

En nordsjællandsk Natugle-bestand (*Strix aluco* L.) i yngletiden.

Af TORBEN ANDERSEN.

(With a Summary in English: A Population of Tawny Owl (*Strix aluco* L.)
in Northern Zealand, Studied in the Breeding Season.)

Indledning	1
Natuglens stemmer	4
De voksnes stemmer	4
Ungernes stemmer	16
Territorier	23
Biotopen	34
Føden	39
Bestanden	42
Produktion, kuldstørrelse og bestandens tæthed på Strødam..	42
En sammenligning med en engelsk bestand	42
Diskussion	44
Summary in English	46
Literatur	49

Indledning.

I Nordsjælland, med denne egns rigdom på større og mindre skove, smålunde og parker, er Natuglen (*Strix aluco* L.) en almindelig ynglefugl. I og omkring skovene ved Holte har forfatteren til den redegørelse, der her skal gives, igennem en del år haft rig lejlighed til at iagttage denne art. Herunder opstod det indtryk, at en bestand af Natugler kan have en meget fast struktur, som, når der ses bort fra virkningen af ekstremt strenge vintre, kan synes uforandret over en årrække. Efter at have opnået et vist kendskab til artens mange lyde og at have bemærket, at disse ofte har ejendommeligheder, der gør en genkendelse af enkelte individer mulig, besluttedes det i 1955 at foretage en mere systematisk undersøgelse af en bestand på en bestemt lokalitet.

Om denne lokalitet måtte det forlanges, at der var en talmæssigt god bestand af Natugler, at området ikke var brudt f. eks. af større partier med bebyggelse og at man kunne færdes frit over hele området. Disse betingelser tilfredsstilledes godt på Strødam-reservatet nord for Hillerød, der tilmed havde den fordel, at forstyrrelser af dyrelivet her er begrænset til et mini-

mum, da der er afspærret for offentlig trafik. Selv om Natugler fortsat blev iagttaget på spredte lokaliteter – navnlig i Nord-sjælland – når lejlighed bød sig, fik dog undersøgelsen sit brændpunkt på Strødam, hvor 97 besøg er blevet gennemført i årene 1956–1959.

Økonomisk støtte er modtaget fra JAPETUS STEENSTRUPS Legat samt fra Carlsbergfonden formidlet igennem Strødams bestyrelse, hvorfor der her foreløbigt takkes. Endvidere rettes en tak til de enkeltpersoner, der på forskellig måde har ydet mig hjælp: Professor. K. BERG og professor H. JOHANSEN gav mig både tilladelse og opfordring til at færdes på Strødam-reservatet. Cand. mag. P. VALENTIN JENSEN gav mig orientering om Strødam og dets dyreliv og overlod mig uddrag af sine notater om ugleforekomster. Inspektør BRØNDSSEL viste mig på mange måder til rette i området f.eks. ved at låne mig stiger til brug ved redekontrol og tømmer til opførelse af tårn-skjul. Ligeledes hjalp han mig med mangan en oplysning om uglernes skiftende opholdssteder især i området omkring sin bolig på Strødam.

For modtagelsen af tilsendt litteratur om den engelske undersøgelse på Wytham takkes H. N. SOUTHERN, Bureau of Animal Population, Oxford. Og endelig takkes dr. phil. FINN SALOMONSEN, Zoologisk Museum, for den kritiske gennemlæsning af manuskriptet.

Området

En almindelig beskrivelse af Strødam med en redegørelse for det ornithologiske arbejde, der er udført der, er tidligere fremkommet (HANS JOHANSEN og BØRGE NIELSEN, 1951, p. 205), og en ny oversigt er allerede under udarbejdelse.

Kun ganske kort skal her nævnes: Selve Strødams areal er på ca. 270 tdr. land. Det meste er skov, som dels består af gammel bøg, dels plantninger af yngre graner og løvtræer og dels mod vest et stykke med gammel granskov. Dertil kommer ret store områder med ungkultur af gran, der er så unge, at stykkerne endnu har karakter af åbne rydninger med tæt græs imellem de spredtstående småtræer. Frodige enge, der fungerer som græsgange for kreaturer, kiler sig ind mellem skovpartierne og hidrager, i forening med nogle damme og skovsøer, til at

give landskabet en afvekslende karakter. Mod nord går Strødam i eet med Grib Skov, men er iøvrigt omgivet af dyrkede marker, enge, græsgange og et mosedrag samt mod nordøst landsbybebyggelse med gamle haver. To steder inden for området er der bygninger, omgivet af haver, der støder direkte op til gammel bøgeskov og til en stor, åben fenne med grupper af store ege. Overalt i og langs med de åbne partier findes, foruden hegn og småkrat, grupper af større træer eller enligt stående træer.

Ifølge de årlige fugleoptællinger (JOHANSEN og NIELSEN, 1951) ynglede der indenfor Strødam-reservatets grænser i 4-års perioden 1947–1950 årligt 2 eller 3 par Natugler og en lignende bestand fandtes i de 4 år 1956–1959, som det vil fremgå af det følgende.

Mål og metode

Mens jeg orienterede mig på reservatet, blev det hurtigt klart, at uglernes aktivitet var koncentreret i 3 områder, i hvilke rederne blev fundet. Da iagttagelserne for en stor del bestod i under dårlige lysforhold at lytte til uglernes skrig, blev det nødvendigt at studere disse nøjere. Med dette formål opførtes skjul ved nogle af rederne, hvad der i to tilfælde gjorde det muligt at iagttage fuglene i 2 meters afstand. Herved opnåedes et indblik i forskelle på magernes aktivitet ved reden samt træk ved stemmerne og deres anvendelse, som ved andre lejligheder, ude i terrænet, muliggjorde en omtrentlig kortlæggelse af de enkelte pars aktivitetsområder, hvilket var undersøgelsens første mål. Derved var der skabt en basis for de videre mål, nemlig en karakteristik af biotopen, herunder hvilke byttedyr uglerne tog på denne biotop. Endelig var det tanken at undersøge forholdet imellem territoriearealer, biotop, føde og bestandens tæthed, hvis dette viste sig at være muligt. Det er imidlertid kun delvis gennemført, da en undersøgelse af denne art nødvendigvis må løbe over mange år deriblandt helst nogle, der viser tydelige udsving i fødemængde eller klima, og helst omfatte flere lokaliteter til indbyrdes sammenligning. Imidlertid fremkom der i 1954 nogle arbejder over en undersøgelse i en engelsk bestand, som mine indtil nu opnåede resultater vil blive foreløbigt sammenlignet med.

Natuglens stemmer.

Når lydytringerne her er behandlet ret bredt, er det fordi, de danner basis for iagttagelserne af den mørkekrævende Natugle i det frie. Nogle af stemmerne omtales særlig bredt, enten fordi de lyder hyppigt, eller fordi de har særlig stor betydning i denne forbindelse ved at være knyttet til uglernes territorialitet. I fjor fremkom en finsk undersøgelse af Natuglens lydytringer (ARVOLA, 1959), som overflødiggjorde en del af mit arbejde med dette emne. Mens ARVOLA lægger vægt på at fremhæve stemmernes store variabilitet, har jeg nærmest forsøgt at sondre imellem et antal grundstemmer og de dertil knyttede former for adfærd.

De voksnes stemmer

Kalde- og kontaktstemmen

I sin almindelige, velkendte form lyder denne stemme som et kraftigt, vidtlydende og distinkt *ki-vik* oftest gentaget med et par sekunder imellem. Denne stemme anvendes af begge køn omend i yngletiden langt overvejende af hunnen. (Der er, som ARVOLA (1959, p. 18) har fremhævet, en tendens hos hannen til i yngletiden at lade u-lyde dominere i sine lydytringer.)

Hannen kan lade denne stemme lyde, når den bringer føde til hunnen ved reden, men bruger her meget oftere en kort og lidt uren tuden, den senere omtalte ufuldstændige sang. I yngletiden høres – som nævnt – stemmen fortrinsvis fra hunnen, der er bundet til redestedet af æg eller unger. Hannen reagerer derpå ved efter kortere eller længere tids forløb at bringe bytte. Hunnen udstøder som regel blot skriget et par gange og forholder sig så tavs, indtil hannen annoncerer sin ankomst fra et træ i nærheden. Hunnen skriger så ophidsset i stadig hurtigere rækkefølge, mens den forlader rede eller vagttræ og flyver mod hannen, indtil dens *ki-vik*-stemme går over i tiggestemmen ved selve modtagelsen af byttet fra hannen. Samtidig høres fra begge fugle meget ophidsede, høje, skingre skrig blandet med skurrende tudelyde, som er vanskelige at karakterisere »efter øret«, men som genkendes fra både flugt- og angrebssituationer. Hvis hannen ikke kommer eller svarer på hunnens kalden, gentager den signalet efter nogen tids for-

løb og forholder sig så igen tavs o. s. v., indtil den – i tilfælde af hannens fortsatte udebliven – kalder mere vedholdende og da ofte fra højt stade i trætoppene.

I sin mest ekstreme form så jeg denne situation i Frederikslund Skov i nætterne omkring den 17. april 1959. En Natugle rugede her om dagen på et æg, men om natten forlod den reden og kaldte usædvanligt vedholdende. I 4 på hinanden følgende nætter iagttog jeg, hvorledes den fløj uroligt frem og tilbage mellem de højeste trætoppe i skoven, hvorfra dens *ki-vik*-skrig lød, kraftige og skarpe, næsten uden afbrydelser, i eet tilfælde op til 3 timer. Andre stemmer hørtes ikke. At denne fugl var en hun, der havde mistet sin mage, syntes klart, og derpå tydede også mange senere iagttagelser ved reden, hvorfra ingen unger kom det pågældende år.

Når de udføjne unger sidder spredt i territoriet, og hvis de af en eller anden grund er tavse, vil den voksne ugle ofte lade *ki-vik*-stemmen lyde, når den søger efter ungerne for at bringe dem føde. Ungerne svarer med den infantile kaldestemme og flyver den gamle fugl i møde.

I øvrigt er denne – artens almindelige kalde- og kontaktstemme – som andre af Natuglens stemmer noget individuelt variabel, og former som f. eks. *ki-ik*, *ki-iv* eller *ky-jik* forekommer. Dette forhold har været til stor hjælp under iagttagelserne, idet individuel genkendelse i flere tilfælde har været mulig.

At dette rene, korte i-signal skulle kunne fungere som en advarselsstemme, som ARVOLA (p. 14–15: 4-stemmerne) og STADLER (1945, p. 10) anfører, har jeg ikke kunnet se noget tegn på.

Farestemmen

I tilfælde af moderat fare ændrer ovennævnte stemme sig til former med advarende virkning på unger og mage: Hos det samme individ kan det kraftige, skarpe *ki-vik* med en jævn overgang blive til et mere dæmpet *kuik*, *kuik*, *kuik* eller *kui*, *kui*, *kui*, der derpå kan blive til et endnu noget svagere *gui-gui-gui-gui*, idet samtidig signalerne lyder flere ad gangen og i hurtigere rækkefølge. Disse stemmer danner i den nævnte orden en overgang til angrebsstemmen, idet de lyder fra de gamle ugler, når en farlig fjende nærmer sig reden med æg eller unger eller de udføjne unger. Ungerne reagerer med at

blive tavse, og hvis de er i reden, trækker de sig tilbage i hulen og indtager dækstilling. Begge køn har disse advarende stemmer, idet de lyder fra hannen, når hunnen ruger, og senere hyppigst fra hunnen, når denne holder vagt ved ungerne, mens hannen opholder sig længere væk. Hannen reagerer da på en særlig måde, idet den ankommer til stedet ganske lydløst, altså uden at svare eller annoncere sin ankomst.

Disse farestemmer har jeg kun hørt i yngletiden. Lydene er at finde blandt ARVOLAS 5-stemmer (p. 14), navnlig er mine iagttagelser i god overensstemmelse med 5 c-stemmerne.

Angrebsstemmen

Denne stemme lyder som et monotont, ikke særlig kraftigt *guv-guv-guv-guv* eller *gu-gu-gu-gu-gu* eller *ku-ku-ku-ku-ku* eller evt. *bu-bu-bu-bu-bu*, hvor stavelserne følger efter hinanden i hurtig rytme. Den gives af de voksne fugle, når en farlig fjende befinder sig i umiddelbar nærhed af ungerne, hvad enten disse er i eller uden for reden. Ofte ledsager stemmen et skinangreb, der former sig som et styrtdyk tæt over hovedet på fredsforstyrrelsen. Jeg har hørt ynglende Natugler anvende denne stemme over for menneske, hund, Ræv (*Vulpes vulpes*) og Skovhornugle (*Asio otus*), for rævs og hunds vedkommende dog kun, når de udfløjne unger sad tæt ved eller på jorden. Stemmen anvendes altså ved overhængende fare og er udtryk for en aggressiv tendens.

Alarmberedskabet varierer meget fra par til par, og ved nogle reder kan det ligefrem være vanskeligt og i visse tilfælde umuligt at udløse angrebsstemmen, selv om man tager de spæde unger ud af reden, mens forældrene ser til på ringe afstand. Omvendt er andre par meget aggressive ved rede eller unger og kan gå til håndgribelige angreb på fjender, men ifølge mine erfaringer med den slags angreb på mennesker foregår de som regel tavst. Men jeg har også hørt en Natuglehun give angrebsstemmen med stor kraft, samtidig med at den foretog et håndgribeligt angreb på en ræv, der var på nippet til at fange en af ungerne på jorden.

Efterhånden som ungerne bliver ældre og i stigende grad flyver frit omkring i territoriet, høres angrebsstemmen sjældnere fra forældrene, men jeg har dog hørt den lige så længe,

som jeg har kunnet konstatere, at forældrene bragte føde til ungerne i territoriet. Fare- og angrebsstemmen lyder ved ungerne, ikke ved reden, når denne er forladt. Ifølge КУНН (1953) fortsætter Perleuglen (*Aegolius funereus*) med at give farestemmen også ved reden, efter at denne er forladt af ungerne.

Tiggestemmen

Denne stemme udstøder hunnen, når den får overrakt et bytte af hannen. Såvel i parringstiden, rugetiden som i første del af ungetiden, bringer hannen føde til hunnen. Det normale forløb er således: Hannen melder sin ankomst til et sted i redens nærhed. Hunnen svarer omgående med kraftige, ivrige *ki-vik* og flyver hannen i møde. Begge magers skrig intensiveres voldsomt, jo nærmere de kommer hinanden, indtil hunnens 2-stavelser *ki-vik*-skrig flyder sammen til en lang række 1-stavelser lyde, *kiv-kiv-kiv-kiv* eller *ki-ki-ki-ki-ki* og til sidst, når hunnen er landet ved siden af hannen og med vandret krop og ud fra kroppen holdte, svirrende vinger modtager byttet (fra næb til næb), går hendes stemme over i en lang, pibende hvislen, *si-si-si-si-si* eller *si-si-siiiiiii*.

Ligesom ved overgangen til farestemmen er der altså også her tale om en jævn overgang fra den almindelige kalde- og kontaktstemme til en helt anden stemme, efterhånden som situationen skifter.

Hunnens tiggestemme og -positur er magen til ungernes, når disse som store redeunger og som udfløjne modtager bytte fra de gamle fugle.

Det har i mørket ikke været mig muligt at se eventuel parring i forbindelse med hunnens modtagelse af bytte fra hannen, end ikke i tiden forud for rugetiden.

»Bekkasin-stemmen«

Den består af svage, rullende tonerækker med en meget karakteristisk klangfarve. De enkelte, kortere eller længere tonerækker, der kan gengives som *u-u-u-u-u-u* eller *y-y-y-y-y*, lyder enten ganske monotont eller med let stigende eller faldende tone og styrke. Enkeltonerne følger så hurtigt på hinanden, at de umuligt kan tælles, så tonerækken kan også opfattes som en enkelt tone med stærk vibrato.

Det må være denne stemme, der af flere forfattere træffende er blevet sammenlignet med den brægende lyd fra en Dobbeltebekkasin (*Gallinago gallinago*) i sangflugt (TISCHLER, 1923, ARVOLA, 1959, WAHLSTEDT, 1959 o. a.).

STADLER (1945) siger om denne stemme: »Der Waldkauz hat aber auch ein zweites Lied, das Kollern: trillernde Läufe, auf und ab, in einer ganz herrlichen Klangfarbe, verschieden von der des Okarina-liches.«

TISCHLER (1923) citerer (p.106) SCHMIDT-BEY (1921, p.122), der beskriver stemmen (som tidligere fejlagtigt blev henført til Skovhornuglen, *Asio otus*) bl. a. således: ». . . ein- bis zwei-sekundenlange, sieben bis zwanzig meckernde wü ü ü . . ., die entweder gleichmässig vibrieren oder am Anfang etwas steigen und gelegentlich im Ende fallen.« TISCHLER siger videre (p. 107): »Ich halte diesen weichen Triller oder wohl richtiger Roller für den eigentlichen Balzruf von Strix aluco. Er ist ausserhalb der Brutzeit nur ausnahmsweise zu hören . . .«

LIBES beskrivelse (Ornith. Schriften (år?), p.176) citeres af TISCHLER således: ». . . eintöniges, sehr tiefes Schnurren, vergleichbar einem sehr tiefen, fast gurgelnden Ton auf einer Wasserpfeife.«

Jeg hørte denne, åbenbart ret sjældne, stemme ved flere lejligheder, bl. a. mange gange gentaget af en Natugle, der sad i få meters afstand fra reden (II) den 14. marts 1959 kl. ca. 20. Da stemmen havde lydt nogen tid fra samme fugl fra samme sted, blev den pludseligt afbrudt af forcerede *ki-vik*-skrig, hvorefter der fra 2 fugle lød et fantastisk skrigeri bestående af mange slags tudende og jamrende lyde, hvoraf jeg kunne skelne den senere omtalte trillestemme, som anvendes ved parring. I denne rede blev et kuld på 3 æg fuldlagt mellem den 16. og 17. marts, altså 2-3 dage senere. Ved en anden rede (I) hørte jeg »Bekkasin-stemmen« den 13. marts 1957, og her blev æglægningen beregnet til ca. 7-12. marts (ved tilbagetælling fra klæknings-tiden). Jeg har ikke med sikkerhed kunnet fastslå kønnet på de »brægende« fugle. Stemmens begrænsede forekomst i forbindelse med æglægningen og omstændighederne ved dens anvendelse tyder stærkt på, at det drejer sig om en egentlig parringsstemme. I eet tilfælde hørte jeg den dog på et andet tidspunkt, nemlig den 13. april 1959 (ved rede II), hvor den lød længe lige ved selve redehullet, hvori der på det tidspunkt var 2 nyklækkede unger og 1 æg.

H. STADLER (1945, p. 7) anses for en *Syrinx*-lyd. Smækken med næbbet lyder dog også i mange andre situationer, hvor en fjende er ganske nær, som f. eks. fra en Natugle i skinangreb tæt over hovedet på f. eks. et menneske eller en hund. Netop når uglen er nærmest ved fjenden, lyder smækken. Også artsfæller på meget nært hold kan udløse smækkelyden hos hannen som f. eks. ved parring og territoriejagning, samt hvis hannen mod sædvane hopper ind i reden til den rugende hun. Jeg har også hørt hunnen smække med næbbet i reden under partering af bytte, når ungerne blev for ivrige og trængte sig på. Også ungerne har denne lyd.

Sangen

Den fuldstændige sang (ARVOLA: 1a-1b), den velkendte »tuden«, fremtræder som 2 lange rækker sammenflydende u-lyde med en svagere, kort u-lyd ind imellem: *uhuhuuuuu* (pause på 4-6 stk.) *uu*, *uhuhuhuhuuuuuu*. Tonen har en smuk, ren okarinoklang (NIETHAMMER, 1938, STADLER, 1945), og de 2 tonerækker har i deres langtrukne afslutningstone tydelig vibrato og stærkt faldende tonehøjde. Ofte høres dog sangen ukomplet, og det er da som regel de lange, faldende toner, man hører, eller ganske korte enstavelses u-lyde, der på afstand kan lyde ganske som stød i en lokomotivfløjte. Disse brudstykker, der let erkendes som dele af den egentlige, normale sang, høres (ligesom hos mange sangfugle) særlig hyppigt ved sæsonens begyndelse i marts, hvor sangaktiviteten i det hele taget kulminerer, mens sangen længere hen på foråret lyder mere fuldstændig og uforanderlig i sit tema (modsat: VOIGT, 1909, p. 194). Hvornår de 1-årige synger normalt, vides ikke.

Når sangen i ovennævnte, komplette form med fuld styrke, længde og toneegenart har lydt, har det i alle de tilfælde, hvor kønnet har kunnet konstateres, været hannen, der sang. Navnlig når sangen gives vedvarende af flere Natugler samtidig, får den sin fulde skønhed, som ligger ret fjernt fra, hvad jeg har hørt nogen hun præstere.

Sangtemaet kan dog også gives i en anden udførelse, som er fælles for de to køn, og som anvendes i andre situationer end hannens normale sang. Denne version er, sammenlignet med den normale sang, skurrende, ru og hos hunnen lidt højere i

tonen eller med mere fremtrædende, høje overtoner, ligesom temaet er mere sammenpresset, forkortet, oftest stigende til sidst i stedet for faldende og meget mere variabelt (ARVOLA, p. 12: 1c). Denne stemme lyder aldrig, som den rigtige sang, vedvarende over lang tid, men som regel kun en enkelt gang eller to.

Til gunst for denne konstaterede kønsforskel i sangtonens beskafenhed taler ALDEN H. MILLER's anatomiske undersøgelser (1934). Han viser hos 7 nord-amerikanske uglearter (*Strigidae*), at det lyddannende apparat (*Syrinx*) er forskelligt hos de to køn bl. a. derved, at broncheotrachealudvidelsen er større i absolut tværmål hos hannerne end hos de relativt større hunner. Hos *Strix occidentalis*, hvor hunnen er betydeligt større end hannen, fandtes *Syrinx* hos hunnen relativt meget lille, nemlig 24 % mindre end hos hannen. Hos den ottende, undersøgte art, *Tyto* (*Tytonidae*) fandtes ingen kønsdimorphi i *Syrinx*. Af BEDDARD's beskrivelser af *Syrinx* hos europæiske uglearter (1888) fremgår det ikke, om der er kønsdimorphi.

WAHLSTEDT (1959) skriver om stemmemæssig kønsforskel hos svenske ugler (p. 87) bl. a.: »Två uglearter har med säkerhet den egenheten, att honans läten är både likartade med och skiljaktiga från hannens, nämligen de bägge *Strix*-artarna kattuggla (*Strix aluco*) och slaguggla (*Strix uralensis*). Honan av bägge artarna har under speltiden ett läte, som är svårt att skilja från hannens, fränsett att det kan tyckas »tamare« och orient.« Dette stemmer for Natuglens vedkommende med mine iagttagelser.

Når LINDHARD HANSEN (1952, p. 161) skriver, »at begge køn kan frembringe alle former for natugleskrig«, så er det altså ikke i overensstemmelse med, hvad jeg mener om den normale sang.

Ved normal sang gentages stroferne oftest med en hyppighed af 2-4 pr. min. Uglerne sidder gerne så højt som muligt, hvorved lydene går forbløffende langt i forhold til deres styrke. Særlige egenskaber ved tonerne gør sig her også gældende, idet dybe toner, som der jo her er tale om, går længere end høje, der reflekteres fra blade, grene o. s. v. (MARLER, 1956). På Strødam hørte jeg på en stille nat 2 Natugler, der sang til hinanden alternerende med en indbyrdes afstand på 2,2 km over fortrinsvis åbent land. Under lignende omstændigheder sang 2 Natugler over helt åbent, vest-lollandsk agerland med en afstand af 2,4 km. Da jeg i begge disse tilfælde tydeligt kunne høre modpartens svar, når jeg befandt mig lige ved den ene af de tudende ugler, er der ingen tvivl om, at Natuglerne med deres fine høresans er i stand til at høre hinanden over langt

større afstande. I mange af de tilfælde, hvor en Natugle til iagttagerens forundring har ladet sin normale sang lyde vedvarende i en ganske bestemt retning og fra samme sted hele tiden, har måske fjerne svar lydt, blot uhørlige for det menneskelige øre.

For normal sang er følgende iagttaget i yngletiden:

a) Normal sang fra en ynglende han i sit territorium foranlediger som regel andre ynglende hanner til at svare med sang fra deres territorier og ofte til at nærme sig så langt, territoriegrænserne tillader. Langvarige sangkampe kan udvikle sig med deltagelse af mange ugler ud over landskabet.

b) På normal sang fra fremmede hanner reagerer en ynglende hun ikke, og der er for iagttageren ingen tvivl om, at hannens sang kendes individuelt af hunnen.

c) På normal sang fra egen han reagerer en ynglende hun normalt ikke, når sangen lyder jævnlige eller hyppigt, men i tilfælde af, at hannen efter lang tids tavshed begynder at synge, vil hunnen ofte reagere med omgående at kalde, selv om flere andre hanners sang lyder. Når hannen ved begyndelsen af natens aktivitet som sin første lydytring lader sangstrofen lyde, svarer hunnen således som regel omgående med *ki-vik*-skrig fra reden. En kort duet angiver ofte indledningen til parrets naturlige aktivitet. Det er ofte iagttaget ved reden, hvorledes hunnen har påhørt hannens fjerne, ivrige og langvarige sangkampe med nabouglerne uden reaktion af nogen art. Men blot et enkelt *ki-vik* fra hunnen har fået hannen til straks at blive tavs, for efter nogen tid at bringe bytte til hunnen.

d) Der blev i nogle tilfælde gjort iagttagelser, der tyder på, at en uparret, territorial han har tillokket en parringsvillig hun ved sin normale sang. Sikre iagttagelser over pardannelse har jeg ikke kunnet gøre, dels fordi mine besøg tidligere end marts har været meget få, og dels fordi Natugleparrene kun for norges vedkommende dannes om foråret. Dertil kommer, at uglerne tidligt på sæsonen (marts) er så urolige i deres aktivitet, at det i en tæt bestand, som den omkring Strødam, er meget vanskeligt at holde rede på de forskellige par. Individuer, der ikke får held til at yngle på området, synes at gøre billedet endnu mere broget i det tidlige forår. Nogle individer kan dog fremvise tendens til pardannelse på et så sent tidspunkt, at de omkring-

boende par er langt henne i rugningen eller endog har unger, hvorved forholdene er roligere og mere overskuelige for iagt-tageren.

Et eksempel:

I 1959 var der et af territorierne (I) på Strødam, hvori der ikke blev ynglet. Hannen sås og hørtes dog meget, idet den hævdede territoriet ved ivrige sangkampe mod naboerne langs de usynlige grænser. Men den sad også ofte lige ved det tidligere anvendte redetræ og sang kraftigt og vedholdende. Ingen hun var hørt eller set, og reden var tom. Den 4. maj kl. 22,06 havde den således sunget ved redetræet i 10 min., da den pludselig lettede og fløj, stadig tudende, over til et fritstående træ, hvor den blev modtaget med den høje, klingende trille-stemme samtidig med, at den dalede ned til den nyankomne i svæveflugt på stive, svirrende vinger. Et voldsomt skrigeri af allehånde lyde fra de 2 fugle fulgte, hvad der tydede på, at parring foregik eller blev forsøgt. Mange gange i samme forår hørtes lignende lydscenerier fra dette territorium.

e) Fremmede Natugler er meget ofte set opholde sig på et yngtterritorium uden tilsyneladende at reagere – det tidlige forår undtaget – på sang eller andre lyde fra de i territoriet ynglende ugler. På visse yngleterritorier er det konstateret, at ikke-ynglende individer har konstant ophold for kortere eller længere tid, og hvis blot de holder sig i territoriernes perifere områder, bliver de stort set ignoreret af ynglefuglene. De færdes som regel lavt og skjult og er meget tavse. Hvis en sådan kommer for nær til det centrale område, hvori reden findes, bliver den ganske vist, hvis ejeren opdager den, jaget væk og flygter villigt med lange, jamrende skrig, som er karakteristiske for kamp og flugt. Det er ofte overværet, hvorledes sådanne individer har forladt deres dagskjul, der lå inden for et yngleterritoriums grænser, og uden deltagelse tavst har påhørt intens uglesang af ynglefuglene fra begge sider.

Natuglens normale sang synes således at fremvise lighedspunkter (analogier) med sangen hos mange sangfugle. Den gives kun af hannen og kun – eller langt overvejende – inden for territoriet. Den fungerer som territorialt hævdelingsmiddel over for artsfæller. Den kulminerer, før rugningen er begyndt. Den synes at tillokke hunner i parringsstemning til et i forvejen etableret territorium.

Den ufuldstændige sang

Den tidligere nævnte ufuldstændige, afkortede og undertrykte udgave af sangen, som kan høres fra begge køn, men langt overvejende høres fra hannen, synes i sine funktioner at træde i stedet for eller at ligge nær op til den almindelige kalde- og kontaktstemme.

Med denne stemme

a) annoncerer hannen som regel sin ankomst med bytte til et sted i redens nærhed. Hunnen svarer og kommer omgående til stedet.

b) kan hunnen (sjældent) spontant kalde fra reden, og hannen reagerer ved at bringe bytte.

c) kan den gamle fugl (oftest hannen?) kalde, når den søgende bringer føde til ungerne i territoriet, og disse i det pågældende øjeblik er tavse. Ungerne skrigger straks op og flyver (hvis de kan) mod den voksne.

d) kan den voksne ugle ytre sig under aktivitet om dagen, men kun sagte og sjældent og hovedsageligt ved forstyrrelser. Svar med samme stemme lyder nu og da i nærheden, men her lader iagttageren sig let vildlede, hvad følgende hændelse viser:

Den 26. april 1958. Strødam. Terr. I: Da jeg kl. 12,35 i strålende solskin passerede de store ege i skovbrynet, hørtes Solsorte (*Turdus merula*) o. a. dagfugle give alarm inde i underskoven. Ved at se derind opdagede jeg en Natugle, der sad frit på en lav gren tydeligt generet af situationen. Mens jeg på nogen afstand betragtede uglen, lød næsten lige over mit hoved – blot en enkelt gang – den korte, sagte tuden, som Natuglen anvender under dagaktivitet. Da jeg undersøgte egegrene over mig for her at opdage endnu en Natugle, blev jeg opmærksom på en Skovskade (*Garrulus glandarius*), der røbede sig ved et par af sine karakteristiske, skarpe skrig. Mens jeg nu så på Skovskaden, tudede den til min forundring et par gange med en påfaldende nøjagtig imitation af Natuglens stemme. Natuglen, der hele tiden havde været tavs, sås stadig inde i skoven. (På Strødam hørtes Skovskaderne ofte skrike som Musvågen (*Buteo buteo*).) Ved en senere gennemgang af litteraturen fandt jeg skovskadens imitation af bl. a. Natuglens stemme beskrevet af GOODWIN (1956), der påpeger, at Skovskaden undertiden kan give denne stemme netop ved synet af en Natugle.

Andre lyde

De her nævnte lydytringer er så variable, eller er hørt under så vanskelige iagttagelsesforhold eller har lydt så forholdsvis

sjældent, at det ikke har været muligt at henføre dem til bestemte funktioner.

Under hannens ret sjældne besøg på reden i rugetiden har hunnen undertiden modtaget den med et kraftigt, ophidset *ui-ui-ui-ui-ui*, der også kan antage formen *au-au-au-au-au* og må antages at være identisk med ARVOLAS 3-stemme (p. 12).

I tilfælde, hvor ungerne har været bragt til tavshed af forældrenes farestemmer, er flere gange hørt nogle ganske sagte, bløde lyde fra hunnen: *bii*, *biii* og *byy*, *byyy*. På disse har ungerne reageret ved atter at bevæge sig og genoptage deres skrigen.

Når magerne færdedes nær hinanden ved reden uden kraftige skrig, hørtes de ofte at gentage en meget svag lyd: *duk*, *duk*, *duk*, som kun var hørlig på få meters afstand. Måske disse signaler orienterer magerne om hinandens tilstedeværelse eller bevægelser i meget tæt mørke eller i andre situationer, hvor fuglene har vanskeligt ved at se hinanden f. eks. ved den enes ophold i redehulen. De voksne ugler kunne også ofte lade denne stemme lyde, når de ankom til reden, hvori der var unger.

To territoriale hanners normale sang kan høres at gå over i lange, skurrende tudelyde som f. eks. *ujuuuui* eller *kjuuuuii* eller *uuuuijii*, når de to fugle under truen kommer hinanden særligt nær, og de korrekte *ki-vik*-signaler kan i mange forskellige situationer ændre sig til langtrukne *ki-ææææk* og *kiæææææ* o. a. varianter. Disse og lignende lyde kan kædes sammen med andre af Natuglens stemmer, så de lange, variable blandingsstemmer opstår.

I overensstemmelse med ARVOLA har jeg fundet disse stemmer særligt knyttede til jagning, flugt og truen. Regulær kamp mellem artsfæller har jeg dog aldrig set i naturen. Ligeledes har jeg fortrinsvis hørt disse stemmer i territoriernes perifere dele, navnlig hvor åbent land og rydninger udgjorde særligt søgte fourageringssteder. Men de er også hørt i eller nær ved reden i forbindelse med fødeoverbringelse, formodede parringsforsøg og jagning af artsfremmede fjender og artsfæller.

De synes således især at være knyttet til situationer, hvor 2 ugler kommer hinanden nær, og hvor forbigående konflikt må tænkes at herske mellem tendenser til flugt, angreb, parring eller fødeoverbringelse.

Modsat ARVOLA har jeg ikke med sikkerhed set noget, der tydede på, at ytring af blandingsstemmer skulle kunne opfattes som overspringshandlinger. I øvrigt henvises til ARVOLAS detaljerede behandling af disse stemmer, hvor en række eksempler gives (tavle III).

Natuglens mange lyde i yngletiden kan således ifølge mine iagttagelser inddeles i mindst 10 grundstemmer, som varierer noget individuelt. Yderligere variation fremkommer ved, at de fleste af stemmerne kan udstødes med forskellig intensitet, som svarer til gradforskelle i den samtidige adfærd. Nogle af stemmerne kan gå jævnt over i hinanden igennem lydytringer, der lydligt er mellemformer imellem grundstemmerne, og som ledsager adfærdsformer, der danner overgang mellem de til grundstemmerne knyttede adfærdsformer. Dertil kommer, at forskellige stemmer – navnlig intensitetsvarianter af og overgangsformer mellem grundstemmerne – kan gives i hurtig rækkefølge efter hinanden i mange kombinationer, som det er tilfældet i de lange blandingsstemmer.

Ungernes stemmer

Kun 4 forskellige stemmer er hørt fra ungerne i tiden fra klækningen til hen i august, altså i størstedelen af den tid, da de opholder sig i territoriet og modtager føde fra forældrene. To af disse stemmer (1 og 3) genfindes uforandrede eller næsten uforandrede hos de voksne fugle, een (4) ændrer sig under udviklingen til de voksnes form, og een (2) har jeg ikke med sikkerhed kunnet homologisere med nogen stemme hos de voksne.

Smækken med næbbet

Denne lyd er hørt fra redeungerne tidligst fra deres 10. leve-dag til den dag, de forlader redehulen for at sidde frit i træernes grene. Ungerne udløser den ustandseligt hos hinanden i redetidens sidste afsnit, når de skubber til eller træder på hinanden i den snævre redehule. De reagerer på hinandens smækkelyde ved at trække sig lidt tilbage for en kort tid. Mod pludseligt opdukkende fjender giver de store redeunger lange serier af smækkelyde, inden de indtager dækstillingen og bliver tavse.

Redeungernes »kvidren«

I redetiden udstøder ungerne lige fra deres første levedag en fin pippende tonerække: *bibibibibi*, som minder om en bestemt del af Lærkens (*Alauda arvensis*) sang. Dunungerne giver straks denne kvidren, når moderfuglen, der varmer dem næsten døgnnet rundt, forlader reden på en af sine få og kortvarige udflugter. Jo længere tid ungerne ligger ubeskyttede, jo mere intenst lader de stemmen lyde. De blinde og ret ubevægelige dununger, hos hvem denne stemme er fremtrædende, giver den formodentlig som reaktion på kulde? Efterhånden som dundragten erstattes af mellemdragten (*Mesoptil*-dragten), og ungerne i stigende grad lades ubeskyttede mod kulden af moderen, udstøder de fortrinsvis den kvidrende trille som reaktion på hinandens skubben og berøringer. Efter ca. 21. levedag afsluttes hver trille som oftest med et smæk med næbbet. I redetidens sidste fase, da ungerne er meget urolige, og hver især prøver at tilegne sig pladsen i redehulens flyvehul, lyder denne stemme med den afsluttende smækkelyd fra den eller de unger, der på afgrundens rand bliver skubbet bagfra af deres søskende.

Fra de udføjne unger, der om natten mest holder sig i en vis afstand fra hinanden, har jeg ikke hørt kvidrestemmen, selv ikke når de har søgt sammen for at tilbringe dagen trykket tæt op ad hinanden.

Stemmen synes således at være udtryk for ubehag og er muligvis den juvenile forløber for de voksnes angrebsstemme, men da udviklingen ikke har kunnet følges hos de udføjne unger må dette dog anses for tvivlsomt.

Tiggestemmen

I det øjeblik en unge, der selv kan sluge hele byttedyr, får et sådant overbragt af en af de voksne, glider dens med stigende hastighed gentagne kaldeskrig (omtales nedenfor) over i nogle langtrukne, høje, hvislende pibelyde: *sisisisisi* eller *siiii, siiii, siiii*. Samtidig indtager ungen tiggepositur, d. v. s. den bøjer kroppen fremover til næsten vandret stilling, rejser fjerene ud fra kroppen således, at den synes tykkere, og svirrer med vingerne. Byttet tages med næbbet fra den gamle fugls næb, som holdes lavt. Ungen bliver tavs, så snart den har modtaget byttet og fjerner sig lidt fra stedet for med ryggen

til de tililende søskende at sluge byttet. Det er aldrig set, at ungerne forsøger at tage føde fra hinanden. Den voksne kommer lydløst til de skrigende unger og svæver øjeblikkelig bort igen, idet dens ophold er kort og ofte indskrænker sig til en brøkdæl af et sekund.

Tiggestemme og -positur er som nævnt bevaret hos den voksne hun, mens den voksne han ikke er hørt anvende denne stemme.

Kalde- og kontaktstemmen

Det er ungernes dominerende lydytring igennem hele afhængighedsperioden, men lyden ændrer sig en del under opvæksten. Den lyder, når ungen har forladt ægget, som en ganske svag, spæd piben, et noget langtrukket *sjiii*, bliver efterhånden kraftigere og antager karakter af et mere eller mindre tydeligt tostavelles, kortere signal, *sji-ii* eller *psji-ii*. Mens nogle ungers stemmer længe bevarer denne pibende form, ændrer andres sig til mere skarpe signaler som f. eks. *ijif*, *tikjiv* eller *gyjæk*. Denne store individuelle variation gør det muligt at kende de enkelte unger i et kuld på lyden. Stemmen, der lyder, som blev den presset frem med besvær, er ru og sammensat, idet den er rig på meget høje overtoner. Den lyder i august ved ungernes overgang til selvstændighed meget i retning af de voksnes klare kalde- og kontaktstemme, men på denne tid er ungerne nu meget tavse. I modsætning til MUIR (1954) har jeg ikke haft opmærksomheden henvendt på, at ungerne skrig skulle kunne deles i 2 typer (engelsk: 1/ *ke-serp* og 2/ *ke-suip*), men har blot bemærket den store variation endog i 4-kuld, der ikke er studeret af MUIR, da de i England, hvor hans undersøgelser er udført, er meget sjældne.

Mens de blinde dununger på mindre end 8–10 døgn lader deres piben lyde (sammen med den kvidrende trille) på alle tider af døgnet, hvis de forlades af hunnen, så begrænser de større redeunger i stigende grad deres lydytringer til døgnets mørke timer, som de voksne.

I redetidens sidste del og som udføjne til hen i juli udstøder ungerne disse skrig taktfast og stereotyp gennem størstedelen af natten, kun nu og da afbrudt af pauser.

Antallet af skrig pr. unge pr. min. varierer hos de udføjne fra ca. 5 til 15 under indflydelse af flere faktorer.

Nogle eksempler:

Fra et kuld på 4 unger, der havde været udføjne i 35 døgn, lød gennemsnitligt 38 skrig pr. min.

Fra et kuld på 4 unger, der havde været udføjne i 41 døgn, lød gennemsnitligt 26 skrig pr. min.

Fra et kuld på 4 unger, der havde været udføjne i 51 døgn, lød gennemsnitligt 30 skrig pr. min.

Taget i et groft gennemsnit vil der fra sådanne store kuld gennem størstedelen af natten lyde et skrig for hvert andet sekund.

Når en af forældrene nærmer sig kullet for at aflevere et bytte, accelererer skrighyppigheden, navnlig hos den unge, der får byttet. Dens i hurtig rækkefølge gentagne *psi-psi-psi* går jævnt over i tiggestemmen.

På meget stille nætter i maj-juni har jeg ofte kunnet høre normalt skrigende unger på mere end 500 m's afstand i skov med lysninger.

Døgnrytmen

Ses bort fra de spæde dununger, så følger ungerne i deres skrigvirksomhed med stigende sikkerhed den for arten almindelige døgnrytme (se LINDHARD HANSEN, 1952). Som gennemsnit af 39 aftenobservationer begyndte ungerne kaldeskrig 32 min. efter solnedgang, varierende fra 2 min. før til 109 min. efter. Som gennemsnit af 29 morgenobservationer ophørte ungerne lyde 19 min. før solopgang, varierende fra 54 min. før til 33 min. efter.

På skyggefulde steder, som f. eks. under løvbærende bøgekroner, fortsætter lydene længere om morgenen og begynder tidligere om aftenen end under lysere forhold. I mange tilfælde er det om morgenen iagttaget, hvorledes de i åben bevoksning siddende unger blev tavse, mens deres søskende inde i skovens mørke kaldte støt videre – undertiden endog efter solopgang.

I storskov af bøg forholdt et kuld på 3 unger i reden sig således: På 4 dage lige inden 4.-6. maj 1959, da bøgen sprang ud, begyndte ungerne at skrig gennemsnitligt 47 min. efter solnedgang, mens de lige efter løvspring, ifølge 6 observationer,

begyndte gennemsnitligt kun 13 min. efter solnedgang. Denne store forskydning kan ikke blot være tilfældig eller et resultat af ungerens udvikling i den forløbne tid, da ændringen skete brat, men må skyldes den nedsatte lysintensitet. (Antal min. efter solnedgang: 47, 35, 53, 52, løvspring, 21, 21,15, 19, ÷ 2 og 3).

H. RÄBER (1954), der holdt Natugleunger i fangenskab, kunne ikke vende disses døgnrytme. De sov og soled sig tavse dagen igennem, men var meget aktive om natten, skønt de kun blev fodret om dagen. Også HUBL (1952) fastslog denne stædige holden fast ved døgnrytmen hos Natuglen i fangenskab, mens hans Slørugler (*Tyto alba*) og Kirkeugler (*Athene noctua*) var lysvågne dagen igennem.

Diskussion

Stemmens motivation er sammensat, hvad også MUIR (1954) fremhæver. En analyse alene baseret på feltiagttagelser er derfor meget vanskelig. Den er utvivlsomt bl. a. udtryk for sult, hvilket også almindeligvis antages og afspejler sig i dens betegnelse på forskellige sprog (Bettelruf, food cry). En unge bliver således efter et måltid tavs i kortere eller længere tid, mens dens søskende skriger videre. Inden der er gået 1-1½ time, vil en fodret unge som regel skribe igen, mens en af de andre unger i mellemtiden er bragt til tavshed med et bytte o. s. v. I modsætning til MUIR har jeg ikke med sikkerhed kunnet iagttage, at de gamle ugler har bragt hele deres udfløjne kuld til tavshed ved fodring. Det er måske af betydning, at de 3 engelske kuld var på 1, 2 og 3 unger, mens de af mig iagttagne var på 3 eller 4 unger. Når alle unger i et kuld var tavse, stod dette ikke i noget klart forhold til deres skønnede mæthed. Det blev tværtimod ofte set, at de een for een faldt til ro og blev tavse, selv midt om natten, uden endnu at have modtaget føde den pågældende nat, eller at skrighyppigheden steg først på natten, skønt ungerne blev fodret. Som nævnt ovenfor var ungerens tendens til at skribe på trods af dagslyset større om morgenen efter nattens fodringer end om aftenen, hvor deres fødebehov må anses for størst. Nogen enkel relation til fødebehov har stemmen altså ikke. At den – som foreslået af flere forfattere – skulle stimulere forældrene til jagt- og fod-

ringshandlinger er muligt, men at en sådan stimulus ikke til stadighed er nødvendig, er ofte erfaret, når de gamle fugle har bragt bytte til ungerne, selv om disse var tavse.

Tavse unger vil straks skringe heftigt op, hvis de hører de gamle ugler kalde i nærheden. Samme virkning har synet af forældrene, navnlig når de, som ved fødeaflevering, kommer svævende målbevidst lige mod ungerne. Synet af det medbragte bytte er måske af betydning for udløsningen af ungernes skrig (MUIR, 1954), men er ikke nødvendigt, for hvis den gamle fugl, efter at have afleveret byttet til en af ungerne, ved sin bortflyvning passerer tæt forbi en af de andre, kan denne fremvise intensiveret skringen og endog tiggepositur med vingerysten, her altså udløst af den voksne fugl uden bytte. Hvis man med en finger banker eller skraber let på grene eller bark lige uden for redehullet, lyder straks intens skringen fra redeungerne, der normalt hører sådanne lyde i forbindelse med forældrenes landing ved reden.

Efter en tavs periode vil skrig fra en enkelt unge udløse stemmen hos de andre, selv uden for søskendeflokken, hvis nabokuld kan høre hinanden. Endog tilfældige lyde, der har lighed med ungernes skrig, kan virke som udløserer navnlig for unger, der endnu opholder sig i reden og navnlig efter lang tids tavshed, hvor tærskelværdien for stemmens udløsning er lav. Så tidligt som 1½ time før solnedgang hørtes således gang på gang nogle 15–19 døgn gamle redeunger skringe heftigt men kortvarigt op, hver gang en lokal Sangdrossel (*Turdus philomelos*) udstødte et bestemt, hæst skrig, der indgik i dens meget varierede sang. Tærskelværdien sank, jo mørkere det blev. Solsortens (*Turdus merula*) *siii*-stemme havde en lignende men mindre virkning.

Hvis en af ungerne i et Natuglekuld er kommet for langt væk fra sine søskende, og disse er tavse, vil den med eet eller nogle få skrig fremkalde deres øjeblikkelige svar, hvorved de lokaliseres, så den isolerede unge atter kan flyve hen til dem.

Hyppigheden af skrig fra en enkelt unge påvirkes af dens isolation eller afstand fra de andre. Jo længere den er væk, jo hyppigere skrigger den i forhold til hver enkelt af de samlede unger i kullet, selv om den ikke bliver forbigået med føde.

Når en sådan unge igen når hen iblandt sine søskende, falder dens skrighyppighed mod det normale. Hvis flere af ungerne i et kuld bliver tavse, kan de resterende samtidig høres at sætte deres skrighyppighed op.

Af MUIRS tællinger fra England (1954) fremgår det, at jo færre unger der var i kuldene (1, 2 og 3), jo hyppigere skreg hver enkelt, selv om antallet af fodringer pr. nat (ca. 3 eller 0) viste sig uafhængigt af kuldstørrelsen. En enlig unge skreg således relativt hyppigere, selv om den fik relativt flere måltider, eller, om man vil: Den skreg med relativt større hyppighed og fik relativt flere måltider.

Mens ungerne søger i retning af lydkilden, når de hører søskende skrige, er de ofte set at søge i den modsatte retning, når fremmede kuld er hørt skrige nærved. Skønt de store unger næsten ustandseligt strejfer om i forældrenes territorium, er overskridelser af grænserne kun sjældent set. Dette er i overensstemmelse med forholdene hos den engelske underart (SOUTHERN, VAUGHAN and MUIR, 1954).

Når Natugleunger pludseligt bliver tavse, kan det som nævnt skyldes forældrenes advarsels- og angrebsstemmer. Hvis disse ikke lyder, kan foranledningen være mennesker eller pattedyr af forskellige arter, der er kommet for nær, skældende dagfugle eller smådyr, der pusler på jorden. Store rolige dyr som Dådyr (*Dama dama*), kreaturer og heste ignoreres tilsyneladende helt.

Følgende biologiske funktioner for denne ungestemme forekommer mig herefter særligt nærliggende: Den

1) vejleder akustisk forældrene med føde til deres udføjne unger (MUIR, 1954);

2) bidrager til en hensigtsmæssig – normalt en ligelig – fordeling af føden mellem ungerne i et kuld (MUIR, 1954);

3) formidler søskendeflokkens stærke sammenhold; virker altså som social stemme (SOUTHERN, VAUGHAN and MUIR, 1954);

4) medvirker til at forhindre sammenblanding af nabokuld og bidrager således til at holde kuldene inden for forældrenes territorier (SOUTHERN, VAUGHAN and MUIR, 1954).

Territorier.

Ved et territorium forstås her et afgrænset område, hvori en han synger, og som forsvares af hannen mod artsfællers indtrængen. Foruden ved sang udøves forsvaret ved truen og flyvejagninger.

I hvert af de 4 år 1956–1959 blev Natuglernes territorialitet studeret i Strødam-området i yngletiden. Kendskab til artens forskellige lydtyper og i visse tilfælde individuelle ejendommeligheder ved disse, navnlig ved den normale sangstemme hos nogle af hannerne, dannede et nødvendigt grundlag for disse iagttagelser. Da der blev gjort sideløbende iagttagelser ved rederne, opnåedes et godt indtryk af magerens arbejdsdeling og en dertil knyttet forskel i territorialitet.

Selv om det i 1957 lykkedes at konstatere 3 ynglepar indenfor Strødam og at fastlægge store stykker af territoriegrænserne for disse par, lod det sig dog først i 1958 og 1959 gøre at indkredse territorierne (I–III) i deres helhed. Iagttagelsesområdet kom herved til også at omfatte Strødams nærmeste omegn, hvor yderligere 6 territoriale Natugler (4–9) omgav de 3 Strødam-territorier på alle sider undtagen på en strækning mod vest, hvor artens biotop ophører. I territorierne I–III fulgtes ynglevirksomheden i 1957–1959, mens 4–9 ikke blev undersøgt i så henseende ligesom disse territoriers indbyrdes og bortvendende grænser ikke blev fastlagt nøjere.

Da de fundne grænser eller brudstykker af grænser lå fast fra år til år eller skiftede beliggenhed så lidt, at variationerne ikke overskred de småforandringer, der blev konstateret inden for den enkelte ynglesæson, er her (fig. 1) kun gengivet situationen, som den var i 1959.

Grænsernes beliggenhed i trærige områder som f. eks. homogen storskov af bøg betingedes tilsyneladende helt af nabo-hannernes territorialitet. Her forekom alle 3 former for territorial adfærd. De konkurrerende hanner kunne under sang- og truekampe nærme sig hinanden indtil få meters afstand og derved fikse skarpe grænser, der også blev respekteret af den ene af parterne, selv om den anden ikke var til stede.

Andre steder var grænserne »naturlige«, idet de fulgte biotopens udkant. Helt åbne, dyrkede agre dannede således et

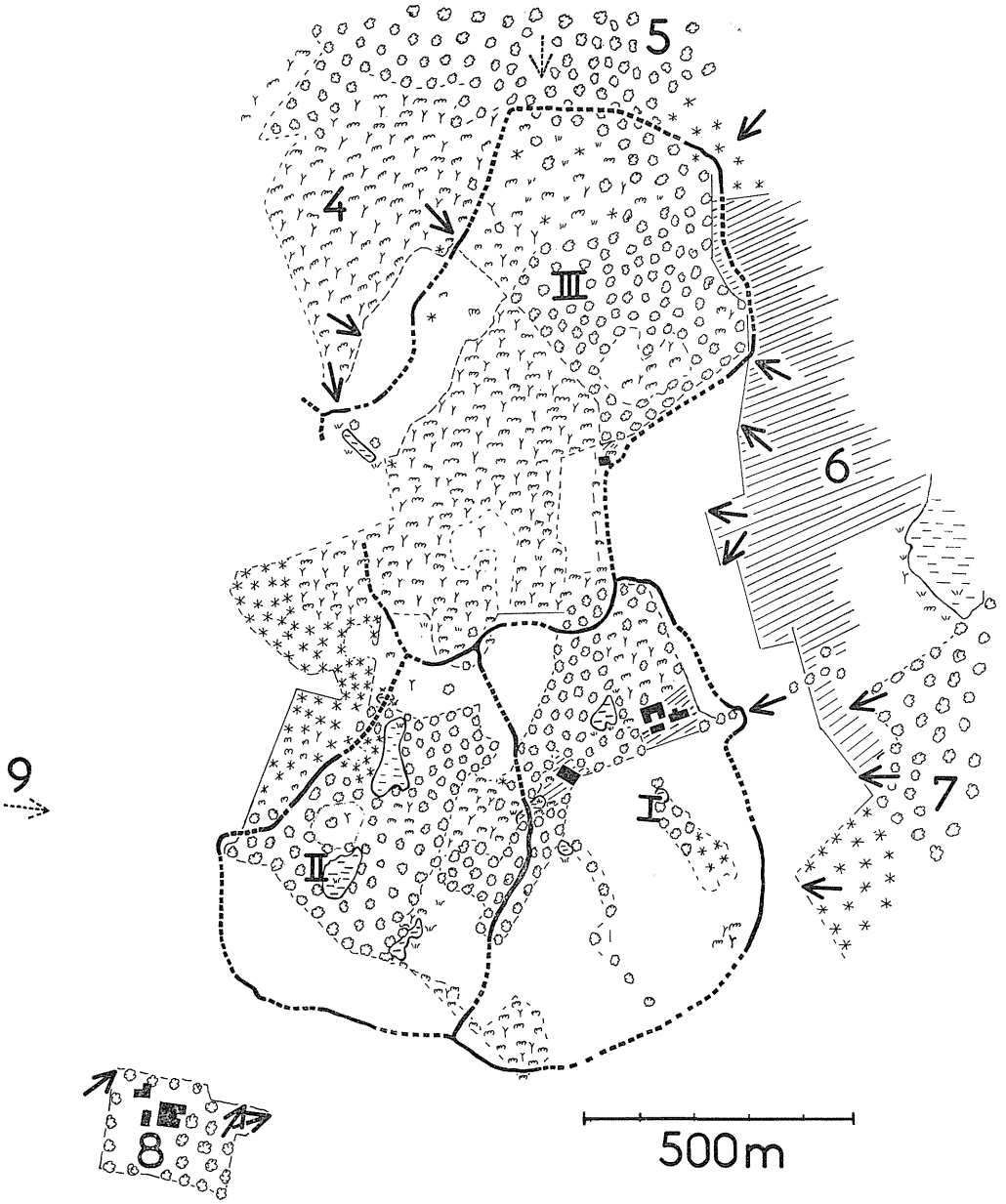
»no man's land« imellem territorierne I og III på den ene side og 6 og 7 på den anden. Grænserne løb her langs de yderste træer, hvorfra uglerne sang mod hinanden tværs over markerne. Kun hvor en allé førte over det åbne parti, kom uglerne hinanden nærmere, så truekampe og jagninger fandt sted, endog på nøjagtigt samme sted i alléen 2 år i træk.

I åbne områder med spredte småtræer, buske eller hegns-pæle, der benyttes meget som lureposter under fødesøgning, hævdedes grænserne mest ved flyvejagninger lavt over jorden eller ved truen. Hvor spredte træer af en vis højde fandtes, blev disse anvendt som sangposter, og deres placering var tydeligt medvirkende til at bestemme grænserne, der sådanne steder kunne have et noget slingrende forløb. Da de lyse, åbne partier med mange, lave lureposter er foretrukne til fouragering, kan der, hvor 2 eller flere territorier støder sammen i sådanne områder, være en betydelig trafik af ugler, både af de territoriale ynglefugle og af ikke-ynglende individer. Det store, åbne areal, hvori territorierne I, II og III mødes, var et sådant, meget søgt, jagtområde, bestående af fortrinsvis eng med hegns-pæle, åben nykultur og småkrat.

Territorierne II og 8 stødte sammen på åbne marker med talrige hegns-pæle. Grænsen markeredes her ved jagninger og

Fig. 1. Kortskitse over Strødam-området visende de territoriale Natuglers fordeling specielt i foråret 1959, men i det væsentlige også gældende for 1957 og 1958. I-III angiver redernes placering på de 3 territorier indenfor selve Strødam, som blev nøjere undersøgt. *Tyk streg*: Disse territoriers omtrentlige grænser. 4-9: De omgivende territorier, som ikke blev nøjere undersøgt. *Pile*: Stedet for og orienteringen af de omgivende hanners mest intense, territoriale sang imod territorierne I-III. De punkterede pile skal tænkes beliggende længere væk end angivet. *a*: Gammel løvskov af fortrinsvis bøg. *b*: Ungskov, tætte unge plantninger og krat. *c*: Ældre nåleskov af fortrinsvis gran. *d*: Gamle haver med mange store træer. Landsbybebyggelsen i kortets østlige del ikke angivet. *e*: Søer og damme. *Hvidt*: Åbne arealer d. v. s. meget åbne, unge træplantninger, enge, græsgange og agre.

Map of the Strødam area, showing the distribution of the territorial Tawny Owls, especially in the spring of 1959, but in all essentials applying also to 1957 and 1958. I-III indicate the placing of the nests in the three territories within Strødam which were investigated in detail. Solid line: The approximate limits of these territories. 4-9: The surrounding territories which were not examined in detail. Arrows: The place and orientation of the most intense territorial song directed towards territories I-III of the surrounding males. The dotted arrows are actually situated farther away than indicated. a: Old deciduous wood, mainly beech wood. b: Young growth, dense young plantations and scrub. c: Older coniferous wood, mainly spruce. d: Old gardens with many big trees. The village district in the eastern part of the map is not indicated. e: Lakes and ponds. White: Open areas, i. e. very open, young tree plantations, meadows, pastures, and fields.



a



b



c



d



e

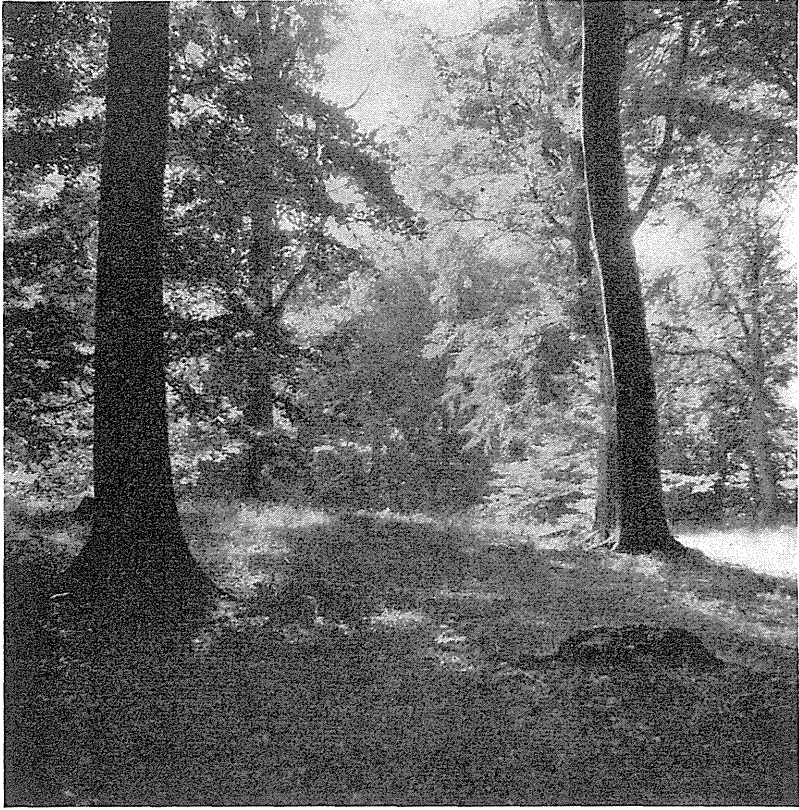
truen fra pælene, mens hyppige sangkampe fandt sted fra skovbrynnene, der her er adskilt med ca. 400 m. Fra det vestlige skovbryn i II sang hannen ligeledes mod en fjern han (9), der svarede fra en trægruppe ca. 1,1 km borte, men de 2 territorier stødte ikke sammen. I de mellemliggende, frodige enge omkring Pøleåen kunne andre Natugler fouragere uantastet, mens den vestlige grænse af territorium II blev påvist et stykke ude i engen, hvor artsfæller, der satte sig på hegnspælene, blev jaget indtil en vis afstand fra skovbrynet. Nord for 9, i det vidtstrakte, træfattige agerlandskab, fandtes ingen territoriale Natugler. I overensstemmelse hermed konstateredes ingen territorial adfærd i III til denne side, bortset fra enkelte sangkampe mod 9 over en afstand af ca. 1,4 km.

Selv om territorialitet er blevet iagttaget hos adskillige af de bedst kendte uglearter, byder den gennemgåede litteratur på ret få angivelser herom:

SOUTHERN (1954) fandt under sit flerårige studium af Natuglens føde, at den engelske race var strengt territorial i det skovområde (Wytham estate), hvor undersøgelsen fandt sted. Territorierne var på gennemsnitligt 60–70 acres (ca. 24–28 ha), d. v. s. på omkring 1/4 km². SOUTHERN, VAUGHAN og MUIR (1954) angiver gennemsnitsstørrelsen fra samme undersøgelse med lidt større variation, nemlig 50–80 acres (ca. 20–32 ha) og betegner grænserne som noget smidige. ARVOLA (1959) konstaterede, at Natuglens aggressive adfærd over for en stål-båndsoptager, der gengav 1-stemmen (her: »den normale sang«), og som førtes bort fra reden, ophørte der, hvor territoriegrænsen lå. LINDHARD HANSEN (1952) iagttog igennem 3 år, at Krenkerup slots nærmeste omgivelser, der for en del består af park med gamle løvtræer, var næsten konstant delt mellem 5 par Natugler. I »revirenes« grænseområder færdedes parrene ret frit, mens der overordentlig sjældent blev truffet mere end eet par i kernen af et revir. De omgivende, åbne marker blev betragtet som fælles jagtområde.

KUHK (1949) så i eet tilfælde noget hos Perleuglen (*Aegolius funereus*), der kunne tydes som territoriehævdende virksomhed i en afstand af 400–500 m fra reden. Ved andre lejligheder hørtes 2–3 hanner syngende nær hinanden.

WENDLAND (1957) så tegn på, at Skovhornugleparrene (*Asio otus*) i en bestand i Grünwald ved Berlin holdt fast ved deres »revirer« i mere end eet år. 5 af rederne var ca. 1500 m, 600 m, 900 m og 2000 m fra hinanden. (Afstandene mellem de 3 Natuglereder på Strødam var ca. 600 m, 1150 m og 1000 m). RICHTER (1952) fandt i et område en tæt ynglebestand af Skovhornugler. 3 beboede reder befandt sig i et afvekslende landskab med godt jagtterræn ikke mere end 100 m fra



P. VALENTIN JENSEN FOT.
 Fig. 2. Bøgeskov på ca. 150 år indgik i alle 3 territorier med ret ensartede arealer.
Beech wood about 150 years old was found in all three territories in rather similar proportions.

hinanden, og et fjerde par forsøgte at ruge 100 m fra disse. Forfatteren så tegn på, at der det pågældende år var næringsrigelighed og fremsatte den formodning, at arten udnytter gnavermaxima ved at yngle særlig tæt, næsten koloniagtigt, hvilket sås i overensstemmelse med individernes store indbyrdes fordragelighed ikke alene i vinterflokkene, men også i yngletiden.

MÄRZ (1952) anfører, at FIRCH i Amerika fandt 25 par af *Bubo virginianus* fordelt på 900 ha, d. v. s. et par pr. ca. 40 ha.

LOCKIE (1955) fandt Mosehornuglen (*Asio flammeus*) strengt territorial. Da det vigtigste byttedyr, Markmusen (*Microtus agrestis*) i april-maj var i et maximum på lokaliteten (England), var de mange territorier meget små: gennemsnitligt på 40 acres (ca. 16 ha). Da Markmusen i juni-juli gik stærkt ned i tal, forsvandt de fleste Mosehornuglepar, og de 2 tilbageblevne territorier var på 386 og 292 acres (ca. 155 og 118 ha).

WATSON (1957) viste, at Sneuglens (*Nyctea scandiaca*) yngleterritorier på Baffin Island i 1953 varierede inden for den samme dal med tætheden i lemmingbestanden. Hvor disse gnavere var hyppige, var der flest territorier, og de var på gennemsnitligt ca. 1 kvadratmile, det mindste på $\frac{1}{2}$ og det største på $1-1\frac{1}{2}$, mens arealet andre steder i dalen, hvor der var færre lemninger, var på 3-4 kvadratmiles. Grænserne var hen på foråret i juni ret godt fikserede, og nabouglerne kom ikke hinanden nærmere end ca. 200 yards.

I vedstående tabel 1 er anført nogle data for de 3 territorier på Strødam. Skønt de angivne mål kun gælder for 1959, så var forholdene i 1957 og 1958 – som nævnt – så lidt afvigende fra de senere, at disse til stadighed noget plastiske territorier uden væsentlige fejl kan regnes for uforandrede i de 3 nævnte år.

Territoriernes arealer på 35, 27 og ca. 50 ha må siges at være af ensartet størrelse sammenlignet med, hvad der er påvist for mange fuglearters vedkommende. Den virkelige varia-

TABEL 1.

Størrelse, biotop og ynglesucces på de 3 natugleterritorier (I-III) på Strødam.

The three territories (I-III) of Tawny Owl in Strødam, giving size of area, habitat composition and breeding success.

	I	II	III
Areal area..... ha	35	27	50
Omkreds <i>circumference</i> km	2,5	2,0	2,8
Største diameter <i>greatest diameter</i> km	0,9	0,75	1,05
Sammensætning af Biotop <i>composition of habitat</i>			
Gammel løvskov, mest ca. 150-årig bøg, i I dog også nogle spredte ege..... ha	7	11	10
<i>Old deciduous forest, mostly beeches about 150 years old, but in I also some scattered oaks</i> %	20	41	20
Unge, tætte plantninger, krat, haver og nogle mindre stykker med tæt nåleskov ha	5	3	27
<i>Young dense plantations, scrub, gardens and some small areas with coniferous forests</i> %	14	11	54
Åbne arealer (åbne nyplantninger, enge, græsgange, agre)..... ha	23	12	13
<i>Open areas (open new plantations, meadows, pastures, fields)</i> %	66	44	26
Søflader..... ha		1	
<i>Standing water</i> %		3	
Udføjne unger, iagttaget til ind i juli... 1957	4	3	4
<i>Fledged young, observed until about mid-July</i> 1958	0	3	0
1959	0	3	4

tionsbredde kan naturligvis ikke vurderes ud fra et materiale på kun 3 territorier. Forskel på arealerne er der dog, når det største er næsten dobbelt så stort som det mindste, og man kunne tænke sig, at en tilsvarende forskellig, territorial aktivitet krævedes af de pågældende hanner, der skal forsvare områderne. Det mest intense forsvar foregår imidlertid overvejende ved grænserne, hvorfor længden af disse (i forening med arealet) må være afgørende for territoriehævdelsens succes. De 3 grænselængder (2,5, 2,0 og 2,8 km) varierer betydeligt mindre end arealerne. Tager man endnu en faktor, der må være af betydning for territoriehævdelsen, i betragtning, nemlig antallet af territoriale artsfæller omkring det enkelte territorium, så fremviser I–III stor ensartethed med tal på henholdsvis 5, 4 og 5 (se kortet fig. 1). Nogle steder var – som nævnt – naboterritorier adskilt af helt åbne agre og marker, hvor ugleerne ikke sås. Sådanne steder blev grænserne lettere holdt end i de træ- eller pælerige områder, idet ugleerne her kunne nøjes med at synge. Subtraheres disse »naturlige« grænseafsnit fra den samlede grænselængde, fås et rigtigere udtryk for det »pres«, som territorieholderen er udsat for. For I og III bliver disse »aktive grænser« af meget ensartet længde, nemlig henholdsvis ca. 1,7 og 1,8 km. I territorium II var forholdene på dette punkt lidt uklare på grund af nogle vest for territoriet forekommende Skovhornugler (*Asio otus*).

Mange forsøg blev gjort på at se, om Natuglerne og Skovhornuglerne udviste territorialitet over for hinanden. Skovhornuglerne blev i sidste halvdel af april og i begyndelsen af maj 1959 ofte jaget bort fra de centrale dele af territorium II, hvor natugleungernes konstante piben syntes at virke meget tiltrækkende på dem. En Skovhornugle nærmede sig således igen og igen rede II fra nordvest. Hunnen her kunne give både fare- og angrebsstemmen eller gå til angreb, men forholdt sig mest tavs uden at vige fra sin vagt tæt ved reden med ungerne. Når hannen kom i nærheden, kunne det høres, hvordan den i stor affekt jagede Skovhornuglen bort mod nordvest, ofte så langt som til territoriegrensen 125–150 m fra reden. Her støder II op til granskov, Skovhornuglens foretrukne biotop, hvori Natuglerne ikke hortes eller sås meget. Skovhornuglen gav herunder, og også ofte som svar på Natuglernes lyde, det kraftige *uæu* eller *uææg*, som WENDLAND (1957) benævner som et udtryk for »stærk harme« (lebhafter Ärger). Natuglehannen hørtes aldrig anvende sin sang mod Skovhornuglerne, men gik altid til øjeblikkeligt angreb mod den ligeså øjeblikkeligt flygtende fjende. I 1957 sås Skovhornuglerne endog i parringsflugt inden for

territorium II's område. Hunnen »summede« og hannen fløj i kredse med klappende vinger den 2. april kl. ca. 20 til 21,20 ved et lille stykke nåleskov, hvori en tom rede dannede centrum for parrets bevægelser. De ynglende Natugler i II, hvis rede lå 270 m syd for, reagerede ikke på disse lyde, selv om hannen flere gange hørtes i nærheden, beskæftiget med at tude mod fjernere Natugler imod nord. Det må dog fremhæves, at der ingen unger kom ud af Skovhornuglernes forsøg på at yngle her, hvorimod unger af denne art blev hørt i juni i Strødams vestligste granskovs område ca. 300 m længere mod nordvest.

Endelig sås Skovhornuglerne i 1957 og 1958 fouragerende ude over det store, åbne parti, der ligger øst for det stykke granskov, hvori arten begge disse år ynglede (disse yngleforekomster er personligt meddelt mig af cand. mag. P. VALENTIN JENSEN). Kom de herunder for nær til Natuglerne, kunne de blive jaget bort af disse og flygtede da mod vest til granskoven. Til andre tider kunne de færdes helt uforstyrret i lysningen så langt mod øst som ind i I.

De 2 uglearter var altså i dette forstligt prægede landskab kun delvis adskilt ved deres forskellige biotopvalg. Heller ikke aggressivitet førte til effektiv isolation. Om territorialitet i almindelig forstand kan man ikke tale, da en sådan pr. definition kun udvises over for artsfæller (intraspecific territorialism).

Mellem-artslig, effektiv territoriehævdelse (interspecific territorialism) er beskrevet i nogle tilfælde, hvor det drejer sig om meget nært beslægtede, sympatriske arter som f. eks. 2 *Sturnella* spp. (LANYON, 1956), 3 *Charadrius* spp. (SLUITERS, 1954, SIMMONS, 1956), nogle *Oenanthe* spp. (SIMMONS, 1951) o. a.

Mange fuglearter viser aggressivitet over for en række, også ikke-beslægtede, arter inden for deres territorier, uden at det resulterer i nogen territorial isolation. Til sidstnævnte kategori synes Natuglen at høre i sit forhold til Skovhornuglen. Natuglen kunne inden for store dele af sit territorium udvise en aggressivitet over for Skovhornuglen, der var ligeså intens som den der ellers kun udvist over for artsfæller. Skovhornuglen flygtede altid villigt, men manglede den hæmning, der karakteriserer artsfæller med hensyn til fortsat at trænge ind i hinandens territorier. Nær reden eller ungerne blev Skovhornuglerne angrebet som andre dyr, der kan betyde en fare for yngelen, blot særlig voldsomt og konstant. Om aggressiviteten skal opfattes som en fjendereaktion (predator reaction), eller om der er tale om fødejagninger på grund af de 2 arters overlappende økologi eller en kombination deraf, har ikke kunnet afgøres. Den mulighed foreligger også, at Skovhornuglen besidder nogle træk i sin morfologi eller adfærd, der tilfældigt virker som udløser for Natuglens territorialitet.



Fig. 3. Parti af græsgang med spredte, gamle ege dannede redelokaliteten i territorium I. Efterhånden som ungerne (1947) forlod reden i træet til højre trak de over i bøgeskoven, hvis udkant skimtes i baggrunden til venstre.

Part of a pasture with scattered old oaks constituted the nesting locality in territory I. Gradually as the young (1947) left the nest in the tree to the right, they moved to the beech wood, the edge of which can be seen in the background to the left.

Selv om territorium II således ikke blev forsvaret mod artsfæller langs sin nordvestlige grænse, kan denne dog, på grund af de mange jagninger af de artsfremmede ugler, anses for »aktiv«, ja til tider krævende mere af den forsvarende han end de »aktive« grænseafsniit, der over for artsfæller ofte kunne hævdes med sang alene. Medregnes dette grænsestykke til territorium II's »aktive grænse« bliver denne på i alt ca. 1,7 km ligesom I's og kun ca. 100 m kortere end den tilsvarende længde for III. Og medregnes Skovhornuglen i antallet af omgivende ugler, mod hvilke forsvar skal ydes, nås for II's vedkommende tallet 5 ligesom for de 2 andre territorier.

Skønt de fundne tal for arealer og grænselængder er behæftede med usikkerhed, viser de dog, at nogle af de betingelser, hvorunder Natuglerne i I, II og III hævdede deres territorier, var påfaldende ensartede trods de betydelige forskelle, bl. a. i areal.

Magernes pligter i rugetiden og i ungerens redetid er stærkt delte. Mens hannen i denne tid bringer føden til familiens underhold fra fourageringssteder, der ofte ligger fjernt fra reden, samt forsvarer de lange grænser mod artsfæller, så holder hunnen sig strengt til reden og dennes nærmeste omgivelser. Man kan således i denne periode tale om et ydre territorium, hvori hannen færdes, og hvori hunnen ikke (eller kun sjældent) viser sig, og et indre territorium omkring reden, hvori hunnen har konstant ophold, mens hannen, navnlig i rugetiden, har en udtalt tendens til at holde sig udenfor. En skarp grænse lader sig vel ikke fastlægge, bl. a. af den grund, at dens beliggenhed afhænger af situationen. I 2 territorier lå denne flydende grænse 40–70 m fra reden. Hertil bragte hannen bytte, og hertil kom hunnen ud fra reden for at modtage det. Hannens dagskjul var nær denne grænse, og herfra lød hannens farestemme, når en farlig fjende nærmede sig reden. Inden for denne omtrentlige afstand blev uønskede fjender angrebet eller bortjaget af hunnen eller af begge mager, så længe der var unger i eller ved reden, som det er nævnt under omtalen af fare- og angrebsstemmerne. Fremmede Natugler kom meget sjældent her og blev jaget voldsomt, hvis det skete.

I ægtiden ruger hunnen døgnet rundt, afbrudt af udflyvninger for at modtage bytte fra hannen og af 1 eller 2 natlige udflugter af op til 15–30 min.s varighed, hvorunder den bl. a. gylper og udtømmer sig, og det er ofte fastslået, at hunnen herunder har siddet lydløst inden for det nævnte område.

Foruden under forsvar kan hannen også komme i det indre territorium for at aflevere bytte til hunnen i selve redehulen. Dette er iagttaget i tiden lige omkring æggenes klækning, hvor hunnen ligger så fast, at den i stedet for at flyve ud blot bliver liggende eller ligefrem kalder hannen til reden. I denne periode kunne jeg om dagen entre op til den rugende hun i rede II (1958 og 1959), ja endog berøre den, uden at den gjorde tegn til flugt eller forsvar. Hannens undertrykte tuden lød imens fra skiftende steder omkring redetræet.



Fig. 4. Tårnskjul ved redetræet i territorium II.
Hide at the nest tree in territory II.

Efterhånden som ungerne varmeregulering bliver bedre gennem anlæggelsen af mellemdragten (dette sker iflg. HEINROTH (1928) fra den 8. levedag), tiltager hunnens ophold uden for reden, men den synes stadig at forblive i det indre territorium. Når hunnen er ophørt med at partere føden, flyver hannen i stigende grad direkte til ungerne med bytte. Modsat hunnen gør den herunder ingen ophold, men kaster blot byttet ind i reden uden at folde vingerne sammen. Omkring det tidspunkt, da ungerne ca. 1 måned gamle er i begreb med at forlade reden, holder hunnen sig særlig tæt ved disse, og dens fare- eller angrebsstemme kan udløses – og derved røbe dens tilstedeværelse for iagttageren – ofte ved den mindste foranledning.

Det er en meget farlig tid, da ungerne flyver mildest talt mangelfuldt og derfor mest klatrer og basker omkring, og selv om de i deres bevægelser stræber opefter, havner de dog ofte på lave grene eller på jorden, hvor Ræves (*Vulpes vulpes*) og Grævlingers (*Meles meles*) hyppige afpatruljeringer gør et effektivt forsvar – og dermed en af de gamle uglers tilstedeværelse – særligt påkrævet. Det lykkedes mig ikke med bestemthed at fastslå, hvornår hunnen begyndte på selvstændig jagt eller i det hele taget at begive sig uden for ungernes nærmeste omgivelser, men det blev fastslået, at hunnerne ved 3 forskellige kuld holdt vagt store dele af natten, indtil ungerne alle havde været udflyjne i nogle dage og bevægede sig med større sikkerhed i træerne.

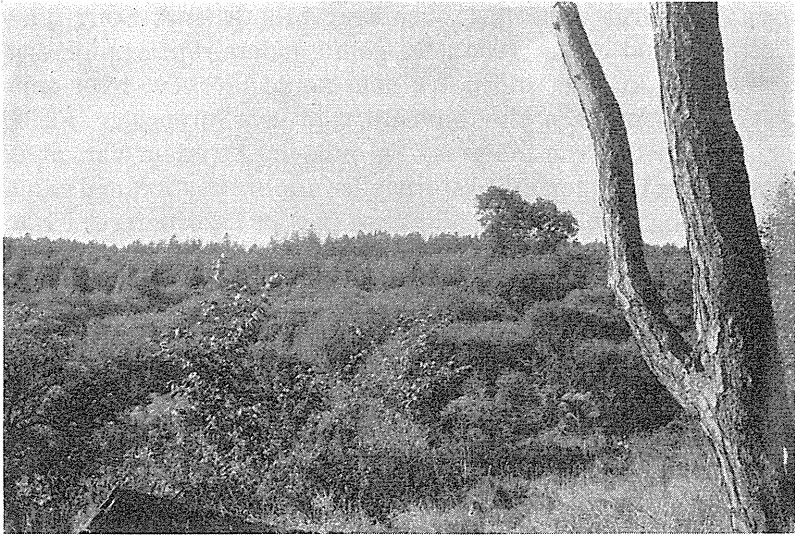
Når ungerne flyver nogenlunde godt, bringer begge forældre dem føde, tilsyneladende helt uafhængige af hinanden, bortset fra at den ene kan ses at sætte sig ventende, indtil den anden har afleveret sit bytte og atter fjernet sig fra ungerne. Fra dette tidspunkt ses forældrene kun ved ungerne under overbringelse af bytte og i tilfælde af fare.

Efter ungernes udflyvning ophørte al tilknytning til reden indtil næste ynglesæson. Som redekongurrenter konstateredes Egern (*Sciurus vulgaris*) og Allike (*Coloeus monedula*). I et tilfælde overtog en Natugle en kløft imellem nogle svære stammer til dagskjul efter først at have dræbt en Skovskade (*Garrulus glandarius*), som lå på æg der. Nogle rester af Skovskaden lå omkring træet, andre fandtes ved det pågældende uglepars redetræ.

Biotopen.

Natuglen synes ikke i sit valg af levested at være særlig ensidig. Artens tilhold i centrum af storbyer og ved landejendomme, isoleret beliggende på åbent agerland, viser dette. For imidlertid at kunne skelne imellem sub-optimale og optimale biotoper bliver det nødvendigt at vide mere om bestandens tæthed og ynglesucces over flere år i forskellige biotoper.

Strødams yngleterritorier viste sig med hensyn til biotop ret ensartede. Hele området er – som nævnt i indledningen – et skovrandsområde, hvor bestande af gamle løvtræer afveksler med talrige, mere eller mindre åbne, delvis udyrkede partier.



P. VALENTIN JENSEN FOT.

Fig. 5. Lave, tætte krat dækkede en stor del af territorium III.

Low, dense scrub covered a great part of territory III.

En skarp inddeling i arealer med forskellige vegetationstyper støder naturligvis på vanskeligheder og beror ofte på et skøn. Under indflydelse af de mange feltiagttagelser over uglernes aktivitet i områder af forskellig type fandtes det relevant (og overkommeligt) at foretage en grov inddeling i 3 hovedtyper (se tabel 1, p. 28) inden for yngleterritorierne (I–III):

1. Gammel løvskov, langt overvejende homogen bøgeskov på ca. 150 år (se fig. 2) samt i I en gruppe af spredte ege (se fig. 3). Her fandtes redehullerne i svære stammer af henholdsvis eg (se fig. 7) og 2 bøge (se fig. 4). De rugende hunner havde i alle tilfælde frit udsyn til jorden igennem flyvehullet, når de lå på reden. Denne type syntes at være den foretrukne (også set på andre lokaliteter) blandt skovens mange muligheder. Højden over jorden var fra $5\frac{1}{2}$ til 9 m. Ungerne holdt sig i 2–3 måneder efter udflyvning inden for den gamle bøgeskov, idet de dog i timerne omkring midnat i stigende grad søgte ud i lysere partier som f. eks. rydninger med overstandere. Fra rede I i den isolerede og meget åbne gruppe af ege søgte ungerne (1957) straks efter at have forladt reden (omkring den 5. maj) ca. 250 m bort over i den lukkede bøgeskov, hvor de forblev, indtil

observationerne ophørte i slutningen af juli (sml. SOUTHERN, VAUGHAN and MUIR, 1954). De gamle uglers ret hyppige dagjagter blev kun set inden for den gamle løvskov, hvor småtræer i underskoven blev anvendt som lave lureposter. Fælles for alle territorierne inden for og omkring Strødam var, at de havde deres tyngdepunkt i større eller mindre partier med gamle løvtræer, og omvendt var alle disse partier inkorporeret i Natugle-territorier.

2. Unge, tætte plantninger af løv- og nåletræer, samt buskadser og dele af nogle haver havde alle karakter af »krat« (se fig. 5). Hvor dette er tættest er uglerne afskåret fra flyvende at slå ned på jorden, hvor hovedmængden af byttedyrene på Strødam blev taget. Jagt på fugle blev set tydeligt en del gange her. Natuglerne slog herunder ned i krattet fra overstandere mod småfugle, når disse i morgendæmringen begyndte at røre på sig. Udnyttelsen af de tætte krat var dog næppe af større betydning for de ynglende ugler, der i ungetiden som oftest fløj hen over dem i fast rutefart mellem storskoven og de åbne partier. De ikke-ynglende Natugler var derimod henvist til krat og kratagtig ungskov, hvorfra de endog i det tidlige forår søgte at hævde små territorier imellem og inden for de store, hvorunder de dog blev helt domineret af de senere ynglende ugler. Sådanne ikke-ynglende fugle var konstant til stede (ca. 2-3 i III's sydlige del, hvor tætte, kratagtige nyplantninger optog ca. halvdelen af territoriets areal. Nogle stykker holdt også til langs grænsen mellem I og II i et mindre område med buskadser og tæt ungskov, og atter nogle holdt til i 4's sydlige del, der fortrinsvis var dækket af »krat«.

3. Åbne arealer indgik i alle 9 territorier. I I-III, som især blev undersøgt, kunne disse områder igen underinddeles i flere typer, efter hvor åbne de var, men en beregning af disse typers arealmæssige fordeling viste sig umuligt at gennemføre med blot nogenlunde sikkerhed, da alle overgange fandtes. Natuglens særlinge jagtteknik medfører, at sådanne områder udnyttes i vidt forskellig grad. Under jagten sætter Natuglen sig nemlig så frit som muligt, oftest i 1-4 m's højde, hvorfra nedslaget foregår ret stejlt. Nedslag fra luften efter en ganske kort svirreflugt kan ses nu og da, men kan ikke medføre nogen større udnyttelse af de helt bare partier.



P. VALENTIN JENSEN FOT.

Fig. 6. Åbent parti med spredte småtræer og en permanent, vild bundvegetation af fortrinsvis græsser. Sådanne områder blev i alle 3 territorier flittigt anvendt af Natuglerne til fouragering.

Open part with scattered young trees and a permanent wild bottom vegetation, principally grasses. In all three territories such areas were much used by the Tawny Owls for foraging purposes.

I de i tabel 1 (p. 28) anførte, åbne arealer indgår således følgende typer:

a) Åbne, soleksponerede partier med permanent, naturlig vegetation, fortrinsvis græs, og mange, men spredte småtræer, buske og pæle, hvorpå ugerne kan sidde lavt. Disse områder var – som nævnt – meget søgte som fourageringssteder, navnlig efter bøgeskovens løvspring (se fig. 6).

b) Bare partier, som ugerne kun kan udnytte effektivt i zoner langs hegn og skovbryn. Disse områder fungerede som græsgange for husdyr. I et stort, indhegnet stykke i I gik året

rundt yderligere en rudel Dådyr (*Dama dama*), der bidrog til, at græsset dér i perioder kunne være så stærkt afbidt, at en bestand af smånavere var vanskelig at påvise (se fig. 7). Andre steder, som dele af I og II, fandtes:

c) Agre, som i en lang periode efter forårsplojning ikke kunne byde uglerne på meget ud over insekter og regnorme, og som ligeledes kun kunne udnyttes langs hegnene.

Territorium I rummede de største, åbne arealer, idet disse beregnedes til 23 ha eller 66 % af territoriet. Størstedelen heraf tilhørte dog typerne b og c, som altså bød på ringe fourageringsmuligheder, mens territorierne II og III begge rummede betydelige partier af type a, hvor uglerne hyppigt sås på jagt.

4. Endelig indeholdt I og II nogle damme, hvis vandflader udgjorde mindre end 1 % af arealet i I, mens de i II dækkede ca. 3½ %. Fisk og padder blev ikke påvist som føde for Natuglerne på Strødam.

Fælles for de 3 territorier (se tabel 1) var således de ret ensartede arealer af gammel løvskov (henholdsvis 7, 11 og 10 ha), der navnlig i det mindste territorium (II) optog en væsentlig del. Ligeledes rummede de alle 3 et vist indhold af de halvåbne partier, der sås meget anvendt til fouragering. De områder, som i ringeste grad, eller slet ikke, kunne anvendes til fouragering og som ikke bød på hule træer til redebrug (»krat« og bare flader), indgik med de største partier i de 2 største territorier (henholdsvis III og I), mens de kun indgik med mindre stykker i det lille territorium II, hvis areal til gengæld var noget reduceret af nogle damme.

Om der er nogen klar relation imellem biotopen og territoriets størrelse må fremgå af et større materiale. Det er endnu ikke lykkedes mig i Nordsjælland at finde territorier, der helt lå inden for ubrudt skov, til belysning af dette spørgsmål. Sådanne fandtes til gengæld af SOUTHERN (1954) under studiet af en engelsk natuglebestand, hvis territorier, for en dels vedkommende, lå helt inden for egeskov. Det omtales dog ikke, om de skulle være mindre end de af territorierne, der lå delvis uden for skoven. En sammenligning imellem disse engelske og de nordsjællandske territoriers arealer vil længere fremme blive set i relation til ynglebestandenes tæthed i de 2 områder.



Fig. 7. I forgrunden de store ege, hvori reden i territorium I fandtes. I baggrunden ses udstrakte, helt træløse græsgange, som af Natuglen ikke kan udnyttes effektivt til fouragering.

In the foreground the big oaks in which the nest was found in territory I. In the background are seen extensive pastures, which are completely devoid of trees and which cannot be used effectively for foraging by the Tawny Owl.

Føden i yngletiden.

Der skal ikke på dette sted bringes nogen større bytteliste, men blot ved hjælp af en stikprøve vises, hvilke byttedyr der på den omtalte biotop væsentligst indgik i Natuglernes ernæring. Et større, indsamlet materiale af gylpboller blev reduceret til 80 stk. på en sådan måde, at de enkelte måneder inden for yngletiden blev ligeligt repræsenteret. Yderligere medførte reduktionen, at gylp fra ungerne, fra territorieløse, adulte Natugler samt fra Skovhornugler blev undgået.

De 80 gylp blev således samlet i yngletiden (marts-juli, begge incl.) i årene 1957–1959 i territorierne I–III og stammer fra de voksne ynglefugle. Af disse 80 var de 13 (16 %) brune og hårde, idet de bestod af sammenkittet sand med et varierende indhold af plantedele som f. eks. græsstrå, bøgeblade og lign. En mikroskopisk undersøgelse viste store mængder børster af *regnorme*, fra hvis tarme sandet i det væsentlige må hidrøre (se fig. 8. Om regnorme i Natuglens føde, se SOUTHERN, 1954). I de resterende 67 boller, der var af den almindelige type bestående af hår og knogler, konstateredes 126 pattedyr og fugle (1,9 hvirveldyr pr. gylp) samt 67 leddyr (34 store biller, flest skarnbasser, *Geotrupes sp.* og nogle oldenborrer, *Melolontha sp.* samt 2 edderkopper og 1 hveps).

De 126 hvirveldyr fordelte sig således:

		Antal	%
Skovmus	(<i>Apodemus sylvaticus</i>)	} 45	35,7
Halsbåndmus	(<i>Apodemus flavicollis</i>)		
Markmus	(<i>Microtus agrestis</i>)	36	28,6
Rødmus	(<i>Clethrionomys glareolus</i>)	18	14,3
Vandrotte	(<i>Arvicola terrestris</i>)	2	1,6
Husmus	(<i>Mus musculus</i>)	1	0,8
Alm. Spidsmus	(<i>Sorex araneus</i>) . . .	11	8,7
Muldvarp	(<i>Talpa europaea</i>)	1	0,8
Flagermus	(<i>Chiroptera</i>)	2	1,6
Fugle	(<i>Aves</i>)	10	7,9
		126	99,9

Udover hvad der fandtes af fuglerester i gylpbollerne, hvoraf kun nogle blev henført til art, fandtes en del fjer hidrørende fra plukninger, foretaget af de voksne, ynglende ugler. Flg. fugle bestemtes: Spurve (*Passer sp.*), Solsort (*Turdus merula*), Bogfinke (*Fringilla coelebs*), Skovskade (*Garrulus glandarius*), Stær (*Sturnus vulgaris*), Sangdrossel (*Turdus philomelos*) og Broget Fluesnapper (*Ficedula hypoleuca*).

Ialt udgjorde smågnaverne (*Rodentia*) 81 % og insektædere (*Insectivora*) samt flagermus (*Chiroptera*) 11 %, mens fugle (*Aves*) som nævnt indgik med knapt 8 %.

En sammenligning af dette lille materiale med de store, udenlandske undersøgelser (GUERIN, 1932: Frankrig. UTENDÖRFER, 1939, 1952: Tyskland. HAGEN, 1952: Norge. SOUTH-

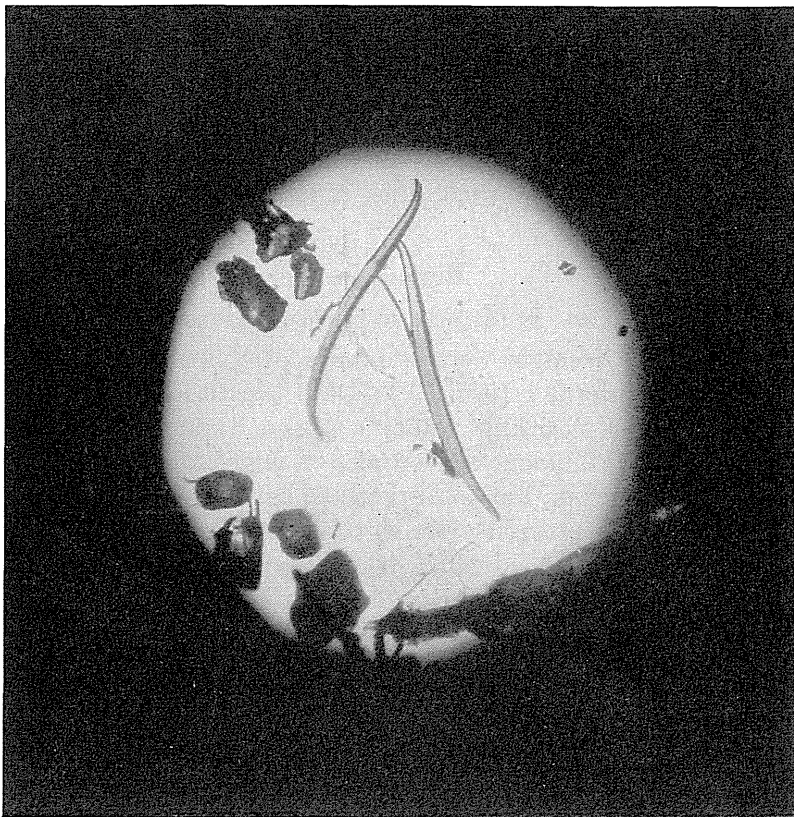


Fig. 8. Mikro-foto, visende 2 *regnorme*-børster, sandkorn og fornedet plante-fragment fra gylpbolle af Natugle.

Micro-photo showing two setae of an earthworm, sand grains, and below a plant fragment from a pellet of the Tawny Owl.

ERN, 1954: England) viser en udtalt overensstemmelse med disses summariske resultater.

De territoriale ugler på Strødam har altså ikke i nogen unormal grad været henvist til regnorme, insekter, fugle eller anden alternativ føde. De 3 territoriers temmeligt ensartede biotoper set under eet kan altså ikke betragtes som suboptimal, hvad angår føden i kvalitativ henseende.

I Wytham-bestanden var, kunne SOUTHERN fastslå, dødeligheden blandt æg og unger i løbet af redetiden intimt forbundet med mængden af Skovmus og Rødmus, der dér var de 2 vigtigste fødearter (ref. LACK, 1954 p. 143). Iflg. SOUTHERN'S overslag skulle ca. $\frac{1}{4}$ af de smågnavere

(»mices«), som døde på området i løbet af Natuglernes yngletid, falde som bytte for disse, mens det for hele året skulle dreje sig om $\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$.

Når man betragter sådanne tal, synes det klart, at svingninger i smågnaverbestanden må følges af svingninger i Natuglebestanden, selvom denne art, sammenlignet med mange andre uglearter, kun i ringe grad er fødespecialist.

Bestanden.

Produktion, kuldstørrelse og bestandens tæthed

Af tabel 1 fremgår det, hvorledes produktionen af unger var på territorierne i 1957–1959. De 3 territorier på Strødam gav altså på 3 år 6 kuld udføjne unger, hvilket er $\frac{2}{3}$ af de mulige 9 kuld. Kuldene bestod af 3–4 unger med et gennemsnit på 3,5 unger pr. kuld. (At der ikke her er tale om ekstreme kuldstørrelser, støttes af mine iagttagelser af 6 andre, udføjne kuld i Nordsjælland udenfor Strødam-området i samme 3-års periode. Af disse var 1 kuld på 2 unger, 3 var på 3 og 2 var på 4 unger. Disse ialt 40 udføjne unger, fordelt på 12 kuld, giver et gennemsnit af 3,3 unger pr. kuld). På Strødam produceredes i gennemsnit 7 unger pr. år på 112 ha, som territorierne tilsammen dækkede. Her produceredes altså gennemsnitligt 1 unge pr. år for hver 16 ha territorieareal. Årets maksimale bestand af udvoksede individer (adulte, territoriale fugle + juvenile i juli) havde da en tæthed, der i gennemsnit svarer til 1 Natugle pr. 8,6 ha.

En sammenligning med en engelsk bestand

SOUTHERN, VAUGHAN og MUIR (1954) fulgte på Wytham Estate nær Oxford 20–21 pars ynglevirksomhed over 3 år (1948–1950). I alt producerede disse par 39 kuld på tilsammen 71 unger, blandt hvilke ingen dødelighed kunne konstateres, fra de forlod reden medio maj til hen i juli (hvor dog 2 ikke kunne opdages, hvad der ingenlunde beviser deres død, da ungerne på denne årstid ofte er tavse).

Ud fra disse tal fås følgende til sammenligning med Strødam: Af de 61 (20 + 21 + 20) yngleforsøg resulterede de 39, d. v. s. 64 %, i udføjne unger (Strødam: 67 %). De engelske kuld var på gennemsnitligt 1,82 unger (Strødam: 3,5).

Størrelsen på de engelske territorier i dette område opgives – som tidligere nævnt under omtalen af territorierne – af SOUTHERN (1954, p. 406) til gennemsnitligt 60–70 acres og af SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR (1954, p. 107) til 50–80 acres. SOUTHERN omtaler (p. 387) iagttagelser, der synes at vise, at et territorium i næsten uforandret form kan skifte ejere, og slutter: »In other words the territory may be more permanent than the owners. This stability is, no doubt, intimately connected with the stability of numbers each year. Over 7 years (1947–1952) the estate held about 20 pairs at each breeding census with the exception of 1947, with its abnormally hard spring, when the number dropped to 15 pairs«.

Ud fra disse angivelser fremgår det, at Wytham-bestanden som helhed gennemsnitligt producerede 1 unge pr. år pr. 17–28 ha territorieareal eller ud fra SOUTHERN's snævrere middeltal for territoriearealerne: 1 unge pr. år for hver 21–24 ha (Strødam: 16 ha). Medregnes de adulte, d. v. s. alle territoriale par, uanset om de har fået unger på vingerne eller ej, får den samlede juli-bestand en tæthed, der svarer til 1 Natugle pr. 6,4–10,2 (eller 7,7–9,0) ha, hvilket giver et middeltal på 8,3 ha (Strødam: 8,6 ha). Her er gjort den – uvæsentlige håber jeg – forudsætning både for Wytham's og Strødams vedkommende, at samtlige territorier i juli måned hver indeholdt 2 gamle fugle. Da procenten af uheldige ynglepar var meget nær den samme i de 2 områder, er det sandsynligt, at tab blandt de voksne ugler om foråret påvirker bestandene i ensartet grad.

Ovennævnte middeltal for juli-tætheden nåedes ved at betragte bestandene som helhed i forhold til deres samlede territoriearealer. Meget tyder imidlertid på, at individerne i juli som følge af territorialiteten er i høj grad ujævnt fordelt inden for bestandens område. Hvis hvert par – med eller uden unger – udøver al, eller næsten al, deres aktivitet inden for eget territoriums grænser, bliver den reelle fordeling af individerne en anden, end ovennævnte, summariske betragtning gav indtryk af.

SOUTHERN (1954, p. 406) siger bl. a. herom: »I have detailed evidence now that Tawny Owls maintain a strict territory throughout their lives and catch all food within its boundaries«.

På Strødam udviste de territoriale ugler iflg. mine feltiagttagelser en tilsyneladende streng overholdelse af grænserne.

Dette gjaldt på iøjnefaldende måde også for ungerne, ligesom tilfældet var i England (SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR, 1954).

Tager man herefter den del af bestanden, der udgøres af yngleparrene plus disses unger på egne territorier, så havde hver familie på Wytham i gennemsnit 24–28 ha (SOUTHERN'S tal for samtlige territorier incl. dem uden unger), mens der på Strødam var gennemsnitligt 36 ha til rådighed for hvert par med unger. Forholdet mellem territoriernes middelstørrelser $36/26$ (= ca. 1,4) svarer til forholdet mellem familiernes middelstørrelser $5,5/3,8$ (= ca. 1,4), så også ud fra denne forudsætning synes uglerne hen på sommeren ligeligt stillet med henblik på areal i de 2 bestande.

Julitætheden på de territorier, hvorpå der var unger, bliver for Wytham's vedkommende, hvad der svarer til 1 Natugle pr. ca. 6,3–6,8 ha med en middelværdi på 6,6 ha. For Strødam fås ca. 6,5 ha. (Udregnet på basis af det antal individer, der reelt fandtes på de enkelte territorier hvert år).

Diskussion

Mens middelbestanden på Strødam i juli således synes at være meget nær den samme som på Wytham i England, så er til gengæld tætheden ved yngletidens begyndelse meget forskellig i de 2 områder. I England udgjorde antallet af Natugler, der i marts havde territorier, ca. 63% af den maksimale bestand i juli, mens det tilsvarende forhold på Strødam kun var 46%.

Hvis en sådan forskel eksisterer konstant – også på forskellige biotoper – vil det være naturligt at betragte den i relation til forskellen imellem de 2 landområders klimater. Det atlantiske klima på de britiske øer giver milde vintre med kun korte perioder, i hvilke tykt snedække og frost kan nedsætte tilgængeligheden af Natuglens vigtigste byttedyr. Opretholdelsen af en større vinterbestand er derfor mulig, og et større antal par pr. fladeenhed er i det tidlige forår parat til at yngle. Ved at producere *væsentlig* mindre kuld på *noget* mindre territorier opnår den engelske bestand en juli-tæthed, der ligger meget nær den nordsjællandske, men har – må man forestille sig – en biologisk fordel i, at yngel-plejens pligter er fordelt på relativt flere, gamle fugle. Føden skaffes iflg. SOUTHERN helt og holdent af de gamle ugler indtil i begyndelsen af august, da

iagttagelserne afsluttedes. Det lykkedes ikke SOUTHERN (1954) eller nogen af hans mange medarbejdere (SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR, 1954) een eneste gang at se ungerne slå ned efter bytte, end ikke da man med levende mus søgte at lokke dem dertil. I Nordsjælland derimod udførte ungerne fra samtlige kuld, som blev iagttaget i juni-juli, tilsyneladende helt korrekte, selvstændige jagthandlinger ind imellem forældrenes fodringer. Der kan næppe være tvivl om, at der på dette punkt er en forskel på ungerne adfærd i de 2 bestande. Den tidligere modning af ungerne jagthandlinger kan da tænkes at bidrage til at gøre det muligt for de store nordsjællandske Natuglefamilier hen på sommeren at dække deres stigende fødebehov uden anvendelse af større areal pr. individ, end tilfældet er i England.

Det kan her nævnes, at RÅBER (1950) eksperimentelt viste, at unge Natugler af den kontinentale race (*Strix a. aluco*) i fangenskab slog ned på levende bytte altid uafhængigt af sulttilstanden. Da disse flyvefærdige ungers alder og tidligere muligheder for at have høstet erfaringer i fri natur var RÅBER ukendt, da indfangningen fandt sted, kunne han ikke afgøre nøjagtigt, i hvilken alder ungerne bytteskemata modnedes, eller hvilke af elementerne deri der må anses for medfødte. Endelig slog 4 individer af hans 17 Natugleunger af ukendte årsager aldrig ned på levende bytte, men – siges det – forholdene under fangenskabet var meget kunstige og tillader ikke for vidtgående slutninger på dette punkt med hensyn til tilstandene i det fri.

Der er i det foregående ikke hævdet noget bestemt syn på territoriets »funktion« eller »biologiske betydning«, men kun søgt de omtrentlige, talmæssige forhold imellem ynglebestande og arealer. Hvorvidt Natugle-territoriets størrelse indenfor visse grænser bestemmes direkte af den tilgængelige fødemængde, eller indirekte igennem ugleparrenes antal eller endelig, om variationer i fødemængden blot fører til varierende ynglesucces indenfor delvis traditionelle territorier af specifik størrelsesorden, det er stadig åbne spørgsmål.

Det bør til slut nævnes, at mens der her kun er nævnt størrelserne på udføjne kuld (specielt i juli), så er det almindeligt kendt for mange fuglearter, herunder ugler, at de har mindre kuld i England end på kontinentet mod øst og nord, og at disse kuld størrelser allerede er delvis reguleret, når æggene lægges (LACK, 1947).

SUMMARY IN ENGLISH

**A population of Tawny Owl (*Strix aluco* L.) in Northern Zealand,
Studied in the Breeding Season.**

1. The observations on the breeding biology of the Tawny Owl (*Strix aluco aluco* L.) which are published in the present paper were made in Northeastern Zealand, Denmark, particularly in the Strødam sanctuary and its close surroundings, where 97 visits were paid during the years 1956–59. This area, which is situated where the big wood of Grib Skov to the west is bordering open fields, consists, for the greater part, of woodland alternating with meadows, pastureland and cultivated fields, clearings and some old gardens. Owls of the present population were in part observed from a tower hide or from more provisional hides near the nests, and partly in open terrain. The investigations, which will be continued in the future, comprise calls, territories, habitat and food of the Tawny Owl. Finally, the material hitherto collected as far as brood size and density of population are concerned have been compared provisionally with the British investigations (1954) made at the Wytham estate near Oxford.

2. Calls of the Tawny Owl.

To a great extent the field observations of the nocturnal Tawny Owl were made by listening to the many different calls of this species. It therefore proved necessary to study these calls more closely. Some of the calls were investigated rather thoroughly, either because of their common occurrence or because they are of special value to the present investigation by being associated with the behaviour of the owls concerning the territory. Individual peculiarities of the calls, especially of the hooting of some of the territorial males (here called "the normal song"), formed, to a great extent, the basis for an approximate mapping of the territories of individual pairs. Last year a Finnish investigation dealing with the calls of the Tawny Owl was published (ARVOLA 1959) which compare so well with the observations of the writer that it would be superfluous to include all of them in the present paper. While ARVOLA, partly on the basis of tape recording the calls of owls in captivity, accounts for the great acoustic variability, the writer has endeavoured to distinguish between a number of basic notes which are of common occurrence when the owl is in its natural habitat, and the patterns of behaviour associated with them. In this connection the writer succeeded in discerning 10 different basic notes of the adult owls in the breeding season and 4 of the young.

The voices of the adults.

The calling and contact note. In its general, well-known form it sounds like a loud and sharp "ki-wick". This call is uttered by both sexes, but in the breeding season when the male has a tendency to let oo-sounds predominate in his calls (ARVOLA 1959) it is most often uttered

by the female. When the female utters this call from the nest the male generally responds by bringing prey after a shorter or longer period, loudly advertising his arrival. The call is also uttered by the parents in order to establish contact, when bringing prey to their fledged young. The young will then answer with their infantile cheeping call. That this clear, short *i*-signal should also function as a warning note as stated by ARVOLA (pp. 14–15) and STADLER (1945, p. 10) the writer has been unable to personally ascertain.

The warning call. In the event of moderate danger the above call changes to forms having a warning effect on both mate and young. With an even transition the loud, sharp *ki-wick* may change into a softer *koo-ik*, *koo-ik* or *koo-i*, *koo-i* which may pass into a still softer *goo-i*, *goo-i*, *goo-i*, *goo-i*; several of the notes being uttered at a time and becoming more and more rapid in succession. In the said sequence these calls may be heard from both sexes when an enemy approaches either the nest or the fledglings. When the alarm note is uttered by the female, the male responds by arriving silently to the place. The young respond by becoming silent, and, if they are on the nest, by assuming the crouched position. These alarm notes are amongst ARVOLA's 5-calls (p. 14), with which the writer's own observations are compatible.

The aggressive call. In case of imminent danger to the young the above mentioned alarm notes are changed into the aggressive call. This sounds like a monotonous though not especially loud *goov-goov-goov-goov*, or *koo-koo-koo-koo-koo* or sometimes *boo-boo-boo-boo-boo*, the syllables following after each other in rapid repetition. — The call is often uttered simultaneously with a sham attack, performed by diving close above the head of the intruder. The writer has heard breeding Tawny Owls give this call in the event of potential danger from man, dog, fox (*Vulpes vulpes*), and the Long-eared Owl (*Asio otus*), — with the exception that it was only uttered to foxes and dogs when the young were sitting low above or on the ground. In one case the female Tawny Owl uttered the aggressive call very loudly while simultaneously attacking a fox which was just about to seize one of the young on the ground.

The begging call. The female utters this call on receiving prey from the male. When the male approaches with the prey, the two-syllabic *ki-wick* cry of the female is altered into sounds of one syllable being uttered in a long series — *kiv-kiv-kiv-kiv-kiv*, culminating in a long peeping whistle, *sii-sii-sii-sii-siiii*, when the prey is being delivered. At the same time the female assumes a horizontal position with quivering wings.

"The Snipe-voice". This call consists of soft, rolling notes which are either quite monotonous or slightly rise and fall in pitch and strength. Several authors have compared it with the humming sound of the Common Snipe (*Gallinago gallinago*) during song-flight (TISCHLER 1923, ARVOLA 1959, WAHLSTEDT 1959 etc.). Under the description "das Kollern" STADLER (1945) regards the sound as a kind of song. The writer heard this sound, which is evidently rather rare, on several

occasions when close to the nest around the period when the eggs are being laid, but also on one occasion later in the year (13th April), when there were two newly hatched young and one egg in the nest.

The trill voice. When two Tawny Owls meet, a loud, clearly sounding trill, *lee-lee-lee-lee-lee-lee-lee-lee* is heard now and then. Both birds always seem to be very agitated, when the trill is heard, and it has been heard several times in connection with what must be regarded as a kind of nuptial flight (cf. WAHLSTEDT 1959, p. 100). Thus in four cases the female uttered the trill while the male descended in her direction on stiff, quivering wings.

Hissing and bill snapping. If one comes perilously close to a Tawny Owl, *e. g.* preventing it from fleeing from its nest hole or day roost, it will often utter a sudden hissing sound (“snake hiss”) as do many other birds nesting in hollows. – In the same situation, but also in many other cases when a predator or a congener comes close, the so-called bill-snapping is often heard (which however STADLER (1945) regards as a Syrinx-sound).

The normal song. The complete song (ARVOLA 1 a–1 b) or the familiar “hooting” sounds as two long series of coalescing “oo” sounds with a softer, short “oo” sound inserted: “*oohooohoooo* (pause of 4–6 seconds), *oo, oohooohooohooooooo.*” The song has a beautiful, pure ocarina-like tone (NIETHAMMER, 1938, STADLER, 1945), the two series having a distinct vibrato and strongly falling pitch in their long-drawn last note. The owl most often sings from a high perch, repeating the theme regularly 2–4 times per minute. When the song has been heard in this complete form and in full volume, the voice has always been that of the male (on those occasions when the sex could be ascertained). This sexual dimorphism in the song is supported by the anatomical investigations of ALDEN H. MILLER (1934). MILLER demonstrates sexual dimorphism in the sound-producing apparatus (Syrinx) in seven American species of owls (*Strigidae*). The normal song of the Tawny Owl seems to show analogies with the song of many song birds, being uttered only by the male and usually – or mainly – within the territory. It functions as a means of maintaining the territory against congeners. It culminates before incubation has started in early spring, and some observations seem to indicate that a male may attract females in a pairing mood to an already established territory.

The incomplete song. The theme of the song may however also be given in another version common to the two sexes; this is used in situations other than the normal song of the male. This form – if compared with the normal song – is grating, hoarse, and, in the female, of a slightly higher pitch or with more distinct high-pitched overtones. The theme itself is more compressed and shortened, often rising instead of falling towards the end, and is subject to much greater variation. This call is never heard continuously throughout a long period (like the normal song), but generally only once or perhaps twice. In its functions it seems to be close to the common call and contact voice. The male

generally announces his arrival with prey by this call. When seeing the Tawny Owl during the day the Jay (*Garrulus glandarius*) was heard to give a very life-like imitation of this call (cf. GOODWIN 1956).

Mixed voices. The different voices – especially intensity variants of and transitions between the main types – may be heard simultaneously in many combinations; long mixed calls being the result. They seem principally to be associated with situations in which two Owls in close proximity might have a passing conflict between inclinations of flight, attack, copulation or delivery of prey. In contrast to ARVOLA the writer has not with certainty noticed anything indicating that the utterance of mixed calls could be regarded as displacement activity. The reader is referred to ARVOLA's detailed description of the calls, in which he gives a number of examples in phonetic notation.

The voices of the young.

Bill snapping. The big nestlings release this sound mutually by pushing and touching each other. In the event of being surprised by enemies they often emit a series of snapping sound.

“Chirping” of the nestlings. In the nesting period, from the first days of their life the young utter a fine pipping series of tones *bi-bi-bi-bi-bi-bi*. The tiny, rather motionless downy young produce this sound as soon as the brooding parent leaves the nest on one of its few and short excursions. This might indicate that the call is released when the nestling suddenly finds itself deprived of its warmth. The bigger nestlings usually utter the chirping tones as in response to mutual pushing and touching, since the call is often combined with a concluding snapping of the bill.

The begging call. At the precise moment when a young owl able to swallow whole animals of prey receives prey from one of the parents its calling note (mentioned below) repeated with increasing intensity, passes into longdrawn, high, hissing, squeaky sounds, – *siii, siii, siii*. At the same time the young owl adopts the begging posture with the body bent forward, wings quivering like the adult female.

The calling and contact call. This is the dominating call of the young throughout the period of dependence, but it changes a good deal during growth. Just after the young has emerged from the egg it is heard as a very faint squeaking, a somewhat longdrawn *sjiii*, gradually increasing in strength and assuming the character of a more or less distinct di-syllabic signal, *sjiii-ii* or *psji-ii*. While the voices of some young retain this squeaking form for a long period, others may change their voice to shriller signals as e.g. *ijiff, tikjiv* or *geejek*. This great individual variation often makes it possible to distinguish the individual young in a brood purely by means of the sound. The voice which sounds as if it was forced out with difficulty, is hoarse and compound, becoming rich in very high-pitched overtones. In contrast to MUIR (1954) the writer has not been previously aware that this call of the young could be divided into two distinct types (*ke-serp* and *ke-suip*), but has been able

to distinguish the variation, even within a brood of four young. During the last stage of the nesting period and when the young are fully fledged they utter this call rhythmically and monotonously throughout the greater part of the night until late in July; the pauses being few and far between. The motivation and regulation of the voice are complex since it does not seem merely to express demands for food, as was also pointed out by MUIR (1954). Many observations were made on the basis of which the following biological functions for this call of the young appear to me to be especially probable. 1) It guides the parents acoustically with food to their fledged young (MUIR, 1954), 2) it contributes to ensuring an adequate distribution of food among the young of a brood (MUIR, 1954), 3) it effects a strong unity between the young acting as a kind of social call within the brood (SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR, 1954), and 4) it contributes to the prevention of intermixing with neighbouring clutches, thus keeping the clutches within the territories of the parents (SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR, 1954).

3. Territories.

During the incubation time and the nesting period of the young the female seems to remain in close vicinity to the nesting tree, and apparently does not catch prey herself. In the incubation period and in the first part of the nestling period, when the female divides prey among the young, the male has a pronounced tendency to keep at a distance from the nest. In this period the female receives the prey from the male outside the immediate vicinity of the nesting tree. In the last phase of the nesting period the male flies silently and directly to the nest, and – without perching – throws the prey in to the young. The male also brings prey to his mate in the nest during the days when the eggs are hatching, when the female is sitting tight on the nest; the male may however come very close to the nest whenever the young are exposed to danger. Otherwise the male moves freely about in an extensive area which he defends vigorously against neighbours and uses for foraging. The territory is defended by means of the normal song, threatening behaviour or flying skirmishes. In and around Strødam up to nine territorial males were seen at the same time (see map fig. 1). The three central territories were mapped as carefully as possible and proved to be very stable in the three years 1957–59. The Long-eared Owl (*Asio otus*) was in some periods seen to be expelled from one of the territories (II), although the numerous flight skirmishes of the male Tawny Owl did not result in any effective, territorial isolation between the two species.

The areas of the three territories (I–III) were calculated at 35, 27, and 50 hectares resp. (see table 1). The length of the border, along which the most intensive defence activity was observed and which therefore must be considered a more important factor than the areas in determining the extent of defensive activity undertaken by the males, varied less, being calculated at 2.5, 2.0 and 2.8 km respectively.

The actual defence activity observed indicated a still greater uniformity, as two of the territories were each surrounded by five Tawny Owl territories, while the third was surrounded by four. Apart from the degree of territoriality of the neighbouring males the border was also often determined by the habitat, as *e.g.* where edges of the wood fringe bare areas.

4. The habitat (see map fig. 1 and table 1).

An attempt was made to characterize the habitat broadly by dividing each territory into areas of: 1) old deciduous wood, 2) dense, young plantations and shrub, 3) more or less open areas, and 4) standing water. The three territories had fairly uniform areas of old deciduous wood – mainly beech wood (see figs. 2 and 4) and in I an area with scattered oaks (see figs. 3 and 7) – in which the nests were found in hollow trees and where the young were roaming freely, although still dependent on the parents for food until late in July or the beginning of August, when the observations were concluded (cf. SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR 1954). Incidentally, all nine territories had their focus in areas abounding in old deciduous trees, and all such areas were included in Tawny Owl territories. In the three specially investigated central territories the content of the other elements of habitat were more heterogeneous. In very dense low shrub (see fig. 5) which prevents the owl from attacking on the ground, and in open areas devoid of trees or poles on which the owls can perch (see fig. 7) this species of owl, with its special hunting technique, cannot effectively pursue its most desirable prey. Areas such as these were extensive within the two largest territories (III and I resp.), while all three territories contained the open tracts covered by a permanent undergrowth of mainly wild grasses and with scattered young trees and fences (see fig. 6) which were highly preferred for hunting. The small territory (II) was reduced by about $3\frac{1}{2}\%$, as it contained some water surfaces whereas this feature represented only about 1% of territory I.

5. The food.

A collection of pellets was made in territories I–III in the years 1957–59. Of these 80 pellets of the breeding adult Tawny Owls were selected in order that the individual months of the breeding season (March–July inclusively) might be equally represented. The pellets included 13 (16%) of the brown fibrous type (SOUTHERN 1954), containing sand, vegetable fibres and setae of *earthworms* (see fig. 8). The remainder consisted of hairs and bones and contained, besides numerous *insect* parts, the skulls of 126 mammals and birds (1.9 vertebrates per pellet). Of these, small rodents (*Rodentia*) represented 81% , insectivores and bats (*Insectivora* et *Chiroptera*) 11% and birds (*Aves*) nearly 8% (see pp. 40–41). This picture of the diet which agrees with the summary results of the comprehensive European investigations could be said to be typical of the species (GUÉRIN 1932, UTTENDÖRFER 1939, 1952,

HAGEN 1952, SOUTHERN 1954, etc.). Thus the quality of the food does not seem to indicate that the territorial breeding Tawny Owls at Strødam were obliged to forage on suboptimal habitats.

6. The population.

a) Table 1 shows the yield of young still alive in July on territories I–III in 1957–59. The three territories at Strødam yielded 6 broods of young in 3 years which is two-thirds of the possible 9 broods. The broods consisted of 3–4 young with an average of 3.5 young per broods. (That these broods are not exceptionally large is supported by the writer's observation of 6 other fully-fledged broods in North Zealand, outside the Strødam area, in the same 3-year period. Of these broods one consisted of 2 young, 3 of 3, and 2 of 4 young, respectively). These 40 fully fledged young owls distributed among 12 broods, give an average of 3.3 young per brood.

b) SOUTHERN (1954) and SOUTHERN, VAUGHAN and MUIR (1954) give the following figures from a population of the English subspecies (*Strix a. sylvatica*) which was studied at Wytham estate near Oxford: 20, 21, and 20 pairs respectively whose territories were 60–70 acres produced in the three years 1948–50, 39 broods, giving a total of 71 young. The average brood size in July can thus be calculated at about 1.8 young per brood (only 2 of the young could not be found in the course of a control inspection late in July, but it is pointed out that this did not prove their death).

c) On the basis of these figures the following comparison can be made between Wytham and Strødam. Of the 61 (20 + 21 + 20) British territories only 39, *i. e.* 64 % contained young which were still alive in late July. At Strødam this section – as mentioned above – represented 67 %, *i. e.* almost the same percentage. The production of young per area unit was however rather different. At Wytham on an average one young owl was found in July per about each 21–24 hectares of the whole area covered by the total of territories, whereas at Strødam there was on average 1 young owl per about 16 hectares. In order to calculate the density of individuals in the total population all the adult owls must be included. It is often difficult to ascertain the number of adults in those territories devoid of offspring. Unsuccessful breeding attempts may sometimes be due to the death of one of the mates, leaving only one bird in the territory for a certain period. Since about the same proportion of territories in the two areas dealt with had no young in July, these will be left out of consideration. There is considerable evidence in both places that the owl families, both the adults and their young, keep strictly within their own territorial boundaries (SOUTHERN 1954, SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR 1954. Plus the writer's own field observations at Strødam). If one considers only those territories which actually produced young, the average size at Strødam was 36 hectares. This figure does not appear in the English statements. Therefore, the average figure of area (26) is used for all the territories,

(SOUTHERN 60–70 acres). The ratio between these areas 36/26 (= about 1.4) corresponds to the ratio between the average number of individuals per owl family in the two populations 5.5/3.8 (= about 1.4), indicating that the average density in the breeding territories of the two populations was almost identical in July, viz. 1 fully grown Tawny Owl per about each $6\frac{1}{2}$ hectares. (Nornterritorial individuals seen in both places are not included).

d) However, this summer density was obtained in rather different ways: While the population in the British territories at the beginning of the breeding season in early spring, calculated on the basis of statements mentioned above, was as great as about 63 % of the July population, it was only about 46 % at Strødam. Thus in North-Zealand there seems to be a considerably greater fluctuation between the winter and the summer population than in England. If such a difference consistent with a larger collection (together with that of other localities) is proved to be constant, it will be natural to regard it in relation to climatic differences between the two land areas. The milder atlantic climate of the British Isles supposedly contributes towards a larger number of this resident species surviving the winter. It is common knowledge that extremely severe winters with long periods of frost and heavy snow decrease a Tawny Owl population. By producing considerably smaller broods in somewhat smaller territories the British population obtains a July density of fully-fledged individuals comparable to that of North-Zealand, although this population presumably has a biological advantage in the fact that the parental care is lavished on a relatively greater number of adult birds. According to SOUTHERN food is procured exclusively by the parent until the beginning of August, when the observations were concluded. SOUTHERN (1954) and his numerous collaborators (SOUTHERN, VAUGHAN, and MUIR 1954) never saw the young make any attempt to catch prey themselves, not even when they were experimentally enticed by living mice. In North-Zealand, on the other hand, young from all the broods which were under observation in June–July made apparently correct attempts to catch prey quite independent of being fed regularly by the parents. There can hardly be any doubt that on this point there is a marked discrepancy between the behaviour of the young of the two populations (cf. RÄBER's experimental investigations on captive young Tawny Owls (1950)). Their earlier development of skill in hunting presumably contributes to the large families of Tawny Owls in North-Zealand being able to meet their increasing food requirements without using a larger area per individual than is the case in England.

Finally, it should be mentioned that while only the brood sizes (especially in July) have been dealt with here, it is well-known for many bird species, inclusive of owls, that they have smaller clutches in England than on the Continent to the North and to the East (LACK 1947).

Literatur.

- ARVOLA, ALPO 1959: Über die Lautäusserungen und die Bedeutung der Lautsignale des erwachsenen Waldkauzes (*Strix aluco*) auf Grund experimenteller Untersuchungen. – *Ornis Fennica* **36**, p. 10.
- BEDDARD, F. E. 1888: On the classification of the *Striges*. – *Ibis* ser. 6, **5**, p. 335.
- GOODWIN, DEREK 1956: Further observations on the behaviour of the Jay, *Garrulus glandarius*. – *Ibis* **98**, p. 186.
- GUÉRIN, G. 1932: La Hulotte et son Regime.
- HAGEN, YNGVAR 1952: Rovfuglene og Viltpleien. – Oslo.
- HANSEN, LINDHARD 1952: Natuglens (*Strix a. aluco* L.) døgn- og årsrytme. – *Dansk Ornith. Foren. Tidsskr.* **46**, p. 158.
- HEINROTH, O. und M. 1928: Die Vögel Mitteleuropas. **2**, p. 1–27.
- HUBL, H. 1952: Beiträge zur Kenntnis der Verhaltensweisen junger Eulenvögel in Gefangenschaft (*Tyto alba*, *Athene noctua*, *Strix a. aluco*). – *Zeitschr. Tierpsychologie* **9**, p. 102.
- JOHANSEN, HANS og BØRGE NIELSEN 1951: Ornithologisk arbejde på Strødam-reservatet. – *Dansk Ornith. Foren. Tidsskr.* **45**, p. 205.
- KUHK, R. 1949: Aus der Fortpflanzungsbiologie des Rauhfusskauzes (*Aegolius funereus*). – *Ornithologie als biologische Wissenschaft (Festschr. für E. STRESEMANN)*, p. 171.
- 1953: Lautäusserungen und jahreszeitliche Gesangstätigkeit des Rauhfusskauzes (*Aegolius funereus* L.). – *Jour. Ornith.* **94**, p. 83.
- LACK, DAVID 1947: The significance of clutch-size. Part I–II. – *Ibis* **89**, p. 302.
- 1954: The natural regulation of animal numbers. – Oxford.
- LANYON, W. E. 1956: Territory in the Meadowlarks, genus *Sturnella*. – *Ibis* **98**, p. 485.
- LOCKIE, J. D. 1955: The breeding habits and food of Short-eared Owls (*Asio flammeus*) after a vole plague. – *Bird Study* **2**, p. 53.
- MARLER, P. 1956: Über die Eigenschaften einiger tierlichen Rufe. – *Jour. Ornith.* **97**, p. 220.
- MILLER, ALDEN H. 1934: The vocal apparatus of some North American owls. – *Condor* **36**, p. 204.
- MUIR, R. C. 1954: Calling and feeding rates of fledged Tawny Owls. – *Bird Study* **1**, p. 111.
- MÄRZ, R. 1952: Vom Uhu, *Bubo bubo* (L.) in Sachsen und die angrenzenden Raum der Tschechoslowakei. – *Beitr. Vogelk.* **2**, p. 109–136.
- NIETHAMMER, G. 1938: *Handbuch der deutschen Vogelkunde* **2**.
- RÄBER, H. 1950: Das Verhalten von gefangenen Waldohreulen (*Asio otus otus*) und Waldkäuze (*Strix aluco aluco*) zur Beute. – *Behaviour* **2**, p. 1–95.
- 1954: Einige Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung, das Verhalten und die Aufzucht junger Waldkäuze, *Strix aluco*. *Der Ornith. Beob.* **51**, p. 149.

- RICHTER, H. 1952: Zur Biologie der Waldohreule (*Asio otus* L.). – Beitr. Vogelk. **2**, p. 164.
- SIMMONS, K. E. L. 1951: Interspecific territorialism. – Ibis **93**, p. 407.
- 1956: Territory in the Little Ringed Plover, *Charadrius dubius*. – Ibis **98**, p. 390.
- SLUITERS, J. E. 1954: Waarnemingen over de drie bij Amsterdam broedende pluviersoorten. – Limosa **27**, p. 71.
- SOUTHERN, H. N. 1954: Tawny Owls and their prey. – Ibis **96**, p. 384.
- , VAUGHAN and MUIR 1954: The behaviour of young Tawny Owls after fledging. – Bird Study **1**, p. 101.
- STADLER, H. 1945–46: Die Stimmen mitteleuropäischen Eulen. – Die Vögel der Heimat **14–16**, p. 1–95.
- TISCHLER, F. 1923: Über die Stimme von Waldohreule und Waldkauz. – Ornith. Monatsber. **31**, p. 106.
- UTTENDÖRFER, O. 1939: Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen. – Stuttgart.
- 1952: Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. – Stuttgart.
- WAHLSTEDT, JENS 1959: Uggloernas spelvanor. – Fauna och Flora **3–4**, p. 81–112.
- WATSON, A. 1957: The behaviour, breeding, and food-ecology of the Snowy Owl, *Nyctea scandiaca*. – Ibis **99**, p. 419–459.
- WENDLAND, VICTOR 1957: Aufzeichnungen über Brutbiologie und Verhalten der Waldohreule (*Asio otus*). – Jour. Ornith. **98**, p. 241.
- VOIGT, U. 1909: Excursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 5. Auflage. – Leipzig.