

Jaaggedrag en prooiaanvoer van een Steenuil *Athene noctua* broedpaar

Hunting behaviour and prey supply by a breeding pair of the Little Owl *Athene noctua*

J. G. A. VAN ZOEST & P. FUCHS

De Steenuil is gedurende de laatste decennia in grote delen van zijn Europese areaal sterk achteruitgegaan (Bauer & Thielcke 1982, Juillard 1984). Hoewel het duidelijk is dat de achteruitgang samenhangt met de voortgaande nivellering en schaalvergroting van het agrarische landschap, lopen de meningen over de directe oorzaken ervan uiteen. Sommige auteurs schrijven de achteruitgang vooral toe aan het verdwijnen van geschikte nestgelegenheid (onder meer Kehrer 1972). Anderen zijn meer geneigd de factor voedsel als doorslaggevend te beschouwen. Zo vermeldt Juillard (1984) dat in bepaalde delen van Zwitserland een vrijwel volledig verdwijnen van de Steenuil samenvalt met een duidelijke achteruitgang van bepaalde insectesoorten; hij concludeert dan ook dat daar de verarming van de prooidierfauna een belangrijke oorzaak is van de teruggang van de soort. Ziesemer (1981), Exo (1983) en Loske (1986) wijzen op de betekenis van de verandering van de habitatstructuur, waarin naast nestgelegenheid ook de ruimtelijke samenhang tussen de diverse landschapselementen van essentieel belang is.

Om inzicht te verkrijgen in de betekenis van de habitatstructuur en de mogelijke voedsel-ecologische consequenties van de huidige veranderingen hierin, is van half maart tot half juni 1983, een typisch veldmuizenjaar, door ons onderzoek over jaaggedrag en prooiaanvoer bij een steenuilenpaar in de Betuwe gedaan.

Terrein en methode

Het onderzoek werd verricht in de omgeving van Maurik, Midden-Betuwe, aan een broedpaar in een voor Steenuilen gunstig habitat (boomgaarden afgewisseld met grasland). Het areaal van dit type habitat is door het stelselmatig rooien van hoogstamboomgaarden in de laatste decennia sterk verkleind. De voornaamste landschappelijke elementen in het studieterrein waren een boerderij met erf, een appel- en een perenhoogstamboomgaard, een weiland en een smalle sloot met een rij knotwilgen erlangs. Het steenuilenpaar broedde in een nestkast die was opgehangen in de buitenste rij van de perenggaard.

De waarnemingen werden verricht vanuit een caravan op ongeveer 75 meter afstand van de nestkast (figuur 1). Overdag werden de activiteiten van de uilen in het veld gevolgd met behulp van een verrekijker. De gedragingen

vlakbij de nestkast, het in- en uitvliegen en de prooiaanvoer werden zowel overdag als 's nachts geregistreerd met behulp van een videorecorder. Doordat het aantal nachtelijke voedingen in de loop van het seizoen aanzienlijk toenam en het uitlezen van de videoband een steeds groter deel van de dag in beslag nam, was er naarmate het broedseizoen vorderde minder gelegenheid om ook overdag video-opnamen te maken. Omdat de uilen overdag veel minder actief waren, beschouwen wij dit niet als een ernstig nadeel. Bij alle bewerkingen werd uitgegaan van de prooiaanvoer per uur. Indien slechts gedurende een deel van een uur was waargenomen, werd het uurtotaal berekend aan de hand van de aantallen aangevoerde prooien binnen de waarnemingsperiode. De beide partners konden van elkaar worden onderscheiden op grond van de koptekening.

Het weer was in het begin vrij somber en nat, vooral in april, waarvan met name de derde decade zeer regenachtig was. Ook mei was een koude en extreem natte en sombere maand. Pas begin juni trad een verbetering in. Door het slechte weer kon het gras dan ook pas laat in het seizoen voor het eerst worden gemaaid. De rest van de maand was in het algemeen vrij droog en zonnig.

Jaaggedrag

Beschrijving Het jaaggedrag is niet systematisch onderzocht. Alleen gedurende de jongenperiode konden overdag regelmatig waarnemingen worden gedaan aan het jaaggedrag van het mannetje. Van de periode daarvoor zijn alleen incidentele waarne-



Video-opname van Steenuil met insectelarve, 1 juni 1983, Maurik (Joop van Osch, RIN). Video shot of Little Owl *Athene noctua* bringing an insect larva.

mingen beschikbaar. Het jagen bestond uit het afspeuren van de omgeving vanaf een uitkijkpost en een uitval zodra een prooi was gesignaleerd. Er werd geregeld van uitkijkpost gewisseld. Veruit de meeste prooien werden op de grond bemachtigd. Vliegende insecten werden met een vliegenvanger-achtige uitval uit de lucht gegrepen.

De hoogte van de uitkijkpost varieerde vrij sterk (in bomen 2-5 m, bij uitzondering >5 m). In bomen bevond de zitplaats zich steeds aan het uiteinde van een tak. (Wanneer de uilen roestten, zaten zij doorgaans in de buurt van de stam.) Bij het jagen in het weiland werd als uitkijkpost elk geschikt object gebruikt, van paaltjes tot landbouwmachines en hooiregels toe.

De verblijftijd op de uitkijkposten was gedurende het seizoen niet gelijk. Vóór de geboorte van de jongen was de verblijftijd tweemaal zo lang als erna (respectievelijk 14 en 7 min, $F = 4.090$, $df = 1$, $n = 207$, $P < 0.05$). Ook bleek de wachttijd afhankelijk te zijn van de hoogte van de uitkijkpost. Op uitkijkposten tot een meter hoogte, zoals paaltjes, werd significant minder tijd besteed dan op hogere uitkijkposten (respectievelijk 3 en 14 min, $F = 7.234$, $df = 1$, $n = 200$, $P < 0.01$).

Tijdens het speuren zat de uil iets voorovergebogen, terwijl de kop gemiddeld eenmaal per 5.8 sec (waarnemingsduur 7 min) werd gewend (bij rusten eenmaal per 30 sec, waarnemingsduur 57 min). De uil "scande" het terrein onder en voor hem door de kop in een aantal vaste, elkaar regelmatig afwisselende standen te houden. Als een prooi was gesignaleerd, vloog de vogel er ofwel direct op af, of hij maakte een tussenlanding op een object in de buurt van de prooi, waarna vanaf die plek de uitval volgde. Alleen het bemachtigen van ongewervelde prooien is waargenomen. Deze werden simpelweg met de snavel opgepikt of, indien het een halfingegraven regenworm betrof, uit de grond getrokken,

waarbij zowel de poten als de snavel werden gebruikt. Het gedrag bij het pakken van gewervelde dieren is ingewikkelder van structuur (Ille 1983).

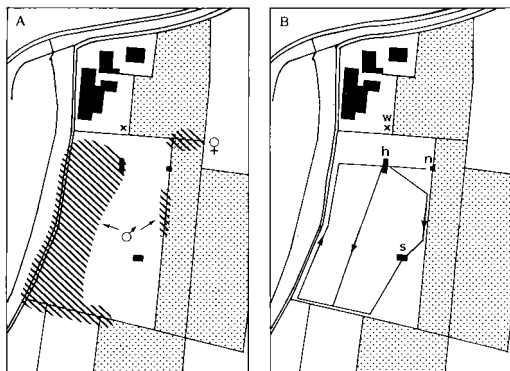
Uit de video-opnamen bleek dat het jaaggedrag 's nachts in een aantal opzichten afweek van dat van overdag. De kop werd 's nachts met ongeveer dezelfde frequentie heen en weer bewogen als overdag, maar de uil keerde zich van tijd tot tijd met een heftige beweging in een bepaalde richting, waarna de kop zachtjes heen en weer werd gewiegd. Deze vorm van jagen werd geïnterpreteerd als gehoorjagen en is nooit overdag waargenomen.

Jachtgebieden en zoekroutes Het mannetje volgde tijdens het jagen min of meer vaste routes door het jachtgebied (figuur 1b). Hij jaagde voornamelijk in en langs het weiland. Slechts bij uitzondering is waargenomen dat hij in de boomgaarden naar prooien speurde. Over de jaagactiviteit van het wijfje zijn weinig directe gegevens verzameld. In vrijwel alle gevallen echter jaagde zij op slechts enkele tientallen meters afstand van de nestkast, vooral langs een slootrand. De constante aanvliegrichting van het wijfje op de videobeelden suggereert dat zij gedurende de jongenperiode in hoofdzaak binnen dit kleine gebied heeft gejaagd (figuur 1a).

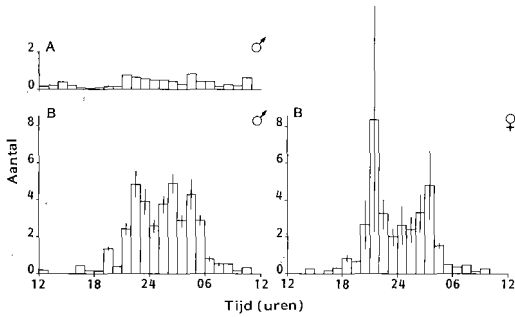
De meeste waarnemingen van het jaaggedrag van het mannetje vonden plaats nadat een deel van het weiland was gemaaid. Het lijkt geen toeval dat zijn jaagactiviteit zich in dit gebied concentreerde, omdat door het maaien van het enkele decimeters hoge gras veel prooidieren gemakkelijk waren te bemachtigen. Een belangrijk deel van de jaagactiviteit van het mannetje vond plaats binnen een gebied van 75 x 200 meter dat vanuit de caravan goed was te overzien. Weliswaar verdween de uil af en toe uit het gezicht, zodat wij mogen aannemen dat ook daarbuiten werd gejaagd, maar toch speelde de jaagactiviteit zich in hoofdzaak af in een gebied dat bijzonder klein was in vergelijking met de door Mebs (1966) genoemde gemiddelde territoriumgrootte van 0.5 km². Ook Juillard (1984) vermeldt dat Steenuilen met name tijdens de avond- en ochtendschemering in de directe omgeving van de nestholte jagen, in het algemeen niet meer dan 100 meter ervandaan.

Prooiaanvoer

Jaagactiviteit De frequentie waarmede prooidieren werden aangebracht, kan worden gebruikt als maatstaf voor de jaagactiviteit, zij het dat de activiteiten voor eigen onderhoud hierin niet tot uitdrukking komen. In figuur 2 is de verdeling van de getalsmatige prooiaanvoer over het etmaal weergegeven. Gedurende de broedperiode voerde het mannetje prooien aan voor het broedende wijfje; tijdens de jongenperiode voerden beide ouders



Figuur 1. Jachtgebieden van mannetje en wijfje (A) en de voornaamste vliegroutes van het mannetje (B). *Hunting areas of the Little Owl pair studied (A) and main foraging routes of male (B).* Gestippeld boomgaarden dotted area orchards, w = waarnemer observer, n = nestkast nestbox, h = houtstapel pile of wood, s = schuurtje barn.



Figuur 2. Verdeling van de gemiddelde aantallen aangevoerde prooien ($\pm$ standaardfout) over het etmaal. *Distribution of the mean numbers of prey ($\pm$ s.e.) brought to the nestbox.* (A) broedperiode *egg period*, (B) jongenperiode *nestling period*.

prooien aan. Tijdens de broedperiode bracht het mannetje over vrijwel het gehele etmaal prooien aan, waarbij er geen scherp onderscheid is te zien tussen de frequentie van de aanvoer 's nachts en overdag. Na de geboorte van de jongen bleef het mannetje over een groot deel van het etmaal jagen, maar hij voerde wel zijn nachtelijke jaagactiviteiten duidelijk op. In die periode vond de belangrijkste prooiaanvoer plaats tussen 21u00 en 06u00 (mediane waarde van de gehele verdeling: 01u37). De prooiaanvoer van het wijfje vertoonde een overeenkomstig beeld. Ook zij voerde veruit de meeste prooien in de avond en nacht aan, tussen 20u00 en 05u00. Een opvallend verschil is echter dat zij in de avondschemering een veel groter aantal bezoeken aan de nestkast bracht, waardoor de mediane waarde van de gehele verdeling 23u30 bedraagt, ruim twee uur eerder dan bij het mannetje.

Tijdens de jongenfase was er bij beide ouders een aanzienlijke variatie in het aantal prooien dat van dag tot dag binnen een bepaald uur werd aangebracht (figuur 2). Ook het totale aantal prooien dat per etmaal door beide ouders te zamen werd aangevoerd, wisselde sterk. Vanaf het uitkomen van de jongen (29 mei) werden gemiddeld 72 prooien per etmaal aangevoerd; het kleinste dagtotaal bedroeg in die periode 29.5, het grootste 126. Het minimumaantal werd geregistreerd in een nacht met veel regen en wind. Het maximale aantal prooien dat binnen één uur door mannetje en wijfje werd aangevoerd, bedroeg respectievelijk gemiddeld 4.9 en 8.4 prooien. Over de gehele jongenperiode was het aandeel van het mannetje en het wijfje in de totale prooiaanvoer vrijwel gelijk (respectievelijk 52 en 48%), niettegenstaande het wijfje tijdens de periode van jagen gemiddeld 40% van de tijd bij de jongen doorbracht. (Mannetjes beperken zich tot het aanvoeren van prooien, waardoor hun bezoeken aan de nestholte zeer kort duren.)

Samenstelling en grootte Tabel 1 geeft een overzicht van de samenstelling van de totale prooiaan-

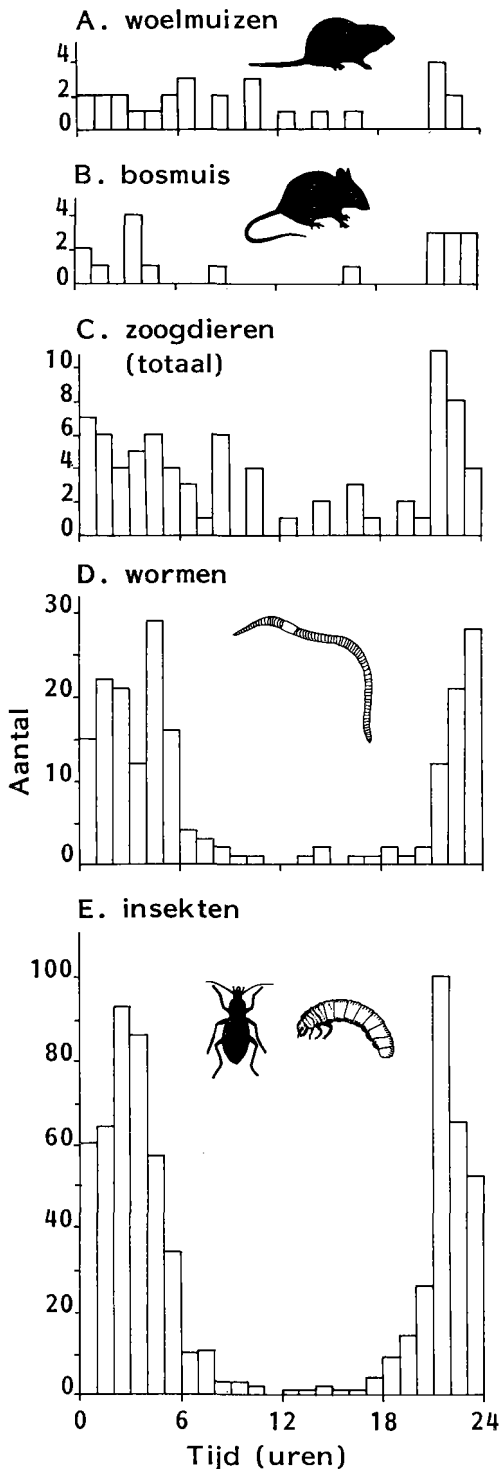
voer. Bijna 90% van de aangevoerde prooien bestond uit ongewervelde dieren. Insekten en insektlarven maakten 63% uit van het totale aantal aangevoerde prooien, wormen 27%. Van de gewervelde dieren bestond veruit het grootste deel uit kleine zoogdieren (vooral ware muizen, woelmuisen en mollen); de aantallen vogels en amfibieën waren in vergelijking hiermee verwaarloosbaar klein. Op gewichtsbasis was het aandeel gewervelde en ongewervelde dieren respectievelijk 59 en 41%; mollen en regenwormen legden hierbij het grootste gewicht in de schaal. Opmerkelijk was de vangst van een rosse vleermuis door het wijfje.

In figuur 3 is de verdeling van de aanvoer van de belangrijkste prooigroepen over het etmaal weergegeven. De grootste aanvoer vond 's nachts plaats. Een uitzondering hierop werd gevormd door de woelmuisen, die ook overdag in relatief grote aantallen werden aangevoerd. Met name bij de wormen en insekten is er een duidelijk verschil te zien tussen de aanvoer 's nachts en overdag. Beide groepen prooien werden vooral van 21u00 tot 06u00 in aanzienlijke aantallen aangevoerd. Opvallend is de grote aanvoer van insekten tussen 21u00 en 22u00 (dus tijdens de avondschemering) en 's nachts van 02u00 tot 04u00. Er is echter geen

Tabel 1. Aangevoerde prooидieren (aantallen, gewichten in g, tussen haakjes %) over de periode 21 april-12 juni. *Types of prey (numbers, weights in g, % in parentheses) in food brought to the nestbox over the period 21 April-12 June.*

Prooi-soort <i>Prey species</i> ¹	Gewicht <i>Weight</i>	N	Totaal gewicht <i>Total weight</i>
Gewervelden <i>Vertebrates</i>			
Woelmuisen	16	27 (2.6)	432 (8.8)
Bosmuis	16	19 (1.9)	304 (6.2)
Spitsmuisen	6	5 (0.5)	30 (0.6)
Muisen	16	20 (1.9)	320 (6.5)
Mol	95	11 (1.1)	1045 (21.2)
Vleermuisen	20	1 (0.1)	20 (0.4)
Kleine vogels	20	2 (0.2)	40 (0.8)
Grote vogels	75	3 (0.3)	225 (4.6)
Kikkers	20	2 (0.2)	40 (0.8)
Onbepaald	27.3	16 (1.6)	437 (8.9)
Subtotaal		106 (10.3)	2893 (58.8)
Ongewervelden <i>Invertebrates</i>			
Regenwormen	5	197 (19.2)	985 (20.0)
Bloedzuigers	5	23 (2.2)	115 (2.3)
Wormvormige prooien	3	52 (5.1)	156 (3.2)
Rupsen (> 3 cm)	3	61 (5.9)	183 (3.7)
Rupsen (< 3 cm)	1	73 (7.1)	73 (1.5)
Rupsvormige larven	1	119 (11.6)	119 (2.4)
Insekten (imago's)	1	41 (4.0)	41 (0.8)
Insekten (onbepaald)	1	353 (34.4)	353 (7.2)
Spinnen	1	1 (0.1)	1 (0.0)
Subtotaal		920 (89.7)	2026 (41.2)
Totaal		1026 (100)	4919 (100)

¹ From top to bottom: (vertebrates) voles, wood mouse, shrews, mice, mole, bats, small birds, large birds, frogs, unidentifiable, subtotal, (invertebrates) earthworms, leeches, vermiform preys, caterpillars (>3 and <3 cm, respectively), caterpillar-like larvae, adult insects, unidentifiable insects, spiders, subtotal

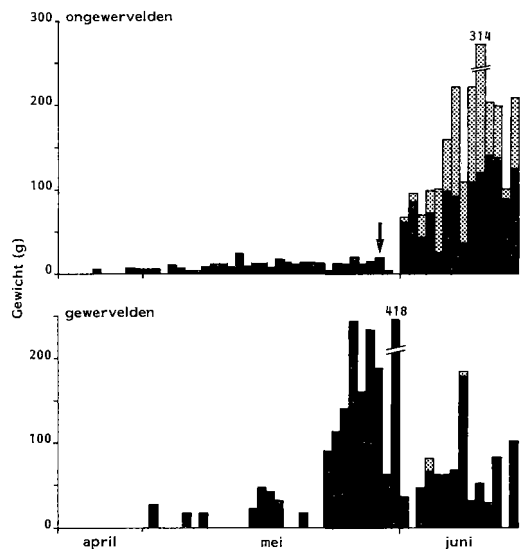


Figuur 3. Verdeling van de totale aantallen aangevoerde prooien over het etmaal per prooigroep. *Distribution of the numbers of prey brought to the nestbox for various prey categories (from top to bottom: voles, wood mouse, mammals (totals for all species), earthworms, and insects).*

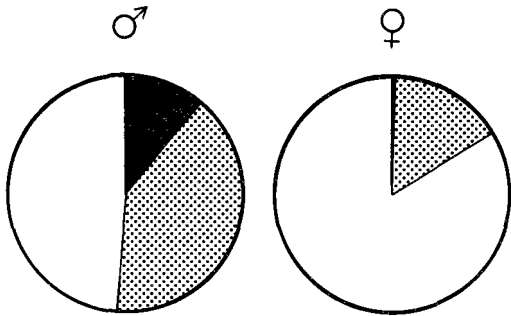
sprake van een onderbreking in de prooiaanvoer rond middernacht.

Doorgaans werden series van gelijksoortige prooien aangevoerd. Vermoedelijk optimaliseerden de uilen hun jaagactiviteit door zich te richten op lokaal in hoge dichtheden voorkomende prooi-soorten (vgl. Krebs 1978, Tinbergen 1981). Zo bracht het wijfje enkele dagen achtereenvolgende grote aantallen bloedzuigers aan; deze werden aan dezelfde slootrand gevangen. Ook het mannetje voerde in deze periode enkele bloedzuigers aan.

Figuur 4 laat het verloop van de prooiaanvoer op gewichtsbasis gedurende het broedseizoen zien. Gedurende het eerste deel van de broedperiode vond incidenteel aanvoer van gewervelde dieren plaats, waardoor deze op gewichtsbasis van dag tot dag grote verschillen vertoonde. Vanaf 23 mei, ongeveer een week voor het uitkomen van de jongen, nam de aanvoer van gewervelde dieren toe. Ook bij andere steenuilenparen in de omgeving werden bij nestkastcontroles de meeste gewervelde prooien rond het tijdstip van het uitkomen van de eieren aangetroffen. Tijdens de jongenperiode werden wat kleinere en sterk variërende aantallen gewervelde dieren aangevoerd. De aanvoer van ongewervelde dieren startte eind april en bleef daarna constant tot twee dagen na de geboorte van de jongen. Daarna nam de aanvoer significant toe. Beide partners droegen bij aan deze toename. Opmerkelijk hierbij is dat het wijfje in hoofdzaak insecten ging aanbrengen, het mannetje daarnaast ook veel wormen (figuur 5).

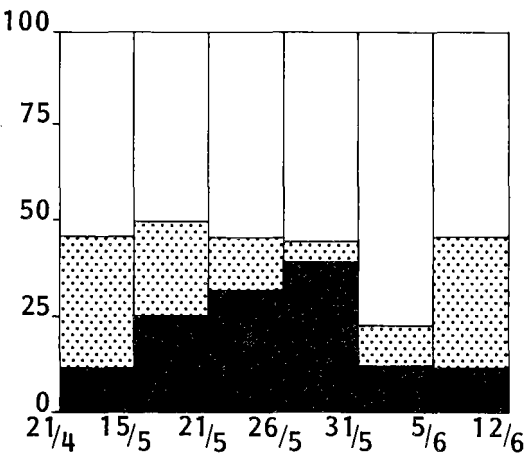


Figuur 4. Dagelijkse prooiaanvoer (in g) door beide sexen (♂ zwart, ♀ gestippeld); de pijl geeft de uitkomstdatum van de eieren aan. *Daily prey weight (g) brought to the nestbox by both sexes (♂ black, ♀ dotted); the arrow indicates the hatching date of the nestlings.*



Figuur 5. Aandeel van de drie hoofdcategorieën (gewervelden zwart, wormen gestippeld, insecten wit) in de prooiaanvoer van ♂ en ♀ (31 mei-14 juni). *Shares of prey categories (vertebrates black, earthworms dotted, insects white) in food brought to the nestlings by the male and female parent (31 May-14 June).*

Het wijfje ging in de loop van de broedperiode steeds vaster op het nest zitten. Het is daarom aannemelijk dat de prooiaanvoer door het mannetje in deze periode geleidelijk is toegenomen. Er is inderdaad een significante positieve correlatie tussen deze twee variabelen ($r = 0.57$, $n = 23$, $P < 0.01$). Het verband is echter niet lineair. De tijd die het wijfje in de nestkast doorbracht, nam zeer regelmatig toe, terwijl de grafiek die de prooiaanvoer door het mannetje weergeeft, een duidelijke knik vertoont rond 23 mei (figuur 4). Aan het einde van de eiperiode, toen het wijfje zelf vrijwel niet meer op jacht ging, onderhield het mannetje haar volledig. Vóór 23 mei moet het wijfje gedeeltelijk in haar eigen onderhoud hebben voorzien, aangezien de aanvoer door het mannetje in deze periode absoluut niet toereikend was. Deze bedroeg ongeveer 10 gram/etmaal, terwijl een volwassen Steenuil gemiddeld 65 gram/etmaal nodig heeft (Mikkola 1982).



Figuur 6. Aandeel (%) gewervelden (zwart), wormen (gestippeld) en insecten (wit) in de aantallen prooien over het seizoen. *Seasonal variation in percentages of vertebrates (black), earthworms (dotted), and insects (white) in the numbers of prey brought to the nestbox.*

Prooiaanvoer en weersomstandigheden Het aandeel gewervelde dieren, wormen en insecten in de totale aanvoer vertoonde duidelijke schommelingen in de loop van het seizoen (figuur 6). Er blijkt een significant verband tussen prooisamenstelling en temperatuur te bestaan ($G = 21.367$, $df = 2$, $P < 0.001$).

Bij warmer weer was de aanvoer van ongewervelde dieren groter dan bij koeler weer (dat gold niet alleen voor insecten, maar ook voor wormen!). Dit verband wordt echter beïnvloed door het feit dat de meeste warme dagen in de jongenfase vielen, zodat niet is uit te maken in hoeverre de temperatuur werkelijk het aandeel ongewervelde dieren heeft beïnvloed. Haverschmidt (1946) vermeldt dat bij droog weer, wanneer de bovenlaag van de grond is verhard, de aanvoer van regenwormen stagneerde. Tijdens ons onderzoek was hiervan echter geen sprake.

Op 12-13 juni, toen het langdurig regende, liep de prooiaanvoer sterk terug (figuur 4). Mogelijk als gevolg hiervan en mede doordat de inhoud van de nestkast geleidelijk aan erg vochtig was geworden door opgehoopt afval (prooiesten, faeces) verlieten de twee grootste jongen de nestkast. Zij werden de volgende dag dood aangetroffen onder de nestkast aan de voet van de boom. Juillard (1984) wijdt de teruggang in de prooiaanvoer tijdens dergelijke regenperiodes aan een verminderde beschikbaarheid van prooien en aan een verminderde mobiliteit van de ouders als gevolg van een doorweekt verenkleed.

Discussie

Steenulen kunnen bij het jagen gebruik maken van verschillende technieken (onder meer Haverschmidt 1946, Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Het jagen vanaf uitkijkposten op prooien op de grond is veruit de meest gebruikte techniek. Omdat Steenuilen, in tegenstelling tot andere uilen, geen uitgebreide zoekvluchten ondernemen, is een gelijkmatige verdeling van uitkijkposten over het jachtgebied van evident belang. De betekenis van uitkijkposten wordt ook ondersteund door het resultaat van een enquête-onderzoek door Loske (1986), waaruit bleek dat een groot aanbod aan hekpaaltjes de populatiedichtheid positief beïnvloedde.

De habitatstructuur is niet alleen van belang voor de jaagmogelijkheden, maar ook voor het voedselaanbod. Ziesemer (1981) stelde vast dat gemaaid en begraasde weilanden essentiële jachtgebieden voor de Steenuil vormen, enerzijds door de relatieve rijkdom aan ongewervelde dieren, anderzijds doordat de prooien gemakkelijk kunnen worden ontdekt en bemachtigd. Loske (1986) suggereert dat de combinatie van gemaaid en ongemaaid weiland een positieve uitwerking op de prooidier-

situatie kan hebben, doordat de hoeveelheid "rand" in de habitat wordt vergroot.

De relatie van de verblijftijd met de hoogte van de uitkijkpost hangt mogelijk samen met het feit dat de afspeurbare oppervlakte afneemt met lagere zithoogten. Daarbij lijkt het heel aannemelijk dat de keuze van de uitkijkpost verband houdt met het prooiotype waarop wordt gejaagd.

Het is opmerkelijk dat in een vergelijkbaar onderzoek door Juillard (1984) aan verschillende broedparen, de gemiddelde prooiaanvoer aanmerkelijk kleiner was dan bij ons paar (gemiddeld 48 tegen 72 prooien per etmaal). Wellicht hangt dit samen met het feit dat het gemiddelde aantal jongen bij Juillard's paartjes 2.4 per nest bedroeg, tegen vier jongen bij ons paar. Evenals Juillard constateerden wij dat zowel het aantal aangevoerde prooien als het aanvoerpatroon per nacht sterk kan wisselen. De belangrijkste oorzaak van de variatie in de prooiaanvoer zoeken wij in de wisselende beschikbaarheid van de prooien. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat dit samenhangt met verschillen in de activiteit van de prooien.

Een volgend punt betreft het aandeel van de beide ouders in de prooiaanvoer naar de jongen. Bij de door Juillard (1984) onderzochte broedparen liep het aandeel van het mannetje uiteen van 16.5% tot 58.7%. In het door ons bestudeerde

broedpaar was het aandeel van beide ouders in de totale prooiaanvoer vrijwel gelijk. Anderzijds stelden wij vast dat de twee sexen niet in gelijke mate bepaalde prooien aanvoerden. Terwijl de bijdrage van het wijfje in de aanvoer van gewervelde dieren was te verwaarlozen, en zij ook veel minder regenwormen aanvoerde dan het mannetje, was haar bijdrage in de aanvoer van insecten significant groter dan van het mannetje. Vermoedelijk in samenhang hiermee vonden wij bij ons broedpaar een opvallend verschil in het aanvoerpatroon van de beide ouders. Terwijl het verloop van de prooiaanvoer door het wijfje gedurende de nacht grote gelijkenis vertoonde met de resultaten van Juillard (1984), gedroeg ons mannetje zich afwijkend: bij hem ontbraken opvallend genoeg de piek in activiteit in de avondschemering en de hernieuwde activiteitstoename in de nanacht. De vermoedelijke oorzaak hiervan is dat hij naar verhouding veel grote prooien aanbracht.

De geconstateerde maximale prooiaanvoer (voor mannetje en wijfje respectievelijk 4.9 en 8.4 prooien per uur) sluit goed aan bij de waarnemingen van Juillard (1984), die voor mannetje en wijfje maximale waarden van respectievelijk 5.9 en 8.8 prooien per uur opgeeft. Het betreft hier gemiddelden; de absolute aanvoersnelheid kan aanzienlijk hoger liggen. Juillard (1984) vermeldt dat c. 25% van de tijdsintervallen tussen twee voederingen



Steenuil met woelmuis in de snavel (Roel van Beek, RIN). *Little Owl* *Athena noctua*.



Deel van het territorium van het onderzochte broedpaar; langs het slootje verzamelde het ♀ de meeste van de door haar aangevoerde prooien, april 1988, Maurik (Roel van Beek, RIN). *Part of the study area; along the ditch the ♀ was often hunting for invertebrate prey.*

korter dan 100 sec was. Inspectie van ons getallenmateriaal laat zien dat de kortste tijdsduur tussen twee voedingen ongeveer een minuut bedroeg. Bij een dergelijke korte jachtduur ging het altijd om ongewervelde prooien. Haverschmidt (1946) vermeldt dat de door hem bestudeerde Steenuilen binnen twee minuten een prooi konden aanbrengen. Hieruit blijkt dat de Steenuil in staat is in hoog tempo prooien aan te voeren door te kiezen voor algemene, gemakkelijk te bemachtigen prooien. Het was vooral het wijfje dat periodiek voor deze strategie koos. Mogelijk wordt een dergelijke prooikeuze direct beïnvloed door het bedelen van de jongen.

Juillard (1984) vermeldt dat het wijfje nog ongeveer tien dagen na het uitkomen van de jongen vrijwel voortdurend in de nestholte verblijft om de jongen warm te houden. In ons onderzoek begon het wijfje drie à vier dagen na de geboorte van de jongen zelf prooien aan te voeren. Ook Haverschmidt (1946) vermeldt dit laatste verschijnsel.

Naast voldoende geschikte nestgelegenheid heeft de Steenuil in zijn habitat ook een rijke en gevarieerde fauna van gewervelde en ongewervelde dieren nodig. Deze kwaliteiten hangen nauw samen met de agrarische bedrijfsvoering. Het beheer van

grasland en houtopstanden is dan ook van directe invloed op de voedselsituatie voor de soort. Productieverhogende maatregelen, zoals bemesting, gebruik van bestrijdingsmiddelen en regulatie van het grondwaterpeil, hebben een verarming van de insectenfauna tot gevolg (Duffey *et al.* 1974). Voor het bieden van blijvende, goede levenskansen aan de Steenuil is het behoud van kleinschalige ruimtelijke variatie — waar dat in ons huidige agrarische landschap maar enigszins mogelijk is — een eerste voorwaarde.

Op grond van de resultaten van dit onderzoek en de huidige kennis van de oecologie van de Steenuil vermoeden wij een duidelijke samenhang tussen jaagtechniek enerzijds en prooivraag, prooiaanbod en prooikeuze anderzijds (vgl. Tinbergen 1981). Gezien de breedte van het prooispectrum zal het om een dynamisch mechanisme gaan. Vergroting van de kennis op dit vlak is noodzakelijk om nauwkeuriger habitateisen te kunnen formuleren.

Dankwoord De familie A. Hogendoorn te Maurik verleende ons vriendelijk toestemming om het onderzoek op hun terrein uit te voeren; wij willen hen dan ook graag bedanken voor alle steun en medewerking die zij ons boden.

Summary

Hunting behaviour and prey supply of a Little Owl breeding pair were studied in a peak year of voles *Microtus arvalis* in the Betuwe (central Netherlands) in an area where the typical habitat of the species was still intact. Direct field observations on hunting behaviour were combined with the monitoring of the prey supply using video equipment.

During the nestling period the hunting efforts of the male were concentrated in a restricted area of c. 1.5 ha, using more or less fixed hunting routes (fig. 1). The time spent on perches was variable and seemed related to perch height. Prey choice, determined by nestling demand, may determine the type of perch used by Little Owls. Prey was supplied mainly at night, only some prey being brought to the nestlings at daytime (fig. 2, 3). Weather conditions had a serious impact on prey supply. Male and female had about equal shares as far as numbers of prey items were concerned. In numbers, prey supply consisted mainly of invertebrates (90%); in weight, vertebrates were more important (59%) (tab. 1). Usually series of similar prey types were supplied.

Approximately one week before the young hatched, the numbers of prey (mainly consisting of vertebrates) supplied by the male to the female increased sharply (fig. 4). After hatching of the young the male continued to bring vertebrates, though in somewhat smaller numbers. Besides vertebrates the male mainly fed earthworms. The female started feeding the chicks 3-4 days after hatching. She concentrated on small invertebrate prey, e.g. insects (fig. 5). During the breeding season the shares of different prey types varied considerably (fig. 6). This variation appeared to be correlated with ambient temperature.

The results suggest that the Little Owl needs a varied vertebrate and invertebrate fauna, which is present only in a heterogeneous landscape. This in turn depends strongly on agricultural management. However, further investigations are needed to formulate more accurately the Little Owl's habitat requirements.

Literatuur

BAUER S. & THIELCKE G. 1982. Gefährdete Brutvogelarten in der Bundesrepublik Deutschland und im

Land Berlin: Bestandsentwicklung, Gefährdungsursachen und Schutzmassnahmen. Vogelwarte 31: 183-391.

- DUFFEY E. *et al.* 1974. Grassland ecology and wildlife management. Chapman & Hall, London.
- EXO K.-M. 1983. Habitat, Siedlungsdichte und Brutbiologie einer niederrheinischen Steinkauzpopulation (*Athene noctua*). *Okol. Vögel* 5: 1-40.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N. & BAUER K. M. 1980. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 9. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- HAVERSCHMIDT F. 1946. Observations on the breeding habits of the Little Owl. *Ardea* 34: 214-246.
- ILLE R. 1983. Ontogenese des Beutefangverhaltens beim Steinkauz (*Athene noctua*). *J. Orn.* 124: 133-146.
- JUILLARD M. 1984. La Chouette chevêche. Société romande pour l'Étude et la Protection des Oiseaux, Prangins.
- KEHRER S. 1972. Der Steinkauz. Deutscher Bund für Vogelschutz, Stuttgart.
- KREBS J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In J. R. Krebs & N. B. Davies, Behavioural ecology: an evolutionary approach, p. 23-63. Blackwell, Oxford.
- LOSKE K.-H. 1986. Zum Habitat des Steinkauzes (*Athene noctua*) in der Bundesrepublik Deutschland. *Vogelwelt* 107: 81-101.
- MEBS T. 1966. Eulen und Käuze (Strigidae). Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- MIKKOLA H. 1982. Ecological relationships in European owls. *Univ. Kuopio, Nat. Sci., Series Original Reports* 6.
- TINBERGEN J. M. 1981. Foraging decisions in Starlings (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea* 69: 1-67.
- ZIESEMER F. 1981. Zur Verbreitung und Siedlungsdichte des Steinkauzes (*Athene noctua*) in Schleswig-Holstein. *Zool. Anz.* 207: 323-334.

J. G. A. van Zoest,
P. Fuchs, Rijksinstituut voor Natuurbeheer,
Postbus 9201, 6800 HB Arnhem

Aanvaard voor opname 28 maart 1988