



# Hoe de bosuil zich staande houdt in een telkens veranderend duingebied

*Een lange termijnstudie naar roofvogels*

*Door: Fred Koning en Henk Jan Koning*

Tegenwoordig zijn er door toedoen van de mens nog maar weinig stabiele ecosystemen in Europa. Vervuiling, versnippering, landgebruik en bescherming bepalen grotendeels hoe een gebied zich mag ontwikkelen, welke soorten zich er kunnen vestigen en staande houden. De bescherming van één soort heeft vaak negatieve gevolgen voor andere soorten. Denk bijvoorbeeld aan alle moeite die werd gedaan om de korenwolf te behouden in Limburg; het landschap werd speciaal ingericht en vossen werden er afgeschoten. Daarnaast wordt de natuurlijke successie vaak verstoord uit oogpunt van landschapsbehoud, zoals bij het openhouden van bijvoorbeeld grijze duinen, heidelandschappen en veengebieden gebeurt. Verder kunnen invasieve exoten voor nog meer problemen zorgen; zoals bospest (*Prunus serotina*) die duinstruwelen kan overwoekeren of nijlganzen die nesten van roofvogels inpikken.



Zeldzame soorten en kwetsbare landschappen wil men graag beschermen. Wat echter precies beschermd moet worden, hoe en tegen welke prijs, is continu onderhevig aan veranderende inzichten en politieke keuzes.

In deze lange termijnstudie volgen we de ontwikkeling van een bosuilpopulatie in een Nederlands duingebied. De studie begon in 1961 toen het eerste paar bosuilen zich vestigde in de Amsterdamse Waterleiding Duinen (hierna AWD). Sindsdien worden hun territoria gekarteerd, broedgegevens verzameld en jongen geringd. Ook wordt hun dieet bestudeerd aan de hand van braakbalvondsten en prooiresten afkomstig uit de nestkasten. Omdat we niet alleen in de bosuil geïnteresseerd zijn, maar vooral ook in zijn relatie tot andere soorten, inventariseren we de AWD ook op andere roofvogels en uilen. Over de jaren heen hebben er nogal wat veranderingen plaatsgevonden wat betreft het gebruik en beheer van het gebied. De gevolgen daarvan zijn terug te zien in de ontwikkeling van de flora en fauna. Sommige soorten konden zich er vestigen en uitbreiden, terwijl andere soorten afnamen of verdwenen. In dit artikel proberen we de effecten van deze dynamiek op de bosuilen zo goed mogelijk te beschrijven.

## De Amsterdamse Waterleiding Duinen

De AWD zijn een 3.400 ha groot duingebied, dat zo'n 20 km ten westen van Amsterdam aan de kust ligt. Van origine werd het gebied gebruikt voor de jacht, de productie van brandhout en wat kleinschalige landbouw. Ook wordt het sinds 1851 al gebruikt voor de productie van schoon drinkwater voor inwoners van Amsterdam; sinds 1896 is het gebied ook eigendom van de stad. Het beheer ervan wordt overgelaten aan het waterleidingbedrijf Waternet. Landbouw en houtproductie werden geleidelijk stopgezet. Tijdens de Tweede Wereldoorlog zijn de meeste gebouwen afgebroken ten behoeve van de kustverdediging, waarvoor ook een aantal bunkers is gebouwd. Tijdens de wederopbouw groeide Amsterdam snel en daarmee ook de vraag naar drinkwater. Vandaar dat er tientallen kanalen gegraven werden in het noordwesten van het gebied waar water afkomstig van de Rijn in gefilterd wordt. Deze kanalen vormen het merendeel van het open water in het gebied; zo'n 180 ha in totaal. Het eutrofe Rijnwater zorgde voor een snelle successie in deze gebieden die nu deels met riet en wilgen begroeid zijn. In de rest van het gebied verandert het landschap naarmate men verder van



Het halfopen landschap van het middenduin. Hierin liggen de kwalitatief mindere territoria omdat de uilen vaak meerdere kleine bosjes moeten benutten om voldoende voedsel te vergaren. Dat reizen kost energie en verhoogt ook de kans om gepakt te worden door predatoren.

zee komt. De meest open duinen liggen in het westen met slechts kleine bosschages van kruipwilg (*Salix repens*), liguster (*Ligustrum vulgare*), duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) en vlier (*Sambucus nigra*). Hier zijn vrijwel geen geschikte nestplaatsen voor roofvogels en uilen. Meer landinwaarts wordt het open duin afgewisseld met meidoorn (*Crataegus spec.*), berkenbosjes (*Betula spec.*) en een aantal dennenaanplanten (*Pinus spec.*). In deze kleine stukken bos zitten de bosuilen vaak dicht op andere roofvogels en boommarters. Aan de oostkant van de AWD vindt men een min of meer aaneengesloten strook gemengd bos, waar zomereiken- (*Quercus robur*), beuken- (*Fagus sylvatica*), populieren- (*Populus spec.*), esdoorns- (*Acer pseudoplatanus*) en dennenaanplanten elkaar afwisselen. Hier liggen de meest succesvolle territoria.

### Methode

Geïntrigeerd door het verborgen leven van uilen begon Fred Koning in 1957 met het inventariseren van een 700 ha groot deel van de AWD, dat hij uitbreidde tot het hele gebied (3.400 ha) in 1961. Dat was het jaar dat het eerste bosuilenpaar zich vestigde in de AWD. Sinds dat jaar worden de territoria van alle roofvogels en uilen gekarteerd en hun nesten opgezocht. De nesten worden regelmatig bezocht om zoveel mogelijk data te verzamelen over hun reproductie, zoals legselgrootte en broedselgrootte. Daarnaast worden de jongen geringd als hun nestplaats dat toe laat. In de afgelopen 60 jaar is het slechts een enkele keer voorgekomen dat dit niet lukte, voornamelijk bij roofvogels die in niet beklimbare bomen broedden.

Omdat er in de jaren zestig nauwelijks boomholtes te vinden waren in de AWD broedden sommige bosuilen op de grond, onder dennentakken en in konijnenholten. Dit maakte de soort lastig te bestuderen en daarom werd in 1963 besloten de uilen nestkasten te geven. Telkens als een nieuw paar zich ergens vestigde kreeg deze een nestkast, momenteel hangen er tegen de 40 kasten. De nestkasten hadden ook als voordeel dat adulte uilen gevangen konden worden, eerst alleen in het broedseizoen maar sinds 1985 maandelijks vanaf oktober tot mei. Op deze manier worden veel gegevens over individuele uilen verzameld.

Daarnaast worden de territoria doorzocht op holtes wanneer een uil niet in de nestkast broedt. Door het ouder worden van de bossen zijn er tegenwoordig meer holten, voornamelijk in populieren. Populieren hebben zacht hout, waardoor ze gemakkelijk beschadigen of door insecten en spechten aangetast worden.

Tijdens het broedseizoen worden gegevens over de voedselkeuze verzameld. Bij de uilen zijn deze afkomstig van braakbalvondsten en de inhoud van nestkasten. Van de andere roofvogels worden de plukresten van hun prooien gedetermineerd. Om het belang van de verschillende soorten prooidieren voor de bosuil inzichtelijk te maken, zijn de aantallen omgerekend naar biomassa. Hiervoor zijn prooi-eenheden gebruikt waarbij 1 prooi-eenheid gelijkstaat aan 20 gram. Voor elke soort is zijn waarde in prooi-eenheden vastgesteld aan de hand van het gemiddelde gewicht van gevangen dieren van die soort in het gebied. Door de aantallen met die waarde te vermenigvuldigen kan men het aandeel dat die prooi vertegenwoordigt in het dieet berekenen. Een uitgebreidere beschrijving van deze methode is gegeven door Southern (1954). Het aantal vossennesten is gebaseerd op tellingen door de bewakers van Waternet, die deze hollen telden van 1981 tot 2002. De aanwezigheid van boommarters noteren we zelf door prooi-resten, uitwerpselen en ontmoetingen te noteren tijdens onze maandelijkse inspectieronden.

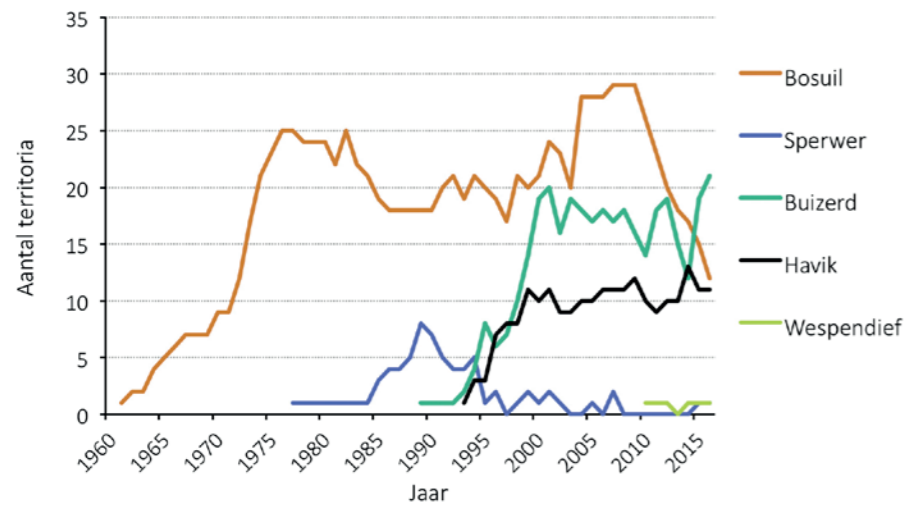
### Resultaten

#### *De aantalsontwikkelingen van roofvogels en uilen in de AWD*

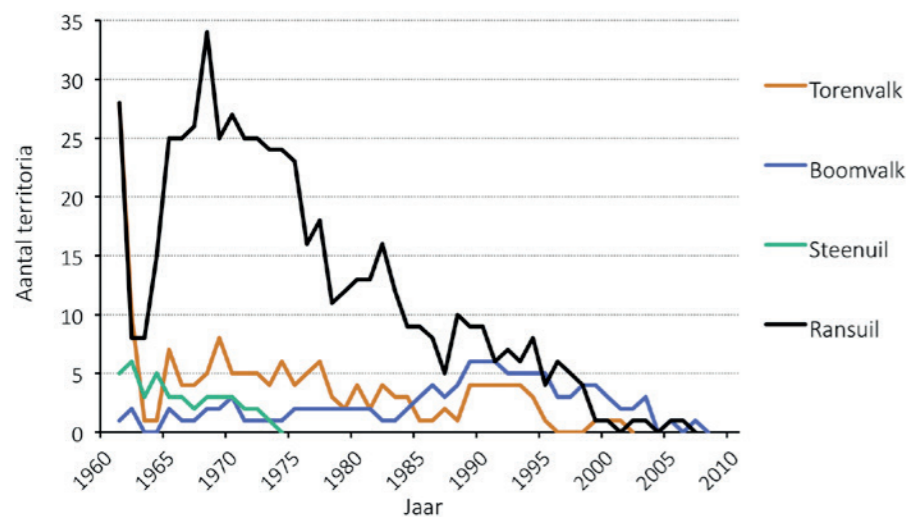
Voor de komst van de bosuil werd het duingebied voornamelijk bewoond door ransuilen (*Asio otis*), torenvalken (*Falco tinnunculus*) en steenuilen (*Athene noctua*). Een enkele keer broedden er ook een sperwer (*Accipiter nisus*) of een boomvalk (*Falco subbuteo*). De aantallen ransuilen en torenvalken waren afhankelijk van de veldmuizenstand (Koning 1963). Tijdens de zestiger en zeventiger jaren werd er nog veel gejaagd in het gebied, met name op konijnen en fazanten. Fazanten werden er zelfs speciaal voor gefokt. Regelmatig werden toen roofvogels en uilen geschoten, omdat zij het ook op die konijnen en fazanten zouden hebben voorzien.



Boven en links: het afsluiten en vangen van de uilen in hun nestkasten. Rechts: het verzamelen van biometrische gegevens van de uilen zoals: gewicht (midden), vleugellengte, kleur, geslacht en rui patroon (onder).



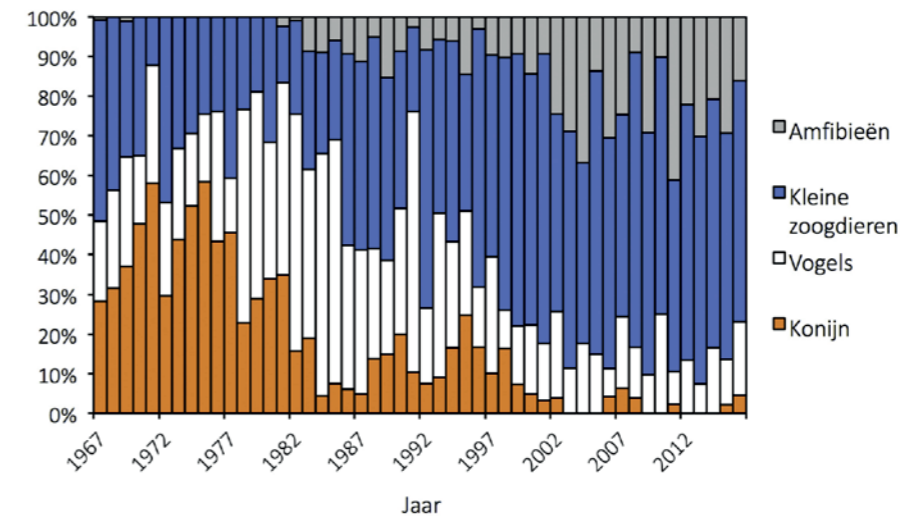
Figuur 1. Het aantalsverloop van soorten die zich vanaf 1960 vestigden in de AWD.



Figuur 2. Het aantalsverloop van soorten die na 1960 afnamen en verdwenen uit de AWD. De torenvalk herstelde zich niet van de strenge winter van 1962, de ransuil wel.

Vanaf 1961 nam het aantal bosuilen in het gebied snel toe. De steenuil legde het als eerste af tegen deze grotere nieuwkomer. Beide soorten concurreerden niet alleen om de schaarse boomholten, steenuilen vielen ook regelmatig ten prooi aan hun grotere verwant. Ruim 10 jaar na de komst van de bosuil verdwenen de laatste steenuilen uit de AWD (figuur 2). Ook de ransuil begon af te nemen. Zij verlieten eerst de bossen in het oosten en later ook de grotere aanplanten in het middenduin, nadat bosuilen

zich er hadden gevestigd. Vanaf het einde van de zeventiger jaren kwamen de ransuilen alleen nog voor in stukjes bos die te klein waren voor de bosuil. Of de ransuilen actief werden verjaagd of dat ze de bosuilen ontweken is nooit duidelijk geworden. Wel weten we dat hun diëten behoorlijk overlappen; ook hebben we een aantal keren predatie van bosuilen op ransuilen vast kunnen stellen. Daarnaast bleek ook de kans voor jonge ransuilen om later terug gemeld te worden veel lager te zijn voor jongen uit nesten dicht



Figuur 3. Veranderingen in het dieet van de bosuilen van de AWD tussen 1967-2016.

bij bosuilennesten (Koning & Baeyens 1990). Predatie van bosuilen op ransuilen werd ook vastgesteld door Mikkola (1983).

Door het grootschalige gebruik van bepaalde pesticiden (met name DDT) na de tweede wereldoorlog verdwenen veel Nederlandse roofvogels. Na een verbod op het gebruik van deze middelen in 1973, en een betere wettelijke bescherming van deze soorten, begonnen zij zich langzaam te herstellen (Bijlsma 1993). Vanuit Duitsland, waar nog levensvatbare populaties waren, heroverden sperwers, buizerds (*Buteo buteo*) en haviken (*Accipiter gentilis*) Nederland. In de AWD kwamen eind zeventiger jaren de eerste sperwers terug, gevolgd door de buizerd in 1989. De havik breidde zijn voormalige verspreidingsgebied zelfs uit en bereikte eind jaren tachtig de kustduinen en de AWD in 1993 (figuur 1).

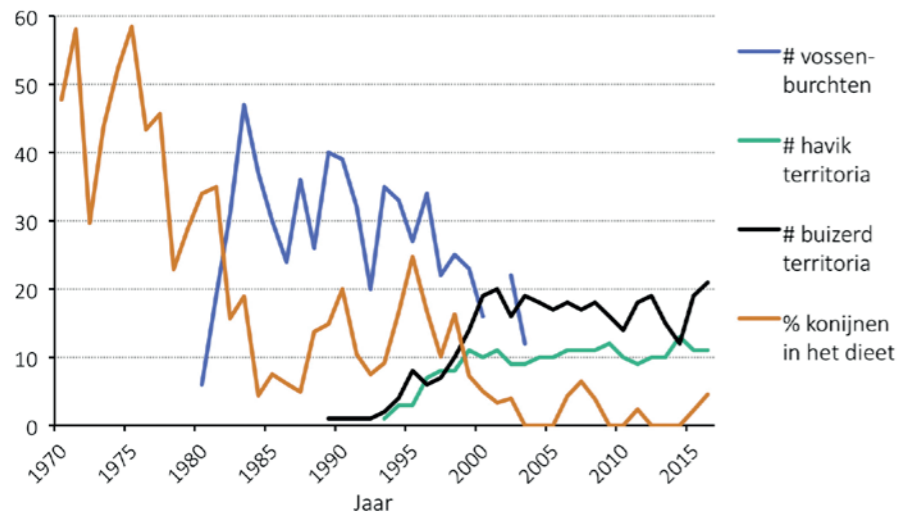
Door de beperkte oppervlakte bos (slechts 700 ha) zijn veel soorten gedwongen dicht op elkaar te broeden. Daardoor hebben nieuwe soorten vaak een grote impact op reeds aanwezige soorten. Vooral de komst van de havik zorgde voor grote veranderingen in de soortensamenstelling. De laatste ransuilen, alle boomvalken en de meeste sperwers verdwenen geleidelijk (figuur 2). Telkens als een paar haviken zich ergens vestigde vertrokken deze dieren of werden ze opgegeten. De wespandief

(*Pernis apivorus*) heeft zich recentelijk wel weten te vestigen in de AWD, waarschijnlijk door het ouder worden van de bossen en de ontwikkeling van de bosbodems met insecten.

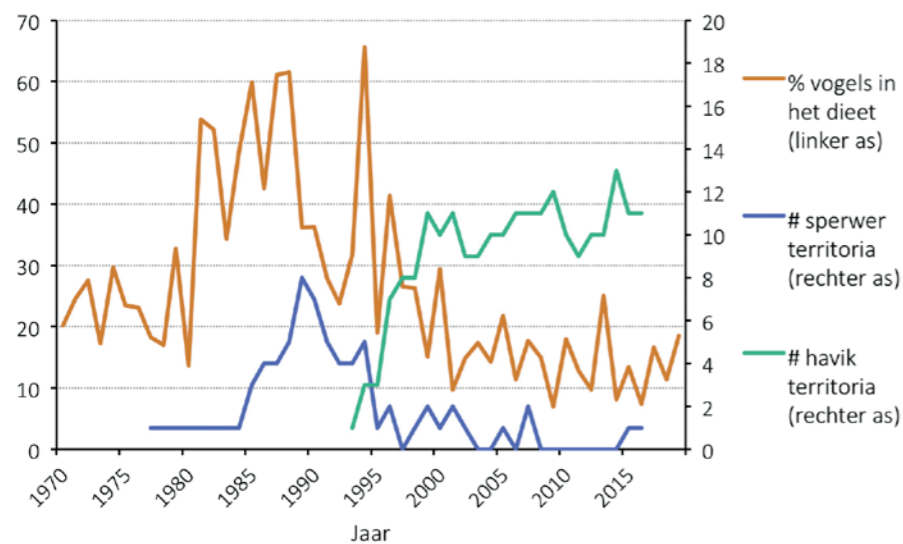
#### Effecten van nieuwe predatoren op het dieet van de bosuil

De bosuil is een opportunistische jager die vrijwel elke beschikbare prooi pakt, van een paar gram tot ongeveer 500 gram. Het dieet is uitvoerig beschreven in tal van studies (zie bijvoorbeeld: Geurin (1932), Utendörfer (1939), Southern (1954) en Mebs & Scherzinger (2000)). Ook voedselconcurrentie tussen bosuilen en andere uilen is regelmatig beschreven (Smeenk 1972, Nilson 1984, Yalden 1985). Voedselconcurrentie tussen bosuilen en andere predatoren is echter zelden bekeken en daarom zullen we nu de veranderingen in het dieet van de bosuil beschrijven, die volgens ons het gevolg zijn van de vestiging van nieuwe predatoren in de AWD.

In de jaren zeventig waren konijnen de belangrijkste prooidieren van de bosuilen in het broedseizoen. Begin jaren tachtig werden vogels belangrijker en in de jaren negentig kleine zoogdieren en amfibieën (figuur 3). Vanwege zware vervolging waren vossen eeuwenlang afwezig geweest in de duinstreek. Konijnen kwamen er daardoor in grote dichtheden voor en zelfs na de myxomatose-uitbraak in de



Figuur 4. Het aandeel konijn in het dieet van de bosuil in relatie tot het aantal vossen, buizerds en haviken.



Figuur 5. Het aandeel vogels in het dieet van de bosuil in relatie tot het aantal sperwers en haviken.

jaren vijftig herstelden de populaties zich vlot. In de zestiger en zeventiger jaren bestond het dieet van de bosuil tijdens de broedperiode voor ongeveer de helft uit jonge konijntjes. Daarna nam dat aandeel gestaag af tot zo'n 10-15%, toen er steeds meer vossen in de AWD kwamen (figuur 4). De vossenburchten werden pas vanaf 1980 geteld, maar er waren in de jaren daarvoor al regelmatig vossen gezien. De bosuilen stapten over op alternatieve prooi; het aandeel vogels groeide met name, maar

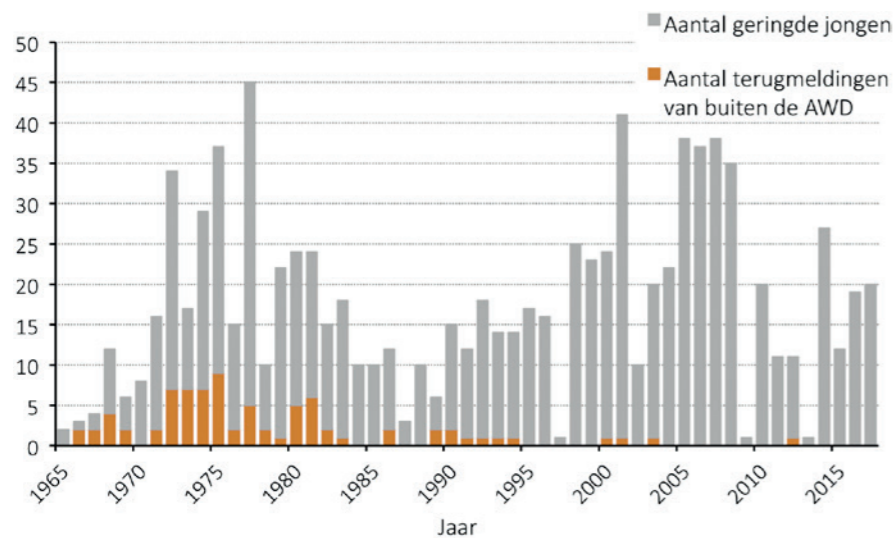
ook amfibieën werden een vast onderdeel van hun dieet. Het konijn verdween later vrijwel helemaal uit het dieet, toen buizerds en haviken het gebied veroverd hadden (figuur 4). Uit hun diëten bleek dat ook zij tijdens het broedseizoen concurreerden om jonge konijntjes. Daarnaast had ook de VHS-virus uitbraak (1995) de konijnenstand gereduceerd. De vogels, die eerder als alternatief voor konijnen hadden gediend, kwamen in het geding door de komst van echte vogeljagers. Sperwers concurreren



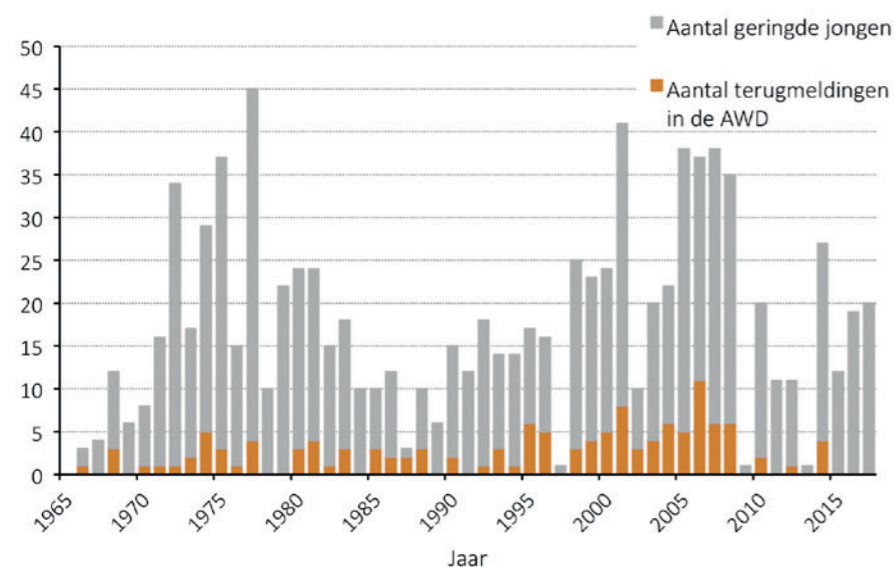
Binnenduinos, hierin liggen de kwalitatief betere territoria. De eiken en beuken zorgen voor veel voedsel voor de prooidieren van de bosuilen waardoor ook die het hier relatief goed hebben.

met de bosuil om vogels tot ongeveer 100 gram en haviken om vogels van 70 gram of zwaarder (Bijlsma 1993, Newton 1986, eigen waarnemingen). Toen de sperwer toenam begon het aandeel vogels in het

dieet van de bosuil te krimpen en na de komst van de havik daalde dat verder (figuur 5). Als resultaat eten de bosuilen nu meer kleine zoogdieren (vooral muizen) en amfibieën (figuur 3).



Figuur 6. Het aantal geringde jongen per jaar (grijs) en het aantal dat daarvan buiten de AWD is teruggemeld / gevangen (rood). Voor de komst van de havik (1993) werden er relatief meer jongen teruggemeld buiten de AWD.

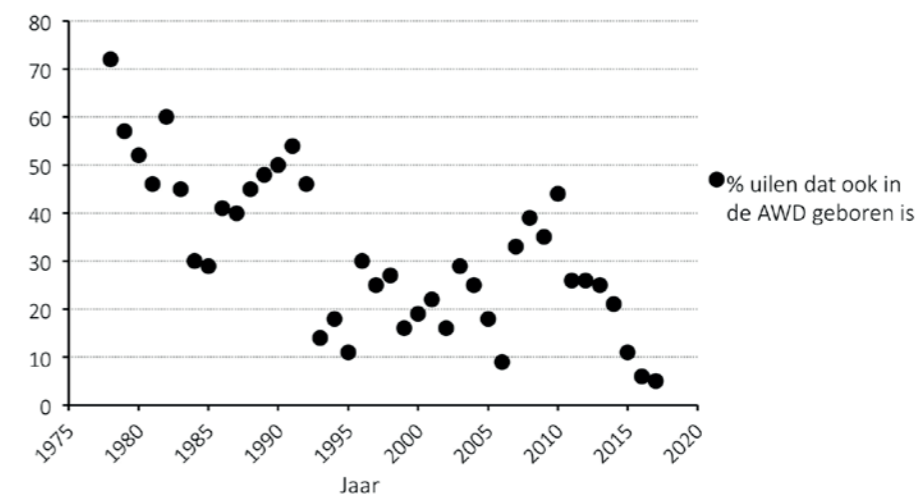


Figuur 7. Het aantal geringde jongen per jaar (grijs) en het aantal dat daarvan binnen de AWD is teruggemeld / teruggevangen (rood). Na de komst van de havik (1993) herstelde de reproductie zich tijdelijk (tot 2009) en werden er ook meer jongen binnen de AWD teruggemeld / teruggevangen.

### Veranderingen in migratie en verjonging

Bosuilen zijn plaatstrouw en verhuizen zelden nadat ze in hun eerste of tweede jaar een territorium gevonden hebben. Doen ze dat toch, dan is dat vrijwel altijd naar een aangrenzend, beter territorium dat vrijgekomen is. Terugmeldingen geven daarom een goed beeld van de populatieverjonging en de migratie. In totaal werden er 993 jongen geringd, waarvan er 214 (= 22%) werden teruggemeld. Het aantal jongen dat teruggemeld werd varieerde sterk

(zie figuur 6). Eerst nam het aantal toe met de toename van het aantal bosuilen en schommelde daarna rond de vijf jongen/jaar. Vanaf begin jaren tachtig tot halverwege de jaren negentig liep de reproductie sterk terug en daarmee ook het aantal terugmeldingen; kauwen (*Corvus monedula*) wisten de nestkasten te veroveren, waardoor veel legsels mislukten (Koning et al. 2009). De havik zorgde voor verlichting en at veel kauwen op, waardoor de reproductie van de bosuil weer toenam.



Figuur 8. Het percentage van de broedpopulatie dat zelf ook in de AWD geboren is.



Figuur 9. Enkele beheermaatregelen in de AWD. Links- en rechtsboven: het vreezen van de bosbodems waarbij alle aanwezige flora en fauna verwijderd wordt. Linksonder: het kappen van oude holle bomen (populieren in dit geval) en rechtsonder het effect van de drukbegrazing met vee; voor het hek groeit en bloeit vrijwel niets meer behalve mossen en zeer kort gras.

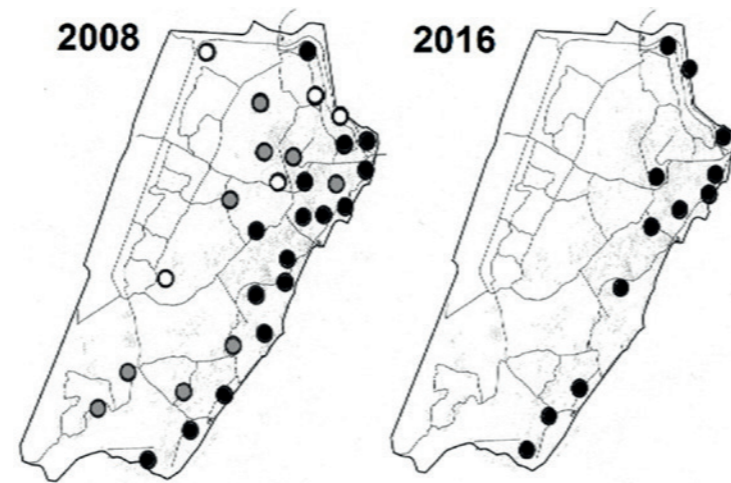
Het aantal terugmeldingen van buiten de AWD bleef echter laag, terwijl dat binnen de AWD weer toenam (vergelijk figuur 6 met figuur 7). Dat komt doordat de haviken regelmatig bosuilen pakken. Hierdoor kunnen jongen die weten te overleven zich makkelijker vestigen op de vrijgekomen plekken, maar overleven er anderzijds zo weinig, dat er nauwelijks nog jongen de AWD verlaten. Zo is de bosuilpopulatie van een bronpopulatie in een sinkpopulatie veranderd

en afhankelijk geworden van jonge uilen uit de omgeving van de AWD. Daar vormen de vele buitenplaatsen en villatuinen een prima leefgebied voor de bosuil met relatief weinig natuurlijke vijanden. We zien het effect van de haviken op de bosuilen ook terug in het percentage van de populatie dat zelf in het duin geboren is (figuur 8). Tot 1993 (vestiging eerste paar haviken) kwam ongeveer de helft van de uilen uit de AWD zelf, maar daarna halveerde dat.

Sinds tien jaar gaat het weer erg slecht met de reproductie. De komst van de boomarter en veranderingen in het beheer lijken hier de oorzaak van. Elk jaar plunderen boomarters enkele nesten, terwijl andere territoria zijn verlaten na beheerswerkzaamheden zoals houtkap, drukbegrazing en het frezen van complete bosbodems (figuur 9). De houtkap is meestal gerelateerd aan de bestrijding van exoten en Waternet beschouwt daarbij niet alleen bospest als exoot maar ook alle esdoorns, populieren en abelen. Daarnaast wordt er ook gekapt om 'moterzaagcursussen' te kunnen geven. Deze werkzaamheden worden deels binnen het broedseizoen uitgevoerd, waardoor regelmatig nesten worden verlaten als er onder de nestboom gewerkt wordt en ook sneuvelen hierbij veel holle bomen. De bestrijding van exoten heeft immers voorrang op het behoud van natuurwaarden en doordat er geen gedegen monitoring plaatsvindt wordt er ook weinig rekening met deze natuurwaarden gehouden. Door drukbegrazing (op 1.058 ha) verdichtte op veel plaatsen de grasmat, verdwenen struwelen en werd de vegetatie gemillimeterd. Hierdoor werden grote delen van het duin minder geschikt voor vogels, muizen en insecten. Ook het frezen van de bosbodems vernietigde letterlijk al het leven er op en er in en alle gefreesde en begraasde terreinen werden direct na deze ingrepen verlaten; er was tenslotte geen voedsel meer te vinden. Inmiddels zijn we vijf jaar verder en zijn deze gebieden nog steeds herstellende en grotendeels uilen-vrij.

#### Discussie en conclusies

Hoewel grotere studiegebieden met meer dieren wenselijk zijn voor betrouwbare statistische analyses, geloven wij dat onze lange tijdsreeksen een hoop goed maken. Door langdurig veel data van meerdere soorten te verzamelen worden trends toch duidelijk. Omdat een enkel artikel te kort is om al deze data tot in detail te beschrijven is gekozen voor deze samenvatting van ons onderzoek. Het onderzoek wordt nog steeds voortgezet en we blijven de uilen volgen. Figuur 2 laat een sterke daling in het aantal bosuilen zien over de laatste 7 jaar veroorzaakt door grootschalige, door de Europese Unie gesubsidieerde projecten (zoals Life+ en PAS), nota bene bedoeld om projecten te ondersteunen die passen in het Europese natuur-, milieu- en klimaatbeleid. Deze projecten hebben



Figuur 10. De verspreiding van de bosuil in de AWD in 2008 (links) en 2016 (rechts). In territoria die met wit zijn aangegeven hebben zich boomarters gevestigd, uit de met grijs aangegeven territoria zijn de uilen vertrokken direct na aanvang van werkzaamheden van Waternet.

een enorme impact op de AWD en daarmee o.a. op het voorkomen van de bosuil en andere aanwezige natuurwaarden. Na houtkap, drukbegrazing en het frezen van complete bosbodems werden veel territoria verlaten. Alleen in de beboste ooststrand weet de bosuil nog te overleven (zie figuur 10), maar hij lijkt ook daar niet veilig in de nabije toekomst. Momenteel wordt namelijk overwogen om daar commerciële houtkap toe te staan. Hoewel veel van deze (LIFE-)projecten bedoeld zijn om de biodiversiteit te beschermen of te bevorderen wordt er nauwelijks gekeken of dat doel wel wordt bereikt. De effecten van zulke grootschalige ingrepen op de natuur worden vaak pas na jaren duidelijk. Daarnaast zijn deze Europese subsidies gekoppeld aan economische groei. Men mag schadelijke activiteiten uitvoeren wanneer ter compensatie elders gelden worden besteed aan 'natuurbescherming'. De uitvoering lijkt nogal eens belangrijker dan de effecten ervan; rekening houden met de bestaande flora en fauna is bijzaak. Noch het leefgebied noch de nestplaatsen van de bosuil blijken in de praktijk goed beschermd. We vrezen daarom voor de gevolgen van de systematische commerciële houtwinning in de toekomst.



Een typische dennenaanplant van de AWD. In het middenduin hebben de uilen vaak meerdere van zulke aanplantingen nodig om rond te komen en sinds de begrazing met vee zijn veel van deze territoria verlaten. Vermoedelijk is er niet genoeg voedsel meer te vinden.

#### Literatuur

- Bijlsma R.G. 1993. Ecologische Atlas van de Nederlandse Roofvogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Geurin G. 1932. La Hulotte et son régime. Paul Lechevalier, Paris.
- Koning F.J. 1963. Roofvogelstand in de A.W.L.-Duinen. Limosa 38: 16-23.
- Koning F.J. 1999. Voedsel van de Havik (*Accipiter gentilis*) in de A.W.duinen. De Graspieper 19: 118-122.
- Koning F.J. & Baeyens G. 1990. Uilen in de duinen. KNNV, Utrecht.
- Koning F.J., Koning H.J. & Baeyens G. 2009. Long-term study on relationships between Tawny Owl *Strix aluco*, Jackdaw *Corvus monedula* and Goshawk *Accipiter gentilis* in a Dutch dune reserve. Ardea 97: 453-456.
- Mebs T. & Scherzinger W. 2000. Die Eulen Europas. Kosmos, naturführer.
- Mikkola H. 1983. Owls of Europe. T. & D. Poyser, England.
- Newton I. 1986. The Sparrow Hawk. T. & D. Poyser, London.
- Nilsson I.G. 1984. Prey weight, food overlap, and reproductive output of potentially Competing Long eared and Tawny owls. Ornis Scand. 15: 176-182.
- Smeenk C. 1972. Okologische Vergleiche zwischen Waldkauz, Strix aluco, und Waldohreule, Asio otus. Ardea 60: 1-71.
- Southern H.N. 1954. Tawny Owls and their prey. Ibis 96: 384-410.
- Utendorfer O. 1939. Die Ernährung der Deutschen Raubvogel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. J. Neumann Verlag, Neudamm.
- Van der Grijp B.L.S. & Verkade G.J. 1985. Predatie door vossen (*Vulpes vulpes*) in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewerken Amsterdam.
- Yalden D.W. 1985. Dietary separation of owls in the Peak District. Bird Study 32: 122-131.