,3	0,2	0,5	0,3	0,8	0,2	0,7	0,5	0,4
8 — <i>Micromys minutus</i>	13,7	0,2	0,9	0,4	1,4	0,3	0,3	0,1	0,3	0,4	0,1	0,1	0,5	0,6	0,3
9 — <i>Talpa europaea</i>	—	—	—	—	—	0,5	0,4	0,4	0,5	0,2	0,5	0,4	0,4	0,5	0,7
10 — <i>Arvicola terrestris</i>	1,2	0,5	1,2	1,5	—	1,1	1,8	0,9	1,7	0,5	2,2	5,3	1,9	1,1	4,5
11 — <i>Rattus norvegicus</i>	—	1,9	0,8	2,2	3,4	0,8	1,3	3,2	—	1,5	0,8	2,1	1,4	0,8	1,7
12 — <i>Rattus rattus</i>	—	—	—	0,7	—	—	0,3	—	—	—	—	—	0,7	0,8	0,6
13 — <i>Crocidura russula</i>	0,1	—	—	0,1	4,3	4,9	5,4	7,8	12,6	6,0	7,3	12,1	6,4	12,2	6,7
14 — <i>Microtus agrestis</i>	—	0,2	—	—	0,1	4,5	6,4	1,3	6,0	7,0	4,8	2,3	9,9	9,8	12,6
15 — <i>Clethrionomys glareolus</i>	—	—	—	—	—	1,1	0,3	0,2	1,1	0,5	2,5	1,1	0,4	1,6	1,1
16 — <i>Crocidura leucodon</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	(—)	0,3
17 — <i>Pitymys subterraneus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,7	1,4	5,3
19 — <i>Eliomys quercinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3
21 — <i>Apodemus flavicollis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1
<i>Microtidae</i> sp.	—	—	—	—	—	0,3	0,1	—	0,3	—	0,9	—	3,3	0,2	4,3
<i>Crocidura</i> sp.	—	—	—	—	—	(—)	—	(—)	(—)	—	0,5	0,1	0,6	—	0,5
<i>Apodemus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1
<i>Rattus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	1,6	—	0,8	0,8	1,3	1,6	1,2
<i>Chiroptera</i> sp.	—	—	(—)	0,1	—	(—)	(—)	—	—	—	(—)	—	(—)	(—)	(—)
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	0,3	—	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	—	—	—	—	—	0,1	0,3	—	—	0,2	—	—	—	—

In tabel 5 is de steekproef-grootte voor ieder streektotaal aangegeven — Sample sizes are indicated in table 5.

voedselgegevens. Toch is de mogelijke vertekening (= verminderde onderlinge vergelijkbaarheid) kleiner dan men zou kunnen vrezen. Het merendeel van de braakballen blijkt namelijk op grond van praktische overwegingen in de broedtijd (in de omgeving van het nest) verzameld te zijn. Bijna alle streektotaal in tabel 5 en 6 vertonen hierdoor vermoedelijk een overwegend „zomeraspect”; op grond van de beschikbare informatie lijken alleen de streektotaal van het Drents- en van het Kempens distrikt meer een „winteraspect” te vertonen. In hoofdstuk 6 wordt uitvoerig ingegaan op seizoensvariatie in het kerkuilvoedsel.

Aan de hand van de gegevens in tabel 5 en 6 bespreken we de betekenis van iedere prooi-soort voor Kerkuilen in de verschillende streken (lees: landschappen) van Nederland. Voor de overzichtelijkheid is deze bespreking opgesplitst in twee delen: eerst de zeven prooi-soorten, die in Nederland het stapelvoedsel voor de Kerkuil vormen (5.2.1), vervolgens alle overige prooi-soorten, die hooguit lokaal en tijdelijk van grote betekenis voor onze Kerkuilen kunnen zijn (5.2.2).

5.2.1. De prooi-soorten, die het stapelvoedsel vormen

In paragraaf 4.3 is naar voren gekomen, dat voor verreweg de meeste Kerkuilen in Nederland het stapelvoedsel gevormd wordt door de volgende kleine zoogdieren: 2 woelmuissoorten (Veldmuis, Aardmuis), 2 spitsmuisssoorten (Bosspitsmuis, Huisspitsmuis) en 2 soorten ware muizen (Bosmuis, Huismuis); in Zuid-Nederland komt daar dan nog de Ondergrondse Woelmuis bij. De betekenis van de afzonderlijke soorten als kerkuilprooi wordt begrijpelijker, wanneer men hun verspreiding, biotoop en levenswijze beschouwt in samenhang met de hierop „inspelende” jachttechniek van de Kerkuil.

Uit tabel 5 komt overduidelijk naar voren, dat in geheel Nederland de Veldmuis *Microtus arvalis* en de Bosspitsmuis *Sorex araneus* de twee voornaamste prooidieren van de Kerkuil zijn; dit komt ook in vrijwel alle afzonderlijke prooijlijsten tot uiting. In dezen vormt het kerkuilmenu een afspiegeling van het feit, dat dit tweetal de talrijkste en meest verspreide zoogdieren in Nederland zijn (vgl. Van Wijngaarden e.a. 1971). De Veldmuis leeft in ons land in niet te hoge grasvegetaties, bij voorkeur op hellingen (slootkanten, dijkbermen e.d.). De grootste talrijkheid bereikt(e) de soort in zgn. „plaaggebieden”: uitgestrekte, extensief beheerde graslandcomplexen, (eens) karakteristiek voor het holocene deel van Nederland (polder- en rivierenlandschap). De Bosspitsmuis komt voor in zeer uiteenlopende terreintypen: ruig grasland, duinen, moerassen, tuinen en parken, heggen en bossen enz.

Bij nadere beschouwing van de gegevens in tabel 5 en 6 blijkt, dat zowel Veldmuis als Bosspitsmuis op het Holoceen (HAF en FLU) gemiddeld een belangrijker plaats in het kerkuilmenu innemen dan op het Pleistoceen (DRE, GEL, SUB, VLA, KEM, LOS en KRIJ)¹⁾. Het volgende staatje toont

¹⁾ De namen van de plantendistrikten zijn op dezelfde wijze afgekort als in figuur 2 (zie legenda aldaar).

het gemiddelde aandeel (in %) van Veldmuis en Bosspitsmuis in het kerkuilmenu op het Holoceen en op het Pleistoceen (n = aantal vergeleken streek-totalen):

	naar aantal (tabel 5)		naar gewicht (tabel 6)	
	Holoceen n = 6 ¹⁾	Pleistoceen n = 7	Holoceen n = 6 ¹⁾	Pleistoceen n = 7
Veldmuis	34,5%	24,0%	48,2%	34,4%
Bosspitsmuis	44,8%	33,8%	26,3%	21,0%
overige prooien	20,7%	42,2%	25,5%	44,6%

Voor de Veldmuis kunnen de verschillen in vangstcijfers gemakkelijk verklaard worden: immers het optreden van zeer grote aantallen Veldmuizen is van oudsher voornamelijk beperkt tot holocene gronden (zie 5.1.2). De doorwerking hiervan in het kerkuilvoedsel kan men duidelijk aflezen in tabel 5: bekende „plaaggebieden” als de Flevopolders, Friesland, Betuwe en Liers leveren hoge veldmuis-percentages op.

Tevens is de Bosspitsmuis een erg belangrijk prooidier, vooral bij woelmuizenschaarste. De hoogste vangstcijfers liggen op het Holoceen, speciaal in het prooiisoorten-arme polderland (HAF). Op het meer gevarieerde Pleistoceen treden ook andere prooiisoorten op de voorgrond: grotere vangsten aan Bosmuizen, Aardmuizen en lokaal ook Rosse Woelmuizen en Ondergrondse Woelmuizen reduceren op de hogere gronden de betekenis van de Bosspitsmuis als kerkuilprooi.

De Bosmuis *Apodemus sylvaticus* komt verspreid over geheel Nederland voor, bij voorkeur langs bosranden, houtwallen en in ruige bermen. Over het algemeen is deze soort een zeer regelmatige kerkuilprooi, zij het meestal in vrij bescheiden aantallen (gewoonlijk 2-10%) *). Deze soort wordt het meest op het Pleistoceen gevangen, waar haar biotoop ruimer voorhanden is: gemiddeld 6,3% tegenover 3,2% op het Holoceen (naar gewicht resp. 6,4% en 3,3%).

De Huismuis *Mus musculus* komt evenals de Bosmuis in geheel Nederland voor. Zoals de naam al suggereert, verblijft de Huismuis graag nabij boerderijen, vrijstaande schuren, graanmijten e.d. Ook deze soort wordt in geheel Nederland regelmatig door Kerkuilen geslagen, zij het gewoonlijk in iets geringer aantal dan de vorige soort (meestal 1-5 %). De hoogste vangst-

¹⁾ De Flevopolders (HAF) en de Zuidhollandse/Zeeuwse eilanden (FLU) blijven bij de berekeningen buiten beschouwing vanwege het sterk afwijkende karakter van de prooifauna (en dus ook van het kerkuilmenu). Ten grondslag hieraan ligt uiteraard de korte ontwikkelingsgeschiedenis resp. het geografische isolement van deze gebieden.

*) Het zeer hoge percentage Bosmuizen en Huismuizen op de Zuidhollandse/Zeeuwse eilanden is mede het gevolg van het lokaal ontbreken van de Veldmuis, b.v. op Noord-Beveland: 22% Bosmuizen en 19% Huismuizen (Schreuder 1945). Op Texel, waar oorspronkelijk slechts 4 „muizensoorten” voorkwamen, bedroeg het gemiddelde vangstpercentage van de Bosmuis zelfs ca. 30% (Van Laar 1960).

cijfers zijn afkomstig uit Zeeland*), Groningen (kapitale graanschuren!) en uit de Brabantse Kempen en Zuid-Limburg.

De Huisspitsmuis *Crocidura russula* leeft in tuinen, langs bosranden en heggen, in droge graslanden e.d. Alle spitsmuizen komen wel eens in huizen en schuren, maar deze soort meer dan welke andere ook (Van den Brink 1972). Afgezien van enkele incidentele vondsten ontbreekt de Huisspitsmuis in het gehele (uitgestrekte!) Haf-distrikt. Daarentegen is zij talrijk in Oost- en Zuid-Nederland, waar lokaal ware „*Crocidura*-haarden” voorkomen (Schreuder 1945). Buiten het polderland vormt deze soort één der belangrijkste winterprooien van de Kerkuil (jacht in/bij gebouwen!); vooral bij veldmuizenschaarste („daljaren”) kan het vangstpercentage oplopen tot 20% en meer. In ons onderzoekgebied (Achterhoek en Liemers) zijn de hoogste vangstcijfers dan ook afkomstig uit „dalwinters”, o.m. Winterswijk/SUB, winter 1968/69: op 94 prooien 9 Veldmuizen (10%), 49 Bosspitsmuizen (52%) en 24 Huisspitsmuizen (28%), en Groessen/FLU, winter 1975/76: op 184 prooien 73 Veldmuizen (40%), 36 Bosspitsmuizen (20%) en 48 Huisspitsmuizen (26%). Het feit, dat Kerkuilen in Oost- en Zuid-Nederland 's winters in een dusdanig grote mate kunnen terugvallen op de Huisspitsmuis als voedselbron, maakt hen zonder enige twijfel beduidend minder kwetsbaar dan hun soortgenoten in het polderland van West- en Noord-Nederland!

Ook de Aardmuis *Microtus agrestis* ontbreekt volkomen in het Haf-distrikt en is het talrijkst in Oost- en Zuid-Nederland (en op de heidevelden van Drente en de Veluwe). Deze soort leeft in terreinen met voldoende dekking, o.m. hoge grasvegetaties, ruig braakland, grienden en hakhout enz. Vooral in Zuid-Nederland (Zeeuws-Vlaanderen, Noord-Brabant en Limburg) neemt de Aardmuis een belangrijke plaats in het kerkuilvoedsel in, mede door haar relatief grote gewicht: het gemiddelde vangstpercentage hier bedraagt 6,7%, omgerekend naar gewicht 10,8%. Het aandeel blijft hiermee echter ook in Zuid-Nederland nog beduidend achter bij dat van de Veldmuis. In de aangrenzende Belgische delen van het Vlaams- en Kempens distrikt (heidevelden, hoogvenen!) vangen Kerkuilen veel meer Aardmuizen dan Veldmuizen (Van der Straeten en Asselberg 1973).

De Ondergrondse Woelmuis *Pitymys subterraneus* is in haar voorkomen beperkt tot het Vlaams, Kempens-, Löss- en Krijtdistrikt. Haar biotoop wordt door Van den Brink (1972) omschreven als „hooggelegen, vrij vochtig gras- en bouwland”; in hoeverre de biotoopeisen wezenlijk verschillen van b.v. Veldmuis en Aardmuis schijnt nog niet bekend te zijn. Vooral in Zuid-Limburg kan deze soort een belangrijke plaats in het kerkuilmenu innemen, zoals o.m. blijkt uit een grote partij braakballen, in 1968 en 1969 verzameld in het kasteel van Mheer/KRIJ (Mulder 1969). Hierin werden aangetroffen (tussen haakjes percentages naar aantal resp. gewicht): 490 Veldmuizen (27% resp. 34%), 538 Bosspitsmuizen (30% resp. 15%), 183 Huisspitsmuizen (10%

resp. 5%), 176 Aardmuizen (10% resp. 15%), 140 Ondergrondse Woelmuizen (8% resp. 7%), 85 Bosmuizen (5% resp. 4%), 40 Huismuizen (2% resp. 2%) en 58 vogels (3% resp. 6%) op een totaal van 1811 prooien.

5.2.2 De overige prooi-soorten

Tegenover de voorgaande 7 kleine zoogdiersoorten leveren alle overige prooi-soorten te zamen gewoonlijk slechts 10-20% (vaak nog aanzienlijk minder!) van het totaal aan kerkuilprooien op. De geringe vangstpercentages van de meeste van deze kleine zoogdiersoorten kan in de regel herleid worden op hun relatieve schaarsheid; veelal is deze bepaald door hun gebondenheid aan specifieke milieutypen. Juist hierdoor geven deze „restsoorten” vaak interessante informatie over het jachtbiotoop van de Kerkuil („indicator-prooien”!). Terwille van de overzichtelijkheid worden de soorten hierna in systematische volgorde behandeld.

Kerkuilen vangen slechts zelden Vleermuizen *Chiroptera* (vgl. Schmidt 1973): in ons land maar 27 ex. op ruim 90.000 zoogdierprooien (zie overzicht in tabel 1). De weinige slachtoffers betreffen steeds soorten, die 's zomers op zolders van gebouwen verblijf houden en hierdoor kennelijk meer risico om door de Kerkuil geslagen te worden (van de in ons land vrij algemene Rosse Vleermuis, een bewoner van holle bomen, is geen enkele vangst gemeld!). Er zijn enkele opgaven van meerdere slachtoffers op één plaats, o.m. 5 Meervleermuizen in een kerk in Noord-Holland (Hoorn, 1951; RIN-archief) en meerdere kleine vleermuizen (*Pipistrellus sp.?*) bij een kerkuilnest in Zeeuws-Vlaanderen (Kijkuit, 1959; archief Braaksmas).

Ook de Mol *Talpa europaea* wordt slechts zelden door Kerkuilen geslagen (gemiddeld 0,1%, d.i. naar gewicht 0,4%). De meeste slachtoffers onder deze soort vallen in de zomer onder jonge exemplaren, die zich dan — op zoek naar een eigen jachtgebied — veelvuldig bovengronds verplaatsen (Haack bij Smeenk 1972). Waarschijnlijk zijn volwassen Mollen meestal te groot voor de Kerkuil, die prooien in hun geheel pleegt te verslinden (Schneider 1977). De forsere Bosuil slaat beduidend meer Mollen (in Twente ruim 3% van de zoogdierprooien: Smeenk 1972).

Van de nog niet besproken spitsmuissorten komt de Dwergspitsmuis *Sorex minutus* verspreid over geheel Nederland voor, zij het steeds beduidend minder algemeen dan de Bosspitsmuis (Croin Michielsens 1966; Van Wijngaarden e.a. 1971). De soort bewoont bij voorkeur de hoge zandgronden, hetgeen ook in de gegevens van tabel 5 tot uiting komt: op het Holoceen is het vangstpercentage gemiddeld 0,6% (naar gewicht 0,2%), op het Pleistoceen gemiddeld 2-3 maal zoveel, nl. 1,6% (naar gewicht 0,5%). Plaatselijk wordt deze soort wat meer geslagen, o.m. langs de binnenduinderand (Schreuder 1945) en in Twente (Hoekstra 1967). Ook hier is de betekenis als kerkuilprooi nog gering door het minieme lichaamsgewicht van de Dwergspitsmuis.

Van de sterk aan water gebonden Waterspitsmuis *Neomys fodiens* zijn de hoogste streekgemiddelden juist afkomstig van het Holoceen. De hoogste vangstcijfers betreffen de klei- en veenstroken van Groningen en het poldergebied van Noord-Holland; ook hier blijft het aantal exemplaren van deze vrij schaarse soort steeds gering in individuele partijen. De laatste decennia lijkt de Waterspitsmuis zeldzamer te worden (door de watervervuiling?); zie b.v. de lage vangstcijfers voor Friesland en de Liemers, die in hoofdzaak gebaseerd zijn op braakbalvondsten na 1960. Op het Pleistoceen bedraagt het gemiddelde vangstpercentage 0,5%. Hier komt de soort nog het meest in de beekdalen voor, zoals o.m. braakbalgegevens uit Zuid-Limburg aangeven (Mulder 1969).

De Veldspitsmuis *Crocidura leucodon* komt alleen in Zuid-Nederland voor (vgl. tabel 4) en ook daar is de soort nog vrij zeldzaam. Alleen in kerkuil-braakballen uit Zeeuws-Vlaanderen en Zuid-Limburg is deze soort geregeld aangetroffen, zij het gewoonlijk in zeer kleine aantallen. De hoogste vangstcijfers zijn afkomstig uit het Krijt-distrikt. De schedels van deze soort zijn veelal moeilijk te scheiden van die van de Huisspitsmuis *Crocidura russula*: deze indeterminata vormen de categorie (wittandige) spitsmuizen *Crocidura sp.* in de tabellen.

In een grote partij braakballen uit het kasteel van Mheer/KRIJ, 1968 werden de resten van

een Eikelmuis *Eliomys quercinus* aangetroffen. Naast het kerkuilnest lag bovendien een tweede (nog niet gegeten) exemplaar. Ook is een Eikelmuis vastgesteld in een partij kerkuil-braakballen uit Slenaken/KRIJ, 1968 (Mulder 1969).

Ratten worden regelmatig, zij het meestal slechts in zeer geringe aantallen (doorgaans minder dan 1%) als prooi aangetroffen. Evenals mollen worden zij door de forser Bosuil beduidend meer geslagen (in Twente 2,5% van de zoogdierprooien: Smeenk 1972). Er zijn aanwijzingen, dat sommige Kerkuilen zich onder bepaalde omstandigheden tot ware „rattevangers” kunnen ontpoppen. Het sterkste voorbeeld vormt een prooilijs uit de stad Amsterdam, 1937: op 111 zoogdierprooien liefst 27 ratten! (Ijsseling en Scheygrond 1950). Determinatie van schedelresten van ratten stuit op soortniveau vaak op grote moeilijkheden (sommige onderzoekers wensen hierom zelfs principieel niet tot soort-determinatie over te gaan). Het merendeel van de wel gedetermineerde ratten werd opgegeven als Bruine Rat *Rattus norvegicus*. Dit was wel te verwachten gezien de lokale verspreiding (tabel 4) en de zeldzaamheid van de Zwarte Rat *Rattus rattus*. In recente tijd is de Zwarte Rat als kerkuilprooi nog het meest gemeld uit Zeeuws-Vlaanderen en Zuid-Limburg (braakbalonderzoek CJN); in de vijftiger jaren trof Knippenberg op 6594 kerkuilprooien uit de Brabantse Kempen 34 ratten (= 0,5%), waaronder minstens 13 Zwarte Ratten (= minimaal 0,2%).

De Dwergmuis *Micromys minutus* komt verspreid over het gehele land voor in hoge grasachtige vegetaties (hooilanden, graan- en rietvelden). Als kerkuilprooi wordt deze soort gewoonlijk in kleine aantallen in braakballen aangetroffen (doorgaans 0,5-3,0%). Volgens Schwamberger is de Dwergmuis in Nederland echt talrijk in de grote landbouwstroken van Groningen en Zeeland (vnl. in graan- en tarwevelden); in tabel 5 zien we inderdaad relatief hoge vangstpercentages voor deze gebieden. Uiterst talrijk is deze soort in pas drooggevallen IJsselmeerpolders, waar tijdens het ontginningsstadium enorme aantallen Dwergmuizen hun nestjes bouwen in de rietzeeën. In de veldmuismarme winter 1969/70 overwinterde in de polder Arkenheem een Kerkuil, die avond aan avond het ter plaatse ca. 1 km brede Veluwemeer overstak om in Zuid-Flevoiland te jagen (med. A. Timmerman Azn). In de braakballen van deze uil werden op 245 prooien liefst 196 Dwergmuizen aangetroffen (= 80% naar gewicht 58%). Overigens zal duidelijk zijn, dat met toenemende cultivering (ontginning der rietvelden) de massale aantallen Dwergmuizen in de IJsselmeerpolders snel verdwijnen. Elders is de Dwergmuis door haar minieme lichaamsgewicht van verwaarloosbare betekenis als voedselbron voor Kerkuilen.

Van de nog niet besproken woelmuissoorten leeft de Noordse Woelmuis *Microtus oeconomus* in zeer natte biotopen: laagveenmoerassen, riet- en biezenvelden. In de vorige eeuw reikte het areaal van deze boreale soort tot diep in het Middeneuropese laagland, maar hier heeft zij door ontginningen thans een relikverspreiding (de Noordse Zege *Carex aquatilis* heeft hetzelfde lot getroffen). De Noordse Woelmuis komt lokaal nog steeds in Nederland voor, te weten in het Haf-distrikt (optimaal) en in het Fluviatiele distrikt (i.c. in het estuariumgebied). Op enkele eilanden is de Noordse Woelmuis de enige woelmuissoort (vóór het — recente — binnendringen van de Veldmuis); daar bereikte de soort dan een zeer groot aandeel in het kerkuilvoedsel: op Noord-Beveland 15% (n = 338, Schreuder 1945), op Texel zelfs 63% (n = 369, Van Laar 1960). De Noordse Woelmuis blijkt zeer te duchten te hebben van concurrentie van de Veldmuis en — waar beide soorten betrekkelijk dicht naast elkaar voorkomen — alleen te kunnen standhouden in zeer natte biotopen in veengebieden (o.a. Daan 1968). Des te vermeldenswaardiger zijn dan ook een tweetal gegevens, waar beide soorten in noemenswaardige aantallen naast elkaar in het voedsel van een Kerkuil zijn aangetroffen: Ransdorp/HAF, 1934 (Ijsseling en Scheygrond 1950): op in totaal 777 zoogdierprooien, 437 Bosspitsmuizen (53%, naar gewicht 29%), 270 Veldmuizen (33% resp. 44%), 64 Noordse Woelmuisen (8 resp. 15%); voorts Piaam/HAF, 1974 (in „Veld en Vitrine” X-XI): op 231 prooien 72 Veldmuizen (31% naar aantal en gewicht), 63 Noordse Woelmuisen (27% resp. 43%), 58 Bosspitsmuizen (25% resp. 10%), 24 Dwergmuizen (10% resp. 2%), en 8 Waterspitsmuizen (4% resp. 2%). Het is in ieder geval wel duidelijk, dat de Kerkuil van Piaam veel in natte biotopen jaagde gezien deze prooi-keuze. Mogelijk fourageerde deze uil voor een belangrijk deel in de buitendijks gelegen Makkumerwaard (moerassen, rietvelden) waarop ook het relatief hoge aantal Dwergmuizen lijkt te wijzen; dergelijke („super-holocene”) kerkuil-prooilijsen komt men in ons steeds meer gecultiveerde en ontwaterde polderland nog maar uiterst zelden tegen!

Een volkomen ander verspreidingspatroon en biotoopkeuze vertoont de Rosse Woelmuis *Clethrionomys glareolus*. Evenals Aardmuis en Huisspitsmuis ontbreekt deze soort in het Haf-distrikt (tabel 4), haar voorkomen is in Nederland voornamelijk beperkt tot de hogere gronden.

Nog meer dan de Aardmuis is de Rosse Woelmuis gebonden aan dekkingsrijke vegetaties (ruige bermen, bossen met veel ondergroei, ook in ruige grienden). Door deze terreinkeuze is deze belist niet schaarse woelmuissoort blijkbaar verregaand tegen kerkuilpredatie beschermd: de vangstcijfers beperken zich meestal tot hooguit enkele procenten. In deze gedachtengang past volledig het gegeven, dat deze soort in groot aantal door de Bosuil bemachtigd wordt (Krommenhoek 1965), zo b.v. in Twente 15,2% van de zoogdierprooien (Smeenk 1972). Ook voor de Kerkuil zijn de hoogste vangstcijfers afkomstig uit het weelderige Twentse parklandschap (2,0%, naar gewicht 2,5%).

Regelmatig treft men in de braakballen schedelresten van woelmuizen, die niet met zekerheid op soort gedetermineerd kunnen worden (*Microtidae* sp.). Veelal betreft dit jonge woelmuizen, waarbij de (voor determinatie belangrijke) kiezen nog niet volgroeid zijn. In deze categorie kunnen exemplaren van de Veldmuis, Aardmuis, Rosse Woelmuis en Ondergrondse Woelmuis belanden, vanzelfsprekend het meest in streken waar alle vier genoemde soorten in fikse aantallen naast elkaar voorkomen (speciaal Zuid-Limburg/KRIJ: gemiddeld bijna 4% van de zoogdierprooien).

De Woelrat *Arvicola terrestris* komt in geheel Nederland voor langs de oevers van stilstaande of langzaam stromende wateren. Evenals ratten worden Woelratten regelmatig, zij het gewoonlijk slechts in gering getal, door Kerkuilen gevangen (gemiddeld meestal minder dan 1%). In Zuid-Limburg, waar de „landvorm” (Molmuis) voorkomt, worden wat hogere vangstcijfers gemeld, o.m. Mheer/KRIJ, 1968-1969: op 1811 prooien 33 exemplaren (1,8%, naar gewicht 7,3%).

Ook uit Zuid-Limburg stamt de vondst van een Grote Bosmuis *Apodemus flavicollis* als kerkuilprooi: Slenaken/KRIJ, 1968 (Mulder 1969). Voorts zijn er hier mogelijk nog enkele vondsten gedaan (*Apodemus* sp.).

Driemaal is er melding gemaakt van de resten van een Konijn *Oryctolagus cuniculus* of een Haas(je) *Lepus europaeus* in kerkuilbraakballen: eens uit Zeeuws-Vlaanderen (Bosmuis 7, 1969) en tweemaal uit de Betuwe (Bosmuis 11, 1973). Ongetwijfeld betrof dit telkens jonge exemplaren.

Van de Wezel *Mustela nivalis* zijn vier prooivangsten bekend. Hieronder is een tweetal, dat ik in een partij uit Gendringen/FLU (1969) vond; de maten wezen er onmiskenbaar op, dat het twee nog niet volgroeide exemplaren betrof.

Over de categorieën van de niet-zoogdieren is al opgemerkt (zie 4.3), dat deze bij de braakbalanalyses nogal vaak veronachtzaamd wordt. Aan de hand van een groot deel van het beschikbare materiaal kan echter opge-
maakt worden, dat vogels gemiddeld ca. 3% en amfibieën gemiddeld ca. 1% van het totaal-aantal kerkuilprooien opleveren uit te maken: zie tabel 2.

De prooijijst van geslagen Vogels (tabel 1) steekt pover af bij de gegevens van Üttendörfer, die voor Kerkuilen in Midden-Europa 2414 vogelprooien (= 3%), verdeeld over liefst 52 soorten opvoert! Voor het determineren van schedelresten van vogels is een goede referentie-collectie (zoals b.v. aanwezig in het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden) haast onontbeerlijk. Aldaar gedetermineerde schedelresten leverden in het geval van een grote serie kerkuil-braakballen uit Olst/FLU, 1957-1959, het volgende op (Hoekstra 1972): 23 Huismussen *Passer domesticus*, 3 Ringmussen *Passer montanus*, 2 Veldleeuweriken *Alauda arvensis*, 3 Koolmezen *Parus major*, 2 Heggemussen *Prunella vulgaris*, 1 Roodborstje *Erithacus rubecula*, 1 Tjiftjaf *Phylloscopus collybita*, 1 lijsterachtige *Turdus* sp. en 10 onbekende exemplaren, in totaal 46 vogels op 5879 prooien (d.w.z. 0,8%).

Vrijwel altijd is in Nederland de Huismus veruit het sterkst vertegenwoor-

digd onder de vogelprooien ¹⁾, zoals ook in de volgende lijst uit Bruinehaar/DRE, 1972 (Hoekstra 1975): 65 Huismussen *Passer domesticus*, 1 Boerenzwaluw *Hirundo rustica*, 1 Huiszwaluw *Delichon urbica*, 1 Nachtegaal *Luscinia megarhynchos*, 1 Witte Kwikstaart *Motacilla alba*, 1 rietzangerachtige *Acrocephalus* sp. en 3 ongedetermineerde exemplaren, in totaal 73 vogels op 1383 prooien (d.w.z. 5,3%). Verder vond Hoekstra bij het betreffende kerkuilnest in Bruinehaar in een braakbal de samengedrukte schedel, enige skeletdeeltjes en veertjes van een jonge Kerkuil (zie ook Br + dB 1976, pg. 172).

De meest genoteerde vogelslachtoffers van de Kerkuil zijn Huismus en zwaluwen (incl. Gierzwaluw), vgl. tabel 1. Dit duidt erop, dat Kerkuilen blijkbaar 's nachts vooral vogelsoorten overrompelen, die in de nabijheid van gebouwen leven en slapen. Er zijn in dit verband enkele veelzeggende waarnemingen gedaan. Van der Meulen (med. in archief Braaksma) meldt van De Lutte, 1948: „Kerkuilen halen 's nachts mussen uit de Klimop; in 40 braakballen werden (naast de resten van 3 Veldmuizen en 2 spitsmuizen) de schedels van wel 100 mussen aangetroffen!” Vader en zoon Schneider konden in Duitsland de Kerkuil bij dit handwerk bespieden: de uilen joegen de mussen uit tegen het huis aangroeiende struiken door met hun vleugels tussen de takken te slaan om de slapende mussen op te schrikken; ook kropen ze tussen de takken van de Klimop door, waarbij ze er eveneens in slaagden om mussen te pakken te krijgen.

Tevens is er een mededeling van A. de Vries uit Oude Mirdum: „In Friesland is de Kerkuil bekend als muizenverdelger, maar berucht als zwaluwmoordenaar”, wat nog onderstreept wordt door een berichtje uit Cornjum, „waar in één week tijds de zwaluwen van 15 nesten door de Kerkuil vermoord werden”. Hoe dit in zijn werk kan gaan blijkt uit een waarneming van Lierath (1960): hierbij vloog een Kerkuil naar de huiszwaluwnesten onder een daklijst en brak met zijn poten een nest uit elkaar, waarvan de resten kletterend neervielen op een onderliggend zinken platje.

Vermeldenswaardig is ook nog, dat in 1970 in een kerk in Venray de resten van ongeveer 20 Gierzwaluwen *Apus apus* zijn gevonden, die kennelijk door de in de kerk huizende uilen bemachtigd waren (mededeling S. Braaksma).

In de gevallen van zwaluw-etende Kerkuilen betreft het waarschijnlijk gespecialiseerde individuen; bekend in dit opzicht waren de „vogeletende” Kerkuilen uit het klooster Chorin/Eberswalde, thans DDR (zie Üttendörfer 1952). Het verschijnsel van mussen-etende Kerkuilen is daarentegen vrij gewoon, vooral onder muizen-arme condities (sneeuwrijke winters!).

Amfibieën blijken 's zomers regelmatig gevangen te worden, gemiddeld ca. 1% (zie tabel 2). Het betreft dan gewoonlijk Kikkers *Rana* sp. De grootste aantallen worden gevangen op het Holoceen („waterland”). In een partij uit

¹⁾ Volgens Rooth (bij Schmidt 1973) maakt de Huismus in Nederland gemiddeld 94% van het totaal-aantal vogelprooien uit.

Schoorl (1951), grens DUI/HAF, bevonden zich liefst 30 kikkers (= ruim 10%) op 294 prooien (RIN-archief).

Er is één vangst bekend van een Reptiel, nl. uit de Wieringermeerpolder/HAF, 1951 (RIN-archief). Wellicht een Ringslang?

Sporadisch is er melding gemaakt van Ongewervelde Dieren als kerkuilprooi. Bij het braakballenonderzoek zijn overigens alleen overblijfselen van dieren met harde skeletdelen te verwachten: met name insekten *Hexapoda* (chitine-pantsters!) en Mollusken *Mollusca* (kalkschalen!). Van de laatste groep zijn er opgaven in het RIN-archief: op in totaal ca. 5000 kerkuilprooien werden 19 *Mollusca sp.* aangetroffen (wellicht slakken *Gastropoda*?). Wat regelmatig worden er in Nederland de resten van insekten in kerkuilbraakballen gevonden, speciaal de schilden van Kevers *Coleoptera*: ca. 50 exemplaren, waaronder 3 *Pterostichus sp.* (fam. Loopkevers *Carabidae*), 4 *Dytiscus marginalis* (fam. Waterroofkevers *Dytiscidae*), 10 *Geotrupes sp.* en 1 *Aphodius sp.* (fam. Bladsprietkevers *Scarabidae*); tot laatstgenoemde familie behoort ook de Meikever *Melolontha melolontha*, waarvan ruim 20 ex. gemeld zijn. Hiernaast is er één opgave van een vliesvleugelig insekt (orde *Hymenoptera*), nl. een Hoornaar *Vespa cabro* (RIN-archief).

Het aantal insekten in het kerkuilmenu bedraagt in Nederland gemiddeld slechts 0,05-0,1% (vgl. tabel 2). Veel hoger ligt dit cijfer bij soorten als de Steenuil en de Bosuil, waarvan bekend is dat ze regelmatig jacht maken op insekten.

6. DE PROOIKEUZE IN DE LOOP DER SEIZOENEN

6.1. Seizoens-schommelingen in prooiaanbod en prooikeuze

In Nederland heeft Wolda er al in 1932 op gewezen, dat de samenstelling van het kerkuilvoedsel in winter en vroege voorjaar aanzienlijk verschilt van het menu in zomer en herfst. Voor uitgebreid materiaal vermeldt hij:

	maart („winter”)	september („zomer”)
Muizen	26%	48%
Spitsmuizen	64%	44%
restgroep	10%	8%

Hoewel Wolda geen verdere soortverdeling geeft, bestaat zonder twijfel het overgrote deel van zijn „muizen” (= *Microtidae* + *Muridae*) uit Veldmuizen — vgl. tabel 1.

Schreuder (1945) legt deze gegevens als volgt uit: „Het relatief lage aantal Spitsmuizen in de nazomer is niet het gevolg van schaarste van deze prooidieren, maar is het bewijs dat de Kerkuil — evenals alle andere uilen — de voorkeur geeft aan (Woel)muizen. Deze zijn in de late zomer en herfst dankzij hun enorme voortplantingsvermogen zo talrijk in het jachtgebied van de

uil, dat deze relatief weinig zijn toevlucht hoeft te nemen tot Spitsmuizen. In de winter, als de sterfte onder woelmuizen zeer groot is, komen Spitsmuizen noodgedwongen steeds meer als prooi in aanmerking, tot in het voorjaar de gang van zaken weer omkeert."

In het Noordduitse laagland kwamen Becker (1958) en Bohnsack (1966) eveneens tot de conclusie, dat de Veldmuis de eerste prooikeus is van de Kerkuil en niet, zoals veelal aangenomen wordt, de diverse Spitsmuizen. Het onderstaande tabelletje (vereenvoudigd naar gegevens van Becker 1958) vertoont fraai het aantalsverloop van de Veldmuis in het kerkuilvoedsel (omgeving van Bremen) in de periode september-oktober (IX-X) 1954 tot januari-maart (I-III) 1956:

	IX-X 1954	III-IV 1955	V-VII 1955	VIII-X 1955	I-III 1956	Totaal (gem.)
Veldmuis	56%	22%	33%	65%	41%	45%
Bospitsmuis	38%	66%	56%	31%	48%	47%
restgroep	6%	12%	11%	4%	11%	8%
Aantal prooien	1021	365	884	464	317	3051

Ditzelfde basisschema ontmoeten we in de Nederlandse gegevens: wanneer in de loop van de winter Veldmuizen schaars worden door de gebruikelijke grote winterverliezen bij deze soort (vooral bij strenge vorst en in natte winters), nemen naar evenredigheid de vangsten van Spitsmuizen toe.¹⁾

We zullen ons in de volgende paragrafen verder bezighouden met seizoensgebonden invloeden op de voedselsamenstelling; hiérbij wordt de situatie in „veldmuis-plaaggebieden” en de situatie daarbuiten afzonderlijk beschouwd (resp. 6.2 en 6.3), omdat grote kwalitatieve en kwantitatieve verschillen in de prooifauna daartoe aanleiding geven.

6.2. Seizoensvariatie in „veldmuis-plaaggebieden”

Grote aantalsschommelingen in de veldmuizenstand manifesteren zich het duidelijkst in zgn. „plaaggebieden”: bepaalde streken met uitgestrekte, extensief beheerde graslandcomplexen, die periodiek door massale aantallen Veldmuizen geteisterd worden. In het vorige hoofdstuk is al opgemerkt, dat het fenomeen van veldmuizenplagen door de moderne (intensieve) graslandcultuur in Nederland een uitstervend verschijnsel is (Van Wijngaarden 1957b).

In het onderzoekgebied van de schrijver (Oost-Gelderland, fig. 1) kwam de laatste decennia op één plaats in de Liemers het verschijnsel van periodieke veldmuisplagen nog in zijn volle glorie voor: dit betreft een zeer afgelegen,

¹⁾ Weliswaar komen ook in spitsmuisbestanden aanzienlijke winterverliezen voor, maar deze zijn volgens Niethammer (1956) toch lang niet zo catastrofaal als de wintersterfte bij Veldmuizen in hun onbeschutte biotoop (IJsdeling en Scheygrond 1943; Van Wijngaarden 1957a).

extensief beheerd graslandgebied in de grensstreek (gemeente Gendringen).

In de zomer en herfst van 1967 klaagden de plaatselijke landbouwers over enorme aantallen Veldmuizen. Lokaal bedroeg het aantal muizeholletjes 30-50 per 10 m²; op het grasperk rond de kerk, waarin Kerkuilen huisden, zakte ik regelmatig door de graszode heen, omdat deze volledig ondergraven was door muizengangen! Uit ca. 50 braakballen van de plaatselijke uilen uit augustus-oktober 1967 kwamen in totaal (= n) 143 prooien te voorschijn, waaronder liefst 137 Veldmuizen (96%!). Hoe voorspoedig het de uilen in dit veldmuisrijke jaar verging, bleek wel uit de broedresultaten: dit kerkuilpaar broedde twee keer, het tweede broedsel bestond uit liefst 8 eieren en in september vlogen er 8 (!) jongen voorspoedig uit! Niet alleen de Kerkuilen profiteerden van de overvloed aan Veldmuizen in het „maximumjaar” 1967: eind augustus nam het aantal Torenvalken in het gebied snel toe, in de herfst gevolgd door tientallen Buizerden. De hele winter bleef hun aantal hoog, in januari-februari 1968 waren van beide soorten nog meer dan 25 ex. aanwezig in een gebied van ca. 10 km². In aansluiting op het „topjaar” 1967 bleef de veldmuizenstand in 1968 kennelijk nog op een hoog peil: er waren nogal wat broedgevallen van Torenvalken in het gebied en de Kerkuilen brachten in de dorpskerk 5 jongen groot. In een proefgebied van 10 km² liep het aantal Torenvalken in de herfst van 1968 op tot 25 ex. en begin december telden we er 20 Buizerden. Toen kwam de kentering: in tegenstelling tot het voorgaande winterseizoen liepen de aantallen pleisterende roofvogels al vóór de jaarwisseling scherp terug om in januari 1969 een laag peil te bereiken: zie tabel 7a. Na een 14-daagse sneeuwperiode in januari-februari waren er nauwelijks meer Buizerden en Torenvalken in het gebied aanwezig. Dit opmerkelijke

Tabel 7. Aantallen muizen-etende roofvogels in een „veldmuis-plaaggebied” (gem. Gendringen) en het menu van plaatselijke Kerkuilen in een tweetal winters (1968/1969 en 1971/1972).

Table 7. Number of rodent-eating birds of prey in a “vole-plague area” (in the Province of Gelderland) and food of local Barn Owls in two winters (1968/1969 and 1971/1972).

herfst-winter 1968-1969 autumn-winter 1968-1969	IX	X	XI	XII	I	II	gemiddelden 1968/1969 average 1968/1969
Torenvalk <i>Falco tinnunculus</i>	12	25	15	8	6	3	11
Buizerd <i>Buteo buteo</i>	3	12	18	20	10	3	11
herfst-winter 1971-1972 autumn-winter 1971-1972	IX	X	XI	XII	I	II	gemiddelden 1971/1972 average 1971/1972
Torenvalk <i>Falco tinnunculus</i>	45	70	65	68	44	29	54
Buizerd <i>Buteo buteo</i>	10	32	53	48	42	40	37

Tabel 7A. Aantallen pleisterende Torenvalken en Buizerden in een „veldmuis-plaaggebied” (Gendringse Broek) in de winters 1968/1969 en 1971/1972: maandelijks maximum-aantallen in een proefgebied van 10 km².

Table 7A. Numbers of Kestrels and Buzzards in a “plague area” of the vole *Microtus arvalis* near the village Gendringen in the winters of 1968/1969 and 1971/1972 (table shows monthly maxima of raptors in study area of 10 km²).

	1968-1969				1971-1972			
	X/1968-I/1969 vóór de sneeuw <i>before snow cover</i>		I/1969-II/1969 tijdens en na sneeuwperiode <i>during and after snow period</i>		VIII/1971-X/1971		I/1972-II/1972 geen sneeuw <i>no snow</i>	
	n	%	n	%	n	%	n	%
<i>Microtus arvalis</i>	52	72,2	21	32,3	95	88,8	68	91,9
<i>Sorex araneus</i>	18	25,0	34	52,3	9	8,4	4	5,4
<i>Crocidura russula</i>	—	—	3	4,6	2	1,9	1	1,4
<i>Apodemus sylvaticus</i>	—	—	2	3,1	1	0,9	—	—
<i>Mus musculus</i>	2	2,8	3	4,6	—	—	1	1,4
<i>Micromys minutus</i>	—	—	1	1,5	—	—	—	—
<i>Microtus agrestis</i>	—	—	1	1,5	—	—	—	—
	72	100%	65	100%	107	100%	74	100%

Tabel 7B. Menu van Kerkuilen in het Gendringse Broek in herfst en winter van 1968/1969 en 1971/1972 (vgl. tabel 7A!).

Table 7B. Prey of Barn Owls in the "vole plague area" near Gendringen in the winters of 1968/1969 and 1971/1972 (cf. table 7A!).

aantalsverloop van de muizenetende predatoren in 1968/69 maakte het niet moeilijk om te begrijpen, dat in deze winter weer de periodieke catastrofe in de muizenwereld had plaatsgevonden: de ineenstorting van een veldmuizen-maximum (vgl. Teunissen 1937, Van Wijngaarden 1953 en 1957a; zie verder 7.1).

Hoe reageerden de Kerkuilen hierop? Hun voedsel bevatte in de periode eind november 1968-half januari 1969 nog ruim 70% Veldmuizen ($n = 72$). In de sneeuwrijke periode na half januari tuimelde het veldmuizenpercentage in het voedsel abrupt terug naar ca. 30% ($n = 65$) en de enige nog aanwezige Kerkuil schakelde over op Bosspitsmuisjes, ongetwijfeld noodgedwongen (vergelijk het citaat van Schreuder aan het begin van dit hoofdstuk). Bovendien doken er nu Huisspitsmuizen op in het voedsel (tabel 7b): een aanwijzing, dat de Kerkuil thans zijn jachtveld verlegd had naar de omgeving van het dorp (schuren, tuinen e.d.). Spoedig bleek echter, dat de ingetreden veldmuizenschaarste niet gecompenseerd kon worden: half februari verdween ook de laatste Kerkuil uit deze omgeving en in 1969 bleef deze broedplaats (evenals vrijwel alle andere in de Liemers) onbezet.

In de winter 1969/70 verbleven er maar weinig Torenvalken en Buizerden in het graslandengebied bij Gendringen. In de zomer en herfst van 1970 bouwde zich kennelijk weer een matige veldmuizenstand op: we telden tenminste in ons 10 km² grote proefgebied in november 1970 ongeveer 20 Buizerden en evenveel Torenvalken, meer dan het dubbele van het maximum-aantal in de winter ervoor. Ook werd in 1970 de dorpskerk weer bevolgen, zij het slechts door een solitaire Kerkuil. In de braakballen van dit exemplaar

bevonden zich in de winter 1970/71 ruim 40% Veldmuizen, 30% Bosspitsmuizen en 22% Huisspitsmuizen ($n = 187$).

Verrassend snel bereikte de veldmuizenstand opnieuw een maximum, want 1971 bleek een uitgesproken „topjaar”: de boeren in het gebied klaagden over een enorme overlast en in de graslanden wemelde het van de verse muizenholletjes. Door omstandigheden konden we de broedplaats pas in augustus 1971 controleren: de Kerkuilen bleken toen een 10-legsel te hebben! ¹⁾ Bij braakballen-onderzoek bleek, dat in de nazomer de jonge uilen voor ongeveer 90% (!) met Veldmuizen gevoerd werden ($n = 107$). In het aansluitende winterhalfjaar pleisterden er ongekende aantallen Buizerden (50 ex.!) en Torenvalken (tot 70 ex.!) in het 10 km² grote proefgebied.

In tegenstelling tot het „crash-seizoen” 1968/69 bleef hun aantal in 1971/72 tot in de nawinter op een constant hoog peil: zie tabel 7a. De hele herfst en winter werden er Kerkuilen gesignaleerd: ook zij profiteerden van de kennelijk hoge veldmuizenstand in de winter 1971/72, want braakballen uit de maanden januari en februari bevatten ruim 90% Veldmuizen ($n = 74$): zie tabel 7b.

We kunnen onze bevindingen nu als volgt samenvatten:

- De seizoensvariatie in het kerkuilmenu volgt in „plaaggebieden” volledig de periodieke schommelingen van de veldmuizenstand.
- In jaren, waarin een hoge veldmuizenstand aanwezig is, kan het menu in „plaaggebieden” zowel in het zomerhalfjaar als in het winterseizoen voor 90-100% uit Veldmuizen bestaan.
- In jaren met een matige tot slechte veldmuizenstand is de Kerkuil genoodzaakt zijn toevlucht te nemen tot andere prooi-soorten, en wel in evenredigheid met de schaarste aan Veldmuizen. Aangezien de sterfte onder Veldmuizen in het winterhalfjaar vaak groot is, zijn Kerkuilen in de meeste winters sterker aangewezen op andere prooi-soorten (vnl. Spitsmuizen) dan 's zomers het geval is.
- „Veldmuis-plaaggebieden” zijn door hun uniforme structuur voor maar weinig andere kleine zoogdieren geschikt om in aantal voor te komen (het meest nog voor de Bosspitsmuis, een soort met een zeer ruime oecologische amplitudo). Hierdoor zijn Kerkuilen, die in dergelijke gebieden leven, in „dalwinters” genoodzaakt weg te trekken of gedoemd te sterven.

6.3. Seizoensvariatie buiten de „plaaggebieden”

Meer afwisselende landschappen lenen zich niet voor massale aantallen Veldmuizen, al kan hun aantal ook hier in gunstige jaren relatief groot zijn; i.h.a. kan men stellen, dat de veldmuizenstand er op overeenkomstige, maar beduidend minder heftige wijze fluctueert als in „plaaggebieden” het geval

¹⁾ Zowel het tijdstip als de omvang van dit broedsel wijzen erop, dat dit een tweede legsel moet betreffen (m.a.w. een identieke situatie als in het „topjaar” 1967).

is. Hiernaast is het van belang om als principieel verschil te signaleren, dat afwisselende landschappen aan tal van andere prooi-soorten geschikte leefruimte bieden.

In het verleden is in ons land door B. Hoekstra een uitvoerig onderzoek ingesteld naar seizoensvariatie in het voedsel van Kerkuilen. Deze onderzoeker verzamelde gedurende 24 opeenvolgende maanden (maart 1957-maart 1959) de braakballen van een broedpaar in de dorpskerk van Olst (Ov.). Als jachtgebied stond deze uilen een gevarieerd landschap ter beschikking: de oude dorpskern, daarbuiten boerderijen en tuinderijen, stroomruggen met akkers en boomgaarden, verderop lage uiterwaarden met graslandcomplexen. Het betreft hier geen „veldmuizen-plaaggebied” (vgl. Van Wijngaarden 1957b).

De resultaten van het onderzoek in Olst zijn gepubliceerd in tabelvorm (Hoekstra 1974), waarbij de samenstelling van het uilenvoedsel per maand is opgegeven. Hier vatten wij deze gegevens voor de overzichtelijkheid in twee groepen samen: gegevens uit het zomerhalfjaar tegenover gegevens uit het winterhalfjaar. Hierbij hebben wij voedselgegevens uit de maanden mei t/m oktober samengevat onder „zomer” en voedselgegevens uit de periode november t/m april onder „winter”. ¹⁾ Vergelijken we bij de Kerkuilen uit Olst het „zomermenu” met het „wintermenu” dan verkrijgen we het volgende beeld (tabel 8).

In het zomerhalfjaar werden de volgende soorten meer geslagen dan in het winterhalfjaar: Veldmuis (32,5% tegenover 17,0%); Bosmuis (2,4% t.o. 1,4%); Bruine Rat, Woelrat en Mol (te zamen 0,6% t.o. 0,1%) en kikkers (2,9% t.o. 0,9%).

Daarentegen werden in het winterseizoen het meest geslagen: Bosspitsmuis (54,6% tegenover 47,9%); Huisspitsmuis (17,3% t.o. 8,6%); Huismuis (2,0% t.o. 0,3%); Dwergspitsmuis (1,1% t.o. 0,3%); Dwergmuis (1,1% t.o. 0,4%); vogels (0,9% t.o. 0,7%).

Het relatief hoge aantal Veldmuizen in het zomerhalfjaar is moeiteloos terug te voeren op hun talrijkheid in zomer en herfst. Het relatief hoge aantal Bruine Ratten, Woelratten en Mollen in het zomerhalfjaar bestaat vermoedelijk grotendeels uit jonge exemplaren. Ook kikkers worden kennelijk niet versmaad.

In de loop van de winter, als de sterfte onder Veldmuizen in hun onbeschutte biotoop zeer groot is, komen Spitsmuizen noodgedwongen het meest

¹⁾ De keuze van deze intervallen is gebaseerd op het feit, dat populaties van de Veldmuis — de soort met veruit de grootste seizoensgebonden aantalsfluctuaties — gewoonlijk laat in het voorjaar sterk in aantal uitgroeien en hun topaantallen tot laat in de herfst plegen te handhaven. Heel fraai kan men dit aflezen uit een grafiek bij Noll (1955) betreffende het maandelijks aandeel van „knaagdieren” (Woelmuizen en Ware Muizen) en „insekteneters” (Spitsmuizen) in het kerkuilvoedsel: hierin kruist in het voorjaar de stijgende (Woel)muizencurve omstreeks eind april de dalende spitsmuizencurve, in de herfst geschiedt het omgekeerde op de overgang van oktober naar november.

Tabel 8. Seizoensvariatie in het voedsel van een kerkuifamilie in Olst in de periode 1957-1959 (naar Hoekstra 1974).

Table 8. Seasonal variation in the food of the Barn Owl family in Olst (Province of Overijssel) in the period 1957-1959 (after Hoekstra 1974).

	Procentuele samenstelling gebaseerd op aantal prooien <i>Percentage composition based on number of prey</i>		Procentuele samenstelling gebaseerd op prooigewicht <i>Percentage composition based on prey weight</i>	
	zomer <i>summer</i>	winter <i>winter</i>	zomer <i>summer</i>	winter <i>winter</i>
<i>Microtus arvalis</i>	32,5	17,0	48,4	30,8
<i>Sorex araneus</i>	47,9	54,6	28,5	39,5
<i>Crocidura russula</i>	8,6	17,3	5,1	12,5
<i>Apodemus sylvaticus</i>	2,4	1,4	2,7	2,1
<i>Mus musculus</i>	0,3	2,0	0,3	3,0
<i>Microtus agrestis</i>	2,4	2,2	4,3	4,8
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,5	0,6	0,6	0,8
<i>Sorex minutus</i>	0,3	1,1	0,1	0,4
<i>Micromys minutus</i>	0,4	1,1	0,1	0,4
<i>Neomys fodiens</i>	0,5	0,6	0,4	0,7
<i>Arvicola terrestris</i>	0,3	0,1	1,5	0,4
<i>Rattus norvegicus</i>	0,2	(—)	1,6	0,3
<i>Talpa europaea</i>	0,1	—	0,5	—
<i>Aves sp.</i>	0,7	0,9	1,5	2,4
<i>Amphibia sp.</i>	2,9	1,1	4,3	1,9
Totaal-aantal prooien <i>Total number of prey</i>	2797	3082		

Voedselgegevens uit de maanden mei t/m oktober zijn samengevat onder „zomer”, gegevens uit de maanden november t/m april onder „winter”. *May through October classified as "summer", November through April as "winter"*.

in aanmerking als prooi. Het relatief opvallend grote winterse aandeel van de Huisspitsmuis kan men opvatten als het bewijs, dat de Kerkuil 's winters veel vaker in en rondom gebouwen jaagt dan in het zomerhalfjaar, waarin het „veld” het favoriete jachtterrein vormt.

Om de relatieve voedingswaarde van de diverse prooi-soorten in zomer en winter te bepalen, hebben we hun gewichtsaandeel nagegaan in het totale voedselverbruik van de uilen (tabel 8, rechter gedeelte). Wanneer we de meest uitgesproken „zomerprooien” tegenover de typische „winterprooien” zetten, kunnen we op basis van de gewichts-inbreng het volgende staatje opstellen:

	mei t/m oktober	november t/m april
Veldmuis + Bosmuis + Woelrat + Bruine Rat + Mol + kikkers	59,0%	35,5%
Bosspitsmuis + Huisspitsmuis + Huismuis + vogels	35,4%	57,4%
Totaal	94,4%	92,9%

Samenvattend kan men dan stellen, dat de hierboven genoemde prooi-soorten de Kerkuilen uit Olst zowel in het zomer- als in het winterhalfjaar voor 90-95% in hun voedselbehoefte hebben voorzien. In het zomerhalfjaar leverde de eerste groep prooidieren 55-60% van het benodigde voedsel en de tweede groep ca. 35%; in het winterhalfjaar was de situatie daarentegen omgekeerd!

6.4. Generalisatie

In de voorgaande paragrafen is de seizoensgebonden variatie beschouwd in het voedsel van Kerkuilen in een „plaaggebied” (tabel 7) en van een kerkuilenfamilie in een gevarieerd landschap (tabel 8). De bevindingen daarbij kunnen we gebruiken om voedselgegevens op populatie-niveau te analyseren.

Ons onderzoekgebied in Oost-Gelderland wordt door de Oude IJssel in twee duidelijk verschillende landschappen verdeeld: de Liemers (westelijk deel) en de Achterhoek (oostelijk deel).

De Liemers behoort plantengeografisch tot het Fluviatiele distrikt. Langs de randen liggen de oeverwalssystemen van Rijn, IJssel en Oude IJssel. Achter de oeverwallen liggen lage riviervlakten (zgn. komgronden) met uitgestrekte graslandcomplexen. Er kwamen hier tot ca. 1950-1955 (d.w.z. vóór de ruilverkavelingen) nog op verschillende plaatsen veldmuis-plagen voor, nl. in de gemeenten Herwen en Aerdt, Bergh, Duiven en Gendringen. De bebouwing in deze streek is grotendeels geconcentreerd in kerkdorpjes; tot ca. 1960 had vrijwel ieder dorpje nog zijn eigen kerkuilpaar. In veel essentiële opzichten kan de Liemers model staan voor het holocene polder- en rivierenland (West-, Noord- en Midden-Nederland!).

De Achterhoek behoort plantengeografisch tot het zgn. Subcentreurope distrikt (zie figuur 2). Het is een kleinschalig gebied: hoge en lage delen wisselen elkaar af en het landschap draagt door de vele houtwallen en bosperceeltjes een besloten karakter. De Kerkuilen huizen hier in boerderijen, die in los verband gegroepeerd zijn tot kleine buurtschappen (zgn. hoevenzwermen). De zoogdierfauna is er zeer gevarieerd, veldmuisplagen komen in dit afwisselende landschap niet voor. De Achterhoek kan beschouwd worden als een kenmerkend onderdeel van het pleistocene landschap (Oost- en Zuid-Nederland!).

In tabel 9 is de seizoensvariatie getoetst in het voedsel van beide streekpopulaties. De gegevens zijn afkomstig van 12 verschillende plaatsen in de Liemers en van 13 plaatsen in de zuidelijke Achterhoek. Mede door de lange onderzoeksperiode (1967-1977) zijn zowel jaren met een goede als met een slechte veldmuizenstand ruimschoots door voedselgegevens vertegenwoordigd. We zullen aan de hand van de gegevens in tabel 9 de seizoensvariatie per prooi-soort bespreken.

Tabel 9. Seizoensvariatie in het voedsel van Kerkuilen in Oost-Gelderland.

Table 9. Seasonal variation in the food of Barn Owls in study area (Oost-Gelderland).

	Procentuele samenstelling gebaseerd op aantal prooien Percentage composition based on number of prey				Procentuele samenstelling gebaseerd op prooigewicht Percentage composition based on prey weight			
	Liemers		Achterhoek		Liemers		Achterhoek	
	zomer summer	winter	zomer summer	winter	zomer summer	winter	zomer summer	winter
<i>Microtus arvalis</i>	54,9	37,3	37,4	21,6	66,6	50,4	47,5	33,3
<i>Sorex araneus</i>	21,4	32,0	30,0	31,0	10,4	17,3	15,2	19,1
<i>Crocidura russula</i>	9,6	16,9	9,9	31,4	4,6	9,2	5,1	19,4
<i>Apodemus sylvaticus</i>	7,2	3,8	9,5	5,2	7,0	4,1	9,7	6,5
<i>Mus musculus</i>	1,3	1,9	4,0	2,5	1,2	2,0	4,1	3,1
<i>Microtus agrestis</i>	0,6	0,5	1,6	1,6	0,9	0,8	2,4	2,9
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,3	0,3	1,4	1,1	0,2	0,3	1,4	1,4
<i>Sorex minutus</i>	0,4	1,0	0,8	0,7	0,1	0,3	0,3	0,2
<i>Micromys minutus</i>	0,2	0,5	0,6	0,3	(—)	0,1	0,2	0,1
<i>Neomys fodiens</i>	—	0,1	0,2	0,2	—	0,1	0,1	0,2
<i>Arvicola terrestris</i>	0,1	0,1	1,2	0,7	0,5	0,5	5,4	3,9
<i>Talpa europaea</i>	0,1	0,1	0,2	—	0,4	0,4	0,8	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	0,1	—	—	—	0,4	—	—
<i>Rattus sp.</i>	0,4	0,7	0,5	0,3	2,4	4,7	3,2	2,3
<i>Aves sp.</i>	2,1	4,4	2,1	3,1	3,9	8,9	4,1	7,3
<i>Amphibia sp.</i>	1,4	0,2	0,4	0,1	1,7	0,3	0,5	0,1
<i>Arthropoda sp.</i>	(—)	—	(—)	(—)	(—)	—	(—)	(—)
Totaal-aantal prooien Total number of prey	1618	1569	1723	1827				
Aantal onderzochte partijen braakballen Number of pellet collections examined	13	14	14	12				

Voedselgegevens uit de maanden mei t/m oktober zijn samengevat onder „zomer”, gegevens uit de maanden november t/m april onder „winter”. Gebaseerd op onderzoek van de schrijver op diverse plaatsen in de Liemers (= Fluviale distrikt) en in de zuidelijke Achterhoek (= Sub-centreurope distrikt) in de periode 1967-1977. May through October classified as „summer”, November through April as „winter”. Based on data of the author (at 12 localities in „Liemers” and at 13 localities in „Achterhoek”).

De Veldmuis *Microtus arvalis* komt duidelijk als belangrijkste prooi-soort naar voren, onbetwist zelfs als men de gewichts-inbreng beziet. Het aandeel in het zomerhalfjaar is onmiskenbaar groter dan in het winterseizoen, een gevolg van de zeer grote wintersterfte bij deze soort. Het gemiddelde percentage Veldmuizen (zowel in de zomer als in de winter) ligt in de Liemers beduidend hoger dan in de Achterhoek, omdat het open Liemerse landschap zich veel beter leent voor grote aantallen Veldmuizen dan het gevarieerde Achterhoekse land. Veldmuizen voorzien de Liemerse uilen zelfs 's winters nog in de helft van hun totale voedselbehoefte! Men dient zich hierbij wel te realiseren, dat dit cijfer mede zo hoog ligt door het ontbreken van grote aantal-

len van andere prooi-soorten; in winters met een lage veldmuizenstand (over)leven hier maar weinig Kerkuilen.

Als gevolg van het doorgaans beperkte veldmuizenaanbod in het winterhalfjaar, stijgt het aandeel van de Bosspitsmuis *Sorex araneus* 's winters gewoonlijk uit boven de gemiddelde vangstcijfers in de zomer. Dit effect is het sterkst in weinig afwisselende polderlandschappen (gedeelten van de Liemers), waar andere prooi-soorten nagenoeg ontbreken. Fataal zijn ruilverkavelingen, waarbij heggen en bosjes „opgeruimd” worden: bij een lage veldmuizenstand worden deze gebieden aldus onleefbaar voor Kerkuilen.

Ook bij de Huisspitsmuis *Crocidura russula* lopen de vangstcijfers 's winters op door het geringere veldmuizenaanbod. Verder werkt bij de Huisspitsmuis sterk het effect door, dat de Kerkuilen in het winterhalfjaar een groot deel van de jacht concentreren in de dorpen, bij boerderijen met toegankelijke schuren e.d. Hierdoor wordt de kans op ontmoetingen met de Huisspitsmuis in de winter beduidend vergroot.

Een zelfde verdeling van de vangstcijfers zou men verwachten voor de Huismuis *Mus musculus*, want ook deze soort verblijft graag in en nabij gebouwen. In de gegevens uit Olst (tabel 8) komt de Huismuis inderdaad als typische „winterprooi” naar voren, uit de gegevens uit Oost-Gelderland (tabel 9) blijkt dit echter niet zo eenduidend. Net als Becker (1958) constateerden wij, dat het aandeel van deze soort in de totale buit van de Kerkuil aan grote schommelingen onderhevig is.

De vangstcijfers van de Bosmuis *Apodemus sylvaticus* geven weer een duidelijk beeld t.a.v. seizoensaspekten: Bosmuizen worden duidelijk het meest gevangen in het voorjaar en de vroege zomer. Hetzelfde geldt eigenlijk voor de Aardmuis *Microtus agrestis*, die relatief veel in de periode april-mei geslagen wordt (in tabel 9 komt dit niet goed tot uiting, omdat april-gegevens onder „winter” ingedeeld zijn en mei-gegevens onder „zomer” vallen!).

Rosse Woelmuizen *Clethrionomys glareolus* en Waterspitsmuizen *Neomys fodiens* worden maar weinig door Kerkuilen geslagen; bij beide soorten zijn geen opmerkelijke seizoensverschillen in de vangstcijfers vast te stellen.

Dwergspitsmuis *Sorex minutus* en Dwergmuis *Micromys minutus* hebben door hun minuscule gewicht nauwelijks voedingswaarde voor de Kerkuil. De Dwergspitsmuis wordt het meest 's winters geslagen (minder dekking?), bij de Dwergmuis is geen duidelijk seizoensaspect in de vangstcijfers herkenbaar.

Naar aanleiding van de relatief sterke zomervangsten van Woelrat *Arvicola terrestris*, Bruine Rat *Rattus norvegicus* en Mol *Talpa europaea* door de Kerkuilen van Olst (tabel 8) is in de vorige paragraaf opgemerkt, dat dit vermoedelijk hoofdzakelijk vangsten van jonge exemplaren betreft. In de gegevens uit Oost-Gelderland (tabel 9) vallen echter ook relatief hoge vangstcijfers 's winters in de Liemers op. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn, dat

Kerkuilen in dit gebied door schaarste aan Woelmuizen (vooral in „dalwinters”) zich noodgedwongen gewaagd hebben aan de vangst van volgroeide exemplaren van dergelijke forse prooi-soorten.

De vangsten van Kikkers *Rana sp.* blijven door de winterrust van deze dieren in hoofdzaak beperkt tot het zomerhalfjaar.

De meeste Vogels *Aves* worden door Kerkuilen geslagen in perioden, waarin het aanbod van kleine zoogdieren (Veldmuizen!) gering is. Omdat woelmuizenschaarste zich het duidelijkst manifesteert in het winterhalfjaar treft men in dat jaargetijde gemiddeld meer vogels in het kerkuilvoedsel aan dan 's zomers het geval is. In ons onderzoekgebied wordt dit het duidelijkst gedemonstreerd in voedselgegevens uit de noordwesthoek van de Liemers: een open, uitgestrekt graslandengebied („Duivense Broek”), waar behalve Veldmuizen maar weinig andere kleine zoogdiersoorten voorkomen.

In de veldmuisrijke winter 1974/75 vond ik in het voedsel van een hier overwinterende Kerkuil op een totaal van 213 prooien liefst 173 Veldmuizen (= 81%) en maar 2 vogels (= 1%). In de veldmuisarme winter 1975/76 (met in de nawinter een 14-daagse sneeuwperiode) vertoonde de voedselsamenstelling van Kerkuilen op twee plaatsen in dit gebied het volgende beeld:

(A) op 39 prooien 2 Veldmuizen (= 5%) en 29 vogels (= 74%!); (B) op 69 prooien 17 Veldmuizen (= 25%) en 23 vogels (= 33%!). Vrijwel alle vogelprooien betroffen Huismussen *Passer domesticus*, vermoedelijk geslagen op mussenslaapplaatsen in kapschuren e.d. In de zeer droge zomer 1976 kon de veldmuizenstand weer snel aangroeien. Op beide plaatsen (A en B) kwamen de Kerkuilen tot broeden. De voedselsamenstelling vertoonde in de broedtijd van 1976 dit beeld: (A) op 182 prooien 140 Veldmuizen (= 77%) en slechts 3 vogels (= 2%); (B) op 186 prooien 74 Veldmuizen (= 40%) en 15 vogels (= 8%).

In meer gevarieerde landschappen, zoals de Achterhoek, kunnen Kerkuilen bij (veld)muizenschaarste in meerdere mate terugvallen op andere kleine zoogdiersoorten. Hier komen dergelijke uitzonderlijke grote vogelvangsten niet voor, al liep op sommige plaatsen in de Achterhoek in de veldmuisarme winters 1968/69 en 1975/76 het percentage vogels in het kerkuilvoedsel op tot ongeveer 10%.

Aan het eind van dit hoofdstuk kunnen we de volgende conclusies trekken (vgl. tabellen 7, 8 en 9):

- (1) Seizoensgebonden schommelingen in de veldmuizenstand werken duidelijk door in de prooikeuze van de Kerkuil: het relatief grote veldmuizen-aanbod in het zomerhalfjaar komt tot uiting in gemiddeld duidelijk hogere vangstcijfers voor dat seizoen.
- (2) In het zomerhalfjaar worden behalve Veldmuizen ook Bosmuizen en kikkers beduidend meer geslagen dan 's winters. Het doorgaans geringere veldmuizenaanbod in het winterhalfjaar kunnen Kerkuilen in gevarieerde landschappen compenseren door aanzienlijk hogere vangsten van Bosspitsmuis, Huisspitsmuis en soms ook vogels. Het verschil in prooi-soortkeuze tussen zomer en winter wordt mede bepaald door een accentverschuiving in de keuze van het jachtgebied: in de zomer meer „in het veld”, in de winter meer nabij en in gebouwen.

- (3) In weinig gevarieerde landschappen en bij gebrek aan toegankelijke schuren e.d. zijn Kerkuilen in veldmuisarme winters door een tekort aan „alternatieve prooien” (vnl. spitsmuizen) genoodzaakt weg te trekken of gedoemd door voedselgebrek te sterven; sommige Kerkuilen blijken echter kritieke perioden ook te kunnen overleven door zich dan te specialiseren op vogelvangst (vnl. Huismussen).

7. „TOPJAREN” EN „DALJAREN”

De samenstelling van het kerkuilmenu op een bepaalde plaats kan naast seizoensaspekten ook sterke verschillen vertonen in opeenvolgende jaren. Evenals de seizoensvariatie zijn deze „jaargebonden” verschillen in hoofdzaak toe te schrijven aan periodieke aantalsschommelingen bij de Veldmuis: jaren met veel Veldmuizen („topjaren”) wisselen af met jaren met een lage veldmuizenstand („daljaren”) in een min of meer regelmatig ritme. Dit proces werkt sterk door op de voedselsamenstelling en de populatiegrootte van de Kerkuil.

7.1. Jaarlijkse aantalsschommelingen bij prooidieren en hun predatoren

Het is al lang bekend, dat bij tal van knaagdiersoorten enorme periodieke aantalsschommelingen voorkomen. In ons werelddeel zijn de spectaculairste voorbeelden hiervan wel de Toendralemming *Lemmus lemmus* (in Noord-Europa) en de Veldmuis *Microtus arvalis* (in West- en Midden-Europa).

Voor veel roofvogels en uilen vormen deze knaagdieren een belangrijke (of zelfs de voornaamste) voedselbron. In samenhang met het periodiek sterk wisselende voedselaanbod — van vrijwel niets tot zeer overvloedig — plegen populaties van dergelijke predatoren te fluctueren (Lack 1966), hetgeen door onderzoek o.m. bekend is van Ruigpootbuiserd (Hagen 1952) en Sneeuwuil (Portenko 1972), Buiserd (Mebs 1964) en Ransuil (zie Smeenk 1972). Ook de Kerkuil wordt in sommige delen van zijn verspreidingsgebied met een sterk wisselend voedselaanbod geconfronteerd, vooral waar de Veldmuis de voornaamste prooi is (Üttendörfer 1952). Volgens de door Schmidt (1973) samengevatte literatuurgegevens maakt de Veldmuis in West- en Midden-Europa gemiddeld 30-50% van het totaal-aantal prooien uit.¹⁾

Veldmuis-populaties plegen aanzienlijk in grootte te fluctueren, waarbij de aantallen cyclisch schommelen met een ritme van 3 of 4 jaar. In de verschillende delen van Nederland blijken maxima en minima meestal gelijktijdig op

¹⁾ In de atlantische zône van Europa — waartoe ook Nederland behoort — is tevens de Bosspitsmuis een erg belangrijk prooidier: haar gemiddelde aandeel ligt hier gewoonlijk in de orde van grootte van 20-50% (Schmidt 1973). Wanneer men echter van de gewichts-inbreng uitgaat, bedraagt het gemiddelde aandeel van de Bosspitsmuis 10-30% tegenover ca. 45-65% voor de Veldmuis!

te treden (Van Wijngaarden 1957a), waardoor het mogelijk is om in Nederland te spreken van veldmuisrijke en veldmuisarme jaren. Dank zij IJsseling en Scheygrond (1943) en Van Wijngaarden (1953, 1957) is veel bekend over de oecologie en de populatiedynamica van de Veldmuis in ons land. Goeddeels gebaseerd op deze publicaties zullen we hieronder de aantalschommelingen van deze soort kort behandelen.

De Veldmuis *Microtus arvalis* is in Nederland veruit het talrijkste zoogdier op cultuurgronden. Veldmuis-populaties vertonen gewoonlijk opmerkelijke (periodieke) aantalschommelingen in de vorm van opeenvolgende cycli, die in de regel 3 of 4 jaar duren. In het eerste jaar van zo'n cyclus is het aantal Veldmuizen in een bepaald gebied zeer gering. De weinige exemplaren komen vrijwel uitsluitend voor in het optimale veldmuizen-biotop: ruige bermen, extensief beheerde dijkhellingsen e.d. Door hun enorme voortplantingscapaciteit nemen in het zomerhalfjaar de aantallen sterk toe om een voorlopige top te bereiken in de herfst. In het winterhalfjaar kan de sterfte erg groot zijn, vooral bij strenge vorst en veel neerslag (regen, sneeuw). Toch zijn er gewoonlijk in het tweede voorjaar van een cyclus aanzienlijk meer Veldmuizen dan het jaar ervoor; door de sterke voortplanting leidt dit al tot vrij grote aantallen in de nazomer. De muizen verspreiden zich dan ook over wat minder gunstige biotopen (zoals extensief beheerde cultuurgraslanden). Bij niet te grote winterverliezen kan in het derde voorjaar het uitgangsniveau van de populatie hoog genoeg zijn om door de exponentiële toename in de zomer en de herfst een ware bevolkingsexplosie te veroorzaken („veldmuizenplaag”). Het is gebleken, dat er een zekere uitgestrektheid aan ruige weilanden aanwezig moet zijn, wil er zich een plaag kunnen ontwikkelen: in een uitgestrekt plaaggebied verhinderen namelijk de dieren in de randgebieden door territoriaal gedrag de migratie van het geboorte-overschot van de centrumpopulatie, die hierdoor tot plaaghoogte wordt opgedreven. Vanuit de randgebieden stromen de Veldmuizen in „plaagjaren” uit over de omgeving en bevolken dan ook akkers, boomgaarden, aanplanten en andere (door hen in „normale” jaren nauwelijks bezette) marginale biotopen. Het fenomeen wil, dat er vervolgens (vaak al in de volgende winter) een ontzaglijk grote sterfte optreedt, waardoor de aantallen terugduikelen tot een nieuw, relatief zeer laag uitgangsniveau: het begin van een nieuwe, vrijwel identieke cyclus (enz.).

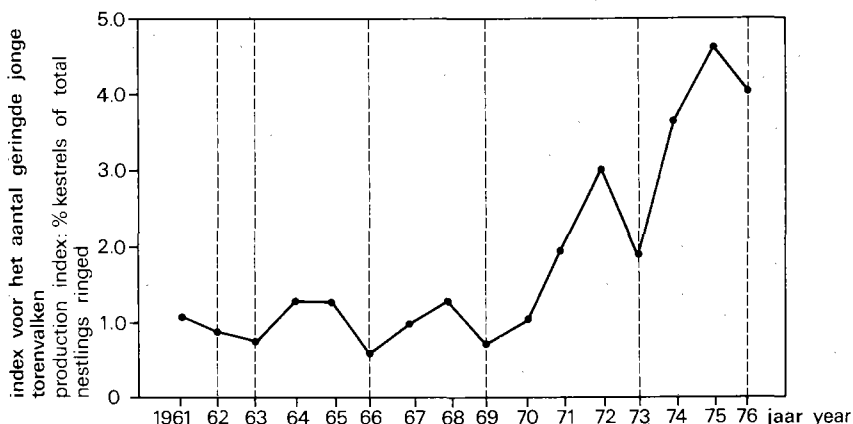
Maercks (1954) heeft in de Noordduitse laagvlakte de invloed nagegaan van klimaatsfactoren op het bovengenoemde normale 3-jaren ritme. Hierbij bleek, dat aanhoudende regenval en strenge winters tot grote sterfte leiden; daarentegen bevordert langdurig droog en zonnig weer de populatiegrootte in gunstige zin. Optredende afwijkingen van het normale ritme blijken hierdoor goed verklaard te worden. Een strenge winter kan de start van een cyclus uitrekken (b.v. 1962-1963), aan de andere kant kan door een milde winter (gevolgd door een gunstige zomer) een „plaagniveau” in twee opeenvolgende jaren gehandhaafd blijven (b.v. 1971-1972); in beide voorbeelden resulteerde dit in een „verlengde” cyclus van 4 jaar.

Het periodieke optreden van grote aantallen Veldmuizen is in Nederland van oudsher beperkt tot gebieden met uitgestrekte, extensief beheerde graslandcomplexen, in hoofdzaak gelegen in het polder- en rivierenland (zie 5.1.2). Ook buiten de echte „plaaggebieden” treedt een zekere periodiciteit op in de veldmuis-aantallen met een overeenkomstig (vaak 3-jarig) ritme. Hier zijn de schommelingen echter veel minder sterk, vermoedelijk nog geen tiende deel van hetgeen in plaaggebieden aan fluctuaties bekend is (Van Wijngaarden, pers. med. aan Braaksma).

Populaties van andere woelmuissoorten kunnen eveneens periodieke aantalschommelingen vertonen (Elton 1942), maar deze zijn in ons land echter nooit zo opvallend als bij de Veldmuis; de zeldzame gevallen betreffen steeds een relatief klein gebied (b.v. Rosse Woelmuisen in een kwekerij). In Engeland en Ierland, waar de Veldmuis ontbreekt, zijn enorme aantalsfluctuaties bekend van de Aardmuis *Microtus agrestis*: deze vertonen een grote overeenkomst met de hierboven beschreven (3- of 4-jarige) cycli van de Veldmuis. Hier fluctueert het broedsucces van woelmuis-predatoren in samenhang met

het (sterk wisselende) prooi-aanbod, zoals Snow (1968) dit kon vaststellen bij de Torenvalk. Omgekeerd worden de periodieke aantalsschommelingen van de Aardmuis in Engeland en Ierland weerspiegeld in het jaarlijkse aantal geringde jonge Torenvalken (én jonge Kerkuilen!) zoals Parslow (1967) aantoonde in een grafiek, die ook is afgebeeld bij Sparks en Soper (1972).

In Nederland is het voortplantingssucces van de Torenvalk ten nauwste gekoppeld aan de veldmuizenstand (Koning bij Alleyn 1971). Hier kunnen we dan ook de cyclische aantalsschommelingen van de Veldmuis zichtbaar maken door het jaarlijkse aantal jonge Torenvalken te beschouwen. Analoog aan Parslow (1967) is daartoe in figuur 3 het jaarlijkse aantal geringde jonge Torenvalken in Nederland weergegeven (= maat voor de veldmuizenstand), uitgedrukt in % van het jaartotaal aan geringde jongen van alle vogelsoorten (= maat voor de ringersactiviteit). ¹⁾ In deze grafiek zijn duidelijk de volgende „daljaren” te herkennen: 1962-1963, 1966, 1969, 1973 en 1976. Hiervan uitgaande kunnen we voor Nederland in de periode na 1960 moeiteloos de volgende veldmuis-cycli afgrenzen: 1962-1965 (vierjarige cyclus), 1966-1968 (driejarig), 1969-1972 (vierjarig) en 1973-1975 (driejarige cyclus) — zie figuur 3.



Figuur 3. Index voor het broedsucces van de Torenvalk *Falco tinnunculus* in Nederland in de periode 1961-1976: aantal jaarlijks geringde jonge Torenvalken (uitgedrukt in procenten van het jaartotaal aan geringde jonge vogels). De stippellijnen geven minima aan, die samenvallen met daljaren in de veldmuizenstand (vgl. tabel 10b). Gebaseerd op gegevens in de Ringverslagen 46-61 van het Vogeltrekstation.

Production of the Kestrel (Falco tinnunculus) in the Netherlands in the period 1961-1976: index from ringing statistics (% Kestrels of total number of nestlings ringed that year). Dotted lines show minima, corresponding with troughs in vole cycle; compare table 10b. (The sharp rise in the number of Kestrel nestlings ringed starting about 1970 reflects the large-scale introduction of nest boxes for this species).

¹⁾ Gebaseerd op de ringverslagen van het Vogeltrekstation (Arnhem). Volgens B. J. Speek, die aanvullende informatie verschaftte, kan de (relatief) sterke stijging van het aantal geringde jonge Torenvalken na 1970 herleid worden op het snel toegenomen aantal Torenvalk-nestkasten.

Naast de Woelmuizen *Microtidae* zijn in ons land Ware Muizen *Muridae* en Spitsmuizen *Soricidae* de voornaamste prooidieren (tabel 1). Hiervan zijn de Woelmuizen en de Ware Muizen systematisch nauw verwant: beide families worden gerekend tot de orde van de knaagdieren *Rodentia*. Opmerkelijkerwijze is er echter bij Ware Muizen maar zelden sprake van „plagen”.

IJsseling en Scheygrond (1943) schrijven over de Bosmuis *Apodemus sylvaticus*: „De voortplanting is lang zo krachtig niet als bijv. bij de Veldmuizen. Ze zijn dan ook op een geheel andere wijze aangepast aan de omstandigheden dan de Woelmuizen. Ze zijn kieskeuriger wat de ligging van de nesten aangaat en lijden daardoor minder schade in hun bestand door catastrofale gebeurtenissen als zware regenbuien, zoals bij Woelmuizen het geval is. Hun bestand vertoont dan ook slechts geringe jaarlijkse schommelingen.”

Dan blijven nog de Spitsmuizen over als laatste belangrijke groep van prooidieren. Zowel morfologisch als oecologisch verschillen deze insekteneters volkomen van de hiervoor besproken knaagdieren. Duidelijke meerjarige aantalsschommelingen komen bij Spitsmuizen vermoedelijk niet voor.

Populaties van de Bosspitsmuis *Sorex araneus* lijden weliswaar beduidende winterverliezen, maar deze zijn toch lang niet zo catastrofaal als bij de Veldmuis (Niethammer 1956). Croin Michielsen (1966) schrijft ten aanzien van meerjarige aantalsschommelingen bij Spitsmuizen: „The literature contains no reports of regularly-occurring peak years in numbers of shrews, comparable to the cycles in some rodents. On the contrary, populations of shrews are characterized by a relative density over fairly long periods.”

Samenvattend kunnen we dan stellen, dat spectaculaire jaarlijkse aantalschommelingen in het prooibestand in Nederland vrijwel volledig terug te voeren zijn op de periodieke aantalsfluctuaties bij de Veldmuis. In hoeverre deze doorwerken op de voedselsamenstelling (en de populatie-grootte) van de Kerkuil komt thans aan de orde. Net als bij de seizoensvariatie zullen we de situatie in „veldmuis-plaaggebieden” en die daarbuiten weer afzonderlijk beschouwen.

7.2. Topjaren en daljaren in „veldmuis-plaaggebieden”

Een halve eeuw geleden kwamen op tal van plaatsen in het rivierengebied nog uitgestrekte, extensief beheerde graslandgebieden voor, die periodiek door veldmuisplagen geteisterd werden. Zo traden in de omgeving van Nijmegen volgens Teunissen (1937) o.m. in de jaren 1931 en 1934 plagen op in de komgrondgebieden. Het toenemend aantal Veldmuizen in de loop van de cyclus 1932-1934 wordt onmiskenbaar weerspiegeld in kerkuil-braakballen afkomstig uit het Betuwse plaatsje Buren (zie tabel 11, linker gedeelte): het percentage Veldmuizen stijgt van 17% in het „daljaar” 1932, via 50% in 1933, tot 64% in het „topjaar” 1934; in het laatstgenoemde jaar bedroeg het percentage Veldmuizen in een partij uit Ooy bij Nijmegen zelfs 73% (gegevens bij IJsseling en Scheygrond 1950).

Het ligt voor de hand om te veronderstellen, dat dergelijke tijden met overvloedige aantallen Veldmuizen tegelijkertijd jaren van voorspoed geweest moeten zijn voor Kerkuilen (en andere muizen-predatoren) in deze ge-

bieden. Uit eigen waarneming kan dit gestaafd worden met de volgende serie gegevens uit het laatste „plaaggebied” in Oost-Gelderland, de Gendringse broeklanden (vgl. 6.2). Om een indruk te verkrijgen van de jaarlijkse veldmuizenstand gebruikten we hier als parameters: mededelingen van plaatselijke landbouwers, het relatieve aantal muizenholletjes in de graslanden en de aantallen pleisterende muizenetende predatoren (i.c. Buizerden en Torenvalken) in een proefgebied van 10 km².

We startten ons onderzoek in de zomer van 1967, kennelijk een uitgesproken „topjaar”: de plaatselijke landbouwers klaagden over een enorme overlast van (veld)muizen, in de graslanden wemelde het van de verse muizenholletjes en het voedsel van de lokale Kerkuilen bestond voor meer dan 95% uit Veldmuizen (n = 143). Hoe voorspoedig het de Kerkuilen in dit veldmuisrijke jaar verging, bleek wel uit de broedresultaten: 2 broedsels, het laatste met 8 uitvliegende jongen! Daarentegen lag in 1969 de situatie hier kennelijk heel wat minder gunstig: tijdens een vorstperiode met zware sneeuwval liep in januari-februari het percentage Veldmuizen in het uilenvoedsel snel terug van ca. 70% tot ca. 30%. Daarop verliet de enige nog aanwezige Kerkuil de dorpskerk en bleef in 1969 deze broedplaats — evenals vrijwel alle andere in de Liemers — onbezet. Het jaar 1970 leverde weinig informatie op, maar in 1971 was het opnieuw raak: alom klagende boeren, in de graslanden weer ontelbare muizenholletjes, een 10-legsel (!) bij de Kerkuilen, wier voedsel voor ongeveer 90% uit Veldmuizen bestond (n = 107).

Door de jaren heen was het aantalsverloop van de Veldmuizen fraai af te lezen uit de aantallen in herfst en winter in het „plaaggebied” pleisterende Torenvalken en Buizerden. In ons ca. 10 km² groot proefgebied in de gemeente Gendringen bedroeg het aantal van deze muizen-predatoren in de jaren 1969, 1970, 1973 en 1976 hooguit een dozijn per soort. In de herfst van 1967, 1971 en 1974 daarentegen vele tientallen! De jaren 1968, 1972, 1975 en 1977 waren min of meer intermediair tussen voornoemde „daljaren” en „topjaren”. Per winterseizoen zijn de maximum-aantallen pleisterende Torenvalken en Buizerden vermeld in tabel 10a (gebaseerd op tellingen van J. te Kloeze, H. Greven en de schrijver).

Op grond van de verzamelde informatie is het mogelijk om voor de gehele onderzoeksperiode (1967-1977) een overzicht samen te stellen van de fluctuaties van de veldmuizenstand in het „plaaggebied” bij Gendringen: zie tabel 10b. Met dit basisschema als uitgangspunt zijn de voedselgegevens van de Gendringse broedplaats gerubriceerd, waarbij voor de duidelijkheid de beide extremen tegenover elkaar zijn gezet: gegevens uit onmiskkenbare „topjaren” (1967, 1971, 1974) tegenover gegevens uit „daljaren”. Het resultaat vindt men in tabel 11 (rechter gedeelte).

We kunnen onze bevindingen in het „plaaggebied” bij Gendringen dan als volgt samenvatten:

— Uitgaande van de „daljaren” 1969, 1973 en 1976 zijn in de onderzoeksperi-

Tabel 10. Aantalsschommelingen van Veldmuizen *Microtus arvalis* en hun predatoren in een „veldmuis-plaaggebied” (Gendringse Broek) in de jaren 1967-1977.Table 10. Population fluctuations of the Continental Vole (*Microtus arvalis*) and associated predators in the “vole plague area” near Gendringen in the period 1967-1977.

herfst-winter autumn-winter	aantal tellingen number of counts	maximum aantal Buteo buteo	- maximum number Falco tinnunculus	aanduiding v. d. talrijkheid indication of abundance
1967-1968	12	30-40	35-45	algemeen - common
1968-1969	14	15-20	20-25	vrij algemeen - rather common
1969-1970	8	5	5-10	zeer schaars - very scarce
1970-1971	7	15-25	15-20	vrij algemeen - rather common
1971-1972	14	50-55	65-70	zeer algemeen - very common
1972-1973	10	15-20	20-25	vrij algemeen - rather common
1973-1974	9	10-15	5-10	schaars - scarce
1974-1975	10	20-25	25-30	algemeen - common
1975-1976	10	10	5-10	schaars - scarce
1976-1977	10	5-10	5	zeer schaars - very scarce
1977-1978	8	20-25	10-15	vrij algemeen - rather common

Tabel 10A. Maximum-aantallen pleisterende Buizerden en Torenvalken op een proefvlakte van 10 km² in het „veldmuis-plaaggebied” bij Gendringen.Table 10A. Maximum number of Buzzards and Kestrels in the “vole plague area” near Gendringen (study area of 10 km²).

(n° cyclus)	n + 1	n + 2	(n + 3)
	1969: I („daljaar”) 1970: I-II	1973: I („daljaar”)	1976: I („daljaar”) 1977: II
1967: III („topjaar”)	1971: III („topjaar”)	1974: III („topjaar”)	
1968: II-III	1972: II-III	1975: II-III	

Tabel 10B. Jaarlijkse karakterisering van de veldmuizenstand in het „plaaggebied” bij Gendringen: I = slechte veldmuizenstand („daljaar”); II = matige veldmuizenstand; III = zeer goede veldmuizenstand („topjaar”). Gebaseerd op: (a) Mededelingen van plaatselijke landbouwers en het relatieve aantal verse muizenholletjes; (b) Aantallen Buizerden en Torenvalken in het „plaaggebied” in herfst en winter (vgl. tabel 10A).

Table 10B. Population fluctuation of *Microtus arvalis* in the “vole plague area” near Gendringen. Relative densities of voles are indicated each year by classification in categories: I = low density (“trough”, “minimum year”), II = medium density, III = peak density (“maximum year”). Based on: (a) statements of local farmers and subjective estimates of fresh vole burrows, (b) number of Buzzards and Kestrels visiting the area in autumn and winter (cf table 10A).

	1969: uilen afwezig - absent		
	1970: solitaire uil aanwezig - solitary owl present	1973: uil(en) aanwezig, geen broedgeval - owl(s) present, no brood	1976: uilen afwezig - owls absent
1967: 2 broedsels (tweede legsel 8 eieren) - 2 broods (second clutch 8 eggs)	1971: minstens 1 broedsel (10 eieren) - at least one brood (10 eggs)	1974: uilen aanwezig, volgens koster broedgeval - one brood (not confirmed)	1977: invliegopening naar de broed- plaats afgesloten (inmiddels weer geopend) - access to the nest was temporarily closed
1968: 1 broedsel (5 jongen) - one brood (5 young)	1972: 1 broedsel (5 jongen) - one brood (5 young)	1975: broedsel (minstens 2 jongen) - one brood (at least 2 young)	

Tabel 10C. Broedresultaten in een kerkuil-territorium in het Gendringse „veldmuis-plaaggebied” (vgl. tabel 10B).

Table 10C. Breeding results in a single Barn Owl territory in the “vole plague area” near Gendringen (cf. table 10B).

Tabel 11. Het kerkuilmenu in „daljaren” en „topjaren”: procentuele aandeel van de zoogdiersoorten (gebaseerd op het aantal gevangen exemplaren) in een tweetal „veldmuis-plaaggebieden”.

Table 11. Prey of Barn Owls in years with low and high vole densities: percentage representation of mammals (based on number of individuals found) in two „vole plague areas”.

	Buren (Nederbetuwe)		Gendringen (Liemers)	
	„daljaar”	„topjaar”	„daljaren”	„topjaren”
	“minimum year” 1932	“maximum year” 1933	“minimum years” 1969-1970, 1973	“maximum years” 1967, 1971, 1974
<i>Microtus arvalis</i>	17	50	42	90
<i>Sorex araneus</i>	72	34	37	8
<i>Crocidura russula</i>	1	4	12	1
<i>Apodemus sylvaticus</i>	1	7	1	(—)
<i>Mus musculus</i>	1	—	2	—
<i>Microtus agrestis</i>	—	—	(—)	(—)
	92%	95%	94%	99%
Totaal-aantal zoogdierprooien	134	304	309	361
Total number of mammal prey				

De gegevens uit Buren zijn afkomstig van Teunissen (1937) en IJsseling & Scheygrond (1950).

Data from Buren after Teunissen (1937) and IJsseling & Scheygrond (1950).

ode de volgende veldmuis-cycli te onderscheiden: ?-1968, 1969-1972, 1973-1975, 1976-? (tabel 10b, vgl. met figuur 3!).

- In jaren met een veldmuizenplaag („topjaren”) kan het percentage Veldmuizen in het kerkuilvoedsel oplopen tot 70-100%, andere prooi-soorten spelen nauwelijks een rol.
- In veldmuisarme jaren („daljaren”) is het aandeel van de Veldmuis in het voedsel veel geringer (zie ook Teunissen 1937); de gereduceerde inbreng van de Veldmuis kan (soms) gecompenseerd worden door andere prooi-soorten, waarbij in de regel de Bosspitsmuis *Sorex araneus* (Buren, Gendringen) en de Huisspitsmuis *Crocidura russula* (Gendringen) als prooi-soort op de voorgrond treden (tabel 11).
- De volgende samenhang treedt op tussen de veldmuizenstand in het „plaaggebied” en de broedresultaten van de plaatselijke Kerkuilen: „daljaren” manifesteren zich, doordat de broedplaats niet bevlogen wordt of doordat er uilen overzomereren zonder te broeden; in „topjaren” hebben de Kerkuilen hier uitzonderlijk grote broedsels (8-10 eieren) en broeden zij soms zelfs twee keer; in tussenliggende („matige”) jaren broeden er wel uilen, maar produceren ze geen grote legfels (tabel 10c).

7.3. Topjaren en daljaren buiten de „plaaggebieden”

Buiten de „plaaggebieden” schommelen veldmuizenpopulaties op overeenkomstige, maar minder heftige wijze (7.1). Men kan dit weerspiegeld zien

in een serie voedselgegevens (bij IJsseling en Scheygrond 1950) uit de jaren 1934-1936, afkomstig uit het Limburgse plaatsje Stein (tabel 12, linker gedeelte): in het jaar 1934, waarin de veldmuizenstand in Buren (= plaaggebied) een maximum bereikte, maakte de Veldmuis in Stein (= geen plaaggebied) eveneens een relatief groot aandeel van het kerkuilvoedsel uit. En zoals de serie uit Buren (tabel 11) de opbouw van een veldmuizen-maximum weer spiegelt, lijken de gegevens uit Stein (tabel 12) analoog de afbraak van dezelfde top (1934) te illustreren!

In afwisselende landschappen als Midden-Limburg komen naast de Veldmuis nog tal van andere prooi-soorten voor (vgl. tabel 4). Omdat deze bij lange na niet aan zulke heftige aantalsschommelingen als veldmuizenpopulaties bloot staan, kunnen Kerkuilen in jaren met een lage veldmuizenstand in gevarieerde landschappen op dergelijke soorten terugvallen („gebufferd voedselaanbod”). In Stein blijken in veldmuisarme jaren ook Bosspitsmuis, Huis-spitsmuis, Bosmuis en de voor Zuid-Nederland karakteristieke Ondergrondse Woelmuis meer dan 10% aan het totaal-aantal kerkuilprooien te kunnen bijdragen: zie tabel 12.

Tabel 12. Het kerkuilmenu in „daljaren” en „topjaren”: procentuele aandeel van de zoogdiersoorten (gebaseerd op het aantal gevangen exemplaren) in een tweetal gebieden, waar geen veldmuisslagen voorkomen.

Table 12. Prey of Barnowls in years with low and high vole densities: percentage representation of mammals (based on number of individuals found) in two areas where no vole plagues occur.

	Stein (Midden-Limburg)			Winterswijk (Achterhoek)	
	„topjaar”	„daljaar”	„minimum year”	„daljaar”	„topjaar”
	„maximum year”	„minimum year”		„minimum year”	„maximum year”
	1934	1935	1936	1969	1971
<i>Microtus arvalis</i>	50	14	10	15	34
<i>Sorex araneus</i>	14	16	13	41	35
<i>Crocidura russula</i>	1	29	44	25	11
<i>Apodemus sylvaticus</i>	16	7	13	7	9
<i>Mus musculus</i>	1	2	3	1	4
<i>Microtus agrestis</i>	6	5	3	3	2
<i>Pitymys subterraneus</i>	5	17	8	—	—
	93%	90%	94%	92%	95%
Totaal-aantal zoogdierprooien	166	240	458	302	534
Total number of mammal prey					

De gegevens uit Stein zijn afkomstig van IJsseling & Scheygrond (1950).
Data from Stein after IJsseling & Scheygrond (1950).

Synchroon aan de periodieke aantalsschommelingen in de „plaaggebieden” blijken toch ook in afwisselende landschappen in zekere mate schommelingen in de veldmuizenstand op te treden, die doorwerken in de samenstelling van het kerkuilvoedsel. Het is nu interessant om na te gaan, in hoe-

Tabel 13. Jaarlijkse verschillen in broedsukses bij Kerkuilen in Oost-Gelderland in de periode 1967-1977.

Table 13. Year to year variation in Barn Owl breeding succes in study area (Oost-Gelderland) in the period 1967-1977.

	a	b	c	d		a	b	c	d	Totaal		a	b	c	d	Totaal		a	b	c	d	Totaal
					1969:	+	+	—	—	(0 juv.)												
					1970:	3	0	0	3	(6 juv.)	1973:	2	+	3	3	(8 juv.)	1976:	3	+	3	+	(6 juv.)
1967:	?	—	+	4	1971:	+	4	4	4	(12 juv.)	1974:	6	4	4	5	(19 juv.)	1977:	3	4	4	+	(11 juv.)
1968:	?	2	3	3	1972:	+	5	2	4	(11 juv.)	1975:	3	2	4	3	(12 juv.)						

Tabel 13A. Broedresultaten in een viertal kerkuil-territoria (a, b, c, d) in de gemeente Winterswijk. Per jaar is het aantal uitgevlogen jongen aangegeven (0 = mislukt broedgeval, + = één of twee Kerkuilen in de broedtijd aanwezig maar geen broedpoging, — = geen Kerkuilen aanwezig in de broedtijd).

Table 13A. Breeding succes in four territories (a, b, c, d) near Winterswijk. Number of fledged young are indicated per year (0 = brood attempt failed, + = Barn Owl(s) present in spring/summer but no clutch was laid, — = no Barn Owl(s) present).

(n° cyclus)	n + 1	n + 2	(n + 3)
	1969: 3- 4 (8-10 juv.)		
	1970: 13-16 (35-40 juv.)	1973: 18-20 (50- 55 juv.)	1976: 21-23 (65-70 juv.)
1967: 24-27 (105-120 juv.)	1971: 23-27 (75-85 juv.)	1974: 30-33 (135-150 juv.)	1977: 24-26 (80-85 juv.)
1968: 26-29 (75- 80 juv.)	1972: 25-28 (85-95 juv.)	1975: 31-35 (105-120 juv.)	

Tabel 13B. Overzicht van de jaarlijkse broedresultaten in Oost-Gelderland: aantal broedgevallen in een vijftigtal traditionele kerkuil-territoria (tussen haakjes het geschatte aantal uitgevlogen jongen); zie ook figuur 4.

Table 13B. Review of breeding succes in study area: number of broods in fifty traditional Barn Owl territories (number of fledged young in parentheses) - compare figure 4.

verre dit weerspiegeld wordt in de broedresultaten van Kerkuilen in dergelijke afwisselende landschappen. Hiertoe hebben we de kerkuilpopulatie van de zuidelijke Achterhoek in studie genomen. Vooral in de wijde omgeving van Winterswijk treft men een zeer gevarieerd halfnatuurlijk landschap aan. In 1967 zijn Ton Veenendaal en de schrijver van dit verhaal begonnen met de bestudering en de bescherming van de Kerkuilen rond Winterswijk, sinds de beginjaren met de waardevolle steun van mevr. J. G. Nijenhuis-Beskers; vanaf 1974 geschiedde het onderzoek hier in samenwerking met Jan Maarten de Ruiter en andere leden van de Vogelwerkgroep Winterswijk.

Van de bekende broedplaatsen in dit gebied zijn er een viertal gedurende de onderzoeksperiode speciaal bestudeerd; de broedresultaten in deze territoria zijn samengebracht in tabel 13a. Het jaarlijkse broedsucces spreekt wel het duidelijkst uit het aantal uitgevlogen jongen. Op grond hiervan kunnen we over de periode 1969-1977 het volgende staatje opstellen:

Totaal aantal uitgevlogen jongen op 4 Winterswijkse broedplaatsen	Betreffende jaar (jaren)	Kwalificatie van het broedsucces
0- 5	1969	zeer slecht - slecht
6-10	1970, 1973, 1976	slecht - matig
11-15	1971, 1972, 1975, 1977	matig - goed
16-20	1974	goed - zeer goed

Evenals bij de Gendringse uilen (tabel 10c) wisselen dus ook in Winterswijk jaren met slechte en goede broedresultaten elkaar af. Wanneer we weer uitgaan van de dieptepunten (hier: 1969-1970, 1973, 1976) kunnen we de volgende cycli afgrenzen: ?-1968, 1969-1972, 1973-1975, 1976-? Precies dezelfde reeksen constateerden we bij Gendringen (tabel 10b)! Er moet hierbij wel aangetekend worden, dat in het gebied bij Winterswijk extreme situaties minder voorkomen: naast één uitgesproken daljaar (1969) is slechts één uitgesproken topjaar (1974) herkenbaar, alle (zeven!) overige jaren tonen een min of meer middelmatig broedsucces. Tevens valt in dit gevarieerde landschap het ontbreken van tweede broedsels op.

In het kader van deze voedselstudie is het uiteraard interessant om te onderzoeken, of er bij de Winterswijkse Kerkuilen een positieve relatie bestaat tussen de (veld-)muizenstand en de broedresultaten, zoals dit voor de Gendringse uilen zo sterk naar voren komt (tabel 10). Helaas bleek het vooralsnog niet haalbaar om de prooibestanden én hun fluctuaties in het gebied rond Winterswijk jaarlijks in te schatten. ¹⁾

¹⁾ De oorzaak van dit probleem is in de praktijk tweeledig: (a) In het gevarieerde Winterswijkse landschap spelen meer kleine zoogdiersoorten een belangrijke rol als kerkuilprooi dan in het monotone graslandgebied bij Gendringen het geval is; (b) Bij Winterswijk spelen de aantalsfluctuaties van kleine zoogdieren zich op veel geringere schaal af, waardoor ze uiteraard veel moeilijker te registreren zijn.

Wel beschikken we over gegevens uit diverse jaren over de voedselsamenstelling van het viertal nader bestudeerde broedplaatsen. Zo hebben we in tabel 12 voedselgegevens uit 1969 (= een jaar met slechte broedresultaten) gesteld tegenover gegevens uit 1971 (= een jaar met gunstige broedresultaten). Het verschil in de voedselsamenstelling is zeer opvallend. In het „daljaar” 1969 (op vier broedplaatsen 0 uitgevlogen jongen) aten de Winterswijkse uilen slechts 15% Veldmuizen tegenover 72% (Bos- en Huis-)spitsmuizen; in het voor hen veel gunstiger jaar 1971 (op dezelfde vier broedplaatsen 12 uitgevlogen jongen) daarentegen gemiddeld 34% Veldmuizen (= meer dan het dubbele t.o.v. 1969!) tegenover 46% Spitsmuizen. Opnieuw een voorbeeld waaruit blijkt, dat het broedsucces van de Kerkuil in ons land kennelijk recht evenredig is met de inbreng van de Veldmuis.¹⁾

Eerder in deze paragraaf hebben we al opgemerkt, dat het broedsucces van de Winterswijkse Kerkuilen in de (ruim tienjarige) onderzoeksperiode opmerkelijk synchroon fluctueert met het broedsucces van de Gendringse uilen, waarbij op laatstgenoemde plaats het (recht evenredige) verband tussen veldmuizenstand, aandeel van de Veldmuis in het kerkuilvoedsel en het broedsucces van de uilen aangetoond kon worden (7.2). Zo verwonderlijk is deze overeenkomst tussen de situatie bij Gendringen en Winterswijk overigens niet, want Van Wijngaarden (1957a) heeft al gewezen op het verschijnsel, dat binnen Nederland de veldmuis-cycli in de regel synchroon optreden, zowel in de diverse plaaggebieden als daarbuiten.

Al met al lijkt dan ook de conclusie gerechtvaardigd, dat de in het Gendringse proefgebied geregistreerde fluctuaties van de veldmuizenstand (tabel 10b) in grote lijnen tevens model kunnen staan voor aantalsschommelingen in de veldmuizenstand elders — vgl. figuur 3!

In de volgende paragraaf zal blijken, dat het verband tussen veldmuizenstand en kerkuilstand inderdaad niet beperkt blijft tot de nauwkeurig bestudeerde Kerkuilen bij Gendringen en de broedparen rond Winterswijk: volkomen parallel blijken de broedresultaten te fluctueren van onze gehele proefpopulatie in Oost-Gelderland (ruwweg de streek tussen Arnhem en Winterswijk: fig. 1). Bovendien zal naar voren komen, dat minimumjaren en maximumjaren voor de veldmuizenstand tegelijkertijd daljaren en topjaren zijn voor de Nederlandse kerkuilstand in zijn geheel.

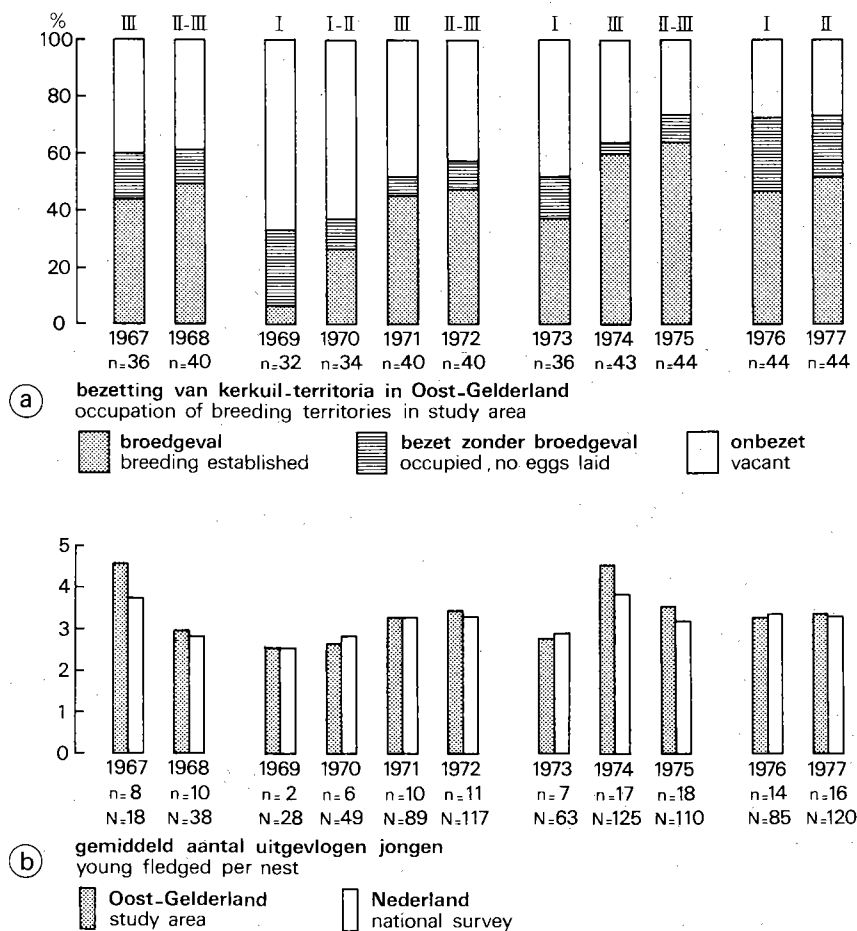
7.4. Generalisatie

Vanaf 1965 heeft de schrijver zich beziggehouden met een systematische inventarisatie van de kerkuilstand in Oost-Gelderland. Hierbij konden ruim 50 regelmatig bezette broedterritoria geregistreerd worden op een gebied

¹⁾ In veldmuisarme jaren hebben Kerkuilen niet alleen te maken met een (sterk) verminderd prooi-aanbod, maar dienen zij ook vaak (veel) meer prooien te vangen om in hun voedselbehoefte te voorzien (een Veldmuis weegt gemiddeld ruim 25 gram, een Bosspitsmuis slechts ca. 10 gram!).

van ca. 700 km² (= Liemers + zuidelijke Achterhoek). Naar schatting omvat deze van jaar tot jaar bestudeerde proefpopulatie tenminste 70% van het werkelijke aantal broedende paren in het betreffende gebied (zie paragraaf 6.4 voor een beschrijving van het Oostgelderse landschap).

Ieder jaar werden zoveel mogelijk territoria in de broedtijd gecontroleerd.



Figuur 4. Broedsucces van de Kerkuil in Oost-Gelderland in de periode 1967-1977. Bovenste figuur (a): Jaarlijkse bezettingsgraad van traditionele broedterritoria (n = aantal gecontroleerde territoria). Onderste figuur (b): Gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per nest, vergeleken met het landelijke gemiddelde (steekproefgrootte is aangegeven: n = Oost-Gelderland, N = geheel Nederland). Met romeinse cijfers (I, II, III) is de jaarlijkse veldmuizenstand gekarakteriseerd (als in tabel 10b).

Reproductive succes of the Barn Owl in study area (Oost-Gelderland) in the period 1967-1977. Shown above (a) is the rate of occupation of traditional breeding territories (see key; n = number of territories examined). Shown below (b) is the average fledging rate, in comparison to means from the national survey (sample sizes are indicated). I, II, III indicate vole abundance (as in table 10b).

Hierbij kwam duidelijk naar voren, dat er van jaar tot jaar grote verschillen kunnen optreden in: (1) de bezettingsgraad van de potentiële territoria; (2) het aantal broedende paren; (3) de gemiddelde legselgrootte en het aantal uitvliegende jongen. De verzamelde informatie is voor ieder jaar van de onderzoeksperiode (1967-1977) uitgewerkt in figuur 4. Hierin vallen meteen de „daljaren” op, gekenmerkt door een relatief sterk terugvallend percentage broedende paren (punt-raster in figuur 4a): 1969, 1973 en 1976. Voor deze minimum-jaren is ook karakteristiek een relatief grote „broedreserve” (streep-raster in figuur 4a): deels betreft dit paren die niet tot broeden gekomen zijn, deels betreft het onverpaarde uilen (die vermoedelijk hun partner in de voorgaande — muizenarme — winter verloren hebben). Bovendien zijn de „daljaren” gekenmerkt door een gemiddeld klein aantal uitvliegende jongen: zie figuur 4b.¹⁾ Daarentegen zijn de gunstige jaren herkenbaar aan het relatief grote percentage broedende paren; typisch voor echte „topjaren” is het grote aantal uitvliegende jongen (waarbij vooral 1967 en 1974 opvallen!).

In de loop van de onderzoeksperiode neemt geleidelijk het percentage onbezette territoria af (witte kolommen in figuur 4a). Voor een belangrijk deel is dit het gevolg van een lange reeks zachte winters; voorts is de (relatief) goede stand mede te danken aan de nu meer dan tienjarige intensieve bescherming van de Kerkuil in Oost-Gelderland: een uitgebreide propaganda-campagne (bij boeren, kosters e.a.) in combinatie met een gestadig uitbreiden van het nestkastenbestand — zie tabel 14 bij Braaksma en De Bruijn (1976)!

Gebaseerd op de jaarlijkse inventarisatiegegevens is een nauwkeurige schatting gemaakt van het aantal broedparen in de ca. 50 onder controle gehouden territoria, bovendien is ieder jaar het aantal uitgevlogen jongen van deze proefpopulatie becijferd: zie tabel 13b. Direct komt naar voren, dat in jaren met een slechte veldmuizenstand (1969, 1973, 1976) het aantal broedgevallen en uitvliegende jongen veel geringer was dan in de topjaren voor de veldmuizenstand (1967, 1971, 1974). Het diepste dal gaf 1969 te zien door het samenvallen van veldmuizenschaarste met een koude, sneeuwrijke nawinter.²⁾ Als ander uiterste staan daar de uitzonderlijke gunstige jaren 1974 en 1975 tegenover met een zeer hoge bezettingsgraad van de broedplaatsen en met een groot aantal uitvliegende jongen (vergelijk figuur 4 en tabel 13b).

Het gemiddelde verschil in broedsucces tussen „daljaren” en „topjaren” is uitgewerkt in tabel 14b: in jaren met een minimum-veldmuizenstand be-

¹⁾ De steekproefgrootte (n) van het gemiddelde aantal uitgevlogen jongen is beduidend kleiner dan het jaarlijkse aantal vastgestelde broedgevallen. Dit houdt o.m. verband met de onbereikbaarheid van een aantal bekende nestplaatsen, waardoor het vaststellen van het precieze aantal jongen sterk bemoeilijkt (of onmogelijk) wordt.

²⁾ Een dergelijke fatale combinatie vormt ook de verklaring voor de massale sterfte onder Kerkuilen in „rampjaren” zoals 1962-1963 (fig. 3 bij Br + dB 1976), waarbij een veldmuizenarm jaar (1962) tot overmaat van ramp nog gevolgd wordt door een uiterst strenge winter (i.c. 1962/63).

Tabel 14. Voedsel en broedresultaten van de Kerkuil in veldmuisarme jaren („daljaren”) en in veldmuisrijke jaren („topjaren”).

Table 14. Food composition and breeding succes of Barn Owls in years with low and high densities of the vole *Microtus arvalis*.

Onderzoekperiode 1967-1977 Study period 1967-1977	Procentuele samenstelling gebaseerd op aantal prooien Percentage composition based on number of prey		Procentuele samenstelling gebaseerd op prooigewicht Percentage composition based on prey weight	
	„daljaren” “minimum years” 1969, 1973, 1976	„topjaren” “maximum years” 1967, 1971, 1974	„daljaren” “minimum years” 1969, 1973, 1976	„topjaren” “maximum years” 1967, 1971, 1974
<i>Microtus arvalis</i>	27,4	46,2	37,4	60,1
<i>Sorex araneus</i>	29,8	27,2	16,2	14,2
<i>Crocidura russula</i>	20,5	12,4	11,2	6,5
<i>Apodemus sylvaticus</i>	7,7	5,5	7,4	5,1
<i>Mus musculus</i>	3,4	2,9	3,3	2,6
<i>Microtus agrestis</i>	1,6	1,1	2,6	1,7
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,6	1,0	0,7	1,0
<i>Sorex minutus</i>	0,8	0,5	0,3	0,1
<i>Micromys minutus</i>	0,6	0,4	0,1	0,1
<i>Neomys fodiens</i>	0,1	0,1	0,1	0,1
<i>Arvicola terrestris</i>	0,8	0,6	3,8	2,7
<i>Talpa europaea</i>	0,2	(—)	0,8	0,3
<i>Mustela nivalis</i>	0,1	—	0,4	—
<i>Rattus sp.</i>	0,7	0,3	4,8	2,0
<i>Aves sp.</i>	5,6	1,9	10,6	3,5
<i>Amphibia sp.</i>	0,2	(—)	0,3	(—)
<i>Arthropoda sp.</i>	(—)	(—)	(—)	(—)
Totaal-aantal prooien Total number of prey	2233	2990		
Aantal onderzochte partijen braakballen Number of pellet collections examined	20	19		

Tabel 14A. Het kerkuilmenu in Oost-Gelderland in „daljaren” en „topjaren”.

Table 14A. Food of Barn Owls in Oost-Gelderland in years with low and high vole densities.

Onderzoekperiode 1967-1977 Study period 1967-1977	„daljaren” “minimum years” 1969, 1973, 1976	„topjaren” “maximum years” 1967, 1971, 1974
Gemiddeld aantal broedgevallen Average number of broods	14-16	26-29
Gemiddeld aantal uitgevlogen jongen Average number of young fledged	40-45	105-120

Tabel 14B. Gemiddelde broedresultaten in „daljaren” en „topjaren” in een vijftigtal traditionele kerkuil-territoria in Oost-Gelderland (vgl. tabel 13B en figuur 4).

Table 14B. Average breeding succes in fifty traditional Barn Owl territories in Oost-Gelderland in years with low and high vole densities (cf. table 13B and figure 4).

Onderzoekperiode 1969-1975
Study period 1969-1975

	„daljaren” “minimum years” 1969, 1973	„topjaren” “maximum years” 1971, 1974
Gemiddeld aantal broedgevallen <i>Average number of broods</i>	200-300	300-500
Gemiddelde legselgrootte per broedgeval <i>Average clutch size per brood</i>	3,6	4,4
Gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per broedgeval <i>Average number of young fledged per brood</i>	2,7	3,5

Tabel 14C. Gemiddelde broedresultaten van de Kerkuil in Nederland in „daljaren” en in „topjaren” (naar gegevens verzameld door S. Braaksma).

Table 14C. Average breeding succes of the Barn Owl in the Netherlands in years with low and high vole densities (data after Braaksma & De Bruijn 1976).

draagt het gemiddelde aantal broedgevallen binnen onze proefpopulatie slechts 55-60% van het aantal in jaren met een maximum-veldmuizenstand (gem. 14-16 resp. 26-29 broedsels). Het gemiddelde aantal vliegvlugge jongen bedraagt in „daljaren” slechts 35-40% van het aantal in „topjaren” uitgevlogen jongen (gem. 40-45 resp. 105-120)!

Uit tabel 14a kunnen we aflezen, welke voedselsamenstelling aan deze zo uiteenlopende broedresultaten ten grondslag ligt. Er blijkt dan, dat in Oost-Gelderland in de „topjaren” het gemiddelde percentage Veldmuizen in het kerkuilvoedsel 46,2% bedroeg tegenover slechts 27,2% in „daljaren”. In de veldmuisarme jaren compenseerden de uilen het geringere aandeel van de Veldmuis door veel meer Huispitsmuizen te slaan: 20,5% tegenover 12,4%; voorts legden de Kerkuilen zich in de daljaren meer toe op de vangst van vogels: 5,6% tegenover 1,9%; hiernaast blijken nog tal van andere prooi-soorten eveneens (zij het in niet zo opvallende mate) het meest te worden geslagen bij veldmuizenschaarste.

Wanneer we het gewichtsaandeel van de verschillende prooi-soorten beschouwen, kunnen we (uitgaande van de gegevens in tabel 14a) het volgende lijstje opstellen:

Prooi-inbreng gebaseerd op gewicht	„daljaren”	„topjaren”
Woelmuizen (Veldmuis, Aardmuis, Rosse Woelmuis)	41%	63%
Spitsmuizen (Bos-, Huis-, Dwerg- en Waterspitsmuis)	28%	21%
Ware Muizen (Bos-, Huis- en Dwergmuis)	11%	8%
Ratten, Woelratten, Mollen, Wezels	10%	5%
Vogels en Kikkers	11%	4%

Dit staatje laten we verder voor zichzelf spreken.

Het verband tussen veldmuizenstand enerzijds en kerkuilstand anderzijds is reeds lang onderkend (Schneider 1928; Üttendörfer 1952), maar i.h.a. nauwelijks gekwantificeerd voor grote proefvlakten zoals ons onderzoeksgebied in Oost-Gelderland (700 km²). Bovendien is dank zij de inspanningen van Braaksma (en tal van regionale medewerkers) zelfs voor geheel Nederland de kerkuilstand vanaf 1967 van jaar tot jaar geregistreerd. Hiernaast ziet men een overzicht van het jaarlijks door Braaksma geschatte aantal broedparen in Nederland:

(n° cyclus)	n + 1	n + 2	(n + 3)
	1969: 200-400		
	1970: 300-400	1973: 150-250	1976: 250-400
1967: 500-800	1971: 300-500	1974: 300-500	1977: 300-500
1968: 500-800	1972: 300-500	1975: 300-500	

Weer komen als „daljaren” naar voren: 1969, 1973 en — minder duidelijk — 1976. ¹⁾ Hieruit kunnen opnieuw de cycli afgeleid worden, waarmee we telkens geconfronteerd zijn: ?-1968, 1969-1972, 1973-1975, 1976-? Voor de twee volledig gedocumenteerde cycli (1969-1972, 1973-1975) is het nu mogelijk om voor geheel Nederland de verschillen in broedsucces in daljaren en topjaren tegenover elkaar te zetten (basisgegevens bij Br + dB 1976). Hier toe zijn de broedresultaten in de veldmuisarme jaren 1969 en 1973 gezet tegenover het broedsucces in de veldmuisrijke jaren 1971 en 1974: tabel 14c. Hierbij blijkt dan, dat voor geheel Nederland in de onderzoeksperiode 1969-1975 het aantal broedgevallen in daljaren ongeveer 60-70% bedroeg van het aantal broedsels in topjaren; het totaal-aantal uitgevlogen jonge Kerkuilen bedroeg in daljaren gemiddeld slechts 40-50% van het aantal jongen, dat in topjaren uitgevlogen is. ²⁾

Aan het eind van dit hoofdstuk kunnen we de volgende conclusies trekken (vgl. tabellen 10, 11, 12, 13 en 14):

- (1) In de onderzoeksperiode (1967-1977) waren 1969, 1973 en 1976 daljaren voor de veldmuizenstand, zodat met zekerheid de volgende veldmuis-cycli afgegrensd kunnen worden: 1969-1972 en 1973-1975 (voorgaande cycli waren vermoedelijk 1962-1965 en 1966-1968: zie figuur 3). Uitgesproken topjaren waren 1967, 1971 en 1974. In ons onderzoekgebied (en in vele andere delen van Nederland) werden deze topjaren voor de veldmuizenstand steeds gevolgd door „matig tot goede jaren” (1968, 1972, 1975), alvorens weer een daljaar intrad. Dit wijkt af van het door Van Wijngaarden (1957a) geschetste schematische beeld van de aantalschommelingen van de Veldmuis, volgens welk model een topjaar (in principe) steeds gevolgd wordt door een daljaar. Het is overigens nog niet duidelijk, of dit een systematische afwijking betreft danwel een toevallig opgetreden patroon.³⁾

¹⁾ De extreem droge zomer van 1976 heeft het veldmuizen-minimum van de winter 1975/76 nogal gecompenseerd.

²⁾ De tegenstelling tussen „topjaren” en „daljaren” was vroeger vermoedelijk nog groter. Toen huide namelijk een veel groter deel van de Nederlandse kerkuilpopulatie in „veldmuis-plaaggebieden”, waar grote verschillen in broedsucces regel zijn (vgl. tabel 10c).

³⁾ Wat de predatoren betreft is een dergelijke vertraagde reactie na een topjaar wellicht normaal. Immers een maximum-jaar voor het prooibestand zal in de regel veel jongen bij de predatoren opleveren. Bij een soort als de Kerkuil, die reeds in het eerste jaar kan broeden (Schneider 1977), kan dit leiden tot een toename van het aantal broedparen in het volgende jaar; de broedresultaten zullen dan over het algemeen wel (veel) ongunstiger zijn. Vergelijk de kerkuil-broedresultaten (tabel 13b) van het topjaar 1967 met 1968, idem 1971 met 1972 en 1974 met 1975!

- (2) De periodieke schommelingen in de veldmuizenstand werken via de volgende hoofdlijn door op de samenstelling van het kerkuilmenu: het aandeel van de Veldmuis in het voedsel blijkt recht evenredig te zijn met de veldmuizenstand. In topjaren kan het percentage Veldmuizen in het voedsel oplopen tot 70-100% (in „plaaggebieden”). Naarmate het veldmuizenaanbod geringer is, worden andere prooi-soorten meer geslagen en wel in evenredigheid met de gevarieerdheid van de prooifauna ter plaatse. In daljaren compenseren (niet-wegtrekkende) Kerkuilen het gebrek aan Veldmuizen door vrijwel alle andere prooi-soorten meer te slaan, waarbij vooral het percentage Spitsmuizen en vogels sterk kan stijgen.
- (3) In Nederland kan de Veldmuis als hoofdprooi-soort van de Kerkuil aange-merkt worden; topjaren en daljaren voor de veldmuizenstand zijn tegelijkertijd topjaren en daljaren voor de kerkuilstand (figuur 4). Het aantal kerkuilbroedsels bedraagt tegenwoordig in Nederland in daljaren gemiddeld 60-65% van het aantal broedgevallen in topjaren; het totaal-aantal uitgevlogen jongen is in daljaren thans gemiddeld 40-45% van het aantal jongen, dat in topjaren uitvliegt.

8. SAMENVATTEND SCHEMA VAN DE PROOIKEUZE VAN DE KERKUIL IN NEDERLAND

In de voorgaande hoofdstukken hebben we geanalyseerd, welke betekenis de diverse prooi-soorten hebben als voedselbron voor de Kerkuil al naar gelang tijd en plaats. Nu zullen we trachten de vele bevindingen te integreren in een samenvattend schema.

Het voedsel van de Kerkuil in Nederland blijkt in hoofdzaak te bestaan uit kleine zoogdieren, aangevuld met geringe aantallen vogels en kikkers (vgl. tabel 1 en 2). Uit de voedselsamenstelling verkrijgt men de indruk, dat alle kleine zoogdiersoorten kunnen dienen als potentiële prooi en dat zij gevangen worden naar aanbod, d.w.z.: de soorten, die het talrijkst in het jachtveld voorkomen en/of het gemakkelijkst te bemachtigen zijn, worden het meest geslagen.¹⁾

Hier moet echter meteen aan toegevoegd worden, dat de prooi-keuze van de Kerkuil niet ten opzichte van alle kleine zoogdieren indifferent lijkt te zijn: vermoedelijk genieten Woelmuizen *Microtidae* en Ware Muizen *Muridae* als prooidieren de voorkeur boven Spitsmuizen *Soricidae* (vgl. Schreuder 1945, Becker 1958).

De weerzin tegen Spitsmuizen is ook — en in nog veel sterkere mate — van andere inheemse uilesoorten bekend. Zo schijnt de Ransuil in eerste instantie Spitsmuizen af te wijzen en alleen in noodgevallen (woelmuizenschaarste!) tot geregelde consumptie van Spitsmuizen over te gaan (zie Smeenk 1972). Vermoedelijk heeft dit te maken met een smaak-afkeer: Spitsmuizen scheiden als angstreactie een scherpe, onwelriekende geurstof af. Voor een Nederlands kerkuilpaar

¹⁾ Men dient zich wel te realiseren, dat zelfs dit simpele model al opgebouwd is uit een aantal complexe, in de praktijk zeer moeilijk te meten factoren: de keuze van het jachtveld, de talrijkheid én de „vangbaarheid” (risiko-index) van de verschillende prooi-soorten.

meldt G. Bosch (in brief): „De uilen brachten eens 2 Veldmuizen en 3 Spitsmuizen bij het nest aan; de Veldmuizen werden het eerst gegeten” (de kans, dat dit „bij toeval” geschiedt is 1:10!)

Het probleem van „muizenschaarste” wordt door Ransuil en Velduil grotendeels omzeild door een min (Ransuil) of meer (Velduil) nomadische levenswijze: deze soorten plegen zich te concentreren op plaatsen, die voldoende Woelmuizen (en Ware Muizen) herbergen; de Ransuil kan bovendien in belangrijke mate op vogels als voedselbron overschakelen (Schnurre 1937). Anders ligt de situatie bij Bosuil en Kerkuil: volwassen exemplaren van deze soorten gedragen zich in hoofdzaak als standvogel en zijn daardoor bij woelmuizenschaarste genoodzaakt ter plaatse andere voedselbronnen te exploiteren. Bosuilen zijn door hun krachtige bouw zeer goed in staat forse prooidieren (mollen, ratten, jonge konijnen, middelgrote vogels) te slaan; tevens vangen zij onder „muizenarme condities” (’s winters) vrij veel Spitsmuizen (Smeenk 1972). Voor de minder krachtige Kerkuil is het karakteristiek, dat bij woelmuisschaarste (winterhalfjaar, „daljaren”!) vooral hoge percentages Spitsmuizen in het voedsel opduiken (tabel 9, tabel 14).

Samenvattend kunnen we de prooivangst van de Kerkuil in grote lijnen als volgt omschrijven: Woelmuizen en Ware Muizen worden naar aanbod gevangen; het spitsmuizenaandeel is omgekeerd evenredig met dit „muizen”-aanbod. Uitgaande van deze basisregel vertoont de prooikeuze van de Kerkuilen in Nederland het onderstaande (schematische!) beeld.

In het voorjaar is het aantal Veldmuizen in de bermen en graslanden meestal nog vrij gering door de gewoonlijk zware winterverliezen bij deze soort. Naast de nodige Bosspitsmuizen en (lokaal) Huisspitsmuizen vangen Kerkuilen in deze periode nabij bosranden, heggen en ruige terreinen nogal wat Bosmuizen en Aardmuizen (zie 6.4): de talrijkste „muizen” (*Microtidae/Muridae*) na de Veldmuis. Met het voortschrijden van het seizoen neemt het aandeel van de Veldmuis gewoonlijk snel toe door het uitzonderlijk sterke voortplantingsvermogen van deze soort. Dit gaat gepaard met een afname van het aandeel van Bosspitsmuis, Bosmuis en Aardmuis, hetgeen vermoedelijk mede veroorzaakt wordt door de snel toenemende dekkingsmogelijkheden voor deze soorten (vgl. Southern 1954).

Tot welke hoogte het aandeel van de Veldmuis in de loop van de zomer en vroege herfst kan stijgen, varieert sterk van plaats tot plaats en van jaar tot jaar. In „veldmuis-plaaggebieden” (lokaal op het Holoceen) kan het in „topjaren” 70-100% bedragen; in „daljaren” ligt het veel lager (tabel 11). Op het Pleistoceen zijn de vangstcijfers van de Veldmuis zelden zo extreem (tabel 12); het aandeel van Bosmuis en Aardmuis (en lokaal Ondergrondse Woelmuis) is op het Pleistoceen gemiddeld veel groter (en het aandeel van de Veldmuis naar evenredigheid kleiner) dan op het Holoceen het geval is (tabel 5). Over het aandeel van de Bosspitsmuis in het zomerhalfjaar kan generaliserend weer gesteld worden, dat het omgekeerd evenredig is met het aanbod van Woelmuizen en Ware Muizen.

Gewoonlijk lopen tegen de winter de aantallen Veldmuizen weer terug door de grote weersgevoeligheid van deze soort. Hierdoor wordt de noodzaak van compensatie door hogere vangsten van andere soorten groter. Veelal neemt — noodgedwongen — het aandeel van de Bosspitsmuis weer toe; het duidelijkst openbaart zich dit in het soortenarme polderdistrikt (HAF), in

de rijkere pleistocene distrikten kunnen heel wat andere soorten het geringere veldmuizen-aanbod compenseren.

Voorals in natte en sneeuwrijke winters (en bovenal in „daljaren“) wordt de „veldjacht“ steeds minder lonend door het wegvallen van de Veldmuis (tabel 7). De Kerkuilen worden dan gedwongen om hun jachtactiviteiten nabij en in gebouwen te concentreren, waar zich nog voldoende bemachtigbare prooien ophouden; hierbij kan in het winterseizoen speciaal het vangstpercentage van de Huisspitsmuis sterk oplopen (tabel 9); sommige uilen vangen dan ook veel vogels (vnl. Huismussen). In de loop van de winter blijft het aandeel van Bosspitsmuis en Huisspitsmuis (en soms vogels) meestal relatief erg groot bij gebrek aan Veldmuizen, tot in het voorjaar de gang van zaken geleidelijk weer omkeert.

Naast de hierboven genoemde kleine zoogdiersoorten worden schaarser voorkomende prooi-soorten naar aanbod gevangen; in kwantitatief opzicht zijn zij echter hooguit tijdelijk van enig belang. Het stapelvoedsel wordt verder in hoofdzaak aangevuld met Woelratten, ratten, kleine vogels en kikkers.

Het bovenstaande schema zal in de meeste gevallen redelijk houvast geven bij de interpretatie van braakbalgegevens van een bepaalde plaats. Voor een dieper inzicht zal men echter genoodzaakt zijn de analyses in het onderzoek-gebied voort te zetten in verschillende seizoenen en in opeenvolgende jaren. Pas wanneer het braakbalonderzoek gecombineerd wordt met onderzoek naar de (kwalitatieve en kwantitatieve) samenstelling van de plaatselijke prooifauna, zullen de echte details van de voedselbiologie van de Kerkuil duidelijk worden.

9. SAMENVATTING EN SLOTCONCLUSIES

Tot slot kunnen we de voornaamste bevindingen samenvatten in de volgende punten.

1. De Kerkuil gebruikt in hoofdzaak een tweetal jachttechnieken: (a) Een gestadige jachtvlucht, waarbij het jachtterrein zorgvuldig afgezocht wordt; (b) De jachtmethode vanaf vaste uitkijkposten, waarbij de Kerkuil vanaf een zitplaats op een prooidier neerstrijkt.
2. Bij de jacht kan de Kerkuil zich zeker 2 km van zijn dagroestplaats verwijderen (o.m. Hosking 1945). De grootte van het jachtterritorium bedraagt in de regel 10-15 km²; onder optimale omstandigheden kan deze oppervlakte teruglopen tot 3-8 km² per broedpaar (Schönfeld 1974).
3. De gemiddelde voedselbehoefte van een volwassen Kerkuil bedraagt ca. 75-100 gram per etmaal (Schneider 1977). Bij het Nederlandse prooiscaal, dat voornamelijk uit woelmuis- en spitsmuissorten bestaat, komt dit gemiddeld neer op 3-6 prooien per nacht.
4. Kerkuilen stoten per etmaal 1 of 2 braakballen uit, al naar gelang het gewicht van de bemachtigde prooien (Von Knorre 1973). Kerkuil-braakballen lenen zich bij uitstek voor voedselonderzoek: zie paragraaf 4.1.

5. Sinds het pionierswerk van Van den Brink (ca. 1930) zijn in Nederland honderden partijen kerkuil-braakballen onderzocht, afkomstig uit vrijwel alle streken van het land (zie figuur 1); hierin zijn de resten van meer dan 90.000 prooidieren aangetroffen (tabel 1).
6. Het voedsel van de Kerkuil blijkt in Nederland gemiddeld voor 96% te bestaan uit (kleine) zoogdieren, aangevuld met gemiddeld 3% vogels en 1% amfibieën (kikkers); zie tabel 2. Dit stemt goed overeen met de verzamelde voedselgegevens van West- en Middeneuropese Kerkuilen (Ütendörfer 1952).
7. De door Southern (1954) opgestelde omrekeningsfactoren ter bepaling van het gewichtsaandeel van de verschillende prooi-soorten lenen zich vermoedelijk niet goed voor de Nederlandse situatie (vgl. Versluijs 1975). Daarom zijn voor diverse kleine zoogdiersoorten nieuwe gewichtsfactoren opgesteld: zie tabel 3.
8. Voor het merendeel van de Nederlandse Kerkuilen blijkt het stapelvoedsel gevormd te worden door een zestal kleine zoogdieren: 2 soorten Woelmuizen (Veldmuis *Microtus arvalis* en Aardmuis *Microtus agrestis*), 2 soorten Spitsmuizen (Bosspsitsmuis *Sorex araneus* en Huisspsitsmuis *Crocidura russula*) en 2 soorten Ware Muizen (Bosmuis *Apodemus sylvaticus* en Huismuis *Mus musculus*); in Zuid-Nederland komt daar nog de Ondergrondse Woelmuis *Pitymys subterraneus* bij. In paragraaf 5.2.1 wordt het biotoop en de levenswijze van deze soorten besproken, in samenhang met de jachttechniek van de Kerkuil. Hiernaast kunnen vogels (vnl. Huismussen *Passer domesticus*) een voedselbron van betekenis vormen. Alle overige prooi-soorten zijn hooguit lokaal en/of tijdelijk van belang. Veel soorten kunnen echter vanwege hun gespecialiseerde biotoop en levenswijze belangrijke informatie geven over de jachttechniek en het jachtgebied van de Kerkuil (zgn. „indicatorprooien”: zie paragraaf 5.2.2).
9. De areaalgrenzen van kleine zoogdieren (Woelmuizen, Spitsmuizen, Ware Muizen) blijken veelal samen te vallen met de grenzen van de zgn. „plantengeografische distrikten” (figuur 2). De Nederlandse „muizenfauna” kan zo geografisch opgedeeld worden over diverse plantendistrikten. Hierbij blijkt, dat het holocene (= alluviale) polderland van West- en Noord-Nederland de soortenarmste prooifauna heeft: 12 „muizensoorten” zijn hier inheems. In de pleistocene (= diluviale) distrikten van Zuid-Nederland is de prooifauna het soortenrijkst met 16-20 „muizensoorten”. Zie voor een volledig overzicht tabel 4.
10. Op basis van de plantendistrikten zijn de Nederlandse voedselgegevens van de Kerkuil opgedeeld in streektotalen: zie tabel 5. Hierin is de volgende hoofdlijn te herkennen m.b.t. geografische variatie in het kerkuilmenu. In het polderland (Haf-distrikt) spelen Veldmuis en Bosspsitsmuis een allesoverheersende rol als kerkuilprooi. In het rivierenland (Fluvia-

tiele distrikt) is tevens de Huisspitsmuis een belangrijke prooi-soort. Op het Pleistoceen ligt het aandeel van de Veldmuis en de Bosspitsmuis gemiddeld duidelijk lager dan op het Holoceen; hier staan hogere vangstcijfers tegenover van tal van andere prooi-soorten (o.m. Bosmuis, Aardmuis en Huisspitsmuis). Op het Drents Plateau, de Veluwe en in het Utrechtse heuvelland (Drents- en Gelders distrikt) is het kerkuilmenu minder gevarieerd dan in het parkachtige landschap van Twente en de Achterhoek (Subcentreuropische distrikt). De grootste gevarieerdheid vertoont het kerkuilmenu in de pleistocene distrikten van Zuid-Nederland (Vlaams-, Kempens-, Löss- en Krijtdistrikt). Hier kunnen liefst zeven soorten gemiddeld 5% of meer van de kerkuilprooien uitmaken: Veldmuis, Bosspitsmuis, Huisspitsmuis, Aardmuis, Bosmuis, Huismuis en Ondergrondse Woelmuis.

11. De Veldmuis en de Bosspitsmuis zijn veruit de belangrijkste prooidieren van de Kerkuil in Nederland. De Veldmuis geniet de voorkeur; naarmate de Woelmuizen schaarser zijn, worden er meer Spitsmuizen geslagen (vgl. Schreuder 1945). Het belang van de Veldmuis wordt extra benadrukt door het relatief grote gewicht van deze soort: gemiddeld ruim $2 \times$ zo zwaar als een Bosspitsmuis (vgl. tabel 5 en tabel 6).
12. Vanwege de centrale positie van de Veldmuis in de voedselbiologie van de Kerkuil, is er veel aandacht besteed aan de literatuur over verspreiding, biotoop en populatiedynamiek van de Veldmuis in Nederland (zie paragrafen 5.1.2 en 7.1). Hierbij komt vooral naar voren: (a) De enorme voortplantingscapaciteit in het zomerhalfjaar en de vaak grote sterfte in het winterhalfjaar; (b) Het optreden van meerjarige (cyclische) aantalschommelingen, waarbij doorgaans om de 3 of 4 jaar een piek in de aantallen bereikt wordt; (c) De aantalschommelingen manifesteren zich het sterkst in zgn. „plaaggebieden”: bepaalde streken in het polder- en rivierendistrikt, die periodiek door enorme aantallen Veldmuizen geteisterd worden.
13. „Plaaggebieden” kenmerken zich door een bepaalde structuur: het betreft altijd weinig ontsloten gebieden met uitgestrekte, extensief beheerde cultuurgronden (meestal graslandcomplexen). Door het specifieke karakter van de prooifauna onderscheiden de „plaaggebieden” zich van onze overige cultuurgronden en dienen zij apart beschouwd te worden. In het onderzoeksgebied van de schrijver in Oost-Gelderland zijn daarom als proefvlakken gekozen: een ca. 10 km² groot proefgebied in de Liemers nabij Gendringen (= „veldmuis-plaaggebied”) en een ca. 100 km² groot proefgebied rond Winterswijk (= geen „plaaggebied”). In deze beide proefvlakken zijn één resp. vier kerkuilbroedplaatsen meer dan tien jaar lang regelmatig bestudeerd. Hiernaast zijn er ter vergelijking en aanvulling gegevens verzameld in ca. 20 kerkuilterritoria in de Liemers en ca. 25 territoria in de zuidelijke Achterhoek.

14. Het kerkuilmenu volgt in „plaaggebieden” volledig de periodieke schommelingen van de veldmuizenstand (vgl. tabel 7 en tabel 11):
- In jaren met een veldmuizenplaag („topjaar”) kan het voedsel zowel in het zomerhalfjaar als in de winter voor het overgrote deel (70% en meer) uit Veldmuizen bestaan, andere prooi-soorten spelen in deze jaren geen rol van betekenis.
 - In jaren met een matige tot slechte veldmuizenstand is de Kerkuil genoodzaakt zijn toevlucht te nemen tot andere soorten, waarbij gewoonlijk Spitsmuizen op de voorgrond treden; in het winterhalfjaar is deze noodzaak doorgaans het grootst door de vaak aanzienlijke wintersterfte onder Veldmuizen. Het verschil in prooi-soortkeuze tussen zomer en winter wordt tevens bepaald door een accentverschuiving in de keuze van het jachtgebied: in de zomer meer in het open veld, in de winter meer in en nabij gebouwen.
 - In jaren met een slechte veldmuizenstand („daljaren”) kan de minimale inbreng van de Veldmuis meestal onvoldoende gecompenseerd worden, omdat de typische „plaaggebieden” door hun monoforme structuur doorgaans zeer arm zijn aan kleine zoogdiersoorten (meestal uitsluitend Veldmuis en Bosspitsmuis). Bij afwezigheid van andere voedselbronnen zijn Kerkuilen in „daljaren” (en dan zeker ’s winters) genoodzaakt uit de „plaaggebieden” weg te trekken of gedoemd te sterven.
15. In meer afwisselende landschappen treft men een soortenrijkere prooifauna dan in de „plaaggebieden”; de veldmuizenstand fluctueert er op overeenkomstige, maar beduidend minder heftige wijze. De variatie in het kerkuilmenu van seizoen tot seizoen en van jaar tot jaar kan als volgt samengevat worden:
- In het zomerhalfjaar worden voornamelijk Veldmuis, Bosmuis en kikkers beduidend meer geslagen dan ’s winters; het doorgaans geringere veldmuizenaanbod in het winterhalfjaar kunnen Kerkuilen in gevarieerde landschappen compenseren door aanzienlijk hogere vangsten van o.m. Bosspitsmuis, Huisspitsmuis en vogels (vgl. tabel 8 en 9).
 - De meerjarige (cyclische) aantalsschommelingen in de veldmuizenstand werken ook buiten de „plaaggebieden” door in de voedselsamenstelling (zie tabel 12). Naarmate het veldmuizenaanbod geringer is, worden andere prooi-soorten meer geslagen (en wel evenredig met de gevarieerdheid van de lokale prooifauna).
 - In weinig gevarieerde landschappen en bij gebrek aan toegankelijke (muizenrijke) schuren geraken Kerkuilen in veldmuisarme winters in moeilijkheden door een tekort aan „alternatieve prooiën”; sommige Kerkuilen blijken kritieke perioden te kunnen overleven door zich dan te specialiseren op de vangst van vogels (vnl. Huismussen).

16. Aan het eind van deze studie is het mogelijk om een samenvattend beeld te geven van de prooikeuze van de Kerkuil in Nederland, in relatie met plaats en tijd (zie hoofdstuk 8). Voor een verdere nuancering van dit schema zal het noodzakelijk zijn om braakballenonderzoek te combineren met onderzoek naar de kwalitatieve en kwantitatieve samenstelling van de plaatselijke prooifauna. Bovendien is er dringend behoefte aan onderzoek naar dichtheden van de diverse kleine zoogdiersoorten — inclusief de Veldmuis — in de verschillende streken (c.q. landschappen) van Nederland.
17. Er blijkt in Nederland een recht evenredig verband te bestaan tussen: (a) de veldmuizenstand, (b) het aandeel van de Veldmuis in het kerkuilvoedsel, en (c) het broedsucces van de Kerkuil. De stand van de Kerkuil (en andere veldmuispredatoren, zoals de Torenvalk) hangt dan ook van jaar tot jaar nauw samen met de cyclische aantalschommelingen in de woelmuizenstand.
18. In het jaarlijkse aantal (geringde) jonge Torenvalken in Nederland zijn na 1960 de volgende „daljaren” zichtbaar: 1962-1963, 1966, 1969, 1973 en 1976 (zie figuur 3). Hiervan uitgaande kan men de volgende veldmuis-cycli afleiden: 1962-1965, 1966-1968, 1969-1972 en 1973-1975. Bij ons onderzoek zijn in het proefgebied nabij Gendringen beide laatste cycli (1969-1972 en 1973-1975) duidelijk vastgesteld (zie tabel 10). In dit „veldmuis-plaaggebied” waren 1967, 1971 en 1974 echte „topjaren”; deze werden steeds gevolgd door jaren met een matig-goede veldmuizenstand (1968, 1972, 1975) alvorens weer een duidelijk „daljaar” intrad. Dit wijkt af van het door Van Wijngaarden (1957a) geschetste — schematische — beeld van de cyclische aantalsfluctuaties van de Veldmuis, volgens welk model een topjaar in principe direkt gevolgd wordt door een daljaar.
19. De periodieke aantalschommelingen van veldmuizen- én uilenstand openbaren zich het sterkst in de „plaaggebieden”, maar ook in meer afwisselende landschappen blijken ze onmiskenbaar door te werken.
 - In het proefvlak bij Gendringen (= „plaaggebied”) manifesteren zich de daljaren (i.c. 1969, 1973, 1976), doordat de broedplaats niet bevlogen wordt of doordat er uilen overzomereren zonder te broeden; in „topjaren” (1967, 1971, 1974) hebben de Kerkuilen er uitzonderlijk grote broedsels (8-10 eieren) en broeden zij soms twee keer; in tussenliggende — matige — jaren (1968, 1972, 1975) broeden er wel uilen, maar produceren ze geen grote broedsels. Zie tabel 10b en 10c.
 - In het proefvlak bij Winterswijk (= geen „plaaggebied”) treden synchroon dezelfde fluctuaties op, maar op veel gematigder schaal: in de onderzoeksperiode is slechts één uitgesproken daljaar (1969) en slechts één uitgesproken topjaar (1974) herkenbaar, alle overige jaren tonen een min of meer middelmatig broedsucces; tweede broedsels werden hier niet geconstateerd. Zie voor basisgegevens tabel 13a.

20. Het jaarlijkse broedsucces in een vijftigtal traditionele kerkuilterritoria in Oost-Gelderland is uitgewerkt in tabel 13b en figuur 4. Overduidelijk blijkt, dat topjaren en daljaren voor de veldmuizenstand tegelijkertijd topjaren en daljaren zijn voor de kerkuilstand. In de veldmuisrijke jaren 1967, 1971 en 1974 bedroeg het percentage Veldmuizen in het voedsel van Oostgelderse uilen gemiddeld 46% (naar gewicht 60%) tegenover slechts 27% (naar gewicht 37%) in de veldmuisarme jaren 1969, 1973 en 1976 — zie tabel 14a. Het aantal kerkuilnesten bedroeg in de topjaren gemiddeld 26-29 tegenover gemiddeld slechts 14-16 broedsels in de daljaren. Het verschil in het aantal uitgevlogen jongen is nog sprekender: in topjaren gemiddeld 105-120 tegenover gemiddeld slechts 40-45 jongen in de daljaren (tabel 14b). Bezien over geheel Nederland bedraagt tegenwoordig het aantal kerkuilbroedsels in daljaren gemiddeld 60-65% van het aantal broedgevallen in topjaren; het totale aantal uitgevlogen jongen is in veldmuisarme jaren gemiddeld slechts 40-45% van het aantal jongen, dat in veldmuisrijke jaren uitvliegt (vgl. tabel 14c).
21. Het is de bedoeling om in de toekomst nader in te gaan op het verband tussen voedselvoorkeur, terreinkeuze en achteruitgang van de Kerkuil in de diverse landschappen van Nederland. Dergelijke kennis zal hopelijk kunnen bijdragen tot een effectief beschermingsbeleid.

10. SUMMARY

This paper deals with the feeding ecology of the Barn Owl in the Netherlands. Following a review of the hunting techniques, territory size and food requirement (based mainly on a literature review) the prey selection of the Barn Owl in the Netherlands is discussed as follows.

Since the pioneering research of Van den Brink (in the late 1920's) pellets have been collected all over the country; localities analysed in this paper are shown in figure 1. In total more than 90.000 individual prey have been identified (table 1).

Small mammals account for 96% of the prey items, birds 3% and amphibians 1% of the prey identified from the Barn Owl diet in the Netherlands (see table 2); these results are in close concordance with compilations from neighbouring regions (Uttendörfer 1952).

Because the factors computed by Southern (1954) for converting prey numbers into biomass are not in all cases applicable for the Dutch situation (Versluijs 1975), a new set of factors has been derived from weight data (table 3).

The majority of Barn Owls in the Netherlands rely on six small mammals as the staple food: the voles *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis*, the shrews *Sorex araneus* and *Crocidura russula*, and the mice *Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*; in the South the vole *Pitymys subterraneus* joins the former species. Among birds (generally not more than 1-5% of the prey taken) the House Sparrow dominates. Although other prey species are important only on a local or temporary basis, they often provide important clues as to the hunting areas and hunting methods adopted by Barn Owls (discussed in section 5.2.2).

Species boundaries of small mammals (voles, shrews, mice) tend to coincide with the boundaries of the districts recognized by plant geographers in the Netherlands (figure 2). If the small mammal fauna is classified according to the plant districts (table 4) it appears that the western and northern areas of holocene (= alluvial) origin have the most restricted mammal fauna (12 species) whereas the pleistocene (= diluvial) districts in the southern part of the nation attain 16-20 species.

With reference to the plant districts (shown to be valid for the small mammal fauna as well) geographic variation of the Barn Owl diet within the Netherlands is analysed in table 5. In the

polders ("Haf" district) *Microtus arvalis* and *Sorex araneus* are the dominant prey, in many samples almost exclusively so. In the riverine areas ("Fluviatiël" district) *Crocidura russula* joins these to make a primarily three-species diet. On the higher grounds *Apodemus sylvaticus* and *Microtus agrestis* also appear in numbers in the diet besides the three species mentioned earlier, with an increasing diversity of prey spectrum as one proceeds from the "Drents" and "Gelders" districts (simple diet) through the "Subcentreurop" district (intermediate) to the "Vlaams", "Kempen", "Löss" and "Krijt" districts in the South where seven prey species figure importantly (*Microtus arvalis*, *Sorex araneus*, *Crocidura russula*, *Microtus agrestis*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus musculus*, and *Pitymys subterraneus* all reach minimally the five-percent level of prey occurrence).

The Continental Vole *Microtus arvalis* is the key species of the Barn Owl in the Netherlands, the Common Shrew *Sorex araneus* the most important alternative when voles are scarce (cf. Schreuder 1945). The critical importance of *Microtus* is underlined by the fact that it is twice as heavy as *Sorex* (cf. Table 5 and 6).

Distribution, habitat selection, and population cycles of *Microtus arvalis* in the Netherlands are reviewed in sections 5.1.2 and 7.1. There is a well-marked 3 or 4 year cycle in the numbers of *Microtus arvalis*; this 3-4 year cycle is most strongly manifested in the so-called "vole plague areas", all of which are in the polders and in the riverine areas ("Haf" and "Fluviatiël" districts of figure 2). The common feature of "vole plague areas" in the Netherlands is that they are all large, extensive plains of neglected or very sparsely used pastures and fields.

The significance of the vole population cycles for the biology of the Barn Owl was investigated by comparison of two study areas in Oost-Gelderland (hatched area in figure 1): a 10 km² "plague" area near Gendringen and a 100 km² "control" area around Winterswijk, with a run of ten years' data on respectively one and four Barn Owl territories. Besides these systematically studied territories data were collected in some tens of Barn Owl territories in Oost-Gelderland.

In the "plague" areas the Barn Owl diet reflects the vole cycle (see table 11). In peak years *Microtus arvalis* generally constitutes 70% or more of the prey throughout the year. In years with intermediate vole populations shrews are taken in numbers, especially in the winter when vole mortality is high (see table 7). This shift is partly due to a shift in preferred hunting areas (summer: open fields, winter: in and around buildings). In years with minimum vole densities ("troughs") the alternative prey is insufficient (generally only *Sorex araneus* is available); therefore Barn Owls are forced to leave the "plague" areas, as birds remaining through these winters are doomed to starve (in fact many do so).

In more varied landscapes with a richer mammalfauna the effect of the vole population cycle is buffered, but still the vole cycle makes itself felt in the prey spectrum (see table 12). Besides the vole some other species are important prey in the summer, and in the winter shrews and birds provide compensation (see table 8 and table 9). In some cases, in particular where no accessible barns are present, Barn Owls manage to survive winters with low vole densities by specialising on bird prey (mainly House Sparrows).

In Chapter 8 prey selection by the Barn Owl is summarized for the Dutch situation in relation to locality and time, and an appeal is made to further our understanding of prey selection by combining pellet analysis with direct study of the prey populations in further work.

In the Netherlands the number of occupied Barn Owl territories as well as subsequent breeding success is closely related to the vole cycle, problems with which the remainder of the paper is concerned.

Fluctuations in the number of Kestrel pulli ringed annually in the Netherlands identify troughs in vole numbers in 1962-1963, 1966, 1969, 1973, and 1976 (see figure 3). This allows reconstruction of the vole cycle, verified for the intensive study area near Gendringen with regard to the past decade (see table 10).

In the "vole plague" study area the dependence of Barn Owls on this staple food for successful breeding is shown in table 10b and 10c; poor vole years are characterized by failure to breed, exceptionally good vole years result in large clutches (8-10 eggs) and occasional second broods. In the "control" area around Winterswijk these fluctuations can be traced as well, but in a less extreme form (see table 13a).

For fifty long-established Barn Owl territories in Oost-Gelderland breeding success is summarized in table 13b and figure 4. Clearly peak and trough years for the vole population cycle are likewise maximum and minimum years for the Barn Owl population. In years of high

vole abundance (1967, 1971, 1974) *Microtus arvalis* constituted 46% of the prey captured (in weight terms 60% of the diet), as against 27% (or 37% on a weight basis) for the years of vole scarcity (1969, 1973, 1976) as shown in table 14a. In peak years 26-29 of the territories supported nesting pairs of the Barn Owl, in poor years the average number was only 14-16 pairs. The differences in production of fledglings is still more extreme: 105-120 in the good vole years as against only 40-45 in the years of vole scarcity (see table 14b). Viewed nation-wide (see tabel 14c) the number of breeding attempts of the Barn Owl in years of vole scarcity reaches only 60-65% of the level in the peak vole years, with a production of fledglings some 40-45% of the peak value.

Implications of the food habits studies here reported for further our understanding of the decline of the Barn Owl in the Netherlands (documentated in an earlier paper: Braaksma & De Bruijn 1976) will be considered in further work.

11. LITERATUUROVERZICHT

Zie voor literatuur betreffende braakbalanalyses in Nederland ook paragraaf 4.2. Een samenvatting van elders in Europa uitgevoerde analyses van kerkuilbraakballen is te vinden bij Schmidt (1973). Een zeer uitgebreid overzicht van literatuur over Kerkuilen (ruim 500 titels!) geeft Schneider (1977).

- Alleyn, F. A. e.a. 1971. Avifauna van Midden-Nederland. Assen. p. 165.
- Becker, K. 1958. Die Populationsentwicklung von Feldmäusen *Microtus arvalis* im Spiegel der Ernährung von Schleiereulen *Tyto alba*. Zeitschr. für angewandte Zool. 45: 403-431.
- Blöte, H. 1927. In: H. Boschma e.a. Fauna van Nederland. Afl. I, p. X-XII. Leiden.
- Bohnsack, P. 1966. Über die Ernährung der Schleiereule in einem westholsteinischen Massenwechselgebiet der Feldmaus. Corax 1: 162-172.
- Br + dB 1976: zie Braaksma, S. & O. de Bruijn 1976.
- Braaksma, S. & O. de Bruijn 1976. De kerkuilstand in Nederland. Limosa 49: 135-187.
- Brink, F. H. van den 1930. De studie van kleine zoogdieren. De levende Natuur 34: 308-311.
- Brink, F. H. van den 1972. Zoogdiërgids. Amsterdam. (3e druk).
- Bunn, D. S. 1972. Regular daylight hunting of the Barnowl. British Birds 65: 26-30.
- Bunn, D. S. & A. B. Warburton. 1977. Observations on breeding Barn Owls. British Birds 70: 246-256.
- Croin Michielsen, N. 1966. Intraspecific and interspecific competition of the shrews *Sorex araneus* and *Sorex minutus*. Arch. Néerl. Zool. 17: 73-174.
- Daan, N. 1968. De verspreiding van de Noordse Woelmuis *Microtus oeconomus* en enkele andere kleine zoogdiersoorten in het Noordhollands Noorderkwartier. De levende Natuur 71: 121-128.
- Elton, C. 1942. Voles, mice and lemmings. Oxford.
- Géroutet, P. 1965. Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Neuchâtel. p. 405-411.
- Glue, D. E. 1967. Prey taken by the Barn Owl in England and Wales. Bird Study 14: 169-183.
- Guérin, G. 1928. Régime et croissance de l'Effraye commun *Tyto alba* en Vendée. Paris.
- Hagen, Y. 1952. Zie bij U. Glutz von Blotzheim 1971. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4: 549-555.
- Hoekstra, B. 1974. Over het menu van een kerkuilfamilie. De levende Natuur 77: 53-62.
- Hoekstra, B. 1975. Twee gevallen van kannibalisme bij de Kerkuil. Limosa 47: 118-120.
- Hosking, E. & C. Newberry 1945. Birds of the night. The Barnowl. p. 14-41, London.
- Husson, A. M. 1962. Het determineren van schedelresten van zoogdieren in braakballen van uilen. Zoöl. Bijdrage 5, Leiden.
- Knorre, D. von 1974. Jagdgebiet und täglicher Nahrungsbedarf der Schleiereule. Zool. Jahrbuch Syst. 100: 301-320.
- Krommenhoek, W. 1965. Over de betekenis van het braakballenonderzoek voor de oecologie van kleine zoogdieren. Lutra 7: 31-43.
- Laar, V. van 1960. De zoogdieren van Texel. De levende Natuur 63: 88-95.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. Oxford. p. 138-149.
- Leeuwen, C. G. van 1965. Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, gezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. Gorteria 2: 93-105.

- Lierath, W. 1960. Schleiereule schlägt Mehlschwalben *Delichon urbica* im Nest. Ornith. Mitteilungen 12: 179.
- März, R. 1969. Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin.
- Maercks, N. 1954. Über den Einfluss der Witterung auf den Massenwechsel der Feldmaus in der Wesermarsch. Nachrichtenblatt deutsche Pflanzenschutzdienst 6: 101-108.
- Mebs, T. 1964. Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards. Journ. für Ornith. 105: 247-306.
- Mulder, J. 1969. Verslag van de braakbalanalyses door de ZWG over de periode 1964-1969. Bosmuis 7: 2-21.
- Niethammer, J. 1956. Das Gewicht der Waldspitsmaus *Sorex araneus* im Jahreslauf. Säugetierkundige Mitteilungen 4: 160-165.
- Noll, H. 1965. Untersuchungen über die Nahrung der Schleiereule im Jahreslauf. Ornith. Beobachter 52: 82-91.
- Parslow, J. L. F. 1967. Changes in status among breeding birds in Britain and Ireland. British Birds 60: 45-46.
- Payne, R. S. 1962. How the Barnowl locates prey by hearing. The living Bird 1: 151-189.
- Portenko, L. A. 1972. Die Schnee-eule. Neue Brehm Bücherei, Heft 454. Wittenberg Lutherstadt. p. 99-137.
- Raczynski, J. & A. L. Rupprecht 1973. The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. Acta ornith. 14: 25-38.
- Schmidt, E. 1973. Die Nahrung der Schleiereule *Tyto alba* in Europa. Zeitschr. für angewandte Zool. 60: 43-70.
- Schneider, B. & W. Schneider 1928. Beiträge zur Biologie der Schleiereule. Journ. für Ornith. 76: 412-419.
- Schneider, W. 1977. Schleiereulen. Neue Brehm Bücherei, Heft 340. Wittenberg Lutherstadt.
- Schnurre, O. 1937. Die Waldohreule *Asio otus* in der Berliner Kulturlandschaft. Märkische Tierwelt 2: 241-256.
- Schönfeld, M. 1974. Beiträge zur Ökologie und Populationsdynamik der Schleiereule nach sechsjährigen Untersuchungen einer Population des mittleren Saaletales. Halle/S.
- Schreuder, A. 1945. Verspreiding en voorgeschiedenis der niet algemene Nederlandsche muizen. Zool. Mededel. 25: 239-284.
- Smeenk, C. 1972. Ökologische Vergleiche zwischen Waldkauz *Strix aluco* und Waldohreule *Asio otus*. Ardea 60: 1-71.
- Snow, D. W. 1968. Movements and mortality of British Kestrels. Bird Study 15: 65-83.
- Soest, J. L. van 1929. Plantengeografische distrikten in Nederland. De levende Natuur 33: 311-318.
- Southern, H. N. 1954. Tawny owls and their prey. Ibis 96: 384-410.
- Sparks, J. & T. Soper 1972. Uilen, Amsterdam.
- Straeten, E. van der & R. Asselberg 1973. Het voedsel van de Kerkuil in België. Giervalk 63: 149-159.
- Teunissen, R. J. 1937. Muizenjaren. De levende Natuur 41: 310-311.
- Tinbergen, L. 1946. De Sperwer als roofvijand van zangvogels. Ardea 34: 1-213.
- Üttendörfer, O. 1952. Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Stuttgart.
- Versluijs, F. 1975. Verwerking van voedselgegevens bij uilen en stootvogels. Pieper 14: 49-54.
- Wolda, G. 1932. Voedsel van de Kerkuil in Nederland. Verslagen en mededel. Plantenziektenkundige Dienst 65: 45-61.
- Wijngaarden, A. van 1953. Voorlopige resultaten van het veldmuizen-populatieonderzoek in de Betuwe. De levende Natuur 50: 171-179.
- Wijngaarden, A. van 1957a. De periodiciteit in de populatiemaxima van de Veldmuis *Microtus arvalis* in Nederland (1806-1956). Vakblad voor Biologen 37: 1-8.
- Wijngaarden, A. van, V. van Laar & M. Trommel 1971. De verspreiding van de Nederlandse zoogdieren. Lutra 13, nr. 1-3.
- Wijngaarden, A. van 1957b. The rise and disappearance of continental vole plague zones in the Netherlands. Versl. landbouwkundige Onderz. 63. 15: 1-21.
- IJsseling, M. & A. Scheygrond 1943 (1950). De zoogdieren van Nederland. Zutphen. (2e druk 1950).